

LEZIONE 7**IL CORPUSCOLO DEL PACINI**

Approfondimento corpuscolo del Pacini: il corpuscolo di Pacini è un recettore sensoriale presente nel derma. Si tratta di uno dei quattro tipi di meccanocettore identificati, ed è responsabile del rilevamento di stimoli vibrator e pressori.

Deve il suo nome al suo scopritore, l'anatomista italiano Filippo Pacini.

I corpuscoli di Pacini si presentano come terminazioni nervose ricoperte da strati concentrici connettivali (recettori di tipo II); sono localizzati nella porzione più profonda della cute, hanno dimensioni maggiori rispetto agli altri recettori; classicamente sono indicati come responsabili di una submodalità tattile: la vibrazione.

I corpuscoli di Pacini sono i più sensibili tra i recettori tattili, in grado di rilevare una pressione della cute nell'ordine di un micron.

La sensibilità dei corpuscoli è massima per frequenze di 200 Hz ma vengono rilevate anche frequenze di 500 Hz a cui corrispondono PdA vibrator.

La trasduzione dello stimolo meccanico in stimolo elettrico è dovuta all'apertura, in seguito ad uno stimolo meccanico che si trasmette dalle lamelle connettivali alla terminazione nervosa, dei canali per il sodio che inducono la depolarizzazione della membrana responsabile del potenziale recettoriale che si traduce a livello del primo nodo di Ranvier (si tratta di fibre mielinizzate) nel potenziale d'azione che verrà poi trasmesso ed integrato a livelli più craniali.

Le lamelle connettivali che circondano la terminazione afferente, oltre a trasdurre lo stimolo meccanico sono responsabili del rapido adattamento recettoriale dello stesso per cui uno stimolo costante non induce la scarica del neurone; ciò fa del corpuscolo del Pacini un eccellente recettore per misurare la derivata prima dell'intensità dello stimolo: la velocità di variazione.

Infine va precisato che, vista la posizione anatomica (strati profondi della cute), questi recettori hanno campi recettivi molto più grandi rispetto ai recettori tattili superficiali.

Questo fa sì che siano implicati nella trasduzione delle qualità generali degli oggetti e che non siano dotati di un'alta risoluzione tattile.

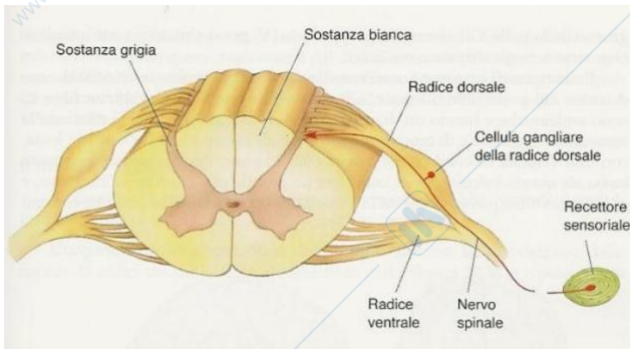
La vibrazione può essere definita come una submodalità della sensibilità tattile in quanto è uno stimolo "pressorio" caratterizzato da un'elevata frequenza.

Stimoli pressori con frequenza bassissima vengono rilevati dai corpuscoli di Merkel; stimoli di frequenza compresa tra i 20 ed i 60 Hz che possono essere definiti "tremolii" vedono come protagonisti i corpuscoli di Meissner; stimoli al di sopra dei 60 Hz definibili "vibrazioni" vedono come protagonisti i corpuscoli del Pacini.

I corpuscoli di Pacini presentano la massima sensibilità (1 mm) alla frequenza di 250–300 Hz; ciò vuol dire che appoggiando alla cute o a una cresta ossea un diapason che viene fatto oscillare a questa frequenza e ampiezza limite si avrà la stimolazione dei recettori di Pacini subito al di sotto; aumentando l'ampiezza delle onde si avrà un aumento del numero di recettori di Pacini eccitati dallo stimolo; amplificando ancora l'ampiezza dello stimolo si avrà anche l'eccitazione di altre classi di recettori tra cui i corpuscoli di Pacini.

Quindi a differenza di altri recettori le fibre afferenti avranno una frequenza di scarica proporzionale non all'intensità ma alla frequenza dello stimolo; l'intensità o ampiezza dello stimolo sarà codificata da un codice di popolazione (numero di recettori attivati).

Struttura di un segmento del midollo spinale e delle sue radici



C'è la rappresentazione di un disegno (linea), poi si interrompe e riprende non è un errore di stampa: può indicare una situazione dove il corpuscolo è nella pianta del piede e deve arrivare al midollo spinale, quando c'è un'interruzione ci possono essere 3cm come 1 metro.

Il corpo cellulare dei neuroni pseudounipolari a T è a livello dei gangli delle radici dorsali lo dico un'infinità di volte all'esame mi interessa saperlo.

Il corpuscolo del Pacini ha una forma ovale dovuta a strati cellulari concentrici tra cui è frapposto un liquido viscoso e al centro fibra sensitiva dilatata a clava nella parte recettoriale che diventa mielinica dentro la struttura a lamelle.

L'immagine mostra il corpuscolo nella parte recettoriale vera e propria sezionato, mentre il resto lo mostra come una struttura mielinica completa, per far vedere che perde la guaina mielinica.

Questa è la fibra afferente di tipo Abeta o secondaria, perde la guaina mielinica; qui ci troverei delle proteine recettoriali, quei canali che si aprono meccanicamente, poi c'è una struttura intorno detta struttura accessoria.

La struttura ovale data da strati di cellule connettivali frapposte da un liquido viscoso, il corpuscolo è **specializzato per la sensibilità tattile (tatto-pressione-vibrazione)**, serve per il *senso di vibrazione* e il *riconoscimento delle superfici*. La funzione del corpuscolo di Pacini la può sperimentare bene chi di voi ha un diapason a casa. Basta dargli una percussione si ha un senso di vibrazione dato specificatamente dal corpuscolo di Pacini.

È un **meccanocettore**, recettore primo tipo, esterocettore, recettore corpuscolato, dotato di strutture accessorie (la parte capsulata che può arrivare fino a 1-2mm) questa è stata studiata anche nell'800 perché visibile a occhio nudo. È un recettore ad adattamento on off, ha una fibra afferente secondaria di tipo Abeta.

Lo stimolo adeguato è una pressione una vibrazione ad alta frequenza in torno ai 200hz.

Si trova: nel sottocutaneo della cute glabra e fornita di peli, nel periostio delle ossa, nelle capsule articolari, nelle fasce muscolari, nel mesentere.

Adattamento del corpuscolo del Pacini

È un recettore ben distribuito nell'organismo con funzione di permetterci di percepire le *variazioni di pressione in varie aree del nostro corpo*.

Il suo rapido adattamento rende la funzione del corpuscolo di Pacini importante anche a livello articolare: quando corriamo e cambiamo angolazione durante la corsa, a livello del piede è fondamentale poiché cambiare angolo sulle articolazioni cambia il valore della pressione nel liquido circostante varia nella struttura della caviglia.

Il corpuscolo di Pacini risente delle variazioni di pressione dell'andamento sinusoidale (si parla di frequenza per questo), variazioni che sono deformazioni della parte nervosa del corpuscolo.



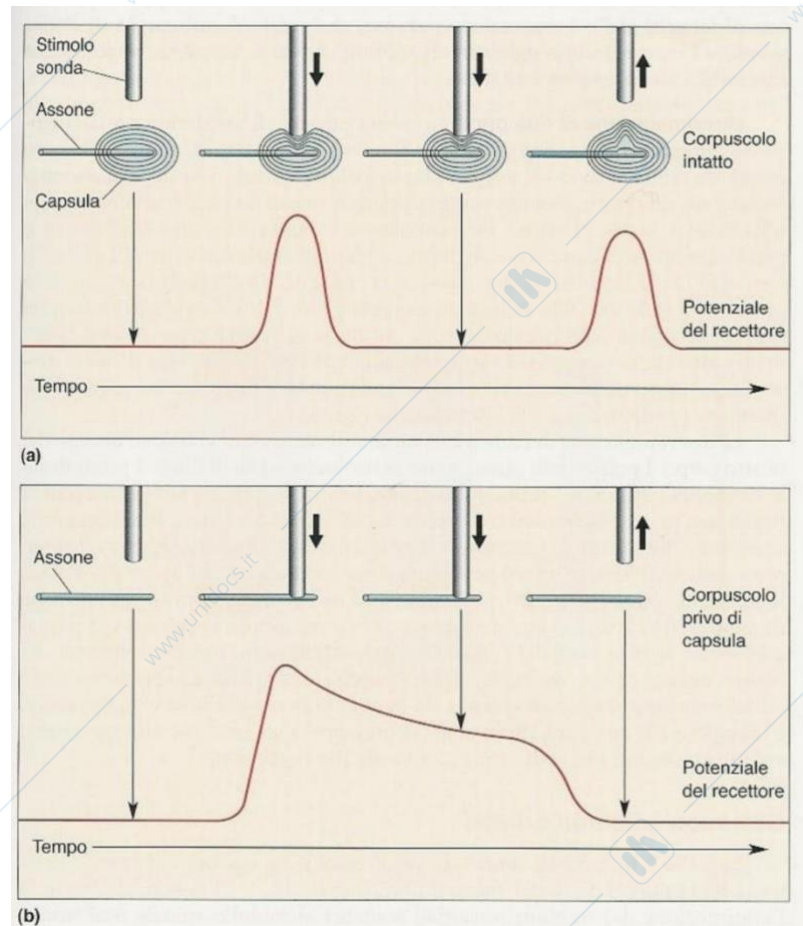
Adattamento in un corpuscolo di Pacini

Un corpuscolo di Pacini è stato isolato e stimolato con uno stimolo sonda che lo ha indentato per breve tempo. Il potenziale del recettore è stato misurato da una porzione vicina all'assone.

(a) : Nel corpuscolo intatto, all'inizio e alla fine dello stimolo, si è generato un forte potenziale; facendo perdurare l'indentazione, il potenziale cessa.

(b) In un secondo momento la stratificazione a cipolla intorno all'assone è stata eliminata, lasciando soltanto la terminazione assonica libera. Il potenziale del recettore è stato nuovamente generato, dopo che il recettore stesso veniva indentato, il che significa che la capsula non è necessaria per la meccanoccezione.

Ma, mentre il corpuscolo incapsulato rispondeva solo all'inizio e alla fine della stimolazione, il corpuscolo privo di capsula forniva una risposta prolungata e il suo adattamento era rallentato. Ciò sembra dimostrare il ruolo della capsula nel rendere il corpuscolo insensibile agli stimoli a bassa frequenza.



Quindi è stato visto che questa struttura accessoria nel corpuscolo di Pacini è quella che dà questo particolare tipo di adattamento che è detto di tipo on/off, ovvero in seguito a stimoli prolungati nel tempo la capsula ha la funzione di dare l'adattamento.

La capsula è formata da strati concentrici con un liquido viscoso e passa l'informazione verso la parte nervosa.

Dovete immaginarvi un palloncino con del liquido viscoso all'interno del quale abbiamo la fibra nervosa. La struttura lamellare è un qualcosa di viscoso e la fibra nervosa può essere considerata un elemento elastico, una molla.

Quando applico uno stimolo, la deformazione delle lamelle va a deformare la fibra nervosa all'interno.

Se la parte viscosa è in serie sulla parte elastica non abbiamo più una deformazione sufficiente per avere il potenziale d'azione.

Però parte viscosa ed elastica si sono riorganizzati cioè hanno avuto un equilibrio che non era quello iniziale.

Quando levo la pressione, di nuovo c'è una riorganizzazione fra elemento elastico ed elemento viscoso per cui abbiamo di nuovo la generazione di un potenziale d'azione.

Abbiamo deformazione della membrana sia quando la spingo verso l'alto (pensate ad un involucro) sia quando la tiro verso il basso. Il canale si apre comunque.

Quindi abbiamo la generazione del potenziale d'azione sia quando applico pressione costante nel tempo sia quando la levo (c'è una specie di rimbalzo che riporta di nuovo la generazione del potenziale d'azione).

La presenza di queste strutture accessorie hanno portato a far sì che abbiamo un recettore con una caratteristica che lo diversifica da tutti gli altri.

Quando applico lo stimolo pressorio, tutto si accorcia, quindi la molla è stata deformata ed arrivi ad avere la generazione del potenziale d'azione.

Poi c'è una distribuzione che porta a uno stadio intermedio con la molla leggermente tirata e questo fa sì che non superi il potenziale d'azione, dopo di che quando levi la pressione la molla che era un po' compressa si rialza e quindi arrivi momentaneamente a una situazione in cui i due sistemi sono tali per cui hai di nuovo il potenziale d'azione. È una situazione fisiologica.

Se non c'è la capsula io vado a stimolare semplicemente la fibra ed ho un adattamento lento.

Se applicassi una pressione costante alla terminazione nervosa io avrei sempre la generazione del potenziale d'azione.

La **soglia di risposta** sono deformazioni a livello della membrana di meno di un micron, quindi la sensibilità del corpuscolo di Pacini è molto elevata.

Per frequenze di 200 Hz bastano deformazioni minime a livello della membrana che passeranno attraverso la cute perché il Pacini non è troppo superficiale, quindi deformazioni minime.

Questo insieme agli altri recettori per il tatto è ciò che ci permette di descrivere una superficie anche ad occhi chiusi e semplicemente utilizzando le caratteristiche della nostra mano.

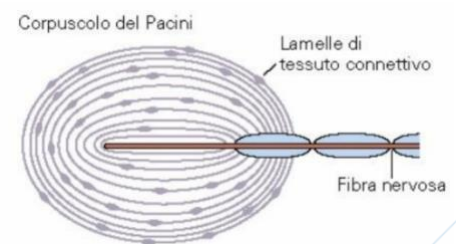
Il corpuscolo di Pacini genera una frequenza di potenziale d'azione tutte le volte che c'è la fase di modificazione e se lo stimolo è lungo, è un recettore di tipo on/off.

Il corpuscolo di Pacini siccome ha una struttura abbastanza grande, circa 1 mm, poteva essere studiato anche nei secoli passati, e questi studi hanno permesso di capire che le lamelle concentriche che lo avvolgono sono una forma di protezione e non sono direttamente interessate alla generazione della trasduzione e modificazione, cioè se io isolo la parte corpuscolata dalla fibra di tipo A β posso applicare tutte le pressioni che voglio sulla capsula a lamelle ma non essendo cellula nervosa non si genereranno potenziali d'azioni e non mi serve ad avere lo stimolo.

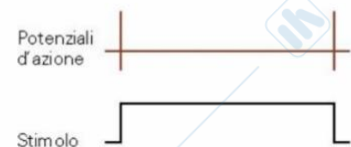
Il corpuscolo di Pacini ha permesso di capire che è la parte nervosa quella che se deformata porta al fenomeno di trasduzione e poi la modificazione avviene nelle fibre amieliniche a livello del primo nodo di Ranvier perché in quel punto abbiamo la maggior concentrazione di canali voltaggio-dipendenti per il sodio e quindi si potrà generare la frequenza del potenziale d'azione.

Inoltre è stato osservato che per superare la soglia, cioè per meglio interagire con lo stimolo, tutte le fibre afferenti nella loro parte più terminale perdono la loro guaina mielinica perché essa è a sua volta un qualcosa che facilita la conduzione ma tenderebbe ad isolare quindi negli scambi ionici dobbiamo passare attraverso gli strati di mielina o in una parte di fibra che non ha la mielina e la diffusione è molto più semplice.

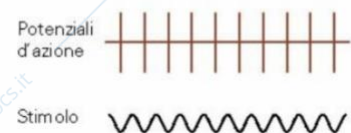
Sono stati fatti tutti questi studi sul corpuscolo di Pacini che hanno permesso di capire sia la struttura del Pacini ma hanno anche una forte spinta alle conoscenze sui recettori in generale.



A Pressione costante



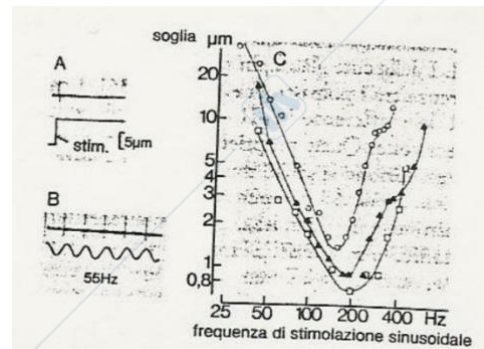
B Vibrazione a 110 Hz



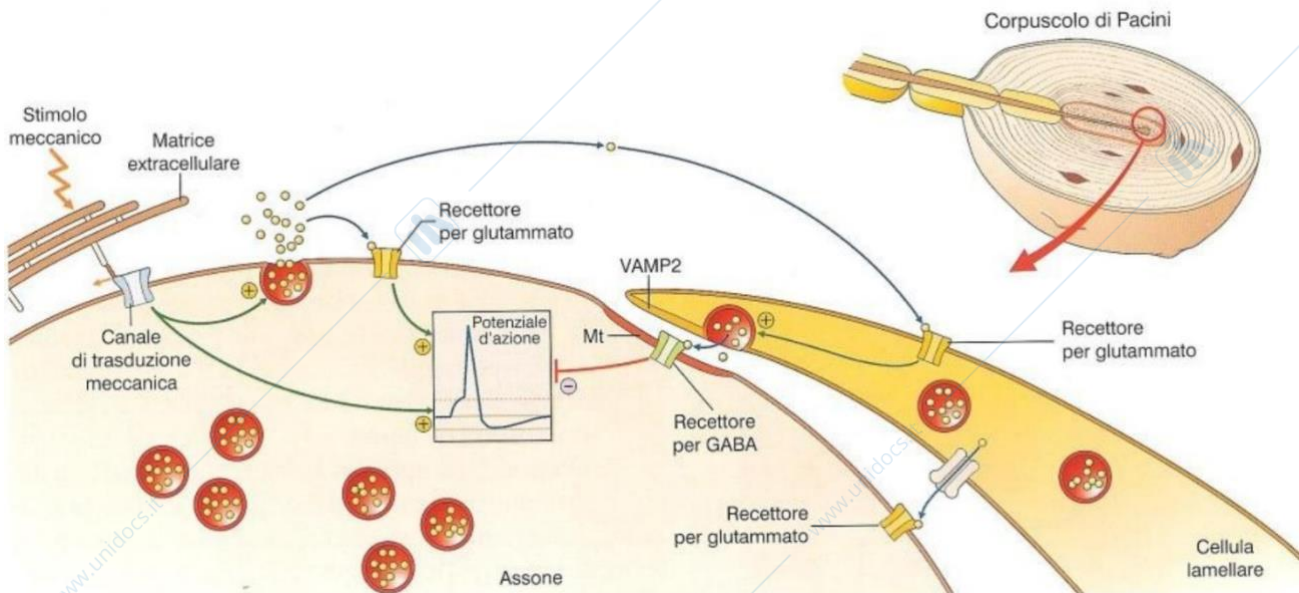
Si è osservato che facendo un blocco da pressione lungo la fibra mielinica il potenziale d'azione non si propagava. Tutte queste cose sembravano ovvie perché oggi le sappiamo già, ma nel secolo scorso quando sono state scoperte non si era arrivati a questo livello.

Risposte dei sensori CP alla stimolazione meccanica della cute.

- (A) Impulso singolo in risposta ad uno stimolo quadro (onda quadra).
- (B) Riposta ripetitiva, un impulso per ogni ciclo di uno stimolo sinusoidale.
- (C) Intensità di soglia di stimolazione (ordinate) di tre sensori CP della zampa di gatto, in funzione della frequenza dello stimolo meccanico sinusoidale (ascissa). La scala delle coordinate è logaritmica.



➔ Range di risposta tra 0.1 micrometri (soglia) a 2-5 micrometri (saturazione) di deformazione curva di Sintonia con picco a 200 Hz, curva Meissner a circa 50 Hz.



Adattamento in presenza delle lamelle

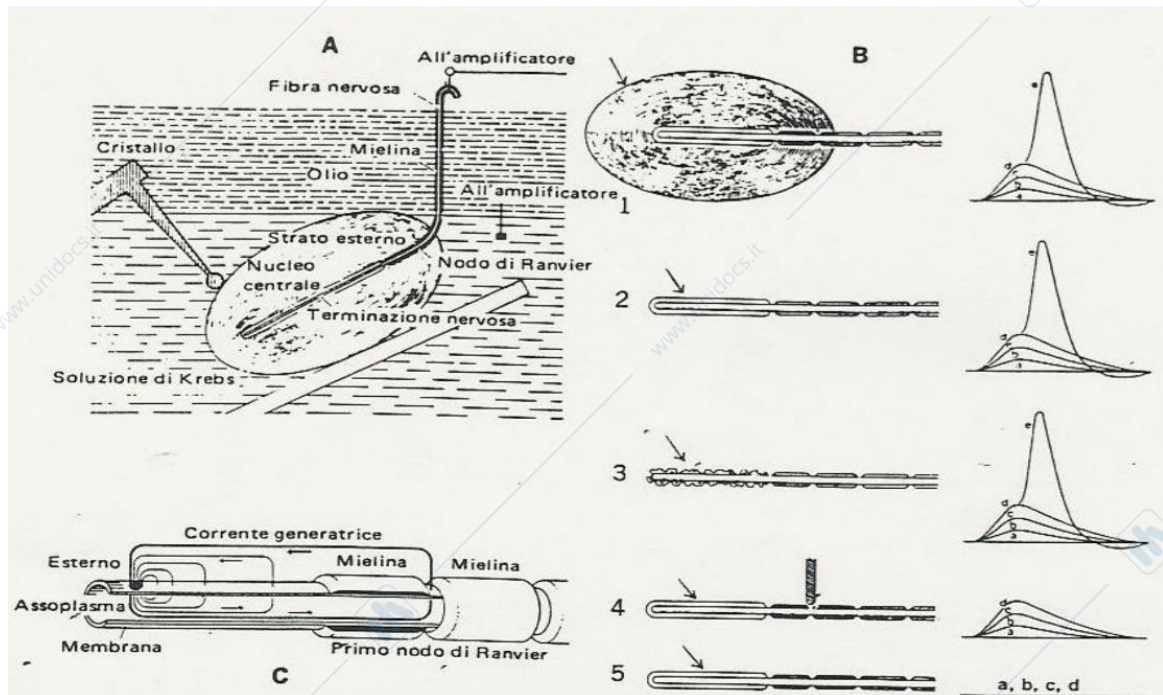
Modello dei meccanismi di attivazione e di controllo in un corpuscolo di Pacini. In questo schema sono illustrati gruppi di vescicole nell'assone che liberano glutammato (piccoli pallini gialli) in seguito all'attivazione del canale di trasduzione gruppi di vescicole nella cellula lamellare che liberano GABA (acido gamma-aminobutirrico, verde), e la distribuzione dei recettori per il GABA e per il glutammato.

Quindi ci sono degli studi in cui hanno collegato il modellino semplice meccanico a un'azione neuromodulatoria e neurotrasmettitoria in quanto la pressione (lo stimolo meccanico) porterebbe alla generazione del potenziale d'azione ma anche alla liberazione di glutammato che a sua volta porterebbe alla liberazione dell'acido γ -aminobutirrico che andrebbe ad inibire durante la pressione.

L'importante è sapere che dallo studio meccanico si è arrivati a fare una spiegazione in base alla liberazione di neurotrasmettitori. È stato provato che in realtà è un meccanismo che collega la parte lamellare alla parte nervosa.

I corpuscoli di Pacini, che hanno questa forma a pallone da rugby (forma ellissoidale), sono sensibili per deformazioni di 0,8 micron se la stimolazione avviene perpendicolarmente all'asse della fibra nervosa. C'è anche una direzione dello stimolo, non soltanto l'intensità.

Se si prova a mettere il corpuscolo di Pacini in una piccola camera iperbarica, una pressione non portava risposta, quindi è un recettore specifico della pressione particolarmente sensibile a come arriva la direzione dello stimolo.



Immagine

A: illustra il metodo di stimolazione del corpuscolo di Pacini, isolato col suo assone dal mesentero di gatto. Le registrazioni di potenziale generatore e dei potenziali d'azione vengono effettuate con un elettrodo sull'assone e l'altro nel volume conduttore intorno al corpuscolo. L'elettrodo registratore a volte viene posto più vicino al corpuscolo per osservare meglio i potenziali generatori. Una punta di vetro attaccata a un cristallo di sale di Rochelle si muove quando il cristallo viene attivato da brevi impulsi.

B: in **1** le registrazioni *a, b, c* e *d* mostrano l'aumento del potenziale generatore prodotto da stimoli sempre più forti, che in *e* evocano un potenziale generatore, il quale raggiunto un livello di scarica per l'assone dà luogo ad un potenziale d'azione propagato. Tale sequenza è immutata in **2** dopo l'eliminazione di tutte le lamelle esterne del corpuscolo e in **3** dopo l'eliminazione dei pezzetti del nucleo centrale. In **4**, la pressione sul nodo di Ranvier blocca la formazione del potenziale d'azione senza però influenzare il processo generatore. Le registrazioni in **5** mostrano che la stimolazione meccanica del nucleo centrale decapsulato non provoca alcuna risposta quando l'assone è stato fatto degenerare mediante una sezione effettuata diversi giorni prima.

C: è illustrata la teoria della natura locale della variazione di permeabilità della membrana col risultante flusso di corrente generatrice che raggiunge il primo nodo di Ranvier.

LA PROPRIOCEZIONE

La proprioccezione, che è la sensazione che mi fa capire la posizione del mio corpo nello spazio e la posizione delle diverse parti del mio corpo le une rispetto alle altre, anche ad occhi chiusi, è, insieme a tutte le formazioni vestibolari che rientrano più nel senso dell'equilibrio, quella che ci permette, coadiuvata dal tatto e da altre sensazioni, il **mantenimento della postura**, intesa come posizione nello spazio ma anche posizione in movimento.

Parleremo dei recettori della proprioccezione, della proprioccezione, le vie attraverso cui i recettori propriocettivi portano l'informazione alla corteccia, i recettori per la proprioccezione nei riflessi spinali e cranici e ripareremo dei propriocettori facendo la locomozione.

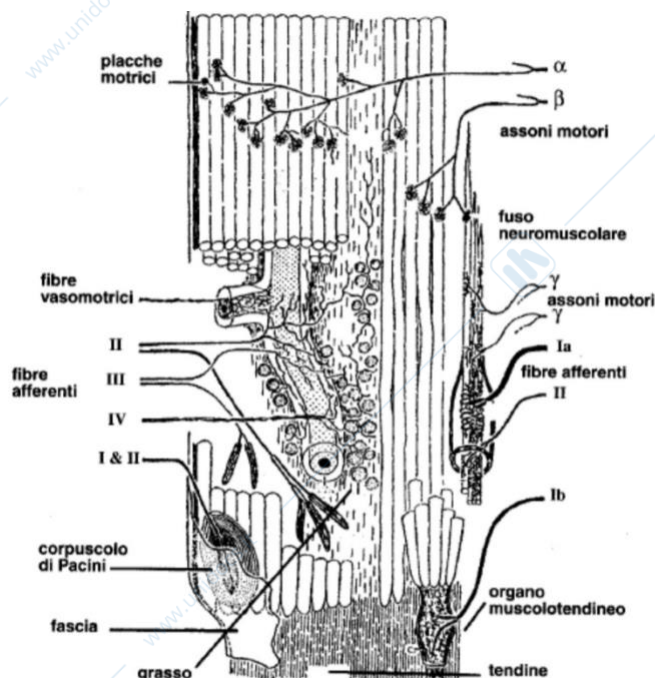
I propriocettori

I propriocettori sono inseriti nei circuiti di controllo del movimento, sono le strutture che mandano l'informazione al cervelletto.

Per *proprioccezione* si intende il senso di posizione e movimento degli arti del corpo che si ha indipendentemente dalla vista.

Propriocettore sta ad indicare recettore di sé, essi forniscono informazioni continue e dettagliate sulla posizione degli arti e di altre parti del corpo nello spazio.

I due propriocettori che studieremo in maniera approfondita sono il **fuso neuromuscolare** e l'**organo muscolo tendineo del Golgi**, però saranno importanti per la proprioccezione anche i *recettori articolari* che invece sono **meccanocettori** e i **recettori per il tatto** anche se meno importanti.



Quindi i fusi neuromuscolari e gli OMTG insieme ai recettori articolari e in parte anche ad alcuni recettori tattili sono responsabili della proprioccezione. Per proprioccezione (dal latino proprius, appartenente a se stesso) si intende il senso di posizione e di movimento degli arti e del corpo che si ha indipendentemente dalla vista.

Se tocco una superficie posso farlo con diverse posizioni del dito ma anche ad occhi chiusi so cosa sto toccando e con quale e in che posizione si trova il dito. Proprioccezione = senso di sé.

I due propriocettori principali sono quindi il fuso neuromuscolare e l'organo muscolo tendineo di Golgi. Sono recettori a livello muscolare e dai muscoli e dalle articolazioni ci viene la posizione del corpo perché abbiamo più di un recettore per la proprioccezione perché la posizione delle nostre parti del nostro corpo nello spazio verrà dalle informazioni che provengono dai muscoli e ciascun muscolo ha due parametri importanti: la forza che sviluppa e la variazione di lunghezza.

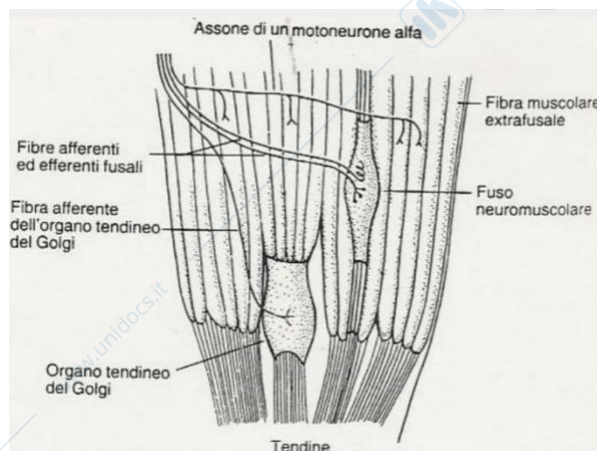
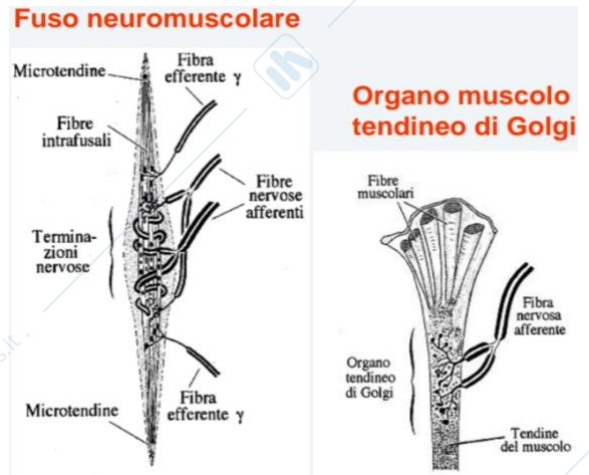
La **forza generata dal muscolo** e la sua eventuale **variazione di lunghezza** dipendono da:

- La lunghezza iniziale del muscolo
- Velocità di accorciamento
- Carichi esterni applicati.

Al sistema nervoso centrale queste informazioni sono portate dal fuso neuromuscolare e dall'organo muscolo tendineo di Golgi.

Il *fuso neuromuscolare* è il propriocettore che ci indica le *variazioni di lunghezza* (strutture in parallelo). Il fuso neuromuscolare è disposto in parallelo, è una struttura abbastanza piccola di circa 1 mm, ma ha i suoi estremi attaccati a quelli delle fibre extrafusali, quindi è una struttura in parallelo.

L'*organo muscolo tendineo di Golgi* è un trasduttore delle *variazioni di tensione* (strutture in serie). L'organo muscolo tendineo di Golgi si trova tra le fibre muscolari e il tendine quindi è una struttura disposta in serie. Posso rappresentare con due molle il muscolo o la singola fibra muscolare e il fuso sarà in parallelo mentre l'organo muscolo tendineo di Golgi è in serie. Quindi strutture in parallelo risentono della variazione di lunghezza mentre l'organo muscolo tendineo di Golgi risente della forza sviluppata. I fusi sono attaccati al muscolo e in parallelo. Sono molto più piccoli ma sono collegati.

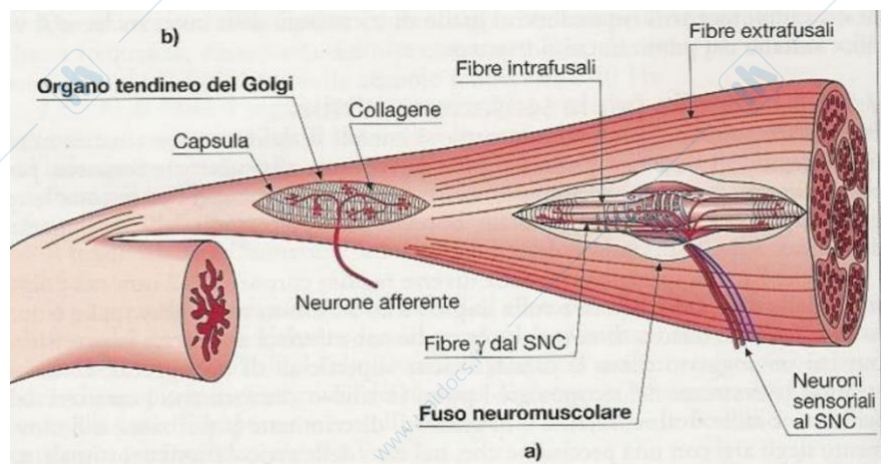


I fusi neuromuscolari e gli organi tendinei del Golgi sono formazioni provviste di capsula che si trovano nei muscoli scheletrici. Le fibre muscolari scheletriche principali, o fibre extrafusali, sono innervate dagli assoni di grande diametro dei motoneuroni alfa. Il fuso neuromuscolare ha una forma affusolata ed è disposto in parallelo con le fibre extrafusali. È innervato sia da fibre afferenti che da fibre efferenti.

L'organo tendineo del Golgi si trova in corrispondenza dalla giunzione tra gruppi di fibre extrafusali e tendine; è quindi in serie con le fibre extrafusali. Ogni organo tendineo è innervato da una sola fibra afferente.

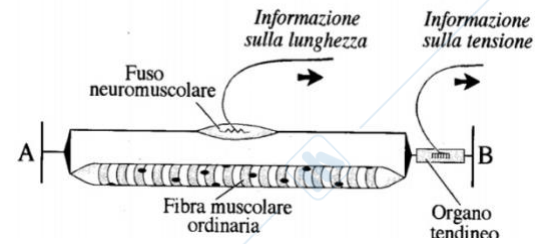
Propriocettori muscolari

- I fusi neuromuscolari si trovano sparsi tra le fibre contrattili (fibre extrafusali) del muscolo. Scaricano in risposta ad un allontanamento delle spire che avvolgono le terminazioni anulospirali presenti al centro del fuso.



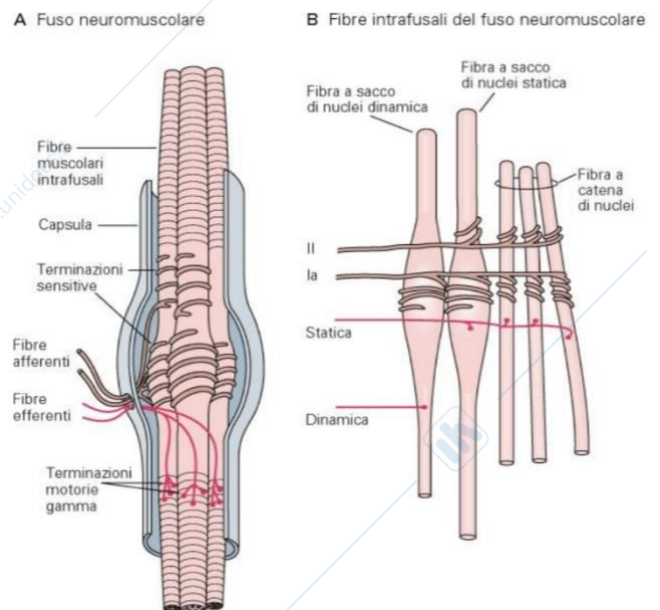
Le spire si allontanano: in seguito ad uno stiramento (allungamento) delle fibre extrafusali (risposta fasica), e in seguito a una contrazione delle miofibrille, in risposta a comandi dei motoneuroni gamma (risposta tonica).

- b) Gli organi tendinei del Golgi sono recettori che collegano il muscolo al tendine. Le terminazioni sensoriali sono intrecciate a fibre collagene della capsula tendinea se le fibre collagene vengono stirate, esse schiacciano le terminazioni sensoriali, attivano il recettore.



FUSO NEUROMUSCOLARE

- Meccanocettori
- Proprioettori
- Recettori del I tipo
- Recettori nervosi
- A lento adattamento
- A scarica spontanea: significa che qualunque sia la lunghezza della mia muscolatura, che sia allungata o meno, io se introduco un sistema di misurazione, registro sempre scariche di potenziale d'azione dal fuso. Noi non perdiamo mai il contatto con ciò che ci sta dicendo il fuso neuromuscolare. La propriocezione è una sensazione che ci serve sempre.



Abbiamo una distribuzione, questo avviene sempre a livello dei recettori, che non dipende di solito dalla dimensione del muscolo.

Il numero dei fusi neuromuscolari che io ritrovo nei diversi muscoli non dipende dalla dimensione del muscolo, ma dal tipo di movimento che quel muscolo farà. Ad esempio ci sono in proporzione più fusi neuromuscolari nei muscoli delle dita della mano che nel quadricipite.

Devo sempre collegare il sensoriale al motorio perché le informazioni sensoriali saranno rielaborate e porteranno al movimento. Per esempio muscoli in cui abbiamo fusi neuromuscolari per poche fibre, quindi collegati in parallelo a poche fibre muscolari, sono gli oculomotori, cioè i muscoli che ci permettono i movimenti degli occhi. L'unici muscoli che non hanno fusi neuromuscolari sono i muscoli dell'orecchio interno.

Il fuso è un recettore dotato di strutture accessorie come avevamo detto per il corpuscolo di Pacini; il fuso ha una **capsula** che contiene del liquido viscoso; in questo caso la capsula e liquido hanno un'unica funzione di protezione. Il liquido viscoso serve per diminuire gli attriti all'interno della struttura e la capsula per far sì che questo fuso abbia la sua forma e sia isolato dal resto.

Fibre intrafusali

Poi ha delle strutture accessorie che sono le fibre intrafusali, cioè fibre muscolari molto piccole, polinucleate come le fibre muscolari scheletriche ma hanno dimensioni molto più piccole, di pochi micron di diametro e molto corte, e sono di due tipi differenti.

➤ Fibre intrafusali a catena nucleare

All'interno di ciascun fuso neuromuscolare a livello di uomo o animali più evoluti, abbiamo delle fibre che hanno i nuclei disposti uno di fila all'altra, perciò chiamate fibre a catena nucleare o a catena di nuclei. Di solito ce ne sono da 2 a 5 all'interno di ciascun fuso.

➤ Fibre intrafusali a sacco

Poi ci sono fibre chiamate a sacco o borsa di nuclei che hanno i nuclei tutti al centro. Queste fibre si suddividono a loro volta in *dinamiche* e *statiche*.

In un fuso neuromuscolare abbiamo di solito una fibra a sacco di nuclei definita dinamica e una fibra a sacco di nuclei definita statica. Dunque abbiamo delle fibre intrafusali specifiche suddivise in fibre a catena nucleare e fibre a sacco o borsa di nuclei.

Una caratteristica molto importante di queste fibre muscolari è che hanno la componente contrattile, cioè i sarcomeri, soltanto ai loro estremi: la parte muscolare è soltanto ai poli delle fibre intrafusali.

Il fuso neuromuscolare ha diverse particolarità ma ha la funzione di seguire le variazioni di lunghezza del muscolo. **Il fuso è un recettore di lunghezza**, in maniera specifica è un **recettore di allungamento**, allungamenti che possono avvenire con velocità diverse.

Quando faccio un qualunque movimento, dal più piccolo al fatto stesso di camminare o di alzare un peso, porto in stiramento alcuni muscoli e ciò avviene con velocità diverse. Dal punto di vista di *controllo del movimento* non è una cosa da poco perché se mi muovo lentamente avrò più tempo di fare controlli ma se trovo un ostacolo e lo devo evitare rapidamente il modo in cui le mie diverse parti devono apportare informazioni cambia molto.

Proprio sulla *velocità di movimento* e sull'*incapacità di movimenti/controlli veloci* si basa il fatto che si può cadere. Si cade spesso perché non riacquistiamo la giusta postura in seguito a perturbazioni che richiedono variazioni rapide.

Il fuso neuromuscolare non ha un'unica fibra afferente, ma **ha due fibre afferenti**:

▪ Fibra afferente Ia o A α

Specializzata nel seguire la velocità di allungamento del muscolo ed è classificata di tipo IA o A α che sono fibre di grande diametro con maggiore velocità di conduzione. Queste fibre di tipo IA (si va dalla periferia al centro) sono fibre che avvolgono a spirale la fibra intrafusale. Di fibra afferente di tipo IA ce n'è una per fuso e dentro di esso non ha la guaina mielinica e va ad avvolgersi a spirale al centro di tutte le fibre (sia a catena o a sacco che siano dinamiche o statiche).

▪ Fibra afferente II o A β

Poi c'è una seconda fibra classificata di tipo II o A β che invece termina alle fibre a catena di nuclei e alla fibre a sacco nucleare statiche.

Quindi la fibra di tipo I interagisce con tutte le fibre intrafusali mentre la fibra di tipo II usa come strutture accessorie solo le fibre muscolari intrafusali di tipo a borsa statica e a catena. Le fibre intrafusali sono strutture accessorie perché in pratica sono quella parte del fuso che non è nervosa, cioè non ha i canali recettoriali, ma, essendo collegata in parallelo quando stiro le fibre del muscolo stirerò anche le fibre intrafusali e quello che avviene è un'apertura dei canali. Esso è un *meccanocettore* in questo modo.

Quando stiro il muscolo la parte nervosa che lo avvolge viene a sua volta stirata e quindi si aprono i canali. Uno stiramento della membrana porta all'apertura dei canali.

Le fibre a borsa nucleare dinamica hanno soltanto un'innervazione, saranno le principali responsabili delle informazioni sulla velocità di allungamento del muscolo.

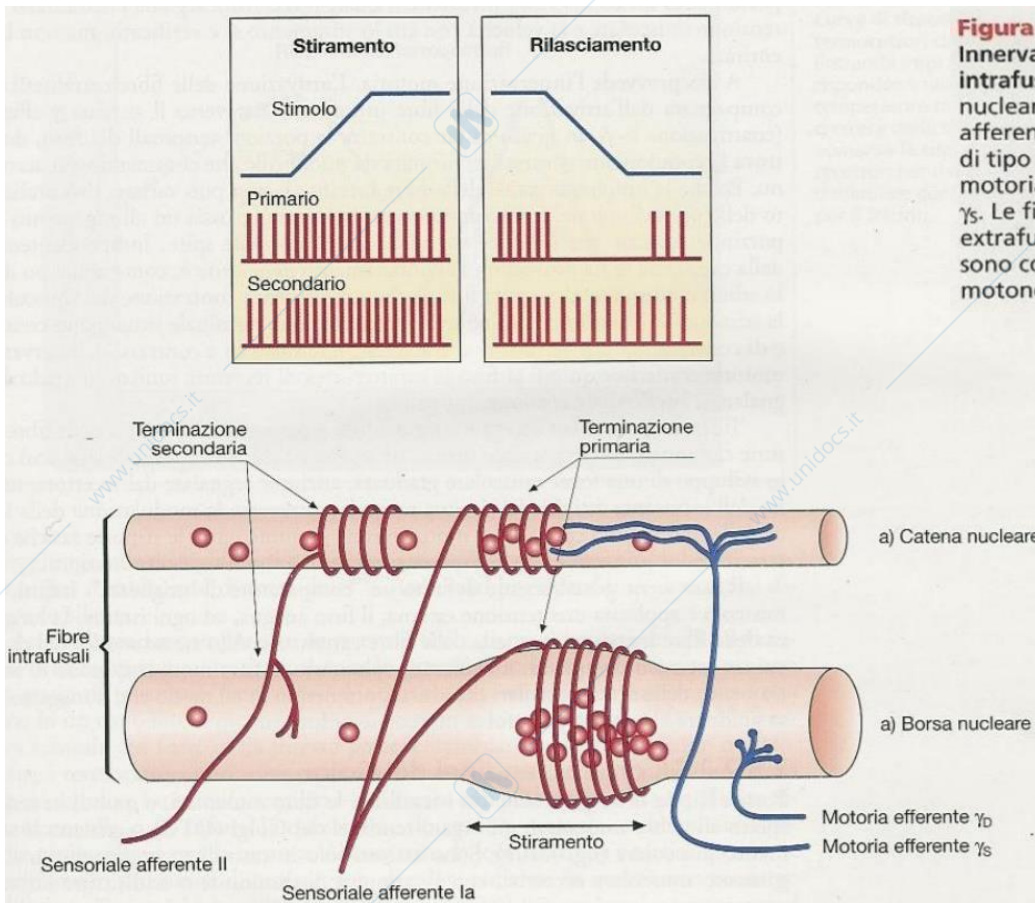


Figura 7.11
Innervazione delle fibre intrafusali (a borsa o sacco nucleare e a catena nucleare): afferente sensoriale con fibre di tipo Ia e II; efferente motoria dai motoneuroni γ_D e γ_S . Le fibre muscolari extrafusali (non mostrate) sono connesse ai motoneuroni α .

Fibre II: vel 40 m/s.

Fibre Ia: vel 100 m/s.

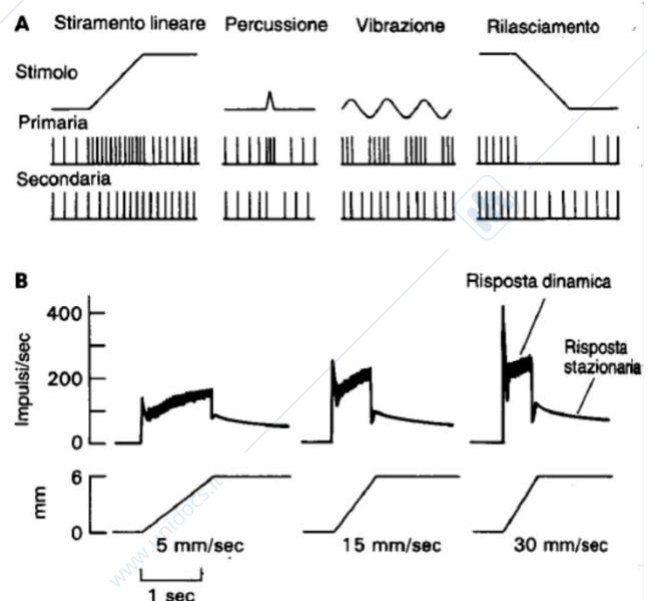
Proprietà statiche e dinamiche del fuso neuromuscolare

Nel muscolo si parla di fibre muscolari e fibre nervose.

- Le fibre nel fuso sono le fibre primarie che vengono dette anche **fasiche** perché hanno una risposta veloce e seguono la velocità di allungamento del muscolo.
- Le fibre secondarie o **toniche** perché sono più lente nella risposta e sono particolarmente sensibili per l'entità dell'allungamento.

Quando stiro la fibra rispondono entrambe, ma se vado a registrare le frequenze dei potenziali d'azione lungo le fibre afferenti avrò delle differenze.

Se vado dalla lunghezza iniziale in cui ho sempre una scarica ad una lunghezza maggiore vedo che, registrando dalle fibre afferenti di tipo IA, ho un aumento della frequenza nella fase di allungamento. Mentre le fibre secondarie sono particolarmente sensibili alla risposta quando ho raggiunto la fase tonica, cioè quando sono alla lunghezza cui desidero arrivare e mi fermo a questo livello. Se invece di un allungamento che ha una fase costante,



rimango a quella lunghezza per un tempo prolungato, faccio una percussione su un muscolo, quindi un colpo e basta, mi rispondono solo le fibre IA.

Il fuso neuromuscolare è inserito per esempio nel riflesso rotuleo; anche una vibrazione, cioè allungare e poi tornare alla fase iniziale mi porta a una variazione della risposta nella fibra fasica rispetto alla fibra tonica.

Se invece di allungare il muscolo o il fuso, perché è la stessa cosa, dato che sono in parallelo, lo andassi ad accorciare, perderei l'informazione dal fuso, quindi *il fuso non soltanto ha due fibre afferenti ma anche un'innervazione efferente che sono i motoneuroni gamma*.

I fusi neuromuscolari a livello del midollo spinale e del tronco encefalico hanno dei motoneuroni di dimensioni più piccole ma vicini ai motoneuroni alfa. I motoneuroni gamma vanno sugli stessi muscoli innervati dai motoneuroni alfa, solo che questi **motoneuroni gamma innervano solo le fibre muscolari intrafusali**.

Questo è un segno di evoluzione perché ci sono due distinte innervazioni per le fibre extrafusali e per le fibre intrafusali.

Le variazioni di stiramenti a cui sono sensibili i fusi neuromuscolari sono a livelli di micron.

Se faccio un allungamento a 5 mm/s (immagine di prima) e seguo la frequenza di scarica delle fibre afferenti IA osservo che aumenta la frequenza soprattutto nella fase di stiramento.

A velocità sei volte maggiore arrivo a frequenze di 600 potenziali d'azione al secondo rispetto a quello di prima; se ho una variazione di lunghezza in questo modo si dice a **una variazione a rampa**.

Una rampa è una variazione di lunghezza in cui ho una fase di accelerazione poi raggiungo una velocità costante e poi mi fermo. 5 mm/s è la velocità costante in un tratto della rampa.

In realtà una rampa la posso scomporre in un andamento della *velocità* e in un andamento dell'*accelerazione*: l'accelerazione è la derivata della velocità.

Si osserva che sarebbe più corretto dire che i fusi neuromuscolari nella loro componente IA sono sensibili addirittura alla fase di accelerazione, cioè a quei primi periodi in cui non ho ancora raggiunto la velocità costante. Non vi segnalano soltanto la variazione di lunghezza e in maniera specifica la velocità di allungamento ma arrivano a fare delle modificazioni di scariche, quindi avrò informazioni dettagliate al punto da indicarmi fasi di accelerazione, velocità costante e decelerazione.

Questi recettori sono così complessi poiché sono i sistemi di controllo e d'invio dell'informazione per tutti i nostri tipi di movimento (anche parlare). Sono sensibili all'accelerazione.

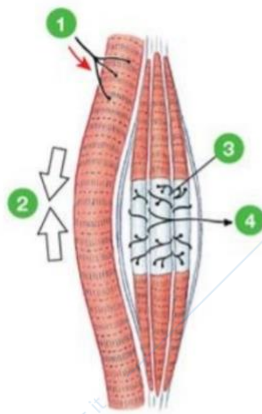
Funzioni dei motoneuroni gamma

Lo stimolo arrivato con la propriocezione è l'allungamento del muscolo. Il fuso neuromuscolare continua a scaricare anche quando il muscolo ha un accorciamento minimo perché abbiamo un'innervazione di tipo gamma. A differenza delle fibre muscolari extrafusali, le fibre muscolari intrafusali hanno la parte contrattile soltanto ai poli e sono fissate per essere in parallelo al muscolo.

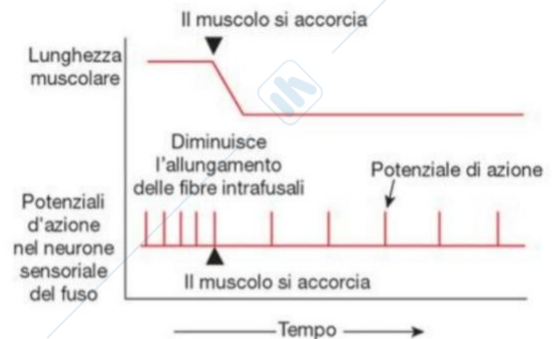
Quando vado a stimolare e arriva l'azione del motoneurone, tutte le fibre contrattili vanno in contrazione, si accorciano e, se non ci fosse l'innervazione gamma quando le fibre muscolari si contraggono il fuso diventerebbe più corto (il muscolo si accorcia) perché è in parallelo, dunque perderei l'informazione.

Invece si parla di **coattivazione alfa-gamma** intendendo una situazione in cui quando per informazioni discendenti comunque quando c'è eccitazione dei motoneuroni alfa abbiamo contemporaneamente anche l'attivazione dei motoneuroni gamma. Questi ultimi vanno ad innervare le parti polari del fuso (delle fibre intrafusali). Il muscolo leggermente si accorcia mentre il fuso neuromuscolare mantiene più o meno una lunghezza in cui manda un segnale che non è quello di allungamento perché non si sta allungando sarà un segnale in cui rimane quella che era la scarica spontanea iniziale però ho sempre l'informazione.

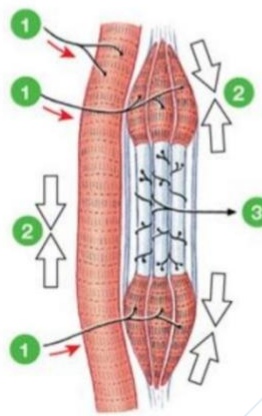
C'è questo sistema di innervazione che fa sì che abbia sempre le informazioni, che non perda la mia capacità di propriocezione.



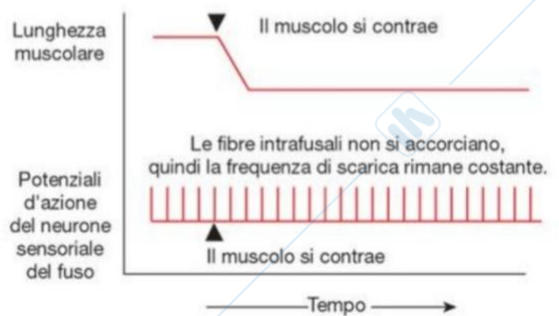
- 1 Il motoneurone alfa scarica.
- 2 Il muscolo si contrae.
- 3 Diminuisce l'allungamento del centro delle fibre intrafusali.
- 4 La frequenza di scarica del neurone sensoriale del fuso diminuisce.



(b) La coattivazione alfa-gamma mantiene i fusi funzionali quando il muscolo è contratto.



- 1 Il motoneurone alfa scarica e contemporaneamente scarica anche il motoneurone gamma.
- 2 Il muscolo si contrae
- 3 L'allungamento del centro delle fibre intrafusali non si modifica. La frequenza di scarica del neurone sensoriale del fuso rimane invariata.



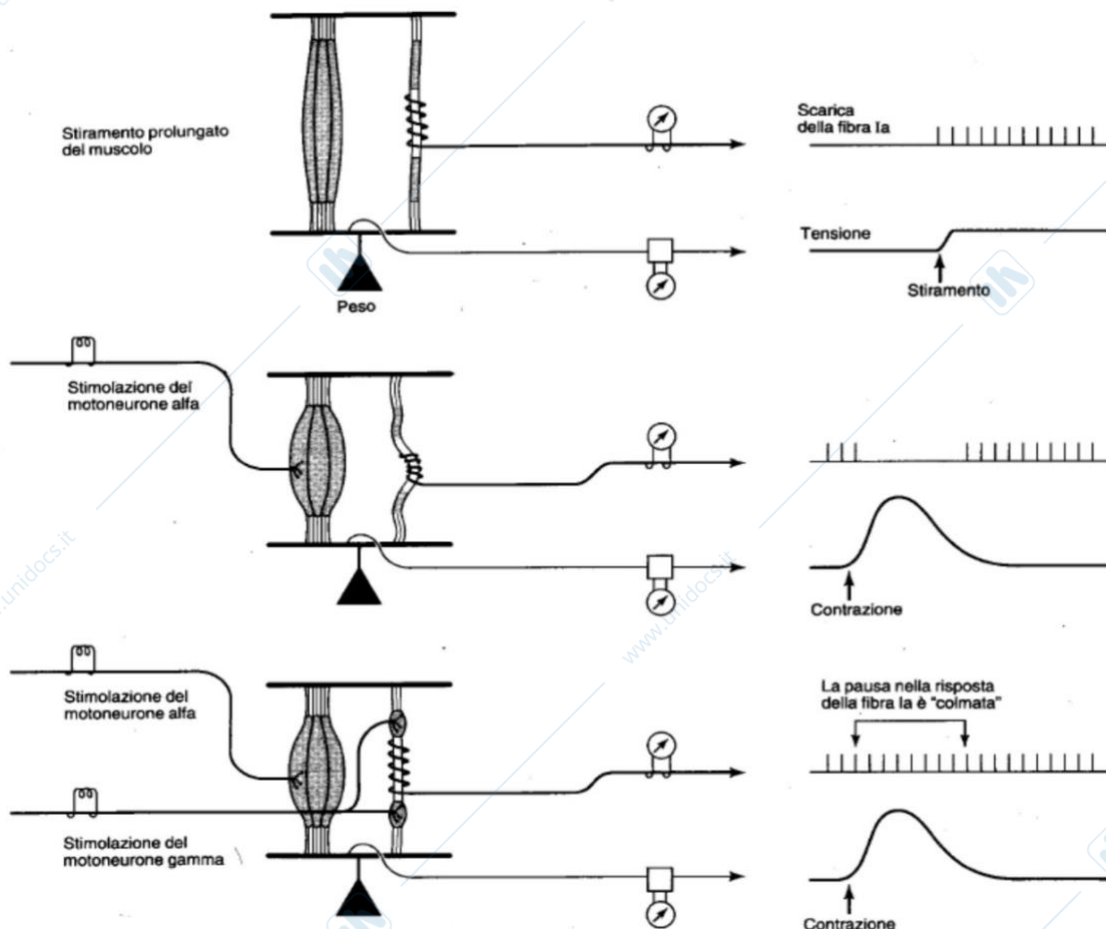
I muscoli hanno azioni che possono essere sinergiche od opposte e l'insieme di tutte le informazioni che mi arrivano dalla muscolatura mi fanno capire esattamente qual è la posizione dell'arto nello spazio perché non si può capire da un muscolo solo. I motoneuroni gamma sono importanti proprio nel controllo del movimento. Questi motoneuroni gamma hanno anche un'altra funzione: **migliorare il nostro controllo di muscolatura e movimento e quindi variare le nostre sensazioni** cioè noi possiamo avere una coattivazione alfa-gamma che permette di avere informazioni dai fusi neuromuscolari quando un muscolo si contrae, ma quando dobbiamo compiere dei movimenti con particolare attenzione, allora abbiamo anche un'attivazione dei motoneuroni gamma indipendente dai motoneuroni alfa.

Ci sono motoneuroni gamma sia per le fibre statiche che dinamiche.

I motoneuroni gamma hanno due funzioni: la prima è quella precedente, la seconda è quella di **aumentare la sensibilità del fuso**. La sensibilità di un recettore è la risposta in seguito all'intensità dello stimolo.

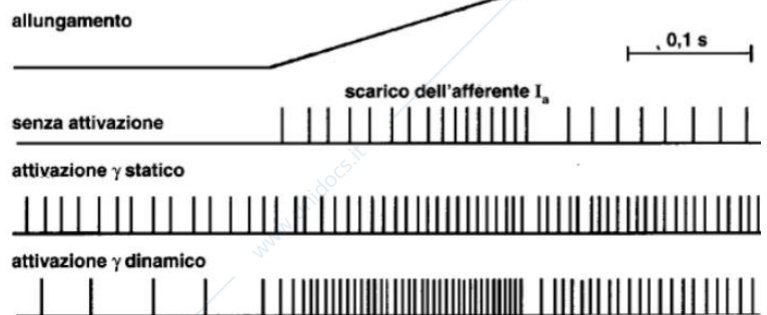
Aumentare la sensibilità e quindi essere più sensibile di un altro significa rispondere per qualcosa che nell'altro non fa superare la soglia. I motoneuroni gamma talvolta vengono attivati prima nelle fibre dinamiche o statiche perché attivare i motoneuroni gamma significa fare un certo stiramento del fuso. Se per fare la prima scarica del potenziale d'azione il fuso doveva essere stirato di un mm, il fuso neuromuscolare è già stato stirato ed è come se avesse già mezzo mm di stiramento, quindi quando applico 1 mm di stiramento mi dà una risposta di maggiore frequenza.

Avrò un'attivazione e un controllo molto più raffinato.



C'è una **funzione di mantenimento dell'informazione sensoriale e di sensibilizzazione del fuso**. Tutto questo sarà modulato dai sistemi discendenti e dal SNC che quando organizzerà il piano motorio avremo questo fatto.

Un'attivazione non fisiologica dei motoneuroni gamma porterà a risposte non fisiologiche dal muscolo. Senza attivazione la prima afferente è una scarica, se è una fibra dinamica che attiva i motoneuroni dinamici per la stessa variazione assume un'azione molto maggiore.



Ciò è stato studiato anche nel gatto.

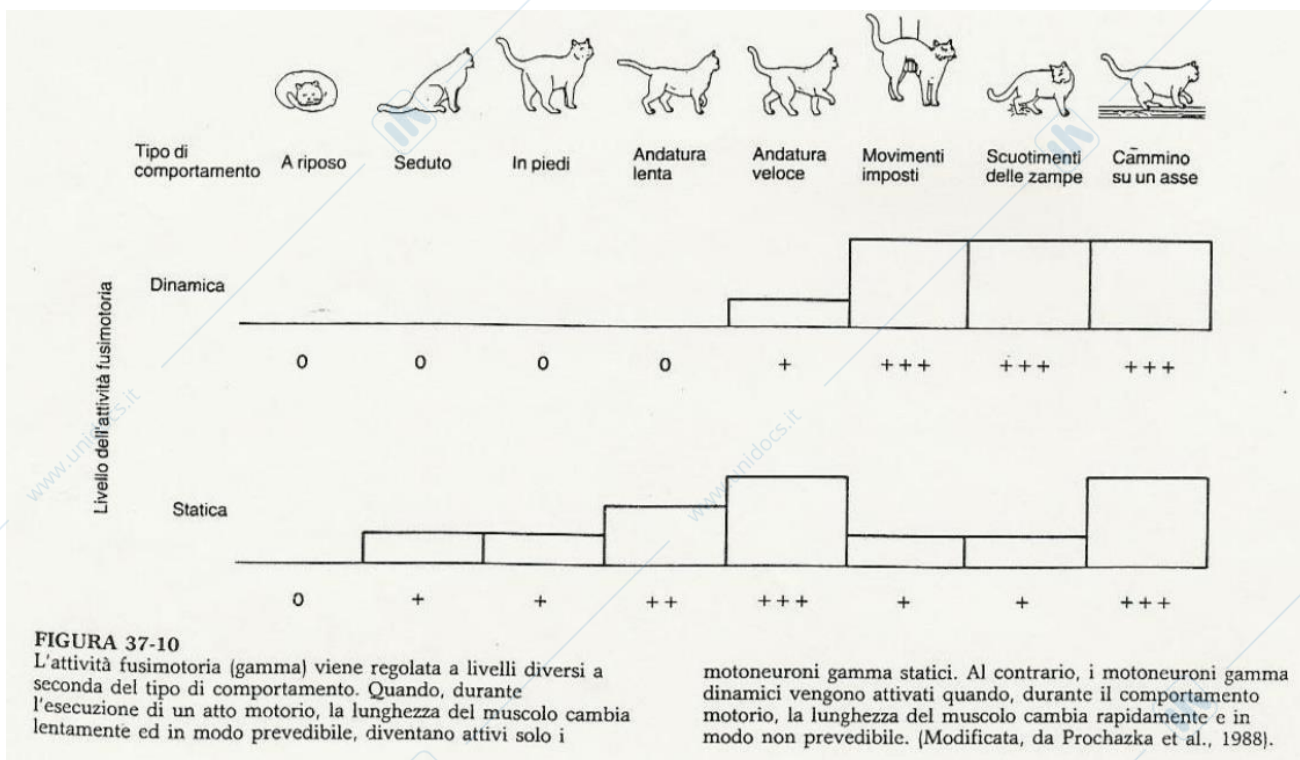
Per esempio un gatto a riposo acciambellato non avrà bisogno di un'attivazione prima dei motoneuroni gamma.

Già la posizione seduta lo porterà ad avere bisogno di un maggior controllo del movimento e quindi della sua propriocezione e fino ad un'andatura lenta non occorre attivare i motoneuroni gamma in modo indipendente.

Se inizia a muoversi ad un'andatura veloce incomincerà l'attivazione dei dinamici.

Se ad esempio lo prendete da sotto la pancia e lo tirate su avrà una risposta muscolare diversa dipendente dal modo in cui lo prendete e se ha voglia di venire da voi oppure no.

Se lo mettete a camminare su un'asse sottile avrà attivato tutti i suoi controlli sulla propriocezione perché dovrà capire bene come muoversi e avere le informazioni momento per momento di quello che sta facendo.



ORGANO MUSCOLO TENDINEO DI GOLGI

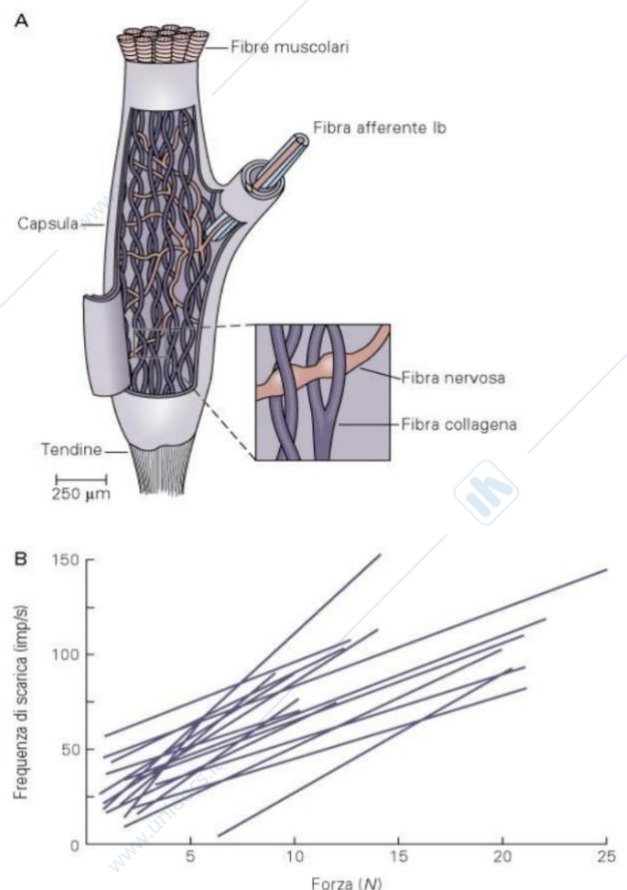
Recettore capsulato, lungo circa 1mm e largo 0,1mm.

Non c'è soltanto un organo muscolo tendineo di Golgi per muscolo ma ce ne sono in numero che varia a seconda di quanto sarà controllato e complesso il movimento che il muscolo andrà a fare.

L'organo muscolo tendineo di Golgi è un meccanocettore, recettore del I tipo con un adattamento tonico in cui la deformazione della membrana avviene quando la forza provoca questa modificazione.

Esso segnala la forza sviluppata dalle fibre muscolari e serve a mantenere un livello stazionario della forza, ad esempio contrastando gli effetti che la riducono come la fatica o che la aumentano come un eccessivo stiramento in contrazione.

Negli anni passati l'organo muscolo tendineo di Golgi era considerato un recettore che interveniva solo in casi estremi, quando c'era troppa forza; invece serve a modulare la forza, non solo a risentirla e a darci le informazioni, e ha assunto un ruolo più importante nella propriocezione, nel controllo del movimento e nel mantenimento della postura.



Anche l'organo muscolo tendineo di Golgi ha una capsula con liquido viscoso che serve di protezione (serve la viscosità perché se ci sono altre fibre diminuiscono gli attriti).

La fibra afferente di tipo IB perde la guaina mielinica e si intreccia. Maggiore sarà la forza, maggiore sarà quello che viene risentito dall'organo muscolo tendineo di Golgi. Esso avrà una frequenza di scarica che aumenta all'aumentare della forza sviluppata dal muscolo quindi seguirà la forza sviluppata dal muscolo. La massima forza la avremo o in una contrazione isometrica o quando porto in stiramento (contrazione eccentrica).

Abbiamo diversi organi muscolo tendinei di Golgi che risentono di questo e la caratteristica importante è che all'interno dello stesso muscolo abbiamo diversi organi muscolo tendinei di Golgi che sono collegati anche soltanto a 2/10 fibre muscolari.

Sono quindi recettori sensibili seguono fedelmente la forza sviluppata dalle singole fibre muscolari.

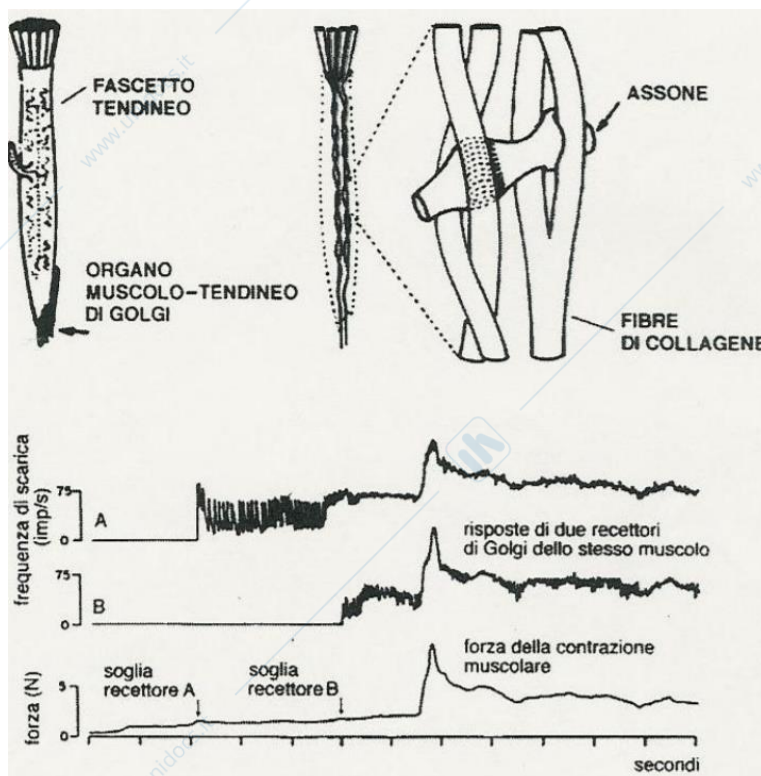


Figura 10.12 - Struttura degli organi muscolotendinei del Golgi (sopra) e risposte alla contrazione muscolare di due diversi recettori ospitati nello stesso muscolo. Si notano la diversa soglia dei due recettori e la stretta analogia tra il profilo della forza muscolare e quello della scarica di entrambi i recettori.

Se mostro nel tempo la forza sviluppata da un gruppo di fibre muscolari collegato a due organi muscolo tendinei di Golgi e osservo la frequenza delle scariche dei potenziali d'azione dei due diversi organi muscolo tendinei di Golgi, osservo che uno supererà la soglia per una forza sviluppata dal muscolo di circa 2 newton e incomincerà ad avere una frequenza di scarica. Via via che le fibre muscolari che sono diverse per i due recettori sviluppano più forza, si attiverà anche il secondo. Quando il muscolo viene stirato quindi abbiamo uno sviluppo di forza maggiore avremo un aumento della tensione molto forte.

L'organo muscolo tendineo di Golgi segue fedelmente lo sviluppo di forza che noi generiamo anche per forze relativamente piccole.

Quando afferro un oggetto e cerco di portarlo verso l'alto, sarà importante avere informazioni sensoriali ma anche informazioni di tipo propriocettivo per la posizione della mano e per la forza da sviluppare.

Quando facciamo un semplice movimento come quello, abbiamo dietro un controllo di movimento e una serie di circuiti nervosi che sono notevoli. Prima si pensava che il Golgi si attivasse soltanto per sviluppi di forza molto elevati; il muscolo sviluppa sia forza attiva sia forza passiva e in un primo tempo l'organo muscolo tendineo di Golgi era stato collegato soltanto allo sviluppo di forza passiva.

Per piccoli allungamenti (1/2 mm) il fuso che è molto più sensibile risponde lo stesso, ma non ho uno sviluppo di tensione passiva elevato perché sono sempre nel range di lunghezza ottimale e quindi il Golgi non rispondeva. Il fatto importante è che anche quando ho impercettibili variazioni di lunghezza del fuso perché il muscolo o è in contrazione isometrica o si sta leggermente accorciando io riesco ad avere

informazioni propriocettive più precise perché in quella situazione il Golgi risente della forza e la forza è maggiormente sviluppata.

Quindi fra i due propriocettori c'è una collaborazione nel passaggio dell'informazione.

Se pensiamo ad un movimento di un'articolazione in cui ho propriocezione, informazioni che mi vengono da più recettori. Anche se uno può essere carente perché faccio un allungamento più piccolo, i due recettori in realtà si completano perché il muscolo sviluppa forza a variazioni di lunghezza e i due riescono ad utilizzare tutte le informazioni.

Questi tre recettori principali (fuso neuromuscolare, organo muscolo tendineo del golgi e corpuscolo di pacini) serviranno per parlare poi di sensazione propriocettiva o di sensazione del tatto per quanto riguarda il Pacini.

