

Divisione efferente motoria e riflessi

Recettori sensoriali

Recettori sensoriali

Il sistema somato-sensoriale decodifica i processi della ricezione sensoriale. Gli stimoli provenienti dal mondo esterno vengono percepiti grazie a delle strutture specializzate: i recettori. Sono strutture che percepiscono il segnale, lo trasducono e lo amplificano.

In base all'origine dello stimolo distinguiamo:

- *esterocettori* (recettori dei sensi classici)
- *enterocettori* (come i propriocettori o i chemocettori interni).

In base alla fonte di energia a cui sono sensibili distinguiamo:
chemocettori

meccanocettori : deformazioni meccaniche

fotocettori : stimoli luminosi nella retina

termocettori : variazioni di temperatura (*frigocettori* e *calocettori*)

nocicettori : danno tissutale di natura chimica o fisica

chemocettori: gustativi, olfattivi, osmolarità, PO₂, PCO₂

Da un punto di vista morfologico, possono essere distinti in:

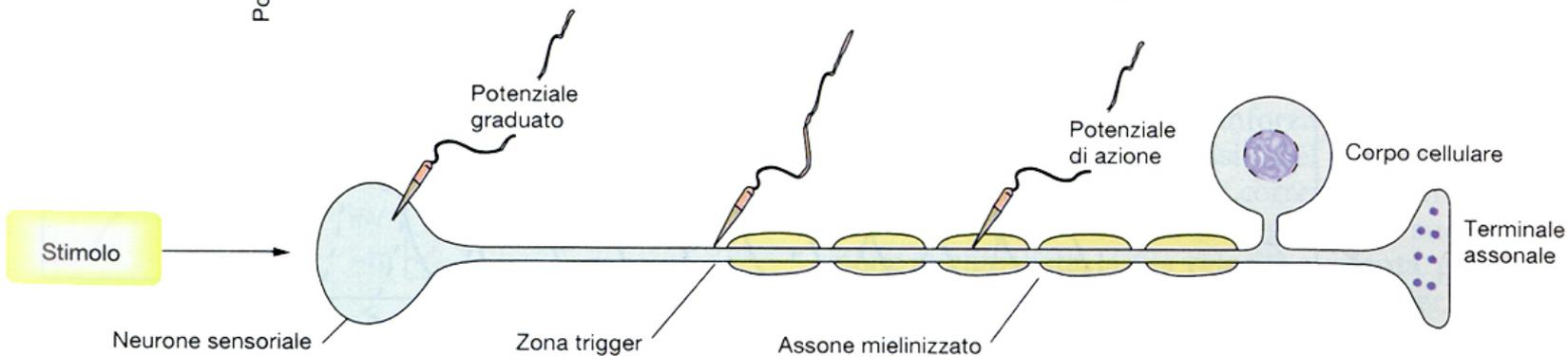
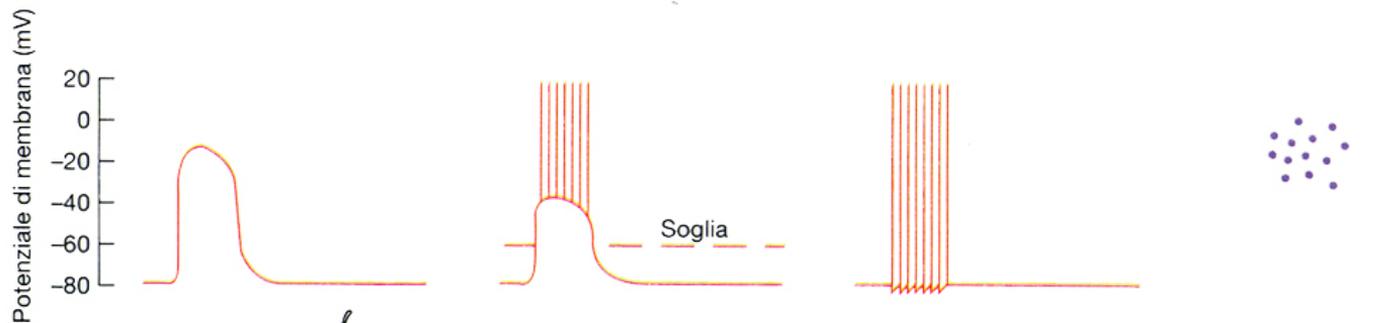
- terminazione nervosa libera, porzione terminale non mielinizzata di un neurone sensitivo, definito “*recettore del I° tipo*”, può presentare delle strutture accessorie specializzate e genera un potenziale locale
- cellula specializzata e distinta dalla fibra afferente, definita “*recettore del II° tipo*”, genera un potenziale di recettore ed entra in sinapsi con una fibra afferente sensitiva;
- esiste poi un particolare tipo di recettore, definito “*recettore del III° tipo*”, che è collegato alla fibra afferente tramite un interneurone (fotorecettori).

RECETTORI SENSORIALI

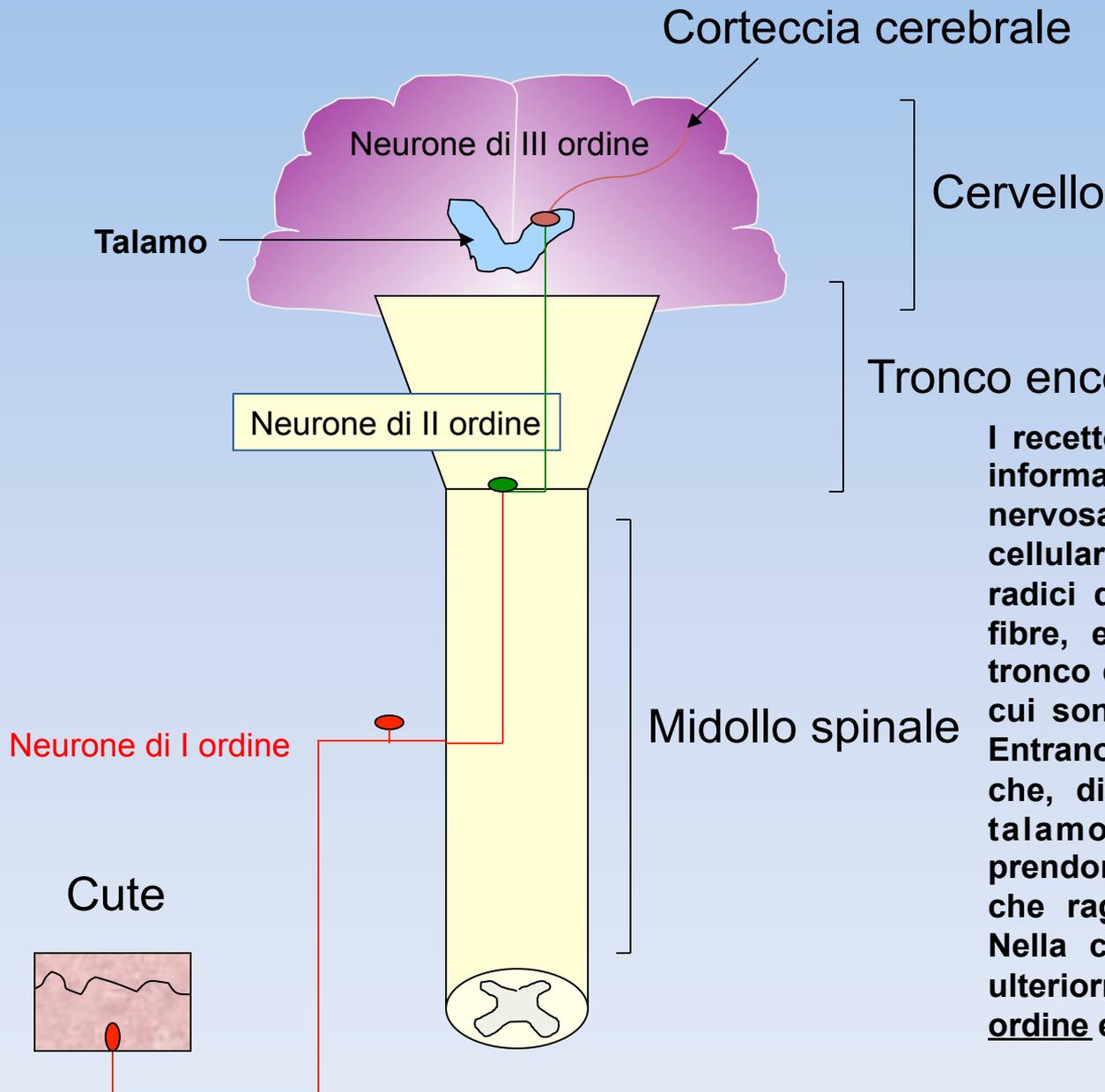
(a) Stimolo debole



(b) Stimolo forte



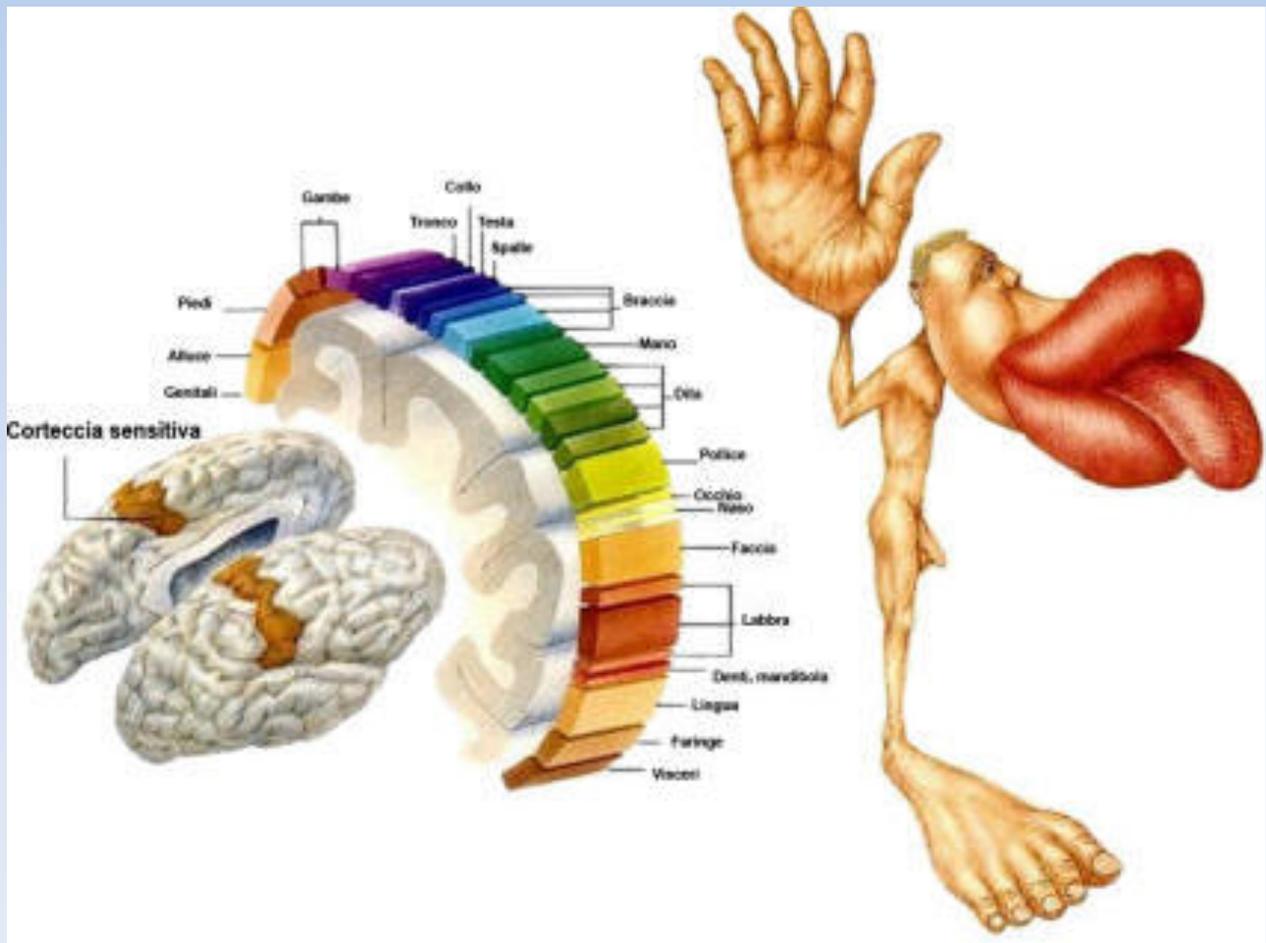
Vie sensoriali afferenti



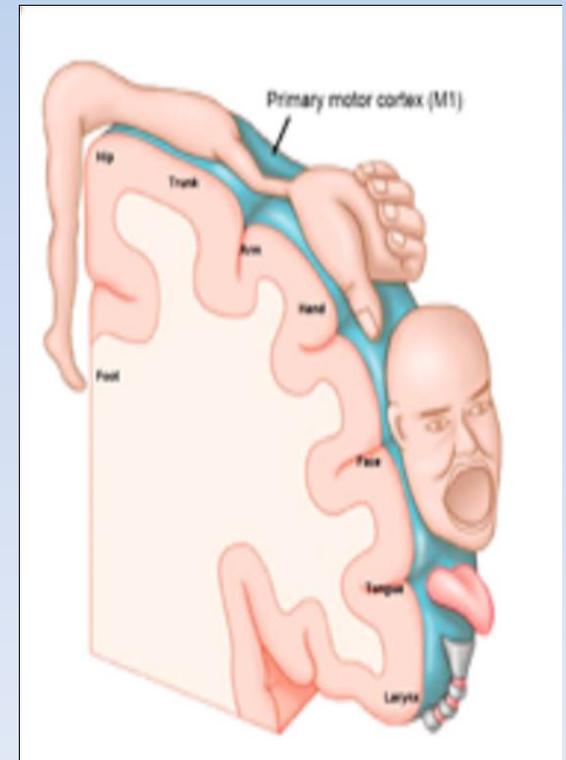
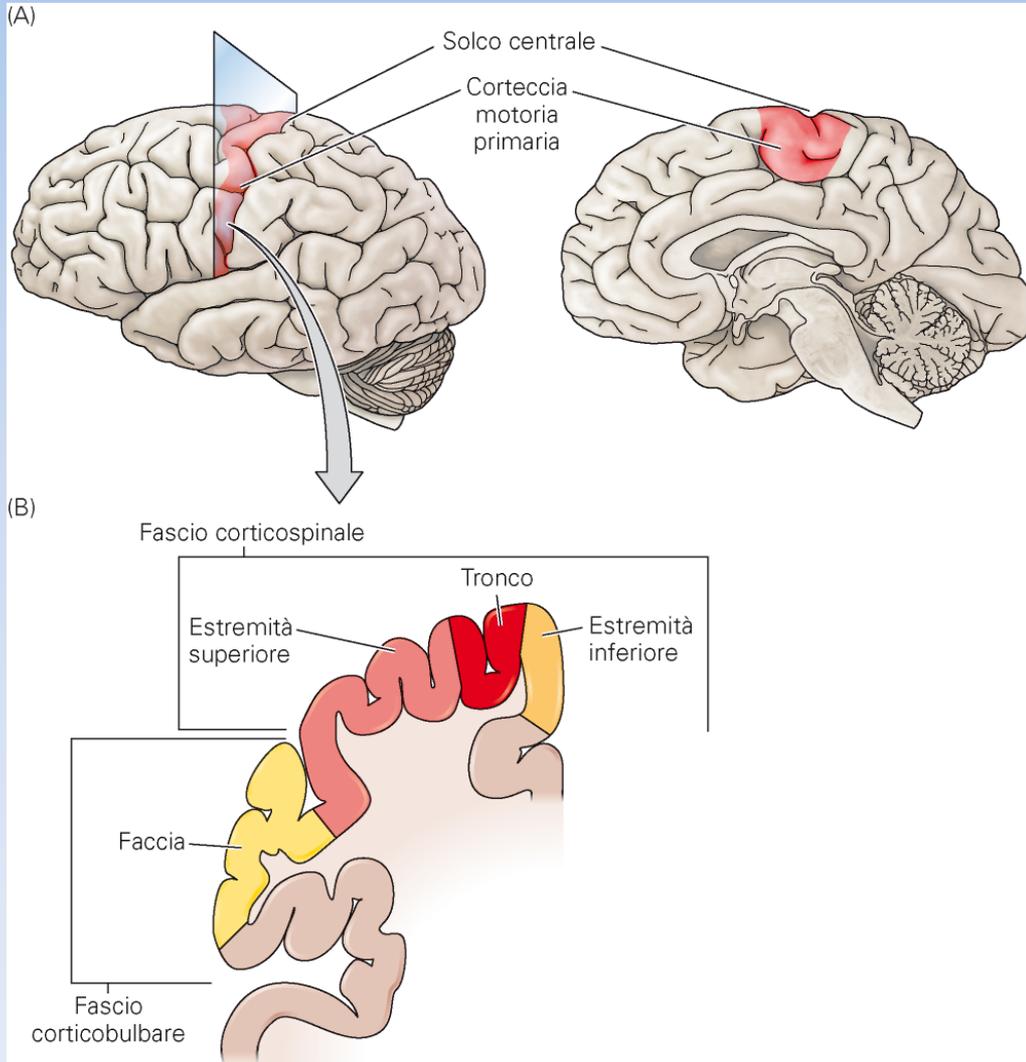
I recettori localizzati alla periferia inviano informazioni al SNC attraverso una fibra nervosa afferente (sensitiva), il cui corpo cellulare è localizzato nei gangli delle radici dorsali o dei nervi cranici. Queste fibre, entrate nel midollo spinale o nel tronco encefalico, salgono verso i centri a cui sono destinate (neuroni di I° ordine). Entrano in sinapsi con neuroni di II° ordine che, di norma decussano e arrivano al talamo. Nei diversi nuclei talamici prendono origine i neuroni di III° ordine che raggiungono la corteccia cerebrale. Nella corteccia le informazioni vengono ulteriormente elaborate da neuroni di IV° ordine e di ordine superiore.

Elaborazione centrale

Homunculus sensitivo di Sherrington e Penfield



Homunculus motorio di Sherrington e Penfield



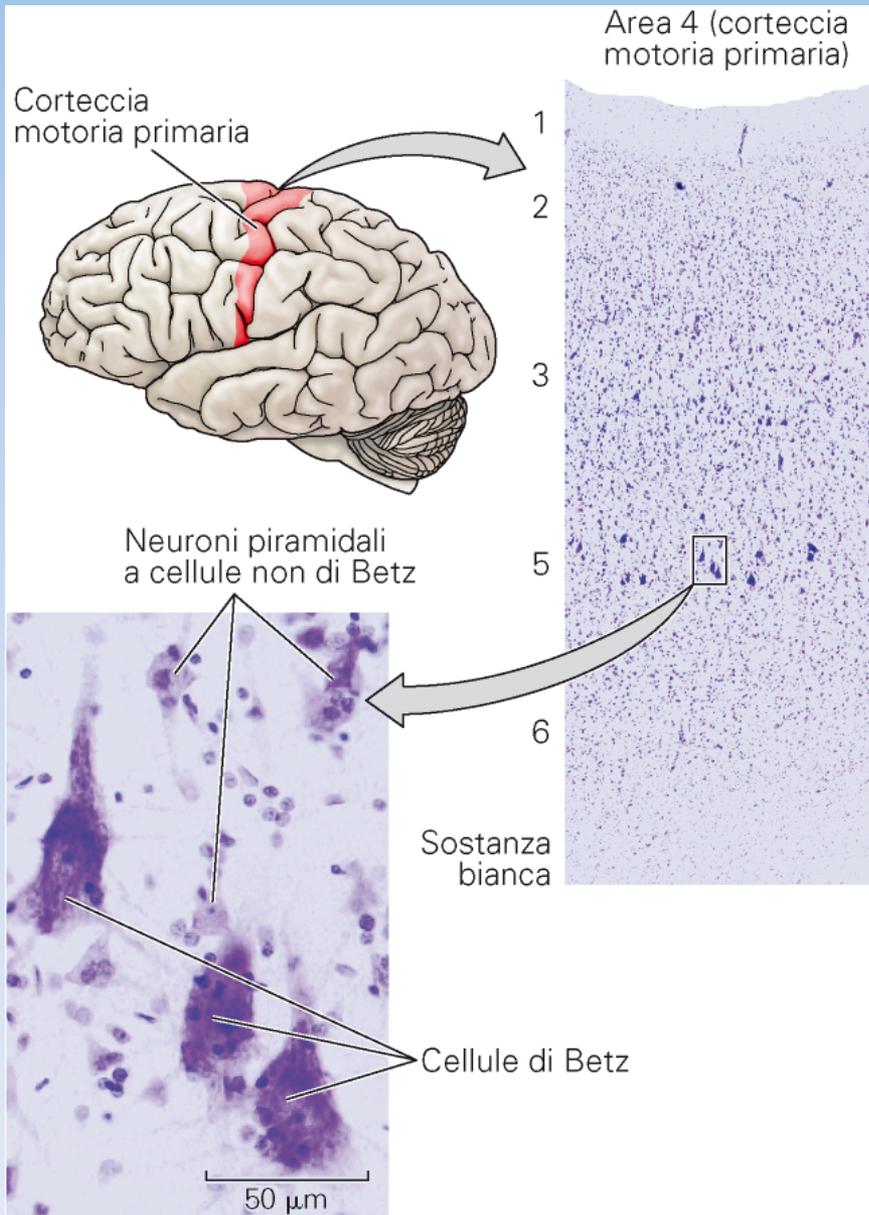
La corteccia motoria primaria è localizzata nel giro precentrale (e nel lobulo paracentrale).

Essa si distingue da un complesso mosaico di aree premotorie adiacenti presenti nel lobo frontale posteriore.

Tutte queste aree ricevono afferenze regolatorie dai gangli della base e dal cervelletto attraverso il talamo ventrolaterale e ricevono stimoli dalle regioni sensoriali del lobo parietale.

La caratteristica funzionale più importante che distingue la corteccia motoria primaria è la bassa intensità di corrente necessaria per sollecitare i movimenti che si riflette in una facilità di passaggio dei segnali dai motoneuroni superiori a quelli inferiori del tronco encefalico e del midollo spinale.

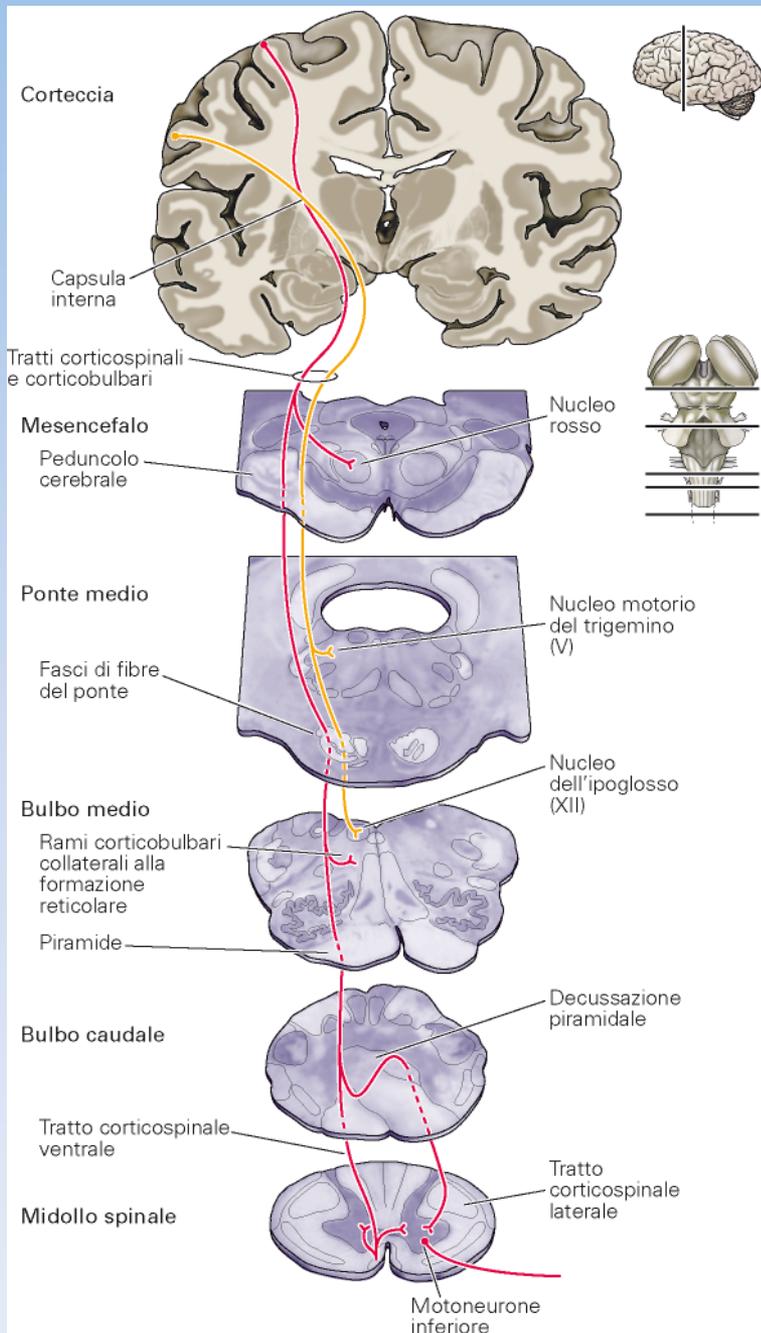
I motoneuroni della corteccia primaria sono le cellule piramidali dello strato corticale 5. Tra questi ci sono le cellule di Betz che sono i motoneuroni più grandi del sistema nervoso centrale umano. Queste sono il 5% dei motoneuroni che proiettano ai motoneuroni inferiori per cui non possono essere le sole responsabili dell'invio dei potenziali per tutti i movimenti, ma si ipotizza che esse siano implicate nell'attivazione dei motoneuroni inferiori che controllano i muscoli delle estremità distali. Le altre sono cellule non di Betz dello strato 5.



Le cellule piramidali dello strato 5 sono i motoneuroni superiori della corteccia motoria primaria

Le cellule di Betz (colorazione di Nissl) sono i neuroni più grandi ma rappresentano solo il 5% dei motoneuroni che dalla corteccia primaria proiettano al midollo spinale: attivazione motoneuroni inferiori diretti ai muscoli distali, muscoli dell' avambraccio e mano

La caratteristica più straordinaria dei motoneuroni della corteccia motoria primaria rispetto alle aree adiacenti premotorie consiste nella bassa intensità di corrente necessaria per stimolare i movimenti (bassa soglia di attivazione)



Le cellule piramidali dello strato 5 (neuroni di Betz e non di Betz) scendono al tronco encefalico

tratto corticobulbare

e al midollo

tratto corticospinale

Il tratto corticobulbare si proietta bilateralmente agli interneuroni nei nuclei motori che originano i nervi cranici (ad eccezione della componente che controlla i muscoli facciali e della lingua)

Il tratto corticospinale si proietta agli interneuroni nel midollo spinale o direttamente (10 %: fascio corticospinale ventrale anteriore) o decussando all'estremità caudale del bulbo (90% fascio corticospinale laterale)

Via Piramidale

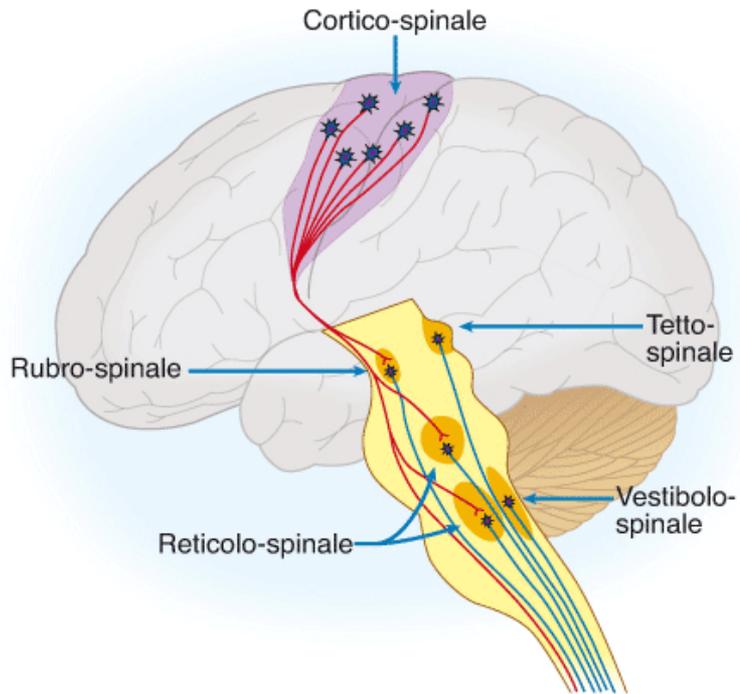
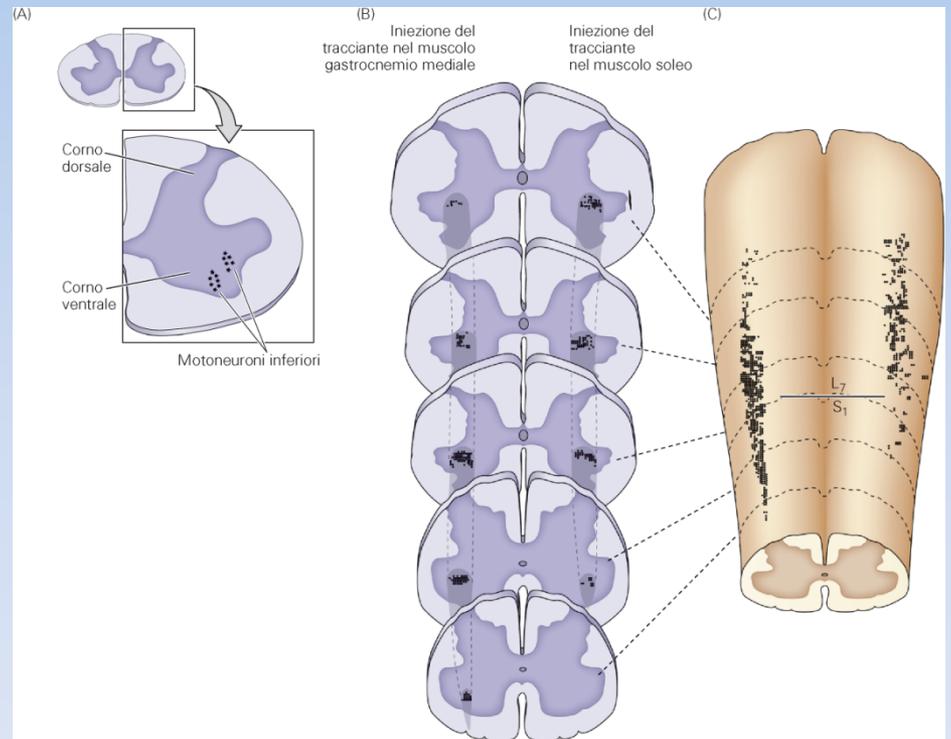


Figura 7.15

Vie discendenti dalla corteccia cerebrale.



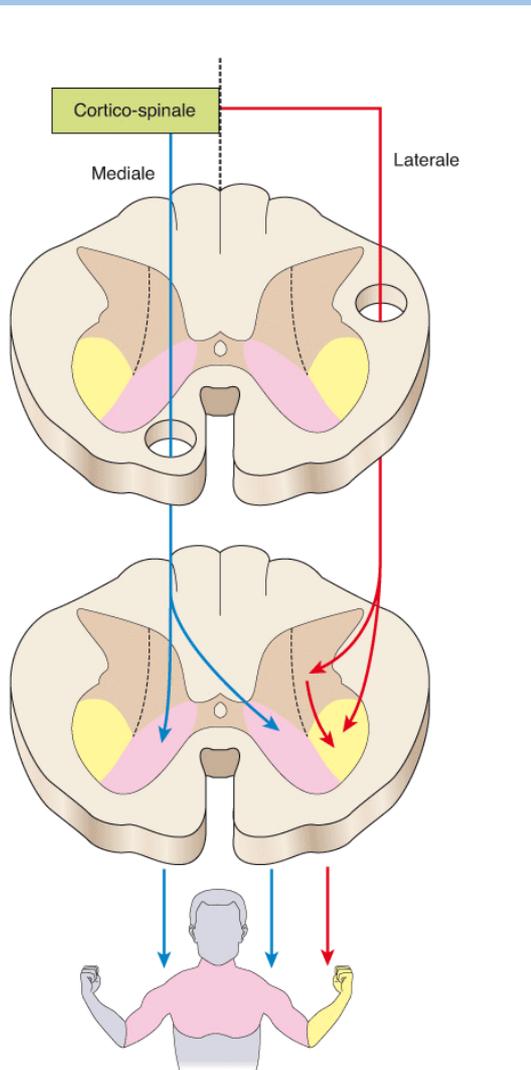


Figura 7.16

Sistema piramidale. La maggior parte delle fibre piramidali decussa la linea mediana nel bulbo a livello delle piramidi ed entra a far parte del fascio cortico-spinale laterale (in rosso) che prende contatto con i motoneuroni spinali degli arti superiori e inferiori controlaterali. Altre fibre raggiungono i motoneuroni prossimali degli arti e del tronco di entrambi i lati per mezzo del fascio cortico-spinale mediale (in blu), che in parte incrocia la linea mediana nel midollo spinale.

Gli assoni dei motoneuroni scendono dalla corteccia nei tratti corticobulbare (si riferisce ai nuclei del tronco encefalico) e corticospinali, attraversano il sistema limbico posteriore per entrare nel penduncolo cerebrale alla base del mesencefalo, attraversano la base del ponte (qui terminano molte fibre che si collegano con i neuroni dei nuclei dei nervi cranici, la formazione reticolare e il nucleo rosso e prendono il nome di tratto corticobulbare, c'è anche un'altra proiezione che termina qui e prende il nome di tratto corticopontino) e si riuniscono nelle piramidi bulbari.

Gli assoni corticobulbari che terminano sui motoneuroni dei nervi cranici vanno su interneuroni a loro volta collegati con motoneuroni inferiori, ad eccezione degli assoni che controllano i muscoli facciali inferiori e la lingua che si collegano direttamente.

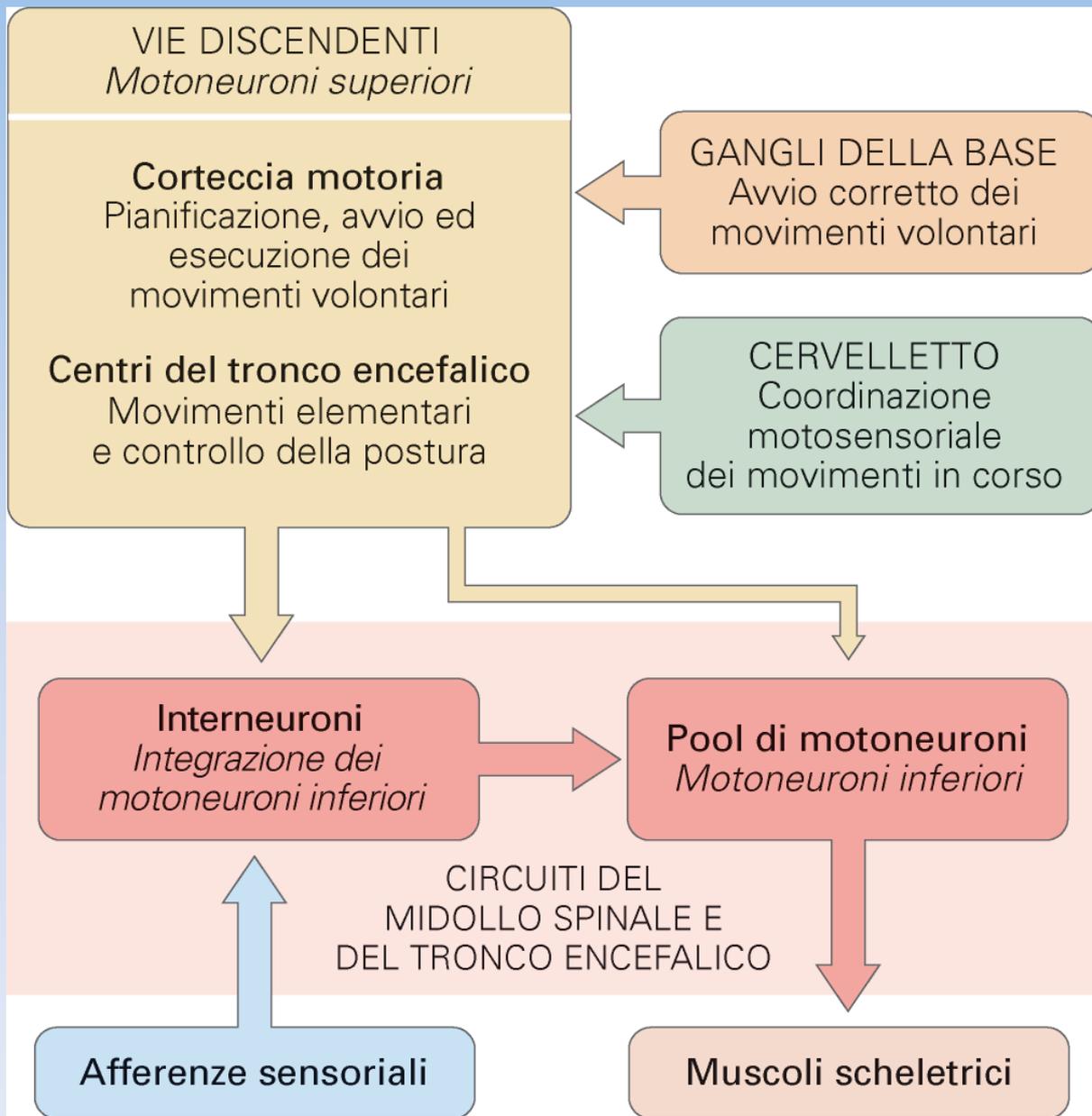
All'estremità caudale del bulbo, il 90% degli assoni del tratto corticospinale detto anche piramidale, attraversa la linea mediana (decussa) ed entra nelle colonne laterali sul lato opposto dove forma il fascio cortico-spinale laterale. Il rimanente 10% entra nel midollo spinale direttamente come fascio cortico-spinale ventrale anteriore e terminano o sullo stesso lato o su entrambi i lati attraverso rami collaterali che attraversano la linea mediana tramite la commessura bianca ventrale del midollo spinale.

La via corticospinale ventrale ha origine dalle regioni dorsali e mediali della corteccia mediale e aziona i muscoli assiali e prossimali degli arti.

Il fascio cortico-spinale laterale forma una via diretta dalla corteccia al midollo spinale e termina principalmente nelle porzioni laterali del corno ventrale e della sostanza grigia intermedia, mentre alcuni assoni tra cui quelli che originano direttamente dalle cellule di Betz, formano sinapsi direttamente sui motoneuroni alfa che governano le estremità distali, anche se questo collegamento privilegiato è riservato solo ad alcuni motoneuroni alfa che innervano i muscoli dell'avambraccio e della mano.

La maggior parte degli assoni del fascio cortico-spinale laterale termina tra il pool di interneuroni destinati a fare sinapsi con i motoneuroni inferiori nelle colonne laterali del corno ventrale, quindi quelli importanti per il movimento delle mani. C'è da sottolineare che queste proiezioni dirette sono importantissime per i movimenti isolati delle dita.

Esistono anche delle proiezioni corticobulbari e corticospinali che non partecipano direttamente al controllo motorio ma sono coinvolti nella modulazione della trasmissione propriocettiva e altri segnali messasensoriali, queste terminano tra gli interneuroni vicino ai nuclei del trigemino del tronco encefalico e nel corno dorsale del midollo spinale



Riflessi muscolari

Riflessi muscolari: elementi di base

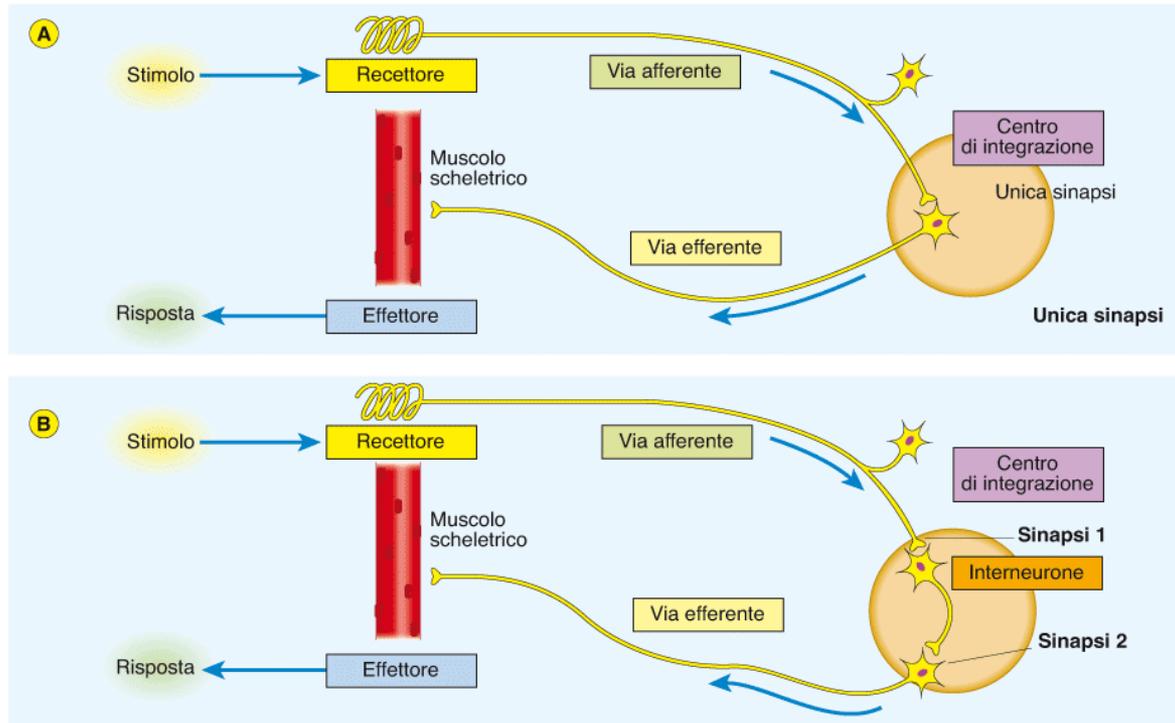


Figura 7.3 Basi anatomiche di un arco riflesso. I costituenti principali di un arco riflesso sono i recettori, la via afferente, il centro di integrazione, la via efferente e gli organi effettori. Un riflesso viene definito monosinaptico (A) quando il circuito comprende una sola sinapsi e polisinaptico (B) quando sono coinvolte più sinapsi.

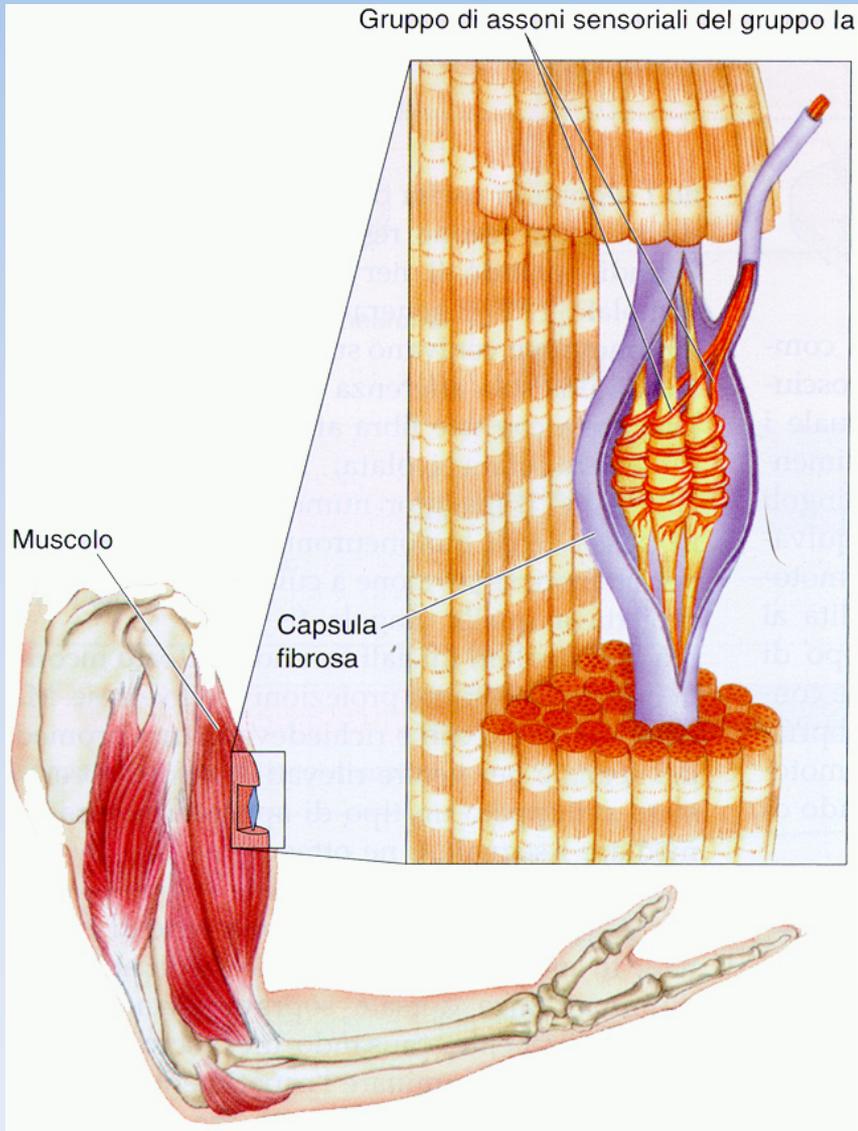
Recettori muscolari

I muscoli scheletrici presentano recettori di propriocezione deputati a “misurare” la lunghezza delle fibre muscolari e la deformazione del tendine:

i fusi neuromuscolari e

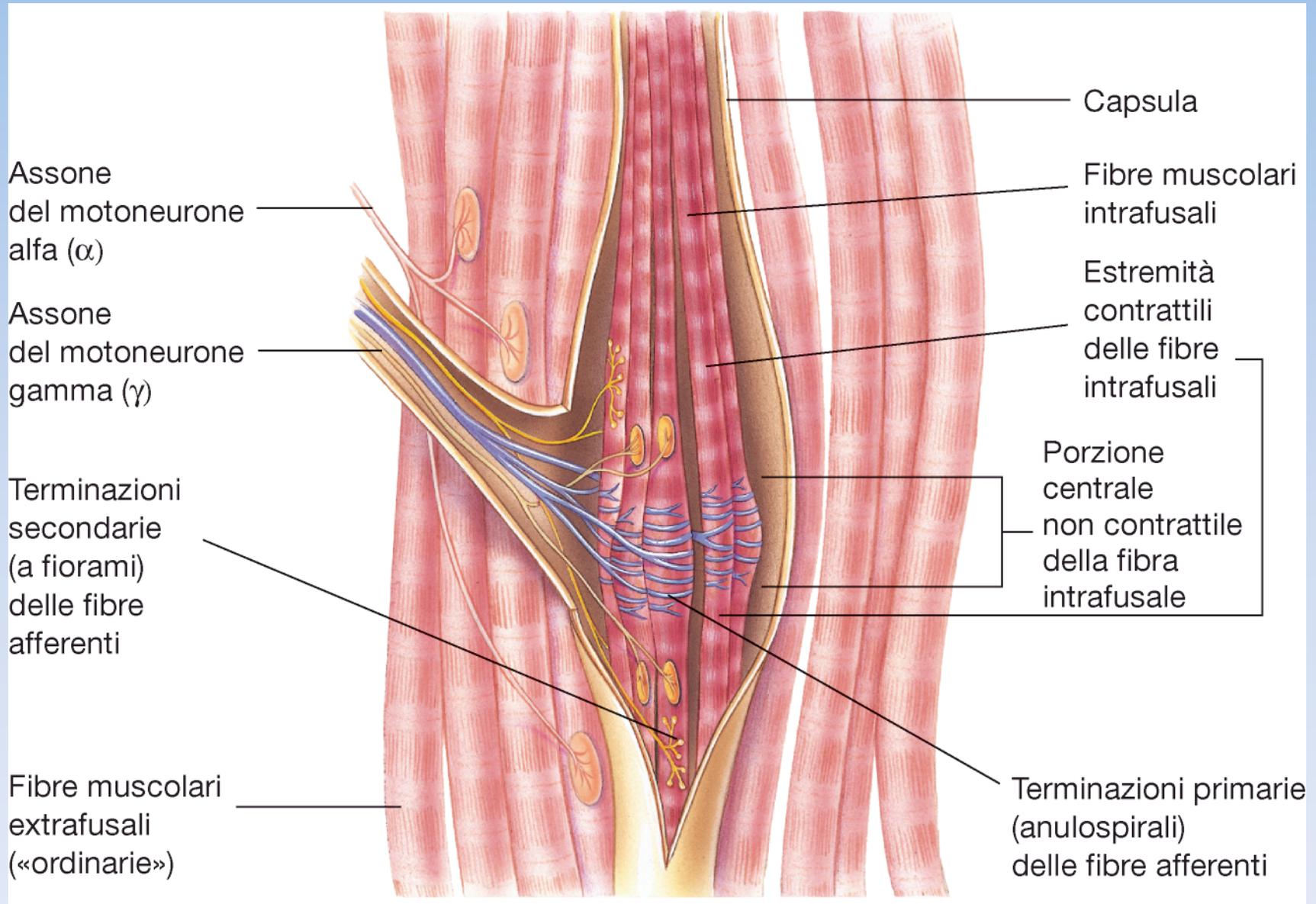
gli organi tendinei del Golgi

Fusi neuromuscolari

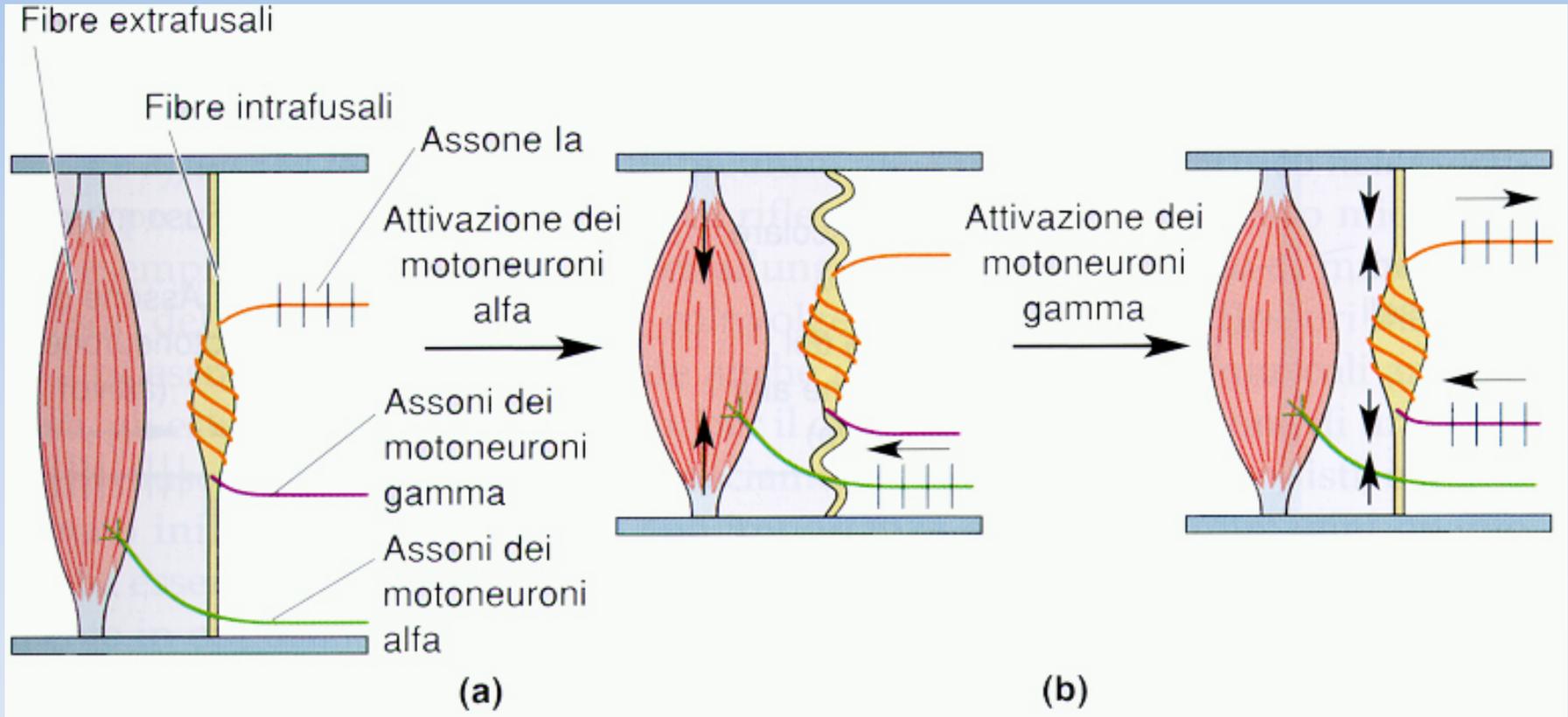


Il fuso neuromuscolare consiste di terminazioni nervose sensitive che avvolgono speciali fibre muscolari (*fibre intrafusali*), avvolte da una capsula connettivale che contiene acido ialuronico.

Queste strutture sono poste in parallelo rispetto alle normali fibre muscolari, definite *extrafusali*, attaccandosi con entrambe le estremità alle fasce connettivali (perimisio) che le rivestono.



Fuso neuromuscolare



a) La contrazione muscolare accorcia le fibre muscolari extrafusali rilassando anche i fusi che non scaricano più

b) Scariche da parte dei motoneuroni γ fanno contrarre le porzioni apicali

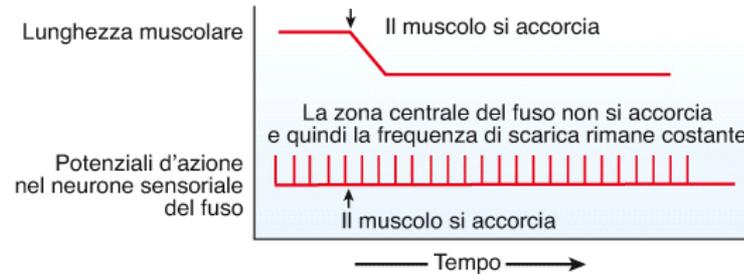
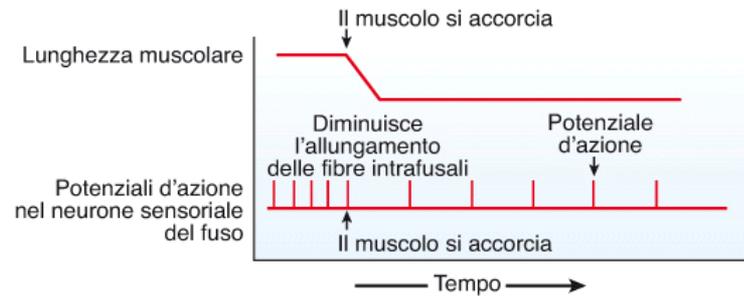
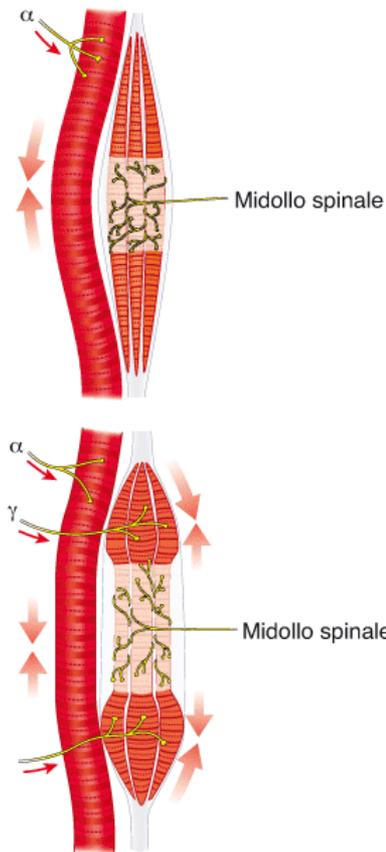


Figura 7.6

Coattivazione dei motoneuroni α e β . In alto: contrazione delle sole fibre extrafusali, in assenza di attività dei motoneuroni γ . In queste condizioni, l'accorciamento del muscolo riduce la frequenza di scarica del fuso. In basso: contrazione con coattivazione dei motoneuroni α e γ . In queste condizioni, anche le fibre intrafusali si contraggono, stirando la parte centrale del fuso che, quindi, continua a scaricare conservando la sensibilità ad ulteriori variazioni della lunghezza muscolare.

Riflesso monosinaptico da stiramento

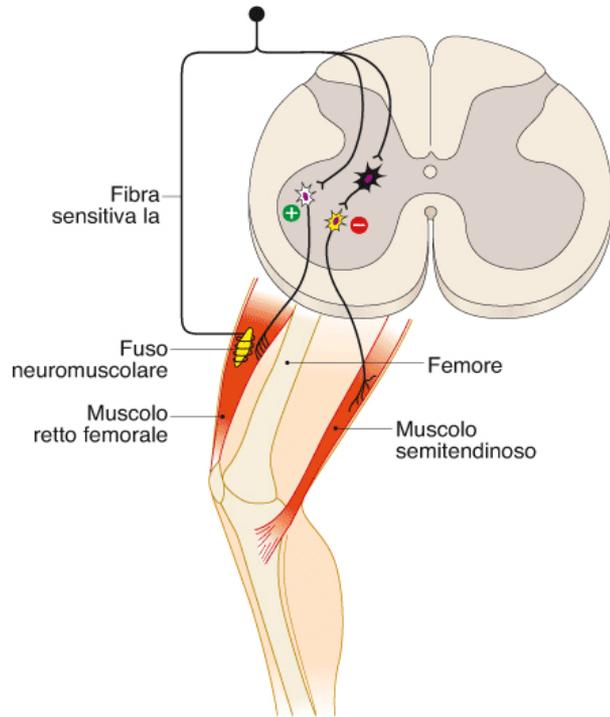
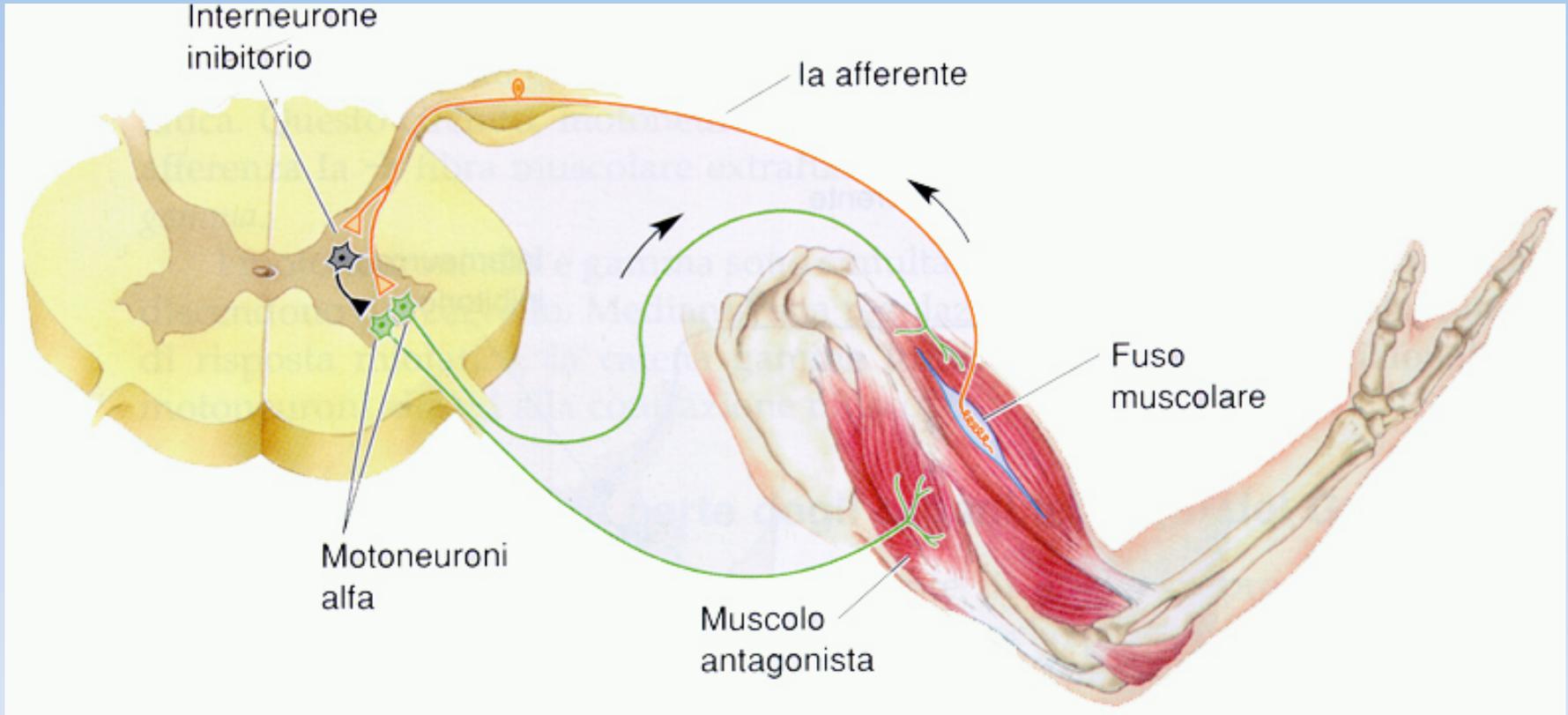


Figura 7.7

Riflesso monosinaptico da stiramento. Lo stiramento iniziale del muscolo attiva le fibre afferenti Ia, le quali, a livello delle corna anteriori del midollo spinale, fanno sinapsi (eccitatoria) direttamente sul motoneurone del muscolo omonimo. Il muscolo si contrae e l'accorciamento conseguente determina la diminuzione del grado di stiramento che aveva innescato il riflesso. Un altro ramo della fibra afferente nel midollo spinale contrae sinapsi con un interneurone inibitorio (in nero), che inibisce i motoneuroni del muscolo antagonista, il quale si rilascia.

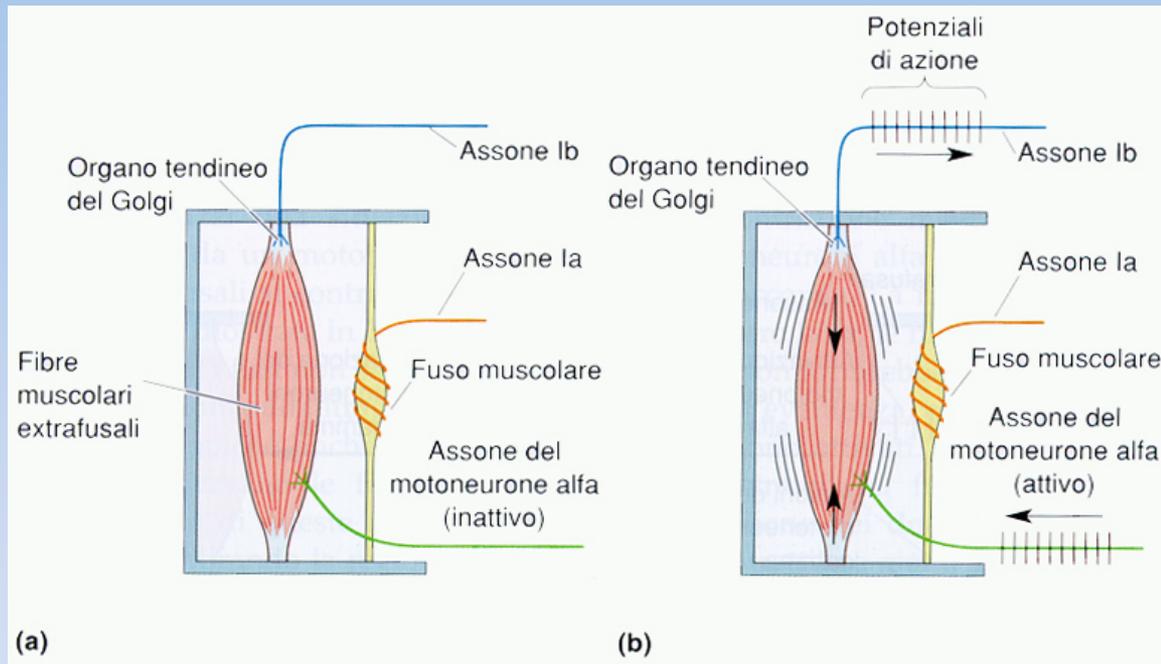
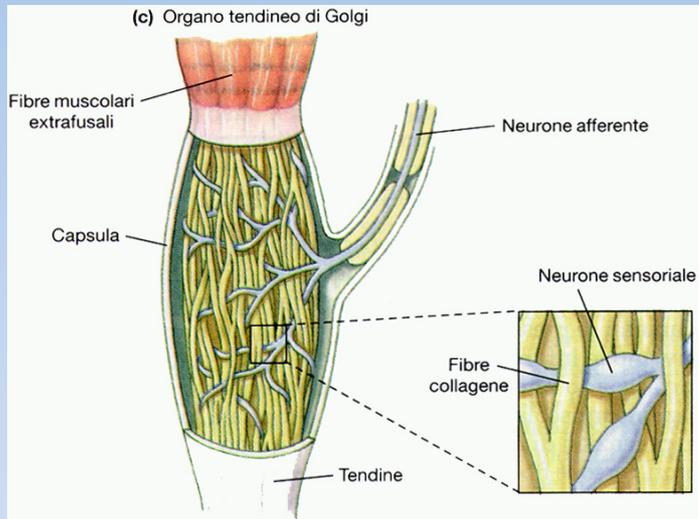
Un allungamento del muscolo (colpo con il martelletto sul tendine rotuleo) attiva il fuso che scarica potenziali d'azione a maggior frequenza sui motoneuroni alfa e gamma che scaricano sulle fibre che si contraggono. Contemporaneamente vengono inibiti i muscoli antagonisti

Riflesso miotatico o da stiramento



Alcune branche afferenti entrano in sinapsi con interneuroni inibitori nel midollo spinale che a loro volta fanno sinapsi con motoneuroni che innervano il muscolo antagonista, un flessore. Con l'inibizione del flessore, questi interneuroni aiutano la contrazione del muscolo estensore.

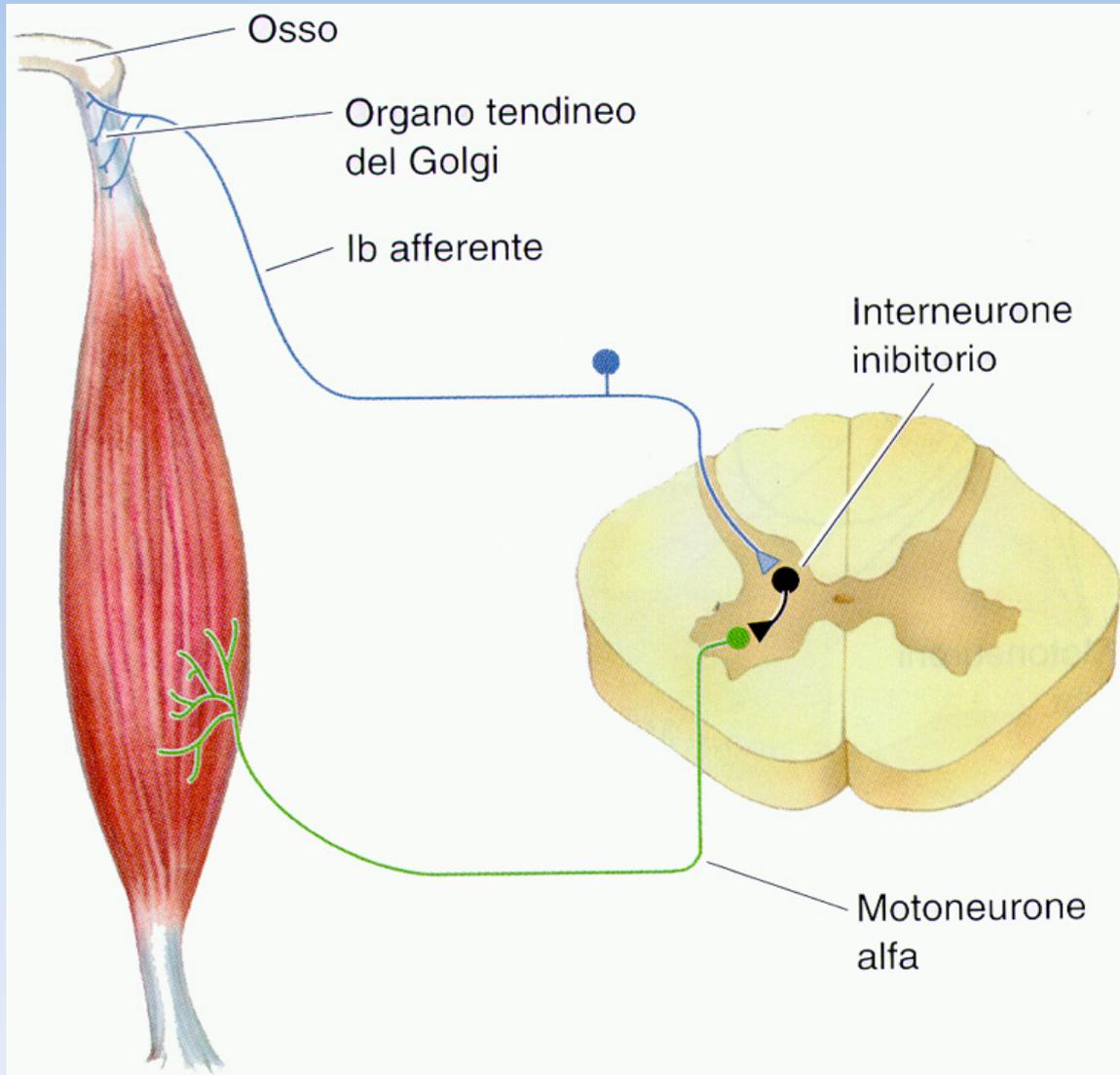
Organo tendineo del Golgi



Sono localizzati nei tendini, attorno alle capsule articolari e nel connettivo dei muscoli scheletrici. Sono disposti in serie rispetto al muscolo e inviano al sistema nervoso informazioni sulla forza applicata ad un muscolo o al suo tendine, misurando in pratica la tensione sviluppata dal muscolo. Sono innervati da fibre afferenti primarie I-b che vengono stimulate dalla contrazione del muscolo. Non presentano innervazione efferente, controllano motoneuroni α sempre tramite interneuroni inibitori.

Attraverso questi recettori avviene il riflesso miotatico inverso: l'organo del Golgi presente nel tendine patellare invia impulsi ad un interneurone inibitorio che entra in sinapsi con un motoneurone α che innerva il muscolo quadricipite, inibendolo.

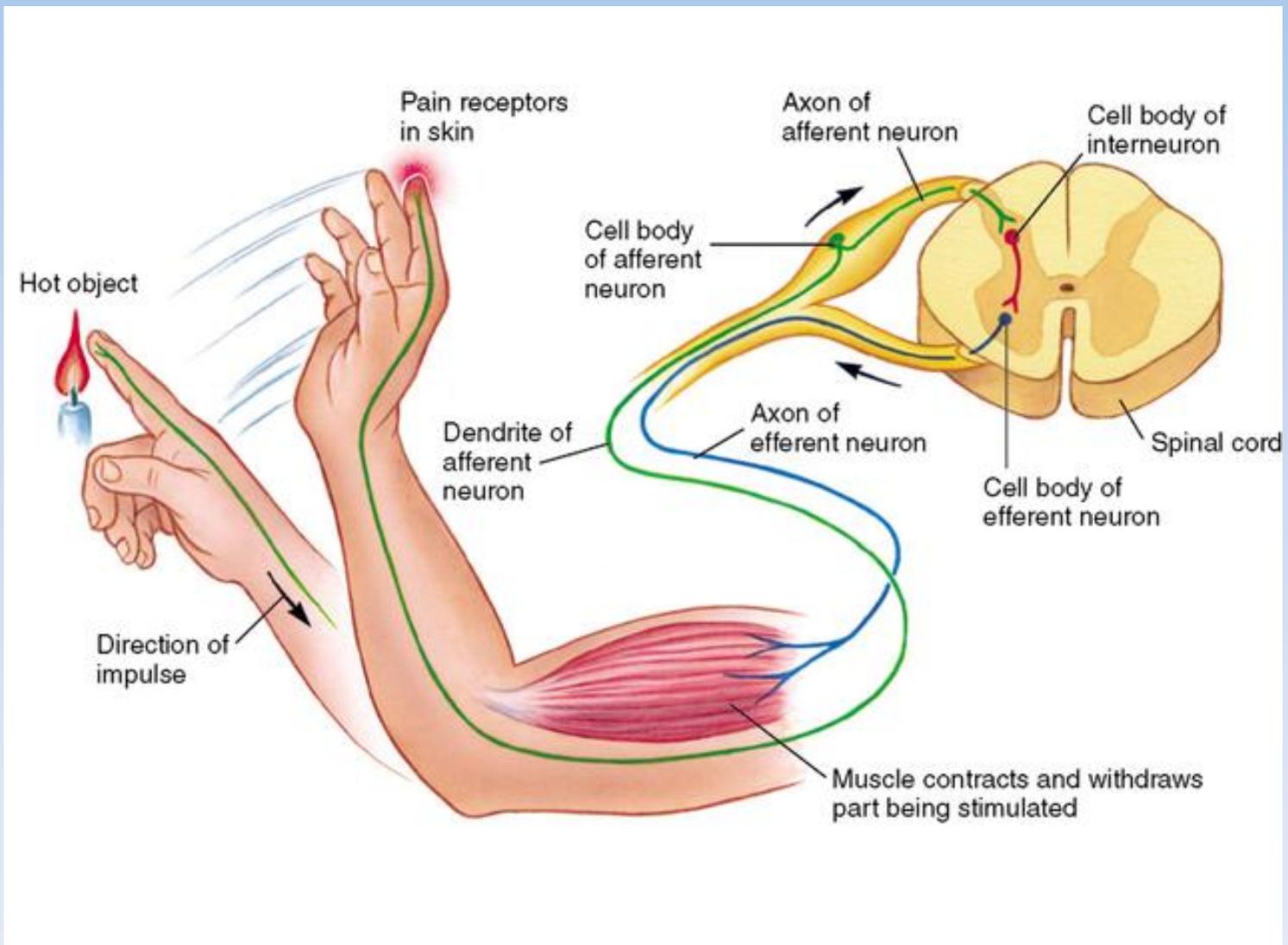
Riflesso del coltello a serramanico



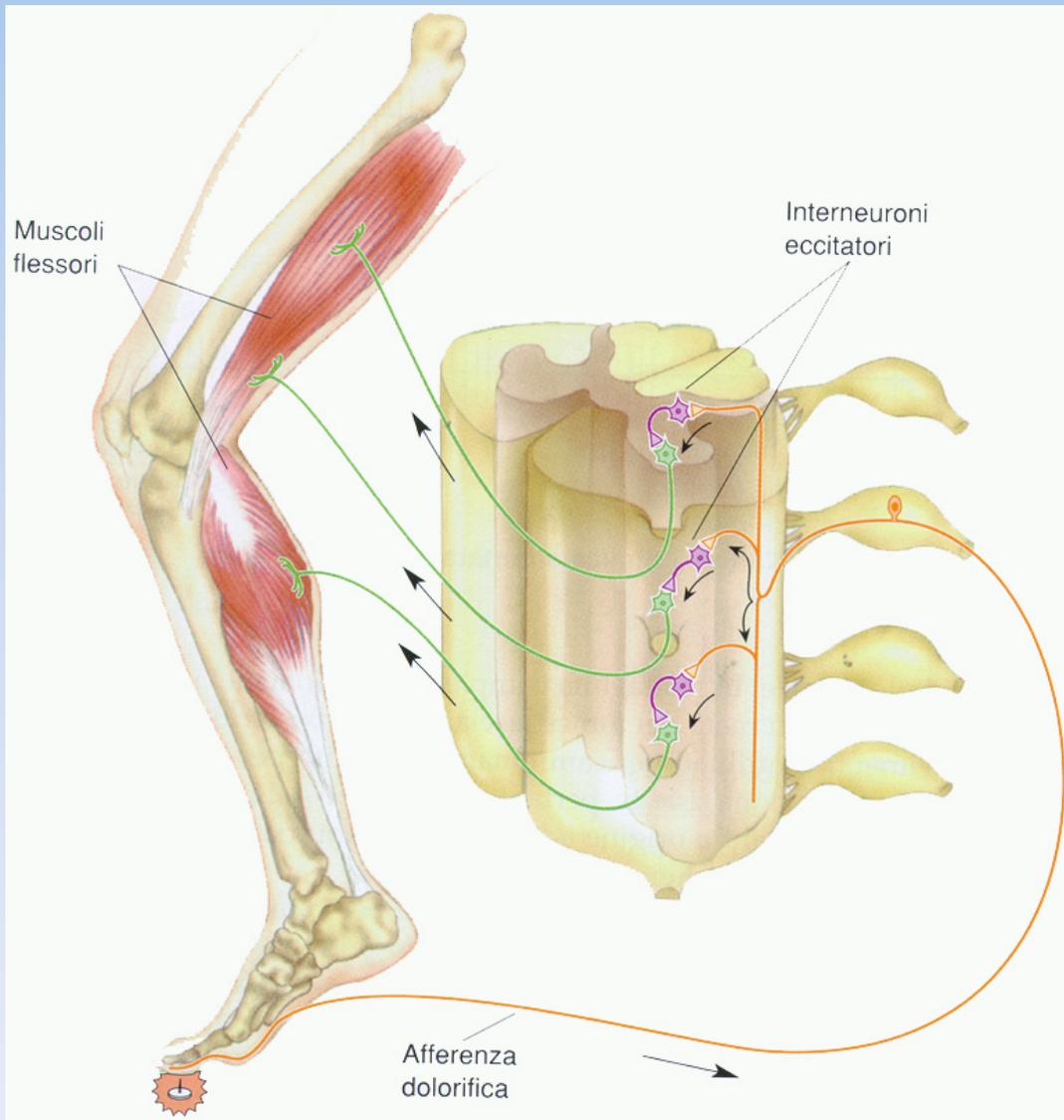
Le afferenze Ib che entrano nel midollo spinale si ramificano e fanno sinapsi con interneuroni del corno ventrale.

Alcuni interneuroni formano sinapsi inibitorie con motoneuroni α che innervano lo stesso muscolo.

Riflesso da retrazione



Riflesso flessorio polisinnaptico



È un arco riflesso complesso mediato da interneuroni eccitatori utilizzato per ritrarre l'arto da uno stimolo dannoso. È più lento del riflesso miotatico poiché coinvolge vari neuroni: la fibra nocicettiva entra in sinapsi con diversi interneuroni di differenti segmenti spinali.

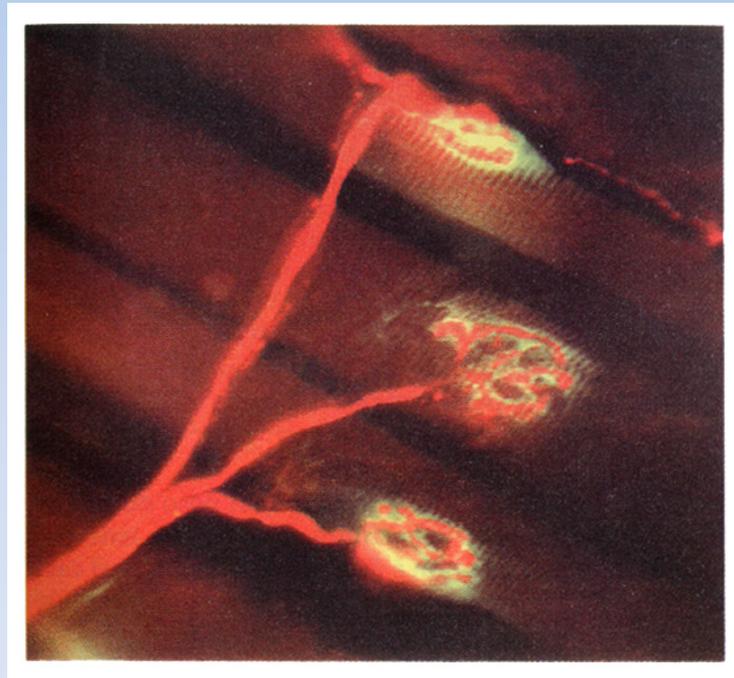
Alcune considerazioni...

- Il muscolo scheletrico rappresenta il 40% della massa corporea di un uomo adulto sano
- È costituito di H₂O (70%) e proteine, per la maggiorparte miosina e actina
- Consuma 2-4 ml O₂ Kg⁻¹ muscolo fresco
- Può aumentare il suo metabolismo anche di 50 volte grazie al suo cospicuo aumento del flusso di sangue
- Capacità di usare il metabolismo anaerobico che consente aumenti di 800 volte della potenza muscolare in frazioni di secondo

Caratteristiche del muscolo scheletrico di mammifero a 37 °C

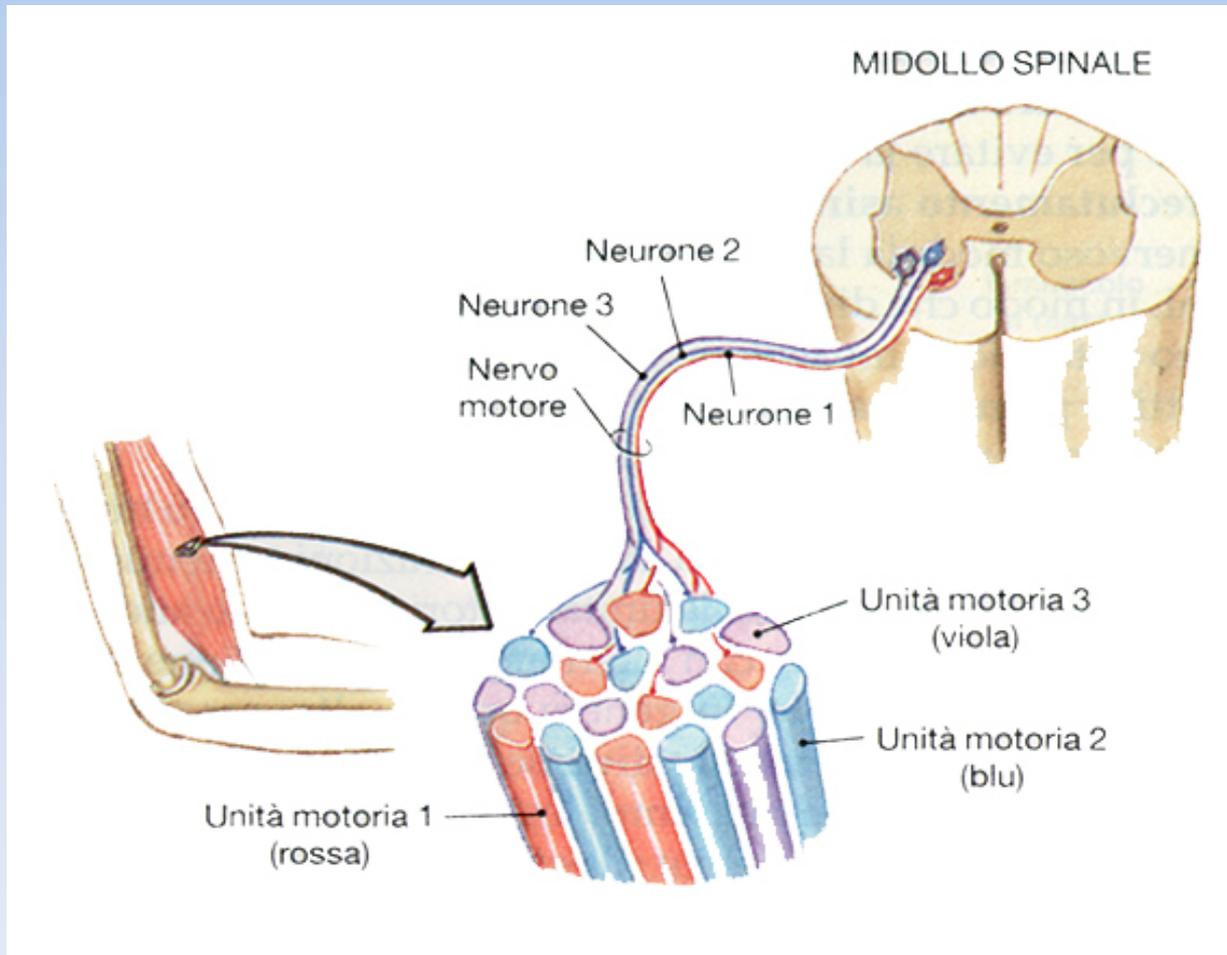
| Densità Kg/l | Consumo di O ₂ ml/(kg min) | | Flusso ematico ml/(kg min) | |
|-----------------|---------------------------------------|-----|----------------------------|-----|
| | riposo | max | riposo | max |
| 1,07 | 3 | 150 | 40 | 800 |

Un neurone innerva più fibre muscolari scheletriche



Unità motorie e reclutamento

La forza generata da un muscolo può essere controllata in vari modi:



1 - variando la frequenza di scarica del motoneurone

2 - reclutando un numero più alto di unità motorie

3 - cambiando i tipi di unità motorie in attività

Ovviamente sarà un fattore determinante anche il numero di fibre che sono contenute in ciascuna unità motoria reclutata per la contrazione.

I movimenti

- movimento riflesso, integrato principalmente a livello spinale (ad es. riflessi posturali)
- movimento volontario, integrato a livello della corteccia
- movimento ritmico, richiede combinazione di movimenti riflessi e volontari (ad es. camminare o correre)

LAVORO MUSCOLARE

Lavoro

- $F \times \text{spostamento} = \text{lavoro}$

Si misura in: chilogrammetri Kg-m, joules J,
Newton-metri Nm, chilocalorie kCal

Se la forza è isometrica il lavoro è nullo

Potenza $P = F \times d / T$

Lavoro = forza x spostamento $W = F \times D$

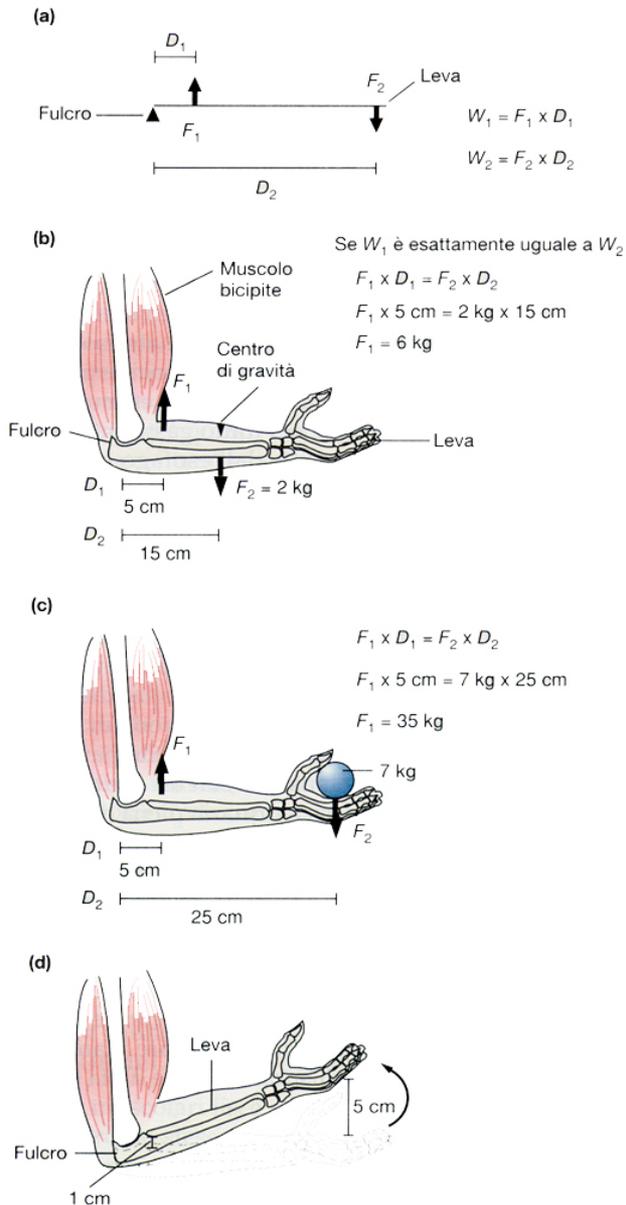
Il nostro organismo utilizza ossa e articolazioni come leve e fulcri.
I muscoli esercitano una forza su questo sistema.

Nel caso dell'avambraccio tenuto a 90° il lavoro che il muscolo deve fare per mantenere quella posizione

$$W_1 = F_1 \times D_1$$

deve controbilanciare il lavoro generato dalla spinta verso il basso dovuta al peso del braccio stesso

$$W_2 = F_2 \times D_2$$



LAVORO MUSCOLARE

- Sorgenti energetiche della contrazione
- Processi ossidativi (stato stazionario – fasi transienti e debito di ossigeno – massimo consumo di ossigeno)
- Modificazioni respiratorie e cardiocircolatorie durante lavoro muscolare
- Meccanismo lattacido (negli esercizi sottomassimali e sopramassimali)
- Fonti energetiche anaerobiche alattacide

Sorgenti energetiche della contrazione

- Idrolisi di ATP in ADP e Pi



$$\Delta G = 45-50$$

[ATP] = 5 mmoli / kg muscolo fresco, quantità che basta per poche contrazioni

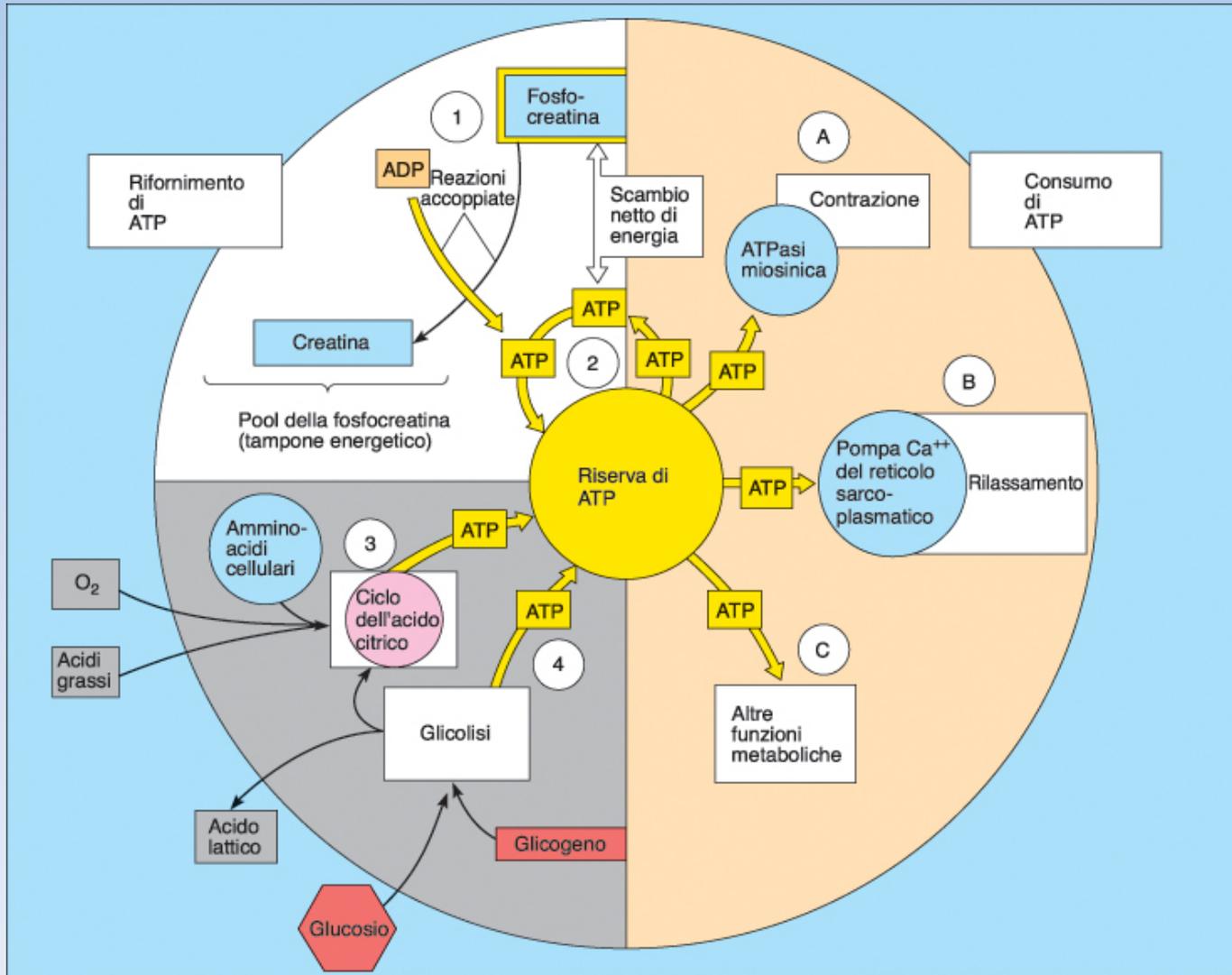
ATP viene prontamente risintetizzato dall' idrolisi della PCr alla stessa velocità, $\text{ADP} + \text{PCr} = \text{ATP} + \text{creatina}$

e successivamente dal metabolismo

[PCr]=20-25 moli per kg di muscolo fresco

Quando l' idrolisi di PCr la consuma tutta, la contrazione si deve fermare

Metabolismi muscolari



FATTORI CHE MODIFICANO LA FORZA MUSCOLARE

- Fattori nervosi e psicologici:
 - facilitazione centrale: reclutamento di un maggior numero di unità motorie senza aumento dell' area muscolare
 - Aumentata eccitabilità motoneuroni
 - Maggior sincronizzazione nell' attivazione delle unità motorie
 - Minor effetto inibitorio di alcune afferenze sensitive
 - Inibizione afferenze dai recettori muscolo tendinei del Golgi

FATTORI CHE MODIFICANO LA FORZA MUSCOLARE

- Fattori muscolari: il sovraccarico è lo stimolo specifico che produce l'ipertrofia muscolare, delle fibre rapide che sintetizzano più proteine contrattili e rallentano la loro degradazione
 - dimensione fibre
 - aumento enzimi creatinfosfochinasi e miochinasi, fosfofruttochinasi, lattato deidrogenasi
 - aumento tessuto connettivo (legamenti, tendini)