CAPITOLO

13

Il sistema nervoso e gli organi di senso

Ogni cosa che vedi, senti o ricordi è, nel tuo cervello, una sequenza di minuscoli impulsi elettrici: capire come nascono è capire come conosciamo il mondo.

OBIETTIVI

1. Descrivere l'organizzazione del sistema nervoso centrale, periferico e autonomo e le cellule che lo formano.
2. Spiegare il potenziale di riposo, il potenziale d'azione e la sua conduzione con il movimento degli ioni attraverso la membrana.
3. Descrivere la trasmissione nella sinapsi chimica, il ruolo dei neurotrasmettitori e l'azione di farmaci, tossine e droghe.
4. Riconoscere le parti del midollo spinale e dell'encefalo, l'arco riflesso e le funzioni delle principali aree della corteccia.
5. Spiegare come i recettori trasformano gli stimoli in segnali nervosi e descrivere la struttura e il funzionamento di occhio, orecchio e degli altri organi di senso.
6. Collegare le conoscenze sul sistema nervoso alla salute: droghe, alcol e guida, rumore, traumi cranici, malattie neurodegenerative.

INDICE DEL CAPITOLO

13.1 L'organizzazione del sistema nervoso 2
13.2 Il segnale nervoso 5
13.3 La sinapsi 8
13.4 Il sistema nervoso centrale 11
13.5 I recettori sensoriali e la vista 18
13.6 Udito, equilibrio e gli altri sensi 21

Scienze naturali 4 · Parte IV · Coordinamento e riproduzione, dall'uomo alle piante · versione 1.0
Capitolo 13: Il sistema nervoso e gli organi di senso · pagine 371–400 del volume completo · estratto per lo studio

Tocchi per sbaglio una pentola bollente e ritiri la mano prima ancora di sentire il dolore. Un attimo dopo il dolore arriva, ti volti, cerchi l'acqua fredda, ricordi che la volta scorsa ti eri bruciato nello stesso modo. In meno di un secondo hanno lavorato insieme recettori della pelle, nervi, midollo spinale, muscoli, aree della corteccia che riconoscono il dolore e altre che lo ricordano. Tutto questo è il lavoro del sistema nervoso, il più rapido dei due sistemi di coordinamento del corpo; l'altro, il sistema endocrino, l'hai studiato nel cap. 12. In questo capitolo vedrai come è organizzato, come le sue cellule producono e trasmettono segnali elettrici, come il midollo spinale e l'encefalo li elaborano e come gli organi di senso traducono la luce, il suono, le sostanze chimiche e la pressione nel linguaggio dei neuroni.

13.1 L'organizzazione del sistema nervoso

13.1.1 Sistema nervoso centrale e periferico

Il sistema nervoso ha tre compiti: raccogliere informazioni dall'ambiente esterno e dall'interno del corpo, elaborarle e decidere una risposta, comandare i muscoli e le ghiandole che la eseguono. Dal punto di vista anatomico si divide in due parti (Figura 13.1). Il **sistema nervoso centrale** (SNC) comprende l'encefalo, contenuto nella scatola cranica, e il midollo spinale, contenuto nel canale vertebrale: è la parte che elabora le informazioni. Il **sistema nervoso periferico** (SNP) è formato dai nervi e dai gangli che collegano il SNC al resto del corpo: 12 paia di nervi cranici, che partono dall'encefalo, e 31 paia di nervi spinali, che partono dal midollo. Un **nervo** è un fascio di assoni avvolti da tessuto connettivo, come i fili di un cavo elettrico; un **ganglio** è un gruppo di corpi cellulari di neuroni che si trova fuori dal SNC.

Dal punto di vista funzionale, nel SNP si distinguono le vie **afferenti** (o sensitive), che portano i segnali dai recettori al SNC, e le vie **efferenti** (o motorie), che portano i comandi dal SNC agli effettori. La divisione motoria comprende a sua volta il **sistema nervoso somatico**, che comanda i muscoli scheletrici ed è in gran parte sotto il controllo della volontà, e il **sistema nervoso autonomo**, che regola senza che ce ne accorgiamo il cuore, la muscolatura liscia e le ghiandole. Il sistema autonomo ha due sezioni, il simpatico e il parasimpatico, che studierai più avanti in questo capitolo; una rete di neuroni nella parete del tubo digerente, il sistema nervoso enterico, controlla la peristalsi e le secrezioni in modo in gran parte indipendente (cap. 7).

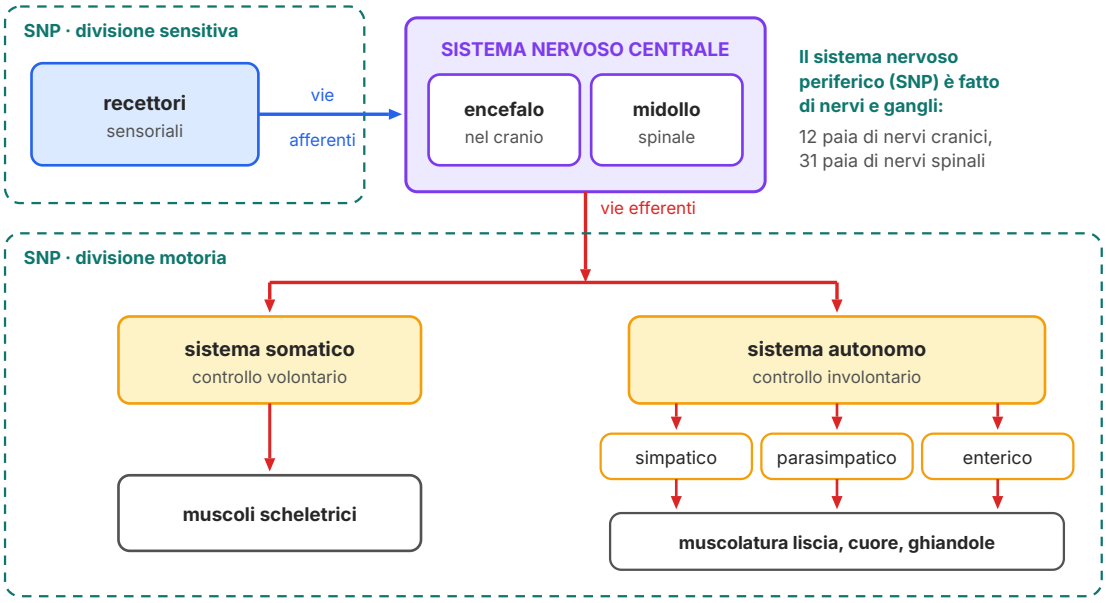

Figura 13.1 L'organizzazione del sistema nervoso. Il sistema nervoso periferico (riquadri tratteggiati) porta al sistema nervoso centrale i segnali dei recettori (vie afferenti) e da esso i comandi agli effettori (vie efferenti), divisi fra sistema somatico e sistema autonomo.

13.1.2 Neuroni e cellule gliali

DA RICORDARE

Richiamo · Il tessuto nervoso. In *Scienze naturali 3*, cap. 16, hai visto che il tessuto nervoso è formato da neuroni e cellule gliali. Il neurone ha un corpo cellulare con il nucleo, i dendriti, prolungamenti corti e ramificati che ricevono i segnali, e un assone, il prolungamento che li trasmette e che in alcuni neuroni supera il metro di lunghezza. In *Scienze naturali 2*, cap. 4, hai studiato i canali e le pompe della membrana plasmatica: ti serviranno fra poco.

I neuroni sono cellule molto specializzate: nella grande maggioranza non si dividono più dopo lo sviluppo e dipendono quasi solo dal glucosio e dall'ossigeno portati dal sangue. L'encefalo umano, che pesa circa 1,4 kg (il 2 % circa della massa corporea), consuma a riposo circa un quinto dell'ossigeno del corpo; secondo una stima pubblicata nel 2009 contiene circa 86 miliardi di neuroni. Si distinguono neuroni **sensoriali**, che portano i segnali dai recettori, **motoneuroni**, che li portano agli effettori, e **interneuroni**, che collegano neuroni fra loro dentro il SNC e sono la grande maggioranza. Nel corpo cellulare, il punto da cui parte l'assone si chiama **cono di emergenza**: è lì che, come vedrai, nasce il segnale. L'assone termina con molti rami, ciascuno con un rigonfiamento, il terminale sinaptico (Figura 13.2).

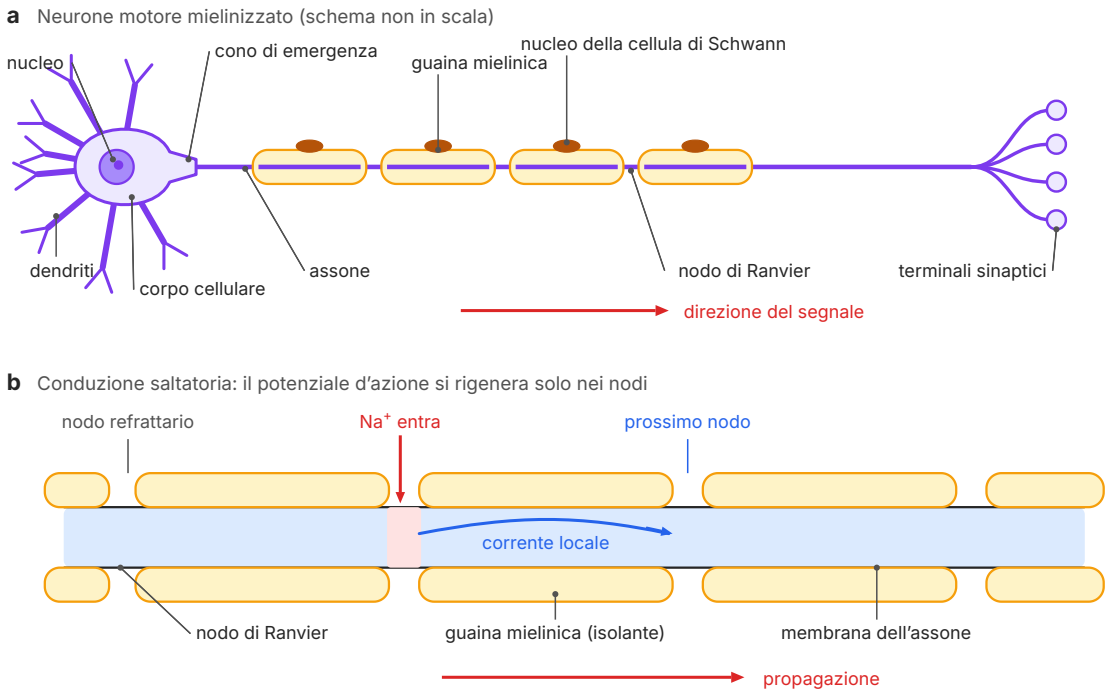

Figura 13.2 a) Un neurone motore mielinizzato (schema non in scala): la guaina mielinica è formata dalle cellule di Schwann ed è interrotta dai nodi di Ranvier. b) Conduzione saltatoria: le correnti locali partite dal nodo attivo raggiungono il nodo successivo attraverso il tratto isolato e lo portano alla soglia; il nodo appena attivato è refrattario, quindi il segnale procede in un solo verso.

Le **cellule gliali** (o neuroglia) sono numerose quanto i neuroni e svolgono compiti indispensabili. Gli **astrociti**, a forma di stella, regolano la composizione del liquido attorno ai neuroni, rimuovono i neurotrasmettitori in eccesso e contribuiscono alla barriera ematoencefalica, che impedisce a molte sostanze del sangue di entrare nel tessuto nervoso. La **microglia** è formata da cellule di difesa, simili ai macrofagi (cap. 10). Gli **oligodendrociti** nel SNC e le **cellule di Schwann** nel SNP si avvolgono più volte attorno agli assoni e formano la **guaina mielinica**, uno strato isolante ricco di lipidi. La guaina è interrotta a intervalli regolari da brevi tratti di assone scoperto, i **nodi di Ranvier**. La mielina è bianca e lucida: per questo le zone del SNC ricche di assoni mielinizzati formano la **sostanza bianca**, mentre quelle ricche di corpi cellulari e dendriti formano la **sostanza grigia**.

13.2 Il segnale nervoso

13.2.1 Il potenziale di riposo

Se si infila un microelettrodo sottilissimo in un neurone a riposo e lo si collega a un voltmetro insieme a un elettrodo posto all'esterno, si misura una differenza di potenziale elettrico (in fisica: il lavoro per unità di carica necessario a spostare una carica fra due punti) di circa −70 mV: l'interno della cellula è negativo rispetto all'esterno. È il **potenziale di riposo**, e dipende da due fatti.

Il primo è una distribuzione diseguale degli ioni. All'esterno del neurone la concentrazione di Na^+ è circa dieci volte quella interna; all'interno la concentrazione di K^+ è circa trenta volte quella esterna, e la cellula contiene molte proteine e altri anioni che non possono uscire. Questa differenza è mantenuta dalla **pompa sodio-potassio** (Na^+/K^+-ATPasi), una proteina di trasporto attivo che a ogni ciclo consuma una molecola di ATP, porta fuori 3 ioni Na^+ e porta dentro 2 ioni K^+. Il secondo fatto è una permeabilità diseguale: a riposo la membrana contiene molti **canali di fuga** per il K^+, sempre aperti, e pochissimi canali aperti per il Na^+. Gli ioni K^+ tendono quindi a uscire, spinti dalla differenza di concentrazione, e ogni ione che esce lascia dentro una carica negativa in più. Mentre l'interno diventa negativo, la sua attrazione elettrica trattiene il K^+, finché le due spinte quasi si bilanciano: il potenziale si stabilizza vicino ai −70 mV. La pompa, che sposta più cariche positive verso l'esterno che verso l'interno, contribuisce direttamente solo per pochi millivolt, ma senza di essa le differenze di concentrazione si annullerebbero in poco tempo.

APPROFONDIMENTO

Approfondimento · L'equazione di Nernst e il potenziale di riposo. Per ogni ione si può calcolare il potenziale al quale la spinta elettrica bilancia esattamente quella della differenza di concentrazione, detto potenziale di equilibrio. Lo dà l'equazione di Nernst, che hai incontrato in elettrochimica (cap. 5); a 37 °C, per uno ione di carica +1, diventa $E = 61{,}5\ \text{mV} \cdot \log([\text{ione}]_{\text{esterno}} / [\text{ione}]_{\text{interno}})$. Con valori tipici dei neuroni dei mammiferi, $[K^+]_e = 5$ mmol/L e $[K^+]_i = 150$ mmol/L, si ottiene $E_K = 61{,}5\ \text{mV} \cdot \log(5/150) \approx -91$ mV; con $[Na^+]_e = 145$ mmol/L e $[Na^+]_i = 15$ mmol/L, $E_{Na} \approx +61$ mV. Il potenziale di riposo, −70 mV, è vicino a E_K perché a riposo la membrana è soprattutto permeabile al potassio, ma non coincide con esso perché un piccolo flusso di Na^+ entra comunque. Durante il potenziale d'azione, quando si aprono i canali del sodio, la membrana si avvicina invece a E_{Na}.

13.2.2 Il potenziale d'azione

I neuroni, come le fibre muscolari, sono cellule **eccitabili**: la loro membrana contiene **canali voltaggio-dipendenti**, che si aprono e si chiudono quando cambia il potenziale. Se uno stimolo

rende l'interno meno negativo (lo **depolarizza**) fino a un valore critico, la **soglia**, di circa −55 mV, si innesca il **potenziale d'azione**: un'inversione rapida e temporanea del potenziale di membrana, che dura circa 1–2 ms (Figura 13.3). Si svolge in tre fasi.

- **Depolarizzazione.** Alla soglia si aprono i canali voltaggio-dipendenti del Na^+. Il sodio entra, spinto sia dalla differenza di concentrazione sia dall'attrazione dell'interno negativo; l'ingresso di cariche positive depolarizza ancora la membrana, che apre altri canali: è un meccanismo che si autoalimenta, un feedback positivo. In meno di un millisecondo il potenziale sale fino a circa +30 mV.
- **Ripolarizzazione.** I canali del Na^+ si chiudono da soli (si inattivano) e, con un piccolo ritardo, si aprono i canali voltaggio-dipendenti del K^+: il potassio esce e il potenziale torna negativo.
- **Iperpolarizzazione.** I canali del K^+ si chiudono lentamente: per qualche millisecondo esce più potassio del necessario e il potenziale scende sotto il valore di riposo, prima di tornarvi.

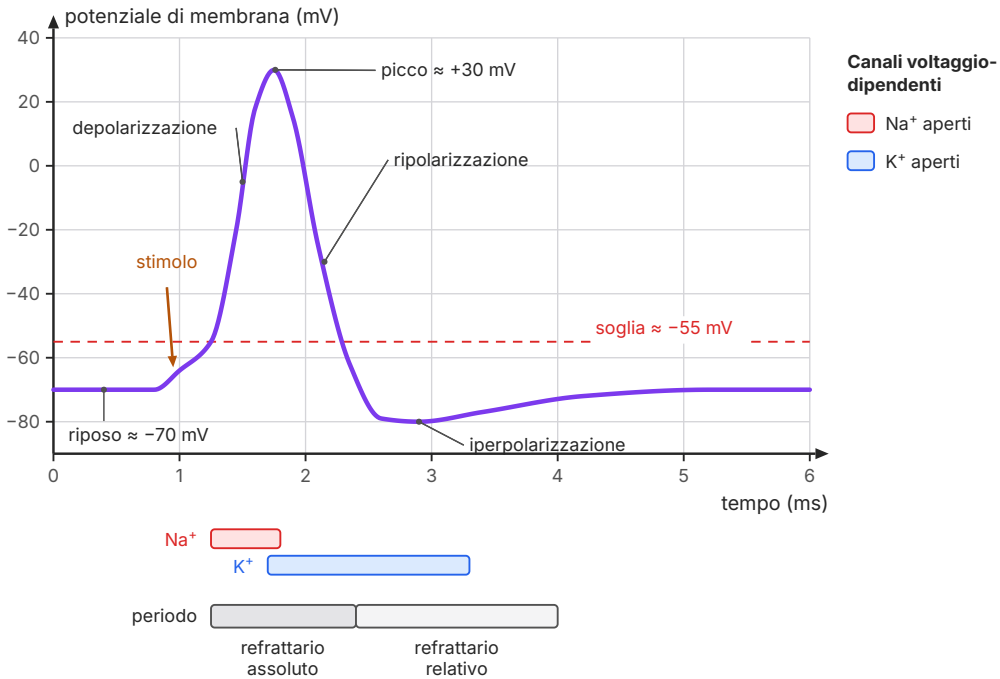

Figura 13.3 Il potenziale d'azione di un neurone (andamento tipico, misurato in un punto dell'assone). Sotto il grafico, gli intervalli in cui sono aperti i canali voltaggio-dipendenti del sodio e del potassio e i periodi refrattari.

Le quantità di ioni che attraversano la membrana durante un potenziale d'azione sono minuscole rispetto a quelle contenute nella cellula: le concentrazioni non cambiano in modo apprezzabile, e la pompa sodio-potassio ristabilisce nel tempo gli ioni spostati. Il potenziale d'azione

segue la legge del **tutto o nulla**: se lo stimolo non raggiunge la soglia non succede niente; se la raggiunge, il potenziale d'azione ha sempre la stessa ampiezza e la stessa durata, qualunque sia l'intensità dello stimolo. Durante e subito dopo un potenziale d'azione il neurone attraversa un **periodo refrattario**: in quello **assoluto**, finché i canali del sodio sono aperti o inattivati, nessuno stimolo può innescarne un altro; in quello **relativo**, durante l'iperpolarizzazione, serve uno stimolo più forte del normale. Ma allora come fa il sistema nervoso a distinguere una carezza da una stretta? Con la **frequenza**: uno stimolo più intenso fa partire più potenziali d'azione al secondo, fino a qualche centinaio; inoltre attiva più neuroni. Il periodo refrattario fissa il limite massimo di questa frequenza.

Questo meccanismo fu chiarito da Alan Hodgkin e Andrew Huxley, che nel 1952 pubblicarono le misure fatte sull'assone gigante del calamaro, largo fino a circa un millimetro e quindi adatto a ricevere un elettrodo. Il loro modello matematico, che descrive le correnti di sodio e di potassio con equazioni, riproduce la forma del potenziale d'azione; per questo lavoro ricevettero il premio Nobel per la medicina nel 1963.

> **ERRORE FREQUENTE**
> «Il potenziale d'azione è una corrente di elettroni che viaggia lungo l'assone, come in un filo elettrico». Nel neurone non scorrono elettroni: le cariche sono portate da ioni (Na^+, K^+), che attraversano la membrana per brevi tratti. Il segnale si propaga perché ogni tratto di membrana depolarizzato fa nascere un nuovo potenziale d'azione nel tratto vicino, come una fila di tessere del domino. Altri due errori: uno stimolo più forte non produce un potenziale d'azione «più grande» (tutto o nulla), ma potenziali più frequenti; la mielina non «conduce» l'impulso: è un isolante, che impedisce la nascita del potenziale d'azione nei tratti che ricopre, e proprio per questo accelera la conduzione.

13.2.3 La conduzione dell'impulso

Il potenziale d'azione nasce al cono di emergenza e si propaga fino ai terminali dell'assone. Le cariche positive entrate in un punto si spostano nel citoplasma verso i tratti vicini (le **correnti locali**) e li depolarizzano fino alla soglia: lì nasce un nuovo potenziale d'azione, e così via. Il segnale non torna indietro, perché il tratto appena attivato è refrattario. In un assone senza mielina questa **conduzione continua** rigenera il segnale punto per punto ed è lenta: circa 0,5–2 m/s.

Negli assoni mielinizzati la membrana coperta dalla guaina non può generare potenziali d'azione, e i canali del sodio sono concentrati nei nodi di Ranvier. Le correnti locali, che non si disperdono attraverso il tratto isolato, raggiungono il nodo successivo e lo portano alla soglia: il potenziale d'azione «salta» da un nodo all'altro (Figura 13.2b). Questa **conduzione saltatoria** è molto più veloce, fino a circa 120 m/s nei grossi assoni motori, e consuma meno energia, perché gli ioni da ripompare sono solo quelli dei nodi. Anche il diametro conta: un assone più largo oppone meno resistenza alle correnti locali e conduce più in fretta. È la soluzione che il

calamaro ha adottato per i suoi assoni giganti senza mielina; i vertebrati, con la mielina, ottengono velocità maggiori con assoni molto più sottili.

Nella **sclerosi multipla** il sistema immunitario attacca e distrugge la mielina nel SNC (è una malattia autoimmune, cap. 10): dove la guaina manca, la conduzione rallenta o si blocca, e i sintomi (disturbi della vista, della sensibilità, del movimento) dipendono da quali vie nervose sono colpite.

ESEMPIO SVOLTO

Quanto ci mette un segnale ad arrivare?

Problema. Un ragazzo pesta una puntina. I recettori della pianta del piede distano 1,1 m dal midollo spinale. Quanto tempo impiega il segnale ad arrivare al midollo a) lungo una fibra mielinizzata che conduce a 100 m/s; b) lungo una fibra senza mielina che conduce a 1,0 m/s?

Soluzione. Il tempo è la distanza divisa per la velocità, $t = d/v$. a) t = 1,1 m / 100 m/s = 0,011 s = 11 ms. b) t = 1,1 m / 1,0 m/s = 1,1 s, cento volte di più.

Commento. È proprio quello che si prova: la puntura arriva subito come un dolore acuto e ben localizzato, portato da fibre mielinizzate, e solo dopo circa un secondo come un dolore sordo e diffuso, portato da fibre sottili senza mielina.

13.3 La sinapsi

13.3.1 Sinapsi elettriche e chimiche

Il punto in cui un neurone passa il segnale a un'altra cellula, un altro neurone, una fibra muscolare o una cellula ghiandolare, si chiama **sinapsi**. La cellula che invia il segnale è detta **presinaptica**, quella che lo riceve **postsinaptica**. Nelle **sinapsi elettriche**, poco numerose nell'uomo, le due cellule sono unite da giunzioni comunicanti, canali proteici attraverso cui gli ioni passano direttamente: la trasmissione è istantanea e funziona nei due sensi; le stesse giunzioni uniscono le cellule del muscolo cardiaco (cap. 9). Nella grande maggioranza delle sinapsi del sistema nervoso, le **sinapsi chimiche**, le due membrane sono invece separate da uno spazio largo circa venti nanometri, la fessura sinaptica, e il segnale lo attraversa sotto forma di una sostanza chimica, il **neurotrasmettitore** (Figura 13.4).

La trasmissione chimica avviene in quattro passaggi. 1) Il potenziale d'azione arriva al terminale presinaptico e apre canali voltaggio-dipendenti per gli ioni calcio: il Ca^{2+} entra. 2) Il calcio fa fondere con la membrana le **vescicole sinaptiche**, che liberano il neurotrasmettitore nella fessura per esocitosi. 3) Il neurotrasmettitore diffonde e si lega a recettori specifici della membrana postsinaptica; molti sono recettori-canale, che si aprono e lasciano passare ioni. 4) Il neurotrasmettitore viene rimosso: degradato da un enzima, ricaptato dal terminale presinaptico con proteine di trasporto (e riciclato) o assorbito dagli astrociti. Senza questa rimozione il

segnale continuerebbe all'infinito. Tutto il processo richiede circa mezzo millisecondo, il **ritardo sinaptico**, e funziona in un solo verso, perché solo il terminale presinaptico contiene vescicole.

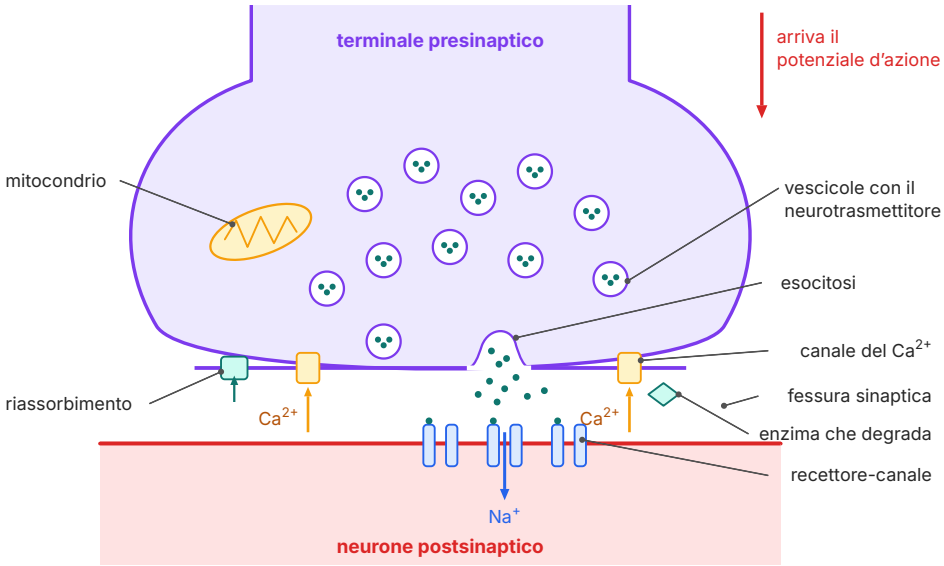

Figura 13.4 Una sinapsi chimica (schema non in scala). L'arrivo del potenziale d'azione apre i canali del calcio; le vescicole liberano il neurotrasmettitore, che si lega ai recettori-canale della membrana postsinaptica e li apre. Il neurotrasmettitore è poi rimosso per degradazione enzimatica o per riassorbimento nel terminale presinaptico.

13.3.2 Eccitazione, inibizione e sommazione

L'effetto sulla cellula postsinaptica dipende dal recettore. Se il recettore lascia entrare Na^+, la membrana si depolarizza un poco: è un **potenziale postsinaptico eccitatorio** (PPSE), che avvicina la cellula alla soglia. Se invece lascia entrare Cl^- o uscire K^+, la membrana si iperpolarizza: è un **potenziale postsinaptico inibitorio** (PPSI), che la allontana dalla soglia. A differenza del potenziale d'azione, questi potenziali sono **graduati**: sono piccoli (pochi millivolt), si sommano fra loro e si attenuano allontanandosi dalla sinapsi.

Un singolo PPSE di solito non basta a raggiungere la soglia. Un neurone del SNC riceve però migliaia di sinapsi sui dendriti e sul corpo cellulare, eccitatorie e inibitorie, e al cono di emergenza i loro effetti si sommano: si parla di **sommazione temporale** quando la stessa sinapsi si attiva più volte in rapida successione, **spaziale** quando si attivano insieme sinapsi diverse. Il neurone «spara» solo se la somma supera la soglia. In questo modo ogni neurone è un piccolo calcolatore, che decide in base a tutti i segnali che riceve: è qui, nelle sinapsi, che il sistema nervoso elabora l'informazione.

13.3.3 I neurotrasmettitori

Si conoscono decine di neurotrasmettitori; la Tabella 13.1 riassume i principali. Lo stesso neurotrasmettitore può avere effetti diversi su cellule diverse, perché ciò che conta è il recettore: l'acetilcolina, per esempio, eccita i muscoli scheletrici ma rallenta il cuore.

Tabella 13.1 I principali neurotrasmettitori.

Neurotrasmettitore	Dove agisce (esempi)	Effetti principali
acetilcolina	giunzione neuromuscolare, sistema autonomo, encefalo	contrazione dei muscoli scheletrici; rallenta il cuore; attenzione e memoria; è degradata dall'enzima acetilcolinesterasi
noradrenalina	sistema simpatico, tronco encefalico	attivazione, vigilanza, risposta di «attacco o fuga»
dopamina	mesencefalo e circuiti collegati	controllo del movimento; motivazione e circuito della ricompensa
serotonina	tronco encefalico, intestino	umore, sonno, appetito
glutammato	quasi tutto il SNC	il principale neurotrasmettitore eccitatorio; apprendimento e memoria
GABA	encefalo	il principale neurotrasmettitore inibitorio dell'encefalo
endorfine	encefalo e midollo spinale	riducono il dolore; si legano ai recettori degli oppioidi

13.3.4 La giunzione neuromuscolare

La **giunzione neuromuscolare** è la sinapsi fra un motoneurone e una fibra muscolare scheletrica, quella di cui in *Scienze naturali 3*, cap. 16, hai visto solo il nome. Il terminale del motoneurone libera **acetilcolina**, che si lega ai recettori-canale della placca motrice, la parte specializzata della membrana della fibra; l'ingresso di sodio depolarizza la membrana, nasce un potenziale d'azione muscolare che fa liberare il calcio all'interno della fibra e innesca lo scorrimento dei filamenti del sarcomero. L'acetilcolina è subito demolita dall'acetilcolinesterasi, e la fibra si rilassa se non arrivano nuovi impulsi. Diversamente dalle sinapsi fra neuroni, qui ogni potenziale d'azione del motoneurone produce sempre un potenziale d'azione nella fibra.

Molte sostanze naturali agiscono proprio qui. Il **curaro**, usato da alcune popolazioni sudamericane per avvelenare le frecce, occupa i recettori dell'acetilcolina senza aprirli: i muscoli, compresi quelli respiratori, si paralizzano. La **tossina botulinica**, prodotta dal batterio *Clostridium botulinum* in conserve preparate male, impedisce la liberazione dell'acetilcolina e provoca il botulismo, una paralisi grave. Usate in dosi controllatissime, entrambe hanno trovato impieghi in medicina: i farmaci simili al curaro servono a rilassare i muscoli durante gli interventi chirurgici.

COLLEGAMENTI

Educazione alla salute · Droghe, sinapsi e dipendenza. Nell'encefalo esiste un **circuito della ricompensa**: gruppi di neuroni del mesencefalo che liberano dopamina in aree più anteriori quando facciamo qualcosa di utile alla sopravvivenza, come mangiare quando abbiamo fame. Il piacere che ne deriva spinge a ripetere quel comportamento. Tutte le droghe che danno dipendenza aumentano, per vie diverse, la dopamina in questo circuito. La **nicotina** del tabacco si lega ai recettori dell'acetilcolina e stimola la liberazione di dopamina. La **cocaina** blocca le proteine che ricaptano la dopamina, che resta più a lungo nelle sinapsi. Gli **oppioidi** (eroina, morfina e alcuni farmaci antidolorifici) imitano le endorfine; a dosi alte deprimono i centri del respiro del tronco encefalico, e per questo un'overdose può essere mortale. L'**alcol** potenzia l'inibizione del GABA e riduce l'eccitazione del glutammato: rallenta i riflessi, altera il giudizio e la coordinazione. Il **THC** della cannabis agisce sui recettori dei cannabinoidi, coinvolti nella memoria e nell'attenzione. Con l'uso ripetuto l'encefalo si adatta, per esempio riducendo i recettori: serve una dose maggiore per lo stesso effetto (**tolleranza**), e senza la sostanza compare un malessere che spinge a cercarla (**dipendenza**). L'encefalo continua a maturare fin oltre i vent'anni, e l'adolescenza è il periodo in cui queste sostanze fanno più danni. Se tu o un amico avete un problema, potete rivolgervi al medico di famiglia, ai consultori o ai servizi per le dipendenze (SerD) della vostra ASL.

13.4 Il sistema nervoso centrale

13.4.1 Il midollo spinale e i riflessi

Il midollo spinale è un cordone lungo circa 45 cm nell'adulto, che scende dal tronco encefalico dentro il canale vertebrale. In sezione trasversale (Figura 13.5) mostra al centro la sostanza grigia, a forma di farfalla o di H, attorno a un sottile canale centrale, e all'esterno la sostanza bianca, formata dai fasci di assoni che salgono verso l'encefalo e ne scendono. Le «ali» della farfalla sono le **corna dorsali** (posteriori), dove arrivano i neuroni sensoriali, e le **corna ventrali** (anteriori), che contengono i corpi cellulari dei motoneuroni. Ogni nervo spinale si attacca al midollo con due radici: la **radice dorsale**, sensitiva, che porta un rigonfiamento, il ganglio della radice dorsale, dove si trovano i corpi cellulari dei neuroni sensoriali; e la **radice ventrale**, motoria, da cui escono gli assoni dei motoneuroni. Le due radici si uniscono e formano un nervo misto, che contiene fibre sensitive e motorie.

Il midollo trasmette segnali fra l'encefalo e il corpo, ma è anche un centro di elaborazione: controlla i **riflessi spinali**, risposte automatiche, rapide e sempre uguali a uno stimolo. Il percorso di un riflesso, l'**arco riflesso**, ha cinque elementi: recettore, neurone sensoriale, centro nel SNC, motoneurone, effettore. Nel **riflesso patellare**, che il medico provoca colpendo con il martelletto il tendine sotto la rotula, il quadricipite della coscia si allunga un poco; i recettori di stiramento del muscolo inviano il segnale al midollo, dove il neurone sensoriale fa sinapsi di-

rettamente con il motoneurone dello stesso muscolo, che si contrae e fa scattare la gamba. Con una sola sinapsi, è un riflesso **monosinaptico**. Nel **riflesso di retrazione**, quello della pentola bollente, fra neurone sensoriale e motoneurone ci sono uno o più interneuroni: è **polisinaptico**, e grazie agli interneuroni coordina più muscoli insieme, contraendo i flessori del braccio e rilassando gli estensori. Altri interneuroni portano intanto il segnale all'encefalo: per questo il dolore si avverte, ma solo dopo che la mano si è già ritirata.

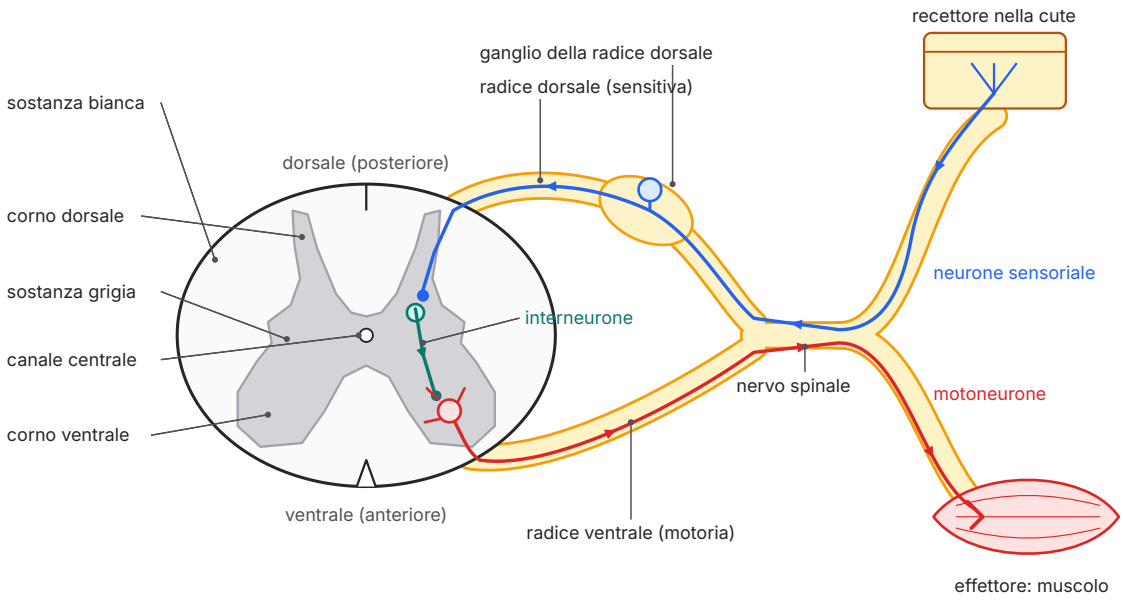

Figura 13.5 Sezione trasversale del midollo spinale e arco riflesso di retrazione (schema non in scala). Il neurone sensoriale (blu) ha il corpo cellulare nel ganglio della radice dorsale ed entra nel corno dorsale; un interneurone (verde) lo collega al motoneurone (rosso), il cui assone esce dalla radice ventrale. Nel riflesso patellare l'interneurone manca.

Le lesioni del midollo spinale interrompono le vie fra encefalo e corpo: sotto il livello della lesione si perdono la sensibilità e il movimento volontario, mentre alcuni riflessi spinali possono restare. Le cause più frequenti nei giovani sono gli incidenti stradali, i tuffi in acque basse e le cadute.

ESPERIENZA DI LABORATORIO

Il tempo di reazione con il righello che cade

Obiettivo. Misurare il tempo di reazione di ciascuno studente e confrontarlo con il tempo di un riflesso.

Materiale. Un righello rigido da 30 cm (o un'asta graduata di 50 cm), un tavolo, una tabella per i dati.

Procedimento. 1) Lo studente A siede con l'avambraccio appoggiato al tavolo e la mano che sporge dal bordo, pollice e indice aperti di circa 3 cm. 2) Lo studente B tiene il righello verticale, con lo zero all'altezza delle dita di A, e lo lascia cadere senza preavviso. 3) A lo afferra il più in fretta possibile; si legge la distanza d percorsa dal righello all'altezza del bordo superiore delle dita. 4) Si ripete dieci volte, si scarta il primo valore e si calcola la media. 5) Il righello cade di moto uniformemente accelerato partendo da fermo: $d = \frac{1}{2}\, g\, t^2$, quindi il tempo di reazione è $t = \sqrt{(2d/g)}$, con $g = 9{,}81$ m/s^2 (Tabella 13.2). 6) Ripetete la prova mentre A risponde a voce a una semplice domanda di calcolo, e confrontate.

Sicurezza. Il righello va lasciato cadere da pochi centimetri sopra la mano, mai da altezze maggiori o verso il viso; chi tiene il righello non deve muovere la mano dopo averlo lasciato. Non si provano mai sostanze che alterano i riflessi.

Risultato atteso. Di solito il righello percorre 15–25 cm, cioè il tempo di reazione è di circa 0,17–0,23 s; con un compito che distrae aumenta. Il riflesso patellare, che non passa dall'encefalo, dura invece qualche decina di millisecondi.

Domande. 1) Quali strutture nervose attraversa il segnale fra la vista del righello che cade e la chiusura delle dita? 2) Perché il tempo di reazione è molto più lungo di quello di un riflesso? 3) Perché la distanza percorsa non è proporzionale al tempo?

Altre esperienze. Il **test del punto cieco** (vedi gli esercizi) richiede solo un foglio con una crocetta e un pallino; la **discriminazione fra due punti** si fa con un compasso dalle punte arrotondate o con due stuzzicadenti, appoggiati senza premere, mai sul viso vicino agli occhi. La **dissezione di un occhio bovino**, acquistato in macelleria, la esegue l'insegnante, con guanti e bisturi che gli studenti non maneggiano: permette di riconoscere la sclera, la cornea, il cristallino, il vitreo, la retina che si stacca facilmente dalla coroide, il tappeto lucido e il punto da cui esce il nervo ottico.

Tabella 13.2 Tempo di reazione in funzione della distanza percorsa dal righello, calcolato con $t = \sqrt{(2d/g)}$ e $g = 9{,}81\ \text{m/s}^2$.

Distanza d (cm)	Tempo di reazione t (s)
5	0,101
10	0,143
15	0,175
20	0,202
25	0,226
30	0,247

13.4.2 L'encefalo: protezione e parti principali

L'encefalo è protetto dalle ossa del cranio e da tre membrane, le **meningi**: la dura madre, robusta, aderente all'osso; l'aracnoide, sottile; la pia madre, che aderisce al tessuto nervoso. Fra l'aracnoide e la pia madre scorre il **liquor** (liquido cerebrospinale), un liquido limpido prodotto continuamente nei ventricoli, le cavità dell'encefalo, che riempie anche il canale centrale del midollo. Il liquor fa «galleggiare» l'encefalo, attutisce i colpi e porta sostanze nutritive. L'infiammazione delle meningi, la meningite, è una malattia grave, che per alcuni batteri si previene con i vaccini.

Nell'encefalo si distinguono quattro parti principali (Figura 13.6a).

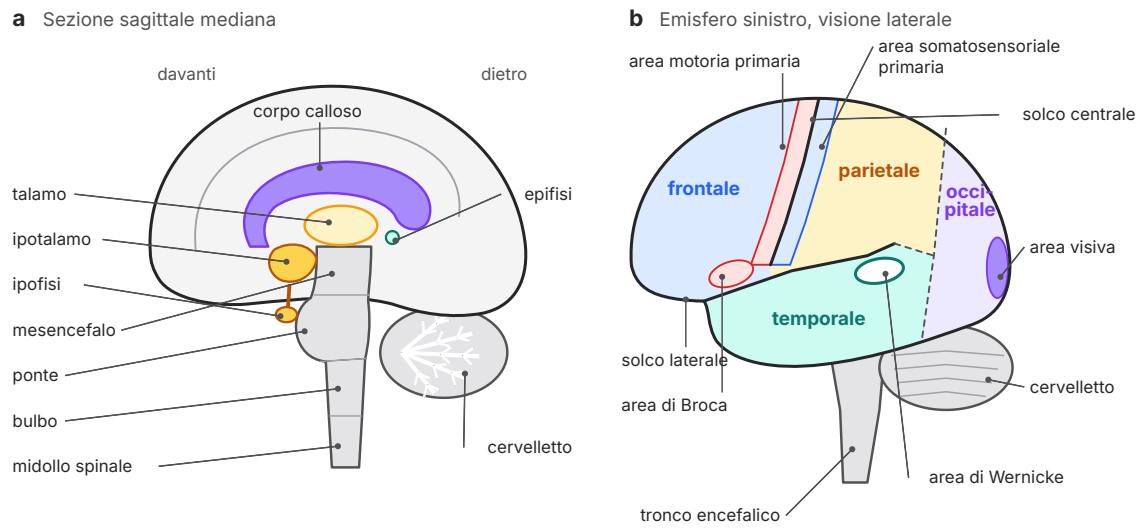

Figura 13.6 L'encefalo (schemi non in scala). a) Sezione sagittale mediana: si vedono il corpo calloso, il diencefalo (talamo, ipotalamo con l'ipofisi, epifisi), il tronco encefalico e il cervelletto. b) Emisfero sinistro in visione laterale: i quattro lobi, separati dal solco centrale e dal solco laterale (le linee tratteggiate sono confini convenzionali), e alcune aree della corteccia.

- Il **tronco encefalico** collega il midollo spinale al resto dell'encefalo ed è formato da tre parti. Il **bulbo** contiene i centri vitali che regolano il respiro (cap. 8), il battito cardiaco e la pressione del sangue (cap. 9), e i riflessi della deglutizione, della tosse e del vomito. Il **ponte** collabora al controllo del respiro e collega il cervelletto al resto dell'encefalo. Il **mesencefalo** contiene centri dei riflessi visivi e uditivi e i neuroni della dopamina che servono al movimento. Nel tronco passano tutte le vie fra encefalo e midollo, e da esso partono quasi tutti i nervi cranici. Una sua lesione grave è spesso mortale.
- Il **cervelletto**, dietro il tronco, coordina i movimenti e l'equilibrio: confronta i comandi motori con le informazioni che arrivano dai muscoli, dalle articolazioni e dall'orecchio interno e corregge gli errori. Interviene anche nell'apprendimento dei movimenti, come andare in bicicletta o suonare uno strumento.
- Il **diencefalo**, al centro, comprende il **talamo**, la stazione di smistamento attraverso cui passano quasi tutte le informazioni sensoriali dirette alla corteccia, e l'**ipotalamo**, che controlla la temperatura del corpo, la fame, la sete e i ritmi giornalieri e comanda l'ipofisi (cap. 12). Sopra il talamo, verso la parte posteriore, si trova l'epifisi.
- Il **telencefalo** (il cervello vero e proprio) è la parte più grande: due emisferi cerebrali uniti dal **corpo calloso**, un grande fascio di circa duecento milioni di assoni che permette ai due emisferi di scambiarsi informazioni.

13.4.3 La corteccia cerebrale

La superficie degli emisferi è la **corteccia cerebrale**, uno strato di sostanza grigia spesso solo 2–4 mm ma ripiegato in circonvoluzioni e solchi, che ne aumentano molto la superficie; sotto la corteccia c'è la sostanza bianca. Due solchi profondi dividono ciascun emisfero in quattro **lobi**, che prendono il nome dalle ossa del cranio che li coprono (Figura 13.6b): il solco centrale separa il lobo **frontale** dal **parietale**; il solco laterale separa il lobo **temporale**, in basso, dai due precedenti; il lobo **occipitale** occupa la parte posteriore.

Lo studio dei pazienti con lesioni e, oggi, le tecniche di immagine del cervello in funzione hanno permesso di associare molte funzioni ad aree precise. Davanti al solco centrale c'è l'**area motoria primaria**, che comanda i movimenti volontari; dietro di esso l'**area somatosensoriale primaria**, che riceve le sensazioni del tatto, della temperatura e del dolore. In entrambe il corpo è rappresentato come su una mappa, ma deformata: mani, labbra e lingua occupano più spazio del tronco, perché il loro controllo e la loro sensibilità sono più fini. Ogni emisfero controlla e sente la metà **opposta** del corpo, perché le vie motorie e sensitive si incrociano lungo il percorso. Nel lobo occipitale c'è l'**area visiva** primaria, nel temporale l'area uditiva. Le aree della corteccia che non ricevono direttamente sensazioni né comandano movimenti sono dette **associative**: integrano le informazioni, e quelle del lobo frontale servono a pianificare, decidere e controllare gli impulsi.

Il linguaggio fu la prima funzione collegata a un'area precisa. Nel 1861 il medico francese Paul Broca descrisse un paziente che capiva ciò che gli veniva detto ma riusciva a pronunciare solo una sillaba; dopo la morte trovò una lesione nella parte inferiore del lobo frontale sinistro, oggi chiamata **area di Broca**, necessaria alla produzione del linguaggio. Nel 1874 il tedesco Carl Wernicke descrisse pazienti che parlavano in modo fluente ma senza senso e non capivano le parole, con una lesione nella parte posteriore del lobo temporale: l'**area di Wernicke** serve alla comprensione. Nella grande maggioranza delle persone queste aree si trovano nell'emisfero sinistro.

ERRORE FREQUENTE

«Usiamo solo il 10 % del cervello», «l'emisfero sinistro è logico e il destro è creativo». Sono due miti. Le immagini del cervello in funzione mostrano che nel corso di una giornata lavorano tutte le sue parti, e una lesione anche piccola, in quasi qualunque punto, ha conseguenze. Alcune funzioni sono davvero più legate a un emisfero, come il linguaggio a sinistra, ma ogni attività complessa, dal calcolo alla musica, usa reti di aree distribuite in entrambi, che comunicano attraverso il corpo calloso.

13.4.4 Memoria, emozioni, plasticità e sonno

Sotto la corteccia, ai margini del diencefalo, un insieme di strutture forma il **sistema limbico**, legato alle emozioni e alla memoria. L'**ippocampo**, nel lobo temporale, è indispensabile per fissare nuovi ricordi di fatti ed eventi: un paziente al quale negli anni Cinquanta fu asportata gran parte di entrambi gli ippocampi per curare un'epilessia grave conservò i ricordi precedenti, ma non riuscì più a formarne di nuovi per il resto della vita. L'**amigdala** riconosce i pericoli e genera la paura; collegata all'ipotalamo, attiva le risposte del corpo allo stress.

L'encefalo non è un circuito fisso. Imparare qualcosa significa rafforzare alcune sinapsi, indebolirne altre e formarne di nuove: questa capacità di modificarsi con l'esperienza si chiama **plasticità** ed è massima nell'infanzia e nell'adolescenza, ma dura tutta la vita. Grazie alla plasticità, dopo un ictus altre aree possono assumere in parte le funzioni di quelle danneggiate, con la riabilitazione. Anche il **sonno** serve all'encefalo: durante la notte si alternano cicli di circa 90 minuti di sonno profondo e di sonno REM (dai rapidi movimenti degli occhi, la fase in cui si sogna di più), e in questi cicli si consolidano i ricordi della giornata. Per gli adolescenti l'American Academy of Sleep Medicine raccomanda (2016) 8–10 ore di sonno per notte; la luce degli schermi alla sera ritarda la liberazione della melatonina (cap. 12) e quindi l'addormentamento.

APPROFONDIMENTO

Approfondimento · Golgi, Ramón y Cajal e la dottrina del neurone. Nel 1873 Camillo Golgi, che lavorava nell'ospedale di Abbiategrasso, scoprì la «reazione nera»: trattando il tessuto nervoso con bicromato di potassio e nitrato d'argento, solo pochi neuroni si coloravano, ma interi, in nero, con tutti i loro prolungamenti. Golgi era convinto che i neuroni formassero una rete continua, un reticolo. Lo spagnolo Santiago Ramón y Cajal, usando proprio il metodo di Golgi, arrivò alla conclusione opposta: ogni neurone è una cellula distinta, che comunica con le altre in punti di contatto, e i segnali vi viaggiano in una direzione precisa. Nel 1906 i due condivisero il premio Nobel per la medicina, tenendo nei loro discorsi due tesi opposte. Aveva ragione Cajal, come confermò mezzo secolo dopo il microscopio elettronico, che mostrò la fessura sinaptica. Un'altra grande italiana delle neuroscienze, Rita Levi-Montalcini, scoprì negli anni Cinquanta, e poi isolò con Stanley Cohen, il fattore di crescita nervoso (NGF), una proteina che fa crescere e sopravvivere alcuni neuroni durante lo sviluppo: per questa scoperta ricevettero il premio Nobel nel 1986.

13.4.5 Il sistema nervoso autonomo

Il sistema nervoso autonomo comanda gli organi interni con vie di due neuroni: il primo ha il corpo cellulare nel SNC e il secondo in un ganglio. Le sue due sezioni hanno in genere effetti opposti sullo stesso organo (Tabella 13.3). Il **simpatico**, i cui neuroni escono dalla parte toracica e lombare del midollo, prepara il corpo all'azione e allo stress, la risposta di «attacco o fuga»: accelera il cuore, dilata i bronchi e le pupille, libera glucosio dal fegato, rallenta la digestione;

stimola anche la midollare del surrene a liberare adrenalina (cap. 12). Il **parasimpatico**, i cui neuroni partono dal tronco encefalico (soprattutto con il nervo vago) e dalla parte sacrale del midollo, domina nelle condizioni di riposo e favorisce la digestione e il recupero delle energie. Il primo neurone di entrambe le sezioni libera acetilcolina; il secondo libera noradrenalina nel simpatico e acetilcolina nel parasimpatico. Il controllo superiore dei due sistemi spetta all'ipotalamo e al tronco encefalico.

Tabella 13.3 Alcuni effetti del sistema simpatico e del parasimpatico.

Organo	Simpatico	Parasimpatico
pupilla	dilatazione (midriasi)	restringimento (miosi)
cuore	aumenta frequenza e forza del battito	diminuisce la frequenza
bronchi	dilatazione	restringimento
ghiandole salivari	saliva scarsa e densa	saliva abbondante e fluida
stomaco e intestino	riduce peristalsi e secrezioni	aumenta peristalsi e secrezioni
fegato	liberazione di glucosio	formazione di glicogeno
vescica urinaria	rilassa la parete: trattiene l'urina	contrae la parete: favorisce la minzione

13.5 I recettori sensoriali e la vista

13.5.1 Dallo stimolo alla sensazione

Un **recettore sensoriale** è una cellula, o la terminazione di un neurone, specializzata a rispondere a una forma di energia. In base allo stimolo si distinguono i **meccanocettori** (pressione, vibrazione, stiramento, suono), i **termocettori** (caldo e freddo), i **chemocettori** (sostanze chimiche: gusto, olfatto, ma anche il CO_2 del sangue, cap. 8), i **fotocettori** (luce) e i **nocicettori**, che rispondono a stimoli che danneggiano o minacciano di danneggiare i tessuti e producono il dolore.

Ogni recettore compie una **trasduzione**: trasforma l'energia dello stimolo in una variazione del potenziale di membrana, il potenziale di recettore, che è graduato: più forte è lo stimolo, più grande è il potenziale. Se supera la soglia, nel neurone sensoriale partono potenziali d'azione con una frequenza tanto più alta quanto più intenso è lo stimolo. I potenziali d'azione sono tutti uguali: ciò che distingue la luce dal suono è la via nervosa che li porta e l'area della corteccia in cui arrivano. La **sensazione** nasce nella corteccia, non nel recettore: per questo un colpo sull'occhio fa «vedere le stelle», e una persona a cui è stato amputato un arto può sentire ancora dolore nella parte mancante. Molti recettori, infine, mostrano **adattamento**: se lo stimolo resta costante, la frequenza dei potenziali d'azione diminuisce. Dopo pochi minuti non senti più i ve-

stiti sulla pelle, né l'odore di una stanza in cui sei entrato; il dolore, invece, si adatta poco, ed è un vantaggio, perché segnala un danno finché dura.

13.5.2 L'occhio

L'occhio (Figura 13.7) è una sfera di circa 24 mm di diametro, con una parete a tre strati. Lo strato esterno è la **sclera**, bianca e resistente, che sul davanti diventa trasparente e più curva e forma la **cornea**. Lo strato intermedio è la **coroide**, ricca di vasi sanguigni e di pigmento scuro, che assorbe la luce diffusa all'interno; sul davanti si ispessisce nel **corpo ciliare** e prosegue nell'**iride**, il disco colorato che circonda un foro, la **pupilla**. I muscoli lisci dell'iride, comandati dal sistema autonomo, regolano il diametro della pupilla e quindi la luce che entra. Dietro l'iride c'è il **cristallino**, una lente biconvessa trasparente e elastica, sospesa al corpo ciliare da sottili legamenti. Il cristallino divide l'occhio in due camere: davanti, l'**umor acqueo**, un liquido prodotto dal corpo ciliare e continuamente rinnovato; dietro, l'**umor vitreo**, una gelatina trasparente che mantiene la forma del globo. Lo strato più interno, che riveste il fondo dell'occhio, è la **retina**, il tessuto nervoso che contiene i fotocettori.

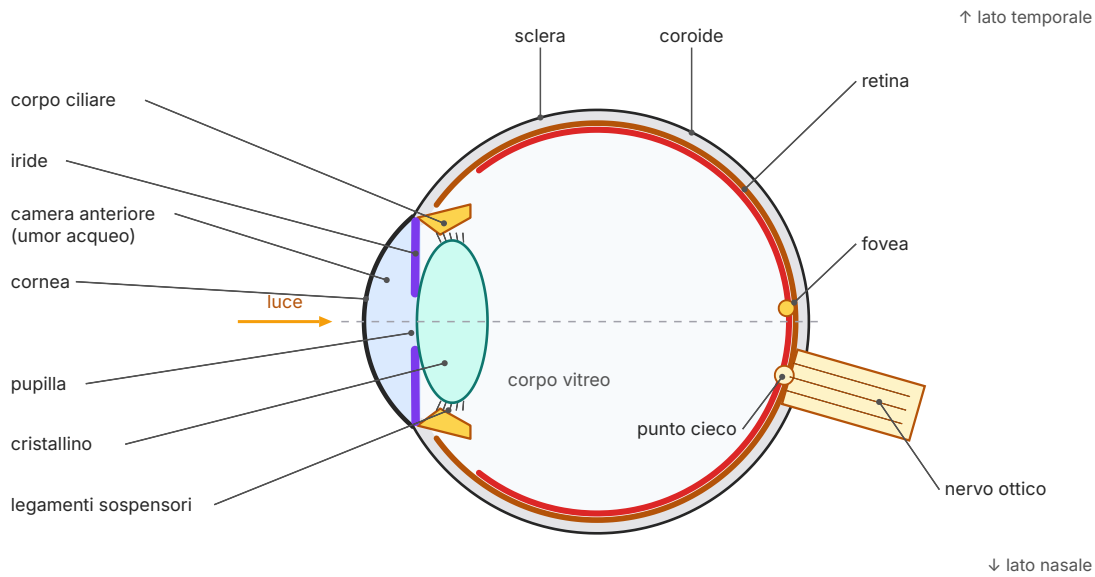

Figura 13.7 Sezione orizzontale dell'occhio destro vista dall'alto (proporzioni approssimate). La luce entra da sinistra. La fovea si trova sull'asse dell'occhio, il punto cieco, da cui esce il nervo ottico, è spostato verso il naso.

La cornea e il cristallino si comportano come una lente convergente: una lente di questo tipo forma, di un oggetto lontano, un'immagine reale e capovolta (lo vedrai anche in fisica). L'immagine sulla retina è quindi **capovolta** e rimpicciolita, ed è l'encefalo a interpretarla nel verso giusto. Gran parte della convergenza è dovuta alla cornea; il cristallino serve a regolare la messa a fuoco con l'**accomodazione**. Quando guardi lontano il muscolo ciliare è rilassato, i legamenti

sono tesi e il cristallino è appiattito; quando guardi da vicino il muscolo ciliare si contrae, i legamenti si allentano e il cristallino, elastico, diventa più tondeggiante e più convergente.

La retina contiene due tipi di fotocettori. I **bastoncelli**, circa 120 milioni per occhio, sono sensibilissimi e funzionano anche con una luce debole, ma non distinguono i colori: di notte vediamo in bianco, nero e grigi. I **coni**, circa 6 milioni, funzionano con la luce intensa e permettono di vedere i colori e i dettagli. Ce ne sono di tre tipi, con pigmenti sensibili soprattutto al blu, al verde e al rosso: ogni colore che vediamo nasce dal confronto fra le risposte dei tre tipi. I coni sono concentrati nella **fovea**, una piccola depressione al centro della retina dove l'immagine è più nitida: è il punto che dirigi su ciò che stai leggendo. I segnali dei fotocettori passano a una rete di neuroni della retina, che li elaborano già in parte, e escono dall'occhio con il **nervo ottico**. Nel punto in cui il nervo lascia la retina non ci sono fotocettori: è il **punto cieco**. Non ce ne accorgiamo perché i due punti ciechi corrispondono a zone diverse del campo visivo, e l'encefalo «riempie» il vuoto con ciò che c'è attorno. Le due vie ottiche si incrociano in parte e arrivano, dopo una tappa nel talamo, all'area visiva del lobo occipitale.

13.5.3 I difetti della vista

In un occhio normale (emmetrope) l'immagine di un oggetto lontano si forma esattamente sulla retina con il muscolo ciliare rilassato. Nella **miopia** l'occhio è troppo lungo, o troppo convergente: l'immagine degli oggetti lontani si forma davanti alla retina e appare sfocata, mentre si vede bene da vicino. Si corregge con lenti **divergenti**. Nell'**ipermetropia** l'occhio è troppo corto: l'immagine si formerebbe dietro la retina, e l'accomodazione deve lavorare anche per guardare lontano; si corregge con lenti **convergenti**. Con l'età il cristallino perde elasticità e l'accomodazione diminuisce: dopo i quarant'anni circa compare la **presbiopia**, la difficoltà a mettere a fuoco da vicino, corretta con lenti convergenti per leggere. Il potere di una lente si misura in **diottrie**: è l'inverso della distanza focale espressa in metri, positivo per le lenti convergenti e negativo per le divergenti.

Il **daltonismo** più comune, la difficoltà a distinguere il rosso dal verde, è dovuto a un allele recessivo di un gene di un pigmento dei coni posto sul cromosoma X: come hai visto in *Scienze naturali 2*, cap. 8, colpisce soprattutto i maschi.

ESEMPIO SVOLTO

Quante diottrie servono?

Problema. Il punto più lontano che una ragazza miope vede nitido senza occhiali, il punto remoto, è a 0,40 m. Gli occhiali devono far sembrare gli oggetti lontani posti proprio lì. Quale lente serve? Trascura la distanza fra lente e occhio.

Soluzione. Una lente divergente di distanza focale f forma degli oggetti molto lontani un'immagine virtuale nel suo fuoco, a distanza $|f|$ davanti alla lente. Serve quindi una lente divergente con $f = -0{,}40$ m, il cui potere è $P = 1/f = 1/(-0{,}40\ \text{m}) = -2{,}5\ \text{m}^{-1}$, cioè −2,5 diottrie.

Commento. Il segno meno indica una lente divergente. Più il punto remoto è vicino, più la miopia è forte e più grande, in valore assoluto, è il potere della lente.

13.6 Udito, equilibrio e gli altri sensi

13.6.1 L'orecchio e l'udito

Il suono è un'onda di pressione: una successione di compressioni e rarefazioni dell'aria che si propaga, a 20 °C, a circa 343 m/s; la frequenza (in hertz, oscillazioni al secondo) determina l'altezza del suono, l'ampiezza l'intensità. L'orecchio umano percepisce frequenze comprese, nei giovani, fra circa 20 e 20 000 Hz. È diviso in tre parti (Figura 13.8).

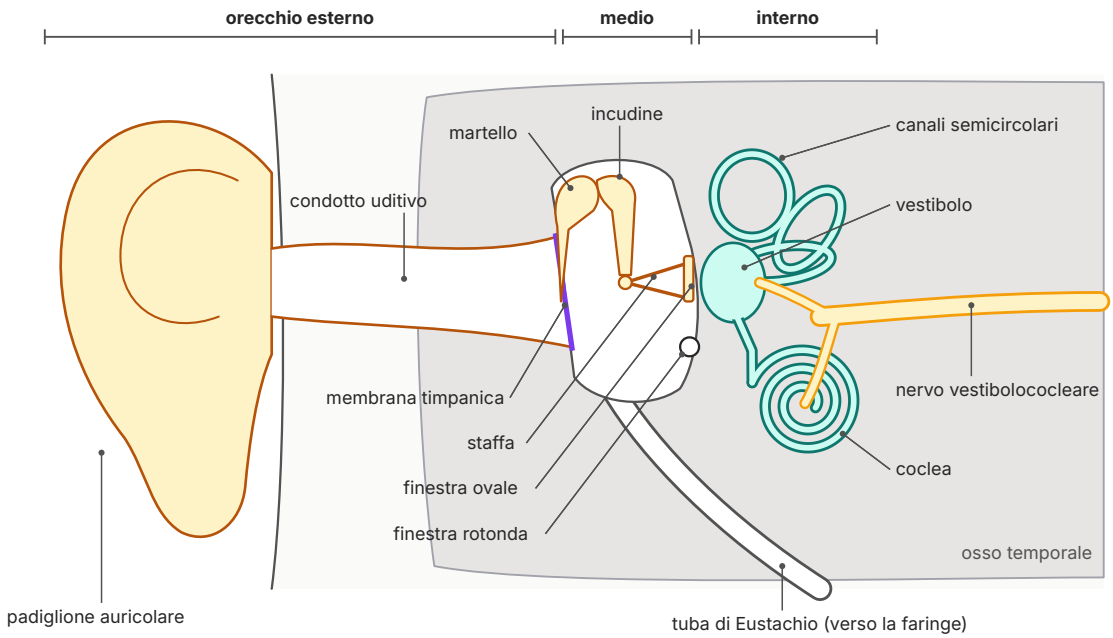

Figura 13.8 Sezione frontale dell'orecchio destro (schema non in scala): orecchio esterno, medio e interno. L'orecchio medio e l'orecchio interno sono scavati nell'osso temporale.

L'**orecchio esterno** comprende il padiglione auricolare, che raccoglie le onde sonore, e il condotto uditivo, che le guida fino alla **membrana timpanica** (il timpano), una membrana sottile che vibra con il suono. L'**orecchio medio** è una piccola cavità piena d'aria scavata nell'osso temporale, che contiene la catena dei tre ossicini più piccoli del corpo: il **martello**, attaccato al timpano, l'**incudine** e la **staffa**, la cui base chiude la finestra ovale dell'orecchio interno. Gli ossicini trasmettono le vibrazioni e le amplificano: la forza raccolta dal timpano si concentra sulla finestra ovale, che ha una superficie circa diciassette volte più piccola, e la pressione aumenta di altrettanto. Questo serve perché l'orecchio interno è pieno di liquido, molto più difficile da mettere in vibrazione dell'aria. L'orecchio medio comunica con la faringe attraverso la **tuba** (o tromba) **di Eustachio**, che porta il nome dell'anatomista marchigiano del Cinquecento Bartolomeo Eustachi: aprendosi quando deglutiamo o sbadigliamo, rende uguale la pressione sulle due facce del timpano. È ciò che senti quando «ti si stappano le orecchie» in aereo o in galleria.

L'**orecchio interno** è un sistema di canali scavati nell'osso e pieni di liquido, detto labirinto per la sua forma. La parte che serve all'udito è la **coclea**, un tubo avvolto a spirale per circa due giri e mezzo, come il guscio di una chiocciola. All'interno, sulla membrana basilare, si trova l'**organo del Corti**, che contiene le **cellule ciliate**, i meccanocettori dell'udito: le loro ciglia sono a contatto con una membrana sovrastante. Le vibrazioni della staffa mettono in movimento il liquido della coclea e fanno oscillare la membrana basilare; le ciglia si piegano, si aprono canali ionici e le cellule ciliate liberano neurotrasmettitore sui neuroni del nervo acustico. La mem-

brana basilare non vibra in modo uguale dappertutto: i suoni acuti la fanno oscillare soprattutto vicino alla base della coclea, quelli gravi verso l'apice. L'encefalo riconosce così l'altezza di un suono da quali cellule ciliate sono attivate, e la sua intensità dalla frequenza dei potenziali d'azione. La finestra rotonda, chiusa da una membrana, permette al liquido di spostarsi.

13.6.2 L'equilibrio

L'altra parte dell'orecchio interno, il **vestibolo** con i tre **canali semicircolari**, è l'organo dell'equilibrio. I canali semicircolari, disposti su tre piani perpendicolari, contengono liquido e cellule ciliate: quando la testa ruota, il liquido resta indietro per inerzia e piega le ciglia, segnalando la rotazione e la sua direzione. Nel vestibolo due piccole sacche, l'utricolo e il sacculo, contengono cellule ciliate coperte da una gelatina con minuscoli cristalli di carbonato di calcio, gli otoliti: il loro peso piega le ciglia quando la testa si inclina o il corpo accelera in linea retta, come in un ascensore. Le informazioni dei due organi, confrontate nel cervelletto e nel tronco encefalico con quelle degli occhi e dei muscoli, mantengono la postura e stabilizzano lo sguardo. Quando queste informazioni non concordano, per esempio leggendo in auto, compare il mal d'auto. I segnali dell'udito e dell'equilibrio arrivano all'encefalo con lo stesso nervo cranico, il nervo vestibolococleare.

COLLEGAMENTI

Educazione alla salute · Il rumore danneggia l'udito. Le cellule ciliate dell'uomo non si rigenerano: quelle distrutte da suoni troppo forti o troppo prolungati sono perse per sempre, e la perdita di udito da rumore è permanente. Un primo segnale è il fischio nelle orecchie dopo un concerto o una serata in discoteca. L'Organizzazione mondiale della sanità e l'Unione internazionale delle telecomunicazioni, nello standard per l'ascolto sicuro pubblicato nel 2019, indicano per un adulto un limite di esposizione di 80 dB per 40 ore alla settimana (75 dB per i bambini); poiché la scala dei decibel è logaritmica, a ogni aumento di 3 dB il tempo di ascolto sicuro si dimezza. Con gli auricolari conviene tenere il volume basso, usare le funzioni che misurano l'esposizione e fare pause; ai concerti, stare lontano dalle casse e usare tappi auricolari.

13.6.3 Gusto, olfatto e sensi del corpo

Il gusto e l'olfatto sono sensi chimici. I recettori del **gusto** sono cellule raccolte nei **calici gustativi**, piccoli gruppi di cellule che si trovano soprattutto sulle papille della lingua, ma anche sul palato e nella faringe. Le sostanze sciolte nella saliva si legano a recettori di membrana o entrano attraverso canali ionici. I gusti fondamentali sono cinque: dolce, salato, acido, amaro e **umami**, il sapore del glutammato, descritto nel 1908 dal chimico giapponese Kikunae Ikeda, che lo isolò da un brodo di alghe. Il dolce segnala zuccheri e quindi energia, l'umami le proteine, il salato i sali minerali, mentre l'amaro e l'acido spesso mettono in guardia da sostanze tossiche o avariate.

I recettori dell'**olfatto** sono neuroni dell'epitelio olfattivo, nella parte alta delle cavità nasali: le loro ciglia portano proteine recettrici che legano le molecole odorose. Nel 1991 Richard Axel e Linda Buck scoprirono la grande famiglia di geni che codifica questi recettori, circa 400 funzionanti nell'uomo, e per questo ricevettero il premio Nobel nel 2004. Ogni recettore riconosce più molecole e ogni molecola attiva più recettori: la combinazione dei recettori attivati permette di distinguere moltissimi odori. I segnali olfattivi arrivano direttamente al sistema limbico, ed è per questo che un odore può riportare alla mente all'improvviso un ricordo e un'emozione. Gran parte di ciò che chiamiamo «sapore» di un cibo è in realtà odore: con il raffreddore il cibo sembra insapore.

ERRORE FREQUENTE

«La lingua ha una mappa dei sapori: il dolce sulla punta, l'amaro in fondo». È un errore nato dalla cattiva interpretazione di uno studio dell'inizio del Novecento. Ogni zona della lingua che ha calici gustativi percepisce tutti e cinque i gusti; le differenze di sensibilità fra una zona e l'altra sono piccole.

La pelle contiene diversi meccanocettori per il **tatto**, la pressione e la vibrazione, termocettori e nocicettori. La loro densità varia molto: è altissima nei polpastrelli e sulle labbra, bassa sulla schiena, e corrisponde all'estensione delle aree della corteccia somatosensoriale dedicate a ciascuna parte del corpo. La **propriocezione**, infine, è il senso della posizione e del movimento del proprio corpo: i fusi neuromuscolari, recettori di stiramento nei muscoli (gli stessi del riflesso patellare), e i recettori dei tendini e delle articolazioni informano continuamente il cervelletto e la corteccia. È grazie alla propriocezione che puoi toccarti il naso a occhi chiusi.

COLLEGAMENTI

Educazione alla salute · Proteggere il sistema nervoso. I neuroni del SNC distrutti, in genere, non vengono sostituiti. Il **casco**, in bicicletta, sul monopattino e in moto, e la cintura di sicurezza riducono di molto il rischio di traumi cranici, che possono lasciare danni permanenti alla memoria, al movimento e al comportamento. L'**alcol** allunga i tempi di reazione e altera la valutazione delle distanze e del rischio anche a piccole dosi: per questo il Codice della strada fissa per i conducenti un limite di 0,5 g/L di alcol nel sangue e un limite zero per chi ha meno di 21 anni o ha la patente da meno di tre anni. Fra le malattie neurodegenerative, in cui i neuroni muoiono progressivamente, le più diffuse sono l'**Alzheimer**, che comincia con la perdita della memoria recente, e il **Parkinson**, dovuto alla perdita dei neuroni della dopamina del mesencefalo, con tremore e rigidità. L'età è il principale fattore di rischio; l'attività fisica, lo studio e la vita sociale aiutano a mantenere l'encefalo in salute. Dopo un trauma cranico, la perdita di coscienza, il vomito o la confusione richiedono sempre una visita medica urgente.

SINTESI

- Il sistema nervoso centrale (encefalo e midollo spinale) elabora le informazioni; il periferico (12 paia di nervi cranici, 31 di nervi spinali, gangli) le porta con vie afferenti e trasmette i comandi con vie efferenti, somatiche o autonome.
- Neuroni sensoriali, interneuroni e motoneuroni sono sostenuti dalle cellule gliali; oligodendrociti e cellule di Schwann formano la guaina mielinica, interrotta dai nodi di Ranvier.
- Il potenziale di riposo (circa −70 mV) dipende dalla distribuzione diseguale degli ioni, mantenuta dalla pompa sodio-potassio (3 Na^+ fuori, 2 K^+ dentro, 1 ATP), e dalla permeabilità della membrana al K^+.
- Alla soglia (circa −55 mV) si aprono i canali voltaggio-dipendenti del Na^+ (depolarizzazione), poi quelli del K^+ (ripolarizzazione e iperpolarizzazione). Il potenziale d'azione è tutto o nulla; l'intensità dello stimolo è codificata dalla frequenza.
- La conduzione è continua e lenta negli assoni senza mielina (0,5–2 m/s), saltatoria e veloce in quelli mielinizzati (fino a circa 120 m/s); il periodo refrattario la rende unidirezionale.
- Nella sinapsi chimica l'ingresso di Ca^{2+} fa liberare il neurotrasmettitore, che si lega ai recettori postsinaptici e produce PPSE o PPSI; la loro sommazione decide se il neurone scarica. Il neurotrasmettitore è poi degradato o ricaptato.
- Nella giunzione neuromuscolare l'acetilcolina eccita la fibra muscolare; curaro e tossina botulinica la bloccano. Le droghe che danno dipendenza aumentano la dopamina nel circuito della ricompensa.
- Il midollo spinale ha sostanza grigia centrale e bianca periferica; le radici dorsali sono sensitive, le ventrali motorie. L'arco riflesso può essere monosinaptico (patellare) o polisinaptico (retrazione).
- L'encefalo, protetto da meningi e liquor, comprende tronco encefalico (centri vitali), cervelletto (coordinazione), diencefalo (talamo, ipotalamo) e telencefalo, con la corteccia divisa in quattro lobi e aree motorie, sensoriali (controlaterali) e associative; Broca e Wernicke servono al linguaggio.
- Il sistema limbico (ippocampo, amigdala) è legato a memoria ed emozioni; l'encefalo è plastico e consolida i ricordi nel sonno. Simpatico e parasimpatico hanno effetti in genere opposti sugli organi.
- I recettori trasducono lo stimolo in potenziali d'azione; la sensazione nasce nella corteccia. Nell'occhio cornea e cristallino formano sulla retina un'immagine capovolta; l'accomodazione mette a fuoco; coni (colori, fovea) e bastoncelli (luce debole); miopia, ipermetropia e presbiopia si correggono con lenti.
- Nell'orecchio gli ossicini amplificano le vibrazioni del timpano e le trasmettono alla coclea, dove le cellule ciliate dell'organo del Corti le trasducono; vestibolo e canali semicircolari servono all'equilibrio. Gusto (cinque gusti) e olfatto sono sensi chimici.

ESERCIZI

Comprendere e ricordare

1. ● Nel sistema nervoso periferico la guaina mielinica è formata:
   - **A.** dagli oligodendrociti
   - **B.** dagli astrociti
   - **C.** dalle cellule di Schwann
   - **D.** dalla microglia

2. ● A riposo la membrana di un neurone è più permeabile:
   - **A.** agli ioni Na^+
   - **B.** agli ioni K^+
   - **C.** agli ioni Ca^{2+}
   - **D.** alle proteine con carica negativa

3. ● La fase di depolarizzazione del potenziale d'azione è dovuta:
   - **A.** all'apertura dei canali voltaggio-dipendenti del Na^+
   - **B.** all'attività della pompa sodio-potassio
   - **C.** all'apertura dei canali voltaggio-dipendenti del K^+
   - **D.** all'uscita di ioni Cl^-

4. ●● Se uno stimolo diventa più intenso, nel neurone sensoriale che lo segnala:
   - **A.** i potenziali d'azione diventano più ampi
   - **B.** la soglia si abbassa
   - **C.** ogni potenziale d'azione dura di più
   - **D.** i potenziali d'azione diventano più frequenti

5. ● Il neurotrasmettitore liberato nella giunzione neuromuscolare è:
   - **A.** la dopamina
   - **B.** il GABA
   - **C.** l'acetilcolina
   - **D.** la noradrenalina

6. ●● Nel riflesso patellare il neurone sensoriale fa sinapsi:
   - **A.** direttamente con il motoneurone del muscolo stirato
   - **B.** con un interneurone dell'area motoria primaria
   - **C.** con un neurone del ganglio della radice dorsale
   - **D.** con un neurone del cervelletto

7. ●● Una lesione dell'area di Broca provoca soprattutto:
   A. la perdita della vista in metà del campo visivo
   B. l'incapacità di capire le parole
   C. la perdita della sensibilità della mano opposta
   D. la difficoltà a produrre il linguaggio

8. ●● Quale di questi effetti è prodotto dal parasimpatico?
   A. la dilatazione delle pupille
   B. il rallentamento del battito cardiaco
   C. la dilatazione dei bronchi
   D. la liberazione di glucosio dal fegato

9. ●●● In un occhio miope:
   A. l'immagine degli oggetti lontani si forma dietro la retina e si corregge con lenti convergenti
   B. l'immagine degli oggetti lontani si forma davanti alla retina e si corregge con lenti convergenti
   C. l'immagine degli oggetti lontani si forma davanti alla retina e si corregge con lenti divergenti
   D. il cristallino ha perso elasticità e non si mette a fuoco da vicino

Vero o falso

10. ● Il sistema nervoso periferico comprende 12 paia di nervi cranici e 31 paia di nervi spinali.

11. ● Durante il potenziale d'azione una corrente di elettroni scorre lungo l'assone, come in un filo di rame.

12. ●● La guaina mielinica rende più veloce la conduzione perché conduce essa stessa l'impulso nervoso.

13. ● L'immagine che si forma sulla retina è capovolta.

14. ●● I bastoncelli sono i fotocettori che permettono di vedere i colori in piena luce.

15. ●●● La cocaina aumenta la dopamina nelle sinapsi perché ne stimola la produzione nei neuroni.

Applicare

16. ● Una pompa sodio-potassio compie 100 cicli al secondo. In un minuto, quanti ioni Na^+ e quanti ioni K^+ trasporta, e in quale verso? Quante molecole di ATP consuma? Quante cariche positive in più porta fuori dalla cellula?

17. ●● L'assone mielinizzato di un motoneurone è lungo 0,90 m e conduce a 80 m/s. a) Quanto tempo impiega un potenziale d'azione a percorrerlo? b) Una fibra del dolore senza mielina, lunga uguale, conduce a 0,75 m/s: quanto tempo impiega? c) Quante volte è più veloce la prima fibra?

18. ●● Un recettore della pelle invia 12 potenziali d'azione in 0,20 s quando viene sfiorato e 45 potenziali d'azione in 0,15 s quando viene premuto con forza. a) Calcola la frequenza di scarica nei due casi. b) Se il periodo refrattario assoluto dura 1,0 ms, qual è la frequenza massima teorica di scarica?

19. ●● Nella prova del righello (Tabella 13.2) il righello di Luca cade in media di 18 cm; quando Luca deve intanto rispondere a una domanda di calcolo, cade in media di 27 cm. a) Calcola i due tempi di reazione con $t = \sqrt{(2d/g)}$. b) Quanti metri in più percorre un'automobile a 50 km/h durante il ritardo dovuto alla distrazione?

20. ●● Indica se ciascun effetto è prodotto dal simpatico o dal parasimpatico: a) midriasi; b) aumento della peristalsi; c) dilatazione dei bronchi; d) contrazione della parete della vescica; e) aumento della frequenza cardiaca; f) saliva abbondante e fluida.

21. ●●● La membrana timpanica ha una superficie di circa 55 mm^2, la base della staffa di circa 3,2 mm^2. Supponi che la catena degli ossicini trasmetta alla finestra ovale la stessa forza che agisce sul timpano (la pressione è il rapporto fra forza e superficie). a) Di quante volte aumenta la pressione? b) Un suono produce sul timpano una variazione di pressione di 0,020 Pa: quale variazione agisce sulla finestra ovale? c) Quale forza agisce sul timpano?

22. ●● a) Il punto remoto di un ragazzo miope è a 0,25 m: qual è il potere, in diottrie, della lente che lo corregge? b) Una ragazza porta occhiali da −1,5 diottrie: a quale distanza si trova, circa, il suo punto remoto? c) Gli occhiali da lettura di un nonno hanno lenti da +2,0 diottrie: sono convergenti o divergenti, e qual è la loro distanza focale? (Trascura la distanza fra lente e occhio.)

Leggere dati e figure

23. ● Osserva la Figura 13.3. a) Quali valori leggi per il potenziale di riposo, la soglia e il picco? b) Quanto vale l'ampiezza del potenziale d'azione, dal valore di riposo al picco? c) Per quanto tempo, circa, il potenziale resta sopra la soglia? d) In quale fase sono aperti contemporaneamente alcuni canali del sodio e alcuni del potassio?

24. ●● Osserva la Figura 13.5. a) Elenca, in ordine, le strutture attraversate dal segnale nel riflesso di retrazione, dal recettore all'effettore. b) Che cosa succede alla sensibilità e al movimento della zona servita da quel nervo se viene tagliata la radice ventrale? E se viene tagliata la radice dorsale?

Tabella 13.4 Soglia di discriminazione fra due punti in diverse zone della pelle di uno studente (dati di esempio). È la distanza minima alla quale due punte di un compasso, appoggiate insieme a occhi chiusi, vengono avvertite come due punte distinte.

Zona	Soglia (mm)
polpastrello dell'indice	3
labbro superiore	5
palmo della mano	11
avambraccio	38
schiena	42
polpaccio	46

25. ●● Osserva la Tabella 13.4. a) Ordina le zone dalla più sensibile alla meno sensibile. b) Come spieghi le differenze con la densità dei meccanocettori? c) Che relazione ti aspetti con l'estensione delle aree della corteccia somatosensoriale dedicate a ciascuna zona? d) Perché nella prova lo studente deve tenere gli occhi chiusi, e perché conviene alternare a caso tocchi con una e con due punte?

26. ●●● Osserva la Figura 13.7. a) Elenca nell'ordine le strutture trasparenti che la luce attraversa prima di raggiungere la retina. b) Chiudi l'occhio sinistro e fissa con il destro una crocetta disegnata su un foglio; un pallino disegnato 8 cm a destra della crocetta scompare quando il foglio è a una certa distanza. Spiega perché, tenendo conto che l'immagine sulla retina è capovolta e che il punto cieco dell'occhio destro è spostato verso il naso. c) Perché per leggere dirigi lo sguardo in modo che le parole cadano sulla fovea?

Indagare e argomentare

27. ●● Progetta un esperimento con la prova del righello per verificare se ascoltare un messaggio vocale al telefono allunga il tempo di reazione. Indica la variabile indipendente e quella dipendente, le variabili da tenere costanti, la prova di controllo, il numero di ripetizioni e le norme di sicurezza.

28. ●●● Durante un intervento chirurgico al paziente viene somministrato un farmaco simile al curaro, e da quel momento deve essere ventilato con una macchina. Spiega perché, indicando quale passaggio della trasmissione nella giunzione neuromuscolare è bloccato. Confronta con l'azione della tossina botulinica e spiega perché il farmaco non ferma il cuore.

29. ●● Racconta il confronto fra Camillo Golgi e Santiago Ramón y Cajal sulla struttura del sistema nervoso: quali erano le due tesi, quale strumento comune usavano, chi aveva ragione e quale osservazione lo ha confermato.

30. ●●● Spiega, usando ciò che sai sulle sinapsi e sul tempo di reazione, perché alcol e guida sono incompatibili. Calcola quanti metri in più percorre un'auto a 90 km/h se il tempo di reazione del conducente aumenta di 0,10 s, e spiega perché per i neopatentati e per chi ha meno di 21 anni la legge fissa un limite zero.

Approfondimento

31. ●●● Usa l'equazione di Nernst a 37 °C, $E = 61{,}5\ \text{mV} \cdot \log([K^+]_e / [K^+]_i)$. a) Calcola il potenziale di equilibrio del potassio con $[K^+]_e = 5$ mmol/L e $[K^+]_i = 150$ mmol/L. b) In una malattia renale la concentrazione del potassio nel sangue, e quindi nel liquido extracellulare, sale a 10 mmol/L: calcola il nuovo valore. c) Come cambia il potenziale di riposo dei neuroni e delle cellule muscolari, e perché questa condizione (iperkaliemia) è pericolosa?

PER APPROFONDIRE

- [SIL] D. U. Silverthorn, *Human Physiology*: i capitoli sulla fisiologia del neurone, sul sistema nervoso centrale e sui sistemi sensoriali, con il potenziale d'azione spiegato attraverso i canali ionici.
- [TOR] G. J. Tortora, B. Derrickson, *Principles of Anatomy and Physiology*: l'anatomia del midollo spinale, dell'encefalo, dell'occhio e dell'orecchio, con molte sezioni anatomiche.
- [CAM] L. A. Urry et al., *Campbell Biology*: i capitoli sui neuroni, le sinapsi e la trasmissione dei segnali e sui meccanismi sensoriali e motori, con confronti fra gli animali.

Glossario del capitolo

Accomodazione
Variazione della curvatura del cristallino, comandata dal muscolo ciliare, che mette a fuoco sulla retina oggetti a distanze diverse.

Arco riflesso
Percorso di un riflesso: recettore, neurone sensoriale, centro nel SNC, motoneurone, effettore.

Cellule gliali
Cellule del tessuto nervoso che sostengono, nutrono, isolano e difendono i neuroni: astrociti, oligodendrociti, cellule di Schwann, microglia.

Conduzione saltatoria
Propagazione del potenziale d'azione da un nodo di Ranvier al successivo negli assoni mielinizzati; è più veloce della conduzione continua.

Corteccia cerebrale
Strato di sostanza grigia, ripiegato in circonvoluzioni, che riveste gli emisferi; contiene aree motorie, sensoriali e associative.

Guaina mielinica
Rivestimento isolante ricco di lipidi formato attorno agli assoni da oligodendrociti (SNC) o cellule di Schwann (SNP), interrotto dai nodi di Ranvier.

Neurotrasmettitore
Sostanza liberata dal terminale presinaptico che si lega ai recettori della cellula postsinaptica e la eccita o la inibisce.

Organo del Corti
Struttura della coclea che contiene le cellule ciliate, i recettori dell'udito.

Periodo refrattario
Intervallo durante e dopo un potenziale d'azione in cui il neurone non può generarne un altro (assoluto) o ha bisogno di uno stimolo più forte (relativo).

Pompa sodio-potassio
Proteina di trasporto attivo che a ogni ciclo, consumando un ATP, porta fuori dalla cellula 3 Na^+ e dentro 2 K^+.

Potenziale d'azione
Inversione rapida e temporanea del potenziale di membrana, che si innesca alla soglia e si propaga lungo l'assone senza attenuarsi; segue la legge del tutto o nulla.

Potenziale di riposo
Differenza di potenziale fra interno ed esterno di un neurone non stimolato, circa −70 mV, con l'interno negativo.

Sinapsi
Punto di comunicazione fra un neurone e un'altra cellula; nella sinapsi chimica il segnale attraversa la fessura sinaptica come neurotrasmettitore.

Sistema limbico
Insieme di strutture dell'encefalo, fra cui ippocampo e amigdala, legate alla memoria e alle emozioni.

Sistema nervoso autonomo
Parte del sistema nervoso periferico che regola involontariamente cuore, muscolatura liscia e ghiandole; comprende simpatico, parasimpatico ed enterico.

Sistema nervoso centrale
Encefalo e midollo spinale: la parte del sistema nervoso che elabora le informazioni e decide le risposte.

Sistema nervoso periferico
Nervi cranici, nervi spinali e gangli che collegano il SNC ai recettori e agli effettori.

Soglia
Valore del potenziale di membrana, circa −55 mV, al quale si aprono i canali voltaggio-dipendenti del sodio e parte il potenziale d'azione.

Sommazione
Somma, al cono di emergenza, dei potenziali postsinaptici eccitatori e inibitori arrivati in tempi vicini (temporale) o da sinapsi diverse (spaziale).

Soluzioni

1. C. Le cellule di Schwann avvolgono gli assoni nel SNP; nel SNC lo fanno gli oligodendrociti.

2. B. A riposo sono aperti soprattutto i canali di fuga del potassio.

3. A. L'apertura dei canali del sodio alla soglia fa entrare Na^+ e porta il potenziale fino a circa +30 mV.

4. D. Il potenziale d'azione è tutto o nulla: l'intensità è codificata dalla frequenza (e dal numero di neuroni attivati).

5. C. L'acetilcolina si lega ai recettori-canale della placca motrice.

6. A. È un riflesso monosinaptico: fra neurone sensoriale e motoneurone non ci sono interneuroni.

7. D. L'area di Broca, nel lobo frontale sinistro, serve alla produzione del linguaggio; la comprensione dipende dall'area di Wernicke.

8. B. Il parasimpatico rallenta il cuore; gli altri tre effetti sono del simpatico.

9. C. L'occhio è troppo lungo o troppo convergente; la lente divergente sposta indietro l'immagine fino alla retina. La D descrive la presbiopia.

10. V.

11. F. Non scorrono elettroni: il segnale è un'inversione del potenziale dovuta al passaggio di ioni Na^+ e K^+ attraverso la membrana, che si rigenera tratto dopo tratto.

12. F. La mielina è un isolante: impedisce il potenziale d'azione nei tratti coperti, e le correnti locali raggiungono il nodo successivo, dove il segnale si rigenera (conduzione saltatoria).

13. V. Cornea e cristallino si comportano come una lente convergente; l'encefalo interpreta l'immagine nel verso giusto.

14. F. I bastoncelli funzionano con la luce debole e non distinguono i colori; la visione dei colori è dovuta ai coni.

15. F. La cocaina blocca le proteine che ricaptano la dopamina nel terminale presinaptico, quindi la dopamina resta più a lungo nella fessura sinaptica.

16. In un minuto i cicli sono $100 \times 60 = 6000$: la pompa porta fuori $3 \times 6000 = 18\,000$ ioni Na^+ e porta dentro $2 \times 6000 = 12\,000$ ioni K^+, consuma 6000 molecole di ATP e porta fuori $18\,000 - 12\,000 = 6000$ cariche positive in più.

17. a) $t = 0{,}90\text{ m} / 80\text{ m/s} = 0{,}011\text{ s} = 11\text{ ms}$. b) $t = 0{,}90\text{ m} / 0{,}75\text{ m/s} = 1{,}2\text{ s}$. c) $80 / 0{,}75 \approx 110$ volte ($1{,}1 \times 10^2$).

18. a) $12 / 0{,}20\text{ s} = 60$ potenziali d'azione al secondo (60 Hz); $45 / 0{,}15\text{ s} = 300$ al secondo (300 Hz). b) Al massimo un potenziale d'azione ogni 1,0 ms: $1 / 0{,}0010\text{ s} = 1{,}0 \times 10^3$ al secondo (in realtà meno, per il periodo refrattario relativo).

19. a) $t = \sqrt{(2 \times 0{,}18\text{ m} / 9{,}81\text{ m/s}^2)} = 0{,}19\text{ s}$; $t = \sqrt{(2 \times 0{,}27\text{ m} / 9{,}81\text{ m/s}^2)} = 0{,}23\text{ s}$. b) Il ritardo è di circa 0,043 s; 50 km/h = 13,9 m/s, quindi l'auto percorre circa $13{,}9\text{ m/s} \times 0{,}043\text{ s} \approx 0{,}6\text{ m}$ in più.

20. a) simpatico; b) parasimpatico; c) simpatico; d) parasimpatico; e) simpatico; f) parasimpatico.

21. a) A parità di forza la pressione è inversamente proporzionale alla superficie: $55 / 3{,}2 \approx 17$ volte. b) $0{,}020\text{ Pa} \times 17 \approx 0{,}34\text{ Pa}$. c) $F = p \cdot S = 0{,}020\text{ Pa} \times 55 \times 10^{-6}\text{ m}^2 = 1{,}1 \times 10^{-6}\text{ N}$.

22. a) Serve una lente divergente con $f = -0{,}25$ m: $P = 1/(-0{,}25\text{ m}) = -4{,}0$ diottrie. b) $f = 1/(-1{,}5\text{ m}^{-1}) \approx -0{,}67$ m: il punto remoto è a circa 0,67 m. c) Sono convergenti (potere positivo), con $f = 1/(2{,}0\text{ m}^{-1}) = 0{,}50$ m.

23. a) Riposo circa −70 mV, soglia circa −55 mV, picco circa +30 mV. b) $+30 - (-70) = 100$ mV. c) Da circa 1,25 ms a circa 2,3 ms, cioè per circa 1 ms. d) Fra circa 1,7 e 1,8 ms, vicino al picco: i canali del sodio non si sono ancora chiusi tutti e quelli del potassio cominciano ad aprirsi.

24. a) Recettore nella cute → neurone sensoriale (lungo il nervo spinale e la radice dorsale, con il corpo cellulare nel ganglio della radice dorsale) → corno dorsale → interneurone → motoneurone nel corno ventrale → radice ventrale → nervo spinale → muscolo. b) Tagliando la radice ventrale la sensibilità resta, ma i muscoli di quella zona sono paralizzati e il riflesso scompare; tagliando la radice dorsale si perde la sensibilità e scompare il riflesso, mentre il movimento volontario resta possibile.

25. a) Polpastrello, labbro, palmo, avambraccio, schiena, polpaccio. b) Dove i meccanocettori sono più fitti, due punte vicine stimolano recettori diversi e vengono distinte; dove sono radi, cadono nel campo dello stesso recettore. c) Le zone più sensibili, come polpastrelli e labbra, hanno aree corticali più estese. d) Per non vedere le punte e non essere influenzati; alternando a caso tocchi con una e con due punte si controlla che lo studente non tiri a indovinare.

26. a) Cornea, umor acqueo (camera anteriore), poi, attraverso il foro della pupilla, cristallino e umor vitreo. b) Un oggetto alla destra della crocetta, cioè sul lato temporale del campo visivo dell'occhio destro, forma la sua immagine sulla metà nasale della retina, perché l'immagine è capovolta; quando la sua immagine cade proprio sul punto cieco, dove non ci sono fotocettori, il pallino sparisce. Con un occhio solo l'encefalo non ha l'informazione dell'altro occhio per riempire il vuoto. c) Nella fovea ci sono solo coni, molto fitti: l'immagine è la più nitida e si vedono i colori.

27. *Traccia di risposta.* Variabile indipendente: ascolto o no del messaggio; dipendente: distanza percorsa dal righello (e quindi il tempo). Costanti: stessa persona e stessa mano, stesso righello, stessa posizione, stessa persona che lascia cadere il righello, intervalli casuali fra le prove. Controllo: prove senza messaggio, alternate a quelle con il messaggio per evitare l'effetto dell'allenamento o della stanchezza. Almeno 10 prove per condizione e più studenti; confronto delle medie. Sicurezza: volume basso, righello lasciato cadere da poca altezza.

28. *Traccia di risposta.* Il farmaco occupa i recettori dell'acetilcolina della placca motrice senza aprirli: l'acetilcolina viene liberata ma non può depolarizzare la fibra, e tutti i muscoli scheletrici, compresi il diaframma e gli intercostali, si paralizzano; senza ventilazione il paziente non respirerebbe. La tossina botulinica blocca invece la liberazione dell'acetilcolina dal terminale presinaptico, con lo stesso risultato. Il cuore non si ferma perché il suo battito nasce nel nodo senoatriale e non dipende dalla giunzione neuromuscolare; i recettori dell'acetilcolina del cuore, inoltre, sono di un altro tipo.

29. *Traccia di risposta.* Entrambi usavano la «reazione nera» scoperta da Golgi nel 1873. Golgi sosteneva che i neuroni formassero una rete continua (teoria reticolare); Cajal che ogni neurone fosse una cellula separata, in contatto con le altre, con il segnale che procede in una sola direzione (dottrina del neurone). Nel 1906 condivisero il Nobel. Aveva ragione Cajal: negli anni Cinquanta il microscopio elettronico mostrò la fessura sinaptica fra le cellule.

30. *Traccia di risposta.* L'alcol potenzia l'inibizione del GABA e riduce l'eccitazione del glutammato: la trasmissione sinaptica rallenta, aumenta il tempo di reazione, peggiorano coordinazione, valutazione delle distanze e del rischio, mentre aumenta la sicurezza di sé. A 90 km/h = 25 m/s, 0,10 s di ritardo in più corrispondono a 25 m/s × 0,10 s = 2,5 m percorsi prima di cominciare a frenare. I conducenti inesperti hanno tempi e valutazioni meno automatici, e l'encefalo degli adolescenti è più sensibile all'alcol: la legge fissa per loro un limite zero.

31. a) $E_K = 61{,}5\ \text{mV} \cdot \log(5/150) = 61{,}5 \times (-1{,}48) \approx -91$ mV. b) $E_K = 61{,}5\ \text{mV} \cdot \log(10/150) = 61{,}5 \times (-1{,}18) \approx -72$ mV. c) Il potenziale di riposo, che dipende soprattutto dal potassio, diventa meno negativo: le cellule sono parzialmente depolarizzate, più vicine alla soglia e poi, se la depolarizzazione persiste, ineccitabili perché i canali del sodio restano inattivati. Nel cuore questo altera il ritmo e può causare aritmie gravi.