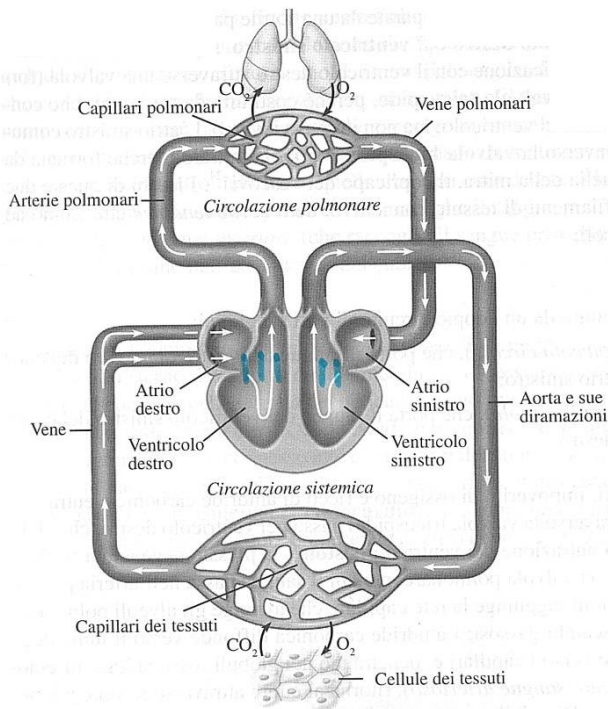




*Centro Studi
Colombo*

Anatomia e fisiologia degli animali e dell'uomo

2^aparte



□ **Figura 6.27**
Rappresentazione schematica della circolazione polmonare (parte superiore dello schema) e sistemica (parte inferiore). Le frecce bianche indicano la direzione del flusso sanguigno; le frecce nere la direzione degli scambi di gas. Nella parte destra di entrambe le circolazioni circola sangue ossigenato, nella parte sinistra sangue povero di ossigeno e ricco di anidride carbonica.

FUNZIONAMENTO DEL CUORE

Il cuore sospende il sangue lungo i vasi grazie alle sue ritmiche contrazioni. A differenza degli altri muscoli, *il muscolo cardiaco genera al proprio interno lo stimolo alla contrazione*. Questo stimolo ha origine in corrispondenza di una piccola massa di tessuto muscolare specializzato, posta nella parete dell'atrio destro, chiamata *nodo senoatriale*, che funge da *pacemaker*, generando un potenziale d'azione (Biologia, § 2.8.4). Di qui, il potenziale d'azione si diffonde da un lato alla parete degli atri, causandone la contrazione (*sistole*), e dall'altro raggiunge il *nodo atrioventricolare* (tra atrio e ventricolo destro), dove la diffusione del potenziale d'azione viene leggermente ritardata, in modo da permettere agli atri di completare la loro contrazione prima che inizi quella dei ventricoli. Dal nodo atrioventricolare il potenziale d'azione diffonde lungo un fascio di fibre muscolari specializzate, che costituiscono il *fascio atrioventricolare* o *fascio di His*, che raggiunge entrambi i ventricoli, causandone la contrazione (sistole). Il numero di pulsazioni cardiache al minuto è detto **frequenza cardiaca** ed è di circa 70.

Il ciclo cardiaco inizia con la sistole atriale: entrambi gli atri, ripieni di sangue, contraendosi simultaneamente, spingono il sangue attraverso le valvole atrio-ventricolari (tricuspide e mitrale) aperte, riempiendo ulteriormente i ventricoli. Le valvole semilunari (all'ingresso delle arterie polmonare e aortica) sono chiuse. Inizia quindi la sistole ventricolare: l'aumento della pressione all'interno dei ventricoli causa la chiusura delle valvole tricuspide e mitrale, producendo il *primo suono* (o *tono cardiaco*). Quando la pressione all'interno del ventricolo supera quella del sangue nelle arterie, le valvole semilunari si aprono, il sangue del ventricolo destro viene spinto nell'arteria polmonare e quello del ventricolo sinistro nell'aorta. Cessata la sistole, i ventricoli iniziano a rilassarsi (inizia la diastole): la pressione al loro interno inizia a calare e, quando scende al di sotto di quella delle arterie, le valvole semilunari si chiudono di scatto, causando il *secondo suono* (o *tono cardiaco*). Intanto il sangue ha cominciato a fluire dalle vene negli atri rilassati, che si riempiono. Quando la pressione nei ventricoli che si rilassano scende al di sotto di quella degli atri, le valvole tricuspide e mitrale si aprono ed il sangue comincia fluire nei ventricoli (Tabella 6.3). I rumori generati dalla chiusura delle valvole cardiache (il "tum-tum" del cuore) possono essere ascoltati con un **fonendoscopio** o uno **stetoscopio** oppure registrati in un **fonocardiogramma**. Alterazioni nel funzionamento delle valvole cardiache possono causare una alterazione nei suoni cardiaci, ad esempio la comparsa di un *soffio cardiaco*.

I fenomeni elettrici (potenziali d'azione) che generano la contrazione della muscolatura cardiaca possono essere rilevati da elettrodi opportunamente disposti sulla parete del torace ed essere registrati con uno strumento chiamato **elettrocardiografo**. Il tracciato ottenuto è detto **elettrocardiogramma** (in sigla **ECG**; Fig. 6.28).

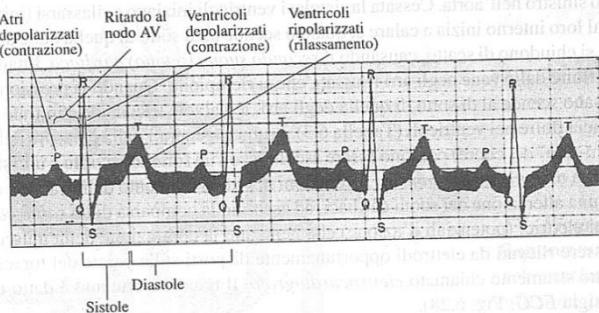
La quantità di sangue pompata durante una singola sistole è chiamata *volume di eiezione* e corrisponde a circa 70 millilitri. Per **gittata cardiaca** si intende il volume di sangue pompato dal ventricolo sinistro in un minuto: in un adulto a riposo essa è di circa 5 litri al minuto. Può essere calcolata moltiplicando il volume di eiezione per la frequenza cardiaca.

La gittata cardiaca può variare considerevolmente a seconda delle esigenze dell'organismo e può raggiungere i 20-30 L al minuto per effetto di variazioni del volume di eiezione, della frequenza cardiaca o di entrambi (Fig. 6.29).

Tabella 6.3 Sintesi degli eventi durante il ciclo cardiaco

	Fine della diastole	Sistole atriale	Inizio della sistole ventricolare ^a	Sistole ventricolare ^b	Inizio della diastole	Diastole
Atrii	pieni	svuotamento	vuoti	inizio riempimento	riempimento	riempimento
Valvole atrio-ventricolari	aperte	aperte	chiusura	chiusure	apertura	aperte
Ventricoli	pieni	ulteriore riempimento	pieni	svuotamento	inizio riempimento	riempimento
Valvole polmon. e aortica	chiusure	chiusure	apertura	aperte	chiusura	chiusure
Toni cardiaci	—	—	I tono	—	II tono	—

^a In questa fase, la contrazione del miocardio causa un aumento della pressione intraventricolare, ma non ancora una variazione di volume. Si parla perciò di *contrazione isovolumetrica*.
^b Lo svuotamento del ventricolo viene anche indicato come *eiezione ventricolare*.

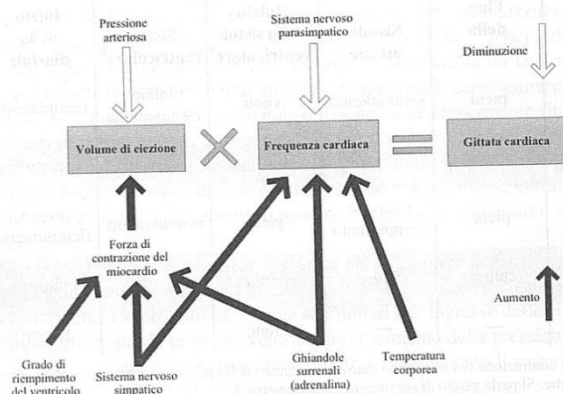


□ **Figura 6.28** Tracciato di un elettrocardiogramma normale: l'onda P corrisponde alla contrazione degli atrii; il complesso QRS alla contrazione dei ventricoli e l'onda T al rilassamento dei ventricoli (AV = atrioventricolare).

1) Il volume di eiezione dipende essenzialmente da due fattori:

a) La forza di contrazione del ventricolo, a sua volta influenzata:

- 1) dal sistema nervoso simpatico, che, agendo direttamente sulle fibrocellule del muscolo cardiaco, la fa aumentare,
- 2) dall'adrenalina (ormone secreto dalle ghiandole surrenali in condizioni di stress) che la fa aumentare,
- 3) dal grado di riempimento del ventricolo all'inizio della sistole: all'aumentare del riempimento (quindi della distensione delle fibrocellule del miocardio), aumenta la forza di contrazione; il grado di riempimento dipende dall'entità del ritorno venoso al cuore e dalla forza di contrazione dell'atrio.



□ **Figura 6.29** I principali fattori che controllano la gittata cardiaca.

- b) La *pressione arteriosa all'inizio della sistole*, che rappresenta la resistenza contro cui deve agire il cuore: quanto essa è maggiore, tanto minore è il volume di sangue che il cuore riesce a spingere nell'aorta e quindi tanto minore è il volume di eiezione.
- 2) Sebbene lo stimolo alla contrazione abbia origine nel cuore stesso, la frequenza con cui questi stimoli insorgono, cioè *frequenza cardiaca*, è sotto il controllo di diversi fattori:
- fattori nervosi*, rappresentati da:
 - sistema *nervoso simpatico*, le cui terminazioni, a livello del nodo senoatriale (dove lo stimolo alla contrazione ha origine) liberano *noradrenalina*,²⁶ determinando un aumento della frequenza,
 - sistema *nervoso parasimpatico* (attraverso il *nervo vago*, le cui terminazioni liberano *acetilcolina*), che causa un rallentamento,
 - fattori ormonali*, rappresentati soprattutto dall'*adrenalina*, secreta dalle ghiandole surrenali in condizioni di stress, che fa aumentare la frequenza (quando prendiamo uno spavento, ci "viene il batticuore"),
 - la *temperatura corporea*, un cui aumento fa aumentare la frequenza cardiaca (ad esempio, nella febbre la frequenza può superare le 100 pulsazioni al minuto), mentre un suo abbassamento la fa diminuire.

Il controllo nervoso della contrazione cardiaca è legato alla presenza, nelle pareti di alcuni vasi sanguigni, di recettori sensibili alle variazioni della pressione sanguigna (**barocettori**, Biologia § 6.1.8): la loro stimolazione viene trasmessa ai **centri cardiaci**, situati nel midollo allungato. Tali centri, attraverso i sistemi simpatico e parasimpatico, mandano impulsi al nodo senoatriale, in modo da compensare le variazioni rilevate dai barocettori. Come appare da quanto detto sopra, i due sistemi agiscono in direzioni opposte e quando uno viene stimolato, l'altro viene inibito, per cui i due effetti si rinforzano reciprocamente.

PRESSIONE SANGUIGNA E SUO CONTROLLO

La **pressione sanguigna** è la forza esercitata dal sangue contro le pareti dei vasi sanguigni.

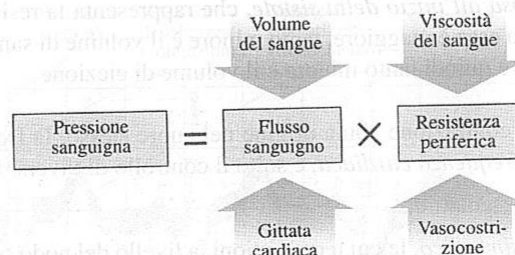
Essa è controllata da due fattori principali:

- il *flusso sanguigno*,
- le *resistenze* che esso incontra.

Il flusso, sua volta, dipende dal volume del sangue circolante e dalla gittata cardiaca; le resistenze sono legate alla viscosità del sangue e alla vasocostrizione (Fig. 6.30).

Aumenti della gittata cardiaca aumentano il flusso e quindi la pressione; diminuzioni della gittata ne causano invece una diminuzione. *I fattori che fanno variare la gittata cardiaca fanno quindi variare anche la pressione sanguigna.* Variazioni del volume del sangue circolante fanno variare la pressione sanguigna: una sua riduzione, ad esempio in seguito ad una emorragia, determina una di-

⁽²⁶⁾ I neurotrasmettitori, come l'acetilcolina e la noradrenalina, agiscono sulle cellule bersaglio che possiedono i corrispondenti recettori. Nel caso della noradrenalina i recettori cardiaci appartengono al gruppo dei *recettori beta-adrenergici*. Questi recettori sono il bersaglio dei *farmaci beta-bloccanti*, che impediscono l'effetto della noradrenalina e quindi l'aumento della gittata cardiaca. Essi sono utilizzati nella terapia dell'ipertensione.



□ **Figura 6.30** *Fattori che influenzano la pressione sanguigna.*

minuzione della pressione; un aumento del volume, dovuto ad esempio a ritenzione idrica, comporta un aumento della pressione.

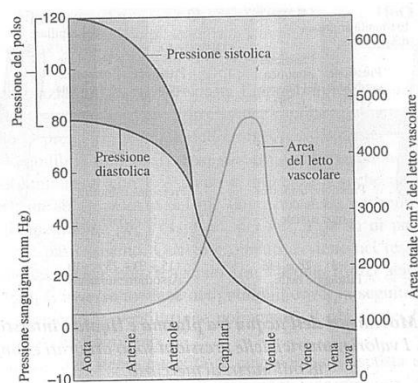
In condizioni normali, la viscosità del sangue rimane sostanzialmente costante, mentre l'attrito tra il sangue e le pareti vasali può variare notevolmente in relazione al diametro dei vasi stessi, soprattutto in corrispondenza delle arteriole: una variazione relativamente piccola nel loro diametro può determinare un grosso effetto sulla pressione sanguigna.

Infine, una diminuzione della temperatura corporea causa vasocostrizione (e quindi aumento della pressione che contrasta l'abbassamento legato alla diminuzione della gittata cardiaca), mentre un aumento della temperatura causa vasodilatazione e quindi abbassamento della pressione, contrastando l'aumento di frequenza cardiaca.

La pressione sanguigna ha valori diversi nelle diverse parti del sistema circolatorio. Nelle arterie (**pressione arteriosa**) essa aumenta durante la sistole e diminuisce durante la diastole. Viene normalmente misurata a livello del braccio con un apparecchio chiamato **sfigmomanometro** ed oscilla tra i 120 millimetri di mercurio (mm Hg) della **pressione sistolica** ed i 70 mm Hg della **pressione diastolica**. Le arterie, quando ricevono il sangue (che non può tornare indietro a causa della chiusura delle valvole semilunari), si dilatano e, grazie all'elasticità delle loro pareti, lo spingono in avanti ritornando al loro diametro iniziale (questo può essere chiaramente percepito ad esempio a livello del polso premendo leggermente con i polpastrelli l'arteria radiale contro il radio). La pressione sanguigna è maggiore nelle grandi arterie e diminuisce man mano che ci si allontana dal cuore e si raggiungono le arteriole e i capillari (Fig. 6.31).

Il maggior calo di pressione si osserva a livello delle arteriole e dei capillari. Nelle vene la pressione è molto bassa e non presenta variazioni in relazione alle pulsazioni cardiache. La progressione del sangue nelle vene è favorita dai movimenti muscolari (Fig. 6.25).

La pressione sanguigna è regolata a livello nervoso e ormonale. Quando si verifica una variazione nella pressione, ad esempio in seguito a cambiamenti nella posizione del corpo (come il passaggio dalla posizione sdraiata a quella eretta), vengono stimolati i **barocettori** (Biologia, § 6.1.8) situati nella parete di alcune arterie, i quali inviano segnali ai **centri cardiaci** e ai **centri vasomotori** del midollo allungato. Se la pressione diminuisce, questi centri, tramite i nervi del sistema simpatico, causano una vasocostrizione (facendo quindi aumentare le resistenze al flusso sanguigno), un aumento della frequenza cardiaca e della forza di contrazione del cuore, che, nel loro insieme, portano ad un aumento della pressione. Se la pressione aumenta, i barocettori inviano segnali al centro cardiaco del midollo allungato che, attraverso il sistema parasimpatico (nervo vago), fa diminuire la frequenza delle contrazioni cardiache, mentre gli stessi stimoli fanno sì che i centri vasomotori inibiscano l'attività del sistema simpatico, che non stimola più la



□ **Figura 6.31** Andamento della pressione del sangue nei diversi tipi di vasi sanguigni.

muscolatura della parete delle arteriole, con conseguente vasodilatazione (causando quindi diminuzione delle resistenze al flusso sanguigno): l'insieme di questi fenomeni porta ad una diminuzione della pressione.

La regolazione ormonale della pressione ha origine a livello renale: un abbassamento della pressione nelle arterie renali stimola i reni a secernere un enzima, la **renina**, che attiva la via della renina-angiotensina-aldosterone (Biologia, § 6.1.6), la quale porta da un lato a vasocostrizione (con aumento delle resistenze al flusso sanguigno) e dall'altro a ritenzione idrica (con aumento del volume circolante del sangue). In condizioni di stress, d'altra parte, la secrezione di **adrenalina** da parte delle ghiandole surrenali porta a vasocostrizione e ad aumento della forza della contrazione cardiaca.

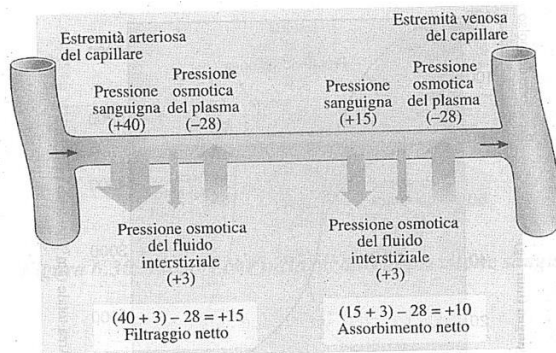
SCAMBI DI ACQUA E SOSTANZE ATTRAVERSO LA PARETE DEI CAPILLARI

A livello dei capillari avvengono gli scambi di sostanze tra il plasma e il liquido interstiziale e viene regolata la quantità di acqua contenuta nei tessuti. Possono attraversare la parete dei capillari solo sostanze a basso peso molecolare, quali i gas (ossigeno, anidride carbonica), ioni, glucosio, amminoacidi ed altri composti organici relativamente piccoli, i quali si spostano per **diffusione**, seguendo quindi i propri **gradienti di concentrazione**. Non attraversano la parete dei capillari le proteine, che quindi restano nel compartimento in cui si trovano (o nel sangue o nel liquido interstiziale).

Il passaggio di acqua attraverso la parete dei capillari dipende da due fattori:

- 1) la pressione sanguigna (**pressione idrostatica**)
- 2) la differenza in **pressione osmotica** tra plasma e liquido interstiziale.

La pressione idrostatica è alta all'estremità arteriosa del capillare e decresce man mano che ci si sposta verso l'estremità venosa (Fig. 6.31) ed è superiore a quella del liquido interstiziale (Fig.



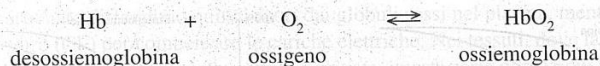
□ **Figura 6.32** Movimenti dell'acqua tra plasma e liquido interstiziale a livello dei capillari. I valori numerici delle pressioni sono arbitrari e sono espressi in millimetri di mercurio.

6.32). La pressione osmotica del plasma è maggiore di quella del liquido interstiziale (perché nel plasma la concentrazione delle proteine è superiore a quella del liquido interstiziale), per cui l'acqua tende a venir richiamata verso il plasma. All'estremità arteriosa del capillare l'acqua, sotto la spinta della pressione idrostatica, esce dal capillare; all'estremità venosa prevale invece la pressione osmotica, per cui l'acqua viene richiamata verso l'interno del capillare. L'eccesso di acqua fuoriuscita dal capillare dà origine alla linfa, che viene drenata dal sistema linfatico.

Alterazioni nei fattori che condizionano il passaggio dell'acqua attraverso la parete dei capillari possono portare alla diminuzione del liquido interstiziale (*disidratazione*) oppure al suo aumento (*edema*).

TRASPORTO DELL'OSSIGENO E DELL'ANIDRIDE CARBONICA

L'ossigeno, O_2 , è una molecola apolare, pochissimo solubile in acqua. La quantità che può sciogliersi nel plasma è assolutamente insufficiente rispetto al fabbisogno delle cellule che costituiscono i tessuti. Gli animali posseggono particolari proteine (i cosiddetti **pigmenti respiratori**) capaci di legarsi reversibilmente all'ossigeno, combinandosi con esso a livello dei polmoni o delle bronchie e liberandolo a livello dei tessuti. I principali pigmenti respiratori nell'uomo sono l'*emoglobina* e la *mioglobina*. Entrambe contengono lo stesso raggruppamento chimico, il gruppo **eme**, al centro del quale è presente uno ione ferro, responsabile del legame con l'ossigeno e della colorazione rossa posseduta da queste proteine. L'emoglobina è contenuta nei globuli rossi e svolge la funzione di trasporto dell'ossigeno, mentre la mioglobina si trova nelle cellule muscolari e funge da deposito dell'ossigeno all'interno delle cellule. La molecola dell'**emoglobina** è formata da quattro catene polipeptidiche, ciascuna delle quali è combinata con un gruppo eme e può quindi legare quattro molecole di ossigeno. La molecola della **mioglobina** è formata da una singola catena polipeptidica combinata con un gruppo eme: può quindi legare una sola molecola di ossigeno. L'emoglobina non combinata con l'ossigeno è detta *desossiemoglobina* (spesso indicata con la sigla Hb; essa si presenta di colore rosso-bluastro); l'emoglobina combinata con l'ossigeno è detta *ossiemoglobina* (HbO_2 ; essa si presenta di colore rosso vivo). La combinazione reversibile dell'emoglobina con l'ossigeno è rappresentata dall'equazione:



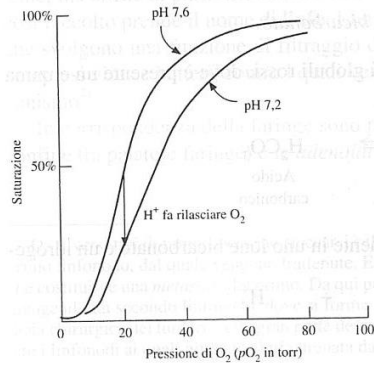
Una alta pressione parziale di ossigeno sposta l'equilibrio della reazione verso la formazione dell'ossiemoglobina: è quanto avviene a livello dei capillari polmonari, dove l'emoglobina si carica di ossigeno. Se la pressione parziale dell'ossigeno si abbassa, come avviene a livello dei capillari dei tessuti, l'equilibrio si sposta verso sinistra, con liberazione di ossigeno. La tendenza dell'emoglobina a combinarsi con l'ossigeno è influenzata anche dalla concentrazione degli ioni H^+ (cioè dal pH): un abbassamento del pH (aumento della concentrazione degli H^+) fa diminuire l'affinità dell'emoglobina per l'ossigeno, per cui, a parità di pressione parziale di ossigeno, l'emoglobina cede più ossigeno. Questo è quanto avviene nei tessuti, dove l'elevata concentrazione di anidride carbonica, che, reagendo con l'acqua, forma acido carbonico, determina un abbassamento del pH. L'inverso avviene nei polmoni, dove, in seguito all'allontanamento dell'anidride carbonica, attraverso la ventilazione polmonare, il pH risale, facendo così aumentare l'affinità dell'emoglobina per l'ossigeno.

Con esperimenti in cui una stessa quantità di emoglobina è esposta a diverse pressioni parziali di ossigeno e si misura la percentuale di ossiemoglobina presente, è possibile costruire un grafico che descrive il processo di associazione/dissociazione tra emoglobina ed ossigeno. Questo grafico è detto *curva di dissociazione dell'emoglobina* o *curva di saturazione dell'emoglobina* (Fig. 6.33).

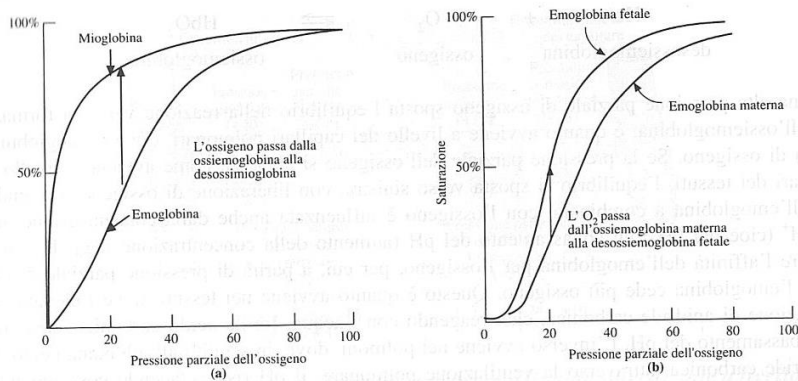
Il confronto tra le curve di dissociazione di pigmenti respiratori diversi permette di prevedere la direzione del passaggio dell'ossigeno dall'uno all'altro: a parità di pressione parziale di ossigeno, l'ossigeno tenderà a legarsi a quel pigmento che, a quella pressione parziale, presenta la maggiore affinità per l'ossigeno (la cui curva di dissociazione si trova più spostata verso sinistra e in alto: Fig. 6.34).

Il gruppo eme dell'emoglobina è in grado di legare, oltre all'ossigeno, anche altri composti, addirittura con una affinità maggiore rispetto all'ossigeno. Tali composti sono:

- il *monossido di carbonio* (CO, che si forma in seguito ad incompleta combustione di composti del carbonio: *non va confuso con l'anidride carbonica!*): la *carbossi-emoglobina* che si forma in seguito alla combinazione con il monossido di carbonio non è più in grado di legare ossigeno e



□ **Figura 6.33** Curve di dissociazione dell'emoglobina misurate a due pH differenti. L'abbassamento del pH fa diminuire l'affinità dell'emoglobina per l'ossigeno (la curva si sposta a destra): a parità di pressione parziale (es. 20 torr), a pH acido l'emoglobina lega meno ossigeno (quindi l'ossiemoglobina ne libera di più).



□ **Figura 6.34** Confronto fra diversi pigmenti respiratori. (a) Curve di dissociazione della mioglobina e dell'emoglobina: a basse pressioni parziali di O₂, la mioglobina ha una maggior affinità per l'ossigeno, quindi questo passa dall'ossiemoglobina del sangue alla desossiemoglobina dei tessuti. (b) Curve di dissociazione dell'emoglobina fetale e dell'emoglobina materna: l'emoglobina fetale ha una maggior affinità per l'ossigeno, quindi, a livello della placenta, l'ossigeno passa dall'ossiemoglobina materna alla desossiemoglobina fetale.

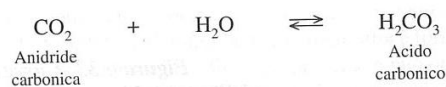
si dissocia con estrema lentezza. Nell'avvelenamento da monossido di carbonio i tessuti non vengono più riforniti di ossigeno.

- il *cianuro* (CN⁻): anche in questo caso lo ione cianuro si lega al posto dell'ossigeno e non si dissocia, per cui il trasporto dell'ossigeno ai tessuti è reso impossibile.

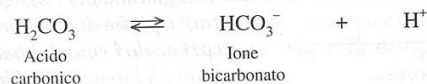
Il trasporto dell'anidride carbonica dai tessuti ai polmoni avviene con tre meccanismi diversi:

- il 7-10% è disciolto nel plasma;
- il 20% circa entra nei globuli rossi e si lega all'emoglobina in un punto della molecola diverso da quello dell'ossigeno;
- il resto (circa il 70%) è trasportato sotto forma di *ione bicarbonato*.

La formazione del bicarbonato avviene soprattutto nei globuli rossi, dove è presente un enzima (*anidrasi carbonica*) che catalizza la reazione:



L'acido carbonico così formato si dissocia spontaneamente in uno ione bicarbonato e un idrogeno:



Gli ioni bicarbonato diffondono quindi fuori dai globuli rossi nel plasma, mentre nei globuli penetrano ioni cloruro (Cl^-) per compensare le cariche elettriche. Nei tessuti, dove la pressione parziale dell'anidride carbonica prodotta dalle cellule è elevata, questa serie di reazioni avviene verso destra: si verifica quindi una *acidificazione* del plasma, in buona parte tamponata dai diversi sistemi tampone in esso presenti; a livello dei polmoni, dove la pressione parziale dell'anidride carbonica è bassa, le due reazioni sopra indicate avvengono verso sinistra e la concentrazione degli idrogenioni nel plasma diminuisce (il pH aumenta).

SISTEMA LINFATICO

Oltre al sistema circolatorio sanguigno, i mammiferi posseggono un sistema circolatorio accessorio, il **sistema linfatico**. Esso svolge tre funzioni:

- 1) raccoglie il fluido interstiziale in eccesso e lo convoglia al sangue;
- 2) trasporta i prodotti della digestione dei lipidi dall'intestino al sangue;
- 3) partecipa alla difesa dell'organismo attraverso i meccanismi immunitari (Biologia, § 6.4).

Il sistema linfatico è costituito da:

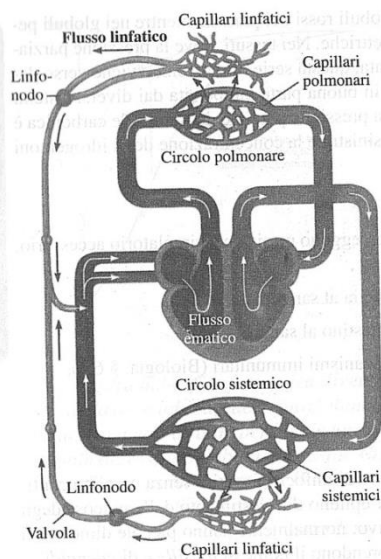
- una rete di *vasi linfatici* che trasportano la *linfa*,
- *noduli linfatici*, formati da tessuto connettivo infarcito di linfociti, inseriti, senza un netto confine, nel tessuto connettivo lasso posto al di sotto dell'epitelio di rivestimento delle mucose degli apparati respiratorio, digerente, urinario e riproduttivo; normalmente hanno piccole dimensioni (circa 1 mm); i grossi noduli presenti nella faringe prendono il nome di *tonsille* e di *adenoidi*,
- *organi linfoidi*, rappresentati dai **linfonodi** (masserelle di tessuto linfoide delimitate da una capsula fibrosa e poste lungo il percorso dei vasi linfatici), dalla **milza** e dal **timo**.

I **vasi linfatici** iniziano con una fitta rete di capillari a fondo cieco, presenti in tutti i tessuti, che confluiscono in vasi di calibro sempre maggiore che a loro volta danno origine a due doti: il *dotto linfatico destro*, che raccoglie la linfa proveniente dal quarto superiore destro del corpo, ed il *dotto toracico*, che raccoglie la linfa proveniente dal resto dell'organismo. La struttura dei vasi linfatici è simile a quella delle vene (con valvole a nido di rondine).

I capillari linfatici raccolgono il liquido interstiziale dai vari tessuti (Fig. 6.35). La loro parete consente il passaggio non solo dell'acqua e delle molecole anche di grosse dimensioni, come le proteine, ma anche di particelle come i virus ed i batteri eventualmente penetrati nei tessuti. Il liquido così raccolto prende il nome di **linfa**. Lungo il percorso dei vasi linfatici sono interposti i *linfonodi*, che svolgono una funzione di filtraggio della linfa, trattenendo i corpuscoli di grosse dimensioni, compresi virus e batteri, contro i quali vengono attivati i meccanismi di difesa immunitaria dell'organismo²⁷.

In corrispondenza della faringe sono presenti delle masserelle di tessuto linfatico, le *tonsille* (al confine tra palato e faringe) e le *adenoidi* (nella parete supero-posteriore della faringe), con la fun-

²⁷ Da diversi tipi di tumori possono staccarsi cellule tumorali che penetrano nella linfa e vengono trasportate fino al primo linfonodo, dal quale vengono trattenute. Esse si moltiplicano al suo interno, dando luogo ad un nuovo tumore, che costituisce una *metastasi* del primo. Da qui possono di nuovo staccarsi cellule che riprendono la via linfatica, raggiungendo un secondo linfonodo, dove si forma una nuova metastasi, e così via. È questo il motivo per cui, nella terapia chirurgica dei tumori, nella gran parte dei casi non basta rimuovere il tumore primitivo, ma occorre anche asportare i linfonodi ai quali giunge la linfa drenata dal tumore.



□ **Figura 6.35** Rappresentazione schematica della formazione e del percorso della linfa.

zione di proteggere l'apparato respiratorio dalle infezioni causate da batteri penetrati attraverso la bocca o il naso²⁸.

COAGULAZIONE DEL SANGUE

L'organismo possiede complessi ed efficienti meccanismi che tendono a bloccare o a ridurre la fuoriuscita di sangue in caso di lesioni alla parete di un vaso sanguigno (**emorragia**). Il processo che consente l'arresto di un'emorragia prende il nome di **emostasi**.



Attenzione a non confondere emostasi (= arresto di un'emorragia) con omeostasi (= mantenimento della costanza dell'ambiente interno dell'organismo)!

L'emostasi comprende diverse fasi, che si succedono rapidamente. Anzitutto, appena un vaso sanguigno (arteria o vena) viene lesa, la sua parete si contrae, riducendo il lume vasale e quindi il flusso sanguigno. D'altra parte, le piastrine (che fanno parte della frazione corpuscolata del sangue) aderiscono alle fibre di collagene lasciate scoperte dalla rottura dell'endotelio del vaso e liberano sostanze che attraggono altre piastrine, le quali si aggregano fra loro, formando un "tappo" che oc-

⁽²⁸⁾ In questa loro funzione di difesa, le tonsille possono divenire l'oggetto di processi infettivi, le **tonsilliti**. Queste infezioni possono ripetersi con notevole frequenza o divenire croniche, richiedendo talora la rimozione chirurgica delle tonsille stesse.

clude la lesione (*coagulo temporaneo*²⁹). Contemporaneamente ha inizio una cascata di reazioni chimiche che portano alla formazione del *coagulo permanente*. Questa serie di reazioni prende il nome di **coagulazione del sangue**. Essa coinvolge numerose proteine (in gran parte prodotte dal fegato), chiamate **fattori della coagulazione**. Nella maggior parte dei casi, essi sono enzimi presenti nel plasma in forma inattiva e vengono attivati "a cascata" in seguito alla lesione della parete vasale: la lesione attiva un primo enzima che catalizza la trasformazione di un secondo fattore nella sua forma attiva, la quale attiva un terzo fattore e così via, finché un particolare fattore, la *protrombina* (la cui sintesi nel fegato richiede la vitamina K³⁰), in presenza di ioni calcio³¹, viene trasformata in *trombina*. La trombina, a sua volta, è un enzima che trasforma un'altra proteina del plasma, il *fibrinogeno* (anch'esso prodotto dal fegato), in *fibrina*. La fibrina è in grado di polimerizzare formando rapidamente una rete (**trombo**) che intrappola globuli rossi e piastrine, formando un **coagulo** che arresta la fuoriuscita di sangue. La parte liquida del sangue, che rimane dopo che si è verificata la coagulazione, non contiene più fibrinogeno e prende il nome di **siero**.

In condizioni normali il sangue non coagula all'interno dei vasi sanguigni. Tuttavia in condizioni patologiche possono verificarsi lesioni della parete vasale (ad esempio *lesioni aterosclerotiche*, che consistono nella formazione di depositi di lipidi e soprattutto di colesterolo a livello della tonaca intima delle arterie) in corrispondenza delle quali inizia l'aggregazione delle piastrine e la formazione di un trombo. Il fenomeno è detto **trombosi**. Il trombo porta ad una riduzione del lume vasale e quindi ad una diminuzione del flusso di sangue attraverso di esso. Se il vaso colpito è una arteria, ne risulta un insufficiente apporto di sangue (*ischemia*) e quindi di ossigeno (*ipossia*) e di nutrienti all'organo interessato. Il trombo può anche portare alla completa occlusione dell'arteria, privando quindi completamente l'organo interessato del rifornimento di sangue e di ossigeno (*anossia*). Le cellule, private di ossigeno e di nutrienti, vanno incontro a morte (necrosi): si verifica un **infarto**.

6.1.6 APPARATO URO-GENITALE

L'apparato urinario e l'apparato genitale, maschile e femminile, sono normalmente accomunati in un unico apparato, l'apparato uro-genitale, perché hanno una comune derivazione embrionale e, anche nell'adulto, presentano alcune parti in comune.

APPARATO URINARIO

L'apparato urinario svolge due funzioni fondamentali per il funzionamento dell'organismo umano:

- provvede all'escrezione della maggior parte dei prodotti di scarto derivati dal metabolismo delle cellule, in particolare dei rifiuti azotati;
- interviene nel mantenimento dell'equilibrio idrico-salino dell'organismo.

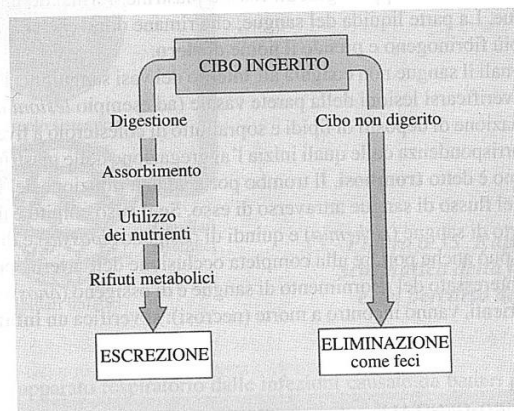
⁽²⁹⁾ Alcuni farmaci (ad esempio l'aspirina a basse dosi) svolgono un'azione antiaggregante nei confronti delle piastrine e possono quindi causare emorragie. Questa loro proprietà è tuttavia sfruttata in medicina nella terapia di tutte quelle condizioni in cui si verifica una tendenza alla formazione di coaguli all'interno dei vasi (*trombosi*).

⁽³⁰⁾ La carenza di questa vitamina o la presenza di sostanze dotate di attività antivitaminica è causa di emorragie anche gravi, dovute all'insufficiente produzione di protrombina (e di altri fattori della coagulazione). Molti veleni per topi, ad esempio, contengono composti ad azione antivitaminica K.

⁽³¹⁾ Quando si raccolgono campioni di sangue per eseguire analisi chimico-cliniche, nella provetta vengono posti composti capaci di sottrarre (chelare) gli ioni calcio, impedendo così l'attivazione della protrombina e quindi la coagulazione del campione.



Attenzione! Non bisogna confondere "escrezione" ed "eliminazione": l'escrezione è il processo attraverso il quale i rifiuti del metabolismo cellulare sono allontanati dall'organismo; l'eliminazione è la semplice espulsione della parte di cibo non digerita e non assorbita dall'organismo (Fig. 6.36). Il rene provvede, attraverso l'urina, all'escrezione di molti composti; l'intestino elimina con le feci le parti di cibo non digerito. Con le feci (e quindi attraverso l'intestino) avviene solo l'escrezione dei prodotti di demolizione del gruppo eme dell'emoglobina derivata dalla distruzione dei globuli rossi. Questi prodotti di demolizione sono i pigmenti biliari, immessi dal fegato nella bile e con questa riversati nell'intestino. Parte di questi pigmenti viene escreta anche con le urine.



□ **Figura 6.36** Differenza tra escrezione ed eliminazione.

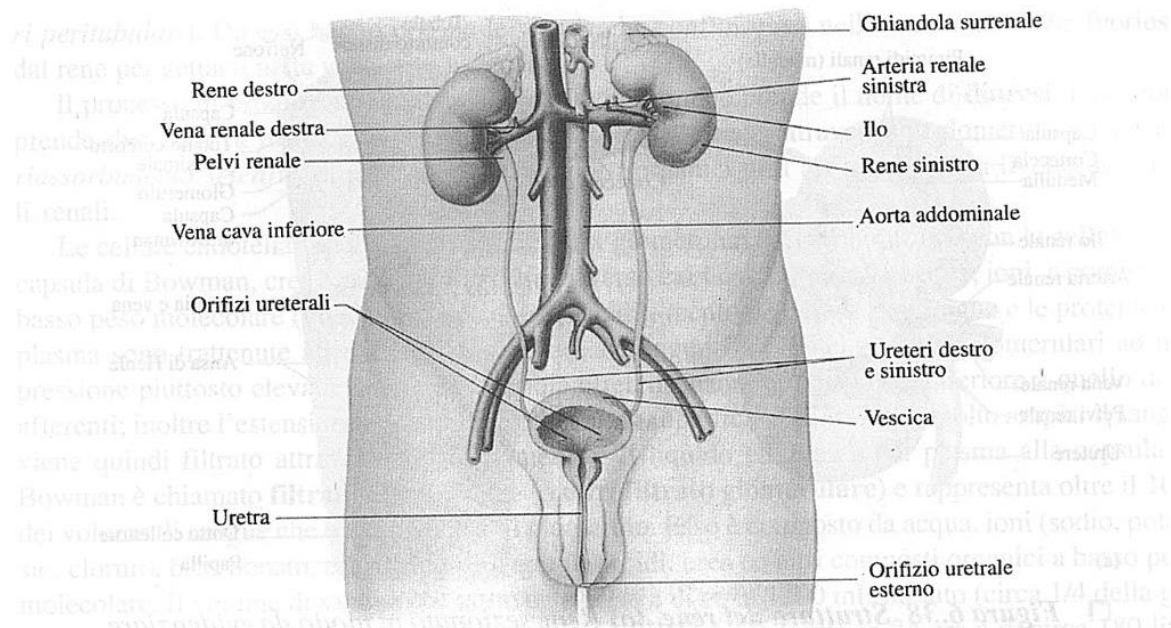


Attenzione! Non bisogna confondere "escrezione" e "secrezione". Escrezione è l'allontanamento dall'organismo dei rifiuti del metabolismo; la secrezione, tipica delle ghiandole, è l'emissione all'esterno della cellula di sostanze che devono svolgere la loro funzione fisiologica al di fuori delle cellule stesse (ed eventualmente anche al di fuori dell'organismo).

Il rene svolge anche funzioni di ghiandola endocrina, in quanto produce diversi ormoni:

- la *renina*, che interviene nella regolazione della pressione sanguigna (Biologia, § 6.1.5);
- l'*eritropoietina*, che stimola la produzione di globuli rossi da parte del midollo osseo; è prodotta dal rene in risposta ad un abbassamento della pressione parziale dell'ossigeno nel sangue;
- la *1,25-diidrossivitamina D₃* o *calcitriolo*, ormone che stimola l'assorbimento di calcio da parte dell'intestino; essa deriva da un precursore formatosi nel fegato, a partire dalla vitamina D; la sua formazione da parte del rene avviene in seguito alla stimolazione del paratormone (Biologia, § 6.2.5 e 6.2.6).

L'apparato urinario dei Mammiferi è composto dai *reni* e dalle *vie urinarie*, costituite dagli *ureteri*, dalla *vescica urinaria* e dall'*uretra* (Fig. 6.37).



□ **Figura 6.37 L'apparato urinario umano maschile.** I reni producono l'urina che viene convogliata dagli ureteri alla vescica, dove viene temporaneamente accumulata. Attraverso l'uretra l'urina viene espulsa all'esterno del corpo.

■ RENE E SUO FUNZIONAMENTO

I due **reni** (destro e sinistro) sono localizzati nella parte posteriore della cavità addominale, sotto il diaframma e dietro al peritoneo. Sono circondati da tessuto adiposo, che contribuisce a mantenerli in posizione. Hanno forma di fagiolo di colore rosso scuro. Al centro della parte concava si trova l'**ilo**, attraverso cui i vasi sanguigni penetrano nel rene. Ciascun rene è rivestito da una capsula di tessuto connettivo (*capsula renale*); al di sotto di questa, la parte più esterna costituisce la *corteccia renale*, quella più interna la *medulla* (o midollare). La medulla presenta da 8 a 10 strutture coniche, dette *piramidi renali*, la cui punta è detta *papilla renale* e presenta diverse piccole aperture, che rappresentano lo sbocco dei *dotti* (o *tubuli*) *collettori*. Le papille risultano incluse in una camera a forma di imbuto, la *pelvi renale*, che, restringendosi, dà origine all'uretere (Fig. 6.38).

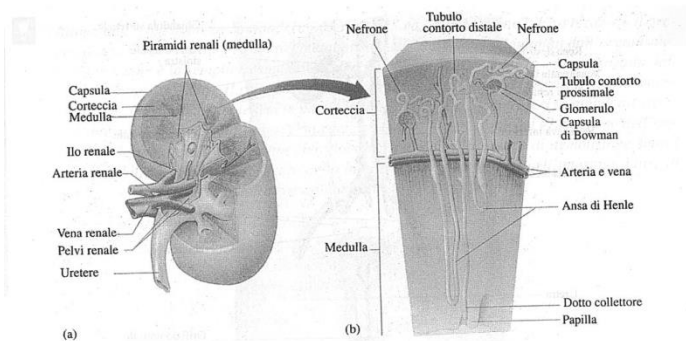
Ciascun rene è costituito da più di un milione di unità funzionali chiamate **nefroni** (al singolare: **nefrone**), costituiti:

- da un microscopico gomito di capillari, il *glomerulo renale*;
- dalla *capsula di Bowman*;
- dal *tubulo renale*.

I capillari sanguigni che costituiscono il **glomerulo renale** derivano da una diramazione dell'arteria renale, l'*arteriola afferente*. I capillari del glomerulo confluiscono fra di loro dando di nuovo origine ad una arteriola: l'*arteriola efferente* (Fig. 6.39).

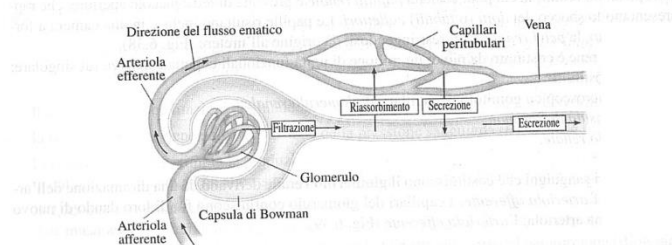


Attenzione! A differenza di quanto avviene negli altri tessuti, dove i capillari conflueno fra di loro danno origine a vene, nel rene i capillari del glomerulo danno origine ad una arteriola. Questa, come indicato sotto, darà origine ai capillari peritubulari, che conflueno, daranno origine a vene.



□ **Figura 6.38** *Struttura del rene. (a) Rene sezionato in modo da evidenziare la disposizione delle piramidi renali e della pelvi renale. (b) Sezione schematica che evidenzia l'andamento dei tubuli renali rispetto alla corteccia ed alla medulla del rene.*

Il glomerulo è avvolto da una struttura a doppia parete introflessa, la *capsula di Bowman*, dalla quale ha origine un tubulo, il **tubulo renale**. I glomeruli sono per la massima parte situati nella corteccia renale. Nel tubulo renale si distinguono, a partire dalla capsula di Bowman, quattro porzioni: il *tubulo contorto prossimale*, situato nella corteccia, l'*ansa di Henle*, con cui il tubulo scende nella medulla e poi, ripiegandosi ad U, ritorna nella corteccia, il *tubulo contorto distale*, situato nella corteccia, e il *dotto collettore* che ridiscende nella medulla e sbocca nella papilla di una piramide. Le arteriole efferenti danno origine ad una fitta rete capillare attorno alle varie parti del tubulo (*capilla-*



□ **Figura 6.39** *Rappresentazione schematica del glomerulo renale, della capsula di Bowman, dei tubuli renali e dei capillari peritubulari. Sono indicate le funzioni di ciascuna delle parti del nefrone. La parete dei capillari e la parete interna della capsula di Bowman sono in realtà a strettissimo contatto fra di loro.*

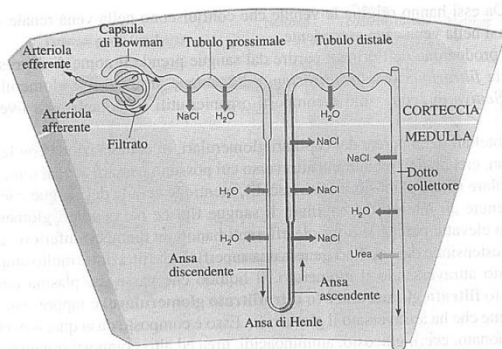
ri peritubulari). Da essi hanno origine le venule che confluiscono nella vena renale che fuoriesce dal rene per gettarsi nella vena cava ascendente.

Il processo di produzione dell'urina a partire dal sangue prende il nome di **diuresi**. Esso comprende due fasi: la *filtrazione* (o *ultrafiltrazione*) del sangue attraverso il glomerulo renale e il *riassorbimento selettivo* di acqua, ioni e composti organici utili all'organismo a livello dei tubuli renali.

Le cellule endoteliali della parete dei capillari glomerulari, in combinazione con le cellule della capsula di Bowman, creano una membrana attraverso cui possono passare acqua, ioni, e composti a basso peso molecolare (urea, glucosio, amminoacidi), mentre le cellule del sangue e le proteine del plasma sono trattenute all'interno dei capillari. Il sangue fluisce nei capillari glomerulari ad una pressione piuttosto elevata, perché le arteriole efferenti hanno un diametro inferiore a quello delle afferenti; inoltre l'estensione dei capillari genera una superficie di filtrazione molto ampia: il sangue viene quindi filtrato attraversando il glomerulo. Il liquido che passa dal plasma alla capsula di Bowman è chiamato **filtrato glomerulare** (o **ultrafiltrato glomerulare**) e rappresenta oltre il 10% del volume di sangue che ha attraversato il glomerulo. Esso è composto da acqua, ioni (sodio, potassio, cloruro, bicarbonato, ecc.), glucosio, amminoacidi, urea ed altri composti organici a basso peso molecolare. Il volume di sangue che attraversa i reni è di circa 1200 mL/minuto (circa 1/4 della gittata cardiaca), per cui la quantità di filtrato glomerulare che si forma in 24 ore è di circa 180 litri. Questa enorme quantità di filtrato è per la massima parte formata da composti preziosi per l'organismo, a cominciare dall'acqua.

A livello dei tubuli renali si verifica il **riassorbimento** della massima parte (99%) del filtrato glomerulare, lasciando, nelle 24 ore, circa 1,5 litri di urina destinati all'escrezione. Il processo di riassorbimento è regolato con grandissima precisione e permette un accurato controllo non solo del volume di acqua presente nell'organismo, ma anche della composizione chimica del sangue. La superficie delle cellule che rivestono i tubuli rivolta verso il lume dei tubuli stessi presenta numerosissime sottili estroflessioni (*microvilli*) che, nel loro insieme, costituiscono l'*orletto a spazzola* di queste cellule ed aumentano enormemente la superficie disponibile per il riassorbimento. Il riassorbimento trasferisce nel liquido interstiziale l'acqua ed i composti riassorbiti, che di qui passano poi nei capillari peritubulari, rientrando così nel sangue. Circa il 65% del volume del filtrato viene riassorbito durante il passaggio lungo il tubulo contorto prossimale; in questo modo l'ultrafiltrato si concentra; a livello del tubulo contorto prossimale vengono anche completamente riassorbiti il glucosio e gli amminoacidi, mentre il riassorbimento degli ioni avviene solo parzialmente. In alcuni casi, il riassorbimento avviene per trasporto attivo (quindi con consumo di energia da parte delle cellule), in altri casi avviene per semplice diffusione. *I composti completamente riassorbiti non appaiono nelle urine*. Tuttavia, se la concentrazione nel sangue di un composto filtrato dal glomerulo e riassorbito dal tubulo è particolarmente alta, i tubuli potrebbero non fare in tempo a riassorbirlo tutto; esso allora comparirebbe nelle urine. Ad esempio, in caso di *diabete mellito* non controllato, l'elevata concentrazione del glucosio nel sangue (*iperglicemia*) fa sì che venga superata la capacità di riassorbimento dei tubuli ed il glucosio compare nelle urine (*glicosuria*)³².

³² La presenza di elevate concentrazioni di glucosio nell'urina ne fa aumentare la pressione osmotica, per cui a livello dei tubuli renali si verifica un minor riassorbimento di acqua; la quantità di urina prodotta aumenta quindi anche notevolmente (il fenomeno è detto *poliuria*). La perdita di acqua che ne consegue causa la stimolazione del centro della sete situato nel sistema nervoso centrale a livello dell'ipotalamo, per cui i pazienti con diabete scompensato hanno una sete insaziabile e bevono molto (il fenomeno è detto *polidipsia*).



□ **Figura 6.40** *Rappresentazione schematica dei movimenti dell'acqua e degli ioni attraverso la parete del tubulo renale. La parete del braccio discendente dell'ansa di Henle è permeabile all'acqua, che esce nel liquido interstiziale: l'ultrafiltrato si concentra. La parete del braccio ascendente dell'ansa (indicata con una linea spessa) è relativamente impermeabile all'acqua, mentre il sodio (con gli ioni cloruro che lo seguono) esce per diffusione nella parte inferiore e viene trasportato attivamente verso il liquido interstiziale nella parte superiore. La concentrazione del sale nel liquido interstiziale della medulla diviene così molto elevata, per cui una grossa quantità di acqua viene richiamata nel liquido interstiziale per osmosi dal braccio discendente e dal dotto collettore.*

La Figura 6.40 illustra schematicamente i movimenti dell'acqua e degli ioni al passaggio dell'ultrafiltrato attraverso il tubulo renale. Alla fine del processo di riassorbimento, l'urina risulta circa quattro volte più concentrata rispetto al sangue.

Il tubulo renale non si limita ad effettuare il riassorbimento dell'ultrafiltrato: esso provvede anche alla secrezione di alcuni composti verso l'ultrafiltrato, soprattutto a livello del tubulo contorto distale. Il fenomeno di secrezione interessa alcuni composti organici, come la creatinina e alcuni antibiotici (penicillina), e alcuni ioni, in particolare gli ioni potassio e gli idrogenioni, questi ultimi eliminati sotto forma di acido carbonico (che si dissocia in un idrogenione e uno ione bicarbonato).

L'urina normale risulta composta per il 96% da acqua, per il 2,5% da rifiuti azotati (urea), per l'1,5% da sali e da tracce di composti organici (ad esempio pigmenti biliari, responsabili del colore paglierino delle urine normali).

In condizioni patologiche, può accadere che alcuni composti presenti nell'urina (ad esempio sali dell'acido urico o dell'acido ossalico, alcuni amminoacidi) precipitino nella pelvi renale, dando origine a "sassolini", chiamati **calcoli renali**. Se questi si incuneano negli ureteri, possono costituire un ostacolo al deflusso dell'urina, causando dolorose contrazioni della muscolatura della parete degli ureteri, indicate con il nome di **coliche renali**.

■ CONTROLLO DEL FUNZIONAMENTO DEL RENE

La quantità di urina prodotta e quindi la sua concentrazione sono regolate in funzione:

- della necessità dell'organismo di eliminare o trattenere acqua
- del mantenimento della corretta composizione in elettroliti (in particolare sodio e potassio) dei liquidi organici.

La regolazione della funzione renale svolge quindi un ruolo fondamentale nel mantenimento dell'**equilibrio idrico-salino** dell'organismo. Questi controlli si realizzano attraverso meccanismi di tipo ormonale (Tabella 6.4).

- 1) Un primo meccanismo è legato all'attività di particolari recettori situati nel sistema nervoso centrale, a livello dell'**ipotalamo**. Questi recettori sono cellule nervose sensibili alle variazioni di pressione osmotica del sangue e producono un ormone, l'**ormone antidiuretico (ADH)**, detto anche **vasopressina**, che viene trasportato dalle fibre nervose al lobo posteriore dell'ipofisi (Biologia § 6.2.2). Quando l'organismo si disidrata, aumenta la concentrazione di sali nel sangue e quindi aumenta la pressione osmotica. I recettori stimolati fanno liberare a livello del lobo posteriore dell'ipofisi l'ormone antidiuretico che entra nel sangue. L'ormone agisce sui dotti collettori, che attraversano la medulla del rene, rendendoli più permeabili all'acqua. Poiché il liquido interstiziale della medulla presenta una elevata concentrazione salina (è fortemente ipertonico), una maggior quantità di acqua viene riassorbita a livello dei dotti collettori, la quantità di acqua eliminata con l'urina diminuisce e la concentrazione dell'urina aumenta. Quando al contrario si beve una grossa quantità di acqua, il sangue si diluisce e diminuisce la sua pressione osmotica. I recettori dell'ipotalamo vengono stimolati molto meno e a livello del lobo posteriore dell'ipofisi viene liberata una minor quantità di ormone antidiuretico. La permeabilità dei dotti collettori all'acqua diminuisce, per cui essa viene trattenuta all'interno dei dotti, l'urina viene prodotta in maggior quantità e risulta più diluita. Questo meccanismo di regolazione fa sì che in tutte le condizioni che causano ingenti perdite di acqua da parte dell'organismo (ad esempio forte sudorazione, diarrea prolungata) o insufficiente apporto di acqua vengano prodotte urine in piccola quantità e molto concentrate³³.
- 2) Un secondo meccanismo è legato invece alla presenza, in corrispondenza del punto in cui l'arteriola afferente entra nel glomerulo renale e l'arteriola efferente ne esce, di un gruppo di cellule che costituiscono l'**apparato juxtaglomerulare**. Quando la pressione sanguigna diminuisce (a causa di una diminuzione del volume del sangue e del fluido interstiziale), queste cellule secernono **renina**, enzima che attiva la **via renina-angiotensina-aldosterone**. La renina agisce infatti su di una proteina del plasma (l'**angiotensinogeno**), trasformandola in **angiotensina I**. Un secondo enzima, presente nel plasma (l'**angiotensin converting enzyme, ACE**³⁴), trasforma l'angiotensina I in **angiotensina II**, ormone che ha diversi effetti:
 - stimola la produzione di **aldosterone** da parte delle ghiandole surrenali,
 - fa innalzare la pressione del sangue in quanto causa vasocostrizione (Biologia, § 6.1.5),
 - stimola il riassorbimento di sodio da parte dei tubuli contorti prossimali (causando di conseguenza riassorbimento di acqua).

Tabella 6.4 Meccanismi di controllo ormonale della funzione del rene

Ormone	Fonte	Bersaglio	Effetto	Fattori che stimolano il rilascio
Ormone antidiuretico (o vasopressina)	Prodotto nell'ipotalamo e rilasciato dal lobo posteriore dell'ipofisi	Dotti collettori	Aumenta la permeabilità dei dotti collettori all'acqua, che viene riassorbita in maggior quantità, con conseguente diminuzione della quantità d'acqua eliminata con le urine	Insufficiente apporto di acqua, con conseguente aumento della pressione osmotica del sangue: ciò attiva i recettori ipotalamici che stimolano il lobo posteriore dell'ipofisi
Aldosterone	Corteccia delle ghiandole surrenali	Tubuli contorti distali e dotti collettori	Aumenta il riassorbimento di sodio e, secondariamente, di acqua Aumenta l'eliminazione del potassio	Angiotensina II (prodotta in risposta ad una diminuzione della pressione sanguigna)
Angiotensina II	Derivata dalla angiotensina I, a sua volta derivata dallo angiotensinogeno	Vasi sanguigni Ghiandole surrenali Tubuli contorti prossimali	Causa vasocostrizione, con conseguente innalzamento della pressione sanguigna Stimola la secrezione di aldosterone Stimola il riassorbimento di sodio	La diminuzione della pressione sanguigna causa nel rene la secrezione di renina; questa catalizza la trasformazione dell'angiotensinogeno in angiotensina I, che viene convertita in angiotensina II dall' <i>angiotensin converting enzyme</i> (ACE)
Peptide natriuretico atriale	Atri del cuore	Arteriole afferenti Apparato iuxtaglomerulare Dotti collettori Ghiandole surrenali	Fa dilatare le arteriole afferenti Inibisce la secrezione di renina Inibisce il riassorbimento del sodio da parte dei dotti collettori Inibisce la secrezione di aldosterone	Dilatazione degli atri causata da un incremento del volume del sangue

L'**aldosterone**, prodotto dalle ghiandole surrenali, stimola i tubuli contorti distali e i dotti collettori ad aumentare il riassorbimento di sodio e ad aumentare l'eliminazione di ioni potassio. Il sodio è lo ione più abbondante nei liquidi extracellulari (rappresenta più del 90% degli ioni positivi) e quindi è il principale responsabile della loro pressione osmotica: se la sua quantità aumenta, attraverso i meccanismi osmotici fa aumentare il volume dei liquidi extracellulari.

- 3) Infine un altro ormone, il **peptide natriuretico atriale**, prodotto dalle cellule muscolari degli atri del cuore e immesso in circolo in seguito alla dilatazione degli atri dovuta all'aumento della pressione sanguigna, agisce a diversi livelli:
- fa dilatare le arteriole afferenti dei glomeruli, causando un aumento della velocità di filtrazione glomerulare,
 - inibisce il riassorbimento degli ioni sodio da parte dei dotti collettori, aumentando così l'escrezione di sodio e di conseguenza la quantità di acqua eliminata,
 - inibisce la secrezione di aldosterone da parte delle ghiandole surrenali, causando così, anche in modo indiretto, un aumento dell'escrezione del sodio e quindi della quantità di acqua eliminata,
 - inibisce la secrezione della renina da parte dell'apparato iuxtaglomerulare.

Il sistema renina-angiotensina-aldosterone e il peptide natriuretico atriale agiscono quindi in modo antagonistico nel regolare l'equilibrio idrico, l'equilibrio salino e la pressione del sangue.

■ VIE URINARIE

Le pelvi renali, restringendosi ad imbuto, danno origine agli **ureteri**, due condotti che, scendendo verso il basso ai lati della colonna vertebrale, sboccano nella *vescica*, nella quale l'urina si accumula. La *vescica* è un organo cavo, rivestita all'interno da un epitelio (la *mucosa vescicale*) e dotata di una parete di tessuto muscolare. Da essa ha origine un singolo condotto, l'**uretra**, che, attraversando il pavimento della cavità pelvica, sbocca all'esterno. L'uretra della donna sbocca in corrispondenza della vulva, tra le piccole labbra; quella dell'uomo percorre il pene; in essa sboccano i dotti eiaculatori che vi immettono lo sperma al momento dell'eiaculazione.

■ APPARATO GENITALE

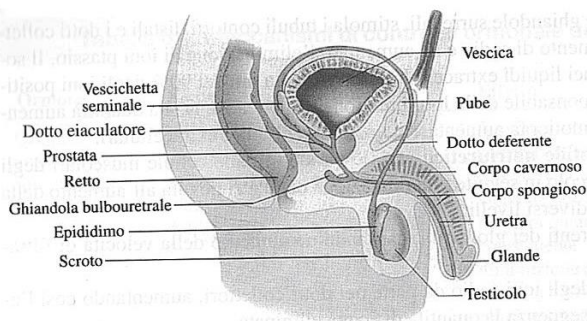
Come molti altri esseri viventi, sia animali, sia vegetali, l'uomo si riproduce sessualmente, attraverso cellule specializzate per questa funzione, dette **gameti**. L'unione di un gamete di origine paterna (*spermatozoo*) e di uno di origine materna (*cellula uovo* o *ovulo*) produce uno *zigote* e costituisce la **fecondazione**. Nella specie umana si verifica una *fecondazione interna*, per cui il maschio immette gli spermatozoi direttamente all'interno delle vie genitali della femmina, che forniscono l'ambiente adatto ai movimenti degli spermatozoi fino all'incontro con l'ovulo. Come in tutti i mammiferi, lo sviluppo dell'embrione avviene all'interno dell'organismo femminile, in un organo deputato a questa funzione, l'*utero*.

Gli organi deputati alla produzione dei gameti (detti **gonadi**), allo svolgimento della fecondazione e allo sviluppo dell'embrione e del feto costituiscono l'**apparato genitale**, maschile e femminile. Sebbene presentino una origine embrionale comune, gli apparati genitali del maschio e della femmina adulti si presentano diversi.

■ APPARATO GENITALE MASCHILE

L'apparato genitale maschile comprende (Fig. 6.41):

- le gonadi maschili (chiamate *testicoli*), contenute nello *scroto* (sacca avvolta da tessuto cutaneo sospesa nella regione inguinale), che producono i gameti maschili (spermatozoi) e svolgono la funzione di ghiandole endocrine;



□ **Figura 6.41** L'apparato genitale maschile.

- le *vie spermatiche* (l'insieme dei tubuli che convogliano i gameti prodotti dai testicoli all'uretra e di qui all'esterno);
- alcune ghiandole (la più importante delle quali è la *prostata*), i cui secreti, unendosi agli spermatozoi, danno origine allo *sperma* (o *seme*, o *liquido seminale*);
- il *pene*, organo erettile che consente di deporre lo sperma all'interno delle vie genitali femminili.

TESTICOLO E SPERMATOGENESI

Le gonadi maschili, chiamate **testicoli**, sono due organi a forma di fagiolo situati nello scroto, rivestiti da una guaina di tessuto connettivo, e contenenti una complessa rete di tubuli, chiamati *tubuli seminiferi*, all'interno dei quali hanno origine i gameti maschili, detti *spermatozoi*, attraverso il processo della **spermatogenesi**. Negli spazi tra i tubuli sono situati dei gruppi di cellule dette **cellule interstiziali** o **cellule di Leydig**, responsabili della sintesi e della secrezione del *testosterone*. A differenza di altri animali, nell'uomo adulto la spermatogenesi è un processo continuo, che produce ogni giorno milioni di spermatozoi. La parete dei tubuli seminiferi è costituita da uno strato esterno di cellule muscolari lisce e uno strato interno di cellule epiteliali, chiamate **cellule del Sertoli**. Tra le cellule del Sertoli sono presenti cellule diploidi indifferenziate, gli *spermatogoni*, che, nell'adulto, sono in attiva proliferazione. Continuamente, un certo numero di spermatogoni aumenta di volume, trasformandosi in *spermatociti primari* (o *spermatociti di I ordine*), che iniziano il processo della meiosi (Biologia, § 2.7.2). Ciascuno spermatocita di I ordine, in seguito alla prima divisione meiotica, dà origine a due *spermatociti secondari* (o *spermatociti di secondo ordine*), aploidi. Ciascuno di essi, andando incontro alla seconda divisione meiotica, forma due *spermatidi*, aploidi. Attraverso una serie di modificazioni morfologiche, nelle quali intervengono le *cellule di Sertoli*, gli spermatidi si trasformano in spermatozoi maturi. Da ogni spermatogonio, quindi, hanno origine quattro spermatozoi. Gli spermatozoi maturi si vengono a trovare nel lume dei tubuli, ripieno di un fluido nutritivo, secreto dalle cellule del Sertoli. Le contrazioni peristaltiche delle cellule muscolari lisce della parete dei tubuli contribuiscono a spingere gli spermatozoi verso l'epididimo.

Gli **spermatozoi** maturi presentano una struttura caratteristica (Fig. 6.42), nella quale si distinguono una *testa*, che contiene il nucleo, in cui il DNA è fortemente condensato; il nucleo è incappucciato da un sacchetto, contenente numerosi enzimi idrolitici, l'*acrosoma* (che al momento della fecondazione svolge un importante ruolo nella penetrazione dello spermatozoo nell'uovo); la testa si prolunga in un *segmento intermedio* o *collo*, nel quale sono contenuti numerosi mitocondri; ad esso fa seguito un lungo *flagello* (o *coda*), che consente allo spermatozoo di muoversi.

La normale temperatura interna dell'organismo è troppo elevata per consentire la maturazione degli spermatozoi: la disposizione dei testicoli nello scroto consente un loro relativo raffreddamento e il normale svolgimento della spermatogenesi. Durante lo sviluppo embrionale i testicoli si formano all'interno della cavità addominale e scendono nello scroto attorno al settimo mese di gravidanza. Nei casi in cui questa discesa non avviene o avviene in modo incompleto, i tubuli seminiferi possono degenerare, causando *sterilità*. In questi casi, per prevenire questo inconveniente, è necessario intervenire chirurgicamente o con terapie ormonali.

VIE SPERMATICHE

Gli spermatozoi lasciano i tubuli seminiferi attraverso una serie di piccoli condotti che confluiscono in un dotto notevolmente convoluto, esterno al testicolo, chiamato *epididimo*, dove essi completano la loro maturazione e vengono immagazzinati. Al momento dell'eiaculazione, gli spermatozoi lasciano gli epididimi e percorrono due tubuli, i *dotti spermatici* o *vasi deferenti*, che, dallo scroto, risalgono nella cavità pelvica, aggirano la vescica e si continuano con i *dotti eiaculatori*. Questi attraversano la prostata e sboccano nell'*uretra*. L'uretra quindi, nell'uomo, può portare all'esterno alternativamente urina o sperma. Questa serie di condotti costituisce, nel suo insieme, le *vie spermatiche*.

Lo **sperma** o **seme** o **liquido seminale** è il liquido che viene emesso al momento dell'eiaculazione: contiene circa 60 milioni di spermatozoi per ml. Alla sua formazione contribuiscono i prodotti di secrezione immessi nelle vie spermatiche da alcune ghiandole: le *vescichette seminali*, il cui secreto, ricco di fruttosio e di prostaglandine, fornisce agli spermatozoi il "combustibile" per i loro movimenti nelle vie genitali femminili, la *prostata*, situata al di sotto della vescica, il cui secreto, alcalino, contribuisce a neutralizzare l'acidità dell'ambiente vaginale e ad accentuare la mobilità degli spermatozoi, le *ghiandole bulbouretrali*, il cui secreto mucoso ha funzioni lubrificanti.

Il **pene** è l'organo erettile che consente la deposizione degli spermatozoi all'interno delle vie genitali femminili. Esso termina con una parte espansa, detta *glande*. La porzione di epidermide che si ripiega a coprire la glande prende il nome di *prepuzio*; questo eccesso di epidermide può essere rimosso per ragioni igieniche o religiose attraverso un intervento chirurgico detto *circoncisione*.

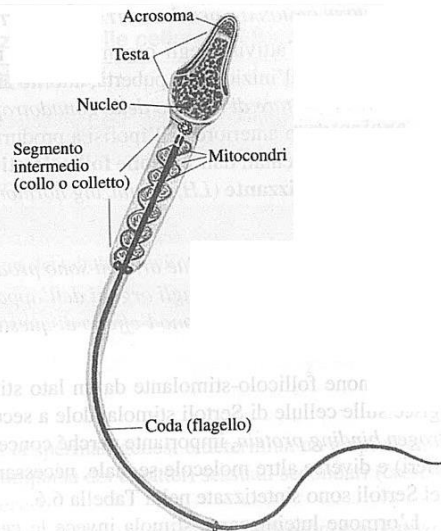
Il pene è costituito da strutture formate da un particolare tipo di tessuto vascolare, il *tessuto erettile*: i *corpi cavernosi* e il *corpo spongioso* (che avvolge l'uretra nella sua porzione che percorre il pene). Il sangue giunge al tessuto erettile attraverso arterie, le cui pareti, a riposo, sono contratte, e defluisce attraverso vene. Al momento dell'eccitazione sessuale, i neuroni del sistema nervoso autonomo secernono *ossido d'azoto*, che causa il rilassamento della muscolatura delle pareti delle arterie, per cui la quantità di sangue che entra nel tessuto erettile aumenta grandemente. La portata delle vene, d'altra parte, non solo non varia, ma il turgore del tessuto erettile causato dall'accumulo di sangue le comprime, rendendo più difficile il deflusso del sangue. L'accumulo di sangue sotto pressione causa un aumento del volume del pene e la sua erezione.

REGOLAZIONE ORMONALE DELL'ATTIVITÀ RIPRODUTTIVA MASCHILE

Lo sviluppo e l'attività degli organi sessuali maschili sono sotto il controllo di diversi ormoni (Tabella 6.5). All'inizio della pubertà, attorno ai 10 anni, l'ipotalamo del maschio inizia a produrre un ormone, il *fattore di rilascio delle gonadotropine* (*GnRH*, *gonadotropin releasing hormone*); esso stimola il lobo anteriore dell'ipofisi a produrre e a rilasciare gli *ormoni gonadotropi* (o *gonadotropine*), rappresentati dall'**ormone follicolo-stimolante** (*FSH*, *follicle stimulating hormone*) e dall'**ormone luteinizzante** (*LH*, *luteinizing hormone*).



Attenzione! Questi due ormoni sono prodotti dall'ipofisi sia nel maschio, sia nella femmina, entrambi agiscono sugli organi dell'apparato genitale, ma hanno effetti diversi nei due sessi. I loro nomi riflettono l'effetto di questi ormoni nella donna.



□ **Figura 6.42** Rappresentazione schematica della struttura di uno spermatozoo.

L'ormone follicolo-stimolante da un lato stimola lo sviluppo dei tubuli seminiferi e dall'altro agisce sulle cellule di Sertoli stimolandole a secernere la *proteina legante gli androgeni (ABP, androgen binding protein)*, importante perché concentra gli ormoni androgeni a livello dei tubuli seminiferi) e diverse altre molecole segnale, necessarie per la spermatogenesi. Le funzioni delle cellule di Sertoli sono sintetizzate nella Tabella 6.6.

L'ormone luteinizzante stimola invece le **cellule interstiziali** o **cellule di Leydig**, a produrre l'ormone steroideo **testosterone**, che è il principale **ormone sessuale maschile** o **ormone androge-**

Ghiandola endocrina	Ormone	Principali organi bersaglio	Principali effetti
Ipotalamo	Fattore di rilascio delle gonadotropine	Lobo anteriore dell'ipofisi	Stimola la secrezione di ormone follicolo-stimolante (FSH) e di ormone luteinizzante (LH)
Lobo anteriore dell'ipofisi	Ormone follicolo-stimolante (FSH)	Testicoli (cellule di Sertoli)	Stimola lo sviluppo dei tubuli seminiferi e la spermatogenesi
	Ormone luteinizzante (LH)	Testicoli (cellule interstiziali)	Stimola la secrezione di testosterone
Testicoli (cellule interstiziali)	Testosterone	Numerosi	<i>Prima della nascita:</i> simola lo sviluppo degli organi sessuali e la discesa dei testicoli nello scroto; <i>Alla pubertà:</i> è responsabile della rapida crescita; stimola la comparsa dei caratteri sessuali secondari (sviluppo della muscolatura, crescita dei peli e della barba, modificazione della voce) <i>Nell'adulto:</i> stimola la spermatogenesi, mantiene i caratteri sessuali secondari
Testicoli (cellule di Sertoli)	Inibina	Lobo anteriore dell'ipofisi	Inibisce la secrezione di ormone follicolo-stimolante

<ul style="list-style-type: none"> • Sono stimulate dall'ormone follicolo-stimolante (FSH) • Secernono il liquido che riempie il lume dei tubuli seminiferi, che assicura lo sviluppo e il trasporto degli spermatozoi • Forniscono il nutrimento per lo sviluppo degli spermatozoi • Secernono fattori che stimolano la spermatogenesi • Secernono la proteina legante gli androgeni nel lume dei tubuli seminiferi • Secernono inibina
--

no³⁵. Il testosterone è necessario affinché si svolga la spermatogenesi e determina un ampio ventaglio di effetti indicati nella Tabella 6.5, tra cui la comparsa dei caratteri sessuali secondari (crescita dei peli e della barba, sviluppo della muscolatura, ecc.).

La produzione degli ormoni sessuali è controllata attraverso meccanismi di *feedback negativo*:

- elevati livelli di testosterone agiscono:
- sull'ipotalamo, facendo diminuire la secrezione di fattore di rilascio delle gonadotropine e ciò, a sua volta, determina una riduzione della produzione di gonadotropine da parte dell'ipofisi,
- sull'ipofisi bloccando l'effetto del fattore di rilascio sulla sintesi e riducendo la secrezione di ormone luteinizzante: le cellule interstiziali del testicolo sono quindi meno stimulate e la produzione di testosterone diminuisce;
- elevati livelli di ormone follicolo-stimolante stimolano le cellule di Sertoli a produrre un ormone, la *inibina*, che, agendo sull'ipofisi, rallenta la sintesi dell'ormone follicolo-stimolante stesso.

■ APPARATO GENITALE FEMMINILE

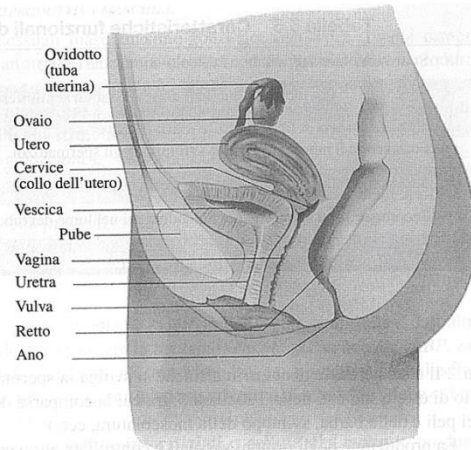
L'apparato genitale femminile comprende (Fig. 6.43):

- le *gonadi femminili*, dette *ovaie* (o *ovaia*), poste nella cavità pelvica, che producono i gameti femminili (cellule uovo) e svolgono la funzione di ghiandole endocrine;
- le *tube uterine* (o *ovidotti*), canali che conducono all'utero;
- l'*utero*, organo muscolare cavo, all'interno del quale avviene la crescita dell'embrione e del feto in caso di fecondazione;
- la *vagina*, che mette in comunicazione l'utero con l'esterno, che accoglie il pene al momento dell'atto sessuale ed è percorsa dal feto al momento del parto;
- la *vulva*, formata dalle *grandi* e dalle *piccole labbra*, che rappresentano gli *organi genitali esterni femminili*.

³⁵ Il testicolo non è il solo organo in grado di produrre testosterone. Sia nel maschio che nella femmina, questo ormoni sono prodotti anche dalle ghiandole surrenali.

OVAIA E CICLO OVARICO

Le **ovaia** (gonadi femminili) sono due organi della forma e delle dimensioni di una mandorla, situati ai lati della cavità pelvica e rivestiti dal peritoneo. Esse sono costituite da tessuto connettivo nel quale sono immerse cellule uovo e cellule deputate alla protezione e al nutrimento delle cellule uovo stesse. Il processo di maturazione delle cellule uovo prende il nome di **oogenesi** (o **ovogenesi**). A differenza della spermatogenesi, che una volta iniziata, prosegue ininterrotta, l'oogenesi avviene in modo discontinuo. Inoltre le sue tappe sono regolate da una complessa rete di controlli ormonali, coordinati dagli ormoni prodotti dall'ipotalamo, che determina variazioni cicliche nei livelli dei diversi ormoni sessuali femminili.



□ **Figura 6.43** Apparato genitale femminile.

Nelle ovaie di un embrione di sesso femminile sono presenti cellule germinali, chiamate **oogoni** (o **ovogoni**), dotate un corredo cromosomico diploide: esse si moltiplicano per mitosi solo durante i primi mesi della vita fetale. Nella donna, come in tutti i mammiferi e negli uccelli, l'oogenesi inizia prima della nascita e comporta l'arresto della moltiplicazione degli ovogoni, la crescita delle loro dimensioni e la loro trasformazione in **ovociti di I ordine** (o **ovociti primari**), dotati di un corredo cromosomico diploide. In una donna, quindi, il numero di ovociti, al momento della nascita, risulta già definito. Gli ovociti si trovano circondati da un guscio di cellule strettamente accostate le une alle altre, le **cellule follicolari**. Gli ovociti primari, circondati dalle cellule follicolari, costituiscono un **follicolo primario**. Prima della nascita, gli ovociti primari entrano nella profase della prima divisione meiotica (Biologia, § 2.7.2.), bloccandosi allo stadio di diplotene. Essi rimangono in questa condizione fino a quando, con l'inizio della pubertà, l'oogenesi a carico di alcuni di essi riprende.

Con l'inizio della pubertà (attorno ai 12-15 anni) e fino all'instaurarsi della **menopausa** (o **climaterio**, tra i 40 ed i 50 anni), si svolge ciclicamente una serie di eventi della durata di 28 giorni circa, caratterizzati:

- da un lato dal completamento dell'oogenesi a carico di un ovocito, il cui follicolo va incontro ad un processo di **maturazione** e che culmina con la liberazione di una cellula uovo da parte dell'ovaio (**ovulazione**)³⁶;

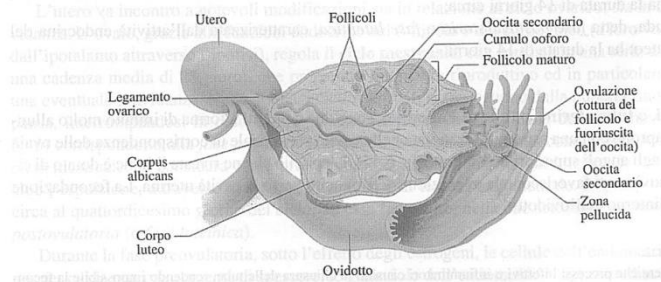
³⁶ Nella specie umana talora possono giungere a maturazione due o più follicoli ovarici. Le due cellule uovo possono venir fecondate da due spermatozoi, formando due zigoti, che danno origine a due gemelli. Questi gemelli, derivati dalla simultanea fecondazione di due o più cellule uovo sono detti **gemelli dizigotici** (perché derivati da due zigoti), o **gemelli falsi**, o **gemelli fraterni** (Biologia, § 4.2.3). I gemelli possono però derivare anche da un fenomeno diverso, cioè dalla divisione in due o più parti di un singolo embrione, derivato da una singola cellula uovo fecondata da uno spermatozoo, ai primissimi stadi di sviluppo. Questi gemelli sono detti **gemelli monozigotici** (perché derivati da un unico zigote), o **gemelli veri**, o **gemelli identici** (perché dotati di un patrimonio genetico identico), o **gemelli monocoriali** (perché hanno in comune gli stessi annessi embrionali, Biologia, § 4.2.3).

dall'altro da una serie di modificazioni a carico dell'utero che si prepara ad accogliere lo zigote in caso di fecondazione e che lo riporta allo stato iniziale qualora la fecondazione non avvenga.

I fenomeni a carico dell'ovaio costituiscono il cosiddetto **ciclo ovarico**, quelli a carico dell'utero, il **ciclo uterino** o **ciclo mestruale**. Il ciclo ovarico è il sotto controllo ormonale dell'ipofisi (a sua volta regolata dall'ipotalamo) e controlla il ciclo uterino attraverso la propria attività endocrina.

Lo stimolo all'inizio del ciclo ovarico ha origine dall'ipotalamo: durante i primi cinque giorni del ciclo, esso produce il **fattore di rilascio delle gonadotropine** (GnRH *gonadotropin releasing factor*), lo stesso già incontrato nel caso del controllo della funzione sessuale nel maschio), che, agendo sull'ipofisi, la stimola a secernere l'**ormone follicolo-stimolante** (FSH, *follicle stimulating hormone*) e l'**ormone luteinizzante** (LH, *luteinizing hormone*) (Tabella 6.7 e Fig. 6.46). L'FSH stimola alcuni follicoli primari ad iniziare la maturazione (Fig. 6.44): le cellule follicolari cominciano a moltiplicarsi formando più strati attorno all'ovocita e a produrre **estrogeni**, in particolare **estradiolo**, ormoni sessuali femminili. La moltiplicazione delle cellule follicolari dà origine alla cosiddetta **granulosa**, mentre le cellule del tessuto connettivo circostante si differenziano formando uno strato di **cellule della teca**. Lo strato di cellule follicolari più vicino all'ovocita prende il nome di **corona radiata**. Dopo la prima settimana, normalmente un solo follicolo continua il proprio sviluppo e le cellule della sua granulosa divengono sensibili anche all'ormone luteinizzante. L'aumento degli estrogeni nel sangue agisce sull'ipofisi con un meccanismo di **feed-back** negativo, inibendo la secrezione di FSH e di LH; le cellule della granulosa, inoltre, secernono l'ormone **inibina**, che inibisce la secrezione di FSH. Nello spessore della granulosa inizia a formarsi una piccola cavità ripiena di liquido (**liquor folliculi**), prodotto dalle cellule follicolari e ricco di ormoni sessuali femminili. L'ovocita risulta separato dalle cellule della corona radiata da una membrana formata da glicoproteine, chiamata **zona pellucida** nei mammiferi e **membrana vitellina** in tutti gli altri animali. Ovocita e corona radiata sporgono all'interno della cavità del follicolo formando il cosiddetto **cumulo ooforo**. A questo stadio il follicolo viene chiamato **follicolo di Graaf**.

In seguito all'attività endocrina del follicolo, il livello degli estrogeni nel sangue aumenta rapidamente e raggiunge un massimo poco prima dell'ovulazione. L'alto livello di questi ormoni stimola la produzione di LH da parte dell'ipofisi: questo ormone, a sua volta, stimola la maturazione finale del follicolo e l'ovulazione. Appena prima dell'ovulazione, l'ovocito di I ordine completa la prima divi-



□ **Figura 6.44** Rappresentazione schematica del ciclo ovarico: la figura è arbitraria, perché i diversi stadi di sviluppo del follicolo e del corpo luteo non sono presenti contemporaneamente nell'ovaio.

sione meiotica (iniziata durante la vita fetale, prima della nascita), dando origine a due cellule aploidi. Ma, a differenza di quanto avviene nella spermatogenesi, le due cellule prodotte in questo caso sono di dimensioni diverse: una, che conserva praticamente tutto il citoplasma dell'ovocito di I ordine, è l'*ovocito di II ordine*, l'altra, con pochissimo citoplasma, è il *I globulo polare*, che eventualmente si divide in due piccolissime cellule aploidi (*globuli polari*), destinate a degenerare. L'ovocito di II ordine inizia la seconda divisione meiotica e si arresta alla metafase di questa divisione.

Man mano che si sviluppa, il follicolo aumenta di dimensioni e preme sulla parete dell'ovaio, che, al momento dell'ovulazione, sotto lo stimolo dell'ormone luteinizzante prodotto dall'ipofisi, si rompe, permettendo la fuoriuscita della cellula uovo (sotto forma di ovocito di II ordine, arrestato in metafase), circondato dalla zona pellucida (che protegge la cellula uovo dalla fecondazione da parte di spermatozoi di specie diversa) e dalle cellule della corona radiata. Esso è immerso nella cavità peritoneale, ma è raccolto dall'ovidotto, nel quale, eventualmente, avviene la fecondazione. Se ciò accade, l'ovocito di II ordine (fecondato) completa la seconda divisione meiotica dando nuovamente origine ad una cellula di piccolissime dimensioni – il *II globulo polare*, aploide e destinato a degenerare – e allo *zigote*. Se invece la fecondazione non avviene, l'ovocito di II ordine degenera, senza completare la meiosi.

In sintesi, quindi, l'ovogenesi inizia durante la vita fetale, si arresta prima della nascita, riprende a partire dalla pubertà e produce, per ogni ovocito primario, una singola cellula in grado di essere fecondata. Sotto questo aspetto, quindi, l'ovogenesi differisce dalla spermatogenesi, nella quale invece da ogni spermatogonio hanno origine quattro spermatozoi, tutti in grado di fecondare una cellula uovo.

Subito dopo l'ovulazione, l'LH stimola la trasformazione in *corpo luteo* della parte del follicolo rimasta nell'ovaio. Il corpo luteo è una ghiandola endocrina temporanea che produce ormoni sessuali femminili, soprattutto **progesterone** e in misura minore estrogeni. Gli alti livelli ematici di estrogeni e di progesterone, legati all'attività endocrina del corpo luteo, inibiscono a livello dell'ipotalamo la produzione di fattore di rilascio delle gonadotropine e a livello dell'ipofisi la secrezione delle gonadotropine (FSH e LH) stesse. L'abbassamento dei livelli di queste ultime rende impossibile l'inizio della maturazione di nuovi follicoli. Dopo circa otto giorni dall'ovulazione, se non è intervenuta la fecondazione (accompagnata dalle modificazioni ormonali legate all'attività endocrina dell'embrione), l'abbassamento dell'LH induce l'inizio della degenerazione del corpo luteo, che si trasforma nel cosiddetto *corpus albicans* e che cessa completamente la produzione di ormoni dopo 14 giorni dall'ovulazione.

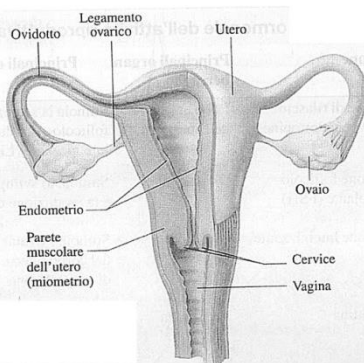
Nel ciclo ovarico quindi si distinguono due fasi:

- la prima, detta *fase preovulatoria* o *fase follicolare*, caratterizzata dall'attività endocrina del follicolo: ha la durata di 14 giorni circa;
- la seconda, detta *fase postovulatoria* o *fase luteinica*, caratterizzata dall'attività endocrina del corpo luteo: ha la durata di 14 giorni.

IVIDOTTI

Gli **ovidotti**, o **tube uterine**, o **tube di Falloppio**, sono due condotti a forma di imbuto molto allungato che si aprono con una estremità sfrangiata nella cavità peritoneale in corrispondenza delle ovaie e sboccano agli angoli superiori dell'utero (Fig. 6.45). L'epitelio che ne riveste il lume è dotato di ciglia, i cui movimenti favoriscono la migrazione dell'ovocito verso la cavità uterina. La fecondazione avviene all'interno dell'ovidotto³⁷.

⁽³⁷⁾ Può accadere che processi infettivi o infiammatori causino la chiusura delle tube, rendendo impossibile la fecondazione e causando quindi *sterilità*. In altri casi, la parziale otturazione delle tube o alterazioni nella loro motilità possono impedire che l'ovocito, pur venendo fecondato e dando origine ad un embrione, riesca a raggiungere l'utero. Si verifica allora una *gravidanza extrauterina* o *gravidanza tubarica*, che mette in pericolo la vita della donna se non si interviene tempestivamente con un intervento chirurgico.



□ **Figura 6.45** Visione frontale dell'apparato riproduttivo femminile. Parte delle pareti dell'utero e di una delle tube è stata rimossa per evidenziarne la struttura interna.

UTERO E CICLO MESTRUALE

L'utero è un organo muscolare cavo, grossolanamente a forma di pera, delle dimensioni di un pugno, situato nella parte centrale della cavità pelvica e rivestito dal peritoneo su buona parte della sua superficie esterna. Esso possiede una spessa parete muscolare liscia, detta **miometrio**. La cavità uterina, di forma grosso modo triangolare, è rivestita da un epitelio ricco di ghiandole, detto **endometrio**. La porzione inferiore dell'utero, più stretta, costituisce il *collo dell'utero* (o *cervice*): esso sporge leggermente nella vagina ed è percorso da un condotto che mette in comunicazione la cavità uterina con la vagina. Questo condotto è normalmente chiuso da un tappo di muco.

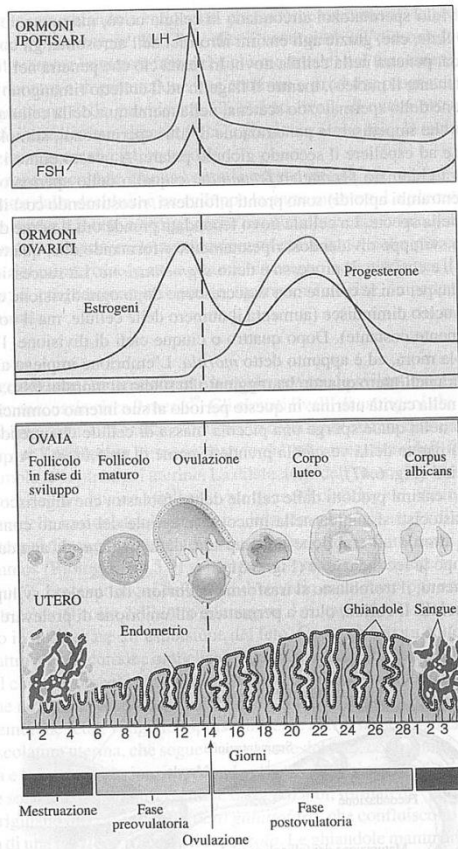
L'utero va incontro a notevoli modificazioni sia in relazione al ciclo ovarico, sia in caso di gravidanza. L'ovaio, grazie alle funzioni endocrine del follicolo e del corpo luteo (a loro volta regolate dall'ipotalamo attraverso l'ipofisi), regola il **ciclo mestruale**, che consiste in una serie di eventi con una cadenza media di 28 giorni, che preparano l'apparato riproduttivo ed in particolare l'utero ad una eventuale gravidanza. Nella donna, i cicli mestruali si susseguono dalla pubertà fino alla menopausa, interrompendosi in caso di gravidanza. Le prime due settimane del ciclo mestruale (Fig. 6.46) corrispondono alla *fase preovulatoria* del ciclo ovarico e costituiscono la *fase follicolare* del ciclo mestruale. Si considera come primo giorno del ciclo quello in cui iniziano le **mestruazioni**, cioè l'espulsione, attraverso la vagina, di sangue e di tessuto endometriale. L'ovulazione avviene circa al quattordicesimo giorno del ciclo; ad essa fa seguito, nelle due settimane successive, la *fase postovulatoria* (o *fase luteinica*).

Durante la fase preovulatoria, sotto l'effetto degli estrogeni, le cellule dell'endometrio proliferano, per cui la mucosa aumenta di spessore, le ghiandole dell'endometrio si approfondiscono e si sviluppano nuove arteriole che riforniscono di sangue l'endometrio: l'insieme di questi processi prende il nome di *fase proliferativa* del ciclo. Contemporaneamente, a livello del collo dell'utero viene prodotto un muco più fluido e alcalino.

Tabella 6.7 Controllo ormonale dell'attività riproduttiva femminile

Ghiandola endocrina	Ormone	Principali organi bersaglio	Principali effetti
Ipotalamo	Fattore di rilascio delle gonadotropine	Lobo anteriore dell'ipofisi	Stimola la secrezione di ormone follicolo-stimolante (FSH) e di ormone luteinizzante (LH)
Lobo anteriore dell'ipofisi	Ormone follicolo-stimolante (FSH)	Ovaio	Stimola lo sviluppo dei follicoli e la produzione di estrogeni
	Ormone luteinizzante (LH)	Ovaio	Stimola l'ovulazione, la formazione del corpo luteo e la produzione di progesterone
	Prolattina	Mammella	Stimola la produzione di latte (dopo che la mammella è stata preparata da estrogeni e progesterone)
Lobo posteriore dell'ipofisi	Ossitocina	Utero	Stimola la contrazione del miometrio e la produzione di prostaglandine
		Mammella	Stimola la progressione del latte nei dotti galattofori
Ovaio (cellule della granulosa del follicolo e corpo luteo)	Estrogeni (estradiolo)	Numerosi	<i>Alla pubertà:</i> stimolano la crescita degli organi sessuali e lo sviluppo dei caratteri sessuali secondari (sviluppo del seno, ampliamento della regione pelvica, distribuzione del tessuto adiposo) <i>Nell'adulto:</i> stimolano la proliferazione dell'endometrio in preparazione alla gravidanza; rendono più fluido il muco cervicale
Ovaio (corpo luteo)	Progesterone	Utero	Stimola l'endometrio alla secrezione in preparazione alla gravidanza
Ovaio (cellule della granulosa e corpo luteo)	Inibina	Lobo anteriore dell'ipofisi	Inibisce la secrezione di ormone follicolo-stimolante

Subito dopo l'ovulazione, per effetto combinato degli estrogeni e del progesterone, l'endometrio raggiunge il massimo spessore e le sue ghiandole secernono un fluido ricco di sostanze nutritive (*fase secretiva* del ciclo): è pronto ad accogliere l'uovo fecondato. Se la fecondazione non avviene, il calo dei livelli di estrogeni e di progesterone (legato al declino dell'attività endocrina del corpo luteo) finisce col causare l'occlusione delle arteriole dell'endometrio: ciò priva di rifornimento di ossigeno le cellule e causa lo sfaldamento dell'endometrio stesso, dando origine alle mestruazioni.



□ **Figura 6.46** Variazioni ormonali, ciclo ovarico e ciclo uterino.

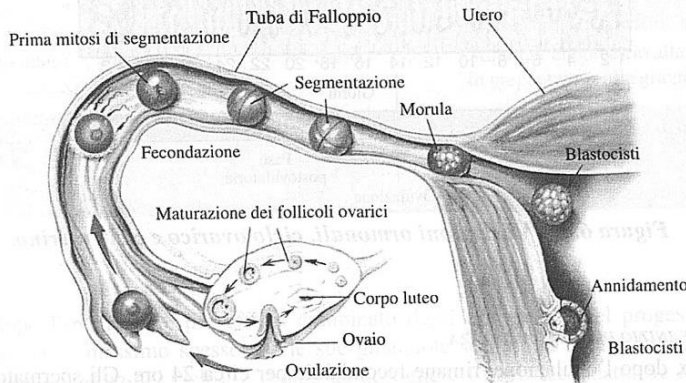
FECONDAZIONE E INIZIO DELLA GRAVIDANZA

La cellula uovo, dopo l'ovulazione, rimane fecondabile per circa 24 ore. Gli spermatozoi, d'altra parte, subito dopo l'eiaculazione, non sono in grado di fecondare la cellula uovo: essi devono soggiornare per alcune ore all'interno delle vie genitali femminili, periodo durante il quale si verifica il fenomeno della *capacitazione*. Gli spermatozoi risalgono le vie genitali femminili e raggiungono il terzo superiore delle tube, dove di solito avviene la **fecondazione**, cioè la fusione tra la cellula uovo e uno spermatozoo. Molti spermatozoi circondano la cellula uovo, ma uno solo, andando incontro alla *reazione acrosomiale*, che, grazie agli enzimi idrolitici dell'acrosoma, gli consente di perforare la membrana pellucida, penetra nella cellula uovo. In realtà ciò che penetra nell'uovo è la testa dello spermatozoo (contenente il nucleo), mentre il flagello ed il colletto rimangono all'esterno e degenerano. La penetrazione dello spermatozoo scatena, nella membrana della cellula uovo, la cosiddetta *reazione corticale*, che impedisce la penetrazione di altri spermatozoi, stimola la cellula uovo a completare la meiosi e ad espellere il secondo globulo polare. A questo punto i due nuclei (quello della cellula uovo, ora chiamato *pronucleo femminile*, e quello dello spermatozoo, ora chiamato *pronucleo maschile*, entrambi aploidi) sono pronti a fondersi, ricostituendo così il corredo cromosomico diploide tipico della specie. La cellula uovo fecondata prende ora il nome di **zigote**.

Lo zigote inizia lo sviluppo dividendosi ripetutamente e formando due, quattro, otto, sedici cellule (dette *blastomeri*), e così via. Il processo è detto *segmentazione*. La successione delle divisioni cellulari è molto rapida, per cui le cellule non si accrescono dopo ogni divisione e di conseguenza il rapporto citoplasma/nucleo diminuisce (aumenta il numero delle cellule, ma il volume dell'embrione rimane sostanzialmente costante). Dopo quattro o cinque cicli di divisione, l'embrione assume l'aspetto di una piccola mora, ed è appunto detto *morula*. L'embrione impiega alcuni giorni a percorrere la tuba e penetra nell'utero quando ha raggiunto lo stadio di morula. Esso rimane ancora due o tre giorni fluttuante nella cavità uterina: in questo periodo al suo interno comincia a crearsi una cavità ripiena di liquido nella quale sporge una piccola massa di cellule che prende il nome di *nodo embrionale*, mentre la parete della vescicola prende il nome di *trofoblasto*. A questo stadio l'embrione è detto **blastocisti** (Fig. 6.47).

Grazie a particolari enzimi prodotti dalle cellule del trofoblasto, che digeriscono le cellule della mucosa uterina, la blastocisti si annida nella mucosa; le cellule del tessuto connettivo dell'utero, reagiscono formando attorno all'embrione una capsula, detta *decidua*. L'annidamento si verifica circa una settimana dopo la fecondazione (Fig. 6.81).

Durante l'annidamento, il trofoblasto si trasforma in **corion**, dal quale si sviluppano delle estroflessioni, dette **villi coriali**. Il corion, oltre a permettere all'embrione di prelevare materiale nutritivo



□ **Figura 6.47 Fecondazione, inizio dello sviluppo dell'embrione, migrazione nell'utero e annidamento nella mucosa uterina.** La figura è arbitraria, perché le varie fasi rappresentate si verificano in momenti successivi.

zio dall'utero, è anche una ghiandola endocrina, che secreta un ormone, la *gonadotropina corionica* (*human chorionic gonadotropin, HCG*)³⁸, che si sostituisce all'ormone luteinizzante (non più prodotto dall'ipofisi materna in questa fase del ciclo mestruale) nel mantenere attivo il corpo luteo, che quindi non va incontro a degenerazione, ma continua a produrre progesterone ed estrogeni, necessari per la prosecuzione della gravidanza. Gli elevati livelli di questi ormoni, inoltre, inibendo l'attività dell'ipofisi, impediscono, durante tutta la gravidanza, che inizi la maturazione di nuovi follicoli e che si svolgano i normali cicli mestruali.

Il corion, nella zona discoidale rivolta verso la parete uterina, dà origine alla parte embrionale della **placenta**, mentre dalla decidua se ne sviluppa la parte materna. La placenta è l'organo deputato agli scambi tra la madre e il feto e svolge anche una funzione endocrina: quando infatti, dopo circa tre mesi, il corpo luteo degenera, la sua funzione viene assunta dalla placenta. Gli estrogeni stimolano lo sviluppo del miometrio, le cui contrazioni saranno necessarie per l'espulsione del feto al momento del parto; il progesterone inibisce le contrazioni uterine, impedendo che il feto venga espulso prematuramente.

PARTE E ALLATTAMENTO

La **gravidanza** (o **gestazione**) umana, durante la quale avviene lo sviluppo del feto, richiede in media 266 giorni (38 settimane, ossia circa 9 mesi)³⁹. Gli elevati livelli di estrogeni che caratterizzano la parte finale della gravidanza non solo causano l'aumento della muscolatura dell'utero, ma la stimolano a produrre i recettori per l'**ossitocina**, ormone secreto dal lobo posteriore dell'ipofisi al termine della gravidanza, che stimola le contrazioni uterine. La dilatazione dell'utero causata dalla crescita del feto, unitamente all'effetto dell'ossitocina e delle elevate quantità di estrogeni, stimola l'instaurarsi di contrazioni involontarie della muscolatura uterina che, inizialmente, causano la dilatazione del collo dell'utero, la cui apertura si dilata gradualmente, fino a raggiungere un diametro di circa 10 centimetri. A questo stadio, l'amnios (§ 6.5.3) si rompe e si verifica la fuoriuscita del liquido amniotico ("rottura delle acque"). Le contrazioni dell'utero diventano man mano più intense e più frequenti e spingono il feto attraverso il collo dell'utero e la vagina. Le contrazioni volontarie della parete addominale concorrono in questa fase all'espulsione del feto. Questo è ancora collegato alla placenta (rimasta nell'utero) attraverso il cordone ombelicale. Quando la maggior parte del sangue fetale è defluita dalla placenta, il cordone ombelicale viene reciso (il moncone del cordone in pochi giorni si dissecca e la cicatrice che ne rimane costituisce l'ombelico). Nel giro di pochi minuti dalla nascita del feto, la placenta e le membrane fetali vengono espulse, insieme al rivestimento interno dell'utero. La contrazione della muscolatura uterina, che segue l'espulsione del feto, comprime i vasi che rifornivano di sangue la placenta e la mucosa uterina, impedendo che si verifichino emorragie irrefrenabili.

Le **mammelle** sono due ghiandole costituite da 15-20 lobi, formati da "grappoli" di cellule ghiandolari, dai quali originano piccoli condotti (*dotti galattofori*), che confluiscono e sboccano all'esterno in corrispondenza di una porzione rilevata, il **capezzolo**. Le ghiandole mammarie iniziano a svilupparsi alla pubertà; durante la gravidanza, sotto lo stimolo combinato di estrogeni e progesterone, si sviluppano ulteriormente, aumentando di dimensioni. Dopo il parto, l'ormone **prolattina**, secreto dal lobo anteriore dell'ipofisi, stimola la secrezione della ghiandola mammaria. Il secreto iniziale, ricco di proteine e di lattosio, e povero di grassi, è detto **colostro**. La suzione da parte del neonato genera im-

⁽³⁸⁾ Questo ormone passa nel sangue, viene filtrato dal rene e si ritrova nelle urine. I **test di gravidanza** si basano sulla rilevazione di questo ormone nelle urine.

⁽³⁹⁾ Non sempre è possibile stabilire con certezza il momento della fecondazione. Per questo motivo si usa calcolare la durata della gravidanza a partire dalla data dell'ultima mestruazione: in questo caso il termine della gravidanza viene atteso dopo 280 giorni (40 settimane).

pulsi nervosi che stimolano la liberazione di **ossitocina** da parte dell'ipofisi. Questo ormone da un lato stimola la contrazione delle fibre muscolari dei dotti galattofori favorendo la fuoriuscita del latte, dall'altro, agendo sulla muscolatura dell'utero, favorisce il ripristino fisiologico dell'utero stesso.

6.1.7 IL SISTEMA NERVOSO

Attenzione! È opportuno tornare a rileggere questi capoversi iniziali dopo aver studiato l'intero paragrafo sul sistema nervoso e quello sulla sua organogenesi (Biologia § 6.5.2).

In tutti gli animali (ad eccezione delle spugne), la capacità di ricevere ed elaborare stimoli sia interni all'organismo, sia esterni ad esso, e di generare risposte mirate alla sopravvivenza dell'organismo, dipende da una rete di cellule specializzate (i neuroni) capaci di trasmettere segnali elettrici, che costituisce il **sistema nervoso**. Nel corso dell'evoluzione, la complessità di questi sistemi è andata gradualmente aumentando per il sommarsi di diversi fenomeni:

- aumento del *numero* dei neuroni;
- raggruppamento dei neuroni a formare dapprima *gangli* e successivamente il *cervello* e dei loro assoni a formare *nervi*;
- *specializzazione della funzione* di singoli neuroni (ad esempio differenziazione tra neuroni sensitivi e neuroni motori) o gruppi di neuroni;
- aumento del numero di *neuroni associativi*, cioè di neuroni che collegano fra loro neuroni specializzati, integrandone le funzioni;
- formazione della testa (*cefalizzazione*), cioè concentrazione degli organi di senso (olfatto, vista) nella porzione anteriore del corpo, in vicinanza dei raggruppamenti di neuroni che costituiscono i gangli o l'encefalo.

Mentre negli animali meno evoluti il sistema nervoso si presenta disperso con gangli posti in punti diversi dell'organismo, nei vertebrati compare una netta distinzione tra sistema nervoso centrale (encefalo e midollo spinale) e sistema nervoso periferico. Con il procedere dell'evoluzione, la complessità dell'encefalo è andata aumentando e i rapporti tra le dimensioni delle sue parti sono andate modificandosi: nei pesci e negli anfibi la porzione preponderante dell'encefalo è il mesencefalo (che riceve ed integra le informazioni sensoriali, generando le risposte motorie) collegato ai bulbi olfattivi e ai lobi ottici, mentre il talamo è il centro di smistamento dei segnali motori e sensoriali (con l'eccezione di quelli olfattivi). In questi organismi, la principale componente del telencefalo è rappresentata dai bulbi olfattivi e la principale funzione del cervello è l'elaborazione delle informazioni olfattive.

Nei rettili, uccelli e mammiferi, nell'ipotalamo compare il centro responsabile della regolazione della temperatura corporea. Col procedere dell'evoluzione, si ha un graduale aumento delle dimensioni del telencefalo (cervello) e in alcuni rettili e in tutti i mammiferi compare un tipo di corteccia cerebrale (il *neopallio*), con funzioni associative, di integrazione di funzioni sensoriali e motorie e responsabile di funzioni cognitive come l'apprendimento. Con l'aumentare della complessità delle funzioni, la superficie della corteccia cerebrale aumenta, ripiegandosi in circonvoluzioni, raggiungendo il suo massimo sviluppo nel cervello umano.

Nel sistema nervoso dei vertebrati si distinguono due componenti:

- 1) **sistema nervoso centrale**, che comprende l'*encefalo* e il *midollo spinale*, con funzioni di controllo centrale, di integrazione ed elaborazione delle informazioni in arrivo e di generazione delle risposte appropriate;
- 2) **sistema nervoso periferico**, costituito dai recettori sensoriali, dalle fibre nervose che portano le informazioni dalla periferia al sistema nervoso centrale (**fibre afferenti**) e da quelle che portano gli stimoli dal sistema nervoso centrale agli organi effettori (**fibre efferenti**), da gruppi di cellule nervose (**gangli**) che inviano o ricevono stimoli dal sistema nervoso centrale.

Dal punto di vista funzionale, nel sistema nervoso si distinguono due sottosistemi, relativamente indipendenti l'uno dall'altro:

- il **sistema nervoso somatico**, che determina risposte controllate dalla volontà,
- il **sistema nervoso autonomo**, i cui recettori valutano costantemente le caratteristiche dell'ambiente interno dell'organismo e le inviano ai centri del sistema nervoso centrale, dal quale partono stimoli per gli organi effettori che intervengono annullando gli effetti dei diversi fattori che tenderebbero a modificarlo: in tal modo esso contribuisce al mantenimento dell'omeostasi.

SISTEMA NERVOSO CENTRALE

L'encefalo e il midollo spinale sono formati da tessuti soffici e molto fragili, accolti e protetti in cavità ossee (la teca cranica nel caso dell'encefalo e il canale vertebrale nel caso del midollo spinale) e avvolti da tre strati di **tessuto connettivo**, chiamati **meningi**, che, procedendo dall'esterno verso l'interno, sono:

- la **dura madre**, lamina connettivale **molto resistente**, nella quale, nel cranio, sono **contenuti grossi seni venosi** che raccolgono il sangue venoso che refluisce dal cervello;
- l'**aracnoide**;
- la **pia madre**, vascolarizzata e situata a ridosso del tessuto cerebrale e del midollo spinale.

Tra l'aracnoide e la pia madre è compreso uno spazio, detto *spazio subaracnoideo*, riempito dal **liquido cefalorachidiano** (o **fluido cerebrospinale**) che occupa anche le cavità interne dell'encefalo (*ventricoli cerebrali*) ed il sottile canale che percorre il midollo spinale. Il liquido cefalorachidiano svolge funzioni sia di protezione meccanica, sia di mediazione dello scambio di nutrienti e di prodotti di scarto tra il sangue e l'encefalo.

L'**endotelio** (Biologia, § 2.8.1) dei **capillari sanguigni** che irrorano il sistema nervoso centrale si presenta particolarmente impermeabile a molti soluti presenti nel plasma, perché tra le cellule endoteliali che li rivestono sono presenti numerose **giunzioni occludenti** (Biologia, § 2.6.4); inoltre, i capillari sono circondati dalle terminazioni di cellule della glia (*astrociti*, Biologia, § 2.8.4). Questa struttura rappresenta un ostacolo agli scambi di molecole tra sangue e tessuto nervoso, che viene indicato con il nome di **barriera emato-encefalica**: salvo che per poche piccole molecole (acqua, ossigeno, anidride carbonica, alcuni farmaci liposolubili), che possono liberamente attraversare la parete dei capillari, il passaggio di molecole tra il sangue e il tessuto nervoso può avvenire solo per azione di meccanismi di trasporto specifici presenti nella membrana delle cellule endoteliali (Biologia, § 2.5.3), oppure non si verifica affatto⁴⁰.

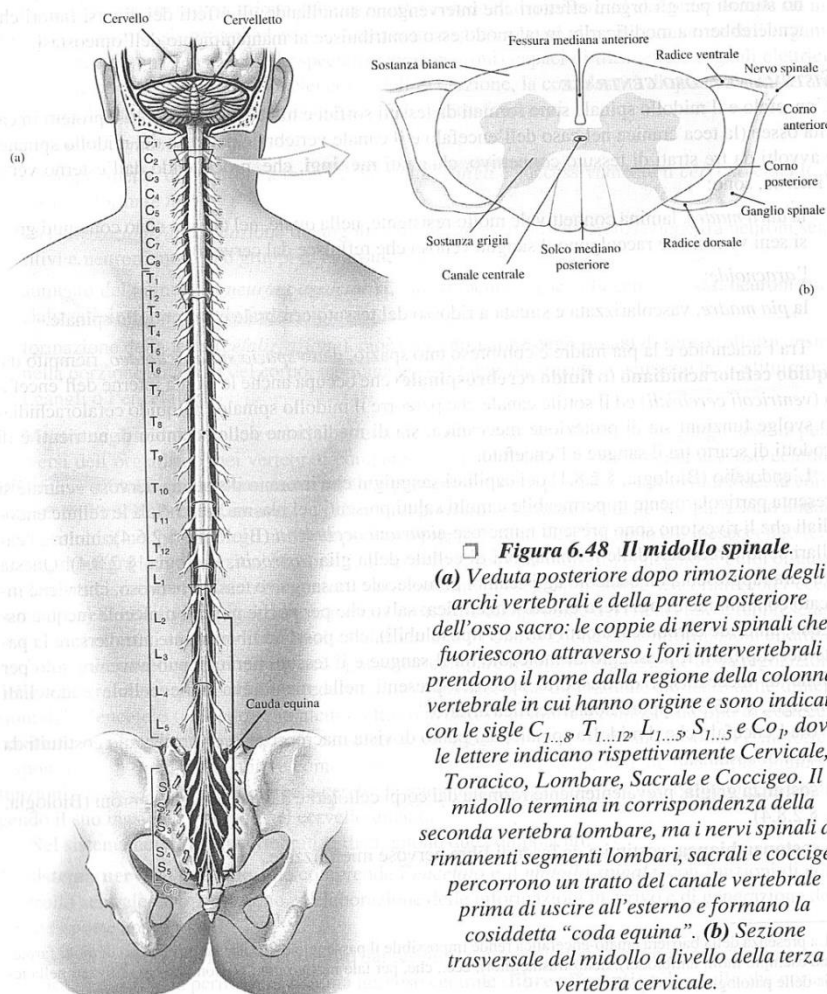
Sia l'encefalo che il midollo spinale, dal punto di vista macroscopico, si presentano costituiti da due tipi di sostanza:

- 1) **sostanza grigia**, prevalentemente formata dai corpi cellulari e dai dendriti dei neuroni (Biologia, § 2.8.4),
- 2) **sostanza bianca**, costituita da fasci di fibre nervose mielinizzate.

⁽⁴⁰⁾ La presenza della barriera emato-encefalica rende impossibile il passaggio entro il sistema nervoso di molti farmaci (ad esempio molti antibiotici), neurotrasmettitori, ecc., che, per tale motivo, non possono essere utilizzati nella terapia delle patologie neurologiche.

■ MIDOLLO SPINALE

Il midollo spinale è una struttura sottile e allungata che inizia alla base dell'encefalo, percorre la massima parte del canale midollare della colonna vertebrale e termina in corrispondenza della seconda vertebra lombare. In corrispondenza dello spazio fra ogni coppia di vertebre, dal midollo fuoriescono le radici delle 31 coppie di nervi spinali. Per ogni coppia di nervi, si osserva una coppia di radici anteriori (o ventrali) e una coppia di radici posteriori (o dorsali). In sezione trasversale (Fig. 6.48), il midollo si presenta di forma grossolanamente circolare, con due profonde incisioni dispo-



□ **Figura 6.48 Il midollo spinale.**

(a) Veduta posteriore dopo rimozione degli archi vertebrali e della parete posteriore dell'osso sacro: le coppie di nervi spinali che fuoriescono attraverso i fori intervertebrali prendono il nome dalla regione della colonna vertebrale in cui hanno origine e sono indicati con le sigle $C_{1...8}$, $T_{1...12}$, $L_{1...5}$, $S_{1...5}$ e Co_1 , dove le lettere indicano rispettivamente Cervicale, Toracico, Lombare, Sacrale e Coccigeo. Il midollo termina in corrispondenza della seconda vertebra lombare, ma i nervi spinali dei rimanenti segmenti lombari, sacrali e coccigei percorrono un tratto del canale vertebrale prima di uscire all'esterno e formano la cosiddetta "coda equina". (b) Sezione trasversale del midollo a livello della terza vertebra cervicale.

ste in senso antero-posteriore ed un sottile canale centrale. Il canale centrale è circondato da una zona di sostanza grigia a forma di H: le gambe anteriori e quelle posteriori dell'H sono indicate rispettivamente come *corna anteriori* e *corna posteriori*.

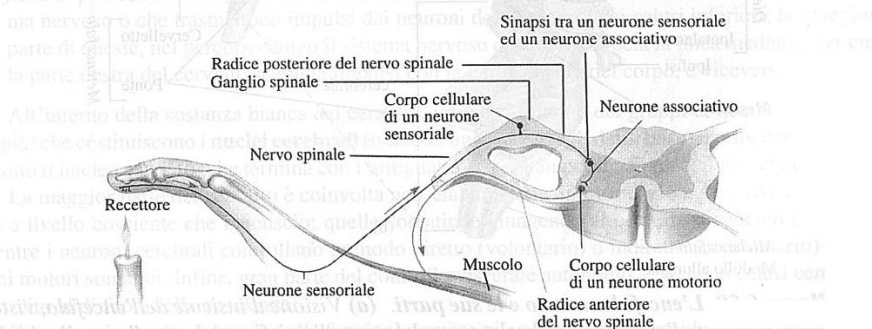
La sostanza bianca che circonda la H è formata da assoni **mielinizzati raccolti in fasci detti tratti o vie ascendenti** (che portano segnali dal midollo verso l'encefalo) e **discendenti** (che portano segnali dall'encefalo verso il midollo).

I neuroni presenti nel midollo spinale rappresentano una tappa intermedia fondamentale:

- sia nella trasmissione di segnali dalla periferia all'encefalo;
- sia nella trasmissione di impulsi dall'encefalo agli organi effettori;
- sia nella generazione di attività nervose che si svolgono indipendentemente dall'attività dell'encefalo (*riflessi spinali*).

Ad esempio, nelle corna anteriori si trovano i corpi dei neuroni motori, i cui assoni, entrando a costituire i vari nervi spinali, raggiungono i muscoli volontari (regolandone la contrazione): questi neuroni ricevono impulsi sia dalle zone motrici della corteccia cerebrale (attraverso le vie discendenti che percorrono il midollo), sia da neuroni posti nelle corna posteriori (neuroni associativi), che, a loro volta, ricevono segnali dai neuroni sensoriali (posti nei gangli spinali), i quali, per altro, inviano i loro segnali anche all'encefalo.

È questa situazione che fa sì che il midollo spinale non abbia solo funzioni di tappa intermedia nella trasmissione degli impulsi da e per il cervello, ma che sia anche sede di molte *attività riflesse*. Un **riflesso** è una **risposta motoria piuttosto costante nella sua esecuzione** (e quindi *prevedibile*) e **automatica** (in quanto non richiede un pensiero cosciente e non può essere volontariamente soppressa) che viene **prodotta in seguito ad un semplice stimolo sensoriale**. Un esempio di riflesso particolarmente semplice è il **riflesso di ritrazione**, la cui realizzazione richiede l'intervento di soli tre neuroni. Quando con la mano si tocca una superficie che scotta, prima ancora che ce ne rendiamo conto coscientemente, la mano si retrae. In questo brevissimo intervallo di tempo, i recettori del dolore situati nella pelle hanno inviato un segnale al midollo spinale tramite il loro neurone sensoriale situato in un ganglio spinale. Nel midollo il segnale è trasferito dal neurone sensoriale ad un neurone intermedio (*neurone associativo*) e da questo a un motoneurone, che fa partire uno stimolo per i muscoli che fanno ritrarre la mano (Fig. 6.49). L'informazione sensoriale non è solo trasmessa al neurone associativo, ma, attraverso altri neuroni i cui assoni formano le vie ascendenti, viene inviata anche alle zone del cervello deputate all'elaborazione cosciente delle sensazioni dolorifiche.



□ **Figura 6.49 Il riflesso di ritrazione.** Le frecce grigie indicano la direzione in cui si muovono gli impulsi nervosi.

■ ENCEFALO

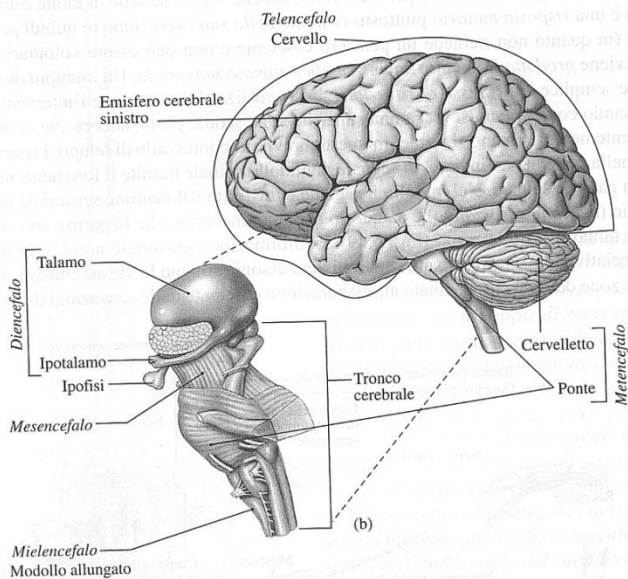
L'**encefalo** è l'insieme delle parti del sistema nervoso centrale contenute nella cavità cranica. Può essere suddiviso in sei parti (Fig. 6.50):

- 1) **cervello**, costituito dai due emisferi cerebrali, destro e sinistro (esso forma il *telencefalo*);
- 2) **diencefalo** (che comprende l'*epitalamo*, i *talami*, destro e sinistro, e l'*ipotalamo*);
- 3) il **mesencefalo**;
- 4) il **ponte**;
- 5) il **cervelletto** (ponte e cervelletto formano il *metencefalo*);
- 6) il **bulbo o midollo allungato** (che forma il *mielencefalo*).

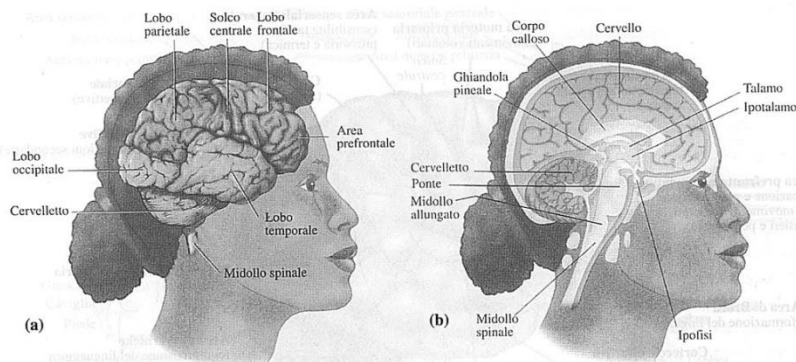
Mesencefalo, ponte e bulbo formano il cosiddetto **tronco encefalico** (o *cerebrale*).

All'interno dell'encefalo si trovano alcune cavità, i **ventricoli encefalici** (o *cerebrali*), derivati dalla cavità del tubo neurale da cui il sistema nervoso ha origine (Biologia § 6.5.2); essi sono rivestiti da uno strato di *cellule ependimali* e ripieni di *liquido cefalorachidiano* (vedi sopra).

Il **cervello**, porzione preminente dell'encefalo umano, ha grossolanamente la forma di una mezza sfera; una profonda fessura longitudinale lo divide in due **emisferi**, che poggiano sul diencefalo e sul tronco cerebrale. La superficie esterna dei due emisferi è costituita da uno strato di sostanza grigia (la **corteccia cerebrale**) e forma una serie di **circonvoluzioni** (che aumentano considerevolmente



□ **Figura 6.50 L'encefalo umano e le sue parti.** (a) Visione d'insieme dell'encefalo, visto da sinistra: si notano l'emisfero cerebrale, parte del ponte, l'emisfero del cervelletto e il midollo allungato. (b) Il tronco cerebrale dopo rimozione del cervello e del cervelletto per mettere in evidenza le parti coperte da tali organi.



□ **Figura 6.51 L'encefalo umano.** (a) La superficie esterna dell'encefalo vista da destra: sono indicati i lobi della corteccia cerebrale. (b) L'encefalo in sezione sagittale: sono visibili la faccia interna dell'emisfero sinistro, il corpo calloso sezionato trasversalmente e le strutture del tronco encefalico sezionato.

mente la superficie disponibile), separate da *solchi* (poco depressi) o da *scissure* (più profonde), che suddividono ciascun emisfero in **lobi**, che prendono il nome dall'osso cranico con cui sono a contatto (Fig. 6.51a). Al di sotto del solco laterale (che separa il lobo frontale dal temporale) si trova un **ulteriore lobo**, indicato col nome di *insula*.

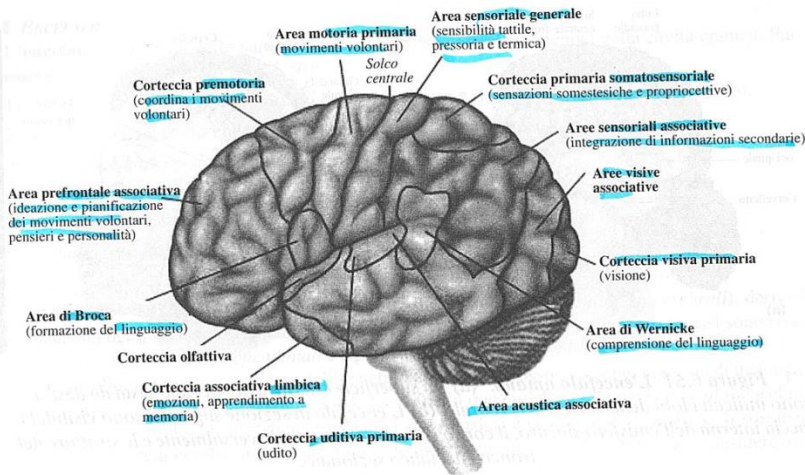
Al di sotto della corteccia cerebrale si trova la sostanza bianca, formata da fibre nervose mielinizzate:

- alcune di esse connettono tra loro neuroni dello stesso emisfero (*fibre associative*),
- altre connettono neuroni dei due emisferi e attraversano quindi la linea mediana (*fibre commesurali*): gran parte di esse forma un grosso fascio appiattito che prende il nome di **corpo calloso** (Fig. 6.51b);
- *fibre di proiezione*, che portano alla corteccia stimoli originati nelle strutture inferiori del sistema nervoso o che trasmettono impulsi dai neuroni della corteccia ai centri inferiori; la maggior parte di queste, nel percorso lungo il sistema nervoso centrale, incrocia la linea mediana, per cui la parte destra del cervello scambia impulsi con la parte sinistra del corpo, e viceversa.

All'interno della sostanza bianca del cervello, infine, si trovano dei gruppi di neuroni (sostanza grigia) che costituiscono i **nuclei cerebrali** (o **nuclei basali**, o **gangli della base**), i principali dei quali sono il nucleo caudato (che termina con l'amigdala), l'ippocampo, il putamen, il globo pallido.

La maggior parte del cervello è coinvolta nell'elaborazione di informazioni sensitive e motorie, sia a livello cosciente che inconscio: quelle somatiche giungendo al cervello diventano coscienti, mentre i neuroni cerebrali controllano in modo diretto (volontario) o indiretto (involontario) i neuroni motori somatici. Infine, gran parte del controllo viscerale autonomo avviene in centri cerebrali, di solito al di fuori della coscienza.

La corteccia cerebrale assolve alle funzioni nervose più complesse: in ogni lobo sono state identificate una o più regioni funzionali specifiche, i cui confini sono alquanto sfumati. La Fig. 6.52 ne rappresenta le principali con le relative funzioni.



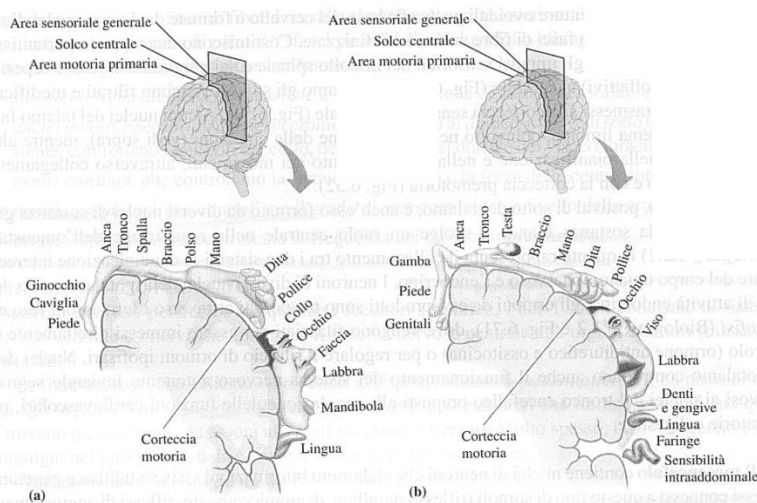
□ **Figura 6.52** Le principali aree funzionali della corteccia cerebrale.

Queste aree funzionali sono distinte in:

- 1) **aree sensoriali**, che ricevono segnali provenienti dagli organi di senso;
- 2) **aree motorie**, che controllano i movimenti volontari;
- 3) **aree associative**, che mettono in connessione aree sensoriali e motorie e che sono responsabili delle attività cognitive superiori (pensiero, apprendimento, linguaggio, memoria, giudizio, personalità).

Tra le aree sensoriali, i *lobi occipitali* sono sede dei *centri della vista*; i *lobi temporali*, dei *centri dell'udito*; nella parte anteriore dei lobi parietali, immediatamente dietro al solco centrale (che li separa dai lobi frontali), è situata l'*area sensoriale generale*, in corrispondenza della quale arrivano, spazialmente ordinate, le sensazioni di caldo/freddo, tattili e di pressione provenienti dalle varie parti del corpo (Fig. 6.53). Ad ogni area corporea corrisponde una porzione di corteccia la cui area è proporzionale al numero dei recettori sensoriali presenti nelle varie parti: ad esempio, l'area sulla quale si proiettano la bocca o le mani è molto più ampia di quella del torace. Analogamente, nella parte posteriore del lobo frontale, davanti al solco centrale, si trova l'*area motoria primaria*, nella quale sono situati i neuroni che controllano i movimenti volontari delle varie parti del corpo: l'estensione dell'area che controllano i movimenti volontari delle varie parti del corpo è proporzionale alla complessità dei movimenti che tale parte deve eseguire e non alla massa muscolare.⁴¹

⁴¹ Traumi, emorragie o occlusioni delle arterie cerebrali possono danneggiare parti della corteccia cerebrale. Gli effetti di queste lesioni sono diversi a seconda della sede della lesione: ad esempio una lesione dell'area motoria primaria può portare alla paralisi della metà controlaterale del corpo (in questo caso, rimangono attivi i riflessi spinali, che si svolgono indipendentemente dalla corteccia cerebrale).



□ **Figura 6.53** Proiezioni sulla corteccia cerebrale delle parti del corpo umano.

(a) "Omunculus motorio": sezione trasversale dell'emisfero sinistro in corrispondenza dell'area motoria primaria: le immagini delle parti del corpo sono proporzionali all'area della superficie occupata dai corrispondenti neuroni motori. (b) "Omunculus sensoriale": sezione trasversale dell'emisfero sinistro in corrispondenza dell'area sensoriale generale: le immagini del corpo sono proporzionali all'area di corteccia che riceve stimoli sensoriali dai corrispondenti distretti.

Il **sistema limbico** è un insieme di strutture appartenenti in parte al cervello (le circonvoluzioni più profonde, a ridosso del diencefalo, i bulbi olfattivi, alcuni nuclei basali, tra cui l'ippocampo e l'amigdala) e in parte al talamo e all'ipotalamo, correlate tra loro funzionalmente. Esso è una delle zone del cervello più "antiche" dal punto di vista evolutivo ed è coinvolto in funzioni che regolano le emozioni (collera, paura, dolore, comportamenti sessuali, piacere), l'apprendimento e la memoria. Soprattutto nei mammiferi meno evoluti, al sistema limbico vengono forniti importanti segnali dal sistema olfattivo.

Il continuo funzionamento dei neuroni del sistema nervoso centrale dà luogo ad una intensa attività elettrica, che può essere registrata mediante elettrodi posti all'esterno del cranio, dando luogo ad un **elettroencefalogramma** (EEG).

Il **diencefalo** è posto tra gli emisferi cerebrali e il tronco cerebrale. È formato dall'**epitalamo**, dai due **talami** (destro e sinistro) e dall'**ipotalamo**, che delimitano una cavità ripiena di liquido cefalorachidiano indicata con il nome di **terzo ventricolo** (i primi due ventricoli si trovano all'interno degli emisferi cerebrali).

L'**epitalamo** è una membrana che porta il **plesso corioideo**, struttura deputata alla produzione del liquido cefalorachidiano. All'epitalamo è inoltre collegata la ghiandola endocrina **epifisi o ghiandola pineale** (Biologia § 6.2.15).

I due **talami** sono strutture ovoidali poste alla base del cervello e formate da diversi nuclei di sostanza grigia intercalati a fasci di fibre nervose mielinizzate. Costituiscono una tappa importantissima nella trasmissione degli impulsi sensoriali dal midollo spinale e dai nervi cranici (con l'eccezione degli stimoli olfattivi) al cervello (Fig. 6.54). Nel talamo gli stimoli vengono filtrati e modificati prima di essere trasmessi alla corteccia sensoriale generale (Fig. 6.54). Alcuni nuclei del talamo fanno parte del sistema limbico, coinvolto nell'elaborazione delle emozioni (vedi sopra), mentre altri sono coinvolti nella pianificazione e nella messa a punto dei movimenti, attraverso collegamenti con il cervelletto e con la corteccia premotoria (Fig. 6.52).

L'**ipotalamo**, posto al di sotto del talamo, è anch'esso formato da diversi nuclei di sostanza grigia circondati da sostanza bianca e svolge un ruolo centrale nella **regolazione dell'omeostasi** (Biologia § 6.2.1) in quanto rappresenta il collegamento tra i due sistemi di comunicazione intercellulare del corpo umano: il nervoso e l'endocrino. I neuroni di diversi nuclei dell'ipotalamo sono dotati di attività endocrina: gli ormoni da essi prodotti sono trasportati attraverso i loro assoni fino all'**ipofisi** (Biologia § 6.2.2 e Fig. 6.71), dove vengono rilasciati per essere immessi direttamente in circolo (ormone antidiuretico e ossitocina) o per regolare il rilascio di ormoni ipofisari. Nuclei dell'ipotalamo controllano anche il funzionamento del sistema nervoso autonomo inviando segnali nervosi ai nuclei del tronco encefalico preposti alla regolazione delle funzioni cardiovascolari, respiratorie e digestive.

Il **mesencefalo** contiene nuclei di neuroni che elaborano informazioni visive e uditive e generano riflessi connessi a questo tipo di stimoli (riflesso pupillare, di ammiccamento, riflessi di aggiustamento dell'udito all'intensità dei suoni), mentre altri cooperano con il cervelletto nel mantenimento del tono muscolare e della postura; è inoltre percorso da fasci di fibre ascendenti dirette ai nuclei del talamo e di fibre discendenti che portano impulsi volontari dalla corteccia motoria primaria al midollo.

Il **metencefalo** comprende il **ponte** e il **cervelletto**. Il **ponte** forma una sporgenza sulla superficie anteriore del tronco encefalico ed è collegato posteriormente con gli emisferi del cervelletto. Contiene i nuclei motori e sensoriali di quattro nervi cranici (quinto, sesto, settimo e ottavo, vedi sotto), nuclei coinvolti nel controllo della respirazione e nuclei che elaborano e trasmettono impulsi motori. È attraversato da fasci ascendenti (dal midollo verso l'encefalo), discendenti (dall'encefalo verso il midollo) e trasversi, che collegano fra loro gli emisferi del cervelletto.

Il **cervelletto**, posto dietro e sotto il cervello, è formato da due emisferi, separati da una sottile striscia di corteccia, detta **verme**. La loro superficie è formata da sostanza grigia finemente circonvoluta. Il cervelletto è un centro di elaborazione automatica di due funzioni:

- **controllo dei muscoli posturali del corpo** attraverso rapide ed automatiche correzioni del loro tono per il mantenimento dell'equilibrio, sulla base di informazioni propriocettive che gli arrivano dal midollo e di informazioni propriocettive, tattili, statiche ed uditive ricevute dall'encefalo;
- **programmazione e fine regolazione dei movimenti volontari e involontari**, attraverso la modulazione dell'attività della corteccia cerebrale, dei nuclei cerebrali e dei centri motori del tronco cerebrale.

Il **mielencefalo o midollo allungato o bulbo** connette il midollo spinale (di cui ricorda la forma esterna) con l'encefalo ed è percorso da fibre ascendenti (dal midollo all'encefalo) e discendenti (dall'encefalo al midollo), la massima parte delle quali, a questo livello, passa dal lato destro al lato sinistro e viceversa, per cui gli stimoli provenienti dalla parte destra del corpo vengono trasmessi alla parte sinistra dell'encefalo e la parte sinistra dell'encefalo manda stimoli alla parte destra dell'organismo e viceversa. I fasci di fibre discendenti posti nella parte anteriore del bulbo formano due rilievi indicati con il nome di **piramidi** (fasci piramidali). Nel **midollo allungato** sono presenti nuclei di **sostanza grigia con importantissime funzioni**:

- **stazioni intermedie** nella trasmissione e nell'elaborazione di stimoli sensoriali e motori;
- **nuclei motori e sensoriali dei nervi cranici** (dall'ottavo al dodicesimo, vedi sotto), che, nel loro insieme, controllano i muscoli del collo, della faringe, del dorso e dei visceri toracici e addominali;
- **centri cardiaci**, che controllano la frequenza cardiaca e la forza delle contrazioni cardiache;
- **centri vasomotori**, che controllano il grado di vasocostrizione a livello delle arteriole;
- **centri respiratori**, che controllano la frequenza dei movimenti respiratori.

SISTEMA NERVOSO PERIFERICO

Il **sistema nervoso periferico** comprende i recettori sensoriali, i nervi che li collegano al sistema nervoso centrale e i nervi che collegano il sistema nervoso centrale agli organi effettori (muscoli e ghiandole).

Le fibre nervose, che collegano i recettori ai rispettivi neuroni (*assoni afferenti*) e i neuroni motori agli organi effettori (*assoni efferenti*), sono raggruppate in fasci che formano i **nervi**, nei quali si trovano quasi sempre sia assoni afferenti sia assoni efferenti. Molto spesso, i nervi seguono i vasi sanguigni nel loro percorso da e verso le varie parti dell'organismo.

A seconda della loro origine, i nervi sono distinti in due gruppi:

- nervi cranici:** originano in coppie (destra e sinistra) direttamente dal tronco encefalico (12 paia) (Tabella 6.8) e fuoriescono dal cranio attraverso fori nelle varie ossa che lo compongono; le fibre che costituiscono alcuni di questi nervi non vanno incontro all'incrocio tra parte destra e parte sinistra, per cui, a differenza dei nervi spinali, le zone da essi innervate sono controllate dalla parte omolaterale dell'encefalo;
- nervi spinali:** originano in coppie dal midollo spinale (31 paia) e sono distinti, in base alla regione della colonna vertebrale da cui hanno origine, in (Fig. 6.48):
 - nervi spinali cervicali (8 paia)
 - nervi spinali toracici (12 paia)
 - nervi spinali lombari (5 paia)
 - nervi spinali sacrali (5 paia)
 - nervi spinali coccigei (1 paio)

Ogni nervo spinale presenta due radici: una dorsale e una ventrale (Fig. 6.48). La radice dorsale è formata da fibre sensoriali (afferenti) che portano stimoli provenienti dai diversi recettori periferici. Prima di penetrare nel midollo, ciascuna radice dorsale presenta un rigonfiamento, formato da materia grigia, chiamato **ganglio spinale**; esso è costituito dai corpi cellulari dei neuroni sensoriali, i cui assoni formano la radice dorsale corrispondente e i cui prolungamenti portano i segnali dalla periferia: questi neuroni, quindi, ricevono segnali dalla periferia e li inviano al midollo.

Le radici anteriori sono invece formate da assoni efferenti i cui nuclei cellulari si trovano nelle corna anteriori della materia grigia del midollo. Tali fibre raggiungono i muscoli o i gangli del sistema nervoso autonomo.

Subito dopo la sua formazione (generata dalla fusione di una radice anteriore e di una posteriore), ciascun nervo spinale si divide in tre rami:

- un **ramo dorsale**, contenente prevalentemente fibre del sistema somatico provenienti dall'epidermide e dai muscoli della schiena o destinate ad essi;

Tabella 6.8 I nervi cranici

Numero	Nome	Tipo di impulsi trasmessi	Origine degli assoni sensoriali	Effettori innervati dagli assoni efferenti
I	Olfattivo	Sensoriali	Epitelio olfattivo del naso	Nessuno
II	Ottico	Sensoriali	Retina	Nessuno
III	Oculomotore	Sensoriali e motori	Propriocettori* dei muscoli dei bulbi oculari	<ul style="list-style-type: none"> – muscoli che muovono i bulbi oculari – muscoli che modificano la forma del cristallino – muscoli che restringono la pupilla
IV	Trocleare	Sensoriali e motori	Propriocettori dei muscoli dei bulbi oculari	Alcuni muscoli che muovono i bulbi oculari
V	Trigemino	Sensoriali e motori	Denti, pelle della faccia	Alcuni muscoli che intervengono nella masticazione
VI	Abducente	Sensoriali e motori	Propriocettori dei muscoli dei bulbi oculari	Altri muscoli che muovono i bulbi oculari
VII	Facciale	Sensoriali e motori	Papille gustative della parte anteriore della lingua	<ul style="list-style-type: none"> – muscoli che generano le espressioni facciali – ghiandole salivari sottomascellari e sottolinguali
VIII	Acustico (vestibolo-cocleare)	Sensoriali	Coclea (udito) e canali semicircolari dell'orecchio interno (senso dell'equilibrio, del movimento e della rotazione)	Nessuno
IX	Glossofaringeo	Sensoriali e motori	Papille gustative del terzo posteriore della lingua e mucosa della faringe	<ul style="list-style-type: none"> – ghiandole salivari parotidi – muscoli faringe coinvolti nella deglutizione
X	Vago	Sensoriali e motori	Terminazioni nervose in molti organi interni (polmoni, stomaco, aorta, laringe)	Fibre parasimpatiche a cuore, stomaco, esofago, laringe, polmoni, aorta
XI	Accessorio spinale	Sensoriali e motori	Propriocettori dei muscoli della spalla	Muscoli del collo e della spalla
XII	Ipoglosso	Sensoriali e motori	Propriocettori dei muscoli della lingua	Muscoli della lingua

* Sono recettori situati nei muscoli, nei tendini e nelle articolazioni che forniscono informazioni sulla posizione di parti del corpo e dei loro movimenti.

- un **ramo ventrale**, contenente prevalentemente fibre del sistema somatico provenienti dall'epidermide e dai muscoli delle parti laterali e ventrali dell'organismo o destinate ad essi;
- un **ramo autonomo**, contenente fibre appartenenti al sistema nervoso autonomo.

Lungo il suo percorso, ciascuno di questi rami si suddivide in rami sempre più sottili. In particolari zone, le ramificazioni dei rami ventrali formano complesse reti, chiamate **plessi** (es. plesso brachiale, alla radice del braccio), nelle quali assoni provenienti da diversi nervi spinali si intrecciano dando origine a nuovi nervi che, quando emergono dal plesso, sono formati da fibre originate a livelli diversi (seppure relativamente vicini) del midollo spinale.

I rami autonomi, nei quali decorrono fibre provenienti da neuroni del sistema nervoso centrale, terminano in una coppia di catene di gangli poste al davanti e di lato alla colonna vertebrale (*catena gangliare paravertebrale simpatica*). In questi gangli sono presenti i neuroni che ricevono impulsi dal sistema nervoso centrale e li trasmettono, tramite i propri assoni, agli organi effettori.

SISTEMA NERVOSO SOMATICO O VOLONTARIO

Il sistema nervoso somatico o volontario comprende:

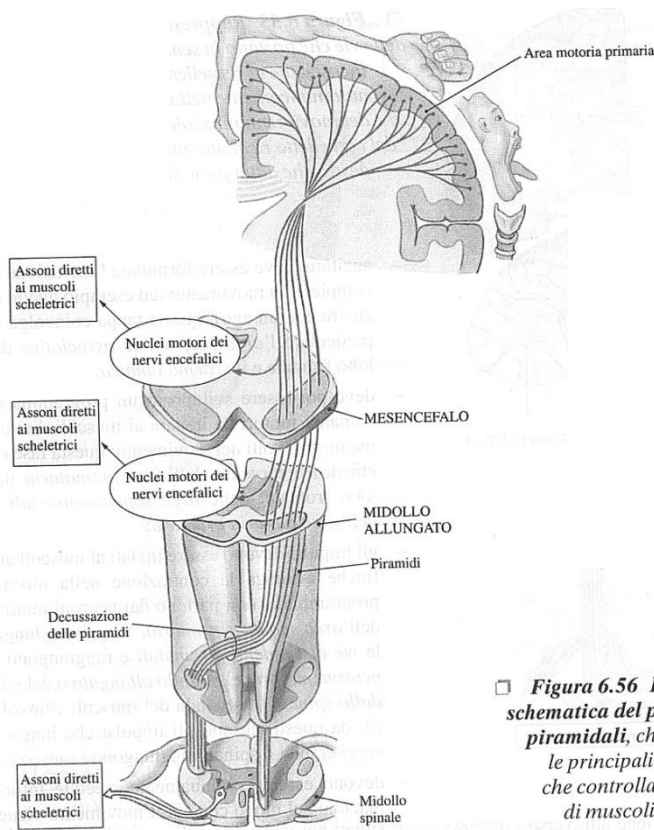
- i *recettori*, che generano segnali sullo stato dell'ambiente esterno e su quello delle varie parti dell'organismo, e le *fibre nervose* (che formano i nervi) dei neuroni sensoriali, lungo le quali gli impulsi viaggiano dalla periferia verso il centro;
- i *neuroni sensoriali* che trasmettono al sistema nervoso centrale questi segnali;
- le *vie ascendenti* che, percorrendo il midollo spinale, portano gli impulsi all'encefalo;
- le *aree cerebrali* che elaborano queste informazioni e le *vie discendenti* del midollo spinale che le trasmettono ai neuroni motori;
- i *neuroni motori* che, con i loro impulsi trasmessi dai nervi del sistema nervoso periferico, modificano la postura dei muscoli scheletrici.

Le vie afferenti, che portano gli stimoli rilevati dai diversi recettori sensoriali alla corteccia cerebrale (gli stimoli provenienti dagli organi di senso hanno vie proprie, attraverso i nervi cranici, Tabella 6.8), avvengono "a tappe" e di solito includono tre neuroni: il neurone sensitivo dei gangli spinali (neurone di primo ordine), un secondo neurone situato o nelle corna posteriori del midollo spinale o in un nucleo del midollo allungato (neurone di secondo ordine) e un terzo neurone situato nel talamo (neurone di terzo ordine) (Fig. 6.54).

Le sensazioni generate dalla parte destra del corpo, ad eccezione di quelle raccolte dai nervi cranici (tranne il nervo ottico, Fig. 6.69) vengono trasmesse all'emisfero sinistro del cervello, quelle raccolte nella parte sinistra, all'emisfero destro, perché le vie afferenti in punti diversi del loro percorso a seconda della via considerata si "incrociano" (si verifica una *decussazione* delle vie: Fig. 6.54).

Il cervelletto, che svolge un ruolo importante nel fine coordinamento dei movimenti, riceve segnali propriocettivi incoscienti direttamente dal midollo spinale, attraverso una via formata da due soli neuroni (Fig. 6.55).

Le vie motrici sono in generale costituite da due neuroni: un neurone motore della corteccia cerebrale ed un secondo neurone sito in un nucleo del mesencefalo o del midollo allungato (nel caso dei nervi cranici) o nelle corna anteriori del midollo spinale (nel caso dei nervi spinali). Le principali vie motrici, che portano gli impulsi nervosi dalla corteccia cerebrale ai muscoli volontari, sono rappresentate dalle *vie piramidali* (così chiamate perché corrono nelle piramidi del midollo allungato): gli assoni che le costituiscono originano dall'area motoria primaria (Fig. 6.56); alcuni di essi terminano sui neuroni motori dei nuclei del mesencefalo e del midollo allungato da cui hanno origine i nervi cranici; il resto percorre le piramidi del midollo allungato e per la maggior parte passa a questo livello dal lato destro al lato sinistro (a livello della decussazione delle piramidi). Altre fibre motrici, al di fuori delle vie piramidali, costituiscono le *vie extrapiramidali*, che si incrociano nel midollo spinale al livello in cui terminano; provengono da nuclei del mesencefalo e del midollo allungato e stabiliscono sinapsi con i neuroni motori delle corna anteriori del midollo spinale. Anche nel caso delle vie efferenti, quindi, la parte destra dell'encefalo controlla la parte sinistra del corpo e viceversa. In generale, il sistema piramidale è prevalentemente coinvolto nel controllo dei movimenti precisi di piccoli gruppi di muscoli, mentre il sistema extrapiramidale controlla molti gruppi muscolari implicati nel mantenimento dell'equilibrio e della postura.



□ **Figura 6.56** *Rappresentazione schematica del percorso delle vie piramidali, che costituiscono le principali vie efferenti, che controllano la motilità di muscoli scheletrici.*

questi processi avvengono in modo automatico (senza preventiva programmazione a livello cosciente) e coinvolgono nuclei del tronco encefalico che inviano stimoli ai neuroni motori coinvolti attraverso le vie extrapiramidali.

■ IL LINGUAGGIO

Il **linguaggio** è l'insieme dei simboli (lettere, parole, suoni) attraverso i quali codifichiamo e comunichiamo pensieri e idee. Nel cervello umano sono presenti due aree associative (di solito prevalenti nell'emisfero sinistro) deputate al linguaggio: l'*area di Wernicke* (a cavallo tra i lobi temporale e parietale), responsabile della comprensione del linguaggio, e l'*area di Broca* (nel lobo frontale, Fig. 6.52), responsabile della produzione del linguaggio (capacità di parlare e di scrivere).

Lesioni di queste aree causano la situazione patologica nota come *afasia* (incapacità di utilizzare il linguaggio): quando è colpita l'area di Wernicke si osserva una *afasia ricettiva*, con difficoltà a comprendere il linguaggio sia parlato che scritto; quando invece è colpita l'area di Broca, si osserva *afasia espressiva*: le persone colpite comprendono il linguaggio e sanno che cosa vogliono dire, ma non riescono a parlare e a scrivere correttamente.

■ IL CICLO SONNO-VEGLIA

Il **sonno** è un fenomeno, caratteristico dei mammiferi, che consiste in una o più fasi di diminuita attività motoria e percettiva che si verificano periodicamente nelle 24 ore. Esso si accompagna a modificazioni nell'attività elettrica del cervello rilevabili attraverso l'elettroencefalogramma. Da questo punto di vista si distinguono due tipi di sonno: il *sonno a onde lente*, più profondo, e il *sonno REM* (acronimo di *Rapid Eye Movement*, in quanto sono presenti rapidi movimenti degli occhi) durante il quale è più frequente il risveglio spontaneo. Durante il sonno notturno i due tipi di sonno si alternano, ma, col passare delle ore, le fasi di sonno a onde lente divengono più brevi e meno profonde. Sebbene i meccanismi che inducono il sonno o mantengono lo stato di veglia non siano completamente noti, sono state identificate zone dell'encefalo coinvolte in questi processi: il mantenimento dello stato di veglia richiede l'intervento di *nuclei del tronco encefalico* i cui impulsi, facendo tappa nel *talamo* e nell'*ipotalamo*, raggiungono la *corteccia*, mentre l'induzione del sonno a onde lente coinvolge il *telencefalo* e quella del sonno REM ha origine nell'attività del *ponte*.

■ LE EMOZIONI

Le **emozioni** e gli impulsi che guidano le nostre azioni (*motivazioni*) sono di solito attivati da ricordi o da impulsi sensoriali (che utilizzano quindi le varie vie afferenti che dagli organi di senso portano all'encefalo) giungendo alle diverse *aree sensoriali* della corteccia e da queste alle *aree sensoriali associative*. Di qui gli stimoli sono trasmessi al *sistema limbico* e all'*ipotalamo* dove sono elaborati e dai quali partono gli stimoli che da un lato ritornano alle aree associative generando le *percezioni* emotive e dall'altro, raggiungendo i vari centri dell'ipotalamo e del tronco encefalico, causano *risposte vegetative*, cambiamenti ormonali e risposte motorie.