

Il sistema somatosensoriale

La sensibilità somatica ha origine da recettori distribuiti nella pelle, nei muscoli e nelle articolazioni, negli organi interni. A differenza dei recettori del sistema visivo ed acustico, che trasducono un solo tipo di energia (luminosa i fotorecettori retinici, meccanica le cellule ciliate dell' orecchio interno) i recettori della sensibilità somatica sono suddivisibili in **meccanorecettori**, **termorecettori** e **chemorecettori**, a seconda del tipo di energia dello stimolo da essi trasdotta in segnale nervoso.

Distinguiamo quindi all' interno della **sensibilità somatica** **modalità diverse** (ricordiamo che per modalità si intende una classe di stimoli sensoriali, caratterizzati dal tipo di energia dello stimolo e dal tipo di recettore che li trasduce) mentre, ovviamente, all' interno del sistema visivo e del sistema acustico viene elaborata informazione soltanto relativa ad una modalità, visiva ed uditiva, rispettivamente.

Il sistema somatosensoriale, che comprende i recettori della sensibilità somatica, le loro vie centrali e le aree corticali di proiezione, comprende **quattro modalità**:

tattile: tipo di energia dello stimolo meccanica, tipo di recettori meccanorecettori cutanei

propriocettiva: tipo di energia dello stimolo meccanica, tipo di recettori meccanorecettori muscolari, tendinei e articolari

termica: tipo di energia dello stimolo termica, tipo di recettori termorecettori cutanei del caldo e del freddo

nocicettiva: tipo di energia dello stimolo meccanica, termica, chimica, tipo di recettori meccanorecettori, recettori termo-meccanici e recettori polimodali cutanei.

SISTEMA SOMATOSENSORIALE

La percezione somatosensoriale è l'insieme di varietipi di sensi diversi responsabili di



- Rilevare danni ai tessuti del corpo (**dolore**)
- Determinare la posizione delle parti del corpo (**propriocezione**, dovuta anche al sistema vestibolare) e determinare dove e come si stanno muovendo I muscoli (**cinestesia**)
- Rilevare I cambiamenti di **temperatura**
- Rilevare le deformazioni, le vibrazioni a bassa e alta frequenza e la pressione sostenuta sulla pelle (**tatto**).
- Manipolazione attiva di oggetti (**percezione aptica**)
- Afferrare con presa adeguata **grasp**



Ognuna di queste modalità è mediata da un sistema specifico di recettori e di vie centrali.

Tuttavia, indipendentemente dalla modalità, la sensibilità somatica del tronco e degli arti è convogliata dalla stessa classe di neuroni sensoriali: **le cellule dei gangli delle radici dorsali.**

Ogni cellula dei gangli delle radici dorsali risponde selettivamente ad un tipo di stimoli e trasporta quindi informazione su una sola modalità grazie alla specializzazione morfologica e molecolare del suo terminale periferico.

L'informazione somatosensoriale dalle strutture craniche (viso, labbra, cavità orale, congiuntiva) è trasportata dai neuroni del V nervo cranico, il trigemino. I neuroni sensoriali del trigemino sono omologhi alle cellule dei gangli delle radici dorsali sia dal punto di vista funzionale che morfologico.

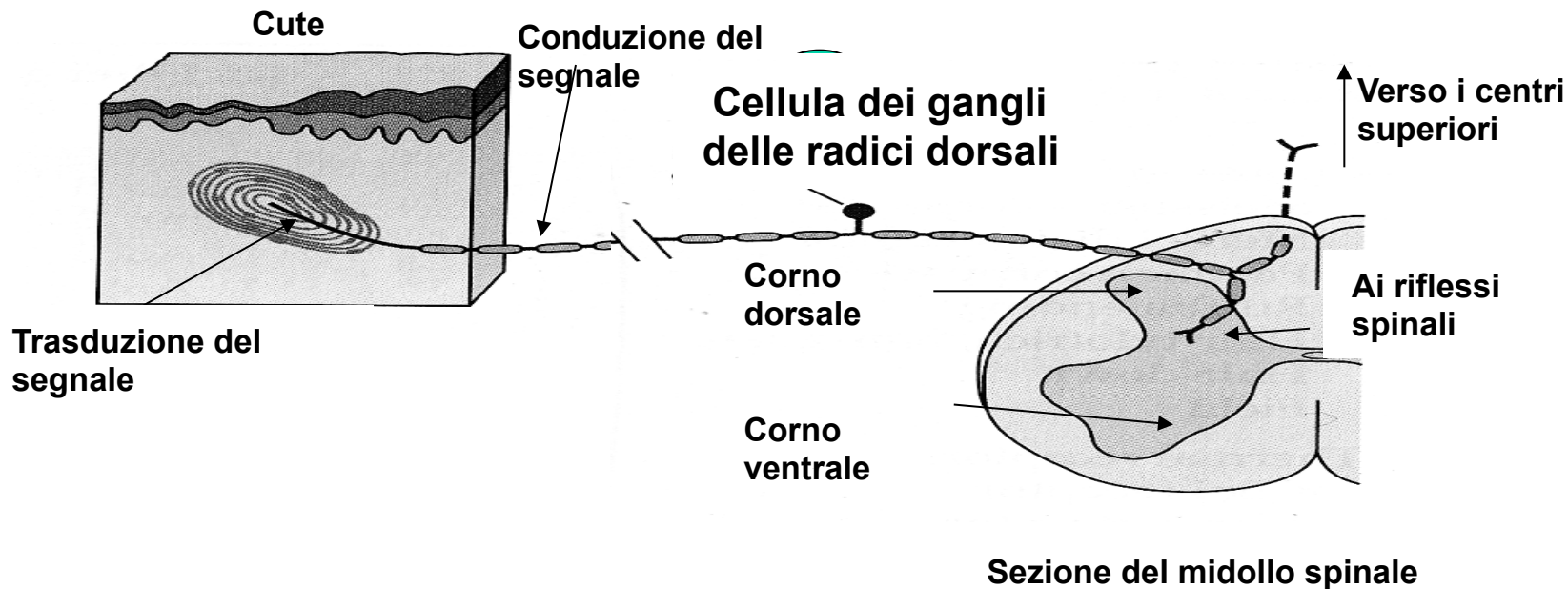


Fig. 1. Schema di un neurone dei gangli delle radici dorsali. Il suo terminale periferico è specializzato per la trasduzione del segnale (qui è mostrato il terminale di un meccanorecettore, il corpuscolo del Pacini); il suo terminale centrale conduce i potenziali d'azione verso i successivi bersagli sinaptici.

I terminali periferici dei neuroni dei gangli delle radici dorsali sono di due tipi: terminazioni nervose nude o terminazioni nervose incapsulate.

Neuroni dei gangli delle radici dorsali con **terminali incapsulati** mediano la **modalità del tatto e della propriocizione**.

Essi sono tutti meccanorecettori, hanno fibre afferenti di diametro grande e ben mielinizzate e conducono i potenziali d'azione a velocità elevata.

Neuroni con **terminali nudi** mediano sensazioni **termiche e dolorifiche** ed hanno fibre afferenti più sottili, poco mielinizzate o non mielinizzate e conducono i potenziali d'azione più lentamente.

I recettori tattili sono **meccanorecettori**.

Lo stimolo che li eccita è una pressione esercitata sulla pelle. Tale pressione indenta la pelle e deforma meccanicamente il terminale periferico dei recettori tattili, che possiede numerosi **canali ionici a controllo meccanico**.

La deformazione del terminale determina l'apertura di tali canali ionici e quindi la depolarizzazione del terminale stesso (potenziale di recettore).

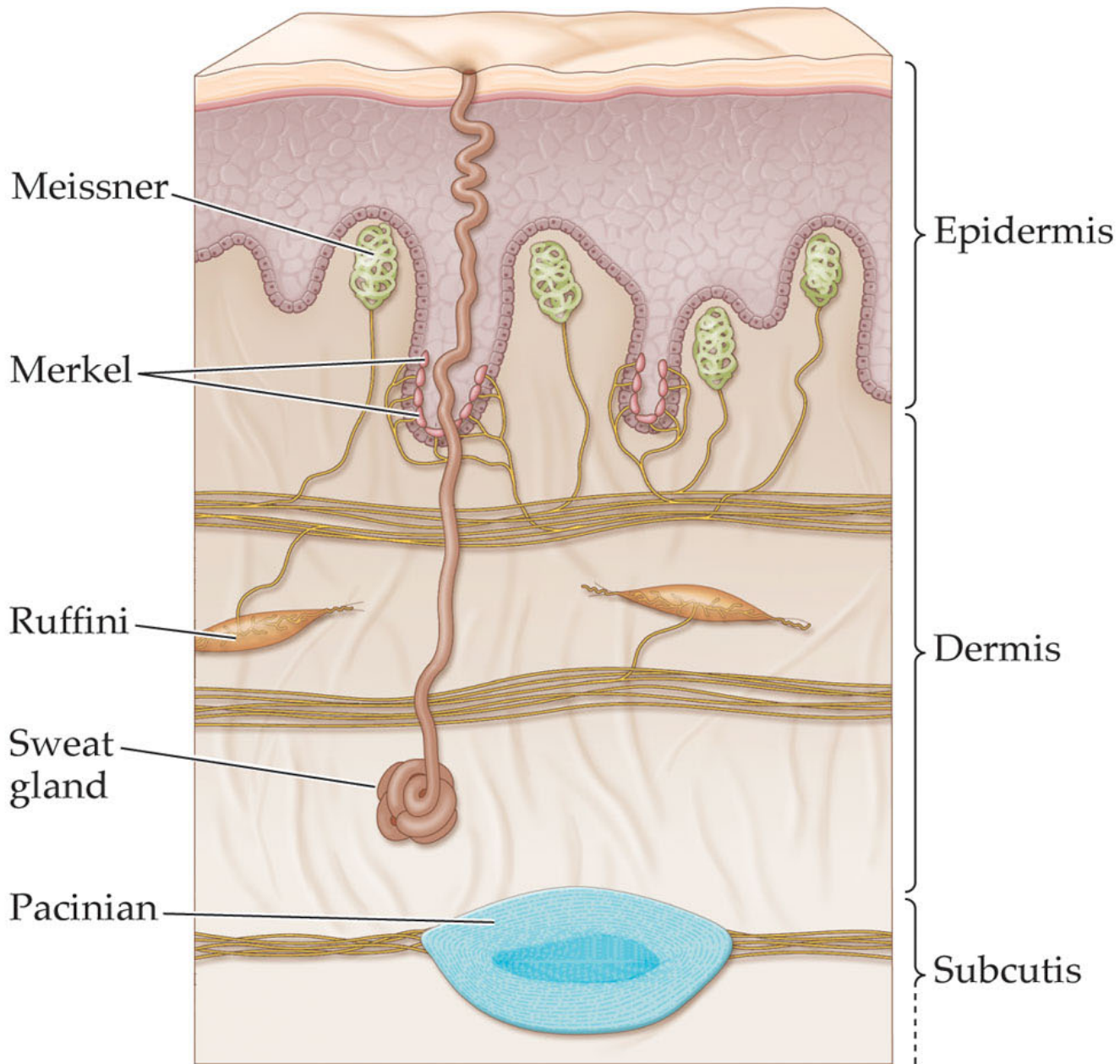
Anche se la sensibilità alla deformazione meccanica è una caratteristica della membrana del terminale nervoso, il tipo di risposta che viene data alla deformazione dipende dalla capsula che riveste tale terminale.

Sono stati identificati quattro tipi di meccanorecettori tattili nella pelle glabra (priva di peli).

Due tipi di recettore sono collocati negli strati **superficiali** della pelle, **il recettore di Merkel ed il recettore di Meissner**, e due nel **tessuto sottocutaneo**, i recettori del **Pacini** ed i recettori del **Ruffini**.

I recettori superficiali sono sensibili alla deformazione delle creste in cui si trovano, (le creste sono formate da ripiegature dell'epidermide, e sono ricche di meccanorecettori).

I recettori profondi sono sensibili alla deformazione di una larga zona di cute, che si estende al di là delle creste sovrastanti.



Una seconda distinzione fra questi quattro tipi di recettori viene dalle proprietà della loro risposta a stimoli mantenuti costanti nel tempo.

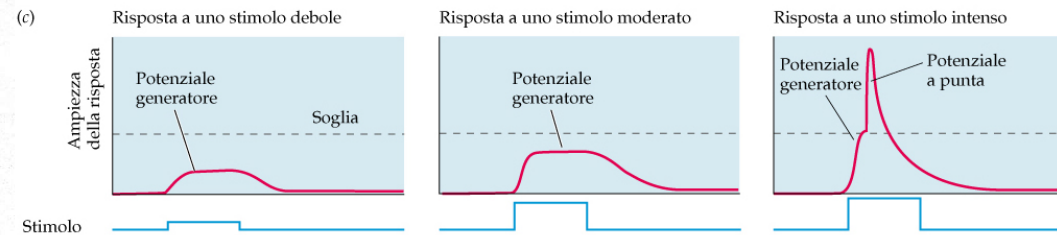
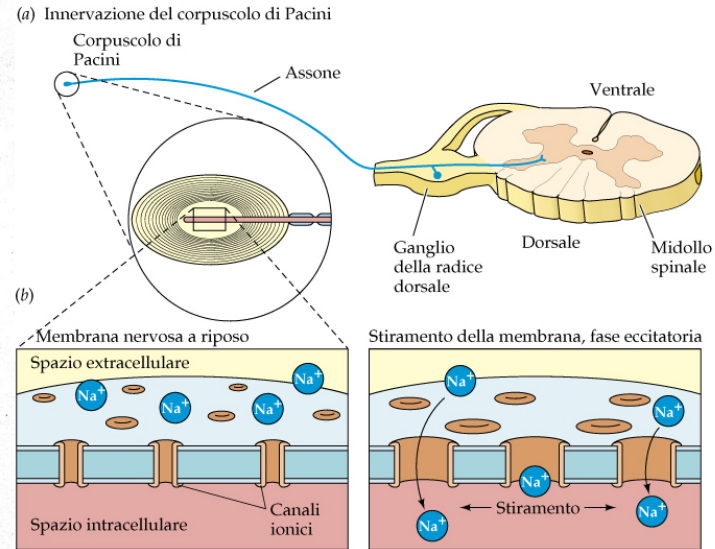
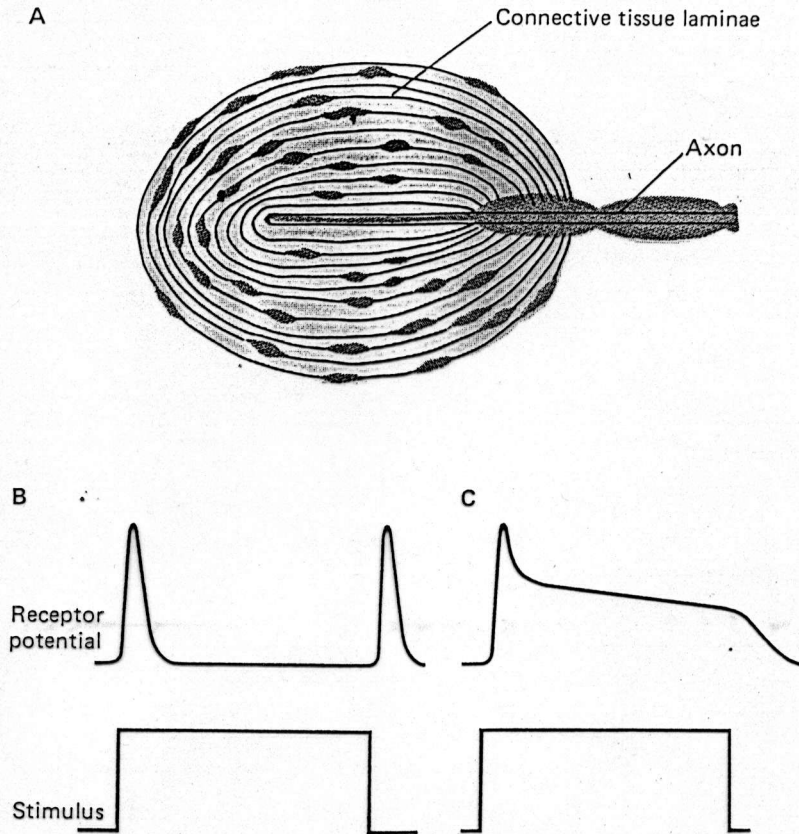
I recettori di Meissner ed i recettori del Pacini sono a rapido adattamento, cessano cioè rapidamente di rispondere ad uno stimolo costante.

I recettori di Merkel e del Ruffini sono invece a lento adattamento.

Nella cute con peli i principali meccanorecettori a rapido adattamento sono i recettori dei bulbi piliferi, sensibili allo spostamento del pelo che emerge dal bulbo.

SISTEMA SOMATOSENSORIALE

Corpuscoli del Pacini



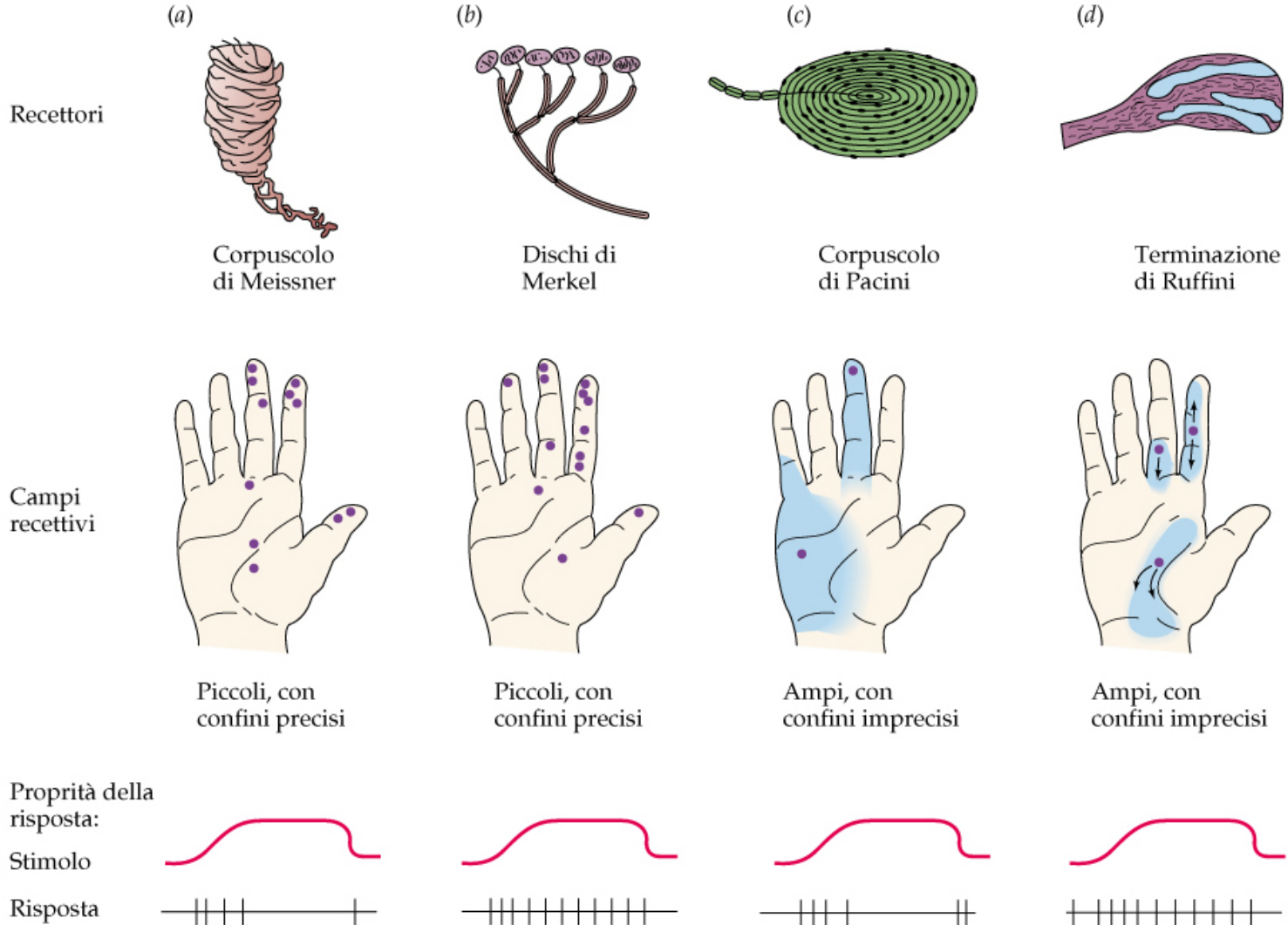
23-5 The Pacinian corpuscle is a rapidly adapting receptor in the skin that is sensitive to vibration. **A.** A cross section of this receptor reveals concentric layers of connective tissue surrounding the sensory nerve terminal. **B.** An intact Pacinian corpuscle responds with a receptor potential only to the onset and offset of a mechanical stimulus. **C.** If the connective tissue laminae are removed, the receptor responds to the same mechanical stimulus in a slowly adapting manner. (Adapted from Lowenstein and Mendelson, 1965).

TABLE 12.1 Response characteristics of the four mechanoreceptor populations

ADAPTATION RATE	SIZE OF RECEPTIVE FIELD	
	SMALL	LARGE
Fast	FA I (Meissner)	FA II (Pacinian)
Slow	SA I (Merkel)	SA II (Ruffini)

FA I = fast-adapting type I, FA II = fast-adapting type II, SA I = slow-adapting type I, and SA II = slow-adapting type II. The receptor ending associated with each type is shown in parentheses.

SISTEMA SOMATOSENSORIALE



Definiamo **campo recettivo** di un neurone dei gangli delle radici dorsali la zona di cute la cui stimolazione con una lieve pressione evoca la risposta del neurone.

I campi recettivi dei recettori tattili sono di forma approssimativamente circolare: una pressione applicata al loro interno evoca una depolarizzazione del neurone, tanto più grande quanto più il punto in cui si applica la pressione è direttamente sovrastante alla locazione del recettore.

I campi recettivi dei neuroni che innervano gli strati superficiali sono più piccoli di quelli dei neuroni degli strati profondi. La densità dei recettori superficiali varia con la mappa corporea: sono più densi sulla punta delle dita e delle labbra e meno densi in altre zone.

Anche le dimensioni dei campi recettivi varia con la posizione del recettore sulla mappa corporea.

Ad esempio, sulla punta delle dita, i campi recettivi dei corpuscoli di Meissner hanno un diametro di circa 2 mm, mentre sul palmo della mano siamo già a 10 mm.

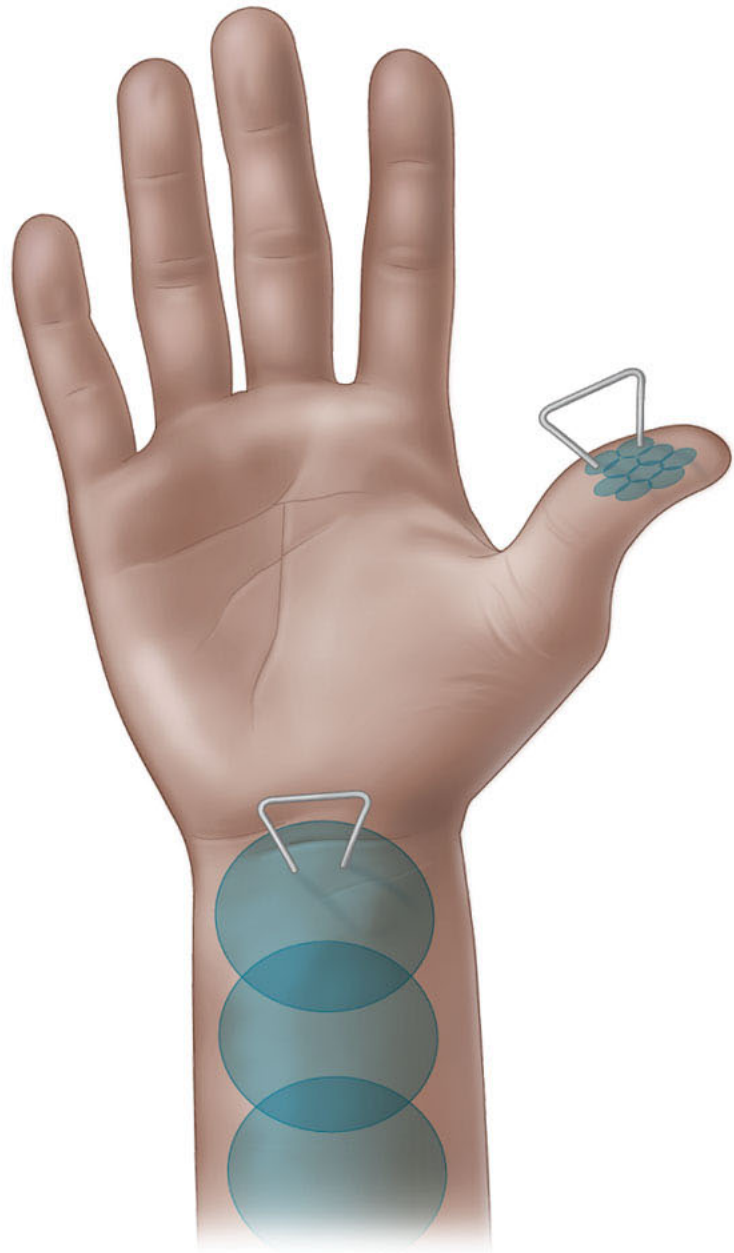
Ad un' alta densità recettoriale fa da riscontro un' alta densità di innervazione.

Le zone cutanee con la più alta densità di innervazione sono costituite dalla punta delle dita, che possiede fino a 300 fibre afferenti tattili per cm^2

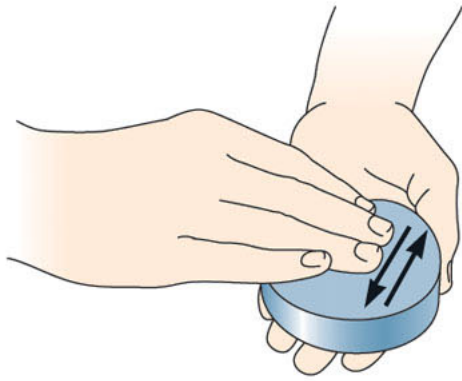
Come per la densità dei coni nella fovea per quanto riguarda la discriminazione spaziale visiva (acuità visiva), l'alta densità dei recettori tattili è responsabile della alta acuità tattile della punta delle dita.

La fine capacità di discriminazione spaziale che noi abbiamo attraverso la punta delle dita, basata sulla piccolezza dei locali campi recettivi, ci consente di discriminare la rugosità delle superfici e ci consente di leggere il Braille.

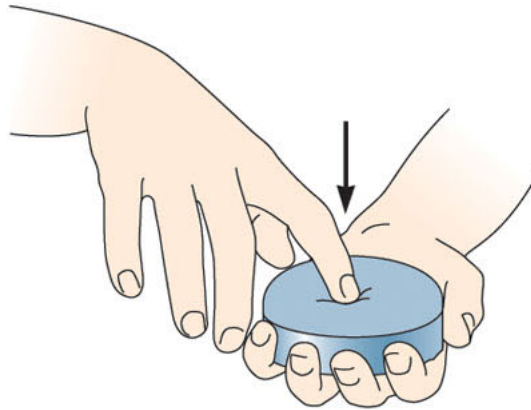
In base a quanto detto sopra, non sorprende che l'acuità tattile vari grandemente nei diversi distretti cutanei. Valutando, per ogni zona cutanea, la minima distanza fra due punti in rilievo che sono ancora percepiti come distinti, tale distanza è di circa 2 mm sulla punta delle dita (massimo potere risolutivo), circa 4 mm sulle labbra, 10 mm sul palmo della mano, più di 40 mm sulla cute della coscia e del polpaccio.



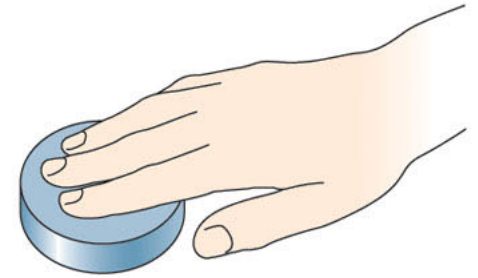
Durante l' esplorazione attiva degli oggetti (**vedi**), è l' attività integrata di popolazioni di recettori tattili che ci consente di estrarre le proprietà tattili degli oggetti e di coordinare la loro manipolazione.



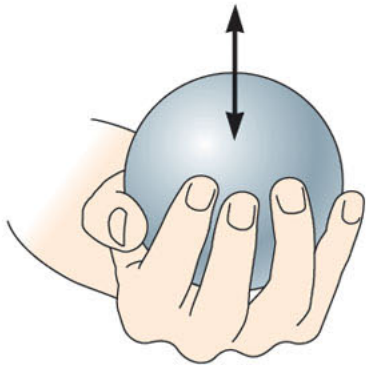
Lateral motion:
texture



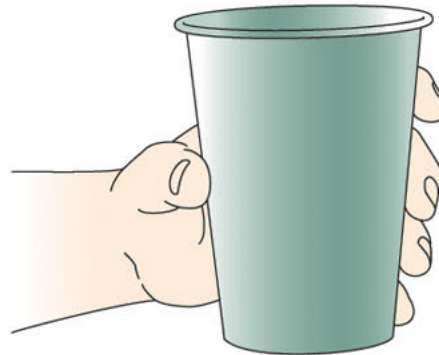
Pressure:
hardness



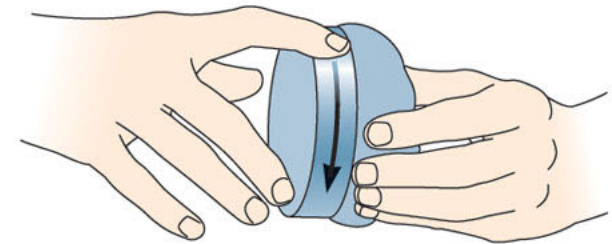
Static contact:
temperature



Unsupported
holding: weight



Enclosure: global
shape, volume



Contour following: global
shape, exact shape

SA 1 Cellule di Merkel

Feature di massima sensibilità: Pressione sostenuta, frequenza molto bassa (.4-3 Hz)

Funzione primaria: Percezione della texture e della forma

Canale utilizzato per la lettura del Braille o per conoscere la posizione e l'orientamento della testa di una vite che non possiamo vedere

FA 1 Corpuscoli di Meissner

Feature di massima sensibilità: Cambiamenti temporali nella deformazione della pelle (3-40 Hz)

Funzione primaria: Percezione delle vibrazioni a bassa frequenza

Canale utilizzato per correggere per esempio la presa di una tazzina di caffè che sta scivolando dalle dita perché risulta essere più pesa del previsto

FA 2 (Corpuscoli di Pacini)

Feature di massima sensibilità: Cambiamenti temporali nella deformazione della pelle (40 >500 Hz)

Funzione primaria: Percezione delle vibrazioni ad alta frequenza

Canale utilizzato ogni qual volta un oggetto viene per la prima volta in contatto con la pelle (mosca noiosissima) o per regolare l'utilizzo di un oggetto che stiamo tenendo e che fa contatto con un'altra superficie (tipo la penna con il foglio del quaderno)

SA 2 (Terminazioni di Ruffini)

Feature di massima sensibilità: Pressione sostenuta (verso il basso), stiramento della pelle, scivolamento sulla pelle. Bassa sensibilità alle vibrazioni su un'ampia gamma di frequenza (100-500 Hz)

Funzione primaria: Posizione delle dita e presa stabile

Canale utilizzato per la funzione di presa (grasping). Per esempio se si deve prendere una tazza di caffè questi recettori ci aiutano a sapere quando le nostre dita si sono posizionate correttamente per la presa

E' interessante menzionare che nel percepire i locali movimenti di un oggetto sulla punta delle dita il codice usato potrebbe essere non la frequenza di scarica dei recettori tattili ma l' arrivo del primo potenziale d' azione elicitato in un insieme di recettori tattili.

Registrazioni da singole unità dal nervo ulnare dell' uomo hanno infatti mostrato che la sequenza con cui fibre afferenti diverse scaricano forniscono informazioni affidabili sulla direzione della forza applicata sulla punta delle dita e sulla forma dell' oggetto che la applica, le forniscono più velocemente che se venisse usato un codice di frequenza e le forniscono abbastanza velocemente da rendere conto dell' uso che delle informazioni tattili facciamo nella naturale manipolazione degli oggetti

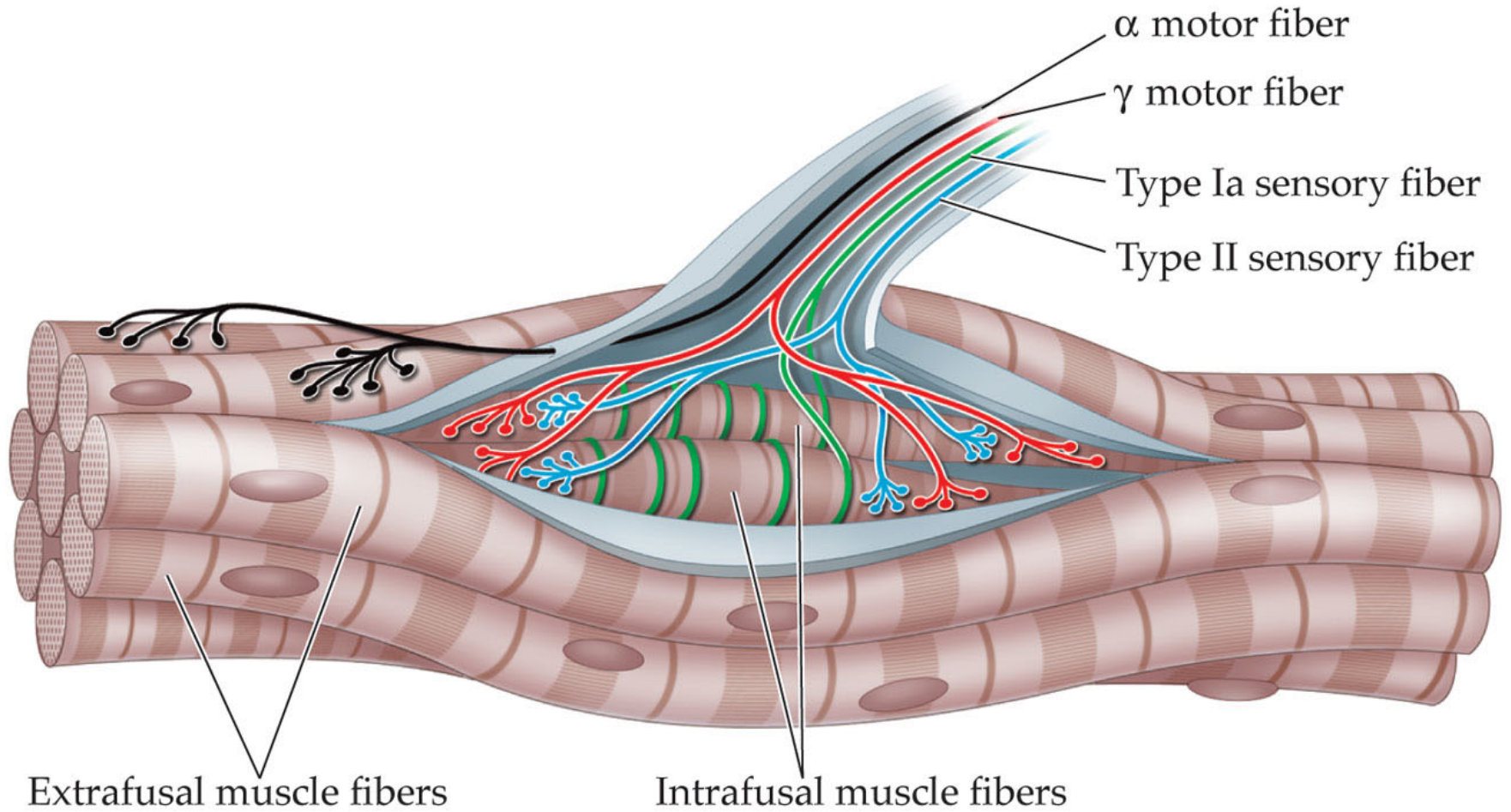
Propriorecettori

La propiocezione è il senso della posizione e dei movimenti dei propri arti e del proprio corpo. Quest'ultima è nota anche come cinestesia. Queste informazioni sono essenziali per il controllo dei movimenti e della postura ma sono anche parte essenziale della percezione del nostro corpo. Ci sono tre tipi di meccanorecettori con funzione propriocettive nei muscoli e nelle articolazioni:

i propriorecettori dei fusi neuromuscolari (vedi), che si avvolgono intorno a fibre muscolari specializzate all'interno di una struttura chiamata fuso neuromuscolare e collocata all'interno del muscolo. Tali recettori segnalano la lunghezza del muscolo.

I recettori tendinei del Golgi, che si collocano all'interno dei tendini e segnalano la tensione esercitata sul tendine a un gruppo di fibre muscolari.

I recettori articolari, collocati nelle capsule articolari, segnalano la flessione o l'estensione dell'articolazione.



Ci sono poi recettori cutanei sensibili allo stiramento della pelle (recettori di Ruffini, ad esempio), che possono dare informazioni posturali. La propriocezione cutanea è particolarmente importante per il controllo dei movimenti delle labbra nell' articolazione del linguaggio.

Per avere una idea delle conseguenze della mancanza degli ingressi propriocettivi sulla nostra percezione una interessante lettura è il libro “Su una gamba sola” ed il capitolo “La disincarnata” da “L' uomo che scambiò sua moglie per un cappello”, di Oliver Sacks

Nocicettori

I nocicettori sono quei recettori che rispondono a stimoli nocivi. Possono rispondere sia direttamente allo stimolo nocivo, come i nocicettori meccanici, o possono rispondere al danno tissutale, essendo sensibili alle sostanze rilasciate dalle cellule del tessuto traumatizzato.

I nocicettori meccanici rispondono a stimoli meccanici intensi e dolorosi; determinano l'insorgenza di una sensazione dolorifica di rapida insorgenza, pungente e ben localizzabile.

I nocicettori termici sono eccitati da temperature eccessivamente elevate (sopra i 45°) o eccessivamente fredde. Entrambi rispondono anche a stimoli meccanici intensi. I nocicettori polimodali rispondono a stimoli meccanici, termici e chimici e producono una sensazione di dolore a lenta insorgenza, urente e diffuso.

Termorecettori

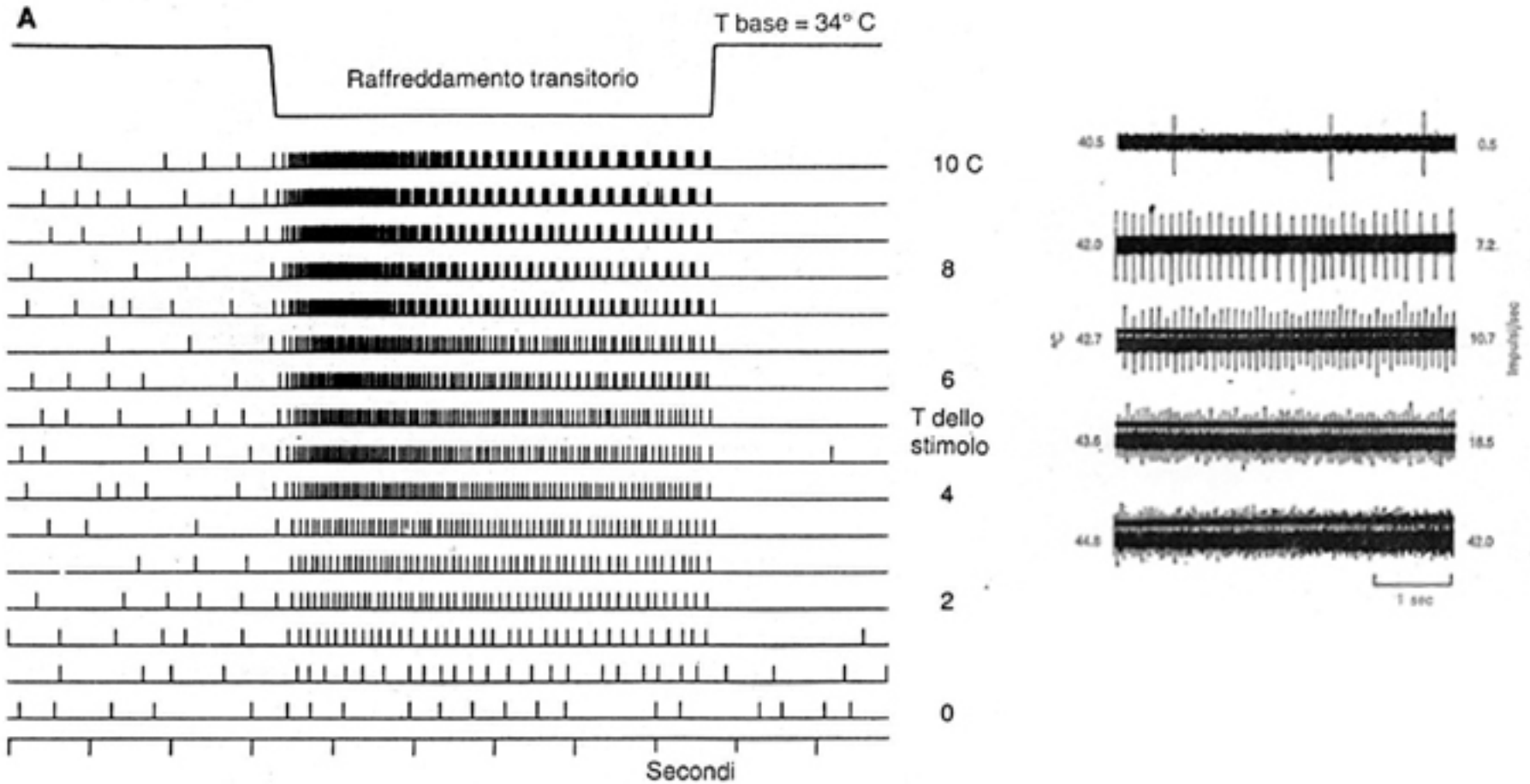
I termorecettori sono suddivisibili in recettori del caldo e del freddo. La loro frequenza di scarica, a temperatura costante, dipende dal valore della temperatura. Essi segnalano la differenza della temperatura di un oggetto o dell'aria rispetto alla temperatura della pelle.

Sono infatti molto sensibili ad un rapido cambiamento della temperatura locale.

Per temperature superiori a 50° i termorecettori del caldo sono silenti; questa temperatura è percepita come dolorosa.

SISTEMA SOMATOSENSORIALE

- Frequenza di scarica proporzionale all'entità della temperatura



FREDDO

CALDO

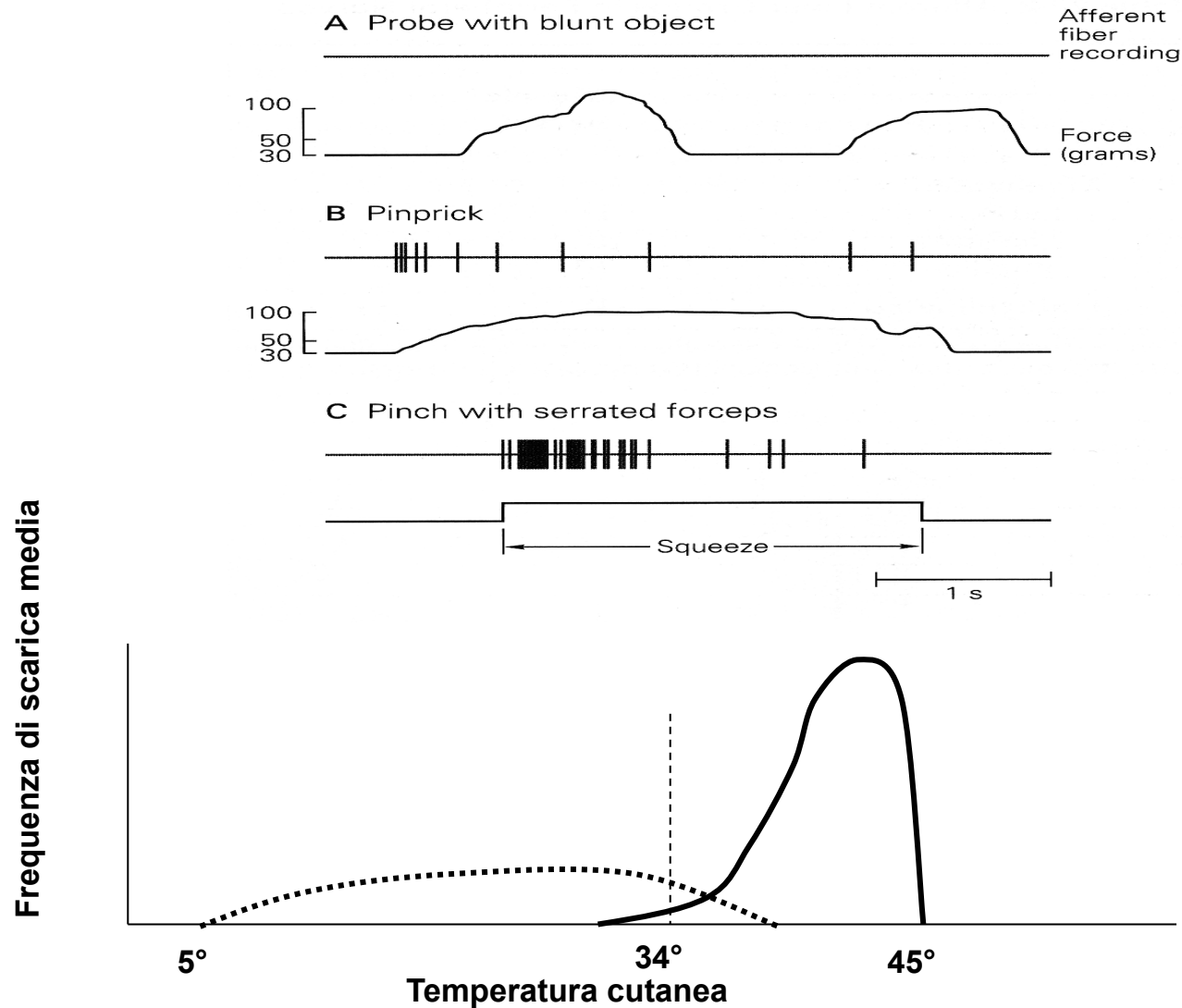


Fig. 3. In alto: esempio delle risposte di un nocicettore meccanico a stimoli pressori esercitati con un oggetto a punta smussa (a), a punta aguzza (b) e ad un pizzicotto con delle pinzette (c) (da Perl 1968). In basso: Attività dei termorecettori in funzione della temperatura cutanea. La linea continua si riferisce ai recettori del caldo, quella tratteggiata a i recettori del freddo. Da Darian Smith 1973

SISTEMA SOMATOSENSORIALE

- Fibre $A\alpha$ mieliniche
 - 80-120 m/sec
 - 13-20m
- Fibre $A\beta$ mieliniche
 - 35-75 m/sec
 - 6-12m
- Fibre $A\delta$ mieliniche
 - 5-30 m/sec
 - 1-5m
- Fibre C non mieliniche
 - 0.5-2 m/sec
 - 0.02-1.5m

Nocicettori

Nocicettori meccanici	$A\delta$
Nocicettori termici e meccano-termici	$A\delta$
	C
Nocicettori polimodali	C

Meccanocettori cutanei e sottocutanei

Corpuscolo di Meissner	$A\beta$
Corpuscolo di Pacini	$A\beta$
Corpuscolo di Ruffini	$A\beta$
Recettore di Merkel	$A\beta$
Recettori annessi a peli robusti	$A\beta$
Recettori annessi a lanugine	$A\delta$

Meccanocettori muscolari e scheletrici

Terminazioni fusali I	$A\alpha$
Terminazioni fusali II	$A\beta$
Organo tendineo del Golgi	$A\beta$
Meccanocettori di capsule articolari	$A\beta$

Recettori termici

Terminazioni libere	$A\delta$
	C

DOLORE

$A\delta$	Dolore puntorio, acuto
$A\delta$	Dolore puntorio, acuto
C	Dolore urente, lento
C	Dolore urente, lento

TATTO

$A\beta$	Tremolio
$A\beta$	Vibrazione
$A\beta$	Infossamento stazionario della cute
$A\beta$	Infossamento stazionario della cute
$A\beta$	Tremolio
$A\delta$	Tremolio

PROPRIOCEZIONE DEGLI ARTI

TEMPERATURA

Le vie somatosensoriali

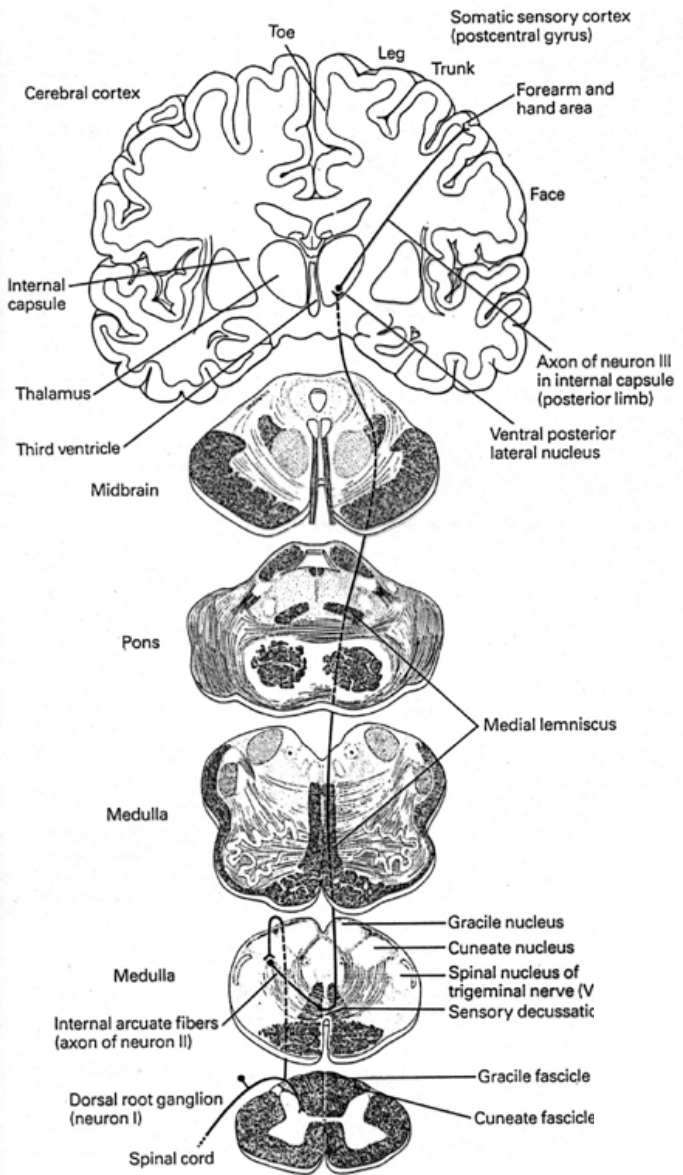
Vi sono due distinti sistemi ascendenti che convogliano informazioni per le diverse modalità somatosensoriali:

il sistema colonne dorsali-lemnisco mediale, che convoglia informazioni per le modalità tattile e propriocettiva (cellule dei gangli delle radici dorsali proiettano ai nuclei gracile e cuneato, che proiettano al talamo, che proietta ad S1; crociatura al bulbo)

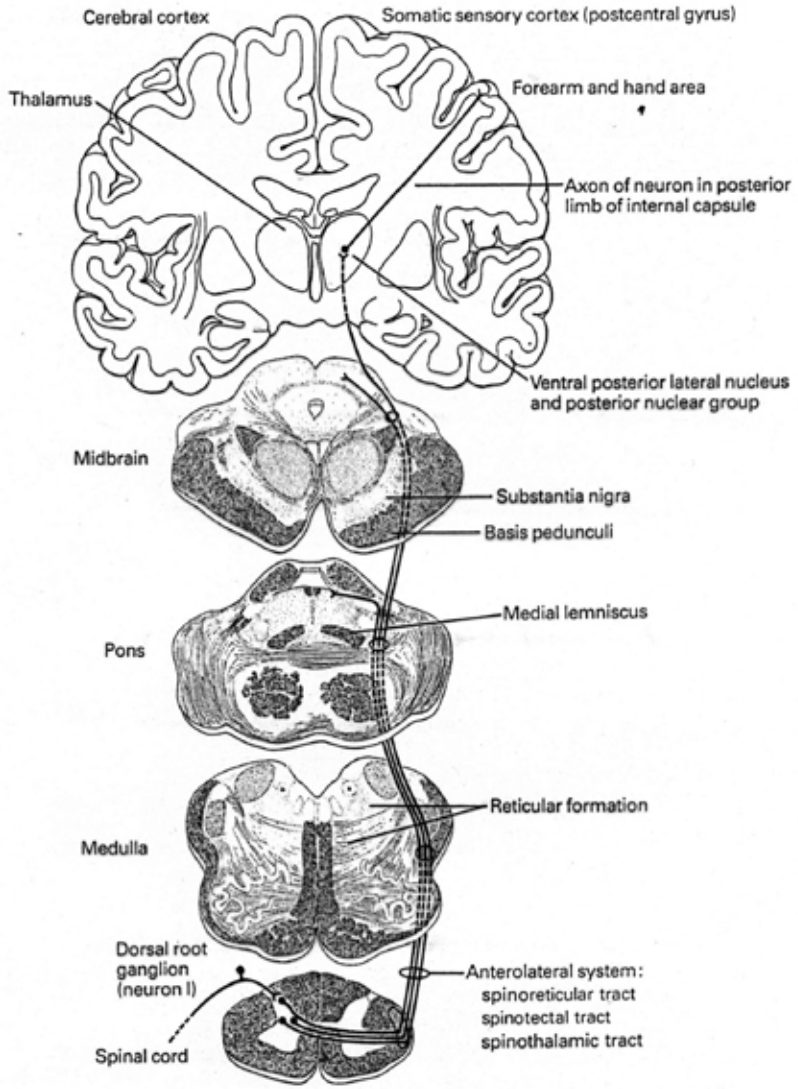
il sistema anterolaterale che convoglia informazioni termiche e nocicettive (cellule dei gangli delle radici dorsali proiettano a interneuroni spinali, che danno origine a vie spino talamiche, spino reticolari, spino tettali; solo le informazioni che, tramite il talamo, giungono alla corteccia, danno origine a sensazioni coscienti).

SISTEMA SOMATOSENSORIALE

SISTEMA DELLE COLONNE DORSALI E DEL LEMNISCO MEDIALE

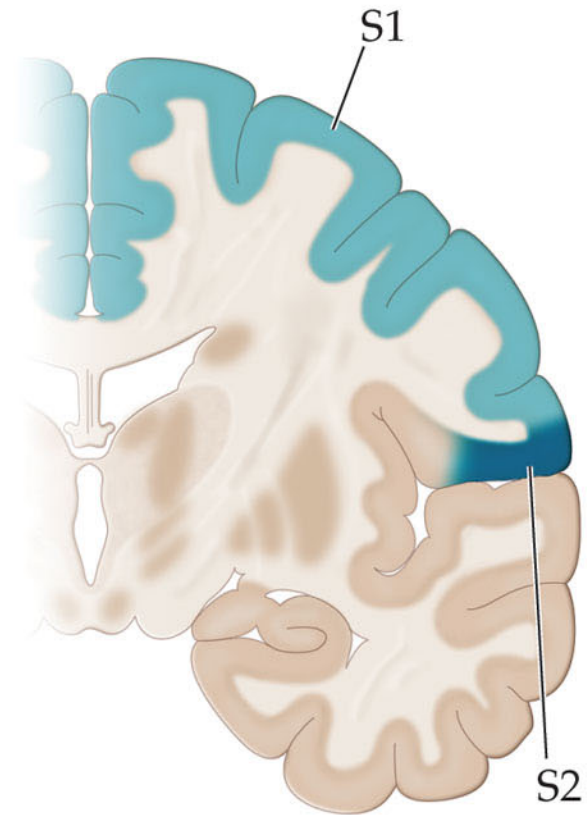
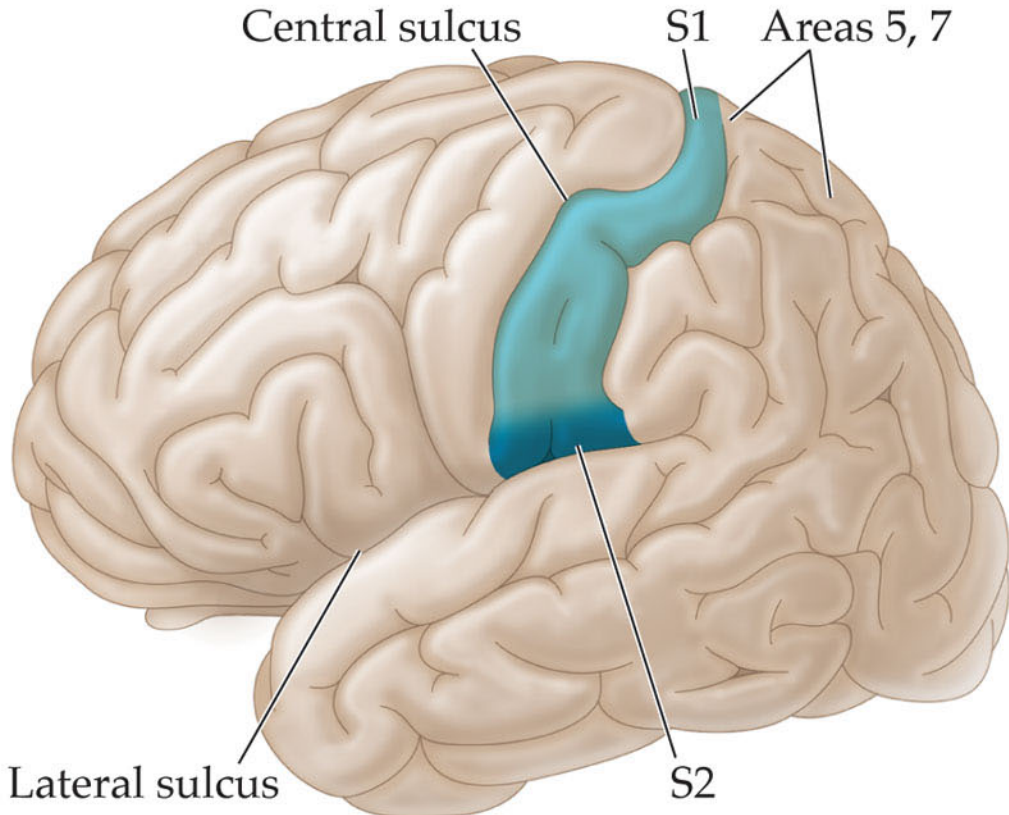


SISTEMA ANTEROLATERALE O SPINOTALAMICO



SISTEMA SOMATOSENSORIALE

Le informazioni somatosensoriali dal talamo raggiungono la corteccia somatosensoriale primaria (S1) nel lobo parietale nel giro post-centrale S1 è connessa principalmente con S2, localizzata sopra il solco laterale, ma anche con altre aree



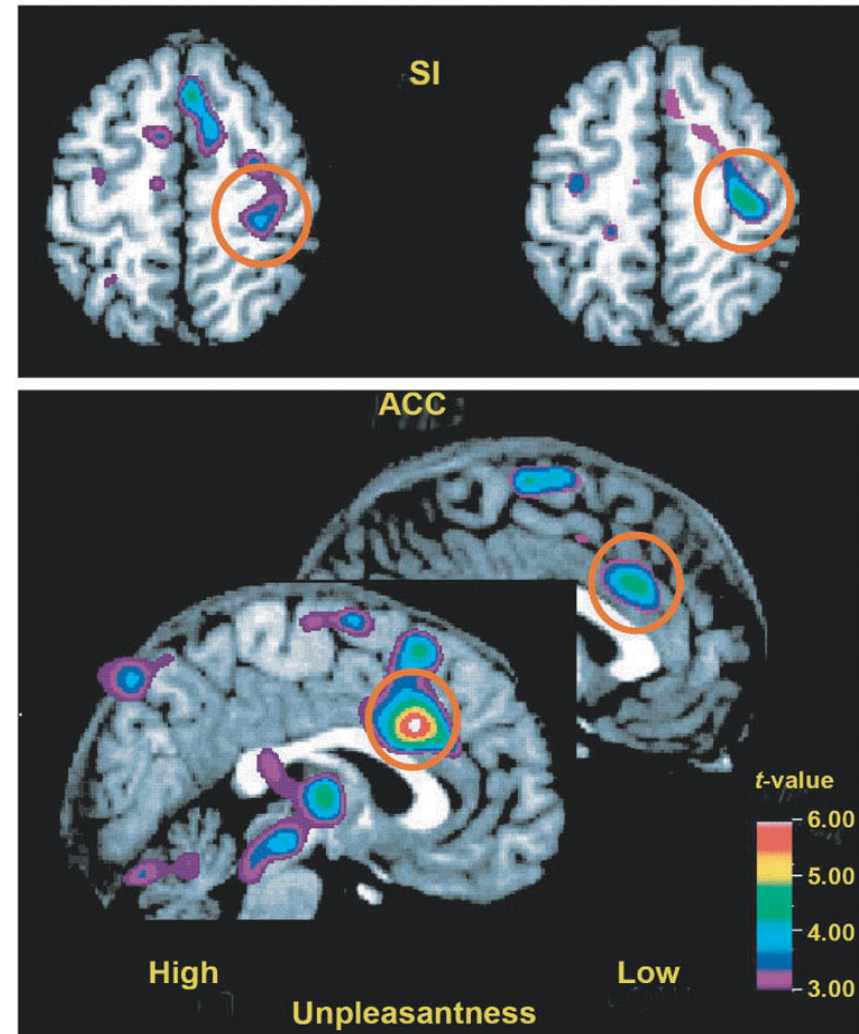
Gli assoni dei neuroni talamici delle modalità tattile e propriocettiva proiettano alla corteccia somatosensoriale primaria (S-I).

Gli assoni dei neuroni talamici della modalità nocicettiva proiettano ad S-I, per la localizzazione ed analisi sensoriale dello stimolo nocivo, ma anche alla corteccia insulare (CI) ed alla corteccia cingolata anteriore (CCA), strutture che fanno parte del cosiddetto “network nocicettivo” e che mediano la componente affettiva dell’ esperienza nocicettiva, ovvero la connotazione negativa e le reazioni emotive ad uno stimolo dolorifico.

E’ molto interessante menzionare che, mentre il percepire dolore attiva sia S-I che CI e CCA, l’ esperienza empatica, ovvero il partecipare al dolore di un altro, attiva soltanto CI e CCA

DOLORE

- S1 e S2 sono responsabili della componente sensoriale
- Altre aree scoperte di recente (Rainville 1997) sono coinvolte negli aspetti cognitivi.
- In questo esperimento le mani di soggetti ipnotizzati venivano immerse in acqua tiepida o molto calda.
- Quando ai soggetti veniva detto che la sensazione stava aumentando o diminuendo, l'attivazione di S1 e S2 non cambiava mentre l'attivazione della corteccia anteriore cingolata era correlata con questa informazione data ai soggetti



La corteccia somatosensoriale

Le fibre talamiche somatosensoriali terminano nella corteccia S-I, suddivisa in 4 aree, la 3a, 3b, 1 e 2. S-I è collocata nel giro post-centrale del lobo parietale. Le aree 1 e 2 ricevono anche un ingresso dalle aree 3a e 3b. Le aree di S-1 proiettano alla corteccia somatosensoriale secondaria, S-II e alla corteccia parietale posteriore (PPC).

S-II proietta, via la corteccia insulare, ad aree del lobo temporale, importanti per la memoria tattile.

La PPC integra l'informazione tattile e quella propriocettiva e riceve anche ingressi visivi. E' quindi importante per il riconoscimento di un oggetto nella sua globalità, che integra informazioni raccolte da' esplorazione manuale (stereognosiche) e visiva.

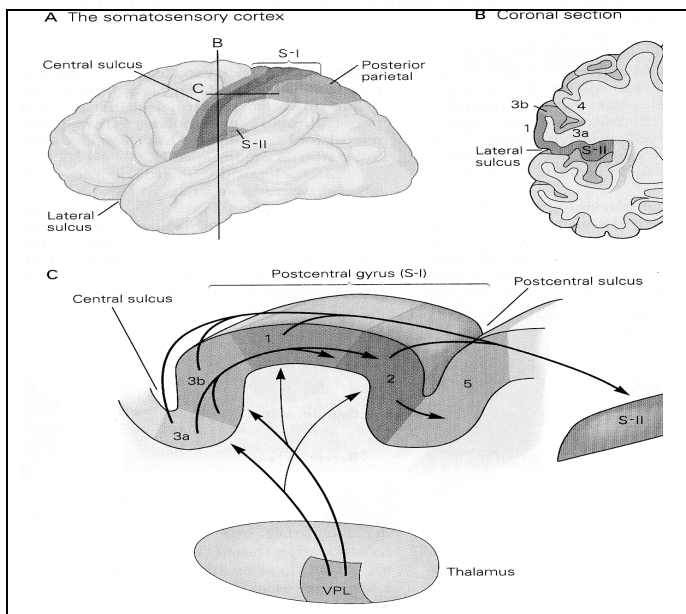
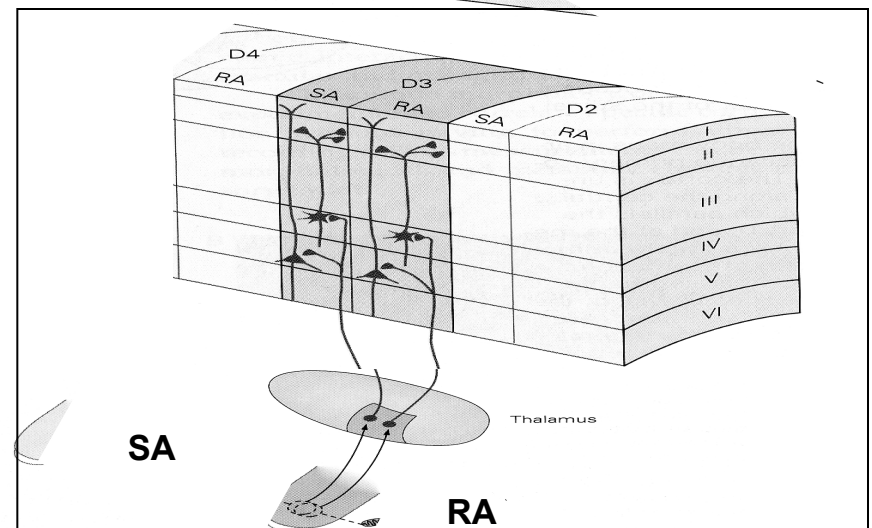


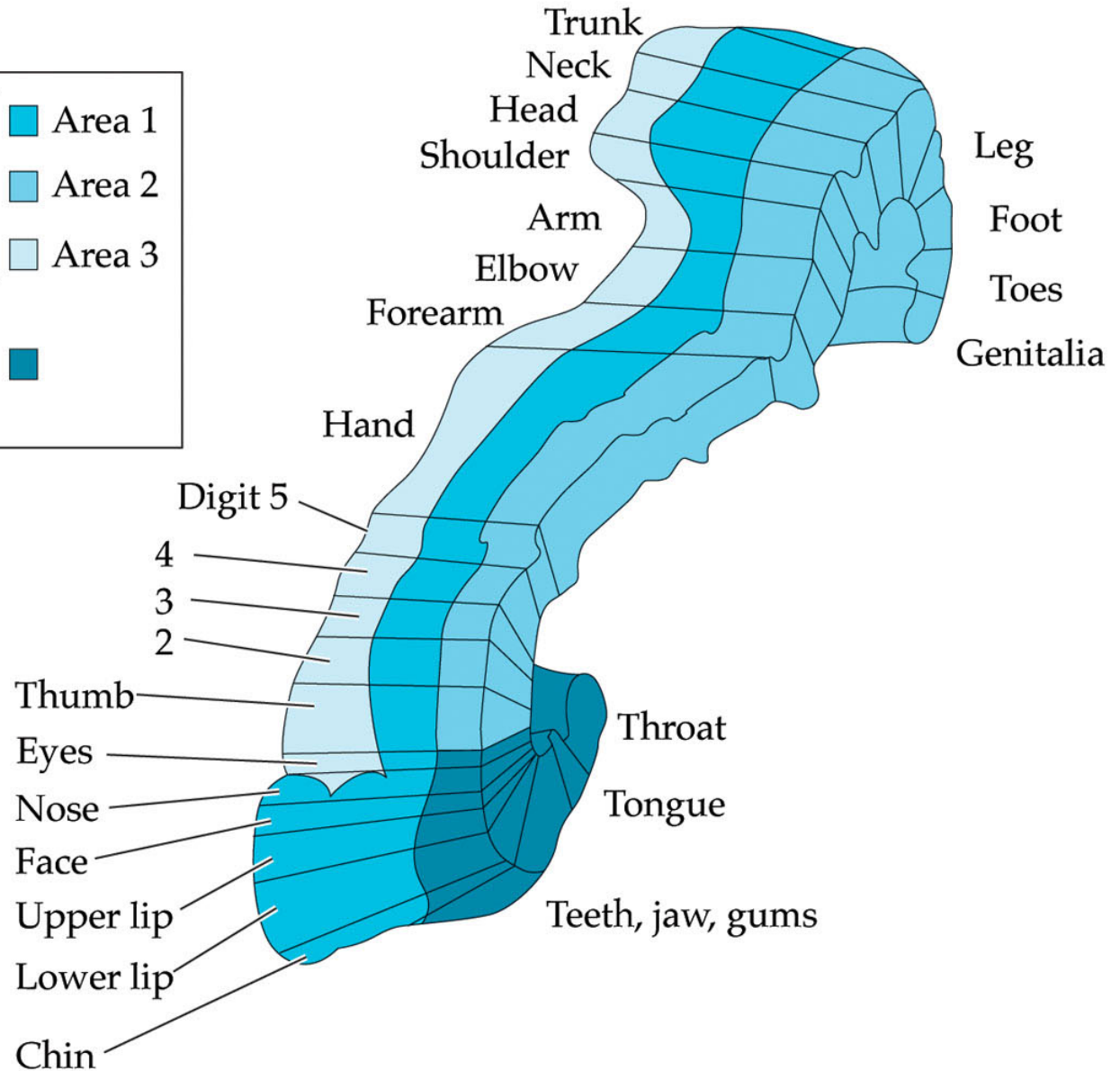
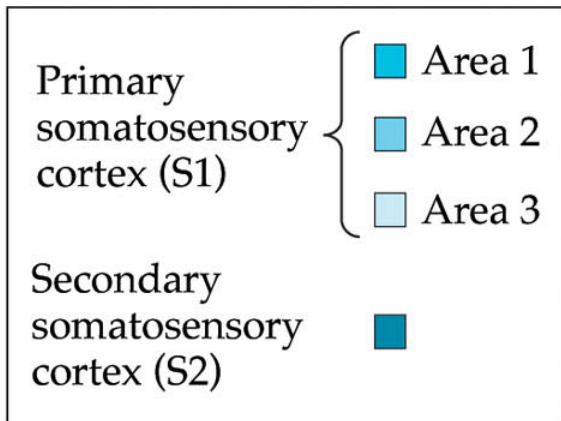
Fig.4a e b. Collocazione delle cortecce somatosensoriali, la primaria (S-I), la secondaria (S-II) e la corteccia parietale posteriore (area 5 e 7) nel lobo parietale. c: S-I è divisa in quattro aree, tutte con ingresso diretto dal talamo (nucleo VentroPosteroLaterale VPL). L' area 1 e l' area 2, in aggiunta all' ingresso dal talamo, ricevono ingressi anche dalle aree 3a e 3b. Sono mostrate anche le proiezioni da S-I alle altre aree somatosensoriali.

3a	Propriocettori muscolari
3b	Recettori cutanei RA e SA
1	Recettori cutanei RA
2	Recettori cutanei (stereognosi) Recettori tessuti profondi

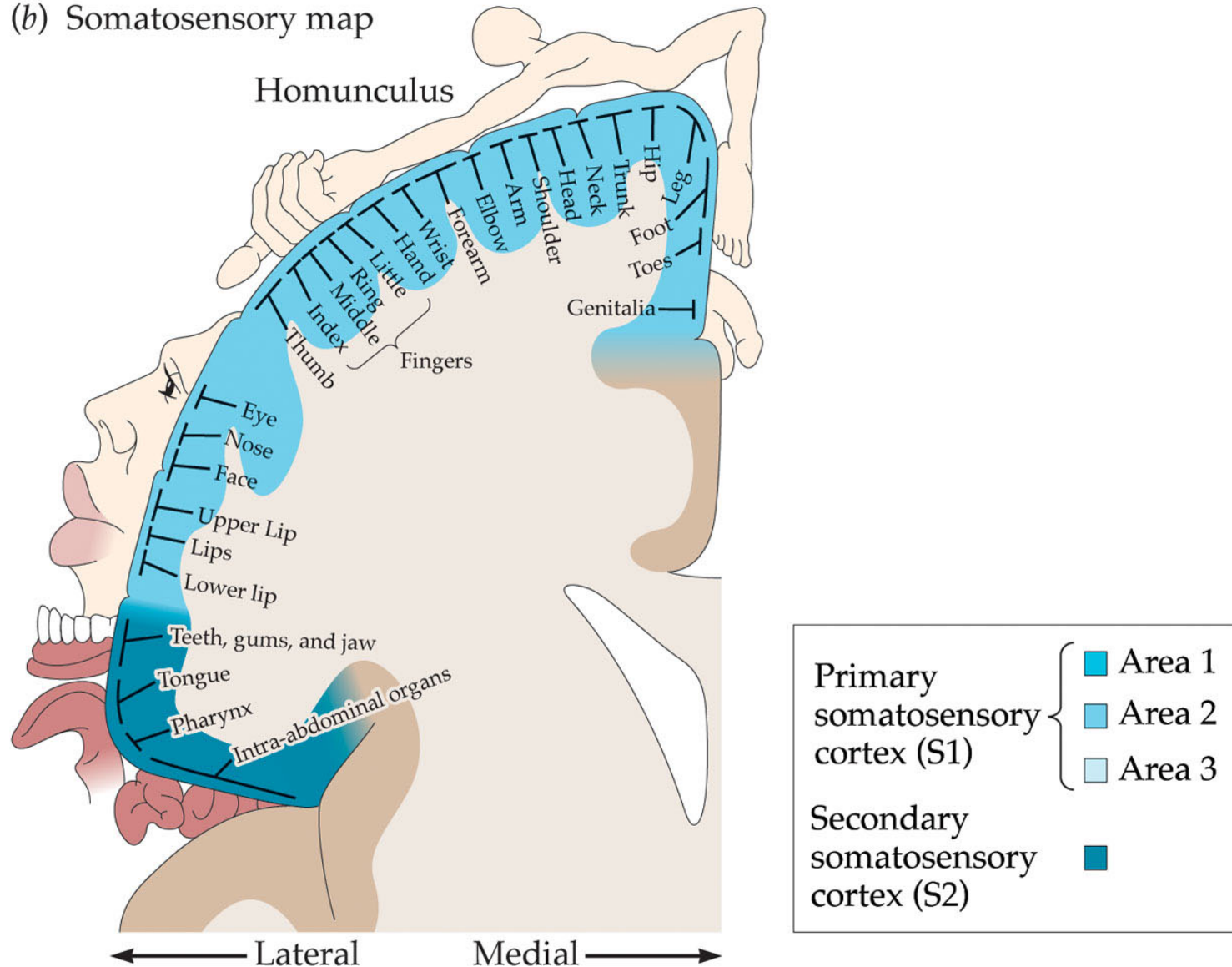
Fig.4d. Organizzazione di S-I. In alto, ingressi principali alle quattro suddivisioni di S-I. In basso, organizzazione colonnare nell' area 3b, zona della mappa delle dita. Dito 2, indice, dito 5 mignolo. Colonne di neuroni che ricevono ingresso da recettori tattili a rapido adattamento (RA) si alternano con colonne che ricevono ingresso da recettori a lento adattamento (SA). Cellule con campi recettivi sovrapposti sulla cute proiettano a colonne diverse.

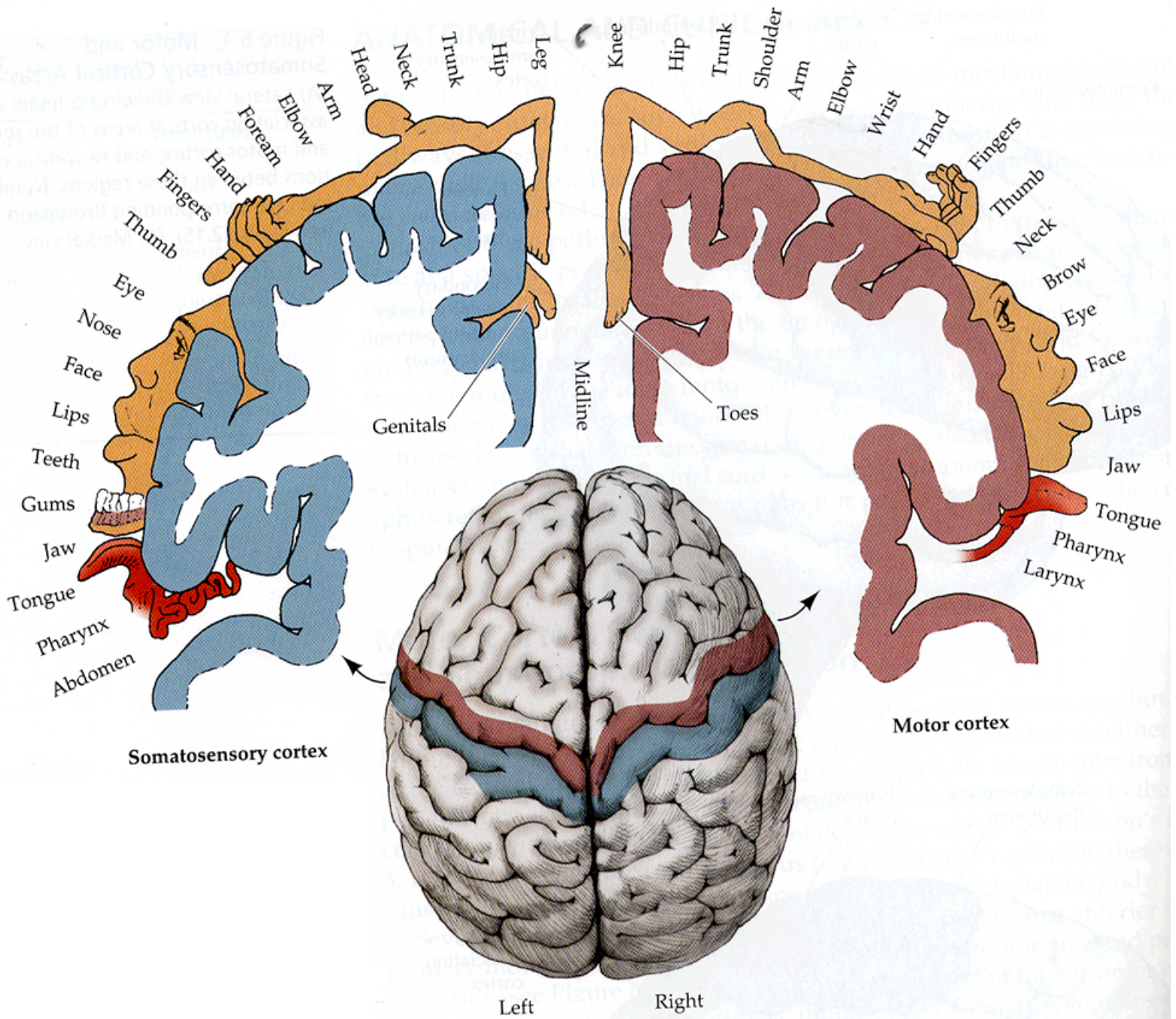


(a)



(b) Somatosensory map





**WHAT THE
BRAIN SEES**



SENSORY



MOTOR

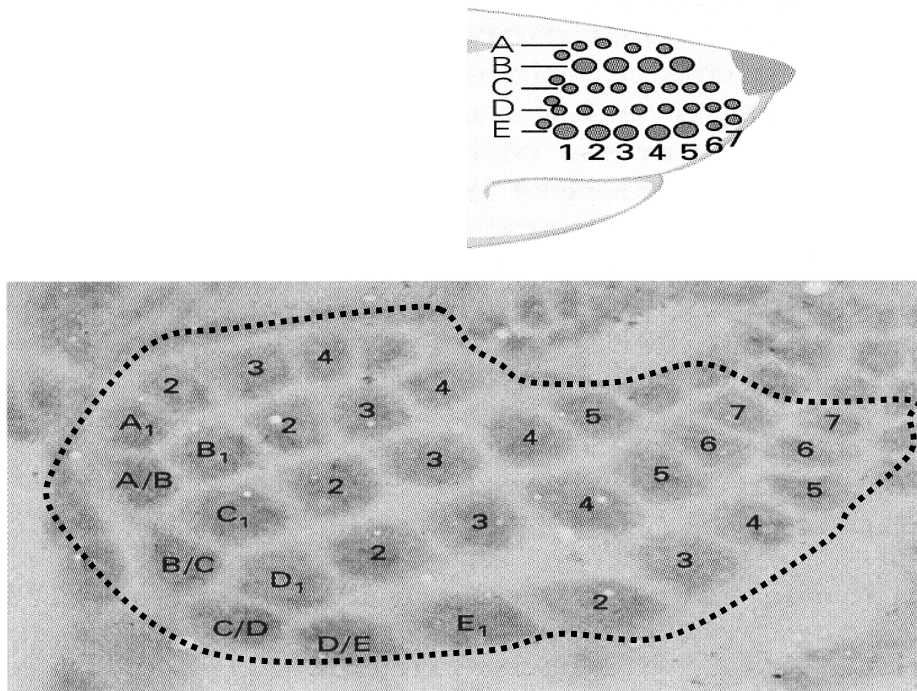


Fig. 5. La zona di proiezione delle vibrisse facciali dei roditori nella S-I mostra una struttura caratteristica. In alto, distribuzione delle diverse vibrisse in 5 file sul muso del ratto. In basso: zona di proiezione delle vibrisse in S-I. Le zone scure all'interno della linea tratteggiata corrispondono alle aree al cui interno le cellule rispondono alla stimolazione delle vibrisse. Tali zone sono dette, per la loro forma, "barrels" (barilotti). Le cellule all'interno di ciascun barrel rispondono principalmente alla stimolazione di una singola vibrissa, identificata con la lettera della fila e la posizione all'interno della fila sul muso. Nel barrel D1, le cellule rispondono alla stimolazione della prima vibrissa dalla fila D. La disposizione dei barrels in S-I corrisponde alla disposizione delle vibrisse sul muso. Adattata da Bennet-Clarke et al., 1987.