

# **FISIOLOGIA MEDICA**

# Piano dell'opera

## VOLUME 1

### **Fisiologia cellulare**

Proprietà fondamentali delle cellule

Proprietà fondamentali delle cellule nervose

Proprietà fondamentali delle cellule muscolari

### **Fisiologia degli organi e dei sistemi**

Sistema nervoso

## VOLUME 2

Sistema endocrino

Sangue e sistema cardiovascolare

Sistema respiratorio

Sistema gastrointestinale e nutrizione umana

Compartimenti idrici e sistema renale

Funzioni omeostatiche e adattative integrate

# FISIOLOGIA MEDICA

*Terza edizione digitale*

*a cura di*

**Fiorenzo Conti**

Maria Angela Bagni	Claudio Grassi
Alexandra Battaglia-Mayer	Flavio Keller
Piero Paolo Battaglini	Francesco Lacquaniti
Natale Belluardo	Giuseppe Luppino
Fabrizio Benedetti	Claudio Maioli
Fabio Benfenati	Antonio Malgaroli
Fulvia Bongiani	Diego Manzoni
Gianfranco Bosco	Marcello Massimini
Roberto Bottinelli	Anna Menini
Giovanni Buccino	Alberto Enrico Minetti
Roberto Caminiti	Claudio Molinari
Carlo Capelli	Pier Giorgio Montarolo
Alessandro Cellerino	Eleonora Palma
Enrico Cherubini	Mauro Pessia
Antonio Colantuoni	Vittorio Ricci
Barbara Colombini	Ilaria Rivolta
Fiorenzo Conti	Eugenio Scarnati
Gilberto Corbellini	Catia Sternini
Paola d'Ascanio	Virginia Tancredi
Andrea d'Avella	Giancarlo Tassinari
Dario DiFrancesco	Filippo Tempia
Guido Ferretti	Giulio Tononi
Riccardo Fesce	Antonio Zaza
Vittorio Gallese	Giovanna Zoccoli
Rosario Giuffrida	

***edi-ermes***

FISIOLOGIA MEDICA - Terza edizione - Volumi 1 e 2 - Autori vari  
a cura di Fiorenzo Conti

Copyright © 2005, 2010, 2020 Edi.Ermes s.r.l. - Milano

Volume 1

ISBN 978-88-7051-545-9 – Edizione a stampa

ISBN 978-88-7051-727-9 – Edizione digitale

Volume 2

ISBN 978-88-7051-546-6 – Edizione a stampa

ISBN 978-88-7051-728-6 – Edizione digitale

*Tutti i diritti letterari e artistici sono riservati.*

*I diritti di traduzione, di memorizzazione elettronica, di riproduzione e di adattamento totale o parziale, con qualsiasi mezzo (compresi i microfilm e le copie fotostatiche) sono riservati per tutti i Paesi.*

Un libro è il prodotto finale di una serie molto articolata di operazioni che esige numerose verifiche sui testi e sulle immagini.

È quasi impossibile pubblicare un volume senza errori.

Saremo grati a quanti, avendone riscontrato la presenza, vorranno comunicarci.

Per segnalazioni o suggerimenti relativi a questo volume vogliate utilizzare il seguente indirizzo:

Relazioni esterne - Edi.Ermes srl - Viale Enrico Forlanini, 65 - 20134 Milano

Tel. 02.70.21.121 - Fax 02.70.21.12.83

e-mail: redazione@eenet.it

L'Editore è a disposizione degli aventi diritto con i quali non è stato possibile comunicare, nonché per eventuali involontarie omissioni e inesattezze nella citazione delle fonti o dei brani riprodotti nel presente volume.

*Illustrazioni:* Andrea Bellingeri, Marco Fanuli, Andrea Rossi Raccagni/Archivio Edi.Ermes

*Immagine di copertina:* ICPonline

Stampato nel mese di febbraio 2020 da Faenza Printing Industries SpA  
per conto della Edi.Ermes srl - viale Enrico Forlanini, 65 - 20134 Milano  
<http://www.ediermes.it> - tel. 02.70.21.121 - fax 02.70.21.12.83

# Prefazione alla terza edizione

A dieci anni dalla pubblicazione della seconda edizione, che ha riscosso un'accoglienza molto favorevole da parte degli Studenti e dei Docenti, proponiamo ora la terza edizione di Fisiologia Medica. Essa nasce, oltre che dalla ovvia necessità di aggiornare i contenuti dell'edizione 2010, dalla continua interazione con gli Autori, che in tutti questi anni hanno proposto migliorie e adeguamenti, e con l'Editore. Questa edizione è di fatto il frutto di un lungo lavoro di gruppo finalizzato a rendere l'opera più aggiornata e completa e, al contempo, più fruibile.

L'impianto generale è sostanzialmente invariato rispetto alle due edizioni precedenti, puntando ancora ad avere un testo ricco di illustrazioni, convinti come siamo che i meccanismi, a volte complessi, della Fisiologia possano essere compresi più facilmente attraverso immagini chiare e appropriate e utilizzare strumenti editoriali (parti in corsivo, riquadri eccetera) che permettano di differenziare ciò che lo Studente deve sapere per superare in maniera dignitosa l'esame da ciò che dovrebbe sapere ai fini di una preparazione che gli permetta di essere un Medico capace di pensiero critico e autonomo. Inoltre, siamo dell'idea che il libro di Fisiologia accompagni lo Studente per tutto il suo corso di studi e debba essere una risorsa di informazioni e di concetti anche dopo il completamento degli studi.

Abbiamo anche mantenuto fermo il concetto che non si può semplificare oltre un livello ragionevole o ridurre insanamente per compiacere le richieste. Sappiamo tutti che negli ultimi decenni il numero di scoperte è cresciuto esponenzialmente e che, per citare solo un esempio, di ogni segnale elettrochimico oggi sono noti i più fini dettagli delle correnti, delle basi ioniche, dei canali e della loro struttura molecolare, delle mutazioni e delle loro implicazioni fisiopatologiche. In altre parole, se coloro che appartengono alla generazione della maggior parte degli Autori di quest'opera hanno studiato la Fisiologia in due volumi, gli attuali Studenti dovrebbero studiarla in quattro. E questo rende arduo oggi insegnare (e studiare) la Fisiologia e, ancor più, scrivere un libro di Fisiologia. Anche perché gli Studenti sono cambiati per effetto dei mutamenti della società e dei sistemi educativi, vivono un Corso di Laurea in cui le discipline di base – quelle cruciali per lo

sviluppo di un pensiero critico e autonomo – sono compresse in maniera imbarazzante e sono schiacciati da un numero insopportabile di lezioni e attività didattiche obbligatorie che rendono loro difficilissimo trovare il tempo necessario a comprendere la complessità e la bellezza dei meccanismi fisiologici e delle loro regolazioni. Abbiamo quindi cercato di coniugare queste diverse necessità, sforzandoci di essere aggiornati e completi senza pretendere di essere enciclopedici e di poter offrire agli Studenti un testo fruibile, tentando di ridurre o eliminare tutto ciò che era ridicolo o eliminabile. Il principio ispiratore potrebbe quindi essere definito come “ridurre senza snaturare”. Saranno soprattutto gli Studenti a dirci se ci siamo riusciti.

Seguendo questi principi, tutti i capitoli sono stati modificati in maniera importante e a volte riscritti *ex novo* e alcune sezioni sono totalmente nuove (come, per esempio, quelle dedicate al Sistema respiratorio e al Sistema cardiovascolare).

La maggior parte del folto gruppo di Autori, tutti esperti degli argomenti dei capitoli loro affidati, è quella delle due precedenti edizioni. Non pochi sono coloro che non fanno più parte, per ragioni diverse, della compagine, ma ancor più numerosi sono i nuovi Autori che sono stati coinvolti; ringrazio affettuosamente i primi e do un caloroso benvenuto ai secondi. A tutti, e soprattutto a quelli della prima e della seconda ora, va la mia gratitudine per l'impegno, la competenza, lo spirito di collaborazione, la pazienza e, soprattutto, per la loro amicizia.

Quest'opera non avrebbe visto la luce senza l'enorme e silenzioso lavoro di tutto lo staff Edi.Ermes, indipendentemente dalla fede calcistica dei singoli. Come nel passato, anche questa volta, tutti hanno lavorato con grande professionalità, gentilezza e dedizione e sono stati una fonte (inconsapevole) di grandi insegnamenti. Un plauso particolare a Elena di Toma per il suo straordinario lavoro, degno di un certosino, e un forte abbraccio pubblico e affettuoso ad Adriana Lombardi, senza la cui capacità, esperienza, sensibilità e ironia quest'impresa sarebbe stata molto, molto più difficile, se non impossibile.

Ringrazio, infine, i Colleghi che hanno generosamente fornito materiale illustrativo.

# Hanno collaborato alla terza edizione

**Maria Angela Bagni**

Dipartimento di Medicina Sperimentale e Clinica  
Università degli Studi, Firenze

**Alexandra Battaglia-Mayer**

Dipartimento di Fisiologia e Farmacologia  
"Vittorio Erspamer"  
Sapienza, Università di Roma

**Piero Paolo Battaglini**

Dipartimento di Scienze della Vita  
Università degli Studi, Trieste

**Natale Belluardo**

Dipartimento di Discipline Chirurgiche, Oncologiche e Stomatologiche  
Università degli Studi, Palermo

**Fabrizio Benedetti**

Dipartimento di Neuroscienze "Rita Levi Montalcini"  
Università degli Studi, Torino

**Fabio Benfenati**

Dipartimento di Medicina Sperimentale  
Università degli Studi, Genova

**Fulvia Bongianni**

Dipartimento di Medicina Sperimentale e Clinica  
Università degli Studi, Firenze

**Gianfranco Bosco**

Dipartimento di Medicina dei Sistemi  
Università degli Studi "Tor Vergata", Roma

**Roberto Bottinelli**

Dipartimento di Medicina Molecolare  
Università degli Studi, Pavia

**Giovanni Buccino**

Divisione di Neuroscienze  
Università Vita-Salute San Raffaele, Milano

**Roberto Caminiti**

Neuroscience and Behavior Laboratory  
Istituto Italiano di Tecnologia, Roma

**Stefano Canali**

Area di Neuroscienze  
Scuola Internazionale Superiore di Studi Avanzati (SISSA), Trieste

**Carlo Capelli**

Dipartimento di Neuroscienze, Biomedicina e Movimento  
Università degli Studi, Verona

**Giovanni Cecchi**

Dipartimento di Medicina Sperimentale e Clinica  
Università degli Studi, Firenze

**Alessandro Cellerino**

Scuola Normale Superiore, Pisa

**Enrico Cherubini**

European Brain Research Institute, Roma

**Chiara Cirelli**

Department of Psychiatry  
University of Wisconsin Medical School, Madison (WI, USA)

**Antonio Colantuoni**

Dipartimento di Medicina Clinica e Chirurgia  
Università degli Studi "Federico II", Napoli

**Barbara Colombini**

Dipartimento di Medicina Sperimentale e Clinica  
Università degli Studi, Firenze

**Fiorenzo Conti**

Dipartimento di Medicina Sperimentale e Clinica  
Università Politecnica delle Marche, Ancona

**Gilberto Corbellini**

Dipartimento di Medicina Molecolare  
Sapienza, Università di Roma

**Paola d'Ascanio**

Dipartimento di Ricerca Traslationale  
e delle Nuove Tecnologie in Medicina e Chirurgia  
Università degli Studi, Pisa

**Andrea d'Avella**

Dipartimento di Scienze Biomediche, Odontoiatriche  
e delle Immagini Morfologiche e Funzionali  
Università degli Studi, Messina

**Roberto De Giorgio**

Dipartimento di Scienze Mediche  
Università degli Studi, Ferrara

**Sabrina Diano**

Dipartimento di Medicina Clinica e Chirurgia  
Università degli Studi "Federico II", Napoli

**Dario DiFrancesco**

Dipartimento di Bioscienze  
Università degli Studi, Milano

**Guido Ferretti**

Dipartimento di Medicina Molecolare e Traslazionale  
Università degli Studi, Brescia

**Riccardo Fesce**

Dipartimento di Scienze Biomediche  
Humanitas University, Milano

**Vittorio Gallese**

Dipartimento di Medicina e Chirurgia  
Università degli Studi, Parma

**Rosario Giuffrida**

Dipartimento di Scienze Biomediche e Biotecnologie  
Università degli Studi, Catania

**Claudio Grassi**

Dipartimento di Neuroscienze  
Università Cattolica del Sacro Cuore, Roma

**Iole Indovina**

Dipartimento di Medicina e Chirurgia  
Saint Camillus International University of Health and Medical Sciences  
Roma

**Flavio Keller**

Laboratorio di Neuroscienze dello Sviluppo  
Università Campus Bio-Medico, Roma

**Francesco Lacquaniti**

Dipartimento di Medicina dei Sistemi  
Università degli Studi “Tor Vergata”, Roma

**Giuseppe Luppino**

Dipartimento di Medicina e Chirurgia  
Università degli Studi, Parma

**Claudio Maioli**

Dipartimento di Scienze Cliniche e Sperimentali  
Università degli Studi, Brescia

**Antonio Malgaroli**

Centro Universitario per lo Studio del Comportamento  
Università “Vita-Salute” San Raffaele, Milano

**Diego Manzoni**

Dipartimento di Ricerca Traslazionale  
e delle Nuove Tecnologie in Medicina e Chirurgia  
Università degli Studi, Pisa

**Marcello Massimini**

Dipartimento di Scienze Biomediche e Cliniche “L. Sacco”  
Università degli Studi, Milano

**Anna Menini**

Area di Neuroscienze  
Scuola Internazionale Superiore di Studi Avanzati (SISSA), Trieste

**Alberto Enrico Minetti**

Dipartimento di Fisiopatologia Medico-Chirurgica e dei Trapianti  
Università degli Studi, Milano

**Claudio Molinari**

Dipartimento di Medicina Traslazionale  
Università degli Studi del Piemonte Orientale, Novara

**Pier Giorgio Montarolo**

Dipartimento di Neuroscienze “Rita Levi Montalcini”  
Università degli Studi, Torino

**Eleonora Palma**

Dipartimento di Fisiologia e Farmacologia  
“Vittorio Erspamer”  
Sapienza, Università di Roma

**Mauro Pessia**

Dipartimento di Medicina Sperimentale  
Università degli Studi, Perugia

**Simone Pifferi**

Area di Neuroscienze  
Scuola Internazionale Superiore di Studi Avanzati (SISSA), Trieste

**Vittorio Ricci**

Dipartimento di Medicina Molecolare  
Università degli Studi, Pavia

**Ilaria Rivolta**

Dipartimento di Medicina e Chirurgia  
Università di Milano-Bicocca, Milano

**Mariarosaria Santillo**

Dipartimento di Medicina Clinica e Chirurgia  
Università degli Studi “Federico II”, Napoli

**Eugenio Scarnati**

Dipartimento di Scienze Cliniche Applicate e Biotecnologiche  
Università degli Studi, L'Aquila

**Catia Sternini**

Department of Medicine and Neurobiology  
David Geffen School of Medicine  
University of California, Los Angeles, CA (USA)

**Virginia Tancredi**

Dipartimento di Medicina dei Sistemi  
Università degli Studi “Tor Vergata”, Roma

**Giancarlo Tassinari**

Dipartimento di Neuroscienze, Biomedicina e Movimento  
Università degli Studi, Verona

**Filippo Tempia**

Dipartimento di Neuroscienze “Rita Levi Montalcini”  
Università degli Studi, Torino

**Giulio Tononi**

Department of Psychiatry  
University of Wisconsin Medical School, Madison (WI, USA)

**Antonio Zaza**

Dipartimento Biotecnologie e Bioscienze  
Università di Milano-Bicocca, Milano

**Giovanna Zoccoli**

Dipartimento di Scienze Biomediche e Neuromotorie  
Alma Mater Studiorum Università degli Studi, Bologna

### Autori delle precedenti edizioni

Alexandra Battaglia-Mayer - *Roma*; Piero Paolo Battaglini - *Trieste*; Natale Belluardo - *Palermo*; Fabrizio Benedetti - *Torino*; Fabio Benfenati - *Genova*; Fulvia Bongiani - *Firenze*; Roberto Bottinelli - *Pavia*; Roberto Burattini - *Ancona*; Roberto Caminiti - *Roma*; Carlo Capelli - *Udine*; Giovanni Cecchi - *Firenze*; Enrico Cherubini - *Trieste*; Antonio Colantuoni - *Napoli*; Fiorenzo Conti - *Ancona*; Gilberto Corbellini - *Roma*; Paola d'Ascanio - *Pisa*; Luciano Domenici - *L'Aquila*; Fabrizio Eusebi - *Roma*; Giorgio Fanò - *Chieti-Pescara*; Antonio Federici - *Bari*; Guido Ferretti - *Brescia*; Riccardo Fesce - *Varese*; Carlo Franzini - *Bologna*; Vittorio Gallese - *Parma*; Rosario Giuffrida - *Catania*; Claudio Grassi - *Roma*; Flavio Keller - *Roma*; Francesco Lacquaniti - *Roma*; Giuseppe Luppino - *Parma*; Pierre Magistretti - *Lausanne (CH)*; Claudio Maioli - *Brescia*; Antonio Malgaroli - *Milano*; Diego Manzoni - *Pisa*; Anna Menini - *Trieste*; Alberto Enrico Minetti - *Milano*; Claudio Molinari - *Novara*; Pier Giorgio Montarolo - *Torino*; Vito Enrico Pettorossi - *Perugia*; Vittorio Ricci - *Pavia*; Ferdinando Rossi - *Torino*; Eugenio Scarnati - *L'Aquila*; Catia Sternini - *Los Angeles (CA)*; Giancarlo Tassinari - *Verona*; Filippo Tempia - *Torino*; Giulio Tononi - *Madison (WI)*; Giovanni Vacca - *Novara*; Arsenio Veicsteinas - *Milano*; Francesco Vitiello - *Bari*; Giovanna Zoccoli - *Bologna*

### Rappresentazioni iconiche utilizzate nel testo



Clinica

In questi riquadri sono presenti risvolti applicativi e pratici dedicati alla valutazione e interpretazione delle condizioni funzionali nell'uomo, presupposto necessario alla corretta valutazione degli stati patologici.



Approfondimenti

Temi di particolare rilevanza in ambito fisiologico che permettono allo studente di migliorare la propria preparazione e la propria cultura.



Curiosità scientifiche

Come si è arrivati alla scoperta di alcuni meccanismi propri della scienza fisiologica? Quali sono state le metodologie? La fisiologia umana è una disciplina dinamica, in costante evoluzione, ma per sviluppare capacità critiche sono necessarie conoscenze in ambito storico e metodologico.



Concetti chiave

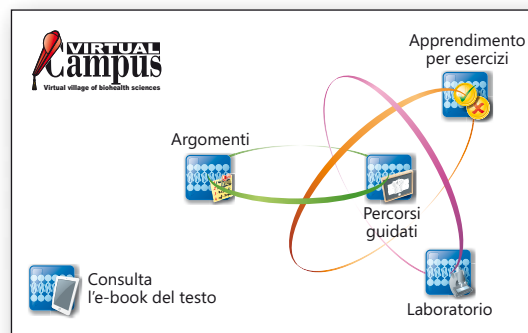
Riassumono i contenuti più importanti e consentono un rapido richiamo e ripasso dell'argomento specifico.

### Virtual Campus

Edi.Ermes mette a disposizione risorse digitali supplementari attraverso la piattaforma *on line* (**Virtual Campus**) cui si accede utilizzando il codice riportato nella prima pagina. Le risorse disponibili in quest'area virtuale sono: **Argomenti** e **Percorsi guidati** che consentono un approccio visivo e coinvolgente agli argomenti di studio; **Laboratori didattici** grazie ai quali si possono visualizzare meccanismi e fenomeni complessi; **test di autovalutazione** (*Apprendimento per esercizi*) che consentono di valutare il proprio grado di conoscenza.

Il codice abilita anche il **download della versione digitale del libro** (*e-book*). Le istruzioni sono disponibili nella piattaforma.

Sia l'accesso alla piattaforma sia la consultazione del libro digitale sono disponibili per un periodo di tempo limitato a partire dalla registrazione del codice.





# Indice del volume 1

<b>1 Il pensiero fisiologico</b> .....	1	Dalla fisiologia del sistema nervoso	
<i>G. Corbellini, S. Canali</i>		alle neuroscienze .....	12
Dalla teoria umorale		Prime localizzazioni delle funzioni cerebrali.	12
alla concezione meccanicistica .....	1	Dottrina del neurone	
Inizi della fisiologia		e studi della trasmissione nervosa .....	14
come scienza sperimentale del vivente .....	3	Modelli dell'integrazione funzionale	
Trionfo della fisiologia nell'Ottocento .....	3	del sistema nervoso.....	16
🌀 <i>Storia e insegnamento</i>		Fisiologia della plasticità nervosa .....	17
<i>della biomedicina .....</i>	4	🌀 <i>Concetto fisiologico della malattia .....</i>	18
Sfide della ricerca fisiologica nel XX secolo.....	8	🌀 <i>Oltre l'omeostasi .....</i>	20
Regolazioni cardiovascolari e funzione renale ..	8	Frontiera chimico-fisica e molecolare	
Biochimica e controllo della respirazione .....	8	dell'integrazione fisiologica:	
Fisiologia dei sistemi tampone		la membrana plasmatica.....	21
e olistimo chimico-fisico .....	9	<b>Epilogo</b> .....	22
Funzioni endocrine:		Concetti chiave .....	23
la nuova scienza dell'endocrinologia.....	10	Lecture consigliate .....	23

## PARTE PRIMA FISIOLOGIA CELLULARE

### Sezione I PROPRIETÀ FONDAMENTALI DELLE CELLULE

<b>2 La cellula come sistema biologico integrato</b> .....	29	Regolazione tramite modificazioni	
<i>R. Fesce</i>		post-traduzionali .....	41
Cellula: un sistema complesso		Regolazione dell'espressione genica .....	42
in equilibrio dinamico .....	29	🌀 <i>Mutazioni .....</i>	44
Sistemi di regolazione .....	29	Regolazione estrinseca delle funzioni cellulari..	44
🌀 <i>Disordine, entropia,</i>		<b>Considerazioni conclusive</b> .....	44
<i>processi passivi e attivi .....</i>	30	Concetti chiave .....	46
Compiti della cellula .....	31	Lecture consigliate .....	46
Energia, direzionalità e velocità		<b>3 Canali ionici</b> .....	47
dei processi fisiologici .....	31	<i>C. Grassi</i>	
Trasferimento di substrati		<b>Selettività dei canali ionici .....</b>	48
attraverso membrane cellulari .....	32	<b>Tipi di canali ionici .....</b>	49
Diffusione semplice.....	32	Canali ionici ad accesso variabile .....	49
Diffusione facilitata.....	33	Stati aperto, chiuso e refrattario.....	49
Diffusione regolata .....	34	Correnti unitarie e macroscopiche.....	52
Trasporti attivi primari .....	35	Canali voltaggio-dipendenti .....	52
Trasporti attivi secondari.....	36	🌀 <i>Farmacologia e mutazioni</i>	
Regolazione delle funzioni della cellula .....	38	<i>dei canali ionici .....</i>	53
Modulazioni funzionali transitorie		Canali permeabili al sodio.....	53
attraverso legami deboli .....	39	🌀 <i>Farmacologia e mutazioni</i>	
🌀 <i>Le proteine G .....</i>	40	<i>dei canali per il sodio .....</i>	55
		Canali permeabili al calcio .....	56
		🌀 <i>Farmacologia e mutazioni</i>	
		<i>dei canali per il calcio.....</i>	58

Canali permeabili al potassio . . . . .	58		
☞ <i>Mutazioni dei canali per il potassio</i> . . . . .	59		
Canali permeabili al cloro . . . . .	62		
☞ <i>Mutazioni dei canali per il cloro</i> . . . . .	62		
Canali attivati dall'iperpolarizzazione e regolati dai nucleotidi ciclici . . . . .	62		
<b>Appendice</b> Studio della struttura e della funzione dei canali ionici . . . . .	64		
Concetti chiave . . . . .	66		
Lecture consigliate . . . . .	66		
<b>4 Potenziale di membrana</b> . . . . .	67		
<i>C. Grassi</i>			
<b>Misurazione della polarizzazione della membrana plasmatica</b> . . . . .	67		
<b>Potenziale di membrana a riposo</b> . . . . .	68		
Elettrogenesi . . . . .	68		
Contributo degli ioni potassio, sodio e cloro al potenziale di membrana a riposo . . . . .	69		
Equilibrio elettrochimico . . . . .	69		
Equazione di Goldman-Hodgkin-Katz . . . . .	71		
Ruolo della pompa sodio/potassio . . . . .	71		
Fattori che determinano il potenziale di membrana a riposo . . . . .	72		
<b>Appendice</b> Equivalente elettrico della membrana plasmatica . . . . .	74		
Concetti chiave . . . . .	76		
Lecture consigliate . . . . .	76		
<b>Sezione II</b>			
<b>PROPRIETÀ FONDAMENTALI DELLE CELLULE NERVOSE</b>			
<b>5 Potenziale d'azione: genesi e propagazione</b> . . . . .	79		
<i>A. Malgaroli</i>			
<b>Attività elettrica delle cellule eccitabili</b> . . . . .	79		
Produzione di impulsi elettrici . . . . .	79		
<b>Potenziali graduati e potenziali d'azione</b> . . . . .	79		
<b>Potenziali d'azione e loro caratteristiche</b> . . . . .	81		
Legge del tutto-o-nulla . . . . .	81		
Periodo refrattario . . . . .	82		
Basi ioniche del potenziale d'azione . . . . .	83		
Natura ionica del potenziale d'azione . . . . .	83		
☞ <i>La storia del potenziale d'azione</i> . . . . .	85		
Variazioni di conduttanza durante il potenziale d'azione . . . . .	86		
<b>Propagazione dei potenziali nelle fibre nervose e muscolari</b> . . . . .	88		
Proprietà passive della membrana . . . . .	89		
Propagazione dei potenziali graduati nei cavi neuritici . . . . .	90		
Propagazione dei potenziali d'azione e ruolo del rivestimento mielinico . . . . .	92		
		☞ <i>Neuropatie</i> . . . . .	93
		<b>Appendice</b> Il modello di Hodgkin e Huxley . . . . .	94
		Concetti chiave . . . . .	96
		Lecture consigliate . . . . .	96
<b>6 Trasmissione sinaptica: generalità, meccanismi e integrazione</b> . . . . .	97		
<i>E. Cherubini, R. Fesce, F. Benfenati</i>			
☞ <i>La storia della sinapsi</i> . . . . .	98		
<b>Sinapsi elettriche</b> . . . . .	98		
<b>Sinapsi chimiche</b> . . . . .	99		
Trasmissione sinaptica a livello della giunzione neuromuscolare . . . . .	99		
☞ <i>Calcio e trasmissione sinaptica</i> . . . . .	100		
Trasmissione sinaptica nel sistema nervoso centrale . . . . .	101		
Neurotrasmettitori classici . . . . .	102		
Acetilcolina . . . . .	102		
Amine biogene . . . . .	103		
Aminoacidi . . . . .	104		
☞ <i>Alterazioni della trasmissione glutammatergica</i> . . . . .	106		
Purine . . . . .	106		
☞ <i>Infiammazione</i> . . . . .	106		
Neuropeptidi . . . . .	106		
Oppioidi endogeni . . . . .	107		
Peptide correlato al gene della calcitonina e sostanza P . . . . .	107		
Altri neuropeptidi . . . . .	108		
Endocannabinoidi . . . . .	108		
☞ <i>Potenziale d'abuso della cannabis</i> . . . . .	108		
<b>Proprietà integrative delle sinapsi</b> . . . . .	108		
<b>Sinapsi e complessità</b> . . . . .	110		
Modulazione . . . . .	111		
Concetti chiave . . . . .	112		
Lecture consigliate . . . . .	112		
<b>7 Trasmissione sinaptica: liberazione dei neurotrasmettitori</b> . . . . .	113		
<i>F. Benfenati, R. Fesce</i>			
<b>Specializzazione della sinapsi chimica</b> . . . . .	113		
Liberazione quantale dei neurotrasmettitori: l'ipotesi vescicolare . . . . .	114		
☞ <i>Statistica e cinetica quantale</i> . . . . .	116		
Liberazione di neurotrasmettitore . . . . .	116		
<b>Ciclo delle vescicole sinaptiche</b> . . . . .	117		
Proteine delle vescicole sinaptiche . . . . .	117		
Immagazzinamento del neurotrasmettitore . . . . .	118		
Esocitosi delle vescicole sinaptiche . . . . .	118		
☞ <i>Le proteine SNARE sono il bersaglio delle tossine tetanica e botuliniche</i> . . . . .	121		
Endocitosi delle vescicole sinaptiche . . . . .	121		
Destino delle vescicole ricostituite e del neurotrasmettitore liberato . . . . .	122		

Appendice	Meccanismo molecolare della fusione neurosecretoria . . . . .	123
Concetti chiave . . . . .		124
Lecture consigliate . . . . .		124

## 8 Trasmissione sinaptica:

### recettori e trasportatori dei neurotrasmettitori . 125

*E. Cherubini, F. Conti*

#### Recettori ionotropici . . . . . 125

Recettori ionotropici dell'acetilcolina . . . . . 125

Recettori nicotinici periferici . . . . . 126

##### 🔴 Disfunzioni

*dei recettori nicotinici periferici . . . . . 127*

Recettori nicotinici centrali . . . . . 127

Recettori ionotropici

dell'acido  $\gamma$ -aminobutirrico e della glicina . . . 127

🔴 *Farmacologia dei recettori GABA<sub>A</sub> . . . . . 128*

🔴 *Inibizione fasica e tonica . . . . . 128*

Recettori ionotropici del glutammato . . . . . 128

Recettori AMPA . . . . . 129

Recettori kainato . . . . . 130

🔴 *Il kainato induce crisi convulsive . . . . . 131*

Recettori NMDA . . . . . 132

🔴 *Farmacologia dei recettori NMDA . . . . . 132*

🔴 *Modificazioni del recettore NMDA*

*nel corso dello sviluppo postnatale . . . . . 133*

Altri recettori ionotropici . . . . . 134

#### Recettori metabotropici . . . . . 135

Recettori metabotropici dell'acetilcolina . . . . . 137

Recettori metabotropici

dell'acido  $\gamma$ -aminobutirrico . . . . . 137

🔴 *Recettori GABA<sub>B</sub> e crisi di piccolo male . . 138*

Recettori metabotropici del glutammato 138

Recettori adrenergici . . . . . 139

Recettori della dopamina . . . . . 139

🔴 *Ruolo delle vie dopaminergiche*

*nel sistema nervoso centrale . . . . . 139*

Recettori metabotropici della serotonina . . . . . 140

🔴 *Psicosi maniaco-depressiva . . . . . 142*

Recettori metabotropici purinergici . . . . . 142

#### Trasportatori dei neurotrasmettitori . . . . . 142

Trasportatori della famiglia del gene *SLC6* . . . . . 143

Trasportatore della dopamina . . . . . 144

🔴 *Uso e abuso di nicotina . . . . . 144*

Trasportatore della serotonina . . . . . 144

Trasportatore della noradrenalina . . . . . 145

Trasportatori della glicina . . . . . 145

Trasportatori dell'acido  $\gamma$ -aminobutirrico . . . 145

Trasportatori della famiglia del gene *SLC1* . . . . . 145

🔴 *Farmacologia dei trasportatori*

*dei neurotrasmettitori . . . . . 147*

Regolazione dei trasportatori

dei neurotrasmettitori . . . . . 148

Un caso speciale:

il trasportatore della colina . . . . . 148

Concetti chiave . . . . . 149

Lecture consigliate . . . . . 150

## 9 Plasticità sinaptica . . . . . 151

*A. Malgaroli*

Plasticità morfologica . . . . . 151

Gemmazione e potatura delle sinapsi . . . . . 152

Riorganizzazione dei circuiti neuronali . . . . . 154

Legge di Hebb . . . . . 155

Modello Bienenstock-Cooper-Munro (BCM) . . . 155

Processi di plasticità sinaptica . . . . . 156

Plasticità sinaptica a breve termine . . . . . 157

Potenziamento e depressione a lungo termine . . 158

🔴 *Breve storia dell'LTP . . . . . 159*

Processo di induzione della plasticità sinaptica . 160

Caratteristiche dell'LTP . . . . . 161

Recettori NMDA e LTD . . . . . 162

Meccanismi di espressione e mantenimento

della plasticità sinaptica . . . . . 163

Modifiche presinaptiche . . . . . 163

Modifiche postsinaptiche . . . . . 164

Metaplasticità . . . . . 165

*Scaling* sinaptico . . . . . 166

Concetti chiave . . . . . 167

Lecture consigliate . . . . . 167

### Sezione III

## PROPRIETÀ FONDAMENTALI DELLE CELLULE MUSCOLARI

## 10 Contrazione muscolare . . . . . 171

*B. Colombini, G. Cecchi, M.A. Bagni*

Muscolo scheletrico . . . . . 171

Struttura del sarcomero . . . . . 173

Miofilamenti spessi . . . . . 173

Miofilamenti sottili . . . . . 174

Proteine strutturali . . . . . 175

🔴 *Patologie legate alla distrofina . . . . . 176*

Meccanismi cellulari e molecolari

della contrazione . . . . . 176

Teoria dello scorrimento dei miofilamenti . . . 177

*Power stroke* e generazione di forza . . . . . 178

Ciclo dei *crossbridge* . . . . . 178

Meccanica della contrazione . . . . . 180

Scossa semplice e tetano . . . . . 180

Caratteristiche della contrazione isometrica . 182

🔴 *Modello meccanico a tre elementi . . . . . 182*

Caratteristiche della contrazione isotonica . . 184

🔴 *Microtraumi . . . . . 187*

🔴 *La relazione forza-velocità*

*misurata in gruppi muscolari . . . . . 188*

Accoppiamento eccitazione-contrazione . . . . . 188

Potenziale d'azione

e propagazione dell'eccitazione . . . . . 188

🔗 <i>Distruzione dei tubuli T</i> . . . . .	189	Relazione forza-velocità . . . . .	200
Ruolo del calcio e meccanismi di liberazione.	189	Regolazione e controllo della contrazione . . . . .	200
Recupero del calcio e rilasciamento. . . . .	191	Attivazione della contrazione . . . . .	201
Regolazione della contrazione . . . . .	192	🔗 <i>Farmaci calcio-antagonisti</i> . . . . .	202
🔗 <i>Regolazione della contrazione     del muscolo scheletrico basata     sul miofilamento spesso</i> . . . . .	193	Ciclo dei <i>crossbridge</i> . . . . .	202
Energetica muscolare . . . . .	193	🔗 <i>Canale SOC e proteina STIM</i> . . . . .	203
Fonti energetiche. . . . .	194	<b>Muscolo cardiaco</b> . . . . .	203
🔗 <i>Miosina e metabolismo basale</i> . . . . .	195	Proprietà meccaniche dei cardiomiociti . . . . .	205
Fatica muscolare . . . . .	196	Relazione tensione-lunghezza. . . . .	205
<b>Muscolo liscio</b> . . . . .	197	🔗 <i>Mutazioni della miosina</i> . . . . .	205
Tipi di muscoli lisci . . . . .	198	🔗 <i>Proteine strutturali e patologie cardiache</i> . . . . .	206
Attività elettrica e meccanica . . . . .	199	<b>Appendice</b> Saggi di motilità <i>in vitro</i> e trappola ottica . . . . .	207
Relazione tensione-lunghezza . . . . .	199	Concetti chiave . . . . .	208
		Lecture consigliate . . . . .	208

## PARTE SECONDA FISIOLOGIA DEGLI ORGANI E DEI SISTEMI

<b>11 Omeostasi e sistemi fisiologici di regolazione e controllo</b> . . . . .	211	Cellule gliali . . . . .	231
<i>F. Conti</i>		Astrociti . . . . .	231
🔗 <i>Claude Bernard</i> . . . . .	211	🔗 <i>Nervenkitt, νευρο-γλία</i> e l'identificazione delle cellule gliali . . . . .	233
🔗 <i>Omeostasi e stato stazionario</i> . . . . .	212	🔗 <i>Cellule staminali nervose</i> . . . . .	234
<b>Sistemi di controllo in fisiologia</b> . . . . .	212	🔗 <i>Malattie neuropsichiatriche</i> . . . . .	236
Cenni di teoria dei sistemi e di teoria del controllo . . . . .	212	Oligodendrociti . . . . .	236
🔗 <i>Sintesi matematica</i> . . . . .	214	🔗 <i>Malattie genetiche della mielina</i> . . . . .	237
Sistemi di controllo fisiologici . . . . .	215	Cellule di Schwann . . . . .	237
Sistemi di controllo a <i>feedback</i> . . . . .	215	Cellule della microglia . . . . .	238
Sistemi di controllo a <i>feedback</i> negativo . . . . .	216	🔗 <i>Cellule della microglia     reattive o fagocitiche</i> . . . . .	239
<b>Omeostasi e controllo adattativo</b> . . . . .	218	<b>Microambiente neuronale</b> . . . . .	239
Concetti chiave . . . . .	219	Liquido cefalorachidiano . . . . .	239
Lecture consigliate . . . . .	219	Secrezione . . . . .	240
		Diffusione e riassorbimento . . . . .	240
		🔗 <i>Edema cerebrale</i> . . . . .	240
		Relazioni tra il <i>liquor</i> e il liquido extracellulare . . . . .	241
		🔗 <i>Meningi e diffusione di sostanze     tra il liquor e il liquido extracellulare</i> . . . . .	242
		Barriera ematoencefalica . . . . .	242
		Costituenti . . . . .	242
		Distribuzione . . . . .	242
		<b>Appendice</b> L'incipit di "The integrative action of the nervous system" di C.S. Sherrington. . . . .	244
		Concetti chiave . . . . .	246
		Lecture consigliate . . . . .	246
		<b>13 Circolazione cerebrale e metabolismo energetico del cervello</b> . . . . .	247
		<i>G. Zoccoli</i>	
		<b>Specificità della circolazione cerebrale</b> . . . . .	247
		🔗 <i>Il sistema glinfatico</i> . . . . .	248

### Sezione I SISTEMA NERVOSO

<b>12 Sistema nervoso: componenti e organizzazione</b> . . . . .	223
<i>F. Conti</i>	
<b>Cellule del sistema nervoso</b> . . . . .	223
Neuroni . . . . .	223
🔗 <i>Sir Charles Scott Sherrington</i> . . . . .	224
Trasporto assonico . . . . .	225
🔗 <i>L'introduzione del termine sinapsi</i> . . . . .	225
🔗 <i>Spine dendritiche</i> . . . . .	226
🔗 <i>Trasporto assonico e studio         delle connessioni del sistema nervoso</i> . . . . .	227
Tipi di neuroni . . . . .	228
Dottrina del neurone . . . . .	228
🔗 <i>Dalla teoria cellulare         alla dottrina del neurone</i> . . . . .	229
Livelli organizzativi del sistema nervoso . . . . .	230

Regolazione del flusso ematico cerebrale . . . . .	249	Organizzazione	
Accoppiamento flusso-metabolismo . . . . .	249	delle connessioni corticocorticali . . . . .	275
Autoregolazione cerebrale . . . . .	250	🔴 <i>Il concetto di area associativa</i> . . . . .	276
🔴 <i>Ipertensione</i> . . . . .	250	<b>Attività elettrica della corteccia cerebrale</b> . . . . .	278
Regolazione chimica . . . . .	251	🔴 <i>Modificabilità delle mappe corticali</i> . . . . .	279
Ossigeno . . . . .	251	🔴 <i>Potenziali evocati</i> . . . . .	280
Anidride carbonica . . . . .	251	Natura e origine	
<b>Metabolismo energetico cerebrale</b> . . . . .	251	delle onde elettroencefalografiche . . . . .	281
Riserve energetiche cerebrali . . . . .	252	<b>Appendice Elettroencefalografia</b> . . . . .	282
Costo energetico		<b>Appendice Magnetoencefalografia</b> . . . . .	283
delle funzioni neuronali e gliali . . . . .	252	Concetti chiave . . . . .	284
Accoppiamento tra attività sinaptica		Lecture consigliate . . . . .	285
e consumo di glucosio . . . . .	253		
<i>Shuttle</i> di lattato tra astrociti e neuroni . . . . .	254	<b>15 Sonno</b> . . . . .	287
Astrocito-neurone: unità metabolica		<i>G. Tononi, C. Cirelli</i>	
delle sinapsi eccitatorie . . . . .	254	<b>Stadi del sonno e ciclo NREM-REM</b> . . . . .	287
<b>Appendice Misure del flusso ematico</b>		Registrazioni elettrofisiologiche . . . . .	287
e del metabolismo energetico		Ciclo NREM-REM . . . . .	287
nel cervello umano <i>in vivo</i> . . . . .	255	🔴 <i>Definizione e quantificazione del sonno</i> . . . . .	288
Concetti chiave . . . . .	256	<b>Correlati nervosi del sonno e della veglia</b> . . . . .	289
Lecture consigliate . . . . .	256	Attività nervosa spontanea . . . . .	289
		🔴 <i>Modificazioni del sonno</i>	
<b>14 Organizzazione funzionale</b>		<i>nel corso della vita</i> . . . . .	290
<b>della corteccia cerebrale</b> . . . . .	257	Metabolismo cerebrale . . . . .	291
<i>F. Conti</i>		Capacità di rispondere agli stimoli . . . . .	292
<b>Il problema della fisiologia</b>		Modificazioni molecolari . . . . .	293
della corteccia cerebrale . . . . .	257	<b>Centri nervosi che regolano sonno e veglia</b> . . . . .	293
<b>Basi neurobiologiche delle funzioni corticali</b> . . . . .	258	Sistemi attivanti e veglia . . . . .	293
Laminazione e architettura		🔴 <i>Alcune tappe fondamentali</i>	
della corteccia cerebrale . . . . .	258	<i>della ricerca sul sonno</i> . . . . .	295
🔴 <i>Cos'è un'area corticale?</i> . . . . .	259	Sistemi che inducono il sonno . . . . .	296
🔴 <i>Nascita, sviluppo e limiti</i>		Sistema generatore del sonno REM . . . . .	297
<i>della citoarchitettura</i> . . . . .	260	Orologio circadiano soprachiasmatico . . . . .	297
Tipi cellulari . . . . .	261	<b>Regolazione del sonno</b> . . . . .	297
Neuroni piramidali . . . . .	261	🔴 <i>Basi molecolari del pacemaker circadiano</i> . . . . .	298
Neuroni non piramidali . . . . .	262	<b>Funzioni del sonno</b> . . . . .	299
Connessioni afferenti della corteccia cerebrale . . . . .	263	Sonno e recupero cerebrale . . . . .	300
Afferenze talamocorticali . . . . .	263	Sonno e memoria . . . . .	300
🔴 <i>Studio delle connessioni</i>		🔴 <i>Deprivazione di sonno</i> . . . . .	301
<i>della corteccia cerebrale nell'uomo</i> . . . . .	264	Sonno e omeostasi sinaptica . . . . .	302
Afferenze extratalamiche . . . . .	265	<b>Appendice Monitoraggio del sonno umano</b>	
🔴 <i>Una singolare malattia</i>		mediante polisonnografia . . . . .	303
<i>della corteccia cerebrale</i> . . . . .	270	<b>Appendice Filogenesi del sonno</b> . . . . .	303
Connessioni efferenti della corteccia cerebrale . . . . .	270	Concetti chiave . . . . .	305
Connessioni corticocorticali . . . . .	271	Lecture consigliate . . . . .	305
Organizzazione intrinseca			
della corteccia cerebrale . . . . .	272	<b>16 Fisiologia generale della sensibilità</b> . . . . .	307
🔴 <i>Organizzazione colonnare,</i>		<i>F. Benedetti</i>	
<i>flusso intracorticale</i>		🔴 <i>Cenni di psicofisica</i> . . . . .	308
<i>delle informazioni e ruolo</i>		<b>Classificazione dei sistemi sensoriali</b> . . . . .	308
<i>dell'inibizione GABAergica</i> . . . . .	273	<b>Classificazione dei recettori sensoriali</b> . . . . .	309
Circuiti intracorticali . . . . .	274	<b>Processo di trasduzione</b> . . . . .	310
<b>Integrazione corticale: organizzazione</b>		<b>Codificazione</b> . . . . .	311
<i>gerarchica e sistemi distribuiti</i> . . . . .	274	Modalità . . . . .	311
Aree associative della corteccia cerebrale . . . . .	275	Intensità . . . . .	311

Durata e adattamento . . . . .	311	<b>Vie nocicettive</b> . . . . .	346
Localizzazione . . . . .	312	Neuroni sensoriali primari . . . . .	346
Densità d'innervazione periferica . . . . .	312	Fibre afferenti primarie . . . . .	346
Acuità sensoriale . . . . .	312	Caratterizzazione dei nocicettori . . . . .	348
Soglia sensoriale . . . . .	313	Neuroni sensoriali secondari e corno dorsale . . . . .	348
<b>Principi organizzativi comuni</b>		Vie ascendenti . . . . .	352
<b>ai diversi sistemi sensoriali</b> . . . . .	313	Risposte segmentarie o dermatomeriche . . . . .	352
Concetti chiave . . . . .	315	Dal talamo alla corteccia cerebrale . . . . .	353
Lecture consigliate . . . . .	315	🔴 <i>Significato clinico dei sistemi nocicettivi</i>	
<b>17 Somestesia</b> . . . . .	317	<i>laterale e mediale.</i> . . . . .	355
<i>F. Benedetti, F. Conti</i>		Neuromatrice del dolore . . . . .	355
<b>Grandi funzioni somestetiche</b> . . . . .	317	Sistemi inibitori discendenti . . . . .	356
Meccanocezione . . . . .	317	🔴 <i>Inibizione del dolore</i>	
🔴 <i>A che cosa servono le impronte digitali?</i> . . . . .	318	<i>nella vita quotidiana.</i> . . . . .	356
Propriocezione . . . . .	319	<b>Sistemi endogeni di modulazione del dolore</b> . . . . .	358
🔴 <i>Somatotopia, densità d'innervazione</i>		Oppioidi . . . . .	358
<i>periferica, campi recettivi e acuità tattile.</i> . . . . .	320	🔴 <i>Farmacologia del sistema oppioide.</i> . . . . .	359
Termocezione . . . . .	320	🔴 <i>Oppioidi e sport: l'euforia del corridore.</i> . . . . .	359
Interocezione . . . . .	321	Endocannabinoidi . . . . .	359
<b>Meccanismi periferici della somestesia</b> . . . . .	322	Colecistochinina . . . . .	360
Meccanocettori . . . . .	322	<b>Differenze di genere</b> . . . . .	360
Meccanocettori della cute glabra . . . . .	322	<b>Dolore e piacere</b> . . . . .	360
Meccanocettori della cute villosa . . . . .	324	🔴 <i>Medicina e terapia del dolore.</i> . . . . .	361
Relazione tra scarica delle fibre afferenti		<b>Prurito</b> . . . . .	361
meccanocettive e sensazione . . . . .	324	<b>Appendice</b> Come si misura il dolore . . . . .	362
Propriocettori . . . . .	324	Concetti chiave . . . . .	363
Termocettori . . . . .	325	Lecture consigliate . . . . .	363
Meccanismo di trasduzione e basi molecolari . . . . .	325	<b>19 Visione</b> . . . . .	365
Canali coinvolti nella meccanocezione . . . . .	325	<i>P.P. Battaglini</i>	
Canali coinvolti nella termocezione . . . . .	326	<b>Ottica geometrica</b> . . . . .	365
Ruolo delle cellule epidermiche e gliali . . . . .	326	Lenti . . . . .	367
<b>Meccanismi centrali della somestesia</b> . . . . .	329	<b>Mezzi ottici dell'occhio</b> . . . . .	368
Componenti pretalamiche . . . . .	329	Cornea . . . . .	368
🔴 <i>Sindrome di Brown-Séquard</i> . . . . .	332	Cristallino . . . . .	368
🔴 <i>Effetti di lesioni delle colonne dorsali.</i> . . . . .	333	🔴 <i>Secrezione lacrimale</i> . . . . .	369
Territorio orofacciale . . . . .	333	Corpo vitreo . . . . .	369
🔴 <i>Lesioni del nervo trigemino</i> . . . . .	333	Umore acqueo . . . . .	370
Componenti talamocorticali . . . . .	333	<b>Formazione delle immagini sulla retina</b> . . . . .	370
Proprietà statiche dei neuroni		Emmetropia . . . . .	370
delle aree somestetiche I e II . . . . .	335	🔴 <i>Miopia, ipermetropia e astigmatismo</i> . . . . .	370
Proprietà dinamiche dei neuroni		Campo visivo . . . . .	371
delle aree somestetiche I e II . . . . .	337	🔴 <i>Patologie del campo visivo</i> . . . . .	372
Ruolo delle aree somestetiche		Azione della luce sulla retina . . . . .	372
nella percezione di stimoli somestetici . . . . .	338	Fotorecettori . . . . .	372
🔴 <i>Effetti di lesioni delle aree somestetiche</i>		Progressione dell'informazione nella retina . . . . .	374
<i>nell'uomo</i> . . . . .	339	Acuità visiva . . . . .	375
<b>Appendice</b> Rappresentazione corticale,		Frequenza critica di fusione . . . . .	376
geni ed evoluzione . . . . .	340	Adattamento al buio . . . . .	377
Concetti chiave . . . . .	342	Adattamento alla luce . . . . .	377
Lecture consigliate . . . . .	343	🔴 <i>Flusso ematico retinico</i> . . . . .	378
<b>18 Dolore</b> . . . . .	345	<b>Motilità intrinseca dell'occhio</b> . . . . .	378
<i>F. Benedetti</i>		<b>Visione dei colori</b> . . . . .	379
<b>Classificazione del dolore</b> . . . . .	345	Sintesi additiva . . . . .	379
		Luce e oggetti . . . . .	379

Pigmenti visivi . . . . .	380	Papille, gemme e cellule gustative. . . . .	421
Teorie sulla percezione dei colori . . . . .	380	Recettori gustativi e trasduzione degli stimoli . . . . .	422
🔗 <i>Daltonismo</i> . . . . .	381	Recettori per l'amaro . . . . .	422
<b>Vie visive centrali</b> . . . . .	382	Recettori per il dolce. . . . .	423
Via retinopretettale e riflessi pupillari alla luce . . . . .	383	Recettori per l'umami . . . . .	423
🔗 <i>Interesse clinico della miosi indiretta</i> . . . . .	384	Trasduzione gustativa per amaro,	
Via retinotettale e riflessi di orientamento . . . . .	384	dolce e umami . . . . .	423
Via retinogenicolocorticale e aree corticali visive. . . . .	384	Salato . . . . .	423
Nucleo genicolato laterale . . . . .	384	Acido. . . . .	424
Proiezioni genicolostriate . . . . .	385	Elaborazione dei segnali gustativi	
Organizzazione dell'area visiva primaria . . . . .	385	nelle gemme gustative. . . . .	424
<b>Visione della profondità</b> . . . . .	387	Vie centrali del sistema gustativo . . . . .	424
Stereopsi . . . . .	388	🔗 <i>Disfunzioni gustative</i> . . . . .	425
<b>Elaborazione dell'informazione visiva</b>		Concetti chiave . . . . .	426
<b>oltre l'area visiva primaria</b> . . . . .	389	Lecture consigliate . . . . .	426
Organizzazione delle funzioni visive . . . . .	390	<b>22 Organizzazione generale dei sistemi motori</b> . . . . .	427
Concetti chiave . . . . .	392	<i>F. Lacquaniti, G. Bosco</i>	
Lecture consigliate . . . . .	392	<b>Organizzazione dei sistemi motori</b> . . . . .	427
<b>20 Udito</b> . . . . .	393	<b>Effettori dei sistemi motori</b> . . . . .	428
<i>M. Pessia</i>		<b>Circuiti spinali</b> . . . . .	428
<b>Suono</b> . . . . .	393	Attività riflessa. . . . .	428
<b>Trasmissione meccanica dell'energia sonora</b> . . . . .	394	Funzioni ritmiche e automatiche . . . . .	429
🔗 <i>Ipoacusia e iperacusia</i> . . . . .	395	Postura . . . . .	429
Trasduzione mecanoelettrica . . . . .	397	<b>Movimenti volontari</b> . . . . .	429
Amplificazione cocleare delle onde sonore. . . . .	402	Aree corticali motorie . . . . .	430
🔗 <i>Emissioni otoacustiche</i>		Strutture sottocorticali . . . . .	430
<i>e potenziali evocati uditivi</i> . . . . .	404	Leggi di controllo dei movimenti volontari. . . . .	430
Trasmissione dei segnali sonori		Anticipazione motoria	
ai neuroni sensoriali. . . . .	404	e modelli interni del movimento. . . . .	432
<b>Vie acustiche centrali</b> . . . . .	405	🔗 <i>Compromissione</i>	
Localizzazione della sorgente sonora		<i>dell'anticipazione motoria</i> . . . . .	432
e costruzione della mappa acustica esterna. . . . .	406	Concetti chiave . . . . .	432
Aree corticali uditive. . . . .	408	Lecture consigliate . . . . .	432
🔗 <i>Protesi per la funzione uditiva</i> . . . . .	409	<b>23 Midollo spinale:</b>	
Concetti chiave . . . . .	411	<b>pool motoneuronali e riflessi spinali</b> . . . . .	433
Lecture consigliate . . . . .	411	<i>G. Luppino, D. Manzoni</i>	
<b>21 Olfatto e gusto</b> . . . . .	413	<b>Organizzazione generale del midollo spinale</b> . . . . .	433
<i>A. Menini, S. Pifferi</i>		Interneuroni spinali . . . . .	434
<b>Olfatto</b> . . . . .	413	Motoneuroni spinali . . . . .	435
Epitelio olfattivo. . . . .	413	<b>Riflessi</b> . . . . .	436
Recettori olfattivi. . . . .	414	Modulazione dell'attività riflessa . . . . .	437
🔗 <i>Un naso da Nobel</i> . . . . .	415	🔗 <i>Shock spinale</i> . . . . .	438
Trasduzione degli stimoli olfattivi. . . . .	415	Riflesso miotatico . . . . .	438
Adattamento . . . . .	416	Controllo centrale dei fusi neuromuscolari:	
Bulbo olfattivo . . . . .	416	i motoneuroni $\gamma$ . . . . .	441
Tipi di neuroni e struttura laminare . . . . .	417	Riflesso miotatico,	
Elaborazione dell'informazione sensoriale. . . . .	417	movimento e postura . . . . .	442
Corteccia olfattiva . . . . .	418	🔗 <i>Diagnostica neurologica</i> . . . . .	442
Corteccia olfattiva primaria . . . . .	418	Riflesso miotatico inverso . . . . .	443
Centri superiori. . . . .	420	Circuito inibitore ricorrente di Renshaw . . . . .	444
🔗 <i>Disfunzioni olfattive</i> . . . . .	420	Riflessi originanti	
<b>Gusto</b> . . . . .	420	dai meccanocettori cutanei e articolari . . . . .	444
🔗 <i>Sapore</i> . . . . .	420	Riflesso flessorio . . . . .	445





Circuiti premotori nel tronco encefalico	502	Circuito motorio	529
Collicolo superiore	503	Circuito oculomotore	529
Corteccia cerebrale	504	Circuito corteccia prefrontale	
Aree oculomotorie nei lobi frontali	505	dorsolaterale-nucleo caudato	530
Aree parietali e temporali	505	Circuito corteccia orbitofrontale	
Cervelletto	506	laterale-nucleo caudato	531
<b>Movimenti di vergenza</b>	506	Circuito area cingolata	
Concetti chiave	507	anteriore-striato ventrale	531
Lecture consigliate	507	Funzionamento del circuito motorio	531
<b>29 Cervelletto</b>	509	Rapporti dei gangli della base con il cervelletto	533
<i>F. Tempia</i>		Integrazione delle informazioni	533
<b>Funzioni del cervelletto</b>	510	<b>Neurofisiologia dei gangli della base</b>	534
<b>Elaborazione dei segnali nel cervelletto</b>	511	Striato	535
Proprietà elettrofisiologiche		🔴 <i>Malattia di Huntington</i>	535
della cellula di Purkinje	512	Putamen	535
Segnali provenienti		Nucleo caudato	535
dalla via delle fibre muscolari	512	Striato ventrale	537
Segnali provenienti		Sostanza nera	537
dalla via delle fibre rampicanti	512	Neuroni della parte compatta	537
Ruolo degli interneuroni inibitori	514	🔴 <i>Lesioni della sostanza nera</i>	537
🔴 <i>Può una sinapsi inibitoria</i>		Neuroni della parte reticolata	537
produrre eccitazione?	514	Nucleo subtalamico	538
Cellule di Golgi	514	🔴 <i>Lesioni del nucleo subtalamico</i>	538
Cellule stellate e cellule a canestro	515	Globo pallido interno	538
Principi di elaborazione dei segnali		Globo pallido esterno	538
in una microzona di corteccia cerebellare	515	🔴 <i>Lesioni del globo pallido</i>	538
<b>Funzione cerebellare: sede di modelli interni</b>	516	Tegmento del ponte	538
<b>Plasticità sinaptica cerebellare</b>		<b>Appendice</b> Neuroni dopaminergici	
<b>e apprendimento motorio</b>	517	mesencefalici e meccanismi	
Esempi di adattamento sensorimotorio	518	di ricompensa	540
<b>Funzioni specifiche</b>		<b>Appendice</b> Alterazioni del circuito motorio	
<b>delle suddivisioni cerebellari</b>	519	in alcune patologie dei gangli	
Vestibolocerebello: equilibrio del corpo		della base	542
e stabilizzazione oculare	519	Concetti chiave	544
🔴 <i>Lesioni del vestibolocerebello</i>	519	Lecture consigliate	544
Spinocerebello: esecuzione dei movimenti	519	<b>31 Controllo corticale del movimento</b>	545
🔴 <i>Lesioni dello spinocerebello</i>	521	<i>R. Caminiti, A. Battaglia-Mayer, V. Gallese</i>	
Cerebrocerebello:		<b>Controllo del comportamento</b>	
programmazione dei movimenti		<b>cognitivo motorio</b>	545
e funzioni cognitive e affettive	522	<b>Sistema parietofrontale</b>	547
Programmazione motoria	522	Area motoria primaria	547
Controllo delle funzioni sensoriali	523	🔴 <i>Lesioni dell'area motoria primaria</i>	549
Controllo delle funzioni cognitive	523	Codifica dei parametri del movimento	549
Controllo delle funzioni affettive	523	🔴 <i>Conseguenze delle lesioni di MI</i>	
🔴 <i>Lesioni del cerebrocerebello:</i>		sui movimenti di reaching	551
<i>sintomi psichiatrici</i>	523	Aree premotorie	551
<b>Appendice</b> Storia della fisiologia cerebellare	524	Area premotoria dorsale	
Concetti chiave	528	e apprendimento di associazioni	
Lecture consigliate	528	visuomotorie arbitrarie	552
<b>30 Gangli della base</b>	529	🔴 <i>Alterazioni della capacità di apprendere</i>	
<i>E. Scarnati</i>		associazioni arbitrarie	553
<b>Organizzazione dei circuiti paralleli</b>		Aree della circonvoluzione del cingolo	
corteccia cerebrale-gangli della base	529	e controllo dell'esito e delle conseguenze	
		di un movimento	553

🔗 <i>Lesioni</i>	
della corteccia cingolata anteriore . . . . .	553
Aree supplementari motorie	
e programmazione di intenzioni	
e di sequenze motorie . . . . .	553
Aree premotorie ventrali . . . . .	555
Circuito F5-area intraparietale anteriore . . . . .	555
Circuito F4-area intraparietale ventrale . . . . .	556
Circuito F5-PF/PFG . . . . .	557
Aree associative della corteccia parietale . . . . .	558
Proprietà topografiche . . . . .	559
Proprietà visive . . . . .	559
Proprietà oculomotorie . . . . .	559
Influenza della posizione dell'occhio . . . . .	560
Stabilità del mondo visivo	
durante i movimenti degli occhi . . . . .	560
Influenza della salienza degli stimoli visivi . . . . .	561
Circuito dell'attenzione selettiva	
e dell'intenzionalità oculomotoria . . . . .	561
Neuroni <i>reaching</i> . . . . .	561
Coordinazione occhio-mano . . . . .	563
Correzione delle traiettorie di movimento	
della mano . . . . .	563
Appendice   Sindrome del lobo parietale . . . . .	564
Concetti chiave . . . . .	567
Lecture consigliate . . . . .	568
<b>32 Apprendimento e memoria . . . . .</b>	<b>569</b>
P.G. Montarolo	
Classificazioni della memoria . . . . .	569
🔗 <i>Amnesie e studio della memoria</i> . . . . .	570
Memoria a breve e a lungo termine . . . . .	570
Memoria non dichiarativa . . . . .	571
Apprendimento non associativo . . . . .	571
Apprendimento associativo . . . . .	571
🔗 <i>Condizionamento avversivo</i> . . . . .	574
Strutture nervose coinvolte . . . . .	574
<i>Imprinting</i> . . . . .	575
Memoria dichiarativa . . . . .	575
Strutture nervose coinvolte . . . . .	575
🔗 <i>Il caso di H.M.</i> . . . . .	576
False memorie . . . . .	579
Appendice   Studio della memoria spaziale . . . . .	581
Concetti chiave . . . . .	582
Lecture consigliate . . . . .	582
<b>33 Dominanza emisferica e corpo calloso . . . . .</b>	<b>583</b>
G. Tassinari	
Asimmetrie cerebrali . . . . .	583
Asimmetrie strutturali . . . . .	584
Differenze a livello microscopico . . . . .	585
Differenze a livello molecolare . . . . .	586
Asimmetrie funzionali . . . . .	586
Connessioni e disconnessioni	
tra gli emisferi cerebrali . . . . .	587
Effetti della disconnessione emisferica . . . . .	588
Integrazione semplice . . . . .	589
Integrazione complessa . . . . .	590
Dimostrazioni di asimmetria emisferica	
in soggetti sani . . . . .	590
Sistema visivo . . . . .	590
Sistema uditivo . . . . .	591
Sistema somestesico . . . . .	591
🔗 <i>Asimmetrie e patologie psichiatriche</i> . . . . .	591
Natura e origine della specializzazione	
emisferica . . . . .	591
Preferenza manuale . . . . .	592
Appendice   Funzioni cognitive complesse	
e <i>split-brain</i> . . . . .	592
Concetti chiave . . . . .	594
Lecture consigliate . . . . .	594
<b>34 Fisiologia delle emozioni . . . . .</b>	<b>595</b>
F. Keller	
Definizione delle emozioni . . . . .	595
Relazione tra emozioni	
e alterazioni corporee . . . . .	596
Controversia James-Cannon . . . . .	596
🔗 <i>L'espressione delle emozioni</i>	
negli animali e nell'uomo . . . . .	597
Parametri fisiologici come indici	
degli stati affettivi . . . . .	598
Espressioni facciali delle emozioni . . . . .	598
🔗 <i>Teoria del marcatore somatico</i> . . . . .	599
Neuroanatomia funzionale delle emozioni . . . . .	600
🔗 <i>Il ruolo delle emozioni</i>	
nei processi decisionali:	
la neuroeconomia . . . . .	601
🔗 <i>La corteccia prefrontale:</i>	
funzioni affettive e funzioni cognitive . . . . .	602
🔗 <i>Malattie psichiatriche</i> . . . . .	602
Ipotalamo . . . . .	602
🔗 <i>Ipotalamo e risposte affettive</i> . . . . .	603
🔗 <i>Lesioni dell'ipotalamo</i> . . . . .	603
Sostanza grigia periacqueductale . . . . .	603
Amigdala . . . . .	603
Studi negli animali . . . . .	604
Studi nell'uomo . . . . .	606
Corteccia prefrontale ventromediale	
e corteccia orbitofrontale . . . . .	607
Rappresentazione del valore affettivo	
di uno stimolo . . . . .	607
Regolazione delle emozioni . . . . .	608
Cognizione sociale . . . . .	609
Insula . . . . .	609
Gangli della base . . . . .	610
Appendice   Riconoscimento e classificazione	
delle emozioni . . . . .	611
Concetti chiave . . . . .	613
Lecture consigliate . . . . .	613

<b>35 Coscienza</b> .....	615	Sistema parasimpatico craniale .....	644
<i>G. Tononi, M. Massimini</i>		Sistema parasimpatico sacrale .....	645
<b>Fatti e paradossi riguardanti il rapporto</b>		Fibre afferenti .....	645
tra cervello e coscienza .....	615	Afferenze viscerali associate	
<b>Teoria dell'informazione integrata</b> .....	616	al sistema simpatico .....	646
Informazione .....	616	Afferenze viscerali associate	
Integrazione .....	617	al sistema parasimpatico .....	647
<b>Rapporti tra coscienza e cervello</b> .....	617	<b>Neurotrasmettitori</b>	
Sistema talamocorticale .....	617	<b>del sistema nervoso autonomo</b> .....	648
Cervelletto .....	618	Catecolamine surrenaliche .....	650
Sistemi attivanti .....	620	Ⓜ <i>Azioni farmacologiche</i>	
Vie sensoriali .....	620	<i>  sul sistema nervoso autonomo</i> .....	651
Vie motorie .....	620	<b>Funzioni integrate</b> .....	652
Gangli della base e circuiti corticosottocorticali .....	620	<b>Meccanismi di controllo superiore</b> .....	652
Circuiti intracorticali .....	621	Nucleo del tratto solitario .....	652
Disconnessioni anatomiche e funzionali .....	621	Ipotalamo .....	652
Sonno senza sogni .....	621	Conclusioni .....	653
Ⓜ <i>Sonno e coscienza: teoria e misure</i> .....	623	Concetti chiave .....	654
<b>Conclusioni</b> .....	624	Lecture consigliate .....	654
Concetti chiave .....	625		
Lecture consigliate .....	625		
<b>36 Linguaggio</b> .....	627	<b>38 Interazioni tra sistema nervoso</b>	
<i>G. Tassinari, G. Buccino</i>		<b>e sistema immunitario</b> .....	655
<b>Produzione del linguaggio</b> .....	627	<i>N. Belluardo</i>	
Fonazione .....	627	<b>Influenze del sistema nervoso</b>	
Fonetica .....	628	<b>  sul sistema immunitario</b> .....	655
<b>Cenni di psicolinguistica e neurolinguistica</b> .....	628	Regolazione nervosa diretta .....	655
<b>Organizzazione nervosa del linguaggio</b> .....	629	Ⓜ <i>Prove sperimentali dell'esistenza</i>	
Localizzazione delle componenti del linguaggio .....	629	<i>  di un'interazione tra sistema nervoso</i>	
Ⓜ <i>Schema classico delle afasie</i> .....	630	<i>  e sistema immunitario</i> .....	656
Livello fonologico .....	631	Riflessi neuroinfiammatori locali .....	656
Livello semantico .....	631	Ⓜ <i>Alterazioni delle interazioni</i>	
Livello morfosintattico .....	632	<i>  tra i sistemi immunitario e nocicettivo</i> .....	658
<b>Linguaggio e dominanza emisferica</b> .....	632	Regolazione umorale .....	658
<b>Sviluppo del linguaggio</b> .....	633	Ruolo dei glucocorticoidi .....	659
Ⓜ <i>Secondo linguaggio</i> .....	634	Azioni di altri ormoni .....	660
Come avviene lo sviluppo del linguaggio		Ⓜ <i>Stress e risposte immunitarie</i> .....	660
nell'individuo .....	634	<b>Influenze del sistema immunitario</b>	
<b>Appendice</b> Le basi neurali della semantica:		<b>  sul sistema nervoso</b> .....	660
la prospettiva del linguaggio		Ⓜ <i>Ruolo dell'interazione</i>	
incarnato .....	635	<i>  tra i sistemi nervoso e immunitario</i>	
Concetti chiave .....	637	<i>  nel mantenimento dell'omeostasi</i> .....	661
Lecture consigliate .....	637	Ruolo delle citochine .....	662
<b>37 Sistema nervoso autonomo</b> .....	639	<b>Significato funzionale</b>	
<i>R. Giuffrida (con la collaborazione di Debora Lo Furno)</i>		<b>  della risposta neuroendocrina alle infezioni</b> ...	663
<b>Organizzazione morfofunzionale</b> .....	639	<b>Interazione tra microbiota intestinale,</b>	
Funzioni del sistema nervoso autonomo .....	639	<b>  sistema immunitario</b>	
Sistema simpatico .....	641	<b>  e sistema nervoso centrale</b> .....	663
Neuroni pregangliari .....	641	Ⓜ <i>Disfunzioni dell'asse microbiota-sistema</i>	
Gangli simpatici .....	641	<i>  immunitario-sistema nervoso centrale</i> ...	665
Fibre postgangliari .....	642	<b>Interazione neuroimmunitaria</b>	
Innervazione simpatica degli organi .....	642	<b>  nel sistema nervoso centrale</b> .....	665
Sistema parasimpatico .....	644	Concetti chiave .....	667
		Lecture consigliate .....	668
		<b>Indice analitico</b> .....	669

# Indice del volume 2

## Sezione II SISTEMA ENDOCRINO

- 39 Principi generali di fisiologia endocrina  
*E. Palma*
- 40 Asse ipotalamoipofisario e regolazione delle funzioni endocrine  
*E. Palma*
- 41 Regolazione endocrina della crescita e dello sviluppo  
*V. Tancredi*

## Sezione III SANGUE E SISTEMA CARDIOVASCOLARE

- 42 Sangue ed emostasi  
*P. d'Ascanio (con la collaborazione di Ugo Faraguna)*
- 43 Attività elettrica del cuore  
*D. DiFrancesco*
- 44 Attività meccanica del cuore  
*A. Zaza*
- 45 Circolazione sistemica: principi di emodinamica e proprietà fisiche del sistema arterioso  
*A. Zaza*
- 46 Circolazione sistemica: microcircolazione, sistemi venoso e linfatico ed emoreologia  
*A. Colantuoni (con la collaborazione di Dominga Lapi)*
- 47 Circolazioni distrettuali  
*G. Molinari*

## Sezione IV SISTEMA RESPIRATORIO

- 48 Organizzazione generale del sistema respiratorio  
*G. Ferretti*

- 49 Meccanica respiratoria  
*G. Ferretti*

- 50 Scambi gassosi  
*G. Ferretti*

- 51 Rapporto ventilazione-perfusione  
*G. Ferretti*

- 52 Controllo chimico e nervoso della respirazione  
*F. Bongiani*

## Sezione V SISTEMA GASTROINTESTINALE E NUTRIZIONE UMANA

- 53 Fisiologia della nutrizione  
*R. Giuffrida*

- 54 Sistema nervoso enterico  
*C. Sternini, R. De Giorgio*

- 55 Motilità del sistema gastrointestinale  
*V. Ricci*

- 56 Secrezioni del sistema gastrointestinale  
*V. Ricci*

- 57 Digestione e assorbimento  
*V. Ricci*

## Sezione VI COMPARTIMENTI IDRICI E SISTEMA RENALE

- 58 Introduzione alla funzione renale e al bilancio idrosalino  
*R. Fesce, F. Benfenati*

- 59 Funzioni glomerulari  
*R. Fesce, F. Benfenati*

- 60 Funzioni tubulari  
*R. Fesce, F. Benfenati*

61 **Regolazione dell'osmolalità**  
*R. Fesce, F. Benfenati*

62 **Regolazione e autoregolazione renale**  
*R. Fesce, F. Benfenati*

**Sezione VII**  
**FUNZIONI OMEOSTATICHE**  
**E ADATTATIVE INTEGRATE**

**I. Fisiologia delle grandi regolazioni integrate**

63 **Controllo del pH dell'organismo**  
*R. Fesce*

64 **Regolazione della temperatura corporea**  
*R. Giuffrida (con la collaborazione di Giuliana Mannino)*

65 **Regolazione endocrina  
del metabolismo di calcio, fosforo e glucosio**  
*A. Colantuoni*

66 **Regolazione della pressione arteriosa  
e della distribuzione del volume ematico**  
*I. Rivolta*

67 **Regolazione delle funzioni  
sessuali e riproduttiva**  
*A. Colantuoni*

**II. Fisiologia degli adattamenti**

68 **Fisiologia e biomeccanica  
della locomozione**  
*A.E. Minetti*

69 **Fisiologia dell'esercizio fisico:  
adattamenti metabolici**  
*C. Capelli*

70 **Fisiologia dell'esercizio fisico:  
adattamenti cardiorespiratori**  
*C. Capelli*

71 **Fisiologia dell'esercizio fisico:  
adattamenti muscolari**  
*R. Bottinelli*

72 **Adattamento all'altitudine  
e alle profondità marine**  
*G. Ferretti*

73 **Adattamenti all'assenza di gravità**  
*P. d'Ascanio*

74 **Fisiologia dell'invecchiamento**  
*A. Cellerino*

**Indice analitico**