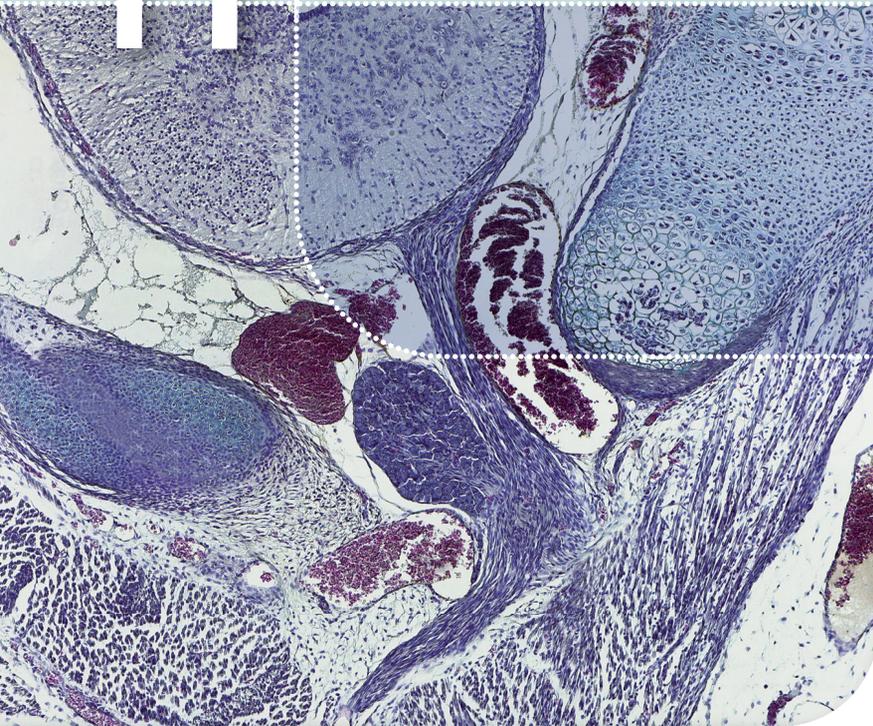




Gli emisferi cerebrali, rivestiti dalla pia, risultano di solchi e circonvoluzioni. Al di sotto della esile membrana piaie, il microcosmo delle cellule cerebrali con le loro connessioni, le loro associazioni e le loro diramazioni proiettate verso altre regioni cerebrali. Quindici miliardi di cellule o più che si collegano fra loro costituendo, mediante migliaia di connessioni trasversali, una rete inestricabile, visibile soltanto a forti ingrandimenti, quando colorata, come nell'immagine proposta, con i metodi dell'impregnazione argentea. Quindici miliardi di neuroni, collegati fra loro in un intimo rapporto di "risonanza" attraverso un codice ancora del tutto sconosciuto.



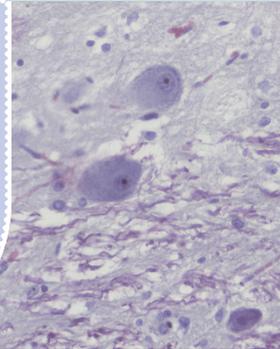
L'asse encefalo-spinale origina dall'ectoderma embrionale quando, completata la fase della gastrula dorsale dell'ectoderma, si sono determinati i tre foglietti germinativi. Sulla linea mediana si disegna dapprima un solco, quello della *linea primitiva*. Su questo solco, come su di un fulcro mediano si sollevano due pieghe, le pieghe neurali, che poi incurvandosi, danno luogo alla *doccia neurale*. Le pieghe si saldano dorsalmente e, delaminandosi dal restante ectoderma, costituiscono il *tubo neurale*. La chiusura del tubo neurale si realizza prima a livello dorsale e più tardivamente a livello cefalico e caudale. La porzione corrispondente alla regione del capo si trasforma nell'*encefalo*; quella corrispondente al tronco, nel *midollo spinale* fetale. La regione encefalica si suddivide in più vescicole che vanno incontro ad un accrescimento ineguale. Questa regione si ripiega in avanti, formando così la curva nucale, che stabilisce un limite netto tra il segmento encefalico e il segmento midollare.

Microfotografia di una sezione di midollo spinale fetale. In basso e al centro dell'immagine, la radice dorsale di un nervo spinale e il ganglio della radice, posto tra il corpo vertebrale e il peduncolo della lamina, per gran parte ancora cartilaginei. Col. Gomori, 10×.

11.1 GLI ELEMENTI COSTITUTIVI DEL SISTEMA NERVOSO

11.2 IL SISTEMA NERVOSO CENTRALE

11.3 IL SISTEMA NERVOSO PERIFERICO

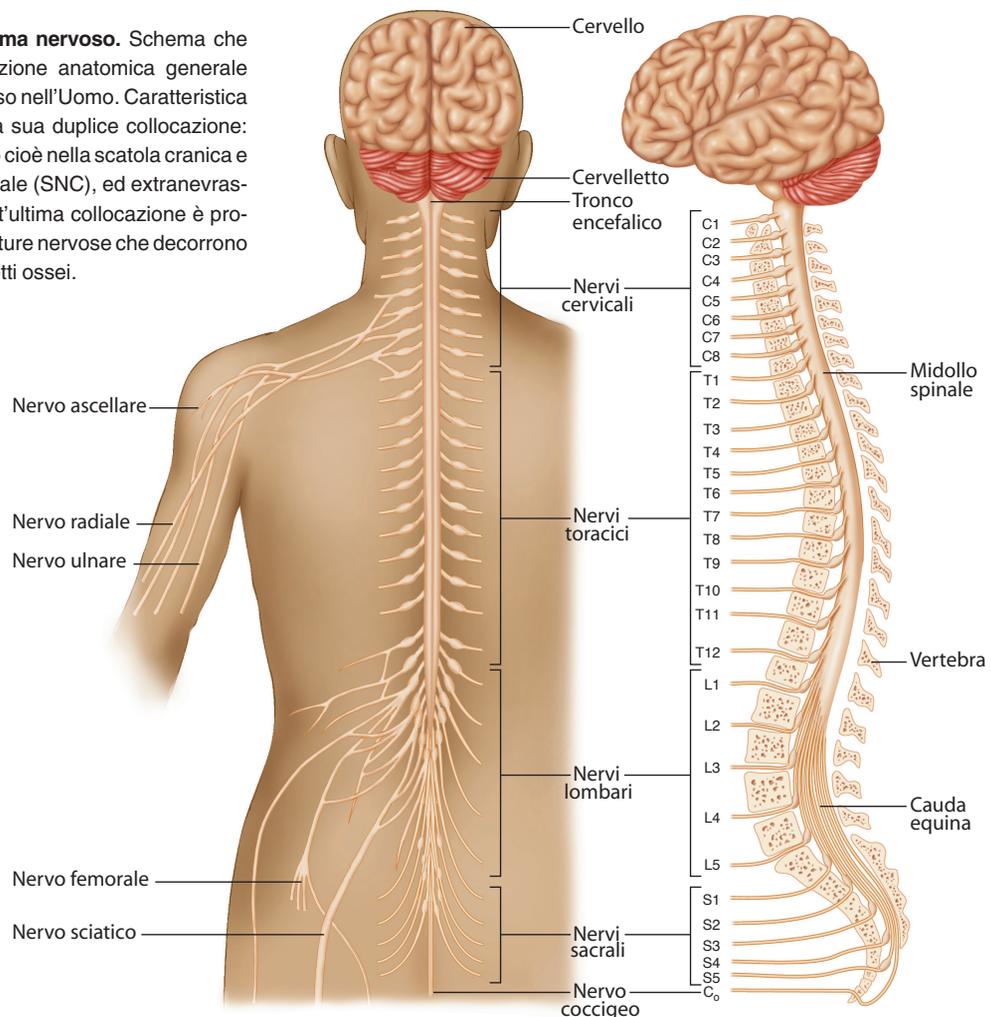


Il sistema nervoso è costituito da un insieme di organi in continuità e in connessione reciproca, che interagiscono funzionalmente con le altre parti del corpo, in genere con gli organi di tutti gli altri apparati sui quali esercitano la loro influenza e dai quali ricevono informazioni.

Il sistema è suddiviso in *sistema nervoso centrale*, anche chiamato sistema nervoso cerebrospinale o della vita di relazione, e *sistema nervoso periferico*.

Il **sistema nervoso centrale** (SNC) occupa una posizione assiale e viene pertanto detto anche *nevrasse*, ed è costituito da complesse strutture quali l'*encefalo* e il *midollo spinale* (Fig. 11.1). L'encefalo è racchiuso in una sorta di scatola ossea, il cranio, ed è costituito da tre porzioni: *cervello*, *cervelletto* e *tronco encefalico*; quest'ultimo, a sua volta, è costituito da *mesencefalo*, *ponte* e *bulbo*. Il midollo spinale rappresenta la porzione extracranica del SNC, accolto nel canale vertebrale, formato dalla

Fig. 11.1 Sistema nervoso. Schema che illustra la disposizione anatomica generale del sistema nervoso nell'Uomo. Caratteristica fondamentale è la sua duplice collocazione: nevrassiale, posto cioè nella scatola cranica e nel canale vertebrale (SNC), ed extranevrassiale (SNP); quest'ultima collocazione è propria di tutte le strutture nervose che decorrono all'esterno dei ricetti ossei.



sovrapposizione delle vertebre, il midollo termina con una formazione detta *cono midollare* che raggiunge il tratto lombare della colonna vertebrale, generalmente a livello delle vertebre L₁-L₃; la sua estensione fibrosa o *filum terminale* si spinge fino al tratto coccigeo. Il midollo spinale collega il SNC al SNP tramite i nervi spinali (Fig. 11.2).

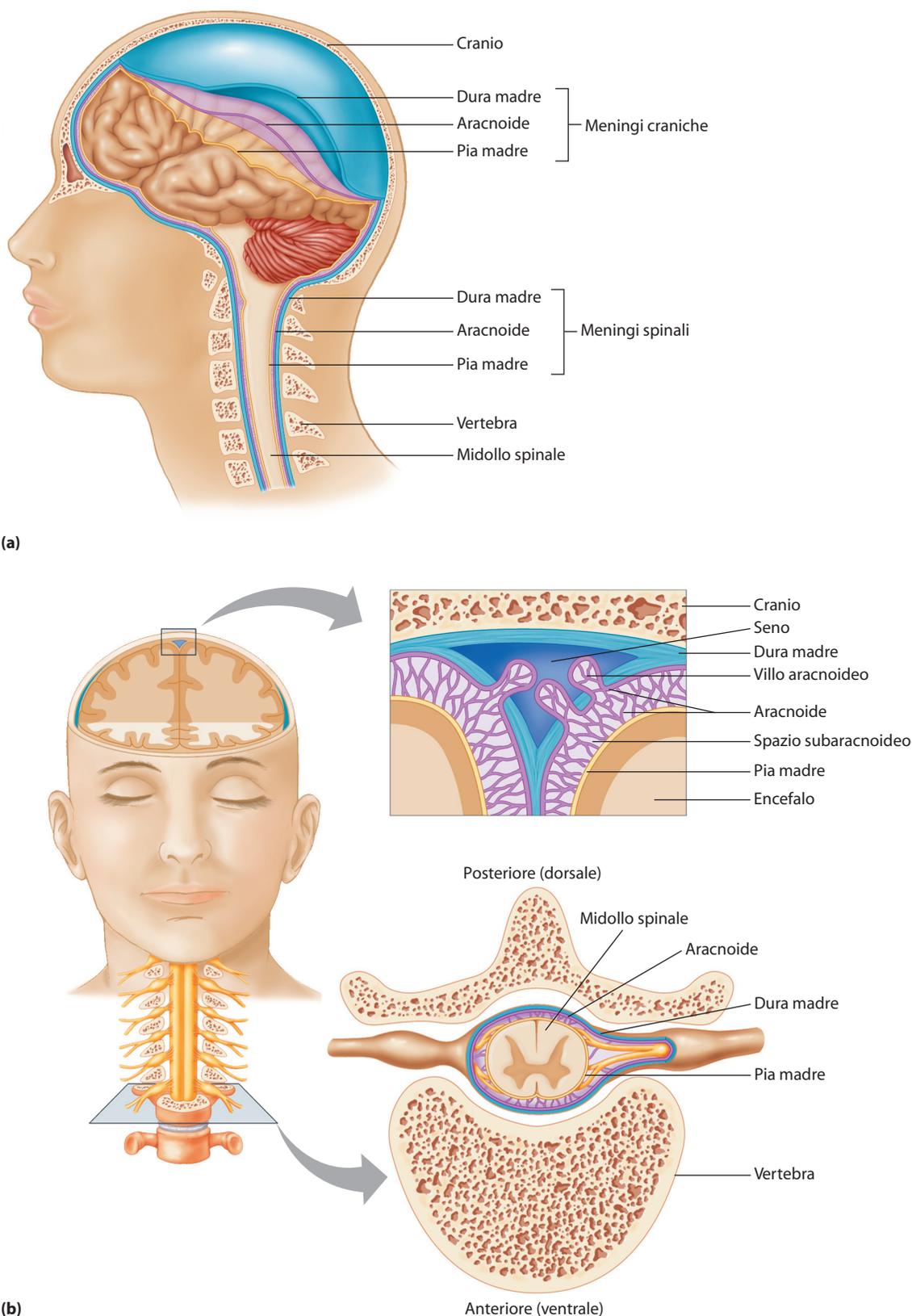


Fig. 11.2 Sistema nevassiale. Rappresentazione schematica in (a) delle strutture di protezione del sistema nevassiale e delle strutture ossee del cranio e della colonna vertebrale; in (b) i rivestimenti meningeali, localizzati tra la componente ossea e il tessuto nervoso. Il liquido cerebro-spinale all'interno dello spazio subaracnoideo.

Il **sistema nervoso periferico** (SNP) è disposto al di fuori del nevrasse ed è costituito dai *gangli cerebrospinali* e dai *nervi cranici e spinali*, che portano informazioni, in passaggio o dirette, al SNC. Sotto l'aspetto funzionale il SNP è suddiviso in *volontario* o *somatico* e *involontario* o *vegetativo* o *viscerale* o *autonomo*. In particolare, il sistema nervoso autonomo (SNA) rappresenta la porzione del SNP che innerva le ghiandole, la muscolatura cardiaca e quella liscia degli organi e dei vasi sanguigni, interessando le funzioni del corpo normalmente sotto il controllo inconscio (ritmo cardiaco, circolazione sanguigna, respirazione, digestione, etc.). Il SNA è a sua volta suddiviso in *simpatico* o *ortosimpatico* (toraco-lombare), *parasimpatico* (cranio-sacrale) e *metasimpatico* (enterico). Sia il sistema nervoso somatico sia il sistema nervoso vegetativo vengono controllati e coordinati dal SNC (Fig. 11.3).

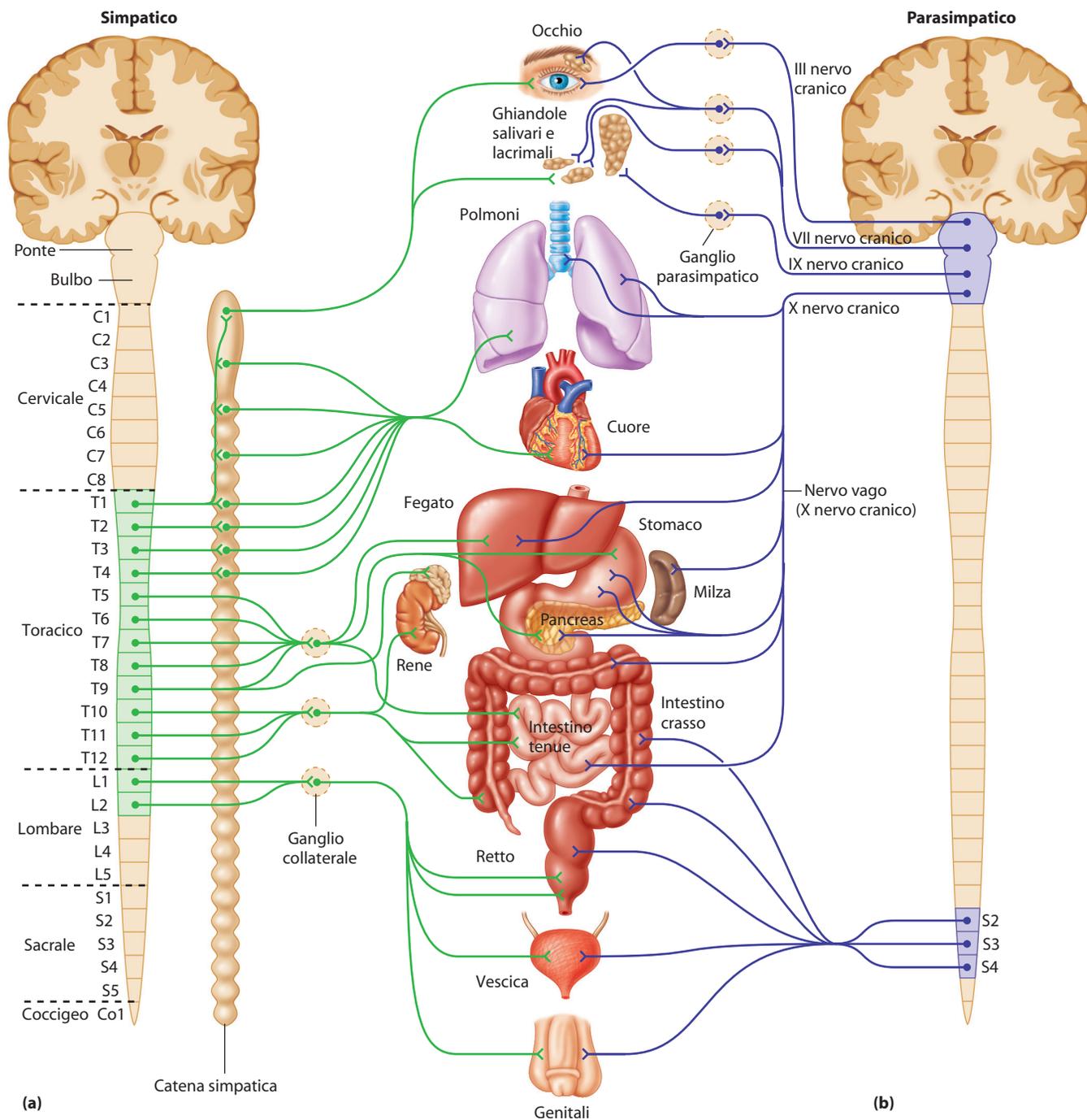


Fig. 11.3 Sistema nervoso autonomo. Disposizione generale dei sistemi simpatico e parasimpatico. Le vie nervose del sistema simpatico sono mostrate in verde, quelle del parasimpatico in viola. In genere, entrambe le branche del SNA innervano gli stessi organi.

11.1 GLI ELEMENTI COSTITUTIVI DEL SISTEMA NERVOSO

Gli elementi costitutivi del sistema nervoso sono essenzialmente dati da *cellule nervose* o *neuroni* e da *cellule gliali* o *neuroglia*.

I neuroni costituiscono gli elementi attivi del sistema nervoso; le cellule della glia rappresentano invece una sorta di elementi di connessione intimamente collegati con gli elementi nervosi, ai quali forniscono un supporto fisico e metabolico.

Cellule nervose

Le cellule nervose o neuroni, con le loro particolari attribuzioni funzionali (eccitabilità, conducibilità e secrezione), conferiscono agli organi del sistema specifiche e caratteristiche proprietà. Nonostante la notevole variabilità di forma e grandezza, le cellule nervose presentano tutte la stessa struttura fondamentale (Fig. 11.4).

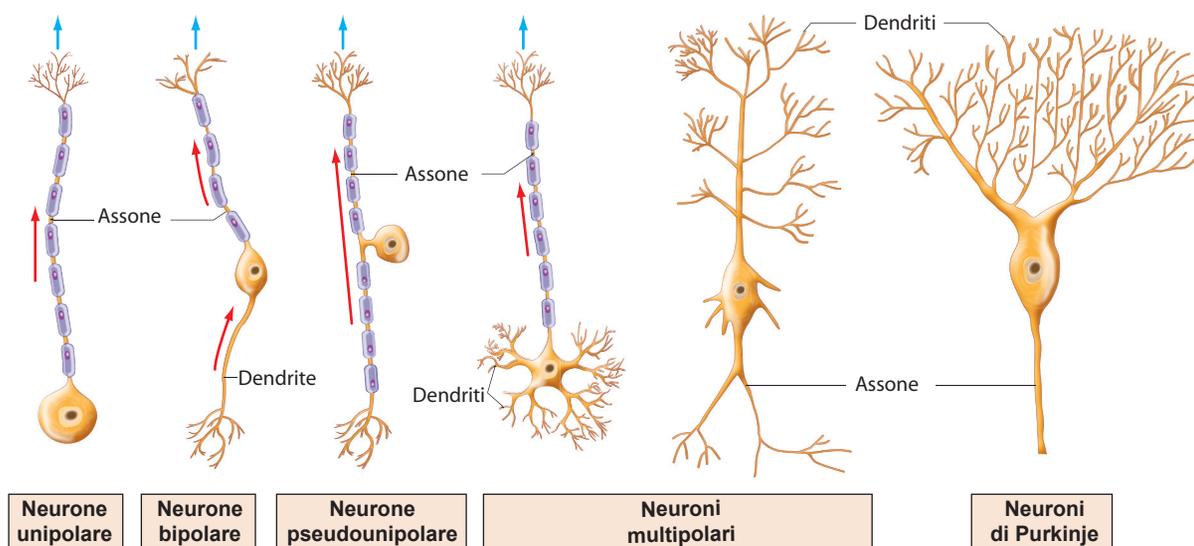


Fig. 11.4 Neuroni. Rappresentazione schematica dei diversi tipi e forme di neuroni. I neuroni pseudounipolari (unipolari), bipolari e i neuroni postgangliari hanno il loro corpo al di fuori del S.N.C. I neuroni con funzione integrativa sono presenti nel SNC e alcuni di essi hanno estese arborizzazioni dendritiche che rendono agevole la loro identificazione.

La maggior parte dei neuroni è composta infatti da un *corpo cellulare*, detto anche *soma*, *pericario* o *pirenoforo*, dal quale si estendono numerosi prolungamenti, i *dendriti*, e da un singolo processo nervoso sottile di calibro uniforme, l'*assone* o *neurite* (Fig. 11.5).

- ❑ Il **corpo cellulare** dei neuroni ha forma assai variabile (sferica, ovoidale, fusata, piramidale, stellata) ed è in gran parte occupato da un nucleo, per lo più tondeggiante, provvisto di un voluminoso nucleolo, e da un'abbondante quantità di aggregati di ribosomi e di reticolo endoplasmatico rugoso, disposti in zolle (*sostanza di Nissl*), che si estendono fino alla radice dei prolungamenti dendritici maggiori. Nel corpo neurale non mancano i comuni organuli citoplasmatici, come pure un complesso citoscheletro composto da filamenti intermedi e neurotubuli, organizzati in fasci paralleli anche per tutta la lunghezza dell'assone e dei dendriti. Frequente è pure il riscontro di granuli di pigmento come, ad esempio, la *melanina*, che all'intero nucleo mesencefalico del *locus niger* finisce col conferire una marcata e specifica colorazione scura, o la *lipofuscina*, una sostanza giallo bruna che tende ad accumularsi con l'età nei grandi motoneuroni del midollo spinale.
- ❑ I **dendriti**, variabili per numero, forma ed estensione, sono arborizzazioni molto ramificate del pericario, con il quale presentano complete analogie strutturali. Molto sottili, i dendriti possono sia terminare in recettori sensitivi specializzati, sia formare sinapsi con neuroni vicini dai quali ricevono stimoli. La superficie dei dendriti non è liscia per la presenza delle cosiddette *spine dendritiche*, strutture ricche di actina che rappresentano la sede delle sinapsi. Da un punto di vista funzionale i dendriti sono la parte del neurone che riceve informazioni e trasmette gli impulsi verso il corpo cellulare.
- ❑ L'**assone** è generalmente un processo unico più sottile e, di solito, molto più lungo dei dendriti; di calibro uniforme in tutta la sua lunghezza, differisce dal resto del citoplasma in quanto non contiene sostanza di Nissl. L'assone prende origine da una ben precisa zona del corpo cellulare,

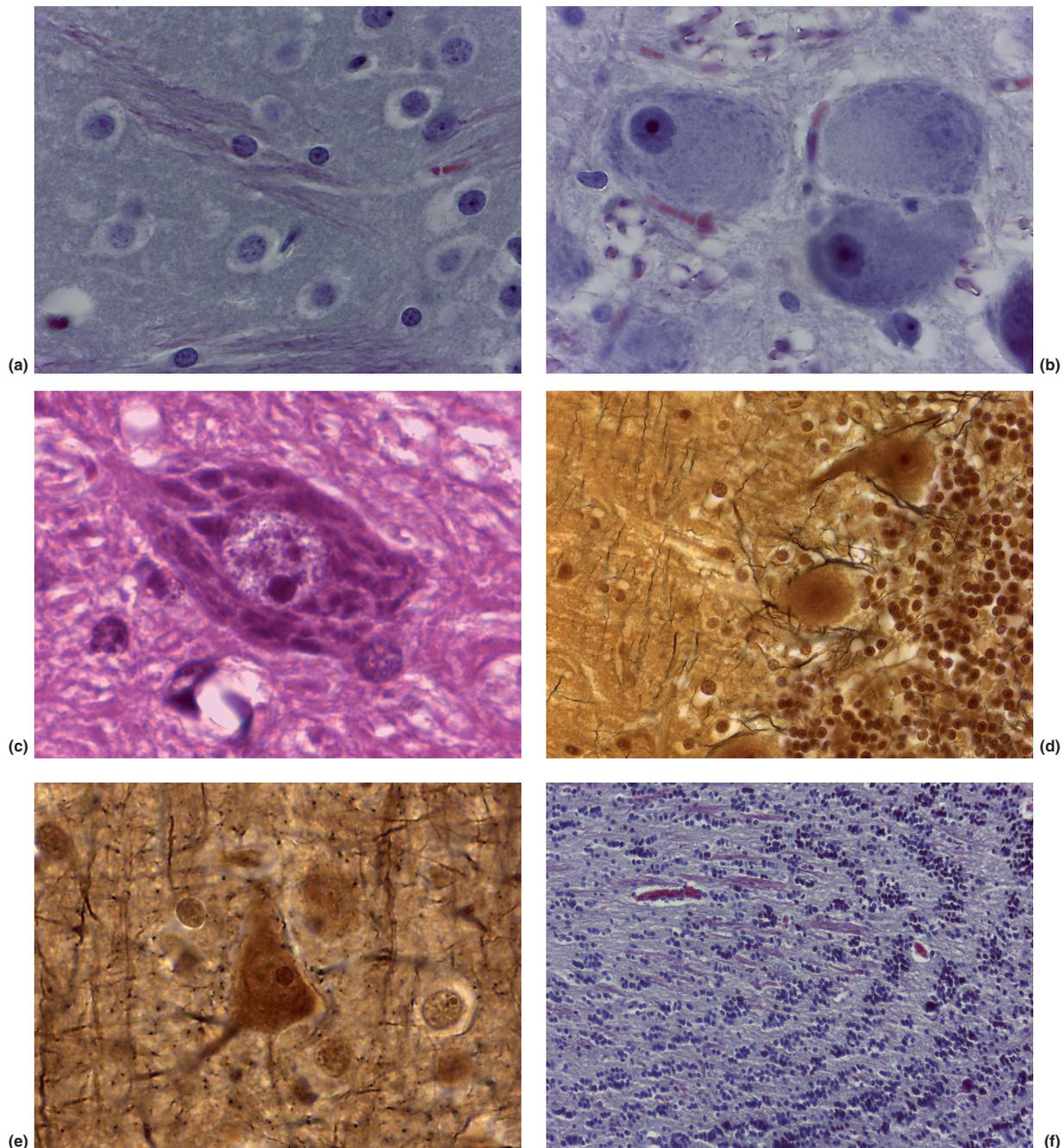


Fig. 11.5 Le diverse morfologie dei neuroni e i loro processi. In (a) neuroni polimorfi del IV strato cerebrale. Col. Blu di toluidina, 20×. In (b) zolle basofile nel citoplasma di voluminose cellule del SNC. In (c) neurone mesencefalico (substantia nigra). Col. E&E, 40×. In (d) neuroni di Purkinje e i loro processi situati tra gli strati molecolari e granulari della corteccia cerebellare. Col. Impregnazione argenticca, 40×. In (e) un neurone piramidale con dendriti e assona basale. Col. Impregnazione argenticca, 40×. In (f) i piccoli neuroni del corpo genicolato, disposti in lamine incurvate a ferro di cavallo. Col. Blu di toluidina, 20×.

il cono di emergenza o monticolo assonale; lungo il suo decorso, esso può emettere rami collaterali e la sua parte terminale può risolversi in numerose ramificazioni che, alle loro estremità, presentano una piccola dilatazione o varicosità denominata *bottone terminale*.

L'assone è avvolto da un involucro, il *neurilemma*, formato nel SNC da particolari cellule satelliti, dette *cellule neurilemmali* o *cellule di Schwann* e da *oligodendrociti* nel SNC, che forniscono un supporto sia strutturale sia metabolico alle sottostanti cellule nervose. I rapporti fra cellule satelliti e assoni sono variabili. Le cellule di Schwann possono sia fornire un singolo strato di avvolgimento intorno ai cilindri, sia formare attorno ad essi più e più giri di spessore variabile. Si distinguono così *fibre nervose mieliniche*, intorno alle quali si organizza una spessa guaina neurilemmale, e *fibre nervose amieliniche*, che mostrano invece un rapporto piuttosto semplice con le cellule di Schwann.

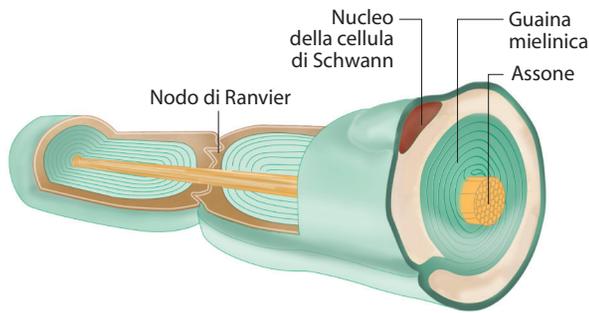


Fig. 11.6 Fibre mieliniche – Cellula di Schwann. Rappresentazione schematica di una cellula di Schwann che si avvolge più volte attorno all'assone di un neurone del SNP, formando un manicotto che scherma la fibra dal flusso ionico. Lungo le fibre mieliniche la guaina mielinica presenta caratteristiche interruzioni, i nodi di Ranvier, che consentono una conduzione del segnale elettrico più rapida.

- Le **fibre nervose mieliniche** sono formate da assoni rivestiti di una guaina di cellule di Schwann. Nelle fibre mieliniche la guaina s'interrompe periodicamente a livello dei cosiddetti *nodi di Ranvier*, interstizi di $0,5 \mu\text{m}$, che si osservano esclusivamente nelle fibre del sistema nervoso periferico. L'involucro neurilemmale è cioè formato da una serie di cellule di Schwann che si dispongono a circondare segmenti successivi della fibra medesima (Fig. 11.6). Laddove due cellule di Schwann contigue si pongono in rapporto, si costituisce un nodo di Ranvier; un tratto di assone che manca di guaina mielinica. Nel tratto che corrisponde al nodo di Ranvier l'assone si presenta leggermente dilatato. In particolare, in corrispondenza del nodo si stabilisce uno stretto rapporto tra il plasmalemma della cellula di Schwann e quello di un assone. Il plasmalemma assonale a livello del nodo è particolarmente ispessito¹. Ispessimenti del plasmalemma assonale si trovano anche nella regione del cono di emergenza, che presenta un'analogia bassa soglia di eccitabilità.
- Le **fibre nervose amieliniche** sono avvolte dal citoplasma delle cellule di Schwann in maniera ben differente da quanto appena descritto per le fibre mieliniche. In generale diversi assoni di piccolo diametro (ad esempio quelli del sistema nervoso autonomo e le piccole fibre dolorifiche) sono circondati da un singolo prolungamento citoplasmatico delle cellule di Schwann, il cui plasmalemma s'introflette a delimitare spazi in cui trovano posto le fibre nervose (Fig. 11.7). La superficie esterna della cellula di Schwann è delimitata da una lamina basale e le singole introflessioni del plasmalemma, che si portano a rivestire gli assoni, costituiscono altrettanti mesassoni².

Le fibre amieliniche si differenziano da quelle mieliniche per le seguenti ragioni: nelle prime, una sola cellula neurilemmale costituisce l'involucro di molte fibre nervose; nelle seconde, invece, una sola cellula di Schwann avvolge ripetutamente una singola fibra; infine, il diametro delle fibre nervose amieliniche è sempre inferiore a quello delle fibre mieliniche.

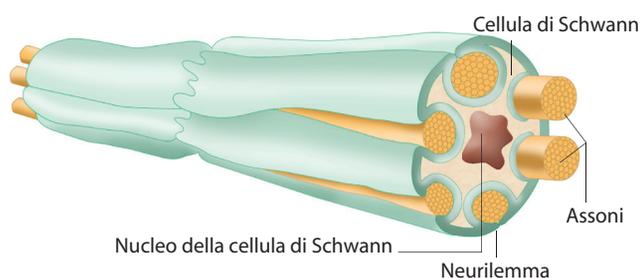


Fig. 11.7 Fibre amieliniche. Molte fibre del SNC e anche del SNP sono amieliniche. Nel SNP, comunque, le fibre amieliniche sono ricoperte da cellule di Schwann. In questo caso, una cellula di Schwann raccoglie numerose fibre di piccole dimensioni in invaginazioni della sua superficie.

¹ La struttura delle fibre nervose mieliniche in corrispondenza dei nodi spiega la bassa soglia di eccitabilità della regione nodale e la particolare modalità di conduzione, nota come *conduzione saltatoria* in base al fatto che il potenziale d'azione salta da un nodo all'altro, facilitando la conduzione degli assoni sia in termini di velocità che di distanza. Gli ispessimenti del plasmalemma assonico che si osservano nella regione nodale sembrerebbero rappresentare strutture che si oppongono al flusso ionico attraverso la membrana, impedendo una diffusione dell'eccitamento dalla regione nodale alla regione internodale.

² Per mesassone s'intende la zona di adesione fra le facce extracellulari di una medesima membrana plasmatica di una cellula di Schwann.

Approfondimento 11.1 – CARATTERISTICHE STRUTTURALI DI UN NEURONE

Una tipica cellula nervosa, come abbiamo visto, comprende tre principali componenti: un corpo cellulare o neurosoma e due tipi di processi neuronali, che sono in contatto con altre cellule tramite delle complesse connessioni, i dendriti e un assone. Il centro di controllo del neurone è il neurosoma che è provvisto di:

- un nucleo con cromatina dispersa in fini granuli (eucromatina) e un evidente nucleolo;
- un neuroplasma (pericarion) stipato di cisterne di reticolo endoplasmatico rugoso, disposte fra loro in posizione parallela, a costituire quel tipico ammasso di materiale (sostanza di Nissl) che, in microscopia ottica, si mostra intensamente cromofilo soprattutto dopo colorazione con coloranti basici di anilina;
- un ricco corredo di ribosomi, costituito in prevalenza di poliribosomi, che si estendono anche ai dendriti, dove assumono la forma di tubuli ramificati e anastomizzati;
- un reticolo endoplasmatico liscio ben sviluppato, fatto di vescicole e tubuli dispersi in tutto il corpo cellulare, soprattutto in prossimità del plasmalemma;
- un apparato di Golgi molto sviluppato, costituito da ammassi arciformi di cisterne piatte, intorno alle quali si osservano piccole vescicole tondeggianti;
- numerosi lisosomi, corpi multivescicolari, granuli di lipofuscina e mitocondri piuttosto piccoli, tondeggianti o allungati, provvisti di tipiche creste lamellari.

Caratteristica delle cellule nervose è la presenza di un citoscheletro formato da numerosi filamenti intermedi (neurofilamenti) e microtubuli (neurotubuli), organizzati in fasci paralleli. Distribuito in tutto il pericarion e in tutta la lunghezza dell'assone e dei dendriti, il citoscheletro riveste grande importanza sia per la funzione di sostegno degli organuli sia per le modificazioni di forma dell'intera cellula. I microtubuli svolgono anche un essenziale ruolo nel trasporto delle vescicole e degli organuli, in movimento all'interno del corpo cellulare e lungo l'assone (Fig. 11.8).

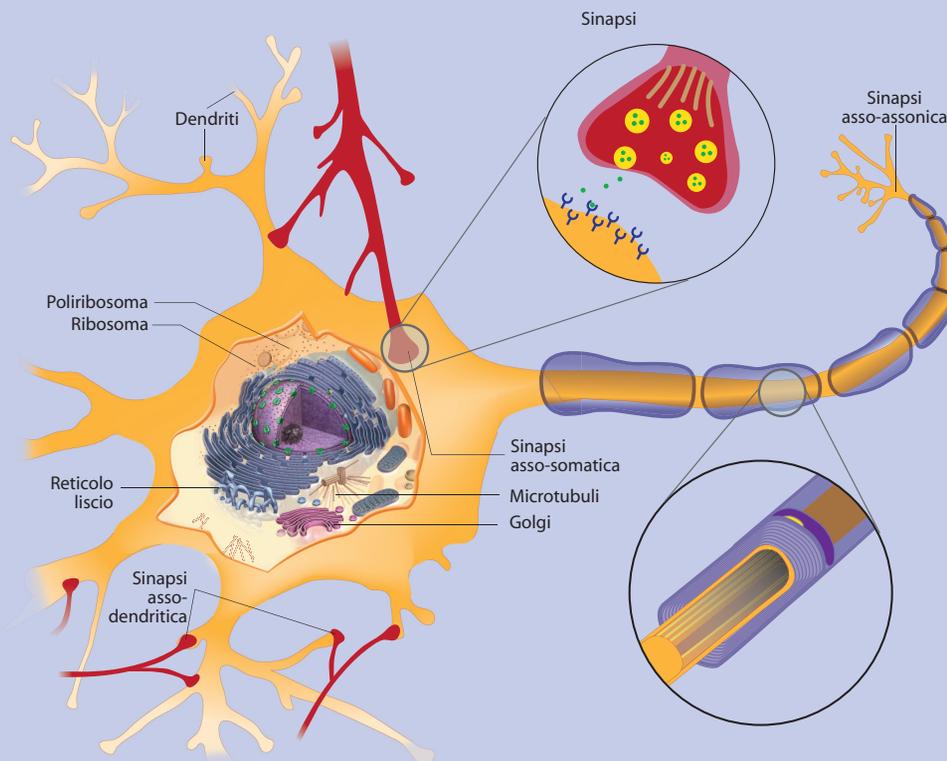


Fig. 11.8 Motoneurone. Lo schema mostra le principali caratteristiche ultrastrutturali del neurone, in questo caso un motoneurone.

Le cellule nervose, per loro natura, non sono in grado di essere sostituite. A causa del loro grado di differenziazione perdono la capacità di dividersi. Tuttavia in circostanze particolari, le fibre nervose periferiche rigenerano attraverso la crescita dell'assone. Perché ciò sia possibile è indispensabile l'integrità del paricarion e dei rivestimenti di Schwann che servono da strutture guida.

La rigenerazione dell'assone è un meccanismo complesso. In primo luogo i fasci nervosi degenerati sono eliminati tramite fagocitosi, contemporaneamente le cellule di Schwann si dividono alle estremità prossimali e distali del nervo, formando nuove guaine mieliniche. Gli assoni crescono di 1-2 mm al giorno e si invaginano nelle nuove guaine di rivestimento che si sono sviluppate, per raggiungere, dopo circa sei mesi, la morfologia iniziale.

Osservazioni più recenti hanno fatto accumulare evidenze a favore della formazione di nuovi neuroni (neurogenesi) ne SN, in particolare nell'ippocampo e nella mucosa olfattoria dove si è osservato neoformazione di recettori neuro olfattori.

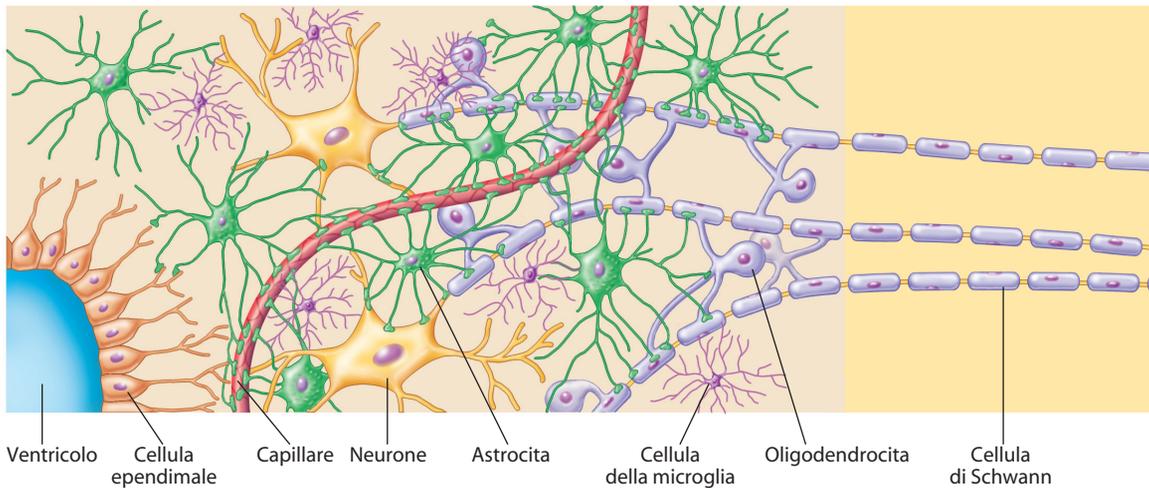


Fig. 11.9 **Glia.** Le cellule della glia viste nel loro insieme. Queste cellule costituiscono un fondamentale supporto sia fisico sia biochimico per i neuroni: contribuiscono alla loro stabilità strutturale, ne coadiuvano il metabolismo, mantengono l'omeostasi dei liquidi extracellulari, eliminando l'eccesso di metaboliti, di neurotrasmettitori o dei loro cataboliti, o l'eccesso di ioni K^+ alla fine di un potenziale d'azione, ristabilendo la corretta eccitabilità. Contribuiscono alla formazione delle guaine mieliniche.

Neuroglia

La neuroglia rappresenta una componente cellulare indispensabile alla funzionalità dei neuroni. Costituita da importanti elementi strutturali, sono cellule di supporto, con funzione fondamentale trofica, non capaci di segnalazione elettrica e in stretto rapporto topografico con i vasi sanguigni. Si distinguono elementi di derivazione neuroectodermica, come gli *astrociti* e gli *oligodendrociti*, e di origine mesenchimale, come le *cellule della microglia* (Fig. 11.9). Altro componente della neuroglia è la cellula ependimale o *ependimocita*, elemento che riveste le cavità encefaliche e il canale del midollo spinale.

□ Gli **astrociti** forniscono un supporto strutturale e metabolico per gli elementi nervosi e rappresentano un costituente importante di quella barriera nota come *barriera emato-encefalica*, che regola il trasferimento di materiali dal torrente circolatorio ai neuroni (Fig. 11.10). Gli astrociti giocano un ruolo determinante nella riparazione del tessuto nervoso centrale, dopo una lesione o danno dovuto a malattia, andando a costituire la cicatrice gliale. Se ne distinguono due tipi: gli *astrociti protoplasmatici* e gli *astrociti fibrosi*.

- Gli **astrociti protoplasmatici** sono cellule a contorno irregolare, ricche di prolungamenti citoplasmatici che si pongono in contatto con i neuroni o che terminano con un rigonfiamento sulla superficie esterna dei vasi sanguigni. Questi elementi, numerosi soprattutto nella sostanza grigia del nevrassa, costituiscono importanti elementi dell'organizzazione gliovascolare.

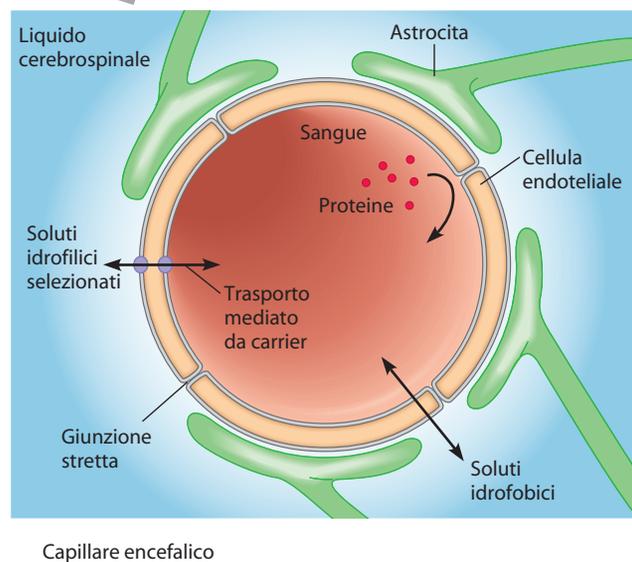
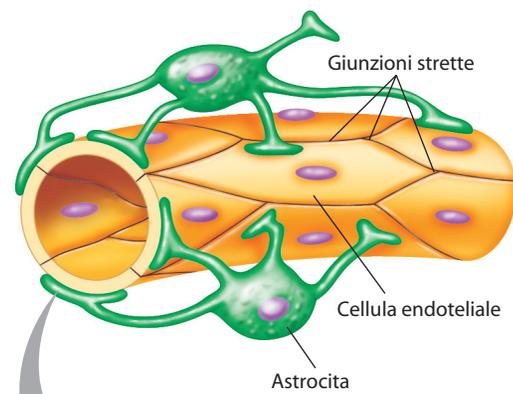
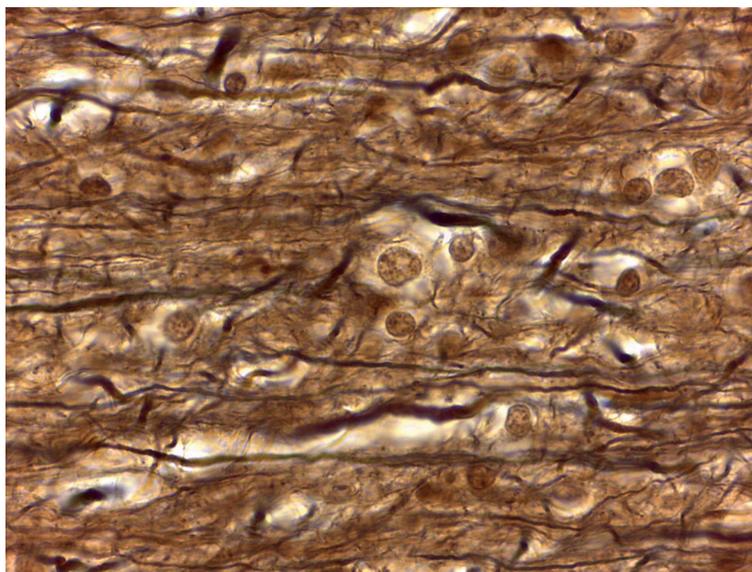


Fig. 11.10 **Capillari encefalici.** Astrociti in stretta associazione con i capillari cerebrali. L'endotelio dei capillari nervosi presenta giunzioni strette per cui le molecole idrofile devono essere trasportate attraverso la parete tramite sistemi di trasporto mediato. Questo tipo di parete non consente il passaggio per transitosi delle grosse molecole proteiche.

- Gli **astrociti fibrosi**, particolarmente numerosi nella sostanza bianca del nevrasso, si differenziano da quelli protoplasmatici per alcune tipiche caratteristiche strutturali quali: corpo cellulare per lo più ovoidale; pochi ma voluminosi prolungamenti che si ramificano ripetutamente; citoplasma, disposto intorno ad un unico nucleo e occupato per la maggior parte da fasci di filamenti intermedi e, infine, numerosi e specializzati organuli.
- Gli **oligodendrociti**, localizzati principalmente nella sostanza bianca del nevrasso, assomigliano agli astrociti ma da questi si distinguono in quanto più piccoli e con prolungamenti più radi. Si pongono in stretto rapporto con le fibre nervose, intorno alle quali costituiscono involucri laminari pluristratificati; nella sostanza grigia, invece, sono in contatto con i corpi delle cellule nervose. Sono cellule di piccole dimensioni con scarsi prolungamenti agevolmente individuabili mediante colorazioni basate sull'impiego di metodi d'impregnazione argentea. La continuità tra i sistemi di membrane delle guaine mieliniche e il plasmalemma degli oligodendrociti ha fatto ritenere che le guaine mieliniche intorno alle fibre nevrassiali siano anche esse costituite da oligodendrociti. In effetti, tra le guaine che si dispongono intorno alle fibre mieliniche del SNC e quelle del SNP sussistono alcune differenze. Una di queste consiste nel fatto che, nelle fibre periferiche, il corpo delle cellule neurilemmali è in grado di avvolgersi attorno ad un singolo assonone, mentre nel SNC un singolo oligodendrocita è capace di avvolgere più assoni. Gli stretti rapporti che esistono tra oligodendrociti e neuroni confermano il possibile ruolo trofico nei riguardi delle cellule nervose.
- La **microglia** (Fig. 11.11) è costituita da piccole cellule, assai mobili, derivate dai monociti del sangue che invadono il sistema nervoso centrale già durante lo sviluppo fetale anche se in uno stadio tardivo. Nell'adulto queste cellule si ritrovano in tutto il SNC sotto forma di piccoli elementi bastoncellari e presentano abitualmente un numero variabile di fini e ramificati prolungamenti. Intervengono nel corso di processi patologici quando, in risposta a danni tissutali, entra in gioco la loro attività macrofagica, perlustrando diverse volte nell'arco di una giornata il SNC, allo scopo di individuare detriti cellulari o altre componenti estranee o danneggiate³.
- Le **cellule ependimali** costituiscono una sorta di epitelio monostratificato che riveste i ventricoli cerebrali e il canale del midollo spinale. Hanno forma cilindrica o colonnare e sono strettamente addossate fra loro a livello della superficie luminale mediante complessi giunzionali (giunzioni aderenti). Alla base queste cellule si assottigliano e danno vita a uno o più prolungamenti, che entrano a far parte del sottostante neuropilo. In alcune aree del SNC, quale ad esempio l'ipotalamo, questi prolungamenti sono coinvolti in processi di transitosi dal lume ventricolare verso il neuropilo, con possibile funzione modulatoria nell'attività neuronale. La superficie luminale della cellula

Fig. 11.11 **Microglia.** Nella microfotografia si evidenziano i numerosi elementi della microglia che si dispongono in prossimità dei neuroni; questo particolare tessuto protegge i neuroni dallo stress ossidativo e secerne importanti fattori neurotrofici. Col. Bielschowsky, 20×



³ Numerose popolazioni di cellule della microglia sono presenti nel cervello di pazienti affetti da AIDS (sindrome da immunodeficienza acquisita) e da virus-1 dell'immunodeficienza umana (HIV-1), un virus che non infetta i neuroni, ma solo le cellule della microglia.

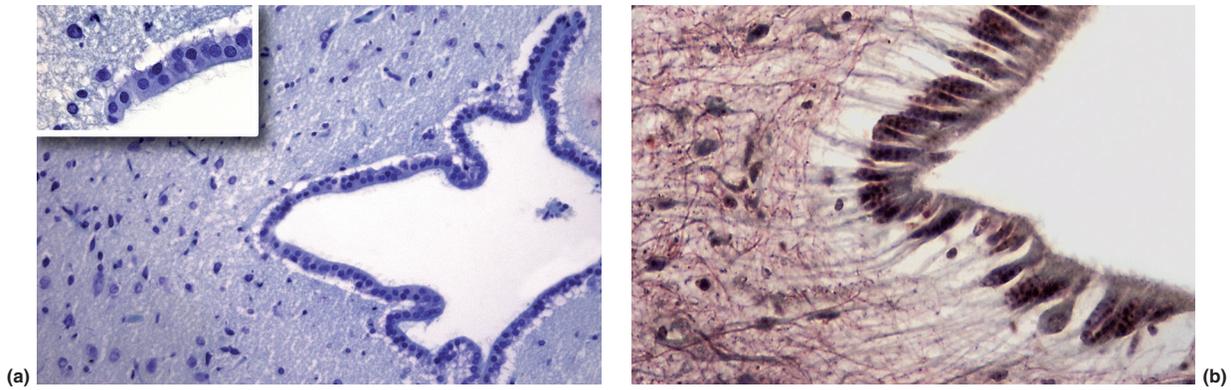


Fig. 11.12 **Cellule ependimali.** Le cellule dell'ependima. In (a) parete interna dei ventricoli; col. Blu di toluidina, 10×. In (b) il canale midollare di un mammifero di grossa taglia. Le cellule ependimali, di forma cubica o cilindrica, non poggiano su una membrana basale; a livello del dominio basale, tali cellule si restringono e danno vita a uno o più prolungamenti, che entrano a far parte del neuropilo sottostante. Col. Gomori, 10×.

ependimale si solleva in ciglia e anche in microvilli questi ultimi con probabile funzione assorbente e secernente (Fig. 11.12). A differenza dei comuni epitelii, le cellule ependimali non poggiano su una membrana basale, ma si pongono in stretto rapporto con i capillari fenestrati dei plessi coroidei e svolgono un ruolo di rilievo nei processi di trasporto di molecole da e verso il microcircolo sanguigno.

11.2 IL SISTEMA NERVOSO CENTRALE

Formazioni assili

Le cosiddette formazioni assili (o assiali) sono costituite dal *midollo spinale* e dal *tronco encefalico*. Sotto il profilo microscopico, ognuna di queste formazioni fa distinguere una parte grigia o *sostanza grigia*, organizzata in *nuclei* o *colonne*, e una parte bianca o *sostanza bianca*, che va a formare le *vie* o *fasci nervosi*. Le due componenti sono tra loro in rapporto e in continuità con un assetto caratteristico e diverso nel midollo spinale e nei vari segmenti del tronco encefalico.

- Nel **midollo spinale** la sostanza grigia è disposta centralmente e circonda il canale ependimale, mentre la sostanza bianca, disposta alla periferia, è costituita da fibre nervose a prevalente decorso longitudinale (Fig. 11.13).
- Nel **tronco encefalico** la sostanza grigia si frammenta in numerose aree di elementi nervosi che vanno a costituire i cosiddetti nuclei o colonne, mentre la sostanza bianca costituita dagli assoni dei neuroni si organizza in fasci di fibre con prevalente decorso longitudinale (Fig. 11.14).

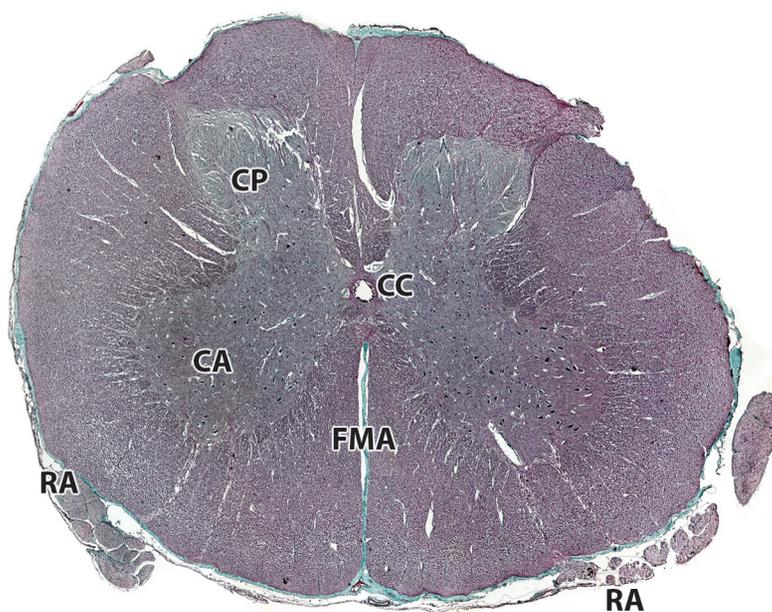
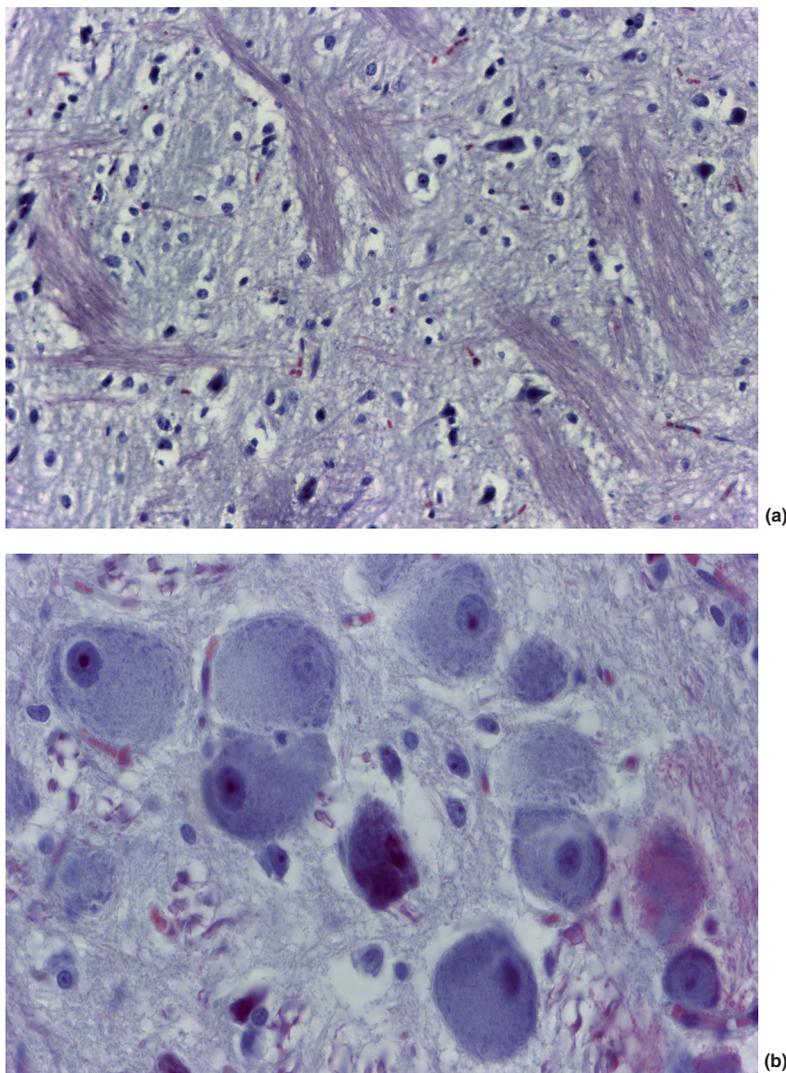


Fig. 11.13 **Midollo spinale.** Sezione condotta secondo un piano trasversale che mostra i principali costituenti della formazione: corna posteriori (CP); canale centrale (CC); corna anteriori (CA); fessura mediana anteriore (FMA); radice nervosa anteriore (RA). Col. Gomori, 5×.

Fig. 11.14 Nucleo del tronco encefalico. In (a) la sostanza bianca è costituita da fibre nervose organizzate in fasci. Col. E&E, 10×. In (b) voluminosi neuroni di un nucleo encefalico. Col. Blu di toluidina, 20×.



Nella regione centrale del tronco encefalico si localizza la cosiddetta *formazione reticolare*, una sorta di raggruppamenti diffusi di fascetti di fibre e di cellule nervose grossolanamente suddivisa in due porzioni, una laterale e una mediale: la prima si situa dorsalmente, la seconda dorso-medialmente al nucleo bulbare olivare. La distribuzione delle fibre dei funicoli anteriore e laterale del midollo spinale nella formazione reticolare è dovuta alla presenza, nel midollo allungato, di molti nuclei, rendendo così più difficile la differenziazione fra sostanza grigia e sostanza bianca⁴.

Sostanza grigia delle formazioni assili

La sostanza grigia dei nuclei assili è formata dai corpi delle cellule nervose con i loro prolungamenti dendritici e la parte iniziale dei prolungamenti assionali, da cellule satelliti perineuronali e dal complesso delle sinapsi perisomatiche e peridendritiche. Raro è il riscontro di fibre mieliniche.

In ciascun centro nervoso assile, sia sotto il profilo strutturale sia sotto quello funzionale, i neuroni non sono omogenei; si riconosce tuttavia una popolazione neuronale predominante, i *neuroni principali*, costituita o di cellule voluminose o di piccoli elementi neuronali o di cellule nervose pigmentate. I neuroni principali sono provvisti di un lungo e voluminoso assone che può dare collaterali, senza peraltro ramificarsi a breve distanza (Fig. 11.15).

Secondo la destinazione dell'assone, i **neuroni principali** vengono anche distinti in *radicolari* e *funicolari*.

⁴ La disposizione dei neuroni e delle fibre della formazione reticolare consente connessioni multiple tra le cellule e gli impulsi ascendenti lungo i fasci lunghi di fibre a decorso longitudinale.

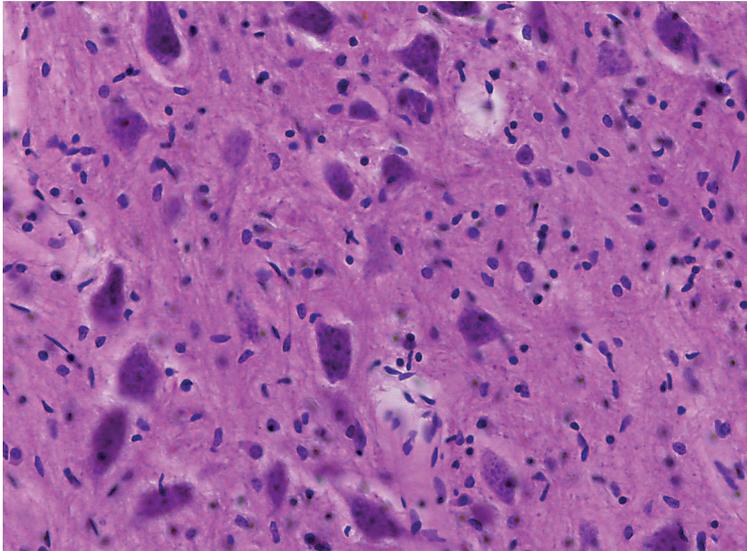


Fig. 11.15 Midollo spinale–Sostanza grigia. I corpi cellulari di grandi dimensioni appartengono ai neuroni motori del corno anteriore del midollo spinale. Sono inoltre visibili i nuclei delle cellule gliali. Col. E&E, 10×.

- I **neuroni radicolari** sono elementi periferici efferenti che inviano il loro assone al di fuori del neurasse nello spessore di un nervo encefalico o spinale, per innervare organi effettori somatici viscerali. Esistono tre tipi di cellule radicolari: i *motoneuroni α* , i *motoneuroni γ* e i *protoneuroni vegetativi* (o neuroni pregangliari).
 - I **motoneuroni α** sono cellule di grandi dimensioni, disposti nel corno anteriore del midollo spinale con corpo cellulare all'incirca di $30-70 \mu\text{m} \times 100 \mu\text{m}$ (Fig. 11.16). Presentano numerosi dendriti, distribuiti in tutte le direzioni, e assone emergente dal corno anteriore, con molti rami collaterali che ritornano nel corno anteriore. Acquisita poi una guaina mielinica, l'assone penetra nelle radici anteriori, percorre i diversi nervi periferici e termina ramificandosi a livello delle placche motrici delle cellule muscolari striate scheletriche extrafusali.
 - I **motoneuroni γ** , disposti nel corno anteriore tra i motoneuroni α , sono elementi di più piccole dimensioni, il cui assone penetra nelle radici anteriori e termina con formazioni semplici o ramificate sui due tipi di cellule muscolari striate intrafusali.
 - I **protoneuroni vegetativi** hanno corpo cellulare di forma ovalare o fusata, dendriti brevi e sottili e un assone che, lasciata la sostanza grigia, diviene mielinico e raggiunge un ganglio vegetativo.
- I **neuroni funicolari** sono elementi di collegamento interassiale interamente contenuti nel SNC, i cui assoni, abbandonata la sostanza grigia, si portano nell'ambito della sostanza bianca, raggiungendo quindi altre formazioni grigie. Sono dunque cellule contenute interamente nel SNC,

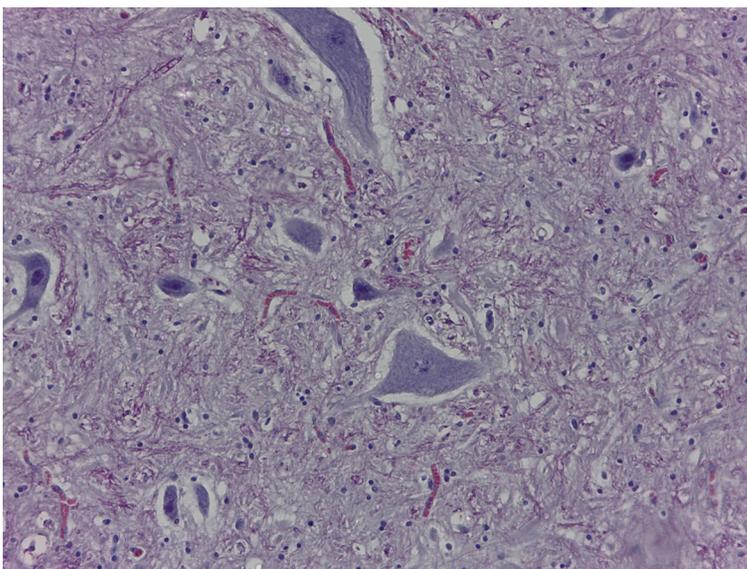


Fig. 11.16 Midollo spinale. Neuroni motori del corno anteriore del midollo spinale. I neuroni del grigio anteriore sono raccolti in gruppi colonnari allungati longitudinalmente (colonne motorie), che si estendono per alcuni segmenti spinali. Col. Gomori mod., 40×.

che secondo la destinazione dell'assone si distinguono in cellule funicolari ad assone lungo e cellule funicolari ad assone breve.

- Le **cellule funicolari ad assone lungo** si caratterizzano per il fatto che il loro assone resta nei cordoni antero-laterali del midollo fino al tronco cerebrale per terminare, alcune, nel talamo (*fibre spino-talamiche*) e altre nel cervelletto (*fibre spino-cerebellari*).
- Le **cellule funicolari ad assone breve** hanno un assone meno lungo che dopo un percorso breve nei cordoni midollari entra di nuovo nell'asse grigio del midollo spinale (fasci propri del midollo), realizzando così delle associazioni intersegmentarie omo- ed etero-laterali.

Fra i neuroni principali si trovano ancora, piccoli elementi neuronali (cellule del cosiddetto 2° tipo di Golgi) caratterizzati da un breve e sottile assone mielinico riccamente ramificato, che stabiliscono connessioni interneuronali a breve distanza e nell'ambito dello stesso nucleo di appartenenza; rappresentano neuroni di associazione intrasegmentaria omolaterale e/o eterolaterale.

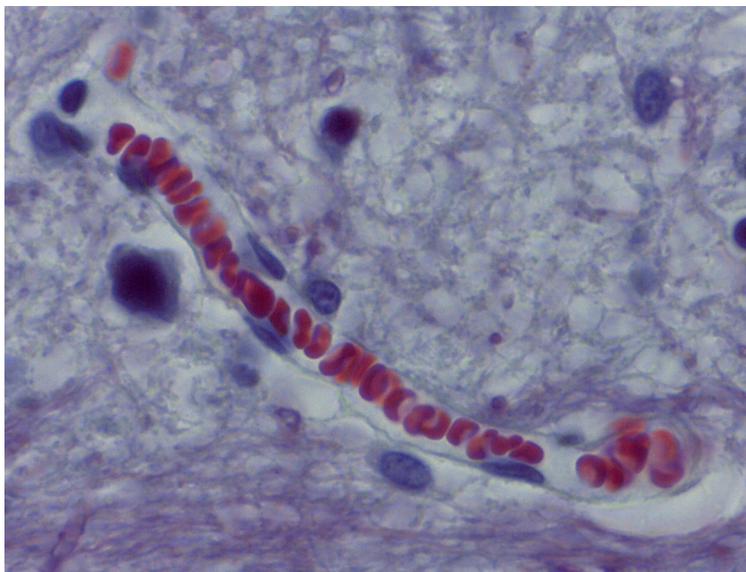
Organizzazione glio-vascolare

Oltre ai corpi delle cellule nervose e ai relativi prolungamenti dendritici, nella sostanza grigia delle formazioni assili vanno considerati gli elementi del complesso glio-vascolare. Il complesso è caratteristicamente organizzato, essendo le cellule gliali costituite soprattutto da astrociti protoplasmatici in stretto rapporto con il pirenoforo e con i dendriti dei neuroni principali, intorno ai quali vanno a costituire un involucro che si interrompe solo in corrispondenza delle terminazioni sinaptiche. Meno diretto è invece il rapporto che i gliociti stabiliscono con le più piccole cellule di connessione. I gliociti si mettono inoltre in rapporto con i vasi sanguigni, ai quali inviano i loro prolungamenti, andando a costituire i cosiddetti *dispositivi regolativi gliali perivascolari*.

La densità dei gliociti è estremamente varia nei diversi tipi di centri assili: il loro numero è infatti, particolarmente elevata nella sostanza grigia del midollo spinale e nei nuclei del tronco encefalico, mentre è notevolmente ridotta nei nuclei telencefalici.

I vasi della sostanza grigia si distribuiscono in una fitta rete capillare, che si pone in stretto rapporto con la trama gliale di sostegno (**Fig. 11.17**).

Fig. 11.17 Formazioni assili – Vasi encefalici. Il capillare è costituito da cellule endoteliali appiattite unite fra loro da giunzioni serrate e poggianti su di una membrana basale, rivestita dai pedicelli degli astrociti. I fattori trofici secreti da queste formazioni servono a mantenere l'attività della cosiddetta barriera emato-encefalica. La barriera isola i neuroni da molecole neurotrasmettrici presenti nel plasma e fornisce protezione contro tossine e agenti infettivi. Col. Gomori, 10×.



Nel grigio delle formazioni assili non mancano le fibre mielinizzate, in particolare, si dimostrano numerose in corrispondenza della formazione reticolare del tronco encefalico che, per i suoi caratteri organizzativi e strutturali e per gli aspetti morfologici del dispositivo glio-vascolare, si può considerare un'area con caratteristiche intermedie tra quelle della sostanza grigia e quelle della sostanza bianca (**Fig. 11.18**).

Sostanza bianca delle formazioni assili

La sostanza bianca delle formazioni assili si compone di fibre nervose mieliniche e di un caratteristico apparato glio-vascolare.

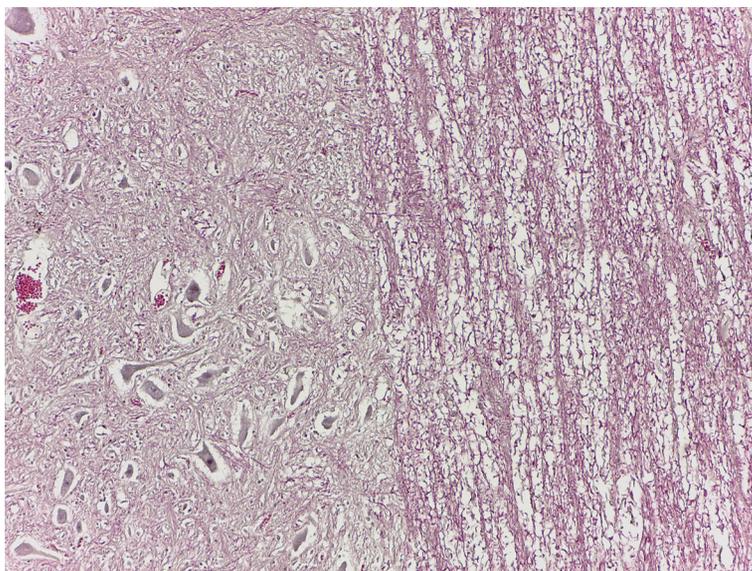
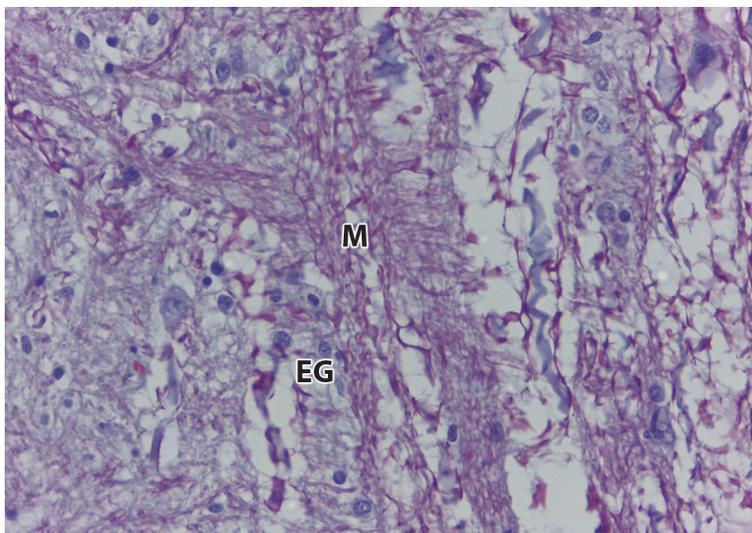
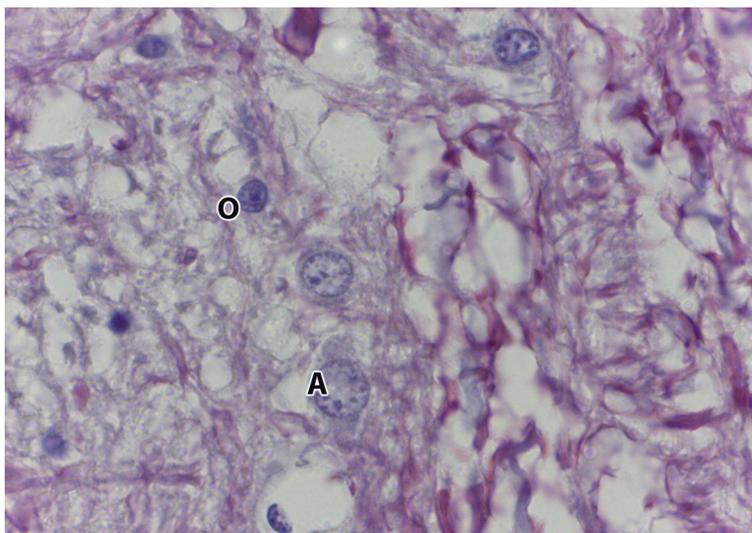


Fig. 11.18 Tronco encefalico – Formazione reticolare. La microfotografia mostra il peculiare reticolo formato dagli elementi cellulari e dalle fibre della regione posteriore del tronco encefalico. Le cellule non sono raccolte in nuclei ben individuati ma si presentano immerse in un intreccio di fibre che le collegano in modo complesso tra loro e con le vie nervose ascendenti e discendenti. Col. Gomori, 10 \times .

Le fibre nervose mieliniche sono costituite dall'insieme dei prolungamenti di cellule il cui corpo è localizzato nella sostanza grigia dei nuclei assili, nella corteccia delle formazioni soprassiali o nei gangli del sistema nervoso periferico. La guaina mielinica di queste fibre è costituita da ripetuti avvolgimenti plasmalemmali e il suo spessore è per lo più proporzionale al diametro dell'assone; le fibre non presentano nodi di Ranvier.



(a)



(b)

Fig. 11.19 Formazioni assili del SNC – Sostanza bianca. In (a) la sostanza bianca delle formazioni assili del SNC è costituita da fibre nervose mieliniche (M). Tra le fibre mieliniche si interpongono elementi gliali (EG) del tipo astrociti fibrosi ed oligodendrociti, i cui corpi cellulari sono ordinati in brevi file parallele al decorso delle fibre mieliniche. In (b), una piccola area di questa regione in cui si evidenziano a più forte ingrandimento alcuni elementi della glia. (O) oligodendrociti; (A) astrociti. Col. Gomori mod., (a) 20 \times ; (b) 40 \times .

Tra le fibre mieliniche della sostanza bianca s'interpongono elementi gliali del tipo astrociti fibrosi e oligodendrociti (Fig. 11.19), i cui corpi cellulari sono per lo più ordinati in brevi file parallele al decorso delle fibre mieliniche. I prolungamenti dei gliociti si dispongono intorno alle fibre mieliniche costituendo i cosiddetti *involucri perimielinici*. Le cellule della neuroglia si pongono anche in stretto rapporto con i vasi.

L'organizzazione vascolare della sostanza bianca è meno fitta rispetto a quella dei centri nucleari assili ed è organizzata in maglie, sviluppate prevalentemente in senso longitudinale, cioè secondo l'asse maggiore delle fibre nervose medesime.

Formazioni soprassiali

Le formazioni soprassiali sono date dal cervelletto, dal mesencefalo e dal telencefalo; in queste formazioni gli elementi nervosi disposti superficialmente sono paragonabili alla sostanza grigia delle formazioni assili, dalla quale però differiscono per una maggiore eterogeneità dei neuroni, per un più elevato numero di connessioni e per un ben diverso significato funzionale.

Tutte le formazioni soprassiali del sistema nervoso centrale sono costituite da sostanza grigia e sostanza bianca. Nel cervello e nel cervelletto la sostanza bianca è coperta da uno strato superficiale di sostanza grigia, detta *corteccia*. La corteccia degli organi soprassiali presenta analogie strutturali con la sostanza grigia delle formazioni assili, essendo essa prevalentemente costituita da corpi neuronali e da un dispositivo glio-vascolare. I neuroni molto eterogenei per forma e dimensioni sono disposti in strati; le connessioni fra i diversi tipi cellulari appaiono morfologicamente organizzate in maniera complessa così come le fibre in arrivo e in uscita.

Nel mesencefalo, costituito da una porzione ventrale (*peduncoli cerebrali*) e una dorsale (*lamina quadrigemina*), prevalgono essenzialmente fibre bianche.

Cervelletto

Il cervelletto consiste di due emisferi uniti da un verme centrale e mediano; la superficie dell'organo è rivestita da una corteccia di sostanza grigia; al di sotto di questa vi è una massa centrale di sostanza bianca, in cui sono inclusi i quattro nuclei cerebellari: dentato, emboliforme, globoso e del fastigio.

La corteccia cerebellare è percorsa da numerosi solchi ad andamento trasversale che nell'insieme conferiscono all'organo un aspetto lamellare. I solchi più profondi suddividono la superficie in lobi. Le lamine hanno una struttura uniforme su tutta la loro estensione, anche se le connessioni nelle sue diverse parti cambiano (Fig. 11.20). Ciascuna lamina, al microscopio, appare costituita da uno strato di grigio dello spessore di circa 1 mm, in rapporto con gli avvolgimenti meningei.

Il **grigio** è a sua volta formato da tre strati cellulari: il più esterno o *strato molecolare* è principalmente sinaptico e contiene poche e piccole cellule stellate e cellule a canestro; lo strato medio o gangliare è costituito dalle cellule di Purkinje, i cui dendriti si ramificano nello strato molecolare e gli

Fig. 11.20 Sistema nervoso centrale – Cervelletto. Microfotografia che mostra la convoluta, complessa corteccia dell'organo. I ripiegamenti della superficie cerebellare risultano, tuttavia, meno pronunciati di quelli cerebrali. Nell'immagine si evidenziano pure i fasci peduncolari che collegano il cervelletto al tronco encefalico, che è in parte mostrato nella figura. Col. Gomori, 5×.

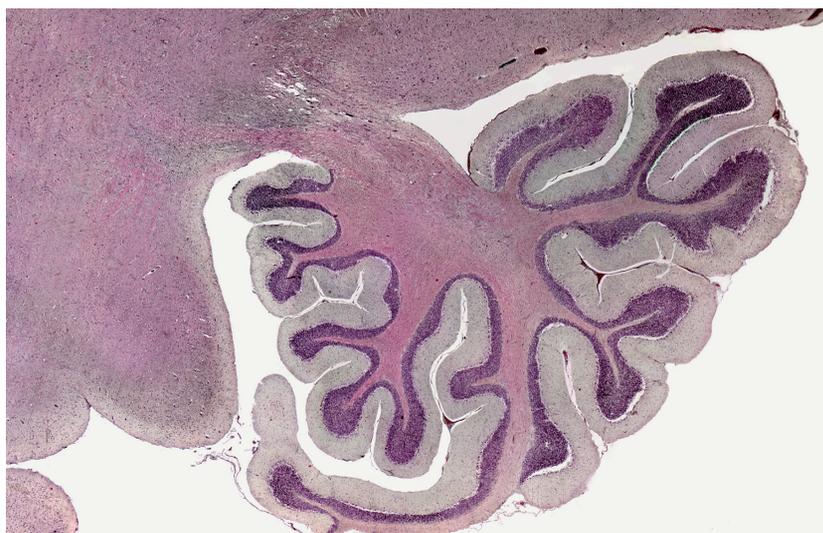




Fig. 11.21 **Cervelletto.** Superficie cerebellare vista a più forte ingrandimento. È mostrata la tipica disposizione periferica della sostanza grigia e di quella bianca molto ramificata che ricorda la forma di un albero (*arbor vitae*). Nel cervelletto la sostanza grigia consiste di uno strato granulare interno di piccoli neuroni fittamente stipati in marrone scuro e di uno strato più esterno (marrone chiaro) dove i processi neuronali realizzano contatti sinaptici. Col. Impregnazione sec. Bielschowsky, 10×.

assoni passano attraverso lo strato granulare e penetrano nella sostanza bianca; lo strato granulare interno è densamente popolato dalle piccole cellule dei granuli e delle più grandi, ma meno numerose, cellule di Golgi (Fig. 11.21).

- Lo **strato molecolare** o **esterno**, spesso circa 300-400 μm, è costituito dai pochi corpi delle cellule nervose e da numerosi e fitti prolungamenti dendritici, e, da molti neuriti amielinici a decorso parallelo alla direzione delle lamine (Fig. 11.22). Lo strato è costituito dalle *cellule a canestro*, dalle *cellule stellate esterne* o superficiali e dalle *cellule fusiformi*.
 - Le **cellule a canestro** sono i neuroni più caratteristici dello strato molecolare e sono caratterizzati da un piccolo corpo cellulare e da un prolungamento nervoso che dapprima decorre nello strato molecolare e poi si dirige allo strato gangliare dove termina, sfiocandosi in numerose fibre nervose intorno ai corpi e all'assone delle cellule gangliari. Lungo il cammino il prolungamento nervoso invia collaterali con decorso perpendicolare alla superficie ma il suo terminale non contrae rapporti sinaptici con i corpi delle cellule gangliari, in quanto alla superficie di quest'ultime si trova un involucro gliale che impedisce di fatto lo stabilirsi di sinapsi di tipo asso-somatiche tra i due elementi cellulari. Le terminazioni nervose delle cellule a canestro si pongono invece in contatto con il plasmalemma delle cellule gangliari in corrispondenza del cono d'emergenza assonale, contraendo un rapporto sinaptico di tipo asso-assonico in grado di bloccare gli stimoli in uscita dalle cellule gangliari.
 - Le **cellule stellate esterne** presentano un assone breve e riccamente ramificato che può restare nell'ambito dello strato molecolare oppure spingersi allo strato dei granuli, dove può entrare

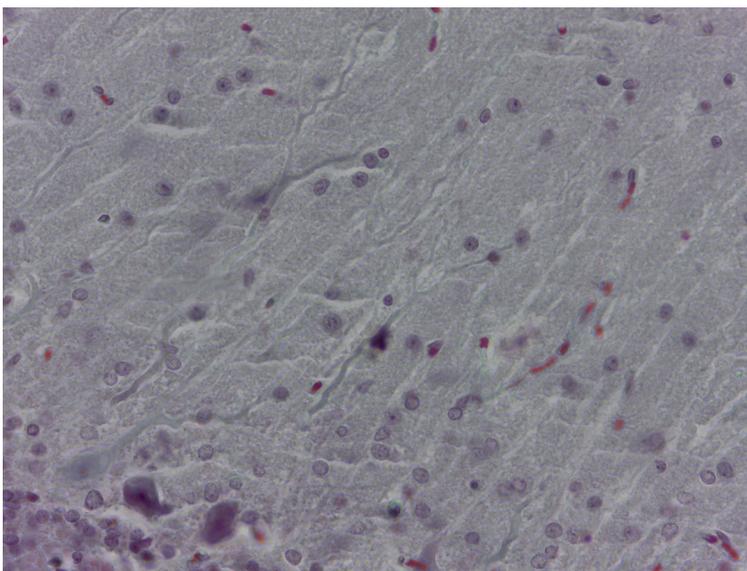
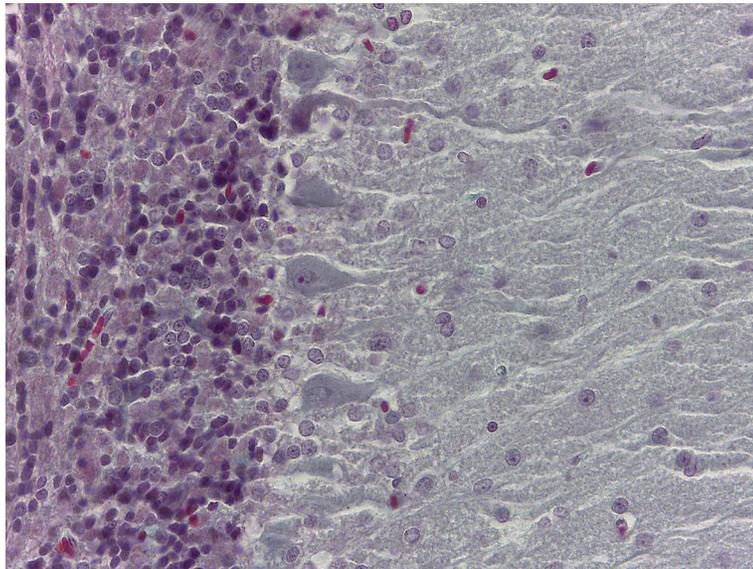


Fig. 11.22 **Cervelletto – Strato molecolare.** Lo strato molecolare del cervelletto, costituito da pochi neuroni e da un ampio numero di fibre amieliniche a decorso parallelo alla direzione delle lamine cerebellari. Col. Gomori, 20×.

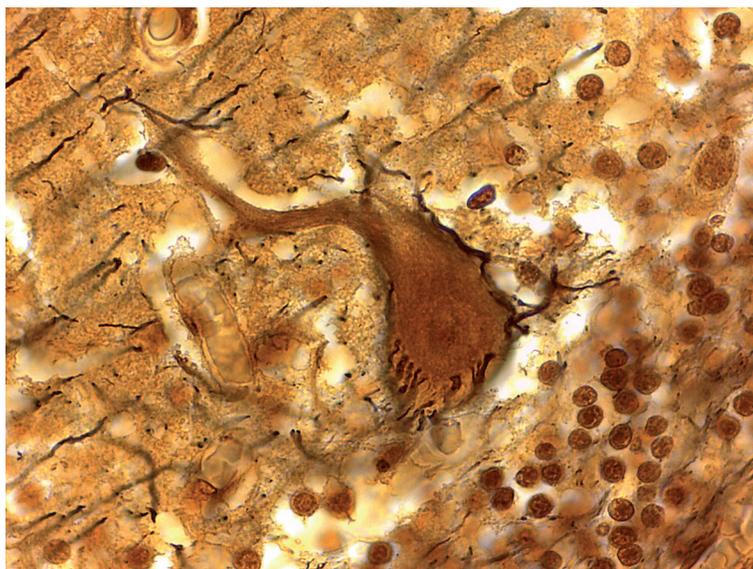
Fig. 11.23 Cervelletto – Strato gangliare. Lo strato appare costituito da una singola fila di neuroni, i neuroni di Purkinje. Queste cellule hanno corpi cellulari molto grandi, assoni relativamente sottili che si approfondano in basso nello strato granuloso e un sistema di estese ramificazioni dendritiche che si espandono nello strato molecolare. Col. Gomori, 20×.



nella compagine dei glomeruli cerebellari. I corpi cellulari di questi elementi si situano nella metà superficiale dello strato molecolare, hanno forma stellata e dimensione inferiore a quella delle cellule a canestro.

- Le **cellule fusiformi** sono elementi di associazione di forma allungata con prolungamenti decorrenti tangenzialmente alla superficie della corteccia cerebellare.
- Lo **strato gangliare** o **intermedio** contiene un'unica fila di voluminosi elementi cellulari, le *cellule di Purkinje* o *gangliari* e i corpi delle *cellule della glia* o *di Bergmann*.
- Le **cellule di Purkinje** o cellule **gangliari** sono elementi che non presentano contatti fra loro (**Fig. 11.23**); nello spazio tra i corpi si osservano cellule nervose di tipo associativo e cellule gliali (*cellule a candelabro*), i cui prolungamenti (*fibre di Bergmann*) si dirigono allo strato molecolare. I corpi piriformi delle cellule gangliari contengono un voluminoso nucleo in posizione centrale, dall'aspetto tipicamente vescicolare e un ben evidente nucleolo; del diametro massimo verticale di 50 µm, sono distanziati fra loro da intervalli variabili, compresi tra 50 µm e 100 µm. Il loro neuroplasma è caratterizzato da voluminose zolle di sostanza tigroide e, con l'età, anche da un pigmento. Dal polo superficiale di questi elementi si distaccano, inoltre, voluminosi dendriti che si portano allo strato molecolare, dove ramificano assumendo un caratteristico aspetto a spalliera con modalità di dettaglio che variano con la posizione occupata dalla cellula in seno alla lamina cerebellare. L'estensione dendritica delle cellule di Purkinje, quando osservata ai forti ingrandimenti, nelle sue più fini diramazioni (ramificazioni terziarie) appare ricca di spine che corrispondono ad altrettanti contatti sinaptici (**Fig. 11.24**).

Fig. 11.24 Cervelletto – Cellula del Purkinje. Il corpo della cellula è circondato dagli assoni delle cellule a canestro. Un grosso dendrite si porta dal corpo cellulare nello strato molecolare, disponendosi caratteristicamente su di un piano (come la spalliera di un albero da frutta), orientato sempre perpendicolarmente al maggior asse della lamina cerebellare. Col. Bielschowsky, 50×.



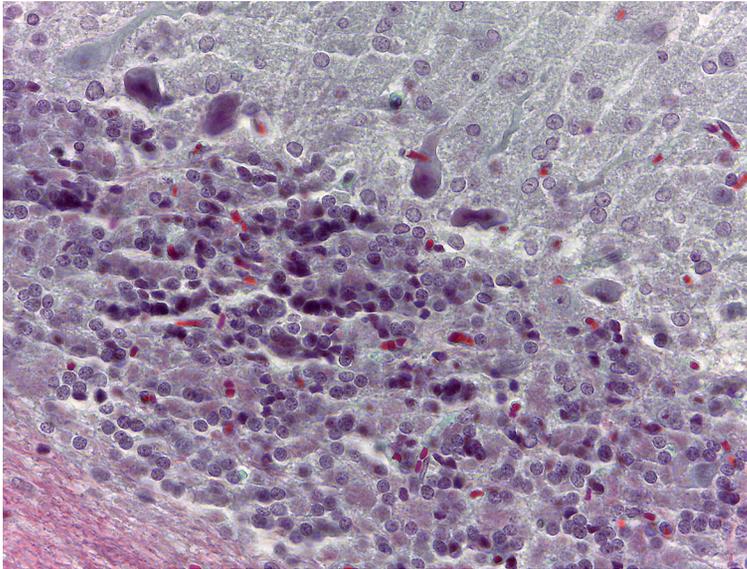


Fig. 11.25 **Cervelletto – Strato granulare.** Lo strato contiene numerosi piccoli neuroni i cui assoni amielinici sono diretti verso lo strato molecolare esterno a formare *fibre parallele*. Queste fibre sono così denominate perché si biforcano nello strato molecolare, decorrendo parallelamente alla superficie delle lamine. Durante il decorso contraggono sinapsi con i dendriti delle cellule di Purkinje, disposte perpendicolarmente al decorso delle fibre parallele. Nello strato dei granuli si ritrovano ancora piccoli interneuroni locali (cellule II tipo di Golgi). Col. Gomori, 20×.

Dal polo opposto della cellula di Purkinje ha origine un sottile assone che, attraversato lo strato dei granuli e abbandonata la corteccia cerebellare, si interrompe nei nuclei centrali del cervelletto oppure, meno frequentemente, giunge senza interruzioni ai nuclei del tronco encefalico. Nell'attraversare lo strato dei granuli, gli assoni delle cellule di Purkinje emettono un ramo collaterale ricorrente che si porta nello strato molecolare e qui entra in contatto sinaptico con le cellule a canestro o con le cellule stellate. Il tronco principale dell'assone delle cellule gangliari e il suo ramo collaterale ricorrente sono entrambi mielinizzati.

- Lo **strato granulare** deve il suo nome ad una moltitudine (miliardi) di piccolissimi neuroni; lo strato è molto più ampio alla sommità delle lamine che al fondo dei solchi. Nei preparati per lo studio al microscopio, anche con l'utilizzo delle comuni colorazioni tissutali, lo strato appare costituito da due tipi di cellule: le *piccole cellule* e le *grandi cellule* (Fig. 11.25).
 - Le **piccole cellule**, o *piccoli granuli*, sono elementi strettamente ravvicinati che costituiscono la maggior parte della popolazione neuronale dello strato dei granuli. Queste cellule sono caratterizzate da espansioni dendritiche che si pongono in rapporto con quelle delle *fibre muscolari*, fibre afferenti alla corteccia cerebellare determinando una sinapsi asso-dendritica (Fig. 11.26a). Tale struttura rappresenta l'elemento principale dei cosiddetti *glomeruli cerebellari*. I granuli emettono anche assoni sottili, verticalmente ascendenti, che rimangono amielinici in tutto il loro tragitto e si dirigono verso gli strati superficiali della corteccia cerebellare; giunti allo strato molecolare, si biforcano in due fibre orientate parallelamente alla superficie della

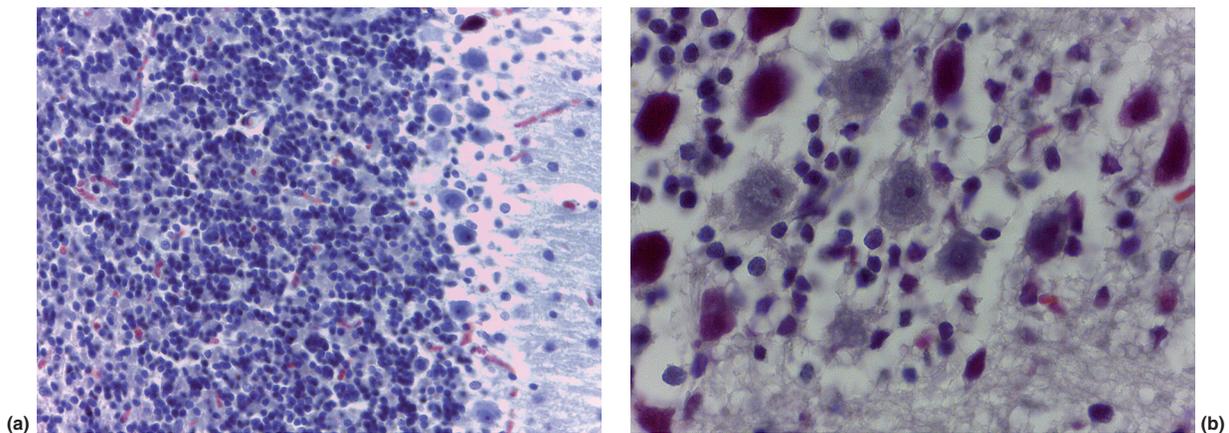


Fig. 11.26 **Cervelletto – Strato granulare.** In (a) le piccole cellule o piccoli granuli che costituiscono la maggior parte della popolazione di questo strato. Col. Gomori, 20×. In (b) le grandi cellule o grandi granuli; questo tipo di cellula è visibile più in prossimità degli elementi gangliari (cellule di Purkinje) e ha corpo ovalare provvisto di numerosi prolungamenti dendritici che si portano prevalentemente allo strato molecolare. Colorazione Gomori, 40×.

corteccia medesima e all'asse maggiore delle lamine: sono queste le *fibre parallele*, che non danno rami di divisione e incontrano perpendicolarmente le spalliere dendritiche delle cellule gangliari con le quali si pongono in sinapsi. Le fibre parallele sono, inoltre, in contatto con il corpo e i dendriti delle cellule stellate e quelle a canestro.

- Le **grandi cellule**, o *grandi granuli*, sono localizzate in vicinanza dello strato gangliare e hanno corpi cellulari ovali provvisti di numerosi prolungamenti dendritici che, per la maggior parte, si portano allo strato molecolare (**Fig. 11.27b**).

La **sostanza bianca** del cervelletto assomiglia ad un albero con ripetute ramificazioni. Il tronco dell'albero è dato dal centro midollare, mentre i rami formano l'*arbor vitae*. Nella sostanza bianca vi sono tre tipi di fibre: *intrinseche*, *afferenti* ed *efferenti*.

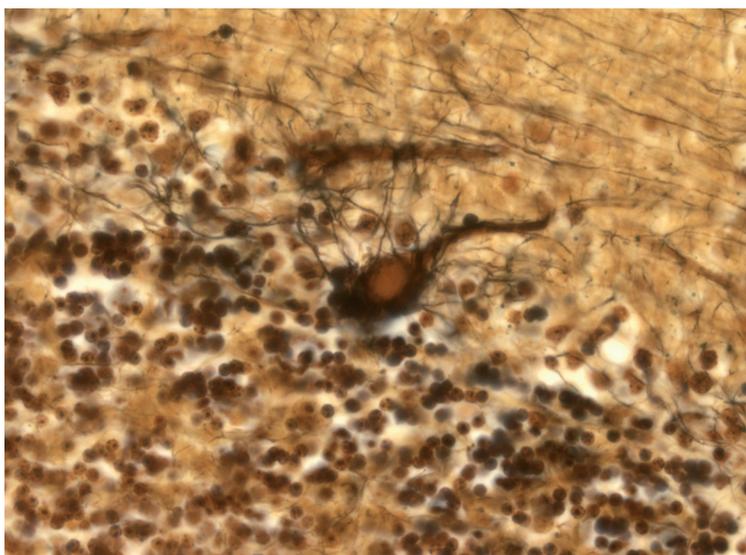
- Le **fibre intrinseche** collegano o aree diverse dello stesso emisfero o la stessa area in entrambi gli emisferi.
- Le **fibre afferenti** ed **efferenti** collegano il cervelletto con le altre parti del SNC. Queste fibre sono aggregate in modo da formare tre fasci in ciascun emisfero detti peduncoli cerebellari superiore, medio e inferiore. Le fibre *afferenti* costituiscono la massa principale della sostanza bianca. Esse entrano attraverso i peduncoli cerebellare medio ed inferiore per terminare nella corteccia cerebellare e inviano molte connessioni collaterali ai nuclei profondi. Un gran numero di fibre afferenti terminano come fibre "muscolari" nello strato dei granuli.

La corteccia cerebellare è dunque costituita da vari tipi cellulari con funzioni specifiche: prevalente significato associativo, per gli elementi dello strato molecolare; di origine, per le fibre cerebellifughe dello strato gangliare; di recezione delle afferenze, per gli elementi dello strato granulare.

Alla corteccia cerebellare afferiscono, inoltre, due tipi di fibre, le *fibre rampicanti* e le *fibre muscolari*.

- Le **fibre rampicanti** rappresentano gli assoni di cellule, il cui corpo cellulare è situato nell'oliva bulbare controlaterale; queste fibre, attraversati gli strati granulare e gangliare, si portano allo strato molecolare dove, dopo aver perso la guaina mielinica, decorrono in stretto rapporto con le spalliere dendritiche delle cellule di Purkinje con le quali sinaptano. Ogni fibra rampicante innerva dunque una singola fibra di Purkinje (**Fig. 11.27**).
- Le **fibre muscolari** rappresentano gli assoni di cellule il cui corpo cellulare è situato nel midollo spinale (*vie spino-cerebellari*), nel piede del ponte (*vie ponto-cerebellari*) o nei nuclei vestibolari (*vie vestibolo-cerebellari*); queste fibre si arrestano nello strato dei granuli, dove terminano ramificandosi dopo aver perduto la guaina mielinica. Nell'attraversare la sostanza bianca ogni fibra muscoide emette collaterali che divergono per distribuirsi a diverse lamelle adiacenti e, in ciascuna lamella, il ramo collaterale si espande a formare terminazioni sinaptiche a grappolo che costituiscono la parte centrale dei glomeruli cerebellari.

Fig. 11.27 Cervelletto – Fibre rampicanti. Queste fibre, che prendono origine dal nucleo olivare inferiore, penetrano nella corteccia cerebellare e si avvolgono attorno al corpo e ai dendriti dei neuroni di Purkinje, al livello dei quali stabiliscono numerosi contatti sinaptici. Col. Bielschowsky, 40×.



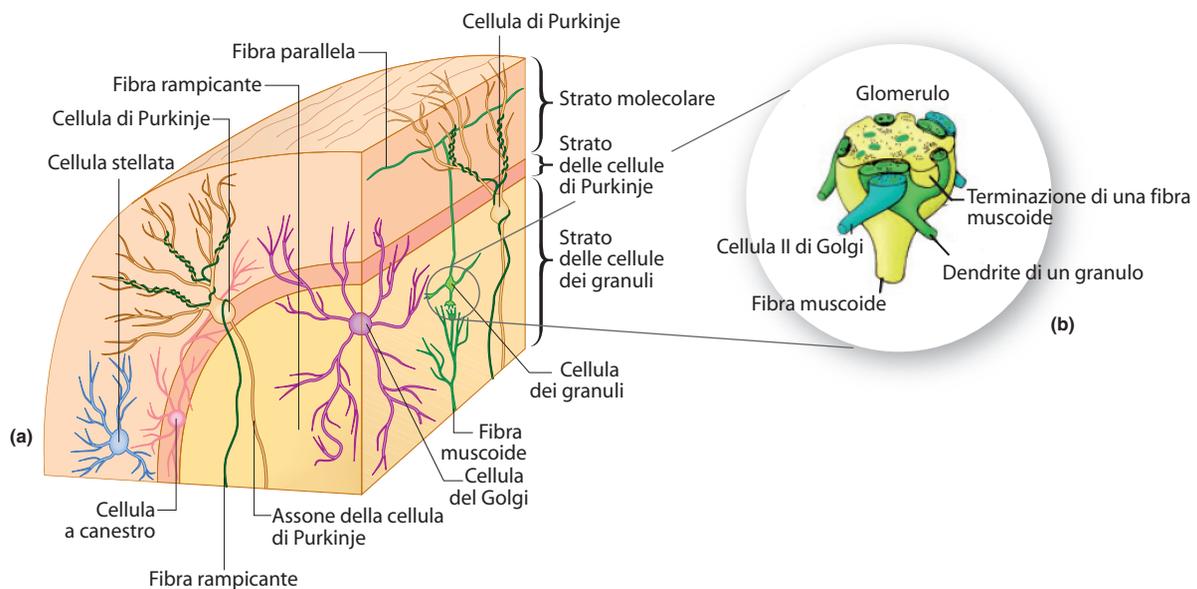


Fig. 11.28 Cervelletto – Glomerulo cerebellare. Rappresentazione schematica dell'organizzazione della corteccia cerebellare: 5 tipi di neurone sono disposti in 3 strati; (a) una singola lamina cerebellare è stata sezionata verticalmente, nei piani longitudinale e trasversale. In (b) una piccola zona di (a) è stata ingrandita per mostrare la struttura di un glomerulo cerebellare.

I *glomeruli cerebellari* sono dispositivi sinaptici che si stabiliscono fra alcuni dendriti, appartenenti a diversi piccoli granuli, e una singola fibra muscoide in arrivo alla corteccia cerebellare. Oltre alla fibra muscoide e ai dendriti dei granuli, formano il glomerulo anche i prolungamenti assonici dei grandi granuli, che sinaptano sia con i dendriti dei piccoli granuli sia con i prolungamenti delle fibre muscoide; con le espansioni delle fibre muscoide del glomerulo si pongono in rapporto anche alcuni dendriti delle cellule associative di Golgi (Fig. 11.28).

I glomeruli cerebellari non rappresentano solo semplici sinapsi asso-dendritiche, attraverso le quali si attua il passaggio degli stimoli nervosi da una fibra muscoide a più cellule dei granuli; infatti le cellule di Golgi, che s'inseriscono nella compagine glomerulare con i relativi prolungamenti dendritici e assonici, rivestono anche l'importante significato regolativo circa il passaggio alla corteccia cerebellare degli stimoli esterni. Il dato che i grandi granuli, attraverso i dendriti, si portano allo strato molecolare spiega inoltre come le afferenze al cervelletto, che passano per le sinapsi glomerulari, possano essere influenzate anche da attività endogene corticali.

Architettura glio-vascolare della corteccia cerebellare

L'architettura glio-vascolare varia nei diversi strati della corteccia cerebellare. In particolare, nello strato molecolare la glia forma un filtro abbastanza compatto, in cui le fibre hanno prevalente decorso perpendicolare alla superficie; per la maggior parte, queste fibre sono costituite da prolungamenti di astrociti un po' particolari, le *cellule di Bergmann*, situate nello strato gangliare, dove sono intercalate fra le cellule di Purkinje. Oltre alle fibre di Bergmann, nella corteccia cerebellare si trovano diversi tipi di gliociti protoplasmatici, tutti provvisti di brevi prolungamenti. I vasi afferenti alla corteccia cerebellare sono le *arterie cerebellari* superiore, media e inferiore che si risolvono in una fitta rete capillare posta perpendicolarmente alla superficie. Nello strato molecolare si osservano grossi tronchi vascolari che, dopo aver attraversato radialmente la corteccia, si portano alla sostanza bianca (Fig. 11.29).

Mesencefalo

Il mesencefalo è la porzione più breve del tronco encefalico; passa attraverso l'incisura del cervelletto e collega il ponte e il cervelletto con il proencefalo. Posto dorsalmente, è costituito dalle porzioni dorsali della sostanza grigia centrale e da quattro piccole eminenze, due per lato, detti *collicoli o tubercoli quadrigemini superiori e inferiori*, che sporgono dalla superficie dorsale e sono costituiti da sostanza grigia. Il mesencefalo contiene i principali nuclei della formazione reticolare. Su ciascuna metà del mesencefalo si trovano due nuclei: il *nucleo rosso*, la cui colorazione è dovuta alla

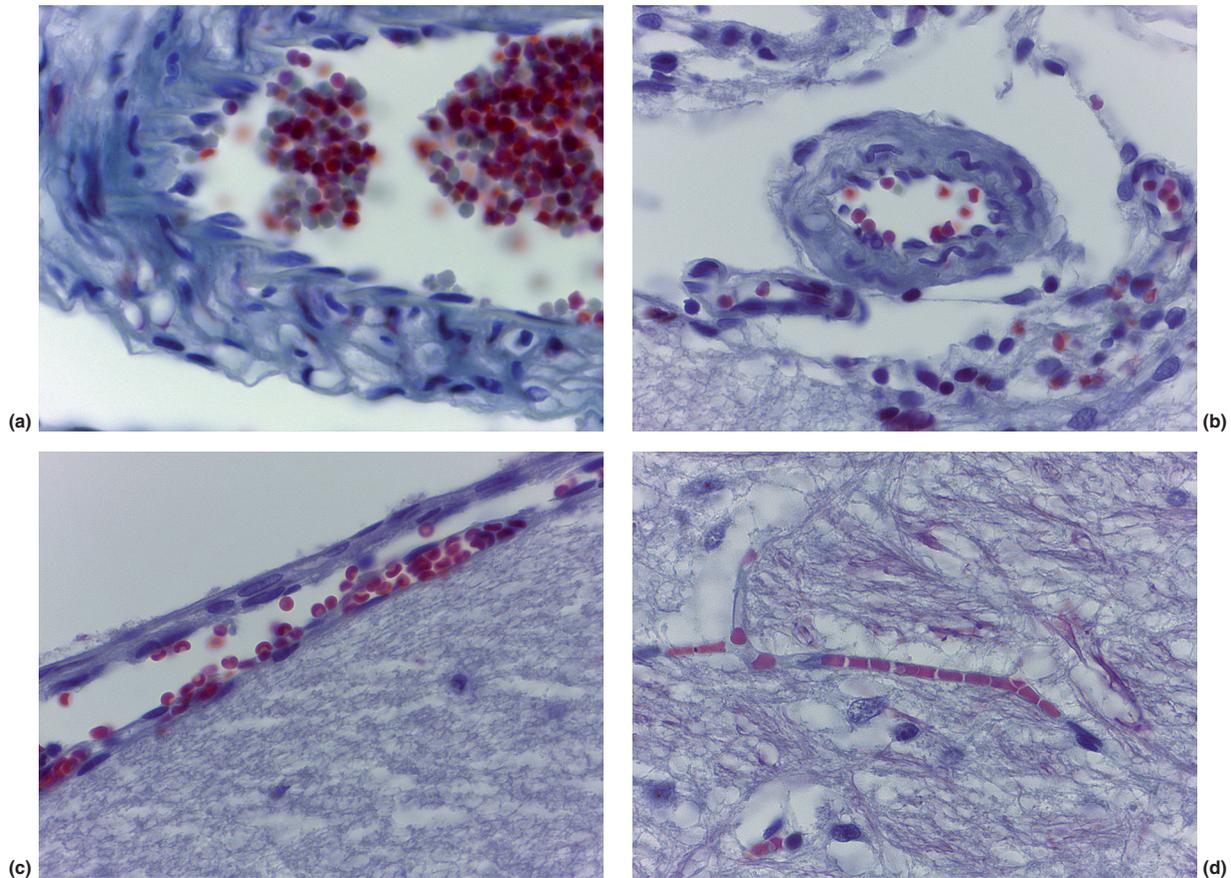


Fig. 11.29 Cervelletto – Rete vascolare. Immagini della rete vascolare che si forma dalle arterie cerebellari. In (a) e (b) due rami arteriosi delle arterie cerebellari; in (c) e (d) suddivisione in capillari dei vasi della rete arteriosa. Col. Gomori, 20×.

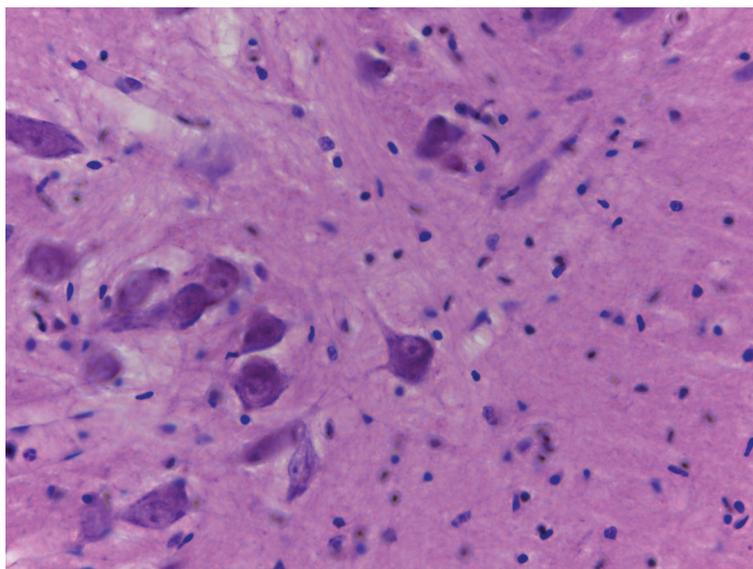
presenza di molti vasi e di un pigmento rosso contenente ferro presente nei neuroni multipolari, responsabili della intensa colorazione rossa, e la *sostanza nera* o *locus niger*, che si trova lateralmente al nucleo rosso; le cellule del locus niger sono molto scure per la presenza in ambito citoplasmatico di un pigmento nero, da cui il nome al nucleo (Fig. 11.30).

Il mesencefalo contiene poi i nuclei del III e del IV paio di nervi cranici.

I **tubercoli quadrigemini superiori** hanno una caratteristica struttura a strati che, procedendo dalla superficie in profondità, fa distinguere: lo *strato zonale*, lo *strato grigio superficiale*, lo *strato delle fibre ottiche*, lo *strato grigio medio*, lo *strato bianco centrale* e lo *strato grigio profondo*.

Fig. 11.30 Corteccia mesencefalica.

– **Neuroni del locus niger.** Nel neuroplasma di questi elementi si evidenzia un pigmento bruno la neuromelanina; il pigmento prodotto dalla stessa via metabolica che sintetizza la dopoemina, è presente anche nei neuroni di soggetti giovani. Col. Violetto di cresile, 40×.



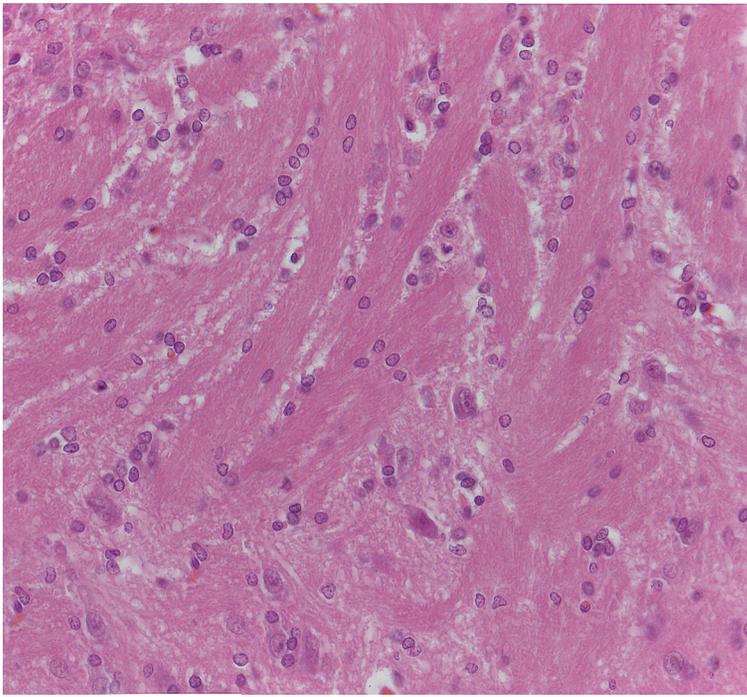


Fig. 11.31 Corteccia mesencefalica – **Strato delle fibre ottiche.** Lo strato è costituito fondamentalmente dal contingente di fibre mieliniche proveniente dalle vie ottiche. Col. E&E, 40×.

- ❑ Lo **strato zonale** è prevalentemente costituito da elementi della glia e piccole cellule associative a prevalente disposizione orizzontale.
- ❑ Lo **strato grigio superficiale** è costituito da poche cellule nervose di tipo associativo, che inviano il loro neurite negli strati immediatamente contigui.
- ❑ Lo **strato delle fibre ottiche** è costituito fondamentalmente dal contingente di fibre mieliniche proveniente dalle vie ottiche (Fig. 11.31).
- ❑ Lo **strato grigio medio** è formato dai corpi cellulari di neuroni, i cui assoni si approfondano nello strato bianco medio e che ricevono fibre per lo più dai tubercoli quadrigemini inferiori, dalla corteccia, dall'abenula, dal cervelletto (nella porzione neocerebellare), dal midollo spinale.
- ❑ Lo **strato bianco centrale** è costituito principalmente da fibre afferenti che, dopo essersi riunite in fasci tangenziali, si portano radialmente verso la superficie.
- ❑ Lo **strato grigio profondo** è formato da voluminosi neuroni, le *cellule fusiformi*, abbastanza simili alle cellule della corteccia telencefalica, i cui pirenofori sono orientati con l'asse maggiore perpendicolare alla superficie della lamina quadrigemina (Fig. 11.32). Dal polo superficiale di questi elementi ha origine un dendrite apicale che decorre attraverso gli strati intermedi fino agli strati superficiali, dove si ramifica a ciuffo; dal polo profondo si distaccano dendriti brevi, diretti in profondità. L'assone è una fibra centrifuga che abbandona lo strato grigio profondo per portarsi alla calotta del mesencefalo. Oltre alle cellule fusiformi, si trovano nello strato grigio profondo anche numerose cellule di associazione.

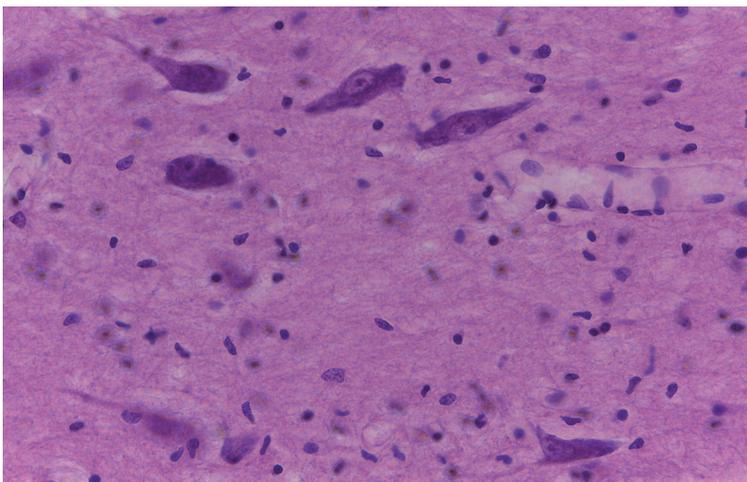


Fig. 11.32 Corteccia mesencefalica – **Strato grigio profondo.** Elementi dello strato grigio profondo di un'area mesencefalica. Col. E&E, 20×.

Le fibre che giungono ai tubercoli quadrigemini superiori si portano nello strato delle fibre ottiche e nello strato bianco centrale: al primo giungono le fibre ottiche, al secondo tutte le altre fibre afferenti. Questi due tipi di fibre passano poi ai diversi strati, dove stimolano cellule associative.

La via comune per gli stimoli in uscita è rappresentata dagli assoni delle grosse cellule fusiformi dello strato grigio profondo che si portano alle formazioni assili del tronco encefalico.

L'organizzazione strutturale della componente glio-vascolare dei tubercoli quadrigemini superiori ricorda quella delle formazioni grigie assili.

Gli emisferi cerebrali

Gli *emisferi cerebrali* sono rivestiti dalla cosiddetta corteccia (cerebrale o telencefalica) (Fig. 11.33). La struttura microscopica consiste di un insieme intricato di neuroni e fibre, glia e vasi sanguigni. Nella corteccia telencefalica si distinguono pertanto aree molto differenti per spessore e citotipi neuronali, tutte però riferibili ad un unico piano organizzativo. Ogni tratto di corteccia cerebrale contiene, infatti, i corpi cellulari di vari tipi di neuroni, i loro prolungamenti dendritici e l'intero assone o parte di esso. I vari tipi di neuroni si raggruppano in strati ben differenziati facendo individuare specifiche *citoarchitettoniche*.

I contingenti di fibre mieliniche, come pure i vasi sanguigni e gli elementi gliali fanno poi riconoscere una specifica *mieloarchitettonica* e una organizzata *glioarchitettonica*.

Citoarchitettonica telencefalica

La struttura microscopica della corteccia cerebrale, al pari di quella di altre parti del SNC, è costituita da un'area grigia, data da un intricato insieme di corpi e prolungamenti neuronali, associata a neuroglia e a vasi sanguigni. Le varietà di cellule nervose che in essa si possono descrivere, in realtà,

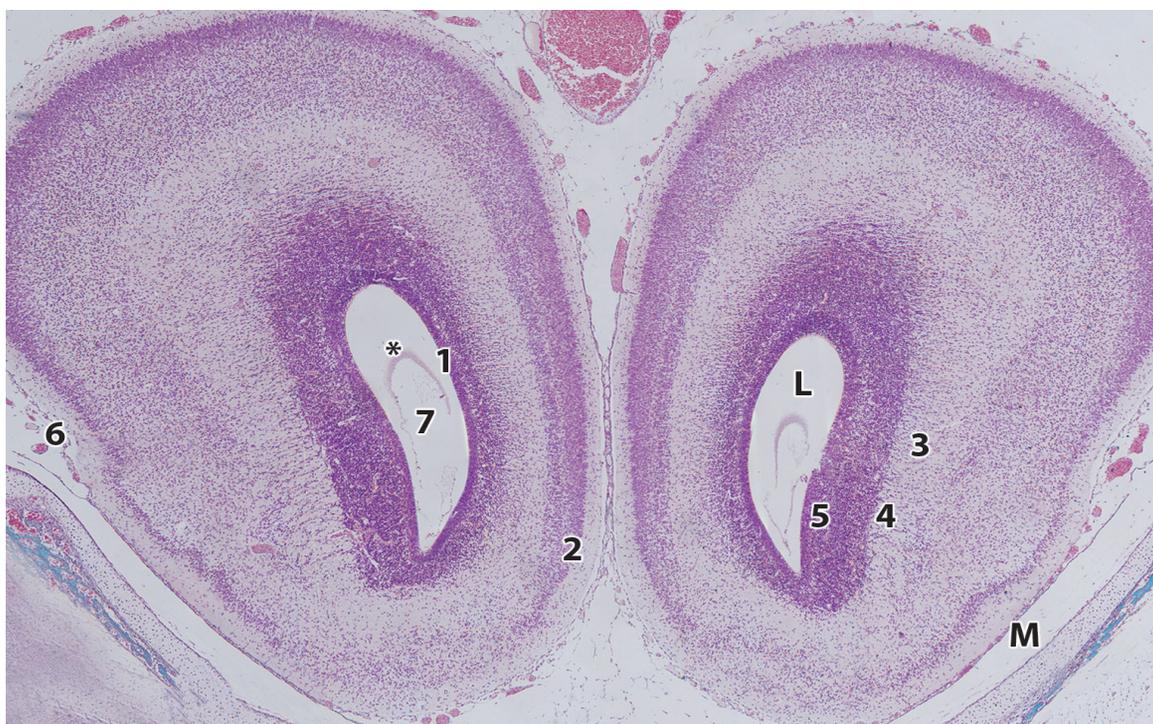


Fig. 11.33 **Corteccia cerebrale.** Sezione coronale di un'inclusione in paraffina effettuata attraverso la testa di un feto di 3,5 mm che mostra l'organizzazione neuronale e la parete degli emisferi cerebrali. Si evidenziano quattro strati cellulari. Inizialmente compare uno strato pseudostratificato di cellule neuroepiteliali, la *zona ventricolare* (1). Una seconda zona, che si costituisce quando i nuclei delle cellule della prima zona si radunano attorno al lume del tubo neurale, è data principalmente dalle ramificazioni cellulari ed è detta *zona marginale* (2). A seguito di migrazione di alcune cellule della zona ventricolare, si costituisce il terzo strato o mantello (3) che si pone tra le zone ventricolare e marginale. Il quarto strato è dato dalla zona sottoventricolare (4), situata tra la zona ventricolare e intermedia. (L) lume; (*) plessi coroidei; (M) meningi. Durante lo sviluppo della corteccia cerebrale, alcune cellule migrano nella zona intermedia per formare uno strato supplementare, la *placca corticale* (5), situata tra la zona intermedia e marginale. Un riarrangiamento cellulare, all'interno della placca corticale, produce strati della neocorteccia matura. Fibre nervose, quelle corticipete, che penetrano nella corteccia in sviluppo, provenendo da altri distretti dell'encefalo, costituiscono il catalizzatore che induce la maturazione neuronale.

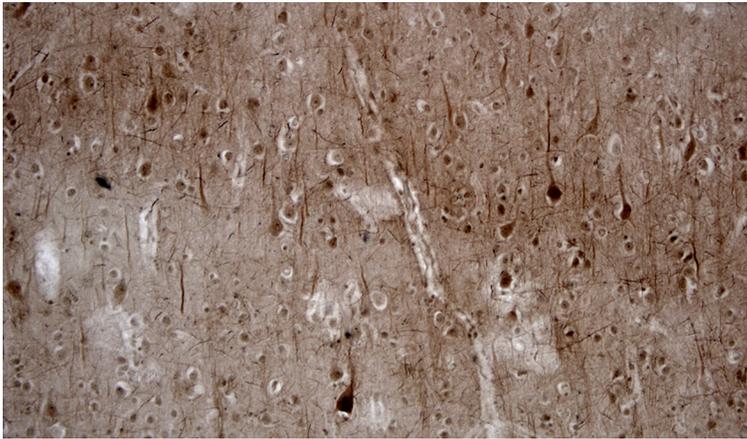


Fig. 11.34 Carattere cerebrale – **Cellule piramidali tipiche.** La microfotografia mostra un gruppo di cellule piramidali con un nucleo in posizione basale e un unico voluminoso prolungamento dendritico che si diparte dal polo cellulare rivolto verso la superficie della corteccia. Col. Bielschowsky, 10×.

sotto l'aspetto funzionale vanno assegnate a un numero relativamente piccolo di categorie, rientrando le cellule della corteccia telencefalica, per la maggior parte, nel *gruppo delle cellule piramidali* e nel *gruppo delle cellule stellate*.

□ Il **gruppo delle cellule piramidali** comprende: le *cellule piramidali tipiche*, le *cellule polimorfe* e le *cellule granulari*.

- Le **cellule piramidali tipiche** hanno un corpo cellulare dalla forma caratteristicamente piramidale o piriforme del diametro variabile tra i 10 e gli 80 μm e un nucleo posto in perpendicolare (Fig. 11.34). Dal polo apicale della cellula si distacca un unico voluminoso prolungamento dendritico che decorre rettilineo verso la superficie, mantenendosi per lo più indiviso o suddividendosi in alcuni rami che, in vicinanza della superficie corticale, si risolvono in un ventaglio di piccoli rami terminali. Dal polo basale si distaccano invece numerosi prolungamenti dendritici che si espandono orizzontalmente fino a una distanza di 1 mm nel caso delle cellule piramidali più grandi. L'assone ha origine dal cono di emergenza del pirenoforo o da uno dei dendriti basali; esso si riveste presto di guaina mielinica e si porta in profondità nella sostanza bianca sottocorticale. Dopo la sua origine, l'assone delle cellule piramidali dà un ramo collaterale ricorrente che entra in sinapsi con le vicine cellule associative. Nella corteccia motoria (giro precentrale) sono presenti i neuroni piramidali più grossi, noti come *cellule di Betz*, che costituiscono con i loro assoni, il 3% delle fibre del fascio cortico-spinale. Le cellule piramidali sotto l'aspetto funzionale vanno considerate elementi di proiezione che utilizzano, come neurotrasmettitore, il glutammato o l'aspartato.

- Le **cellule polimorfe**, variabilmente voluminose, occupano in genere una posizione profonda; i loro dendriti hanno un orientamento non ben definibile, mentre il prolungamento assonico, come quello dei neuroni piramidali, si porta al di fuori della corteccia telencefalica.

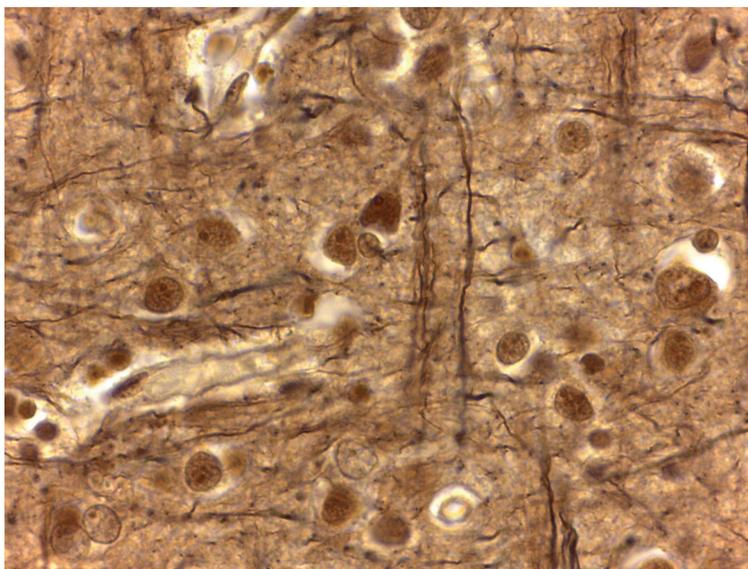
- Le **cellule granulari** hanno corpo piccolo e tondeggiante; sono localizzate nell'intero spessore della corteccia e in alcune aree possono raggrupparsi in strati ben distinti. Il loro assone può mantenersi in ambito corticale, come nel caso dei neuroni corticicoli, oppure uscirne, come nel caso dei neuroni corticofughi (Fig. 11.35).

□ Le **cellule stellate** costituiscono la seconda tipologia più numerosa. In questo gruppo si comprendono: le *cellule a doppio pennacchio dendritico*, le *cellule di Martinotti*, le *cellule orizzontali*, le *cellule marginali* (o di Retzius) e le *cellule associative* (del secondo tipo di Golgi); queste ultime sono assai variabili ma, più comunemente, appaiono come piccoli elementi dalla superficie liscia.

- Le **cellule a doppio pennacchio dendritico** hanno un corpo cellulare ovoidale, disposto perpendicolarmente alla superficie della corteccia e due ciuffi dendritici che costituiscono efficienti punti di collegamento fra diversi strati, portandosi rispettivamente in superficie e in profondità.

- Le **cellule di Martinotti** hanno corpo cellulare voluminoso e irregolare, da cui si distaccano numerosi brevi dendriti e un assone a T che si porta agli strati superficiali della corteccia, dividendosi in due rami.

Fig. 11.35 **Corteccia cerebrale.** Microfotografia a più forte ingrandimento di alcune cellule stellate (gli elementi più comuni di questa area) e le piccole cellule piramidali, situate negli strati più superficiali. Le più numerose cellule stellate, dette anche cellule dei granuli, hanno morfologia molto varia e di difficile differenziazione con l'uso dei comuni metodi istologici. Col. Bielschowsky, 10×.

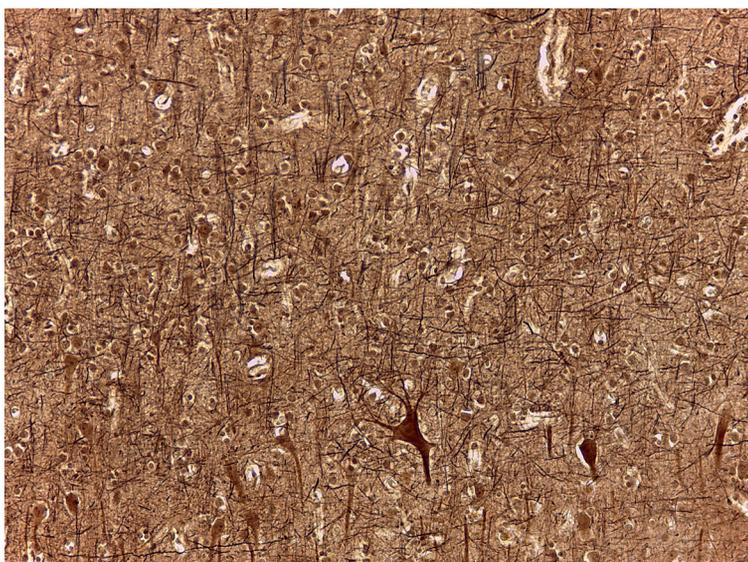


- Le **cellule orizzontali** sono piccoli elementi superficiali, i cui dendriti e il relativo assone decorrono in senso orizzontale.
- Le **cellule marginali** (o *di Retzius*) occupano una posizione superficiale e il loro assone si porta a varia profondità, senza abbandonare mai la corteccia.
- Le **cellule associative** sono cellule piuttosto numerose, che si caratterizzano per un assone amielinico molto ramificato che poco si allontana dal pirenoforo.

I tipi cellulari appena descritti si raggruppano a formare strati che appaiono talvolta ben delimitati, ma a differenza a quanto osservato nella corteccia cerebellare, in quella cerebrale, gli elementi neuronali possono organizzarsi da zona a zona della stessa corteccia cerebrale in maniera anche diversa, facendo così identificare fondamentalmente due tipi di organizzazioni: l'*isocortex* e l'*allo-cortex*.

□ L'**isocortex** riveste la superficie della maggior parte degli emisferi cerebrali; si compone di sei strati disposti parallelamente alla superficie della corteccia e facilmente riconoscibili per la composizione dei diversi tipi cellulari e la densità delle cellule in essi contenute. Gli strati sono: lo *strato molecolare* o *plexiforme*, lo *strato delle piccole cellule piramidali* o *dei granuli esterni*, lo *strato delle medie e grandi cellule piramidali superficiali*, lo *strato dei granuli interni*, lo *strato delle cellule piramidali profonde* o *giganti* e lo *strato delle cellule polimorfe* o *fusiformi* (Fig. 11.36).

Fig. 11.36 **Corteccia cerebrale – Iso-cortex.** La microfotografia consente la lettura dei diversi tipi cellulari che la costituiscono. In alto, lo strato molecolare o plessiforme; più in basso, lo strato delle cellule piramidali profonde o giganti. Col. Bielschowsky, 5×.



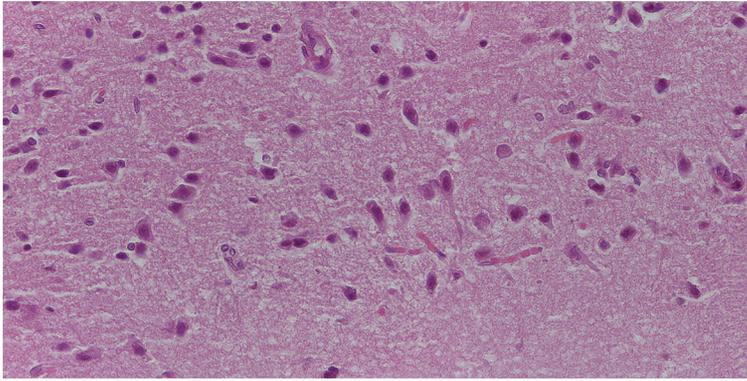
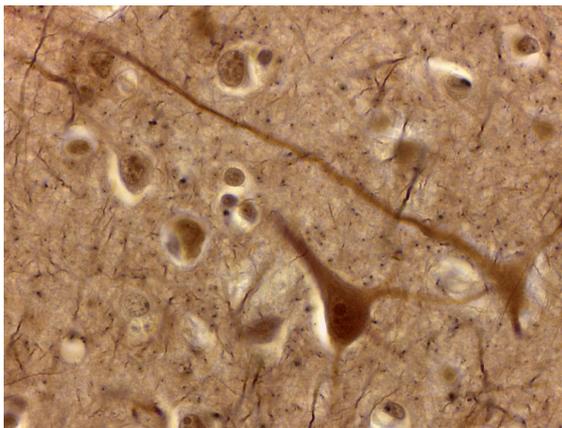
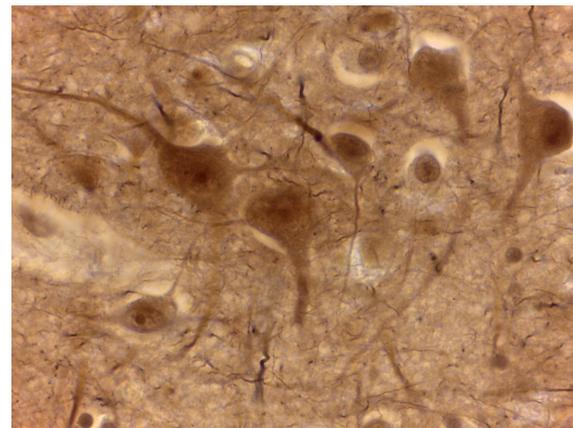


Fig. 11.37 Corteccia cerebrale – **Iso-cortex**. Lo strato delle piccole cellule piramidali o strato granulare esterno. Col. E&E, 10×.

- Lo **strato molecolare** o **plexiforme**, disposto sotto il rivestimento della pia madre, presenta una bassa densità cellulare. Fatto di poche cellule, del tipo orizzontale di Cajal, del tipo granulare e stellato, questo strato abbonda di fibre gliali, che si addensano in superficie, e di numerosi dendriti e di fini prolungamenti assonali, provenienti dagli strati cellulari sottostanti.
- Lo **strato delle piccole cellule piramidali** o *strato granulare esterno*, caratterizzato, a seconda delle aree, da cellule piramidali o da granuli (**Fig. 11.37**), dove le cellule piramidali hanno forma e connessioni tipiche, e dendriti apicali che si portano nello strato molecolare. Oltre le cellule piramidali in questo strato si trovano ancora cellule associative a doppio pennacchio dendritico e rare cellule di Martinotti.
- Lo **strato delle medie e grandi cellule piramidali**, di discreto spessore ed elevata densità cellulare, risulta costituito da neuroni piramidali che diventano progressivamente più grandi nelle porzioni più profonde, da numerose cellule di Martinotti e cellule fusiformi a doppio pennacchio dendritico (**Fig. 11.38**). Ogni cellula piramidale di questo strato, delle dimensioni variabili tra i 10 e gli 80 μm , emette un dendrite che si dirige verso la superficie, raggiungendo lo strato plessiforme esterno, e molteplici dendriti basali che si portano alla superficie con andamento parallelo. Il dendrite apicale risale verso la superficie corticale, per sfioccarsi in una miriade di piccoli rami terminali in corrispondenza della lamina molecolare più esterna. I dendriti basali, allo stesso modo, si ramificano abbondantemente.
- Lo **strato dei granuli interni** è formato da numerose piccole cellule stellate, ciascuna dotata di numerosi e brevi dendriti che si irradiano in tutte le direzioni ed anche di un assone breve che termina in prossimità delle cellule. Lo strato contiene, inoltre, elementi granulari fra i quali sono intercalate cellule associative e cellule di Martinotti. A questo strato giungono gran parte delle afferenze talamiche sotto forma di fibre mieliniche.
- Lo **strato delle cellule piramidali giganti** o **profonde** è costituito da neuroni piramidali di medie e grandi dimensioni e nell'area motoria anche da cellule piramidali giganti di Betz. In questo strato con l'uso di colorazioni per la mielina è possibile osservare fasci di fibre mieli-



(a)



(b)

Fig. 11.38 Corteccia cerebrale – **Iso-cortex**. Le immagini mostrano a più forte ingrandimento alcuni aspetti delle medie (a) e grandi cellule piramidali più superficiali. Queste cellule emettono un dendrite che si dirige verso la superficie con andamento parallelo (b), sfiocandosi poi in una miriade di piccoli rami terminali. Col. Bielschowsky, 40×.

niche verticali ad andamento ascendente e discendente e una banda centrale di fibre ad andamento orizzontale, indicata come stria o banda interna di Baillarger.

- Lo **strato delle cellule polimorfe o fusiformi**, lo strato più profondo della corteccia, è in rapporto con la sostanza bianca sottocorticale. È costituito in prevalenza da elementi corticali composti, tra cui cellule di Martinotti e delle cellule a doppio pennacchio. Questo strato, in alcune aree, si può ulteriormente suddividere in una parte superficiale e una parte profonda, facendo così riconoscere un ulteriore strato sull'architettura telencefalica.
- L'**allocortex**, nota anche come corteccia eterogenea, nell'uomo, questo tipo di organizzazioni è propria dell'area olfattiva e dell'ippocampo; l'allocortex ha una citoarchitettura più semplice in cui sono distinguibili solo tre degli strati appena descritti⁵.

Mieloarchitettura telencefalica

L'organizzazione della corteccia telencefalica fa anche considerare la disposizione e il decorso di diversi sistemi di fibre mieliniche; si distinguono *fasci tangenziali*, che hanno un decorso parallelo alla stessa superficie della corteccia, e *fasci radiati*, che presentano invece decorso perpendicolare alla superficie (Fig. 11.39).

- I **fasci tangenziali** sono costituiti, per la maggior parte, da fibre esogene e, in minor misura, da fibre provenienti dai neuroni che non abbandonano la corteccia, quali ad esempio quelle che provengono dalle cellule di Martinotti.

I fasci tangenziali si dispongono in lamine che si trovano a vari livelli nell'ambito della corteccia cerebrale. Le lamine sono localizzate in riferimento agli strati dell'organizzazione citoarchitetturica. La prima lamina di fibre tangenziali, denominata *stria di Exner*, è presente nello strato plesiforme ed è formata dai prolungamenti di cellule che non abbandonano la corteccia e da fibre esogene di tipo associativo che provengono da altri territori corticali.

Un'altra lamina, costituita di fibre tangenziali, si trova nella parte superficiale del terzo strato (delle cellule piramidali medie e grandi); è in gran parte formata da fibre esogene e prende il nome di *stria di Bechterew*. Segue la *stria di Baillarger*, che occupa l'intero spessore del quarto strato, e infine la *stria profonda*, che occupa il quinto strato della corteccia.



Fig. 11.39 Corteccia cerebrale – Mieloarchitettura. L'immagine, che mostra una ampia area di corteccia, fa considerare la disposizione e il decorso dei diversi sistemi di fibre mieliniche che per il loro andamento si differenziano in fasci tangenziali, a decorso parallelo alla superficie, e fasci radiati, con decorso perpendicolare. Col. Bielschowsky, 5×.

⁵ Oltre l'isocortex e l'allocortex può riconoscersi anche un'organizzazione detta *mesocortex*, costituita da un numero di strati intermedi, che variano da quattro a cinque.

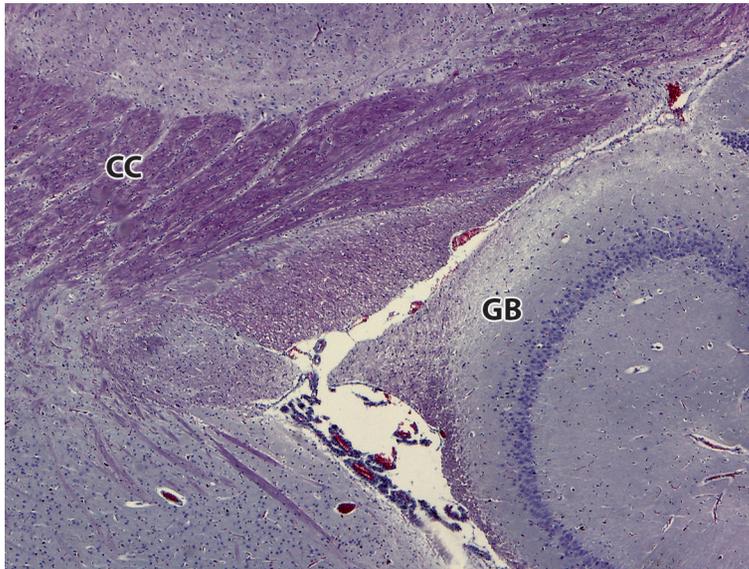


Fig. 11.40 Corteccia cerebrale. Porzione di una sezione coronale condotta attraverso il diencefalo, che illustra l'anatomia dell'area sub-talamica. Da notare le caratteristiche associazioni di fibre. (GB) Globulo pallido; (CC) peduncolo cerebrale. Col. E&E, 10×.

In generale, le lamine più superficiali sono costituite da fibre endogene provenienti principalmente da cellule di Martinotti, mentre le lamine profonde sono costituite o da fibre esogene ad andamento tangenziale, provenienti da centri sottocorticali, o da fibre associative che giungono da aree corticali telencefaliche più o meno vicine.

- I **fasci radiati** si formano invece per la riunione di fibre esogene in arrivo alla corteccia cerebrale oppure di fibre provenienti da neuroni corticifughi. Questi fasci si presentano come aggregati di fibre che, attraversando i vari strati della corteccia, si fanno più sottili procedendo dalla profondità verso la superficie; raramente essi si spingono oltre il terzo strato. Nel loro decorso incrociano le strie tangenziali più profonde alle quali inviano variabili contingenti di fibre (**Fig. 11.40**).

Le connessioni della corteccia cerebrale sono riportabili al piano generale di tutti i centri soprassiali. Si possono, infatti, distinguere fibre esogene corticipete, fibre corticifughe e sviluppati sistemi associativi, che si stabiliscono nell'ambito dei singoli strati corticali o fra strati diversi.

Le fibre in arrivo giungono in gran parte agli strati intermedi della corteccia (terzo, quarto e quinto strato); ciascuna fibra si ramifica in un territorio piuttosto ampio e si pone in rapporto con un gran numero di neuroni.

Al di sopra e al di sotto della zona intermedia si trovano strati a diverso significato funzionale. Gli strati posti al di sopra, i primi due, svolgono principalmente funzioni associative; gli strati posti al di sotto, il quinto e il sesto, rappresentano l'area di origine dei principali contingenti di fibre corticifughe.

Architettura glio-vascolare telencefalica

Tra la rete vascolare e la glia della corteccia telencefalica si viene a formare una complessa architettura che differisce profondamente dall'analoga organizzazione della sostanza bianca e della sostanza grigia delle formazioni assili.

La rete vascolare di quest'area è particolarmente fitta; prende origine e mette capo a piccoli vasi superficiali che si addentrano, nello spessore della corteccia, per tratti anche molto estesi. Alla superficie dei vasi giungono i prolungamenti degli elementi gliali, soprattutto di tipo protoplasmatico, che si dispongono intorno ai vasi nello *strato limitante gliale*. Meno frequente è invece il riscontro di elementi gliofibrillari o di oligodendrociti.

I vasi sanguigni, che dalla superficie si portano in profondità, si caratterizzano nei successivi tratti per una differente struttura (**Fig. 11.41**). Nel primo tratto la parete vascolare è circondata da un sottile strato di connettivo, diretta continuazione del connettivo piale (**Fig. 11.42**). Tra la parete vascolare e la membrana connettivale avvolgente si trova uno spazio perivascolare contenente liquido cefalo-rachidiano, che si pone in comunicazione con lo spazio subaracnoideale (**Fig. 11.43**).

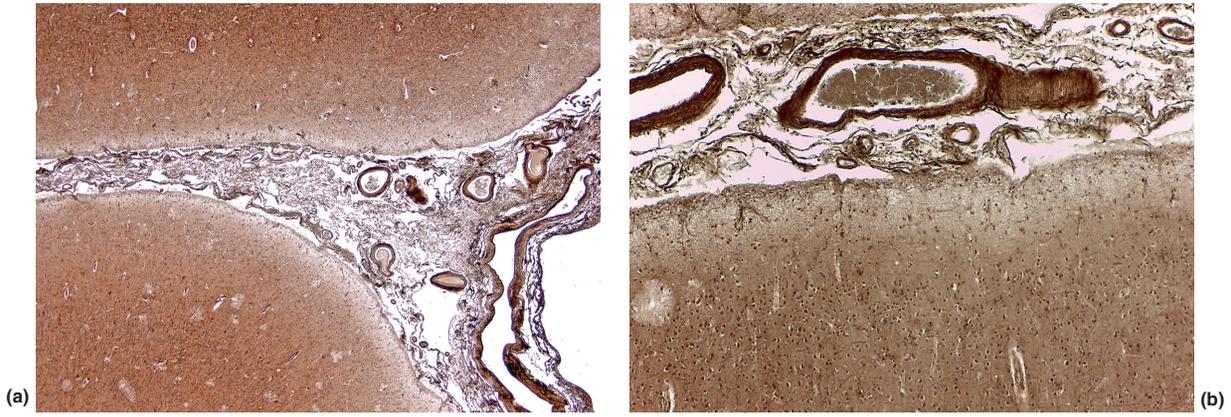


Fig. 11.41 **Corteccia cerebrale – Rete vascolare.** La pia madre (P) è attaccata alla superficie del cervello e si continua nei solchi (S), l'aracnoide è posta in alto e i vasi meningei rimangono nello spazio subaracnoideo. In (b) particolare a più forte ingrandimento dei vasi meningei. Col. Bielschowsky, 10×.

Fig. 11.42 **Corteccia cerebrale.** Gli avvolgimenti piali e i vasi aracnoidali visti a più forte ingrandimento. Col. Gomori, 20×.

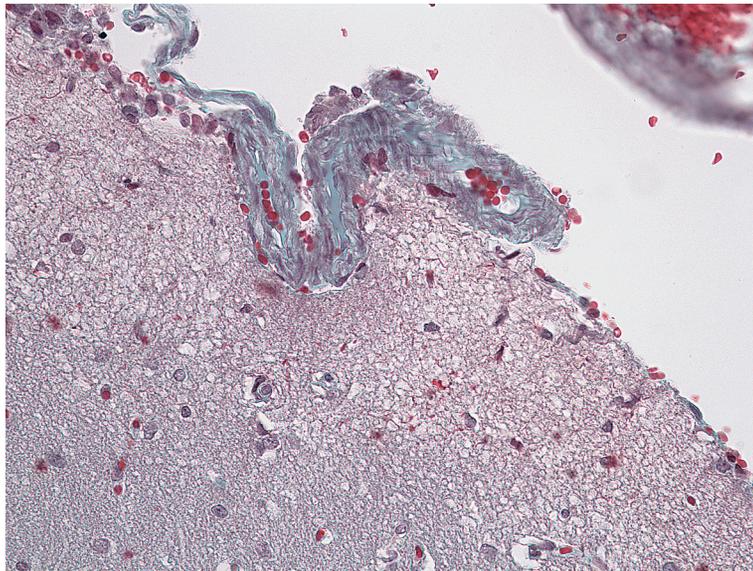
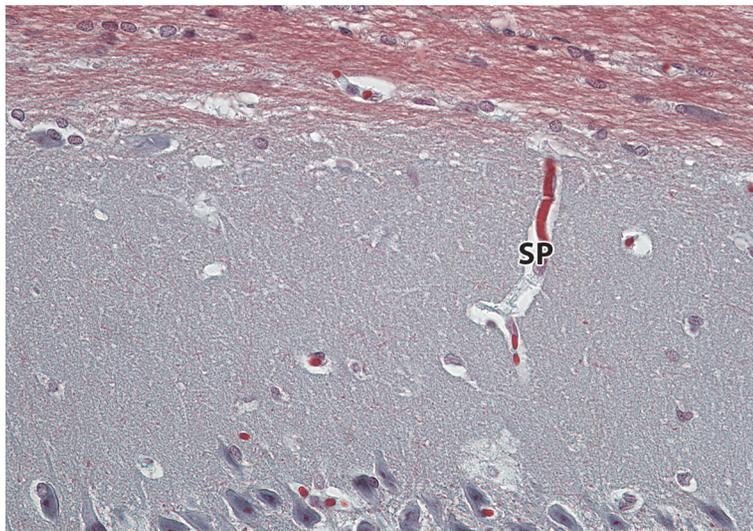


Fig. 11.43 **Corteccia cerebrale.** I vasi sanguigni mostrano una parete circondata da un sottile strato di connettivo, che è la diretta continuazione del connettivo piaie. Tra la parete vascolare e la membrana piaie avvolgente, si osserva lo spazio perivascolare (SP) contenente liquido cefalo-rachidiano. Col. Gomori, 20×.



Con l'approfondirsi dei vasi, tale spazio si riduce progressivamente e l'involucro connettivale tende ad assottigliarsi. Nel secondo tratto, quello dei vasi pre- e post-capillari, sussistono residui di spazio perivascolare, delimitato esternamente da fascetti connettivali e prolungamenti degli elementi gliali

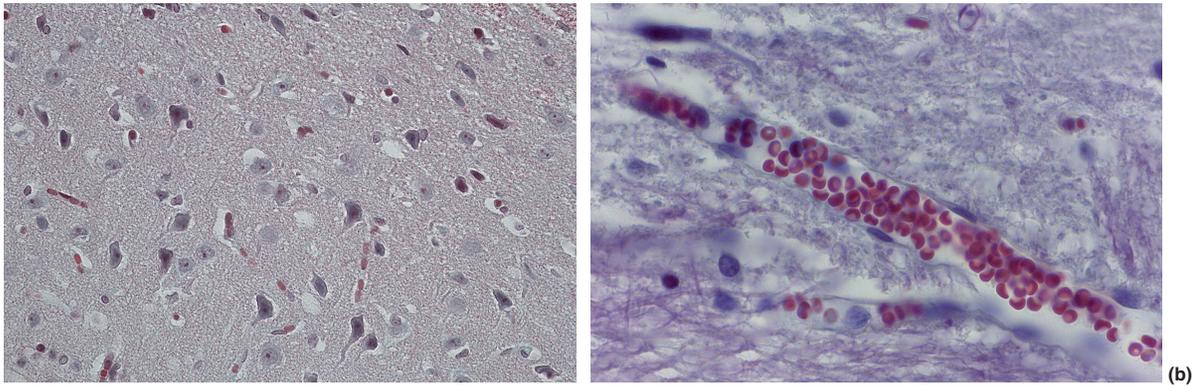


Fig. 11.44 Corteccia cerebrale. In (a) tessuto nervoso posto più profondamente rispetto a quello della precedente immagine. Si osserva la riduzione dell'involucro connettivale che circonda i vasi, come pure la diminuzione dello spazio perivascolare che qui risulta delimitato solo da esili fascetti connettivali e da prolungamenti degli elementi gliali. In (b) tratto ancora più profondo in cui lo spazio perivascolare è del tutto assente e la parete dei vasi è circondata direttamente da gliociti. Col. Gomori, (a) 20×; (b) 40×.

che vanno poi a costituire lo strato limitante gliale. Nel terzo tratto, quello propriamente capillare, lo spazio perivascolare si perde del tutto e i gliociti circondano direttamente i vasi (Fig. 11.44).

Meningi

L'encefalo, il midollo spinale e il primo tratto dei nervi spinali dalla loro emergenza dal neurasse sono avvolti da tre membrane connettivali localizzate tra il tessuto nervoso e l'osso dette *meningi*, che dall'esterno all'interno sono la *dura madre* o *pachimeninge*, l'*aracnoide* e la *pia madre* (Fig. 11.45). L'aracnoide e la pia madre sono spesso indicate con l'unico termine di *leptomeninge*. L'aracnoide, inoltre, è separata dalla pia da uno spazio sepimentato da trabecole e filamenti, che contiene liquido cefalo-rachidiano.

- La **dura madre** è costituita da due strati di connettivo fibroso, lo strato periostale esterno e lo strato meningeo più interno; tra i due strati si possono osservare numerose fibre elastiche aggregate in lamelle. Nei loro interstizi sono accolti numerosi fibrociti.
- L'**aracnoide** è costituita da un contingente di fasci collageni per la maggior parte disposti tangenzialmente alla superficie; nel suo spessore accoglie sottili fibre elastiche, fibrociti, istiociti e linfociti. Sono presenti, inoltre, le *granulazioni aracnoidee (di Pacchioni)*, una sorta di villi pedunculati contenenti liquido cefalo-rachidiano, che si sollevano dalla superficie esterna dell'aracnoide encefalica e che, attraversata la dura madre, si portano alla faccia interna delle ossa della volta cranica oppure si fermano all'interno dei seni venosi durali.
- La **pia madre**, che circonda fedelmente le superfici dell'encefalo e del midollo spinale e accoglie nel suo spessore vasi che penetrano poi all'interno del tessuto nervoso, ha struttura differente nel midollo spinale e nell'encefalo.
 - La **pia midollare** è costituita, da un duplice strato, quello esterno fibroso, che si connette ai fasci dell'aracnoide, e quello interno, sottile, consistente in fitti fasci collageni che decorrono obliquamente, incrociandosi.
 - La **pia encefalica** è più sottile e costituita da rari fasci collageni immersi in abbondante matrice glicoproteica.

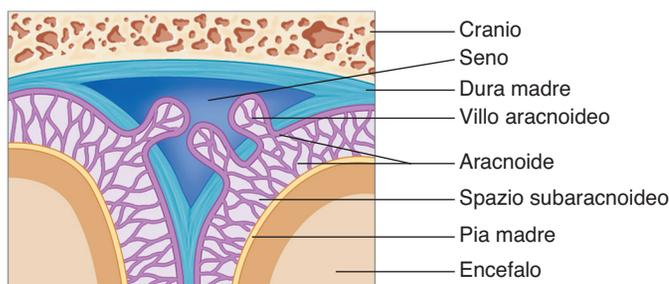


Fig. 11.45 Meningi. In (a) rappresentazione schematica dei 3 strati del tessuto connettivo che avvolgono le strutture cerebrali e collettivamente e genericamente indicati come meningi. Col. Bielschowsky, 10×.

Sistema ventricolare

Ciascun emisfero cerebrale contiene un ampio ventricolo laterale che comunica, in prossimità della sua estremità rostrale, con il III ventricolo, caudalmente questo si continua con uno stretto canale, l'acquedotto cerebrale, che attraversa il mesencefalo e confluisce nel IV ventricolo, un'ampia cavità che si estende tra il tronco encefalico e il cervelletto. Caudalmente si continua con il canale centrale del midollo spinale (canale ependimale, un residuo embrionale del lume centrale del tubo neurale).

Plessi coroidei

Il tetto del III e del IV ventricolo e la fessura corioidea, posta nella parete mediale dei ventricoli laterali, sono rivestiti dalla **tela corioidea**, una struttura costituita dalla pia madre vascolare che aderisce al rivestimento ependimale senza interposizione di tessuto cerebrale. La tela corioidea va a formare i **plessi coroidei**, formazioni che producono il liquido cefalo-rachidiano.

I plessi si presentano come complesse vegetazioni vascolari, disposte in mazzetti peduncolati e ramificati, immersi in uno stroma che si continua con quello della pia madre (Figg. 11.46 e 11.47).

Fig. 11.46 Plessi coroidei. I plessi coroidei si presentano come complesse vegetazioni vascolari che si dispongono in mazzetti peduncolati e ramificati. Col. Gomori mod., 10×.

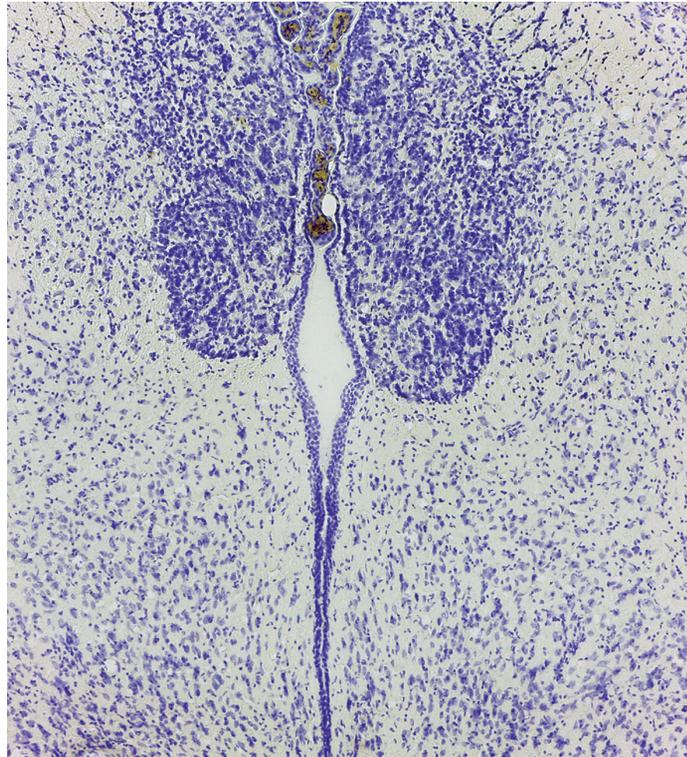
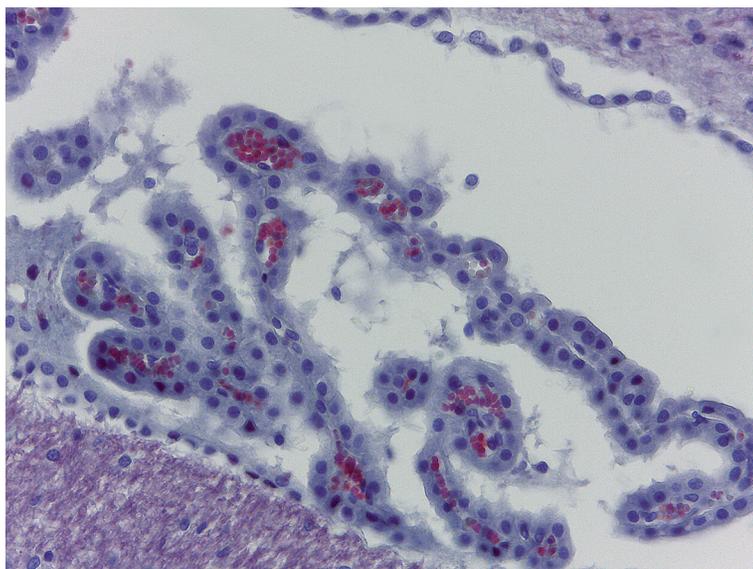


Fig. 11.47 Plessi coroidei. La microfotografia mostra una complessa struttura ripiegata composta da vasi immersi in uno stroma, a sua volta ricoperto da epitelio. Col. Gomori mod., 20×.



Approfondimento 11.2 – IL LIQUIDO CEREBRO-SPINALE

Nell'uomo adulto, il volume totale di LCS è di circa 125-150 mL/die. Appena prodotto, il LCS circola attraverso il sistema ventricolare per poi defluire, attraverso gli orifizi del IV ventricolo, nello spazio subaracnoideo. A livello dello spazio subaracnoideo, il liquido viene in parte riassorbito nel sangue venoso, attraverso i villi aracnoidei, localizzati alla sommità dell'encefalo. Il LCS è incolore, chiaro, trasparente come acqua con una densità di 1,008, reazione lievemente alcalina e contenente cloruri, glucosio e albumina. In condizioni normali, l'esame microscopico rivela solo qualche raro linfocita. Sotto l'aspetto funzionale, il liquido ha una funzione trofica sui neuroni. Oltre ad una funzione trofica come quella della linfa, LCS ha anche funzione protettiva sui neuroni in quanto ripartisce uniformemente le lievi pressioni localizzate in aree circoscritte della superficie esterna (funzione meccanica); protegge inoltre l'encefalo dall'azione della forza di gravità (funzione idrostatica); rappresenta un mezzo efficace di regolazione della pressione endocranica dipendente dalla circolazione del sangue (funzione idrodinamica). Nel LCS, contenuto nel recesso infundibulare, vengono versati alcuni ormoni ipofisari. Infine non va sottovalutata la funzione escretiva in quanto attraverso di esso viene eliminata una parte dei cataboliti delle cellule nervose. Si ritiene che esistano particolari organi sensibili alle variazioni di pressione e di composizione del LCS come l'*organo subcommissurale*, l'*organo subformicale* e l'area postrema del IV ventricolo. Queste strutture si trovano nelle pareti di passaggio dall'una all'altra delle cavità encefaliche e pertanto avrebbero funzione di regolare la pressione e la composizione del liquido in esse contenuto e circolante.

I vasi coroidei, la cui parete è costituita e da un endotelio tipicamente fenestrato poggiante su di una lamina basale, sono rivestiti da un epitelio isoprismatico o pavimentoso semplice, in rapporto con la membrana basale; le cellule hanno un nucleo posto in profondità e un polo apicale arrotondato e caratterizzato da qualche sporadico ciglio o, più frequentemente, da corti microvilli assai fitti. La membrana plasmatica del polo basale di queste cellule forma numerose invaginazioni entro le quali la microscopia elettronica ha dimostrato la presenza di numerosi mitocondri, facendo supporre per questi elementi un ruolo determinante nella produzione del liquido cefalo-spinale (LCS).

Ependima

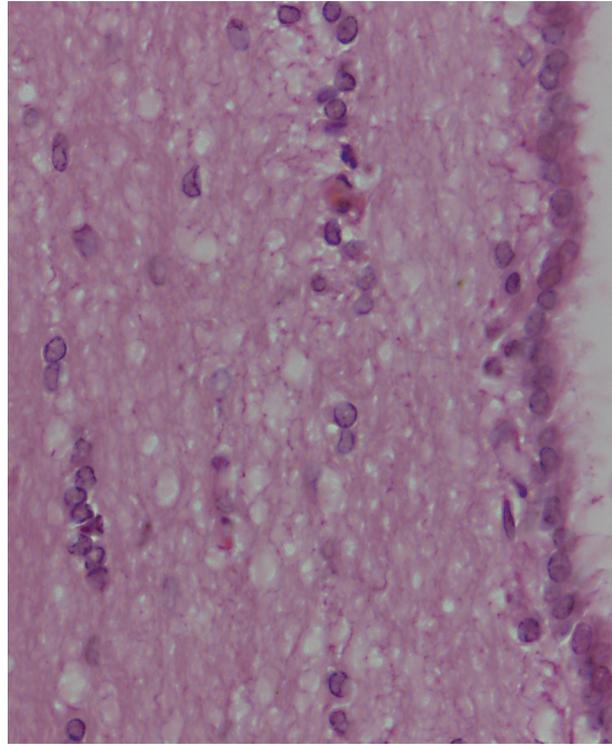
Le cavità interne del nevrasso, ossia il canale centrale del midollo spinale, i ventricoli e l'acquedotto mesencefalico dell'encefalo, sono delimitate dall'ependima, uno strato singolo e continuo di elementi cellulari isoprismatici o batiprismatici strettamente uniti fra di loro a livello della superficie luminale con i tipici complessi giunzionali.

Queste cellule hanno un polo apicale, provvisto di ciglia e microvilli, e un polo basale, in cui è contenuto un nucleo, che si pone in contatto con il sottostante tessuto nervoso. Dal polo basale si inoltrano tozzi prolungamenti citoplasmatici che vanno ad intrecciarsi, senza interposizione di lamina, con i prolungamenti degli astrociti sottopendimali (Fig. 11.48). Le cellule ependimali che rivestono l'acquedotto di Silvio e le cavità del III e del IV ventricolo prendono il nome di *taniciti* e sono caratterizzati da protrusioni apicali simili a microvilli, che si estendono nel liquido cefalo-rachidiano, e da un unico processo basale, che si ramifica nel neuropilo sottostante. I taniciti terminano con estroflessioni del tipo pedicelli che vanno a portarsi sui capillari fenestrati del plesso portale, nella zona esterna dell'eminenza mediana e che fanno sinapsi con le fibre nervose del sistema tuberoinfundibulare ipotalamico. Le peculiari caratteristiche morfologiche di questi elementi suggeriscono per essi un ruolo attivo di barriera e di regolazione per la diffusione di sostanze tra liquor e liquidi interstiziali del tessuto nervoso.

11.3 IL SISTEMA NERVOSO PERIFERICO

Il sistema nervoso periferico (SNP) è costituito dalle porzioni del sistema nervoso posto esternamente all'encefalo e al midollo spinale. Comprende le *fibre nervose afferenti* o *centripete* che pongono in connessione i recettori periferici con il SNC, le *fibre efferenti* o *centrifughe*, che connettono il SNC con gli effettori, e cellule nervose localizzate al di fuori del nevrasso, con il quale peraltro si trovano in connessione.

Fig. 11.48 Ependima. Cellule ependimali strettamente unite fra di loro a livello della superficie luminale con i classici complessi giunzionali epiteliali. La superficie luminale è sollevata in numerose ciglia e presenta microvilli con probabile funzione assorbente e secernente. A differenza degli altri epitelii le cellule ependimali non poggiano su una membrana basale; a livello del dominio basale tali cellule si restringono e danno vita a uno o più prolungamenti che entrano a far parte del sottostante neuropilo. Col. E&E, 20×.



Del SNP vanno considerati, in maniera distinta, l'insieme dei *nervi encefalici e spinali* con i relativi *gangli* (Fig. 11.49) e il *sistema nervoso autonomo* (SNA), un complesso di fasci di fibre nervose e gangli. Le differenze strutturali che si riscontrano fra queste due parti del SNP non sono notevoli e le principali vanno riferite ai gangli del SNA che hanno forma e dimensioni molto varie, presentandosi anche come piccole raccolte di cellule nervose nello spessore degli organi (*gangli metasimpatici*).

Il SNA è un sistema efferente periferico costituito da gruppi di cellule, **gangli**, situati all'esterno del SNC e interposti tra esso e gli organi innervati dagli assoni (fibre nervose postgangliari) delle cellule contenute in questi gangli. Funzionalmente non è separato in alcun modo dal SNC in quanto, ricevendo assoni (fibre nervose pregangliari) da cellule situate all'interno di questo sistema, costituisce una delle vie per mezzo delle quali il SNC controlla i tessuti corporei. La rilevante differenza fra questa via efferente (*efferente viscerale*) e quella che innerva i muscoli del tronco e degli arti (*efferente somatica*) sta nel fatto che le cellule della via *efferente viscerale* che innervano i tessuti degli organi sono situate all'esterno del SNC, mentre quelle della via *efferente somatica* si trovano all'interno del SNC.

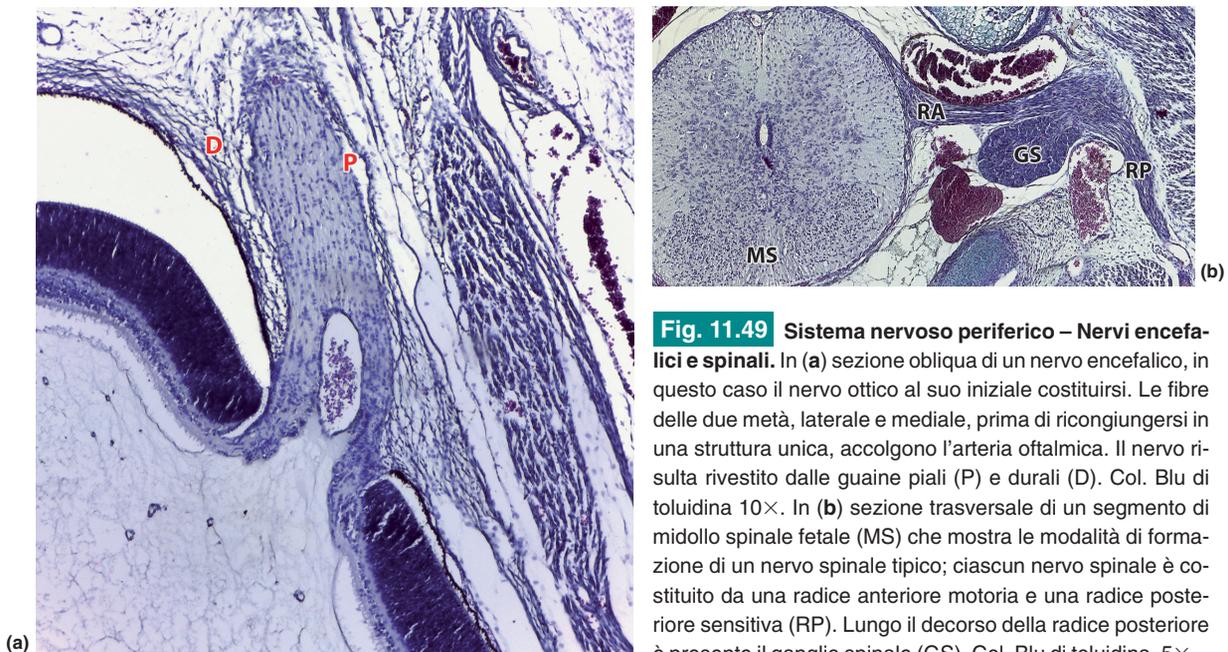


Fig. 11.49 Sistema nervoso periferico – Nervi encefalici e spinali. In (a) sezione obliqua di un nervo encefalico, in questo caso il nervo ottico al suo iniziale costituirsi. Le fibre delle due metà, laterale e mediale, prima di ricongiungersi in una struttura unica, accolgono l'arteria oftalmica. Il nervo risulta rivestito dalle guaine piali (P) e durali (D). Col. Blu di toluidina 10×. In (b) sezione trasversale di un segmento di midollo spinale fetale (MS) che mostra le modalità di formazione di un nervo spinale tipico; ciascun nervo spinale è costituito da una radice anteriore motoria e una radice posteriore sensitiva (RP). Lungo il decorso della radice posteriore è presente il ganglio spinale (GS). Col. Blu di toluidina, 5×.

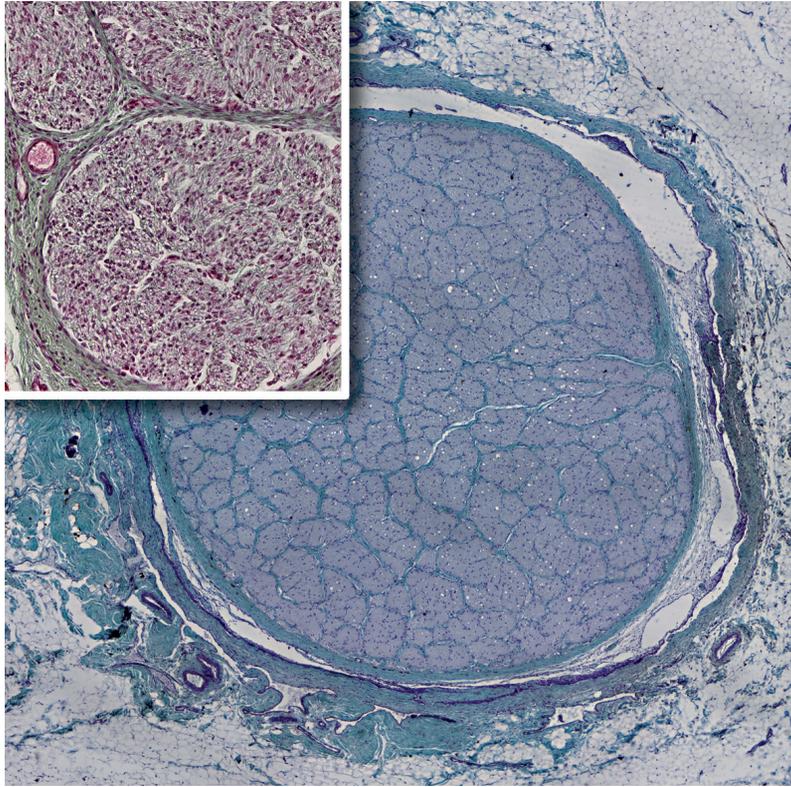


Fig. 11.50 Sistema nervoso periferico – Nervo encefalico. Sezione trasversale dell'oculomotore comune (III); il nervo si compone di fibre nervose motorie, che innervano i muscoli volontari dell'occhio; è provvisto anche di un buon contingente di fibre effetttrici viscerali che si portano ai muscoli ciliare e sfintere della pupilla. Col. Gomori mod., 10×. Nel focus particolare a più forte ingrandimento di alcuni fasci di fibre del nervo con guaine connettivali. Col. Gomori mod., 20×.

I nervi encefalici e spinali

I *nervi encefalici* e quelli *spinali* sono costituiti da fasci di fibre nervose sia mieliniche sia amieliniche, disposti in raggruppamenti compatti (Fig. 11.50). I fasci nervosi sono avvolti da una guaina di tessuto connettivo fibroso e distinti per il loro calibro in *fasci primari*, *fasci secondari*, *fasci terziari*.

Il tessuto connettivo che avvolge e penetra all'interno del nervo si distingue in *epinevrio*, *perinevrio* ed *endonevrio*.

- L'**epinevrio** è una guaina avventizia, posta più esternamente, formata da fibre di connettivo lasso che all'emergenza dei nervi dal nevrasse si continua con la dura madre encefalica; il suo spessore è in rapporto proporzionale con il diametro del nervo. Dalla superficie interna di esso si distaccano setti che si pongono tra i fasci secondari e terziari, terminando sulla guaina propria di questi ultimi. L'epinevrio nel suo spessore contiene inoltre vasi che si portano nel connettivo interfascicolare e accumuli di cellule adipose (Fig. 11.51).

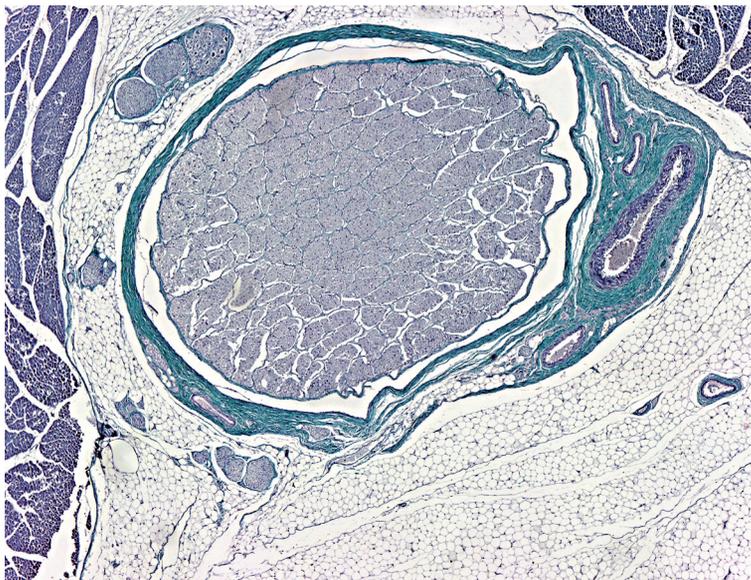


Fig. 11.51 Sistema nervoso periferico – Nervo encefalico. Nella sezione si osservano i numerosi fascicoli che compongono il nervo trocleare. Ogni fascicolo è rivestito da perinevrio e i vari fascicoli sono avvolti da una guaina connettivale, l'epinevrio, che è particolarmente addensato nella sua porzione più esterna. Vasi sanguigni di varie dimensioni e una componente adiposa sono visibili nell'epinevrio. Ai lati del nervo immerso in un abbondante tessuto adiposo i fasci dei muscoli estrinseci dell'occhio. Col. Gomori mod., 10×.

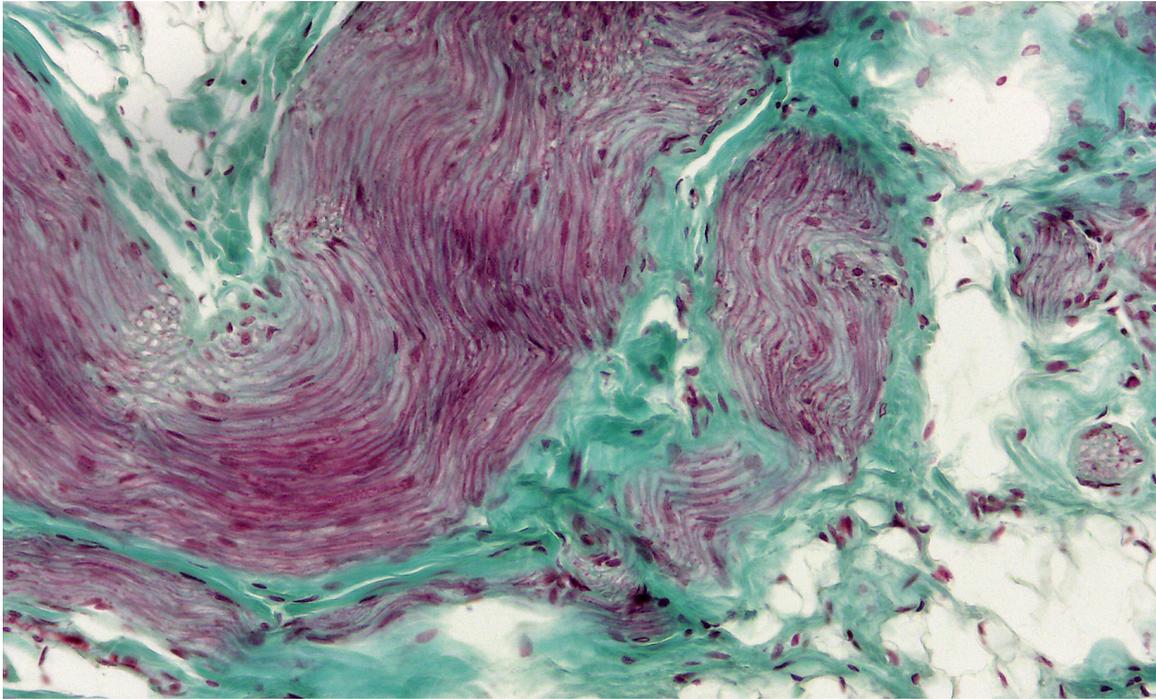


Fig. 11.52 Sistema nervoso periferico. Gli assoni del nervo sono organizzati in gruppi detti fasci. Ogni fascio è circondato da tessuto connettivo, contenente molti fibroblasti appiattiti, connessi tra di loro a formare una sorta di barriera emato-nervosa simile alla barriera emato-encefalica. All'interno dei fasci ogni assone è circondato da una discreta quantità di endonevrio, connettivo lasso. Col. Gomori mod., 10×.

- ❑ Il **perinervio** è l'avvolgimento dei fasci secondari o dei fasci terziari ed è una lamina compatta, di discreto spessore, che aderisce strettamente alla loro superficie; in corrispondenza della sua faccia esterna, si continua con il connettivo interfascicolare, dove si ritrovano fibre elastiche e rari fibrociti molto appiattiti.
- ❑ L'**endonevrio** si distacca dalla superficie interna del perinervio sotto forma di delicati setti connettivali che entrano nella compagine dei fasci secondari, formando una trama che circonda poi le singole fibre nervose e accompagna i capillari sanguigni e linfatici.

Nell'ambito dei nervi si trovano fibre nervose di diverso diametro, provviste di una guaina mielinica che varia proporzionalmente di spessore; gli assoni più grandi sono corredati di guaine mieliniche più spesse (Fig. 11.52). Nei nervi esistono poi contingenti variabili di fibre nervose amieliniche e i rapporti tra assoni e cellule del neurilemma si attuano in modo diverso rispetto a quanto si osserva nelle fibre mieliniche.

I nervi del SNA

I nervi del SNA sotto l'aspetto microscopico sono difficilmente distinguibili dai nervi encefalici e spinali, sia per analogia nei caratteri strutturali sia per decorso e, ancora, perché spesso possono presentarsi come strutture plessiformi.

I nervi della catena del simpatico sono connessi ai nervi spinali da rami comunicanti, distinti in bianchi e grigi secondo che siano costituiti, rispettivamente, da fibre mieliniche pregangliari o amieliniche postgangliari.

- ❑ I **rami bianchi**, per l'organizzazione del connettivo che forma gli involucri e per la fascicolazione delle fibre che sono in gran parte mieliniche, hanno la stessa costituzione dei nervi encefalici e di quelli spinali.
- ❑ I **rami grigi** sono costituiti da assoni amielinici, rivestiti interamente dalle cellule di Schwann, così che ciascun assone risulti inserito in un canale, rivestito della membrana plasmatica e del citoplasma della cellula gliale.

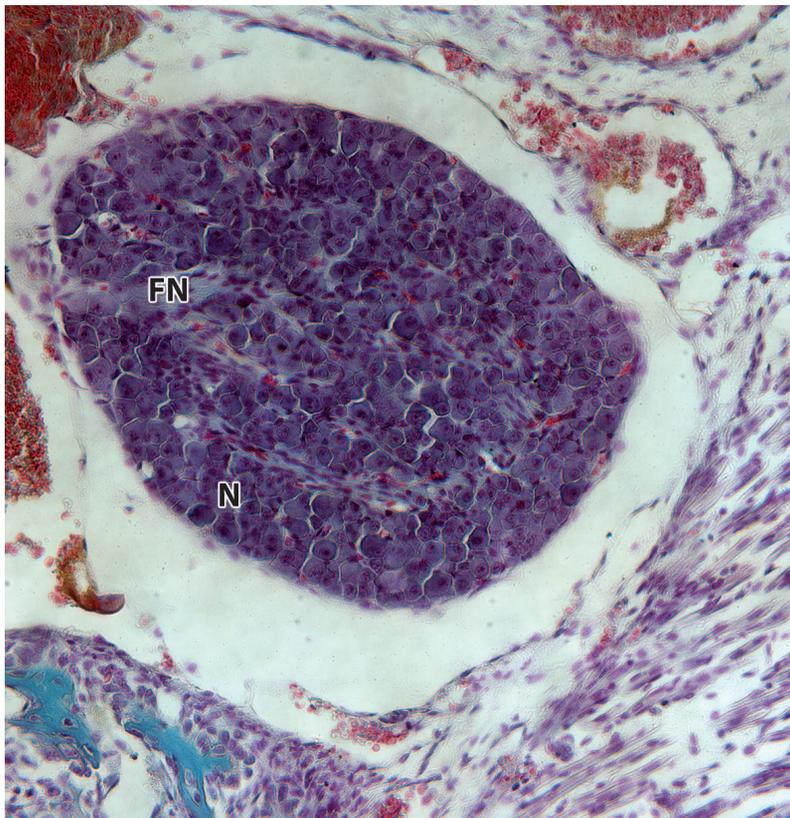


Fig. 11.53 Sistema nervoso periferico – Ganglio spinale. Il ganglio si presenta all'osservazione microscopica sotto forma di rigonfiamento ben delimitato da un connettivo capsulare e stromale di tipo collagene. Le fibre nervose (FN) appartengono per la maggior parte ai neuroni (N) dello stesso ganglio. Accanto ai neuroni principali si osservano cellule satelliti. Col. Gomori mod., 20×.

I gangli encefalici e spinali

I gangli sono peculiari raggruppamenti di corpi neuronali e nervi periferici, disposti lungo il decorso delle radici posteriori dei nervi spinali (Fig. 11.53) e sul decorso delle radici sensitive di nervi cranici, come il trigemino, l'intermedio, il glosso-faringeo, il vago, il vestibolo-cocleare. Al microscopio si presentano sotto forma di rigonfiamenti ben delimitati da una spessa capsula fibrosa che, all'esterno, è rinforzata da fasci connettivali di derivazione meningea. Dalla superficie interna della capsula si dipartono numerose trabecole, che vanno a delimitare i territori occupati dalle cellule e quelli delle fibre nervose. Il connettivo capsulare e stromale è di tipo collagenico e tra esso si interpongono anche rare fibre elastiche.

Le fibre nervose dei gangli encefalici e spinali appartengono per la maggior parte ai neuroni dello stesso ganglio; non è però esclusa l'esistenza di fibre afferenti alle cellule gangliari. La maggioranza delle fibre nervose intragangliari è provvista di guaine mieliniche; più rare invece sono le fibre amieliniche.

Le cellule dei gangli encefalici e spinali sono prevalentemente di due tipi: *neuroni principali* e *neuroni di associazione*, ma non mancano *cellule satelliti* o *anfociti* (Fig. 11.54).

- I **neuroni principali** hanno un corpo cellulare piuttosto voluminoso e possiedono assoni che, nei gangli spinali ed encefalici umani, sono pseudounipolari; fa eccezione il ganglio spirale (di Corti), dove le cellule nervose principali sono del tipo bipolare. L'assone, dopo un breve percorso ad andamento fortemente spiralizzato, si divide a T dando luogo ad una fibra centrale, che si porta al nevrasse, e ad una fibra periferica. Il tratto indiviso dell'assone può mantenersi in stretta vicinanza del corpo cellulare medesimo, intorno al quale forma un tipico avvolgimento a gomito. Con i comuni metodi di colorazione, il corpo cellulare dei neuroni principali mostra oltre ad un nucleo centrale e vescicoloso, un citoplasma ricco in zolle di Nissl. I metodi d'impregnazione argentea rendono evidente la conformazione non perfettamente circolare del corpo cellulare di questi neuroni, che appare insolcato da nicchie entro le quali alloggiavano le cellule satelliti.
- I **neuroni associativi** dei gangli encefalici e spinali sono piccoli elementi alveolari con brevi dendriti e un corto assone che subito dopo la sua emergenza si ramifica in prossimità del corpo cellulare. Questi elementi sono del tutto simili alle cellule associative del SNC.

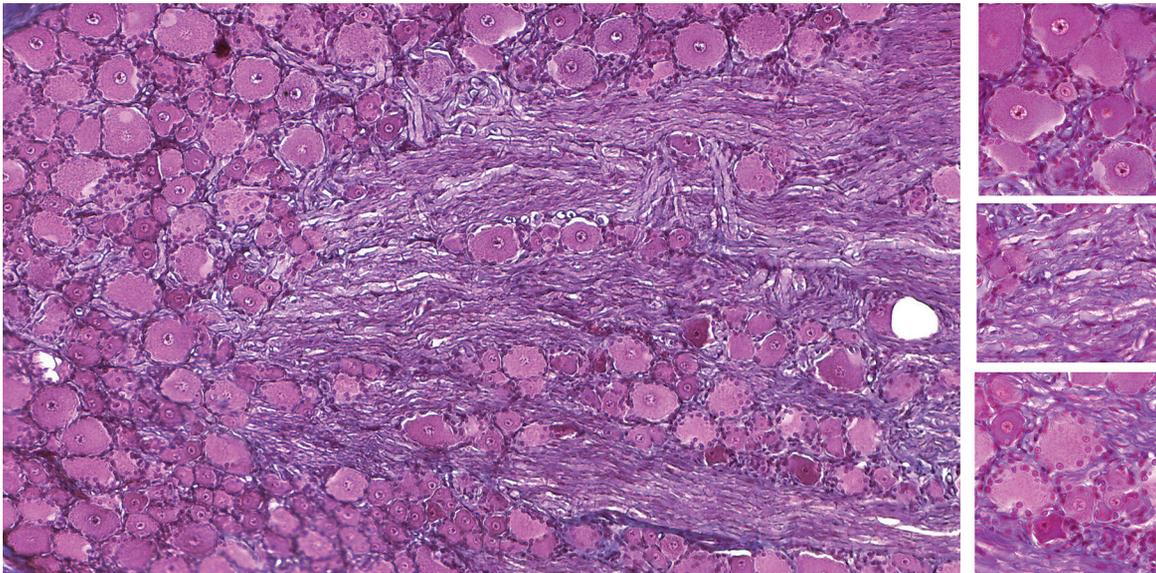


Fig. 11.54 Sistema nervoso periferico – Gangli. I gangli sono aggregati discreti di corpi cellulari disposti al di fuori del sistema nervoso centrale. Nella microfotografia, un fascicolo di fibre nervose che passa all'interno del ganglio. I neuroni occupano tutto lo spazio restante del parenchima gangliare. Nei focus: in alto a destra, i corpi delle cellule gangliari ad elevato ingrandimento; al centro, il decorso a zig-zag delle fibre tagliate longitudinalmente; in basso, cellule gangliari circondate da un evidente strato di cellule satelliti e alcuni neuroni di associazione. Col. Aldeide fucsina sec. Gabe, 20×.

- ❑ Le **cellule satelliti** o **anficiti** sono elementi appiattiti, di aspetto epiteliale, più o meno ravvicinati tra loro e comunque strettamente aderenti ai corpi cellulari dei neuroni principali intorno ai quali formano una sottile corona. Le cellule satelliti sono anche dotate di espansioni più o meno ramificate, che fanno supporre per esse un ruolo simil-gliale. Il contatto tra cellule anficitiche e cellule nervose è molto stretto e serrato, come pure lembi di anficiti contigui possono sovrapporsi così da costituire involucri simil-multilaminari.

I gangli autonomi

I gangli simpatici sono strutturalmente simili ai gangli annessi ai nervi encefalici e spinali, ma non hanno come questi localizzazione e dimensioni costanti; spesso, sotto forma di aggregati di cellule di piccole dimensioni, si portano fin nella compagine degli organi. Hanno discrete dimensioni, una capsula connettivale, che in genere si continua nell'ambiente connettivale perigangliare, e uno stroma attraversato da fascetti di fibre nervose sia mieliniche sia amieliniche (Fig. 11.55).

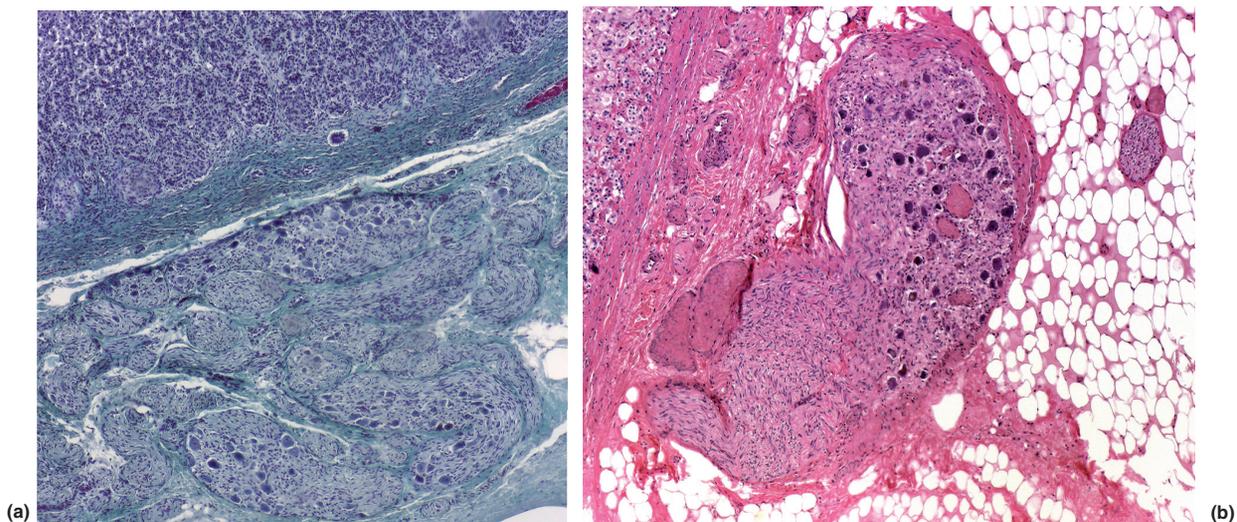


Fig. 11.55 Sistema nervoso periferico – Gangli parasimpatici. In (a) ganglio parasimpatico annesso alla parete gastrica. Col. Gomori, 10×. In (b) ganglio parasimpatico annesso alla ghiandola surrenale. Col. E&E 10×.

In questi gangli si distinguono, al pari dei gangli encefalici spinali, *neuroni principali* e *cellule satelliti*; non sempre sono evidenziabili *neuroni associativi*.

- ❑ I **neuroni principali** hanno corpi cellulari caratterizzati da un notevole polimorfismo e presentano in genere dimensioni più ridotte rispetto a quelle delle cellule dei gangli spinali ed encefalici. I loro contorni sono quindi circolari o irregolari per la ricchezza di prolungamenti o anche di forma assai complessa per dendriti che talvolta conferiscono loro l'aspetto di parafiti (Fig. 11.56). Gli assoni di queste cellule hanno un decorso e una distribuzione molto varia, ma di solito tendono a ramificare ripetutamente a una certa distanza dal cono d'origine.
- ❑ I rapporti tra **cellule satelliti** e corpi cellulari dei neuroni principali hanno le stesse modalità di quanto già descritto a proposito dei gangli dei nervi encefalici e spinali.

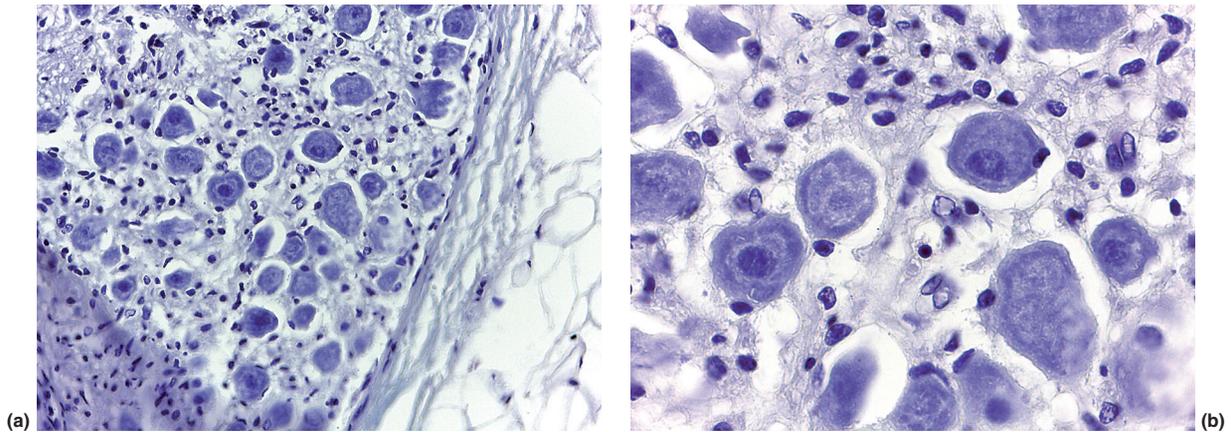


Fig. 11.56 Sistema nervoso periferico – Ganglio ortosimpatico. In (a) le cellule dei gangli autonomi sono multipolari e pertanto risultano molto distanziate fra di loro, essendo separate da numerosi assoni e dendriti. In (b) le cellule gangliari viste a più forte ingrandimento: i nuclei delle cellule sono localizzati al centro del soma e il citoplasma periferico contiene variabili granuli di lipofuscina intensamente colorati e disposti alla periferia della cellula. Le cellule satelliti sono posizionate in maniera regolare per lasciar spazio ai numerosi prolungamenti dendritici delle cellule gangliari. Col. Blu di toluidina, 20×.