Robert Barone

Anatomia comparata dei Mammiferi domestici

volume sesto

NEUROLOGIA
Parte prima – SISTEMA NERVOSO CENTRALE

di Robert Barone e
Ruggero Bortolami

edagricole

1ª edizione: ottobre 2006
1ª ristampa della 1ª edizione: settembre 2019

Titolo originale dell'opera:
Anatomie comparée des mammifères domestiques 6
Par
Robert BARONE
Professeur Honoraire
Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon.

Ruggero BORTOLAMI
Professeur Emérite
Faculté de Médecine Vétérinaire de Bologne

© Copyright 2019 by «Edagricole - Edizioni Agricole di New Business Media Srl»,
via Eritrea, 21 - 20157 Milano
Redazione: P.za G. Galilei, 6 - 40123 Bologna
Vendite: Tel. 051/6575833 - Fax 051/6575999
email: libri.edagricole@newbusinessmedia.it - http://www.edagricole.it

5171

Proprietà letteraria riservata - printed in Italy

La riproduzione con qualsiasi processo di duplicazione delle pubblicazioni tutelate dal diritto d'autore è vietata e penalmente perseguibile (art. 171 della legge 22 aprile 1941, n. 633). Quest'opera è protetta ai sensi della legge sul diritto d'autore e delle Convenzioni internazionali per la protezione del diritto d'autore (Convenzione di Bema, Convenzione di Ginevra). Nessuna parte di questa pubblicazione può quindi essere riprodotta, memorizzata o trasmessa con qualsiasi mezzo e in qualsiasiforma (fotomeccanica, fotocopia, elettronica, ecc.) senza l'autorizzazione scritta dell'editore. In ogni caso di riproduzione abusiva si procederà d'ufficio a norma di legge.

Impianti e stampa: Rotolito SpA - via Sondrio, 3 - 20096 Seggiano di Pioltello (MI)

Finito di stampare nel settembre 2019

ISBN-978-88-506-5171-9

INDICE GENERALE

SISTEMA NERVOSO ..... Pag. 1
SISTEMA NERVOSO CENTRALE ..... » 3

Capitolo I: NOZIONI GENERALI SUL SISTEMA NERVOSO .. » 7
I - SVILUPPO DEL SISTEMA NERVOSO ..... » 7
A - Tubo e cresta neurali ..... » 9
Neuroectoderma e placca neurale ..... » 9
Tubo neurale ..... » 9
Organizzazione funzionale del tubo neurale ..... » 12
Differenziazione delle cellule del tubo neurale ..... » 13
Creste neurali ed ectoderma ..... » 15
B - Organogenesi del sistema nervoso centrale ..... » 18
Midollo spinale ..... » 18
Rombencefalo ..... » 20
1 - Mielencefalo ..... » 23
2 - Metencefalo ..... » 25
Mesencefalo ..... » 26
Diencefalo ..... » 29
Telencefalo ..... » 30
1 - Parte striata ..... » 32
2 - Parte soprastriata ..... » 34
3 - Ventricolo laterale ..... » 37
4 - Commessure interemisferiche ..... » 38
Morte spontanea dei neuroni ..... » 40
II - IL NEURONE E IL SUO AMBIENTE ..... » 40
A - Il neurocita o neurone ..... » 40
1 - Corpo del neurone ..... » 41
2 - Dendriti ..... » 48
3 - Assone ..... » 50
4 - Sinapsi ..... » 52
B - La nevroglia ..... » 54
Ependimociti ..... » 54
Astrociti ..... » 56
Oligodendrociti ..... » 57

Microglia ..... Pag. 58
Guaina mielinica ..... » 58
C - Attività dei neurociti ..... » 62
Trasporto o flusso assonico ..... » 62
Genesi dell'impulso nervoso ..... » 63
1 - I recettori ..... » 63
2 - Funzione della membrana ..... » 71
3 - Insorgenza dell'impulso ..... » 73
Conduzione dell'impulso nervoso ..... » 75
Trasmissione sinaptica ..... » 76
Neurotrasmettitori ..... » 78
III - ORGANIZZAZIONE GENERALE DEL SISTEMA NERVOSO » 79
Mezzi di studio ..... » 81
Nozioni sul trattamento riservato agli impulsi nel sistema nervoso centrale ..... » 86
Organizzazione spaziale del sistema nervoso centrale ..... » 90
Vie e stazioni (relais) ..... » 90
Organizzazione della sostanza grigia ..... » 91
Organizzazione della sostanza bianca ..... » 93
Formazione reticolare ..... » 94
Neurobiotassi ..... » 95

Capitolo II: MIDOLLO SPINALE ..... » 97
I - CONFORMAZIONE ESTERNA E TOPOGRAFIA ..... » 97
Divisioni ..... » 97
Dimensioni e peso ..... » 99
Conformazione esterna ..... » 102
Disposizione generale ..... » 104
Particolarità delle regioni ..... » 104
Rapporti e mezzi di fissità ..... » 109
Topografia ..... » 109
II - CONFORMAZIONE INTERNA ..... » 111
Disposizione generale ..... » 111
Canale centrale ..... » 113
Sostanza grigia ..... » 113
Sostanza bianca ..... » 113
III - STRUTTURA ..... » 118
A - Sostanza grigia ..... » 118
Nevroglia ..... » 118
Cellule nervose ..... » 120
Fibre nervose ..... » 121
Laminazione della sostanza grigia ..... » 121
Significato funzionale della laminazione ..... » 126
B - Sostanza bianca ..... » 128
1 - Organizzazione generale ..... » 128
2 - Radici dorsali dei nervi spinali ..... » 129
3 - Cordone dorsale ..... » 130
Fascicolo gracile ..... » 132
Fascicolo cuneato ..... » 134

4 - Cordone laterale ..... Pag. 137
Tratti ascendenti ..... » 137
Tratto spinocerebellare dorsale ..... » 137
Tratto spinocerebellare ventrale ..... » 137
Tratto spinocerebellare rostrale ..... » 137
Tratto spinotalamico ..... » 139
Tratti spinocervicale e cervicotalamico ..... » 139
Tratto spinotettale ..... » 140
Fibre spinoreticolari ..... » 140
Tratto spinomesencefalico ..... » 140
Fibre spinovestibolari ..... » 140
Fibre spinofacciali ..... » 140
Tratti discendenti ..... » 140
Tratto corticospinale laterale o piramidale laterale » 142
Tratto rubrospinale ..... » 142
Tratto reticolospinale laterale ..... » 143
Fascicoli propriospinali ..... » 143
5 - Cordone ventrale ..... » 143
Tratto corticospinale ventrale o piramidale ventrale .. » 144
Tratto spinoolivare ..... » 144
Tratto vestibolospinale ..... » 144
Fascicolo longitudinale mediale ..... » 144
Altre fibre del cordone ventrale ..... » 146
6 - Radici ventrali dei nervi spinali ..... » 147
C -Vasi del midollo spinale ..... » 147
IV - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 150

Capitolo III: MIDOLLO ALLUNGATO E PONTE ..... » 159
I - CONFORMAZIONE ESTERNA ..... » 159
Faccia ventrale ..... » 162
Faccia dorsale ..... » 166
II - CONFORMAZIONE INTERNA ..... » 173
II A - Cavità del rombencefalo ..... » 173
II B - Ripartizione delle sostanze grigia e bianca ..... » 173
A. Parte caudale del midollo allungato ..... » 175
B - Tegmento del rombencefalo ..... » 179
Sostanza grigia ..... » 179
Sostanza bianca ..... » 189
Formazione reticolare ..... » 199
C - Formazioni proprie nel midollo allungato ..... » 199
1 - Complesso olivare ..... » 201
2 - Nuclei del corpo trapezoide ..... » 205
3 - Peduncolo cerebellare caudale ..... » 205
D - Formazioni proprie nel ponte ..... » 205
Parte dorsale del ponte ..... » 205
Parte rostrale del ponte ..... » 208
III - STRUTTURA E CONNESSIONI ..... » 208
A - Nervi cranici del rombencefalo ..... » 208
1 - Nervo ipoglosso ..... » 209

2 - Nervo accessorio ..... Pag. 209
3 - Nervo vago ..... » 210
4 - Nervo glossofaringeo ..... » 213
5 - Nervo vestibolococleare ..... » 213
6 - Nervo intermediofacciale ..... » 217
7 - Nervo abducente ..... » 219
8 - Nervo trigemino ..... » 219
B - Altri nuclei nel midollo allungato ..... » 222
Nuclei del cordone dorsale ..... » 222
Complesso olivare ..... » 222
Nuclei del corpo trapezoide ..... » 223
C - Altri nuclei nel ponte ..... » 223
Nuclei del ponte ..... » 223
Nucleo ceruleo ..... » 225
IV - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 225

Capitolo IV: CERVELLETTO ..... » 235
I - CONFORMAZIONE ESTERNA ..... » 235
Natura delle divisioni ..... » 238
Fessure e lobuli del cervelletto ..... » 241
II - STRUTTURA ..... » 243
Corteccia cerebellare ..... » 243
Strato dei neuroni piriformi ..... » 245
Strato molecolare ..... » 247
Strato granuloso ..... » 249
Fibre della corteccia cerebellare ..... » 251
Glomeruli cerebellari ..... » 251
Nevroglia della corteccia cerebellare ..... » 252
Nuclei del cervelletto ..... » 252
Corpo midollare ..... » 254
III - CONNESSIONI E ORGANIZZAZIONE FUNZIONALE .... » 256
Afferenze cerebellari ..... » 256
Proiezioni corticali e somatotopia ..... » 259
Circuiti intracorticali ..... » 260
Efferenze del cervelletto ..... » 261
IV - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 266

Capitolo V: MESENCEFALO ..... » 273
I - CONFORMAZIONE ESTERNA ..... » 273
Faccia ventrale ..... » 276
Facce laterali ..... » 276
Faccia dorsale ..... » 276
II - CONFORMAZIONE INTERNA E STRUTTURA ..... » 278
A - Acquedotto del mesencefalo ..... » 278
B - Crus cerebri ..... » 280
C - Sostanza nera ..... » 280
D - Tegmento del mesencefalo ..... » 282
a - Sostanza grigia ..... » 282
Nucleo del tratto mesencefalico del nervo trigemino . » 282

Nucleo motore del nervo trocleare ..... Pag. 283
Nucleo motore del nervo oculomotore ..... » 283
Nuclei parasimpatici del nervo oculomotore ..... » 284
Nuclei del tegmento ..... » 284
Nucleo interpeduncolare ..... » 287
Nucleo rosso ..... » 287
b - Sostanza bianca del tegmento ..... » 288
E - Tetto del mesencefalo ..... » 289
Collicolo caudale ..... » 293
Collicolo rostrale ..... » 293
Regione pretettale ..... » 296
F - Formazione reticolare ..... » 296
Colonna mediana ..... » 296
Colonna mediale ..... » 297
Colonna laterale ..... » 298
Connessioni e funzione della formazione reticolare ..... » 299
III - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 302

Capitolo VI: DIENCEFALO ..... » 307
I - CONFORMAZIONE ESTERNA ..... » 307
Faccia ventrale ..... » 309
Faccia laterale ..... » 312
Faccia dorsale ..... » 312
II - TERZO VENTRICOLO ..... » 315
Organi vascolosi dell'ependima ..... » 316
III - TALAMENCEFALO ..... » 318
A - Epitalamo ..... » 319
Nuclei abenulari ..... » 319
Ghiandola pineale ..... » 319
B - Talamo ..... » 320
1 - Nuclei rostrali ..... » 320
2 - Nucleo dorsomediale ..... » 321
3 - Nuclei laterali ..... » 321
4 - Nuclei ventrali ..... » 324
5 - Nuclei intralaminari ..... » 326
6 - Nuclei paraventricolari ..... » 328
7 - Nucleo reticolato ..... » 328
C - Metatalamo ..... » 330
Corpo genicolato mediale ..... » 330
Ricapitolazione della via uditiva ..... » 331
Corpo genicolato laterale ..... » 334
Vie ottiche ..... » 335
IV - DIENCEFALO VENTRALE ..... » 339
A - Subtalamo ..... » 340
Nucleo subtalamico ..... » 340
Zona incerta ..... » 340
Fibre e tratti di passaggio. Nuclei annessi ..... » 342
B - Ipotalamo ..... » 342
Divisioni e struttura ..... » 342

1 - Regione ipotalamica caudale ..... Pag. 345
2 - Regione ipotalamica intermedia ..... » 345
3 - Regione ipotalamica rostrale ..... » 347
Connessioni dell'ipotalamo ..... » 348
1 - Commessure ..... » 348
2 - Afferenze ..... » 348
3 - Efferenze ..... » 350
Funzioni dell'ipotalamo ..... » 351
V - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 355

Capitolo VII: TELENCEFALO ..... » 357
I - CARATTERI GENERALI ..... » 357
Evoluzione filogenetica ..... » 360
Peso del cervello ed evoluzione psichica ..... » 362
Topografia ..... » 365
II - CONFORMAZIONE ..... » 367
A - Conformazione esterna ..... » 367
Faccia convessa ..... » 367
Faccia basale ..... » 369
Faccia mediale ..... » 369
Poli dell'emisfero ..... » 371
B - Conformazione interna ..... » 373
Ventricolo laterale ..... » 373
Corpo striato ..... » 377
III - STRUTTURA E CONNESSIONI ..... » 382
Nucleo caudato e putamen ..... » 384
Pallido ..... » 387
Claustro ..... » 387
IV - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 391

Capitolo VIII: RINENCEFALO ..... » 395
I - CONFORMAZIONE ESTERNA ..... » 395
Parte basale ..... » 395
Parte settale ..... » 402
Parte limbica ..... » 403
II - STRUTTURA E CONNESSIONI ..... » 409
A - Parte basale ..... » 409
Bulbo olfattivo ..... » 409
Bulbo olfattivo accessorio ..... » 413
Peduncolo olfattivo ..... » 413
Tubercolo olfattivo ..... » 416
Giro olfattivo laterale ..... » 416
Giro paraippocampale ..... » 417
Corpo amigdaloideo ..... » 417
Stria terminale ..... » 418
Commessura rostrale ..... » 419
B - Parte settale ..... » 419
C - Parte limbica ..... » 419
Piede dell'ippocampo ..... » 421

Connessioni dell'ippocampo retrocommessurale ..... Pag. 425
Fornice ..... » 426
Sistema limbico ..... » 428
III - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 432

Capitolo IX: NEOPALLIO ..... » 437
I - CONFORMAZIONE ..... » 437
A - Neopallio dei Carnivori ..... » 440
Territorio silviano ..... » 440
Territorio marginale e sagittale ..... » 443
Territorio cingolare ..... » 446
B - Neopallio degli Ungulati ..... » 447
Territorio silviano ..... » 447
Territorio marginale o sagittale ..... » 452
Solco spleniale e Giro del cingolo ..... » 454
II - STRUTTURA ED ORGANIZZAZIONE FUNZIONALE .... » 454
A - Sostanza bianca..... » 456
Fibre associative ..... » 456
Fibre commessurali e corpo calloso ..... » 456
Fibre di proiezione ..... » 459
B - Corteccia neopalliale ..... » 459
Tipi di neuroni ..... » 459
Citoarchitettonica ..... » 461
Mieloarchitettonica ..... » 462
Circuiti intracorticali ..... » 464
Aree corticali ..... » 466
Aree funzionali ..... » 469
Ricerca delle omologie ..... » 472
III - CONNESSIONI DEL NEOPALLIO ..... » 475
Afferenze ..... » 475
Efferenze ..... » 476
IV - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 480

Capitolo X: VASI DELL'ENCEFALO ..... » 511
I - ARTERIE ..... » 511
Sistema di apporto ..... » 511
Sistema basale ..... » 514
Sistema di distribuzione ..... » 517
1 - Rami dell'arteria basilare ..... » 517
2 - Rami del circolo arterioso del cervello ..... » 519
II - VENE ..... » 524
A - Seni venosi della dura madre ..... » 524
Gruppo dorsale ..... » 525
Gruppo ventrale ..... » 528
B - Vene del cervello ..... » 528
Vene superficiali ..... » 530
Vene profonde ..... » 530
C - Vene del cervelletto e del tronco cerebrale ..... » 533
III - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 533

Capitolo XI: MENINGI ..... Pag. 545
I - CARATTERI GENERALI ..... » 545
Sviluppo ..... » 545
Struttura ..... » 548
Dura madre ..... » 548
Aracnoide ..... » 548
Liquido cerebrospinale ..... » 550
Pia madre ..... » 551
II - MENINGI SPINALI ..... » 553
Dura madre spinale ..... » 553
Aracnoide spinale ..... » 555
Pia madre spinale ..... » 555
III - MENINGI DELL'ENCEFALO ..... » 557
Dura madre encefalica ..... » 557
Aracnoide encefalica ..... » 560
Pia madre encefalica ..... » 562
IV - PARTICOLARITÀ DI SPECIE ..... » 566

SISTEMA NERVOSO

Il **sistema nervoso** (*Systema nervosum*) assicura i rapporti dell'organismo con il suo ambiente circostante e il coordinamento funzionale di tutti gli altri apparati. Perciò, esso percepisce tutte le variazioni dell'ambiente esterno o interno e vi risponde con reazioni appropriate. Questa funzione di adattamento raggiunge nei Mammiferi superiori la sua forma più perfetta con lo sviluppo dell'attività psichica; si può dire che le funzioni intellettive ne sono la più alta espressione.

Lo studio del sistema nervoso costituisce la **neurologia**. Essa ha dato luogo a ricerche assai numerose che coprono un campo così vasto che si è dovuto suddividerla in numerose branche, ciascuna delle quali, tuttavia, non è indipendente dalle altre. Nel linguaggio medico corrente vi è la tendenza a restringere il senso del termine "neurologia" alla clinica e alla patologia (neuropatologia). Per questo, lo studio della morfologia normale del sistema nervoso viene definito con più precisione come **neuroanatomia**.

Il sistema nervoso comprende due grandi sezioni. Al **sistema nervoso della vita di relazione** sono affidati i rapporti dell'organismo con l'ambiente circostante e le reazioni che ne conseguono sono le più immediate. Il controllo e la regolazione del funzionamento intimo degli organi vengono assicurati dal **sistema nervoso autonomo** (*Systema nervosum autonomicum*). Quest'ultimo termine, sebbene ufficializzato dalla nomenclatura internazionale, è del tutto improprio. Sarebbe preferibile la denominazione di **sistema nervoso vegetativo** poiché le due sezioni sono, sia sotto il profilo funzionale sia sotto il profilo anatomico, compenetrate, complementari e strettamente solidali. Il concetto dell'**unità del sistema nervoso** deve essere ritenuto come fondamentale.

Per quanto concerne la topografia, i centri superiori, che governano l'insieme del sistema nervoso, sono raggruppati in una voluminosa massa assiale allogata nella cavità del cranio e nel canale vertebrale: essi formano ciò che viene denominato **sistema nervoso centrale** (*Systema nervosum centrale*) o nevrasse. Esso invia numerosi prolungamenti, i **nervi** (*Nervi*) che escono dall'astuccio osseo e si espandono in tutto l'organismo, permettendoli di controllarlo. Ai nervi sono annessi piccoli centri nervosi accessori, i **gangli** (*Ganglia*). L'insieme di queste formazioni, situate al di fuori del nevrasse, costituisce il **sistema nervoso periferico** (*Systema nervosum periphericum*).

Lo studio degli organi di senso associato a quello del sistema nervoso è più che giustificato. Infatti, la retina, il neuroepitelio vestibolare e cocleare, l'epitelio olfattivo o i corpuscoli tattili della pelle hanno uno sviluppo ed un funzionamento direttamente legati a quello del sistema nervoso, per cui si può affermare che l'**estesiologia** non è altro che un settore della neurologia.

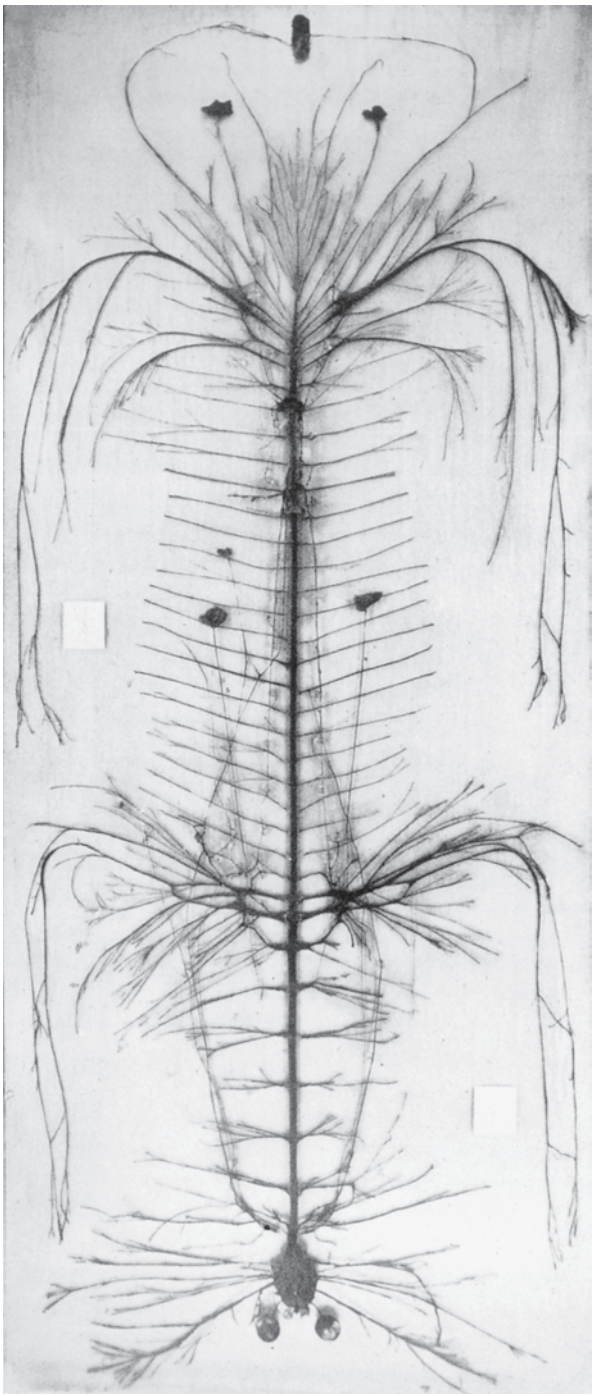


Fig. 1

SISTEMA NERVOSO ISOLATO DI CAVALLO

(Museo di Anatomia Veterinaria della Facoltà di Medicina Veterinaria dell'Università di Bologna-Italia). Preparazione di 2,47 m × 1,00 m.
Questo preparato, realizzato con il metodo di Giacomini alla fine del 19mo secolo, mostra nella sua continuità il sistema nervoso centrale e periferico della vita di relazione e della vita vegetativa. L'enorme difficoltà della sua esecuzione dimostra la grande abilità dei suoi realizzatori. L'encefalo e il midollo spinale sono visti dalla loro faccia ventrale, assieme alle dodici paia di nervi cranici e a tutti i nervi spinali. I nervi ottici sono collegati ai bulbi oculari. Le anastomosi dei nervi trigemino ed intermedio-facciale sono stati conservate. I nervi vaghi possono essere seguiti fino al plesso celiaco. I plessi brachiale e lombosacrale sono completi e i nervi degli arti sono stati isolati fino ai nervi digitali, di cui si vedono le anastomosi. I nervi frenici sono stati seguiti fino al diaframma, di cui un frammento è stato conservato da ciascun lato. Si vede pure ciascun nervo pudendo raggiungere una radice del pene e i nervi rettali caudali fare capo all'ano.
La preparazione comprende anche le catene ortosimpatiche con i rami comunicanti, come pure i plessi celiaco e mesenterici craniale e caudale.

SISTEMA NERVOSO CENTRALE

(Figg. 1, 2 e 3)

Il **sistema nervoso centrale** si compone di due parti ineguali. Una è situata nel canale vertebrale e si presenta come un lungo cordone cilindroide ad estremità caudale appuntita: è il **midollo spinale** (*Medulla spinalis*). L'altra parte, accolta nella cavità cranica, fa seguito alla precedente di cui sembra esserne la derivazione:è l'**encefalo** (*Encephalon*), molto più voluminoso e complesso.

L'encefalo comprende a sua volta numerose divisioni. Nella sua faccia ventrale, si osserva prima di tutto una parte assiale che continua il midollo spinale diventando più larga, più ispessita e più complessa. Quest'asse, spesso denominato **tronco cerebrale**, porta dorsalmente un organo impari, grigiastro e finemente pieghettato, il **cervelletto** (*Cerebellum*). Alla sua estremità rostrale, il tronco cerebrale si continua mediante una voluminosa espansione bilobata, il **cervello** (*Cerebrum*), che da solo rappresenta la parte più grossa di tutto il rimanente encefalo. Il tronco cerebrale è formato da numerosi segmenti tra loro perfettamente in continuità, ma che differiscono per lo sviluppo, la conformazione, la topografia e le funzioni. II segmento caudale o **rombencefalo** (*Rhombencephalon*) comprende due parti ineguali e strettamente associate. Quella che prolunga direttamente il midollo spinale è la più semplice: è il **mielencefalo** (*Myelencephalon*), formato soltanto dal **midollo allungato** (*Medulla oblongata*) – in passato denominato "bulbo rachidiano". La sua faccia ventrale forma un ispessito rilievo trasversale, il **ponte** (*Pons*), un tempo "protuberanza anulare" – mentre il **cervelletto**, come è già stato ricordato, occupa la sua parte dorsale.

Le parti dell'encefalo situate rostralmente al rombencefalo differiscono per il loro sviluppo e la loro organizzazione dal restante sistema nervoso centrale, che esse controllano. II loro insieme costituisce l'**archencefalo** (*Archencephalon*) in contrapposizione al rombencefalo, denominato anche **deuterencefalo** (*Deuterencephalon*), perché sembra essere una parte del midollo spinale altamente differenziata e secondariamente annessa all'archencefalo ([1]). Quest'ultimo, a sua volta, comprende due parti assai ineguali. Quella che continua il rombencefalo è denominata **mesencefalo** (*Mesencephalon*), la cui parte caudale è talmente ristretta in vicinanza del ponte da essere spesso denominata **istmo** dell'encefalo. La parte rimanente dell'encefalo, di gran lunga la più voluminosa, rappresenta il **prosencefalo** (*Prosencephalon*), esso pure formato da due parti intimamente associate: quella che si unisce al mesencefalo è il **diencefalo** (*Diencephalon*); l'altra, nella quale il diencefalo è in un certo qual modo impiantato, è il **telencefalo** (*Telencephalon*), il quale non è altro che il **cervello**. Quest'ultimo è diviso dorsalmente in due **emisferi** (*Hemispheria cerebri*) ad opera di una fessura longitudinale e mediana assai profonda.

Si deve ricordare, infine, che a causa della sua disposizione tubulare iniziale, il sistema nervoso centrale è scavato in tutta la sua lunghezza da una cavità la cui ampiezza varia a seconda dei livelli considerati. Ciascuno dei livelli più sopra ricordati possiede, quindi, una parte di questa cavità che presenta una sua propria disposizione e che verrà descritta con il segmento cui appartiene.

Le diverse parti del sistema nervoso centrale verranno studiate nell'ordine in cui sono state elencate. La loro descrizione sarà preceduta dall'esposizione delle nozioni relative allo sviluppo, alla struttura e alle particolarità funzionali del tessuto nervoso, senza le quali la descrizione stessa risulterebbe vana. Essa verrà seguita da due capitoli di sintesi consacrati alla vascolarizzazione del sistema nervoso centrale e all'organizzazione delle vie della conduzione nervosa. Lo studio del sistema nervoso centrale verrà completato con la descrizione delle **meningi** (*Meninges*), involucri protettori dell'insieme.

([1]) Questa nomenclatura nella N.E.V., riunisce le concezioni derivanti dalla **teoria segmentaria del cranio**, già ricordata in Osteologia (Vol. 1, pag. 29); la regione occipitale del cranio rappresenta una parte della colonna vertebrale modificata nel corso dello sviluppo per induzione, a partire da un cranio primitivo al quale è annessa secondariamente.

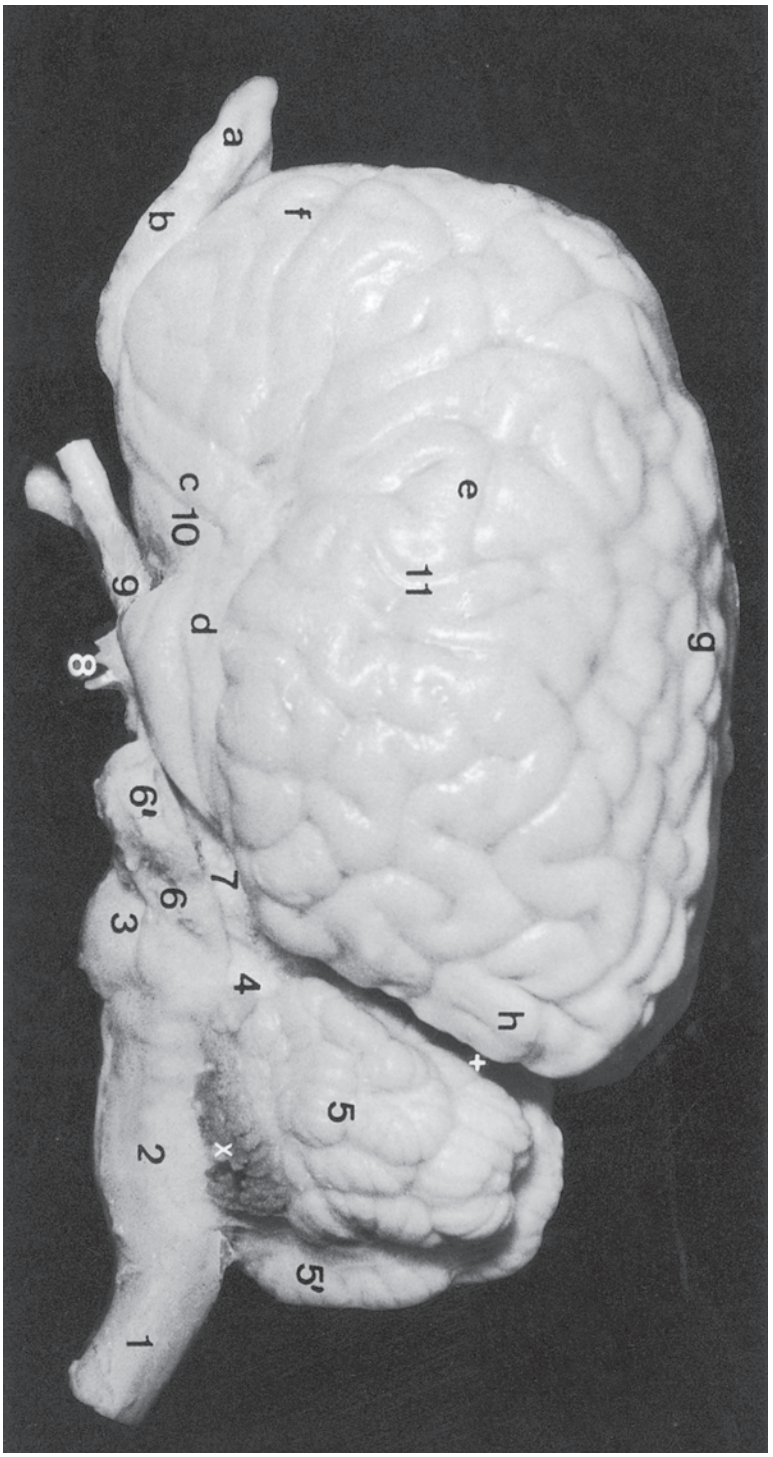


Fig. 2

ENCEFALO DI CAVALLO

(VEDUTA LATERALE SINISTRA)

1. **Midollo spinale**; 2. **Mielencefalo**: Midollo allungato; 3. da 3 a 5: **Metencefalo** con 3. Ponte; 4. Peduncolo cerebellare medio; 5. Cervelletto (emisfero sinistro) e 5'. Verme; 6. Nervo trigemino e 6' suo ganglio. 7. **Mesencefalo**. 8 e 9 le sole parti visibili del **diencefalo**, con 8. Infundibolo (l'ipofisi è stata asportata) e 9. Chiasma ottico prolungato dai nervi ottici; 10 e 11 **Telencefalo**. Cervello (emisfero sinistro) con 10. Rinencefalo: **a**) Bulbo olfattivo; **b**) Peduncolo olfattivo; **c**) Lobo piriforme, parte rostrale e **d**) Lobo piriforme, parte caudale; 11. Neopallio, con: **e**) Faccia convessa; **f**) polo rostrale o frontale; **g**) Margine dorsale; **h**) Polo caudale o occipitale. X: Plesso corioideo del quarto ventricolo. +: Fessura trasversa del cervello.

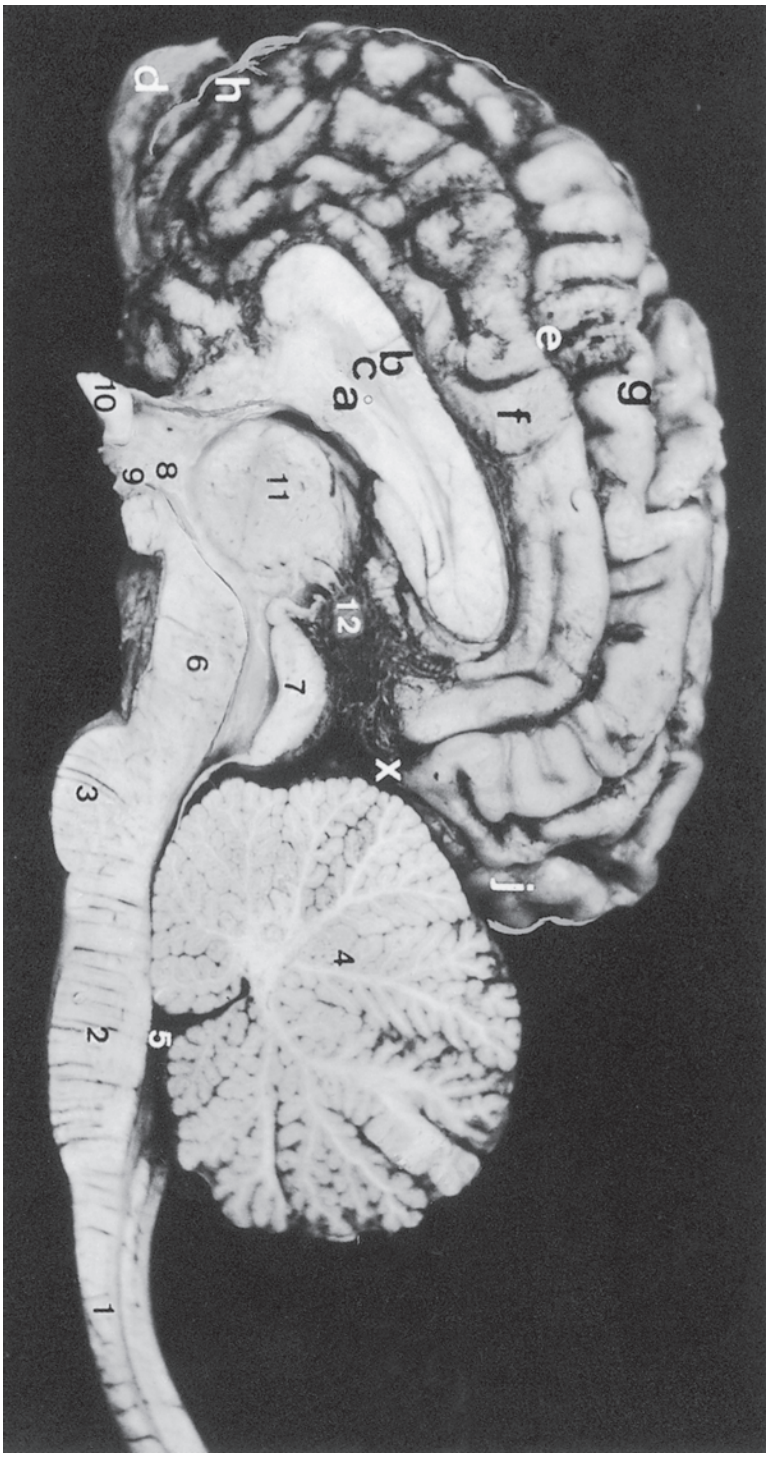


Fig. 3

SEZIONE MEDIANA DI ENCEFALO DI CAVALLO

METÀ DESTRA - VEDUTA MEDIALE

1. Midollo spinale (notare il canale centrale); 2. **Mielencefalo**: Midollo allungato; 3 e 4. **Metencefalo** con: 3. Ponte e 4. Cervelletto, la cui sostanza bianca disegna l'albero della vita; 5. Quarto ventricolo; 6 e 7. **Mesencefalo**, con 6. Peduncolo cerebrale e 7. Tetto del mesencefalo; tra i due, l'acquedotto del mesencefalo. 8 a 12. **Diencefalo**, con 8. Terzo ventricolo; 9. Infundibolo; 10. Chiasma ottico; 11. Aderenza intertalamica; 12. Ghiandola pineale. a-j: **Telencefalo**, che mostra: **a**: sezione mediana del corpo del fornice; **b**: sezione mediana del corpo calloso; **c**: setto pellucido; **d**: bulbo olfattivo; **e** a **j**: faccia mediala dell'emisfero cerebrale destro, che fa da parte alla fessura longitudinale del cervello; **e**: solco dello splenio; **f**: giro del cingolo; **g**: giro marginale o sagittale; **h**: polo rostrale o frontale e **j**: polo caudale o occipitale del cervello. X: Fessura trasversa del cervello.

Capitolo I
NOZIONI GENERALI SUL SISTEMA NERVOSO

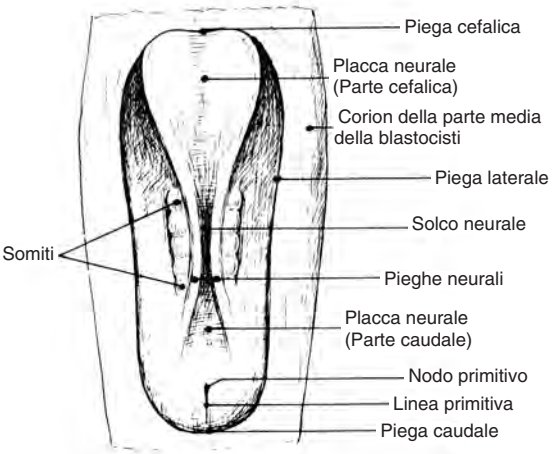
Il primo abbozzo del sistema nervoso occupa la parte medio-dorsale dell'ectoderma embrionale, assai presto differenziatosi in **neuroectoderma** (*Neuroectoderma*). Tale origine sta ad indicare immediatamente il destino di questo sistema che è quello di provvedere alle relazioni dell'organismo con il suo ambiente circostante. Le cellule che derivano dall'epitelio neuroectodermico presentano perciò una grande varietà di specializzazioni, sia di tipo morfologico sia di tipo funzionale. Le cellule più caratteristiche (ma non le più numerose) sono quelle nervose o **neurociti** (*Neurocyti*), comunemente denominati **neuroni** (*Neurona*). Altre, più numerose, non intervengono direttamente nell'attività nervosa ma accompagnano i neuroni, di cui assicurano la manutenzione indispensabile: sono le cellule della **nevroglia** (*Neuroglia*). Altre, infine, migrano al di fuori del sistema nervoso nello stesso tempo in cui quest'ultimo acquisisce contingenti cellulari provenienti da formazioni vicine.

Questa complessa evoluzione, preceduta ed accompagnata da una moltiplicazione cellulare intensissima, concorre al modellamento stesso del sistema nervoso centrale e gli conferisce un'organizzazione rigorosa. Essa è completamente orientata verso l'ottenimento della massima efficacia nel funzionamento dei neuroni. Perciò, la descrizione dello sviluppo precederà quella della morfologia e della biologia di questi ultimi e, infine, dell'organizzazione generale del sistema nervoso centrale dell'adulto.

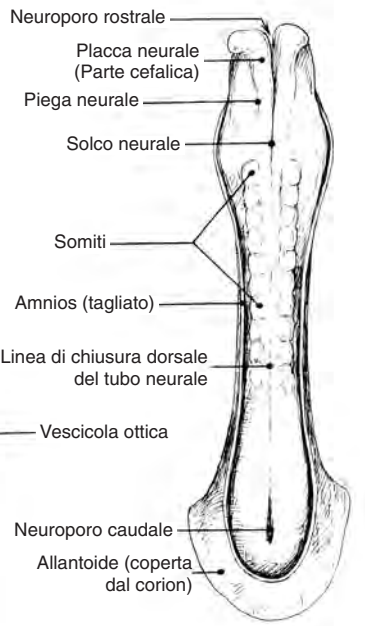
I - SVILUPPO DEL SISTEMA NERVOSO

(Figg. 4, 16)

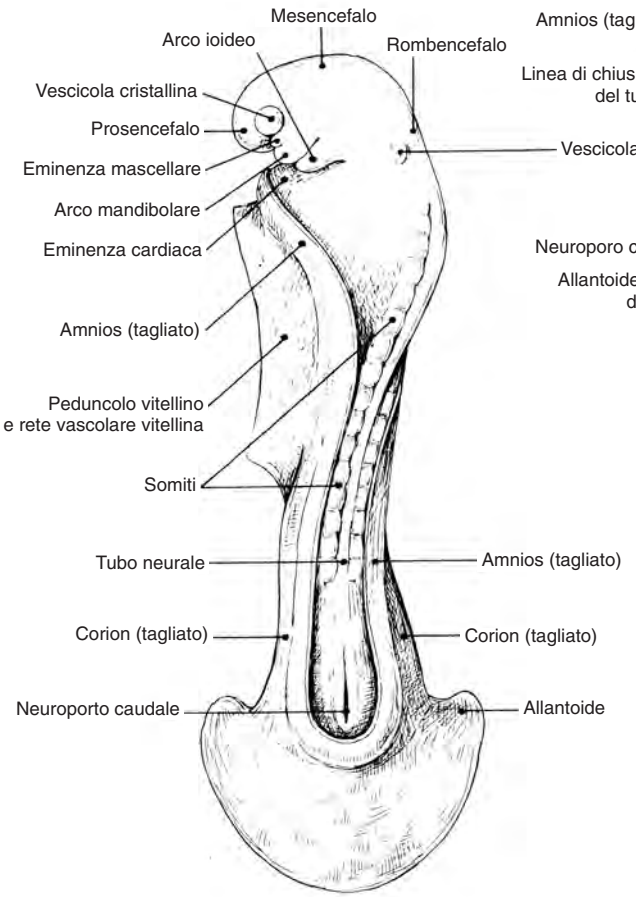
Il **neuroectoderma** (*Neuroectoderma*) si compone di due parti che si dividono l'edificazione dei primi abbozzi del sistema nervoso. La parte principale è assiale e la più precoce: è la **placca neurale** (*Lamina neuralis*), che assume rapidamente una disposizione tubulare. Dal tubo neurale così formatosi, deriva essenzialmente il sistema nervoso centrale. L'altra parte, più ridotta, si isola dai margini della precedente e forma da ciascun lato una **cresta neurale** (*Crista neuralis*), le cui cellule migrano assai presto e danno origine, oltre a molti altri derivati, ai gangli del sistema nervoso periferico. Tra queste due parti del sistema nervoso si stabiliscono assai precocemente connessioni e scambi che assicurano l'unità che sta a fondamento del sistema nervoso stesso. L'insieme delle fasi di questo sviluppo costituisce la **neurogenesi** (*Neurogenesis*).



DELIMITAZIONE DELL'EMBRIONE E
FORMAZIONE DELLA PLACCA NEURALE
(Embrione di 2,5 mm. Circa 14 giorni)



FORMAZIONE DEL TUBO NEURALE
(Embrione di 3 mm. Circa 15 giorni)



CHIUSURA DEL TUBO NEURALE E TORSIONE DELL'EMBRIONE
(Embrione di 4,5 mm. Circa 16 giorni)

Fig. 4

PLACCA NEURALE E FORMAZIONE DEL TUBO NEURALE NEL MAIALE

(VEDUTA DORSALE DI GIOVANI EMBRIONI)

A - Tubo e creste neurali

Originariamente, i derivati del neuroectoderma sono, come questo, completamente epiteliali (neuroepitelio). Allorché inizia la loro differenziazione, i primi neurociti emettono dei prolungamenti di cui i più caratteristici sono gli assoni, future fibre nervose. Un contingente di queste fibre si porta verso i somiti vicini, mentre altre connettono i gangli al tubo neurale o agli altri organi. Compaiono così i **nervi** (*Nervi*), il cui sviluppo procederà di pari passo con quello del sistema nervoso centrale. In quest'ultimo, la moltiplicazione e la ripartizione delle cellule e delle fibre determineranno il modellamento delle forme e l'organizzazione interna, con la differenziazione della **sostanza grigia** (*Substantia grisea*), nella quale si raggruppano i neuroni, e la **sostanza bianca** (*Substantia alba*), formata da gruppi di fibre.

NEUROECTODERMA E PLACCA NEURALE

(Figg. 4 e 5)

La differenziazione del **neuroectoderma** precede quella di tutte le altre parti dell'embrione; infatti, essa inizia non appena si è formato il disco embrionario. Si manifesta mediante la comparsa, rostralmente alla linea primitiva e al nodo primitivo, di una banda longitudinale e mediana le cui cellule sono più alte di quelle del restante ectoderma e si moltiplicano attivamente. Questa parte ispessita è la **placca neurale** (*Lamina neuralis*) che si presenta in forma di doccia (**Solco neurale**) (*Sulcus neuralis*), limitata da ciascun lato da una piega (*Plica neuralis*) che raggiunge dorsalmente quella controlaterale, saldandosi sul piano mediano. La parte rostrale della placca è più larga del resto e presenta da ciascun lato tre piccole espansioni separate da lievi incisure, primordio delle future vescicole encefaliche.

TUBO NEURALE

(Figg. 5, 6 e 8)

La rapida espansione delle pieghe neurali e la loro successiva saldatura sul piano mediano convertono la placca neurale nel **tubo neurale** (*Tubus neuralis*): è la **neurulazione**. Questa chiusura inizia nella regione media dell'embrione, quando questo presenta soltanto qualche paio di somiti. Prosegue poi rapidamente nelle direzioni rostrale e caudale e contemporaneamente le parti saldatesi di recente si separano completamente dall'ectoderma, che si richiude al di sopra di esse. La chiusura è un po' più tardiva alle due estremità del tubo neurale, dove persistono, perciò, per qualche tempo due piccole aperture, il **neuroporo rostrale** (*Neuroporus rostralis*) e il **neuroporo caudale** (*Neuroporus caudalis*). La chiusura di questi orifici determina, alla fine, la separazione completa del tubo neurale e dell'ectoderma, tra i quali si insinua e si sviluppa la parte dorsale del mesoderma ([1]). Viene denominata **lamina terminale primitiva** (*Lamina terminalis primitiva*) la parete del tubo neurale che occupa la regione dove si chiude il neuroporo rostrale e nella quale si sviluppano le prime connessioni tra le parti destra e sinistra del telencefalo.

Al pari della placca neurale, il tubo neurale si presenta più ampio nella sua parte craniale che nella restante sua estensione. Si compone così, assai presto, di due parti che corrispondono rispettivamente all'encefalo e al midollo spinale. Per tutta l'estensione di quest'ultima parte, presenta un'evoluzione uniforme, facile

([1]) Si deve ricordare che il tratto lombosacrale del midollo spinale si presenta inizialmente come una massa solida di cellule epiteliali nella cui parte centrale si forma in un secondo momento un lume centrale (**cavitazione**). La chiusura del neuroporo caudale è generalmente tardiva. Questo orifico persiste perfino in alcune specie, in cui il canale centrale del midollo spinale comunica perciò con la cavità subaracnoidea.

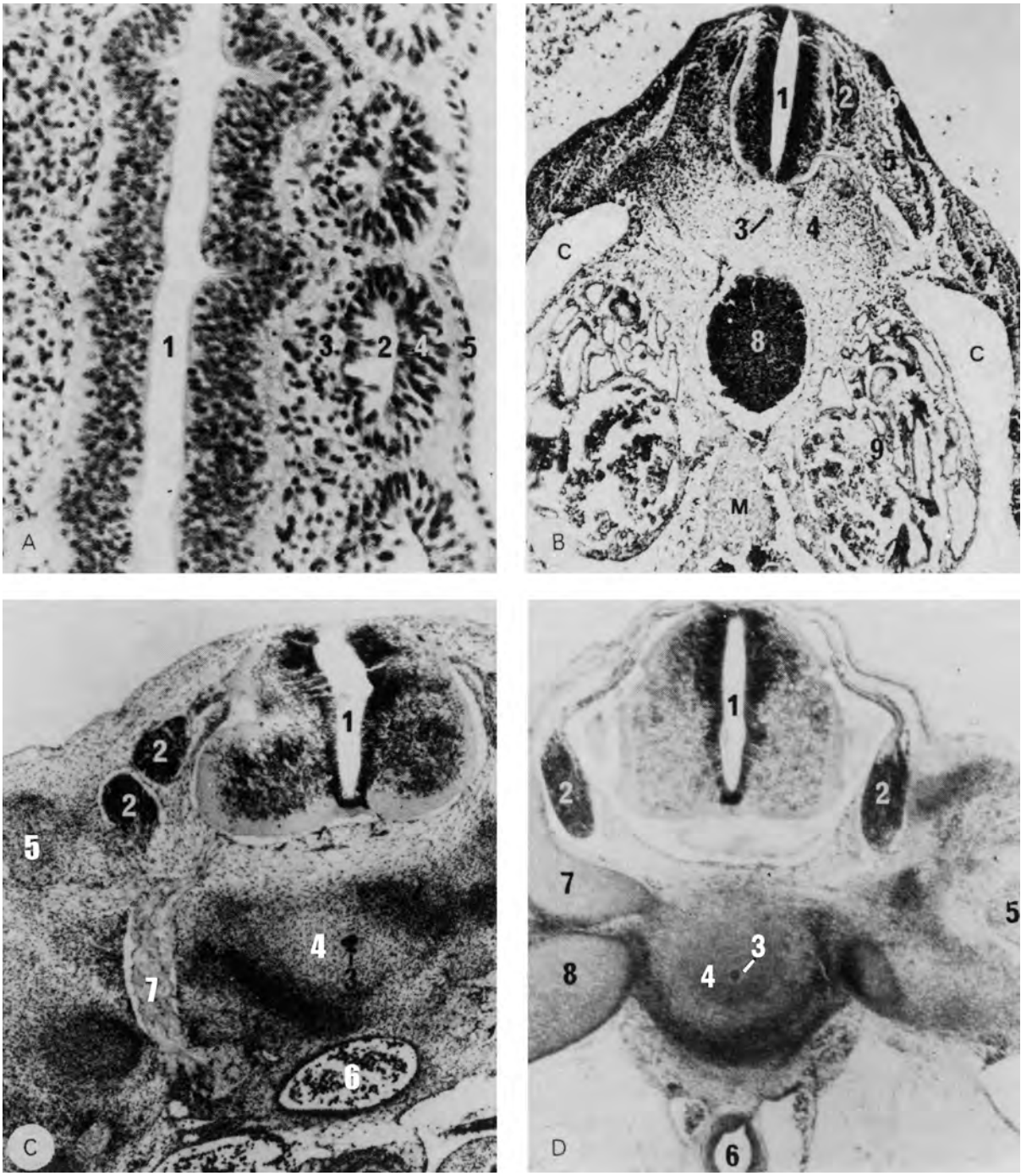


Fig. 5

FORMAZIONE DEGLI ORGANI ASSIALI DEL TRONCO

A - **Sezione frontale del tubo neurale e dei somiti** (Regione lombare di un embrione di Cavallo di 9,5 mm 160 X). 1. Tubo neurale; 2. Cavità di un somite; 3. Sclerotomo; 4. Dermamiotomo; 5. Ectoderma.

B - **Sezione trasversale a livello della regione toracica** (Embrione di Cavallo di 9 mm 50 X). L'evoluzione è più avanzata che nella parte più caudale dell'embrione precedente. 1. Tubo neurale; 2. Cresta neurale; 3. Corda; 4. Sclerotomo; 5. Miotomo; 6. Dermatomo; 7. Base della gemma dell'arto toracico; 8. Aorta; 9. Mesencefalo; C, C-Celoma; M-Mesogastrio dorsale.

C - **Sezione della stessa regione che in B di un embrione di Cavallo di 12,5 mm**. 1. Midollo spinale; 2. Ganglio spinale; 3. Corda; 4. Abbozzo del corpo vertebrale; 5. Abbozzo dei muscoli spinali; 6. Aorta; 7. Ramo ventrale di un nervo spinale.

D - **Sezione della stessa regione che in B e in C, di un embrione di Bovino di 23 mm**. Notare la formazione dell'arco vertebrale e delle meningi. 1 a 6 come in C; 7. Lamina vertebrale; 8. Testa di una costa.

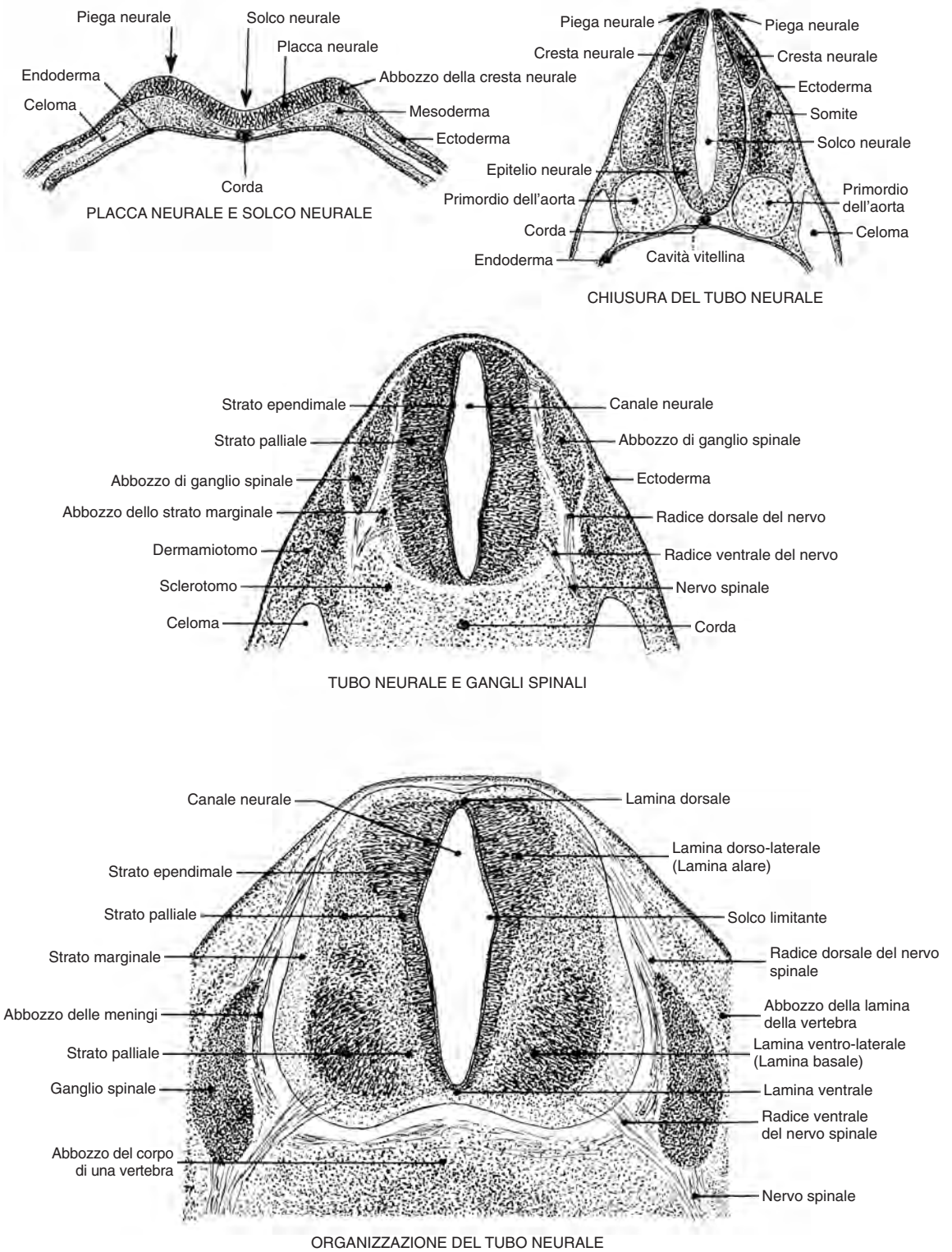


Fig. 6

FORMAZIONE E ORGANIZZAZIONE DEL TUBO NEURALE

(SEZIONI TRASVERSALI A LIVELLO DEL MIDOLLO SPINALE)

da seguire e che dimostra chiaramente l'organizzazione fondamentale del sistema nervoso. L'evoluzione della parte encefalica è molto più complessa; prende il via dalla formazione delle vescicole encefaliche e dalla comparsa di curvature caratteristiche che verranno descritte più avanti. Tale evoluzione dà origine a strutture la cui topografia è assai differente da un segmento all'altro, ma il cui sviluppo rimane regolato dagli stessi principi che presiedono all'edificazione del midollo spinale.

La cavità del tubo neurale è il **canale neurale** (*Canalis neuralis*); essa diventerà più ampia in alcune parti dell'encefalo e rimarrà stretta altrove. La sua parete si presenta formata assai presto da tre strati che derivano dalle prime differenziazioni cellulari ([2]). Tappezzando la cavità stessa, il sottile **strato ependimale** (*Stratum ependymale*) è formato da una sola assise di cellule batiprismatiche (*Ependymocyti*), che conservano un aspetto epiteliale. Tutt'attorno a questo strato, la proliferazione delle cellule dà origine ad uno **strato palliale** ispessito, denominato anche "pallio" o "mantello", in cui prosegue la differenziazione dei precursori delle cellule della nevroglia e dei neuroni. Questi ultimi emettono i loro prolungamenti, di cui i più caratteristici, lunghi e sottili, sono gli assoni o neuriti, che diventeranno le fibre nervose e che nella maggior parte si porta nello strato esterno. Quest'ultimo, detto **strato marginale** (*Stratum marginale*), è inizialmente sottilissimo e poi si sviluppa in maniera assai differente a seconda delle regioni, raggiungendo il massimo spessore nel midollo spinale.

Lo strato marginale è formato essenzialmente da fibre nervose in via di accrescimento, di cui una parte proviene dallo strato palliale e un'altra parte dai gangli derivati dalla cresta neurale. Si può riassumere l'ulteriore evoluzione dicendo che lo strato palliale resterà principalmente cellulare e formerà la **sostanza grigia** del sistema nervoso centrale, mentre lo strato marginale costituisce la primitiva **sostanza bianca**, composta soltanto di fibre nervose accompagnate da certe cellule di nevroglia.

ORGANIZZAZIONE FUNZIONALE DEL TUBO NEURALE

(Figg. 5, 8)

Lo sviluppo dello strato palliale è il più caratteristico e possiede subito un significato funzionale. La proliferazione cellulare è in effetti molto più attiva in certi settori che controlleranno le afferenze o le efferenze piuttosto che in quelli la cui situazione è intermedia. Questi settori, che possono essere seguiti nel tubo neurale come tante bande longitudinali, mostrano nelle sezioni trasversali la loro topografia caratteristica. Due sono mediani e stretti; costituiscono rispettivamente la **lamina ventrale** (*Lamina ventralis*) e la **lamina dorsale** (*Lamina dorsalis*). Il loro sviluppo rimane molto ridotto, per cui l'ispessimento delle parti laterali determinerà la formazione di solchi, mediano, dorsale e ventrale, sulla maggior parte dei segmenti del nevrasse. Tuttavia, la lamina dorsale presenta un'evoluzione particolare nella volta di alcune parti dell'encefalo (rombencefalo, diencefalo e telencefalo), dove è più estesa ma particolarmente sottile. In ciascuno di questi distretti, essa si riduce praticamente allo strato ependimale e si unisce alla meninge interna o pia madre per costituire con essa una **tela corioidea** (*Tela choroidea*), la

([2]) Questa stratificazione è legata ad una migrazione radiale delle cellule verso la periferia. Essa in realtà è secondaria, essendo preceduta da un rimaneggiamento caratteristico del neuroepitelio che forma inizialmente il tubo neurale. La membrana basale di quest'ultimo, diventata periferica, costituisce la **membrana limitante esterna**, mentre più tardi si differenzia sulla faccia cavitaria una **membrana limitante interna**, di natura gliale. Inizialmente, le cellule neuroepiteliali sono batiprismatiche e si estendono da una membrana limitante all'altra, prendendovi attacco mediante la loro estremità. I loro nuclei, dapprima in posizione basale, vicino alla limitante esterna, migrano assai presto verso la limitante interna ed ha inizio il primo dei cicli mitotici che assicurano la differenziazione delle cellule. La maggior parte di queste ultime perde allora il contatto con una delle membrane limitanti o con entrambe. Quelle che rimangono attaccate alla limitante interna forniranno le cellule ependimali. Le altre diventano tondeggianti e si situano verso la metà altezza dell'epitelio. Nuovi cicli mitotici assicurano la loro ulteriore differenziazione e la loro stratificazione.

quale invia nella cavità neurale dei **plessi corioidei** (*Plexus choroidei*), formazioni secernenti che verranno descritte con i segmenti ai quali appartengono. Per quanto concerne la lamina ventrale, essa costituisce il sito delle connessioni che si stabiliranno in seguito tra le metà destra e sinistra del sistema nervoso centrale e diventerà quindi la sede delle commessure.

Le altre lamine sono laterali e disposte in modo simmetrico; rappresentano da ciascun lato due settori di attiva moltiplicazione cellulare, ciascuno dei quali è caratterizzato da un forte ispessimento dello strato cellulare. La **lamina dorsolaterale** (*Lamina dorsolateralis*) o **lamina alare** (*Lamina alaris*) sarà destinata alla ricezione delle afferenze; assai presto riceverà fibre provenienti da gangli derivati dalla cresta neurale (futuri gangli spinali). La **lamina ventrolaterale** (*Lamina ventrolateralis*), comunemente denominata **lamina basale** (*Lamina basalis*), assicura le efferenze e origina i neuroni i cui assoni escono dal sistema nervoso centrale. Tra queste due lamine, si trova una stretta parte intermedia che presenta uno strato palliale assai poco sviluppato. È segnata sulla parete del canale neurale da un solco longitudinale, più o meno profondo a seconda delle regioni: il **solco limitante** (*Sulcus limitans*), che marca ovunque la delimitazione tra i due settori funzionali fondamentali.

DIFFERENZIAZIONE DELLE CELLULE DEL TUBO NEURALE

(Fig. 7)

Pur conservando la loro generale disposizione radiale, le cellule dell'epitelio neurale danno origine a tre tipi di derivati. Il primo che appare è quello degli **ependimoblasti** (*Ependymoblasti*) che rimangono, al disotto di una sottilissima lamina limitante interna, sul margine stesso del canale neurale. Essi danno origine *in loco* agli **ependimociti** (*Ependymocyti*), che conservano la disposizione epiteliale e costituiscono l'**ependima** (*Ependyma*); rivestono tutte le cavità del nevrasse. Il restante epitelio neurale diventa lo strato palliale e dà origine agli altri due tipi, rispettivamente precursori dei neurociti e delle cellule della nevroglia. Le divisioni mitotiche che portano alla formazione delle cellule-stipiti avvengono a contatto dello strato ependimale o nel suo spessore. Dopo le divisioni, i nuclei delle cellule che iniziano la maturazione morfologica migrano verso la periferia trascinando ovviamente tutte o parte delle loro rispettive cellule; quest'ultime prendono il loro aspetto caratteristico durante tale migrazione.

La linea neuronale deriva dai **neuroblasti** (*Neuroblasti*), cellule rotondeggianti, inizialmente sprovviste di qualsiasi prolungamento. Questi **neuroblasti apolari** (*Neuroblasti apolares*) possono dividersi parecchie volte. Dopo questa fase moltiplicativa, essi prendono la forma di neurociti e perdono ogni capacità mitotica ([3]). La loro evoluzione è accompagnata da modificazioni notevoli della loro struttura di cui la più caratteristica è data dalla differenziazione delle neurofibrille nel loro citoplasma. L'evoluzione, inoltre, passa attraverso stadi ben definiti, caratterizzati dalla comparsa di prolungamenti nei quali si continuano le neurofibrille e le cui varietà sono proprie dei differenti tipi di neuroni adulti.

Il primo prolungamento apprezzabile è il futuro **assone**. La sua presenza caratterizza i **neuroblasti unipolari** (*Neuroblasti unipolares*), il cui aspetto piriforme rappresenta il **tipo unipolare primitivo**. Quasi subito compaiono i **dendriti**, prolungamenti a funzione recettrice, spesso numerosi e più brevi, il primo dei quali si forma all'estremità opposta a quella

([3]) Quando si completa questo periodo moltiplicativo, il numero di neurociti prodotto è assai superiore a quello che si ha nell'adulto. Un gran numero di queste cellule non stabilisce alcun rapporto con gli altri neurociti e degenera scomparendo *in situ*. Questa riduzione numerica avviene ad opera dell'apoptosi o "morte cellulare programmata", che può essere definita come un processo di autodistruzione geneticamente controllato. Questo fenomeno persiste tuttavia per tutta la vita anche se con intensità decisamente minore.

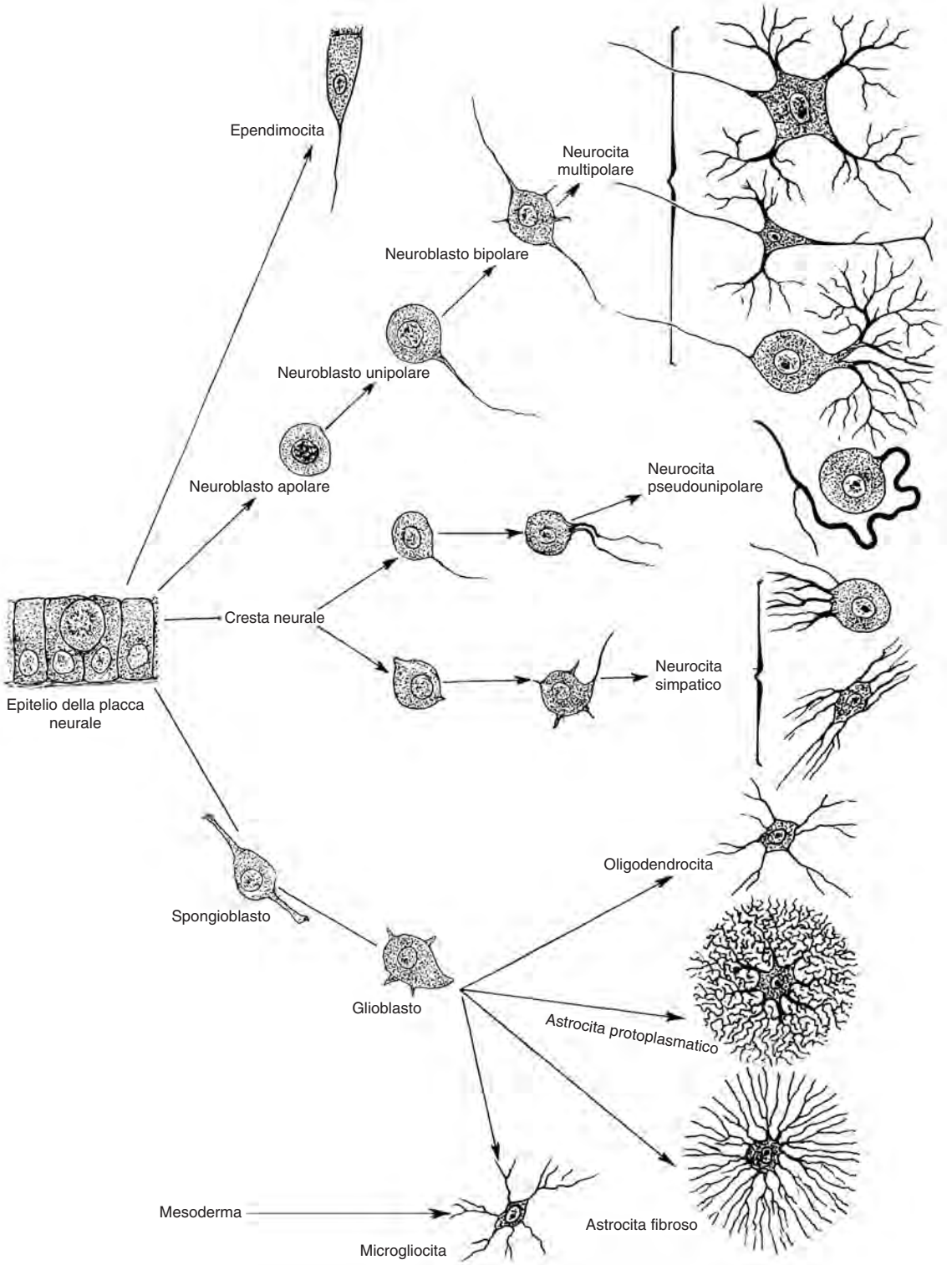


Fig. 7
ISTOGENESI DEI PRINCIPALI TIPI DI NEUROCITI E DI GLIOCITI

dell'assone e conferisce al neuroblasto il carattere **bipolare** (*Neuroblastus bipolaris*), che viene conservato nell'individuo adulto in certi organi di senso. Per la quasi totalità dei neuroblasti, l'evoluzione si spinge ben oltre e dà origine a forme molto più varie, ciascuna delle quali risponde ad una specializzazione funzionale. L'assone può essere corto o lungo, persino lunghissimo e diversamente ramificato; tuttavia nella quasi totalità dei neuroni è unico ([4]). Le sue terminazioni trasmettono gli impulsi del neurone d'origine ad altre cellule mediante numerose articolazioni, ciascuna delle quali costituisce una **sinapsi**. I dendriti sono spesso corti e quasi sempre numerosi. In quest'ultimo caso si parla di **neuroblasti multipolari** (*Neuroblasti multipolares*). Tuttavia, i dendriti possono anche essere rappresentati da un solo prolungamento assai lungo la cui parte iniziale si presenta unita per un breve tratto a quella del neurite. Il neurone che presenta tale disposizione viene definito di tipo **unipolare secondario** o meglio **pseudounipolare** ed è caratteristico dei gangli spinali e cranici, mentre è del tutto eccezionale nel sistema nervoso centrale ([5]). Nel corso della sua maturazione, ogni neurone conserva le caratteristiche del tipo di neuroblasto da cui deriva.

Le cellule della nevroglia hanno come precursori comuni gli **spongioblasti** (*Spongioblasti*), di forma allungata e all'inizio disposti radialmente. Dapprima ancorati mediante sottili prolungamenti alle lamine interna ed esterna, queste cellule si liberano in seguito e diventano dei **glioblasti** (*Glioblasti*), precursori delle cellule gliali o **gliociti** (*Gliocyti*). L'evoluzione dei glioblasti porta alla formazione di due tipi di cellule gliali: gli **astrociti** (*Astrocyti*) di aspetto stellato e provvisti di lunghi prolungamenti, e gli **oligodendrociti** (*Oligodendrocyti*), più piccoli e i cui prolungamenti sono poco numerosi ma larghi e sottili. Questi due tipi di cellule si rinvengono tanto nella sostanza grigia quanto nella sostanza bianca e presentano differenze morfologiche e funzionali a seconda che si localizzano nell'una e nell'altra delle due sostanze. La loro struttura e la loro funzione verranno descritte più avanti. Per ora è sufficiente ricordare che gli oligodendrociti della sostanza bianca partecipano all'evoluzione degli assoni ai quali forniscono la **guaina di mielina**. Si deve ricordare, infine, che un terzo tipo di cellule di nevroglia compare più tardivamente: la **microglia** (*Microglia*), di cui soltanto una parte deriva dall'epitelio neurale, mentre la parte più cospicua ha un'origine mesodermica. Normalmente quiescenti, i microgliociti sono in grado di trasformarsi in fagociti e svolgere un'attività fagocitaria.

CRESTE NEURALI ED ECTODERMA

(Figg. 5, 6, 8)

Al momento della formazione delle pieghe neurali, il neuroectoderma presenta, in corrispondenza della sua giunzione con l'ectoderma, una proliferazione di cellule che si insinuano tra i due epiteli e vi occupano un interstizio privo di mesenchima. Si costituisce, così, da ciascun lato dell'abbozzo del tubo neurale, una **cresta neurale** (*Crista neuralis*) – un tempo detta "cresta gangliare" – che forma dapprima una banda continua. Mano a mano che si chiude il tubo neurale, questa cresta si estende su quasi la metà di quest'ultimo e poi si frammenta in **segmenti** (*Segmenta cristae neuralis*), ciascuno dei quali si rende indipendente dal tubo, rimanendovi tuttavia vicino. Questi ammassi cellulari sono provvisti di numerose potenzialità e si dispongono inizialmente da ciascun lato, ognuno a livello di un somite. Non appena formatisi, si annettono contingenti cellulari di altra provenienza. Nella regione encefalica, cellule abbandonano i placodi ecto-

([4]) Secondo alcuni autori nel plesso mienterico i neuroni di tipo II di Dogiel presentano numerosi prolungamenti simili ad assoni disposti radialmente ed avrebbero significato sensistivo.

([5]) I soli neuroni pseudounipolari del sistema nervoso centrale si trovano nel nucleo mesencefalico del nervo trigemino. La loro presenza è dovuta alla migrazione nel tubo neurale di colonie cellulari provenienti dalle creste neurali. Per quanto concerne i veri neurociti di tipo unipolare, essi non sono presenti nei Vertebrati.

dermici ([6]) e vanno ad aggiungersi alla parte ventrale della massa cellulare dei segmenti della cresta neurale. All'estremità opposta del tubo neurale, contingenti cellulari similari, ma più modesti, sono forniti da ammassi indifferenziati dell'abbozzo della coda.

Quasi contemporaneamente, inizia, dapprima a livello del mesencefalo e poi del rombencefalo, una dissociazione dei segmenti della cresta che si propaga fino all'estremità dell'embrione. Una parte delle cellule rimane vicino al tubo neurale e fornisce i **gangli craniospinali** (*Ganglia craniospinalia*), connessi ai nervi cranici e spinali, mentre altre cellule migrano più o meno lontano e vanno incontro a notevoli differenziazioni.

Le sequenze di questa differenziazione sono più facilmente apprezzabili a livello spinale. Ogni abbozzo di **ganglio spinale** (*Ganglion spinalis*), inizialmente formato da cellule di aspetto epiteliale e circondato da una membrana limitante, si situa sui lati del tubo neurale, tra questo e il somite corrispondente. Le sue cellule si differenziano secondo due linee. 1) La linea dei **neuroblasti** fornirà soltanto neuroni di tipo unipolare secondario (pseudounipolare): dopo, moltiplicazione iniziale, ogni neuroblasto assume la forma bipolare, poi i corpi cellulari diventano voluminosi e i due prolungamenti oppositopolari vengono a trovarsi uno accanto all'altro e le loro parti iniziali si uniscono per un certo tratto più o meno lungo che si divide poi in due rami aventi decorso diametralmente opposto (vedi più avanti). Quelli che rappresentano i dendriti ([7]) vanno verso la periferia e raggiungono i neuriti delle radici ventrali provenienti dalla lamina basale con i quali si distribuiscono in ogni segmento corrispondente del corpo. I prolungamenti che costituiscono gli assoni guadagnano la parte dorsolaterale del tubo neurale e penetrano nel settore della lamina alare. 2) La linea delle cellule gliali comprende i **ganglioblasti gangliari** (*Ganglioblasti ganglionici*) che producono le cellule satelliti, che formano una capsula attorno ai neuroni dei gangli e i **neurolemnoblasti** (*Neurolemnoblasti*) , che migrano lungo i prolungamenti dianzi ricordati e danno origine ai lemnociti responsabili della mielinizzazione delle fibre dei nervi.

A partire da ciascun segmento della cresta neurale, le cellule che non concorrono all'abbozzo del ganglio spinale continuano la loro migrazione in due direzioni principali. Il contingente maggiore e più precoce si insinua negli intervalli dei somiti, in direzione della splancnopleura: potrebbe essere denominato splancnico, mentre l'altro viene definito somatico. La sua evoluzione è complessa ma non ha alcun rapporto con quella del sistema nervoso centrale. Infatti, esso produce, oltre ai gangli del **sistema autonomo** (*Ganglia autonomica*), i cui neuroni sono assai differenti da quelli dei gangli craniospinali, i **cromaffinoblasti** (*Chromaffinoblasti*) , da cui deriveranno le cellule della midollare delle ghiandole surrenali e le cellule argentaffini dello stomaco e dell'intestino ([8]). Il contingente splancnico dà pure origine, in maniera variabile a seconda della specie, a cellule pigmentate analoghe a quelle del contingente somatico. Quest'ultimo, meno cospicuo e ad evoluzione più tardiva, migra dorsalmente al somite e si porta sotto la lamina corrispondente dell'ectoderma. Fra i suoi derivati figurano soprattutto i **melanoblasti** (*Melanoblasti*) che daranno le cellule pigmentate o **melanociti**.

Nella testa, I'evoluzione è molto più complessa perché soltanto una piccola parte della cresta neurale entra nella costituzione del sistema nervoso. La maggior parte produce il mesenchima iniziale degli archi branchiali e della prominenza che forma la faccia. Questo mesenchima, in tutto identico a quello che si origina dal mesoderma, è l'**ectomesenchima** (*Ectomesenchima*), da cui derivano formazioni

([6]) Si deve ricordare che i **placodi** (*Placodae neurales*) sono ispessimenti dell'ectoderma che si invaginano – e per alcuni si isolano in forma di vescicole – per entrare in rapporto con parti specializzate del tubo neurale e partecipare alla formazione di organi di senso: **placode nasale**, **placode del cristallino** (esso stesso indotto dalla **vescicola ottica** del neuroectoderma diencefalico) e **placode otico**. A queste placodi sensoriali vanno aggiunti i **placodi epibranchiali**, rudimentali e transitori nei Vertebrati, e situati all'estremità dorsale di ciascun solco branchiale.

([7]) Vedi nota 22.

([8]) Vedere Vol. 3 Splacnogia: digerente-respiratorio, pagg. 272 e 348.

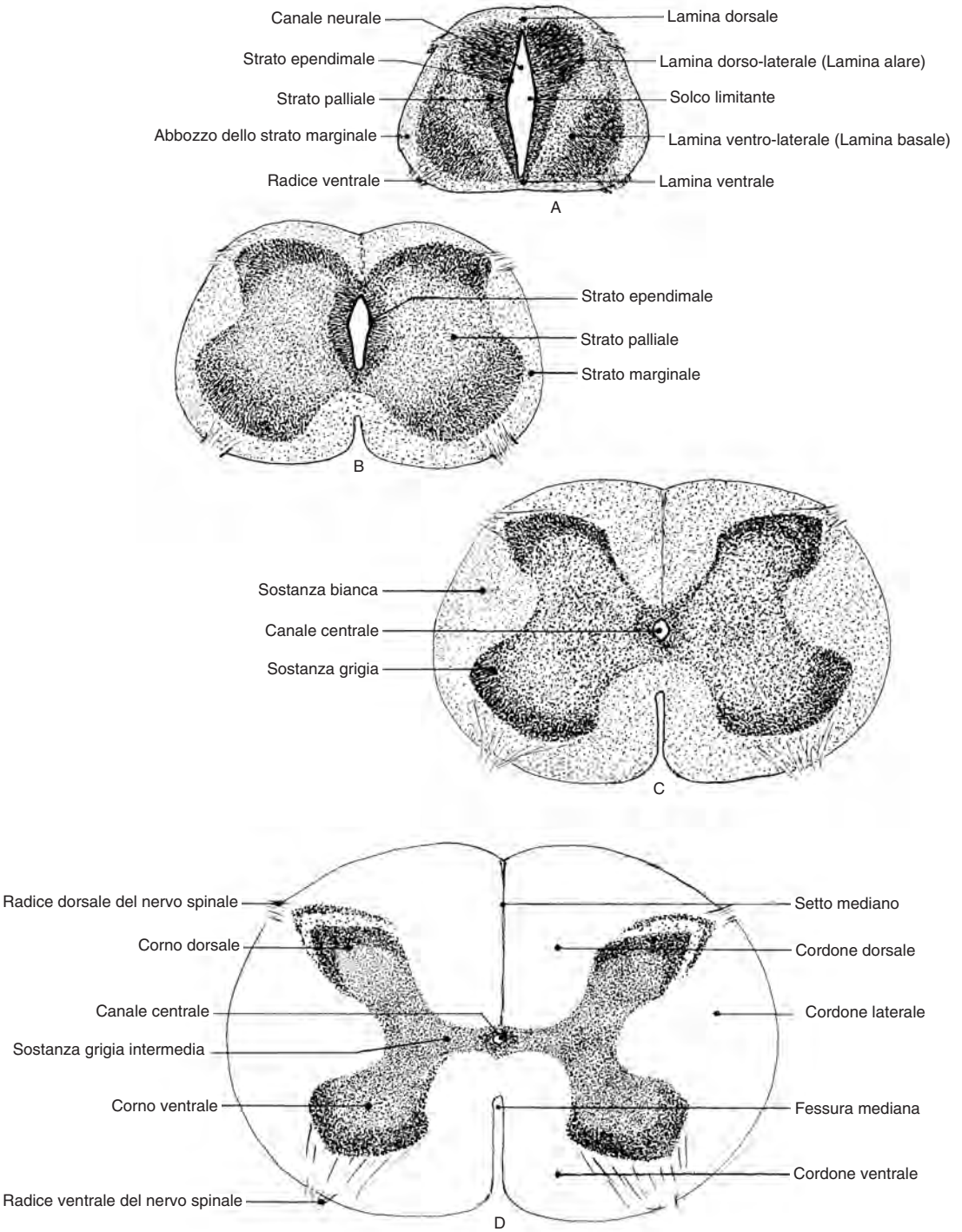


Fig. 8

SVILUPPO DEL MIDOLLO SPINALE

Sezioni trasverali di feti bovini. A. verso il 40 giorno; B. verso il 50 giorno; C. inizio del terzo mese; D. disposizione definitiva

assai diverse come cartilagine, cellule pigmentarie, cellule muscolari lisce, odontoblasti e una parte delle membrane dell'occhio.

La parte che corrisponde al prosencefalo dà cellule che seguono il peduncolo ottico per partecipare alla formazione delle membrane del bulbo oculare ed altre che si portano nella prominenza fronto-nasale.

La parte che corrisponde al mesencefalo migra lateralmente e colonizza il primo arco branchiale (mandibolare) e la prominenza mascellare; essa forma pure, in vicinanza dell'occhio, i precursori del ganglio ciliare.

La parte rombomesencefalica è la più sviluppata ed è quella la cui evoluzione è più complicata. È influenzata dalla segmentazione sottostante e di conseguenza si frammenta. Il suo segmento rostrale, metencefalico, dà origine alla maggior parte del ganglio trigeminale, il quale ventralmente viene completato da un apporto di cellule placodiche. Un piccolo contingente particolare di neuroblasti si infiltra nella parete del metencefalo e si estende fino nel mesencefalo: è quello del nucleo mesencefalico del nervo trigemino. Il segmento caudale, mielencefalico, è suddiviso in due parti ineguali dallo sviluppo della vescicola otica, a livello della quale i gangli del nervo vestibolo-cocleare si formano quasi totalmente a partire da cellule di origine placodica, essendo modesto l'apporto della cresta neurale.

Rostralmente a questa parte otica, un contingente cellulare si porta lateralmente sotto l'ectoderma e va a colonizzare il secondo arco branchiale (ioideo). Un altro contingente va in direzione ventrale e forma il primordio del ganglio genicolato (nervo intermedio-facciale) e i gangli parasimpatici corrispondenti.

Per quanto concerne la parte post-otica della cresta neurale, essa pure dà origine a due contingenti cellulari. Uno è laterale e raggiunge gli archi branchiali III e successivi; fornisce, inoltre, un contingente cellulare che si porta nella parete laterale della faringe primitiva e colonizza in seguito quasi tutta la lunghezza del tubo digerente (cellule del plesso enterico). Il secondo contingente è ventrale e dà origine ai gangli dei nervi glossofaringeo, come pure a quello del primo nervo cervicale; forma, inoltre, i gangli corrispondenti del sistema nervoso vegetativo.

B - Organogenesi del sistema nervoso centrale

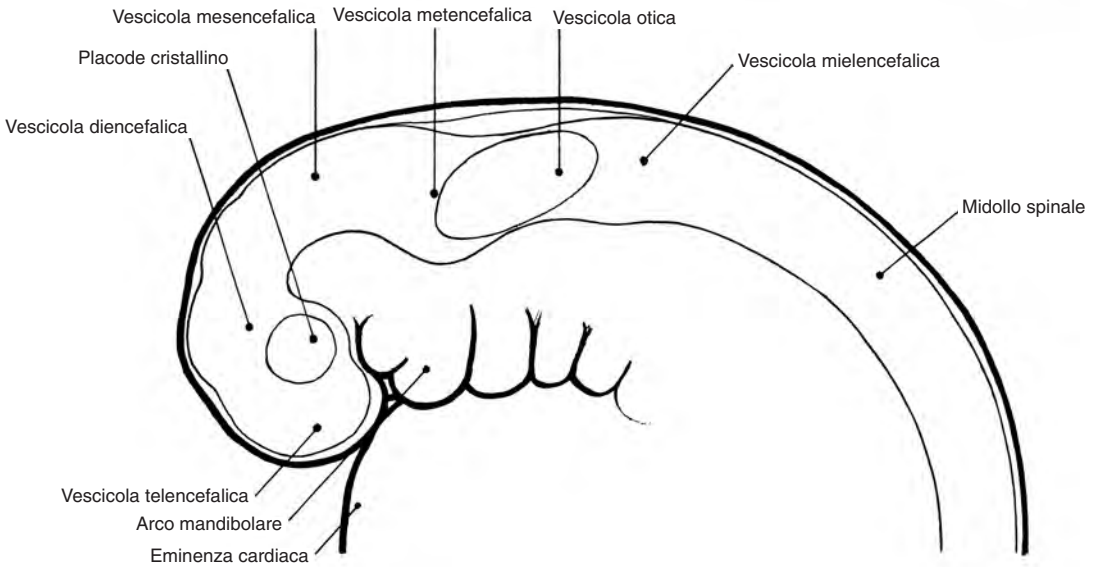
(Figg. 4-6; 8-16)

Essendo nota l'origine e la disposizione dei costituenti del sistema nervoso, è relativamente facile seguire la morfogenesi propriamente detta di quest'ultimo. La descrizione riguarderà dapprima quella del midollo spinale, cui farà seguito quella delle diverse parti dell'encefalo.

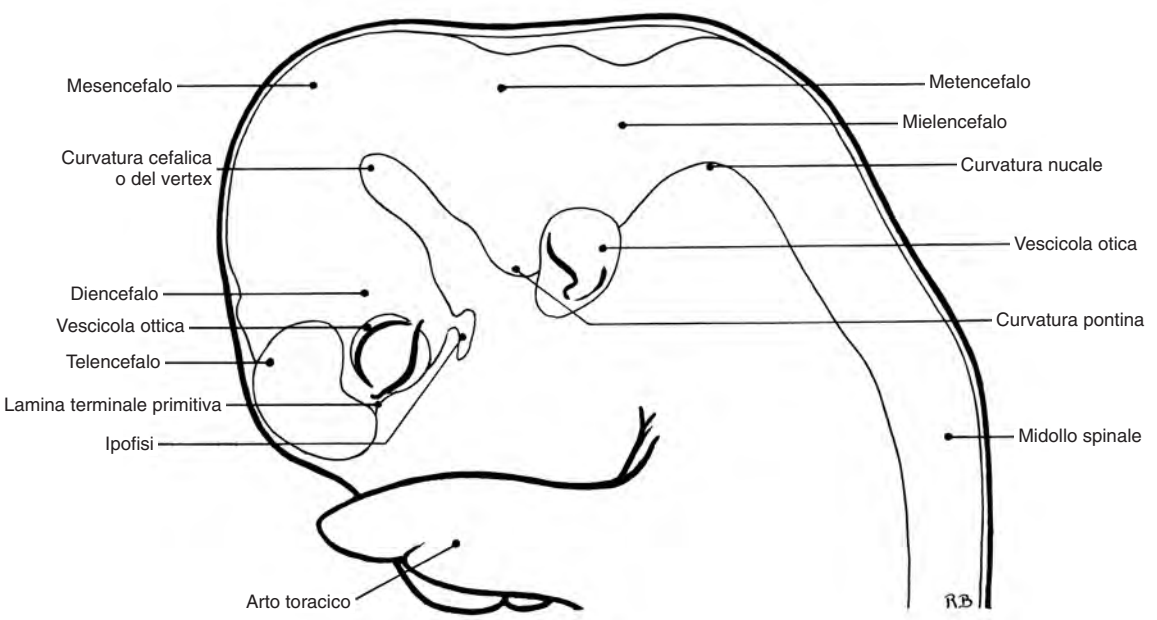
MIDOLLO SPINALE

(Figg. 5, 6 e 8)

Nella sua parte spinale, il tubo neurale mostra assai precocemente e in maniera molto chiara i suoi tre strati caratteristici. All'inizio la sua parete è quasi interamente formata dallo strato piale, essendo gli altri due strati assai sottili. Lo sviluppo dello strato marginale è lento ed è necessariamente preceduto dalla differenziazione dei neuroblasti del pallio e dall'accrescimento dei loro assoni. Inoltre, nel momento stesso che comincia ad ispessirsi, è sospinto e reso ineguale dall'accrescimento dello strato piale. Quest'ultimo, in effetti, si ispessisce molto più nel settore della lamina lateroventrale (o basale) e poi, con un leggero ritardo, in quello della lamina laterodorsale, o lamina alare. Compaiono così da ciascun lato, nelle sezioni trasversali, due prolungamenti ispessiti della sostanza grigia in via di organizzazione, che costituiscono le **corna** o **colonne** di quest'ultima. Nel corno ventrale, si formano precocemente gruppi di fibre che costituiscono la radice ventrale di ciascun nervo spinale.



Embrione di 8,8 mm (20 X)



Embrione di 24,2 mm (7 X)

Fig. 9
FORMAZIONE DELLE VESCICOLE ENCEFALICHE NEL CAVALLO

edagricole

Clicca QUI per ACQUISTARE
il libro ON LINE

Clicca QUI per scoprire tutti i
LIBRI del catalogo EDAGRICOLE

Clicca QUI per avere maggiori
INFORMAZIONI

new Business Media
gruppo tecniche nuove