

HISTOLOGIA SPECIALĂ

Capitolul XIII

SISTEMUL NERVOS

Sistemul nervos asigură reglarea tuturor proceselor vitale ale organismului și interrelațiile cu mediul extern. Din punct de vedere anatomic sistemul nervos este divizat în sistemul nervos central și periferic. Din sistemul nervos central fac parte *encefalul și măduva spinării*, iar din cel periferic — *ganglionii nervoși periferici, trunchiurile și terminațiunile nervoase*. Această divizare a sistemului nervos este convențională și acceptată din considerente de ordin didactic. Substratul morfologic al activității reflexe a sistemului nervos îl constituie arcurile reflexe, care reprezintă lanțuri de neuroni cu semnificație funcțională diversă. Corpul acestor neuroni este situat în diferite segmente ale sistemului nervos atât în ganglionii periferici, precum și în substanța cenușie a sistemului nervos central.

Din punct de vedere fiziologic, sistemul nervos este divizat în *somatic*, care inervează tot corpul, în afară de organele interne, vasele și glandele, și *vegetativ* (autonom), care reglează activitatea organelor enumerate mai sus.

Dezvoltarea. Sistemul nervos se dezvoltă din tubul neural și placa ganglionară. Din porțiunea craniană a tubului neural se diferențiază encefalul și organele de simț, iar din regiunea trunchiului tubului neural și din placa ganglionară se formează *măduva spinării, ganglionii spinali și vegetativi*, precum și *țesutul cromafin* din organism. În porțiunile laterale ale tubului neural crește deosebit de rapid numărul celulelor, pe când peretele dorsal și cel ventral nu cresc în volum, păstrându-și caracterul ependimar. Pereții laterali îngroșați ai tubului neural se divid printr-o scizură longitudinală în două lame — dorsală (afară) și ventrală (bazală). În această perioadă de dezvoltare, în pereții laterali ai tubului neural distingem trei zone: *ependimară*, care căptușește canalul, *stratul mantinic* și *zona marginală*. Din mantie, ulterior, se dezvoltă substanța cenușie a măduvei spinării, iar din zona marginală — substanța albă. Neuroblastele columnelor anterioare se diferențiază în neuronii motori ai nucleilor coarnelor anterioare. Axonii lor părăsesc măduva spinării și formează rădăcinile ei anterioare. În columnele posterioare și zona intermediară se dezvoltă diverși nuclei ai neuronilor intercalari (asociațivi). Axonii lor, pătrunzând în substanța albă a măduvei spinării, intră-n componența diferitelor fascicule de conducere. În coarnele posterioare pătrund axonii neuronilor senzitivi din ganglionii spinali.

Concomitent cu dezvoltarea măduvei spinării are loc formarea ganglionilor spinali și ganglionilor vegetativi periferici. Ca sursă inițială pentru dezvoltarea lor servesc elementele celulare ale plăcii ganglionare. Ele se diferențiază în neuroblaste și glioblaste, din care mai apoi se formează elementele celulare ale ganglionilor spinali. O parte din celule migrează la periferie, în locurile de dislocare a ganglionilor nervoși vegetativi și țesutului cromafin.

GANGLIONII SENZITIVI

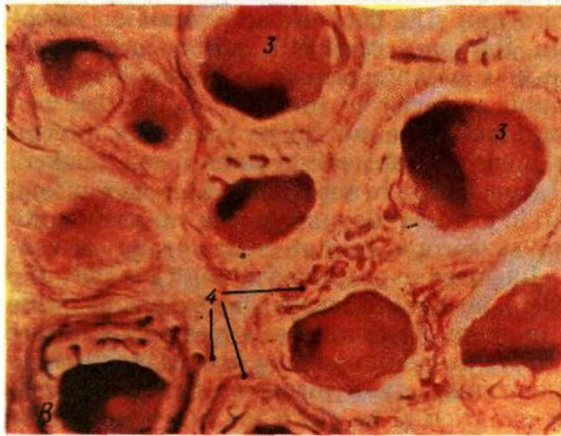
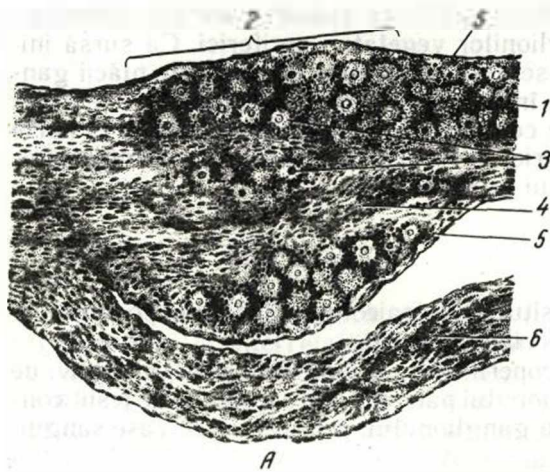
Ganglionii senzitivi sînt situați pe traiectul rădăcinilor posterioare ale măduvei spinării sau nervilor cranieni.

Ganglionul spinal este acoperit de o capsulă de țesut conjunctiv, de la care în parenchimul ganglionului pătrund septuri subțiri de țesut conjunctiv. Ele formează stroma ganglionului, prin care trec vase sanguine.

Neuronii ganglionului spinal sînt situați în grupuri, cu predominanță la periferia organului, iar centrul lui este constituit mai ales din prelungirile acestor celule. Dendritele lor intră în componența porțiunii senzitive a nervilor rahidieni micști și la periferie se termină cu receptori. Axonii lor, în ansamblu, formează rădăcinile posterioare, transmitînd impulsurile nervoase în substanța cenușie a măduvei spinării ori prin intermediul cordonului posterior în bulbul rahidian. La vertebrele inferioare neuronii bipolari se mențin pe parcursul întregii vieți. De tip bipolar sînt și neuronii aferenți ai unor nervi cranieni (gangl. spirale cochleare). La vertebrele superioare și la om neuronii bipolari din ganglionii spinali în procesul de maturare devin pseudounipolari. Prelungirile celulelor se apropie treptat și bazele lor se contopesc (des. 117, A, B, C). La început porțiunea alungită a corpului (baza prelungirilor) este scurtă, iar apoi ea crește și înfășoară de multe ori celula, formînd deseori un ghem. Mai există și o altă opinie despre procesul de formare a neuronilor pseudounipolari: axonul crește de la polul alungit al corpului neuronului după formarea dendritei. Dendritele și axonii celulelor în ganglion și în afara lui sînt acoperite de membrane ale neurolemocitelor. Neuronii ganglionilor spinali sînt înconjurați de un strat de celule gliale, care aici poartă denumirea de *gliocite-mantiniice* ori *gliocite ale ganglionului* (gliocyti ganglii) (des. 117, A, B). Ele pot fi recunoscute după nucleii rotunzi care se află în jurul corpului neuronului. La exterior capsula glială a corpului neuronului este acoperită de o membrană fină de țesut conjunctiv fibros. Celulele acestei membrane se deosebesc prin nucleii cu formă ovală.

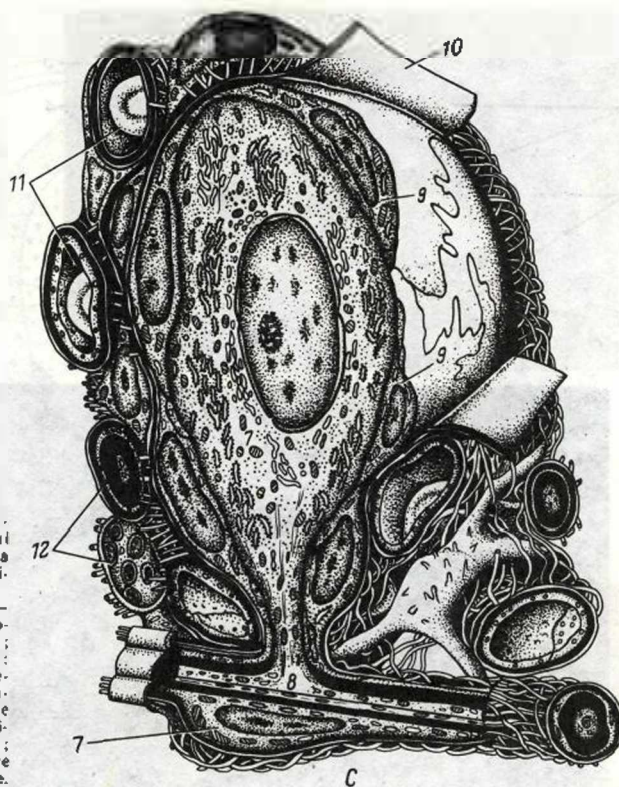
NERVII PERIFERICI

Trunchiurile nervoase periferice — nervii — sînt formați din fibre mielinice și amielinice, membrane de țesut conjunctiv. În unii nervi se întîlnesc celule nervoase solitare și ganglioni mici. Pe secțiunile transversale ale nervului se observă cilindracșii fibrelor nervoase și mem-



Des. 117 Structura ganglionului spinal.
 A — secțiune longitudinală a ganglionului și rădăcinilor; B — neuron pseudounipolar.

branele lor gliale. Printre fibrele nervoase ale trunchiului nervos pătrund septuri fine de țesut conjunctiv — *endonevrul* (endoneurium). Fasciculele de fibre nervoase sînt acoperite cu *perinevru* (perineurium). Perinevrul este format din straturi compacte de celule și fibrile aranjate consecutiv. Perinevrul nervilor groși conține cîteva (5—6) straturi, fibrilele cărora sînt orientate paralel cu traiectul nervului. Membrana externă a trunchiului nervos — *epinevrul* (epineurium) — reprezintă un țesut conjunctiv fibros bogat în fibroblaste, macrofage și celule adipoase. Membranele conjunctive ale nervului conțin vase sanguine și limfatice, terminațiuni nervoase. În epinevru, pe tot traiectul nervului pătrund o mulțime de vase sanguine, anastomozate între ele. Arterele din epinevru pătrund în perinevru și apoi în endonevru (des. 118, A, B).



Des. 117. (continuare).

C — ultrastructura neuronului pseudounipolar și microambianța lui (după R. Kristici cu modificări):

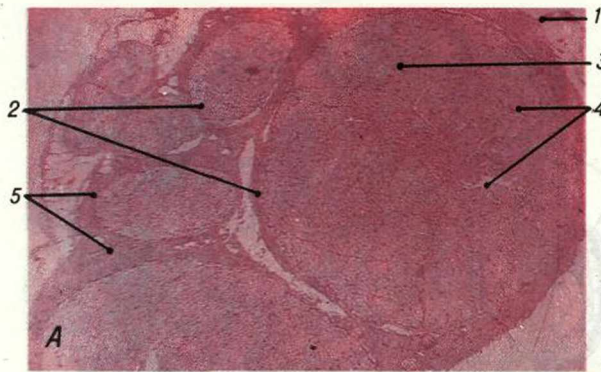
7 — rădăcina posterioară; 8 — ganglionul; 9 — neuroni pseudounipolari; 10 — fibre nervoase; 11 — capsulă de țesut conjunctiv; 12 — rădăcina anterioară; 7 — leucocit; 8 — ramificația prelungirii în formă de T; 9 — gliocite ganglionare (gliocite mantinițe); 10 — membrană bazală; 11 — hemocapilare; 12 — fibre nervoase mielinice și amielinice.

MĂDUVA SPINĂRII

Măduva spinării este formată din două părți simetrice, delimitate una de alta în partea anterioară de fisura mediană profundă, iar în cea posterioară de un sept de țesut conjunctiv (des. 119). În preparatele recente ale măduvei spinării se poate observa cu ochiul liber că substanța ei nu este omogenă. Partea centrală a organului este mai întunecată — *substanța cenușie* (substantia grisea). La periferia măduvei spinării se află *substanța albă* (substantia alba) de culoare mai clară. Substanța cenușie în secțiune transversală are forma literei H sau a unui fluture. Proeminențele substanței cenușii se numesc *coarne*. Există *coarne anterioare*, sau *ventrale*, *posterioare*, sau *dorsale*, și *intermediare*, sau *laterale* (cornu ventrale, cornu dorsale, cornu laterale).

Substanța cenușie a măduvei spinării este constituită din neuroni, neuroglie, fibre amielinice și mielinice subțiri. Partea componentă de bază a substanței cenușii, după care o deosebim de substanța albă, o formează *neuroni multipolari*.

Substanța albă a măduvei spinării o constituie totalitatea de fibre nervoase, în prioritate mielinice, orientate longitudinal. Fasciculele de



Des. 118. Structura nervului.

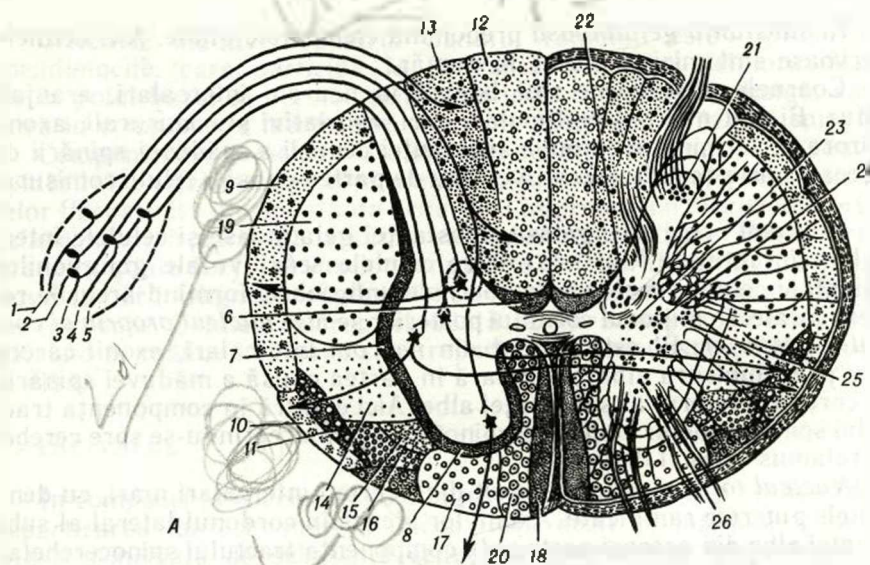
A — microfotografie (după V. V. Jaglov); 1 — epinevru; 2 — perinevru; 3 — endonevru; 4 — fibre nervoase mielinice și amielinice; 5 — vase sangvine;

B — microfotografie ultramicroscopică (după T. N. Radostina); 1 — fibre nervoase mielinice; 2 — fibre nervoase amielinice; 3 — septuri de țesut conjunctiv (endonevru).



fibre nervoase, care înfăptuiesc legătura dintre diferite segmente ale sistemului nervos, se numesc căi de conducere ale măduvei spinării.

Neurocitele. Celulele nervoase asemănătoare ca structură, dimensiuni și însemnătate funcțională sînt aranjate în substanța cenușie în grupuri și se numesc *nuclei*. Printre neuronii măduvei spinării se disting următoarele tipuri de celule: *neurocite radiculare* (neurocytus radiculatus), axonii cărora părăsesc măduva spinării în componența rădăcinilor anterioare; *neurocite interne* (neurocytus internus), prelungirile cărora formează sinapse în limitele substanței cenușii a măduvei spinării; *neurocite fasciculare* (neurocytus funicularis), axonii cărora trec în substanța albă în fascicule de fibre izolate, care conduc impulsurile nervoase de la anumiți nuclei ale măduvei spinării spre alte segmente ori în centrele corespunzătoare ale encefalului, formînd căi de conducere. Unele regiuni ale substanței cenușii a măduvei spinării se deosebesc



Des. 119 . Structura măduvei spinării.

A — secțiune schematizată a măduvei spinării și ganglionului spinal (des după T. N. Radostina și L. S. Rumean[eva]); 1, 2 — căile reflexe conștiente ale senzațiilor proprioceptive și tactile; 3, 4 — căile reflexe ale impulsurilor proprioceptive; 5 — căile reflexe ale excitației termice și dureroase; 6 — fasciculul propriu dorsal; 7 — fasciculul propriu lateral; 8 — fasciculul propriu anterior; 9 — tractul spinocerebelar posterior; 10 — tractul spinocerebelar anterior; 11 — tractul spinotalamic; 12 — fasciculul Goll; 13 — fasciculul cuneiform (Burdach); 14 — tractul rubro-spinal; 15 — tractul lalamo-spinal; 16 — tractul vestibulo-spinal; 17 — tractul reticulo-spinal; 18 — tractul tecto-spinal; 19 — tractul cortico-spinal piramidal lateral; 20 — tractul cortico-spinal (piramidal) anterior; 21 — nucleul propriu al cornului posterior; 22 — nucleul toracic; 23, 24 — nucleii intermediare; 25 — nucleul lateral (simpatic); 26 — nucleii cornului anterior.
B — microfotografie a neuronilor motori din cornul anterior.

între ele considerabil după componența neuronilor, fibrelor nervoase și neurogliei.

În coarnele posterioare distingem: *stratul spongios*, *substanța gelatinoasă*, *nucleul propriu al cornului posterior* și *nucleul toracic*. Între coarnele posterioare și laterale cordoane de substanță cenușie pătrund în substanța albă. Drept urmare, aici se formează o rețea denumită *formație reticulată*.

Stratul spongios al coarnelor posterioare se caracterizează prin stromă glială macroareolară ce conține numeroși neuroni intercalari mici.

In substanța gelatinoasă predomină elementele gliale. Aici celulele nervoase sînt mici și puține la număr.

Coarnele posterioare sînt bogate în neuroni intercalari, aranjați difuz. Ei sînt neuroni multipolari mici, asociativi și comisurali, axonii cărora se termină în limitele substanței cenușii a măduvei spinării de aceeași parte (celule asociative) sau de partea opusă (celule comisurale).

Neuronii zonei spongioase, substanței gelatinoase și celulele intercalare înfăptuiesc legătura dintre celulele senzitive ale ganglionilor spinali și celulele motorii din coarnele anterioare, formînd arcurile reflexe locale. În mijlocul cornului posterior se află *nucleul propriu al cornului posterior*. El este format din neuroni intercalari, axonii cărora trec prin comisura albă anterioară în partea opusă a măduvei spinării, în cordonul lateral al substanței albe. Aici ei intră în componența tractului spinocerebelar ventral și spinotalamic, îndreptîndu-se spre cerebel și talamus (des. 119).

Nucleul toracic este constituit din neuroni intercalari mari, cu dendritele puternic ramificate. Axonii lor pleacă în cordonul lateral al substanței albe din aceeași parte și în componența tractului spinocerebelar dorsal, se îndreaptă spre cerebel.

În regiunea intermediară distingem nucleul intermedio-medial, axonii celulelor căruia aderă la tractul spinocerebelar ventral de aceeași parte și nucleul intermediar lateral, situat în coarnele laterale. Ultimul reprezintă un grup de neuroni asociativi ai arcului reflex simpatic. Axonii acestor celule părăsesc măduva spinării împreună cu fibrele motorii somatice, în componența rădăcinilor anterioare, care se izolează în formă de ramuri comunicante albe ale trunchiului simpatic.

În coarnele anterioare sînt localizați cei mai mari neuroni ai măduvei spinării, care ating în diametru 100—140 μ m și formează nucleii considerabil de voluminoși. Acești neuroni, ca și neuronii nucleilor coarnelor laterale, sînt radiculari, dat fiind faptul că axonii lor constituie masa principală a fibrelor rădăcinilor anterioare. Intrînd în componența nervilor micști spinali, ei pleacă la periferie, unde formează terminațiuni motorii în mușchii scheletali. În consecință, acești nucleii reprezintă centrele motorii somatice. În coarnele anterioare distingem două grupuri de neuroni: mediali și laterali de neuroni motori. Primul grup inervează mușchii trunchiului și-i bine dezvoltati în toate segmentele măduvei spinării. Grupul lateral, însă, este dezvoltat numai în regiunea îngroșărilor cervicale și lombare și inervează mușchii membrelor.

În componența substanței cenușii a măduvei spinării se află mulți neuroni fasciculari, diseminați. Axonii lor pătrund în substanța albă, unde imediat se divid în două ramuri: una ascendentă, mai lungă, și alta descendentă — scurtă. În ansamblu, aceste fibre alcătuiesc *fasciculele proprii sau fundamentale* ale substanței albe, care aderă nemijlocit la substanța cenușie. Pe traiectul lor ele dau multe colaterale, care, ca și ramurile din care provin, formează sinapse pe corpul celulelor motorii din coarnele anterioare la 4—5 segmente vecine ale măduvei spinării. Există trei perechi de fascicule proprii.

Gliocitele măduvei spinării. Canalul rahidian este căptușit de ependimocite, care participă la formarea lichidului cefalorahidian. De la polul bazal al acestor celule pornește o prelungire lungă, care intră în componența membranei limitante externe a măduvei spinării.

Componențele principale ale stromei substanței cenușii a măduvei spinării sînt astrocitele protoplasmatică și fibroase. Prelungirile astrocitelor fibroase ies din substanța cenușie și împreună cu elementele țesutului conjunctiv participă la formarea septurilor substanței albe și membranelor gliale din jurul vaselor sanguine și pe suprafața externă a măduvei spinării. Oligodendroglia intră în componența membranelor fibrelor nervoase. Celulele microgliei, odată cu intrarea vaselor sanguine, pătrund în măduva spinării și se repartizează în substanța ei cenușie și albă.

ENCEFALUL

În componența encefalului distingem substanță albă și cenușie, dar repartizarea lor este mult mai complexă decît în măduva spinării. Masa principală de substanță cenușie a encefalului este situată la suprafața creierului mare și cerebelului, formînd scoarța lor. O parte mai mică alcătuiește mulțimea de nucleii din trunchiul cerebral.

Trunchiul cerebral. Căile conductoare și detaliile structurii trunchiului cerebral sînt descrise în cursul de anatomie și neurologie. Trunchiul cerebral cuprinde bulbul rahidian, puntea Varoli, cerebelul, structurile mezencefalului și diencefalului. Toți nucleii substanței cenușii a trunchiului cerebral sînt constituiți din neuroni multipolari. Distingem nucleii *nervilor cranieni* și *nucleii comutatori*. Din primul grup fac parte nucleii nervilor bulbului rahidian: hipoglos, accesori, vag, glosofaringian vestibulo — cohlear; nucleii protuberanței — oculomotor, facial și trigemen. Celălalt grup îl alcătuiesc nucleii olivari inferiori, accesori medial și posterior din bulbul rahidian; nucleul olivar superior, nucleii corpului trapezoid, nucleul ansei laterale a punții Varoli; nucleul dințat, cel în formă de dop, fastigial, globos din cerebel; nucleul roșu al mezencefalului ș. a.

Bulbul rahidian. Bulbul rahidian se caracterizează prin prezența nucleilor nervilor cranieni enumerați mai sus, care-s concentrați în porțiunea lui dorsală, formînd planșeul ventriculului IV. Din rîndul nucleilor comutatori trebuie menționați cei ai *olivelor inferioare*. Ei conțin neuroni multipolari mari, axonii cărora formează legături sinaptice cu neuronii cerebelari și ai talamusului. În olivele inferioare pătrund fibre de la cerebel, nucleul roșu, formația reticulată și măduva spinării. Neuronii olivelor inferioare sînt conectați cu aceste formațiuni prin fibre speciale. În regiunea centrală a bulbului rahidian se află un important centru coordonator al encefalului — *formația reticulată*.

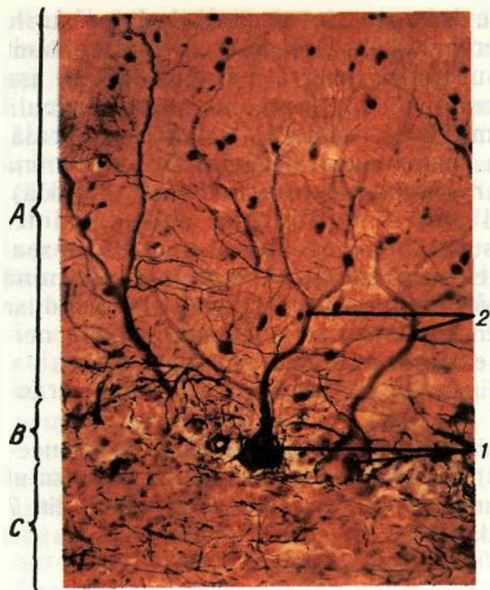
Formația reticulată își ia începutul în partea superioară a măduvei spinării și se-ntinde prin bulbul rahidian, puntea Varoli, mezencefal, porțiunile centrale ale talamusului, hipotalamus și alte regiuni, învecinate cu talamusul. În formația reticulată numeroasele fibre ner-

voase sînt orientate în diverse direcții, formînd în ansamblu o rețea. Ea conține grupuri mici de neuroni multipolari, care variază ca dimensiuni: de la cei mai minusculi pînă la foarte mari. Neuronii mici constituie majoritatea, au axoni scurți și formează numeroase sinapse în însăși formația reticulată. Pentru neuronii mari e caracteristic faptul că axonii lor adeseori formează bifurcații — una din ramuri pleacă spre măduva spinării, iar alta — în sus spre talamus și în alte regiuni bazale ale diencefalului și creierului mare. Formația reticulată primește fibre senzitive din multe surse: din tractul spinoreticular, nucleii vestibulari, cerebel, scoarța emisferelor mari, în special din zona ei motorie, hipotalamus și alte regiuni vecine. Formația reticulată reprezintă un centru reflex complex, care ia parte la controlul tonusului muscular și mișcările stereotipe.

În bulbul rahidian substanța albă ocupă în fond regiunea ventro-laterală. Majoritatea fasciculelor de fibre mielinice sînt reprezentate de cele cortico-spinale (piramidele bulbare), situate în porțiunea lui ventrală. În regiunile laterale se localizează corpurile restiforme, constituite din fibrele căilor spino-cerebeloase. De aici aceste fibre pătrund în cerebel. Prelungirile neuronilor din nucleii fasciculelor Goll și Burdach traversează substanța reticulată, se încrucișează pe linia mediană și, formînd un rafeu, se îndreaptă spre talamus.

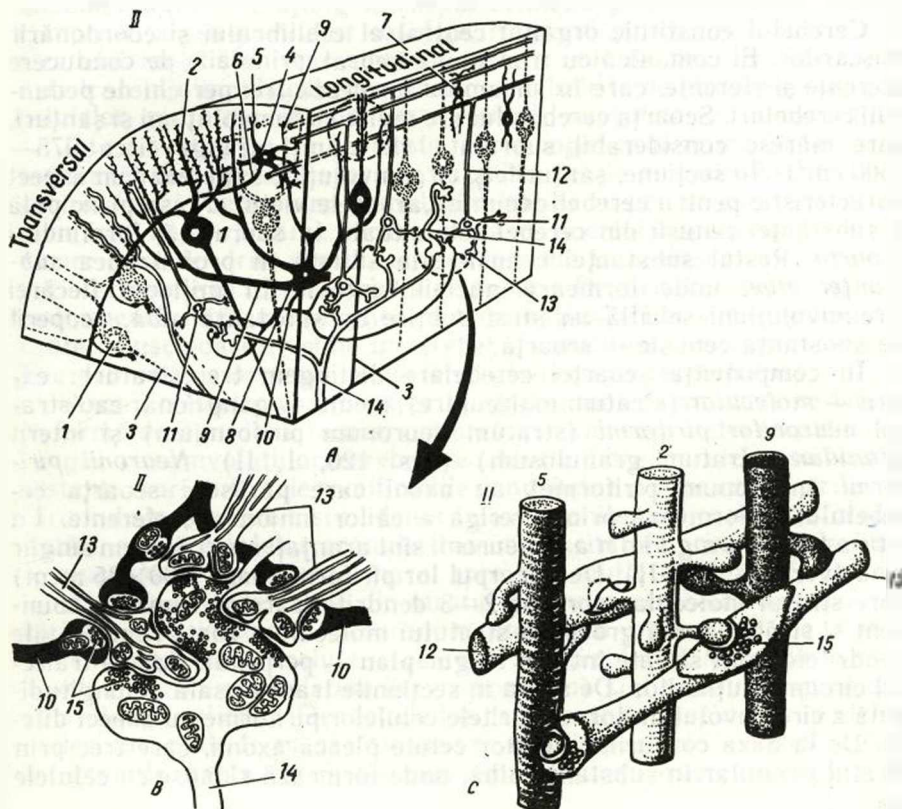
Puntea Varoli se împarte în două porțiuni — dorsală (tegmenul) și ventrală. Partea dorsală conține fibrele căilor de conducere din bulbul rahidian, nucleii nervilor cranieni V—VIII, formația reticulată a punții Varoli. În partea ventrală sînt localizați nucleii proprii ai punții și fibrele căilor piramidale, cu traiect longitudinal. Nucleii punții sînt constituiți din neuroni multipolari, de dimensiuni și formă diferită, în diverși nuclei. Din nucleii comutatori ai porțiunii posterioare a punții fac parte: nucleul olivar superior, nucleii corpului trapezoid și nucleul ansei laterale. Axonii neuronilor ganglionului cohlear se termină pe nucleii cohleari ventral și dorsal din bulbul rahidian. Axonii neuronilor nucleului cohlear ventral se sfîrșesc în nucleul olivar superior și în nucleul corpului trapezoid. Axonii nucleului olivar superior, cohlear dorsal și nucleii corpului trapezoid formează ansa laterală. În componența ei mai intră celulele nucleilor laterali și prelungirile lor. Ansa laterală se termină în centrele primare auditive — proeminența tegmentară inferioară a mezencefalului și corpului geniculat medial.

Mezencefalul este constituit din tegmen, coliculii cvadrigemeni, substanța neagră și pedunculii cerebrali. Coliculii cvadrigemeni sînt formați din placa tegmenului, două proeminențe rostrale (superioare) și două caudale (inferioare). Proeminențele rostrale (verigă a analizorului vizual) se caracterizează prin aranjamentul stratificat al neuronilor, iar cele caudale (porțiune a analizorului auditiv) sînt organizate conform principiului nuclear. În tegmenul mezencefalic se află pînă la 30 de nuclei, inclusiv nucleul roșu. El este compus din două părți — una cu celule mari și alta cu celule mici. Partea dorsală, formată din neuroni mari, recepționează impulsurile nervoase din ganglionii bazali ai telencefalului și le transmite prin calea rubro-spinală spre măduva spinării, iar prin colateralele acestui tract — în formația



Des. 120. Structura cerebelului.
 I - microfotografie: A - stratul molecular; B - stratul ganglionar (stratul celulelor piriforme); C - stratul granular; 1 - corpul neuronilor piriformi; 2 - ramificațiile dendritice ale neuronilor piriformi;

II - legăturile sinaptice neuronale din scoarța cerebrală (după Senlagotai): A - circumvoluție cerebelară (prin punctare în secțiunea longitudinală sînt delimitate sectoarele arătate în des. B și C); B - glomerul stratului granular; C - sinapse în stratul molecular; 1 - neuron piriform; 2 - dendrite ale neuronului piriform; 3 - axonul neuronului piriform; 4 - neuroni „în coșuleț”; 5 - dendrite și 6 - axonul neuronului „în coșuleț”; 7 - neuron stelat; 8 - neuroni mari stelai; 9 - dendrite ale neuronului stelat mare; 10 - axonul neuronului stelat mare; 11 - neuroni granuleformi (celule-granule); 12 - axonul celulei-granule; 13 - dendritile celulei-granule; 14 - fibre nervoase mușchioase; 15 - vezicule sinaptice. În negru sînt desenați neuronii inhibitori.



reticulată. Neuronii mici ai nucleului roșu sînt excitați de impulsurile venite de la cerebel prin tractul cerebello-rubral, și de asemenea transmit impulsuri formației reticulate. Substanța neagră a fost denumită așa pentru că neuronii săi mici, fusiformi conțin melanină. Pedunculii cerebrali sînt alcătuiți din fibre mielinice, venite din scoarța cerebrală.

Diencefalul. După volum, în componența diencefalului predomină *talamusul*. Ventral de el se află *regiunea hipotalamică* (subtalamică), bogată-n nucleii mici. Talamusul conține mulți nucleii, delimitați între ei prin septuri intermediare de substanță albă. Acești nucleii conexează prin fibre asociative. În nucleii ventrali ai talamusului se termină căile senzitive ascendente. De aici impulsurile nervoase sînt conduse spre scoarța cerebrală. De la encefal spre talamus impulsurile nervoase ajung prin calea motoră extrapiramidală.

În grupul caudal de nucleii (pulvinar) se termină fibrele tractului optic.

Regiunea hipotalamică este un important centru vegetativ al encefalului, care reglează temperatura, tensiunea arterială, metabolismul hidric, lipidic ș. a. La om regiunea hipotalamică este formată din 7 grupuri de nucleii (vezi capitolul XVII).

Cerebelul

Cerebelul constituie organul central al echilibrului și coordonării mișcărilor. El comunică cu trunchiul cerebral prin căile de conducere aferente și eferente, care în ansamblu formează trei perechi de pedunculi cerebelari. Scoarța cerebelului are multe circumvoluțiuni și șanțuri, care măresc considerabil suprafața (la adulți ajunge circa 975—1500 cm²). În secțiune, șanțurile și circumvoluțiile sugerează un aspect caracteristic pentru cerebel denumit „arborele vieții”. Masa principală a substanței cenușii din cerebel este situată la suprafață, formîndu-i *scoarța*. Restul substanței cenușii este situată în profunzimea *substanței albe*, unde formează nucleii centrali. În mijlocul fiecărei circumvoluțiuni se află un strat subțire de substanță albă, acoperit de substanța cenușie — *scoarța*.

În componența scoarței cerebelare distingem trei straturi: extern — *molecular* (stratum moleculare), mediu — ganglionar sau stratul *neuronilor piriformi* (stratum neuronum piriformium) și intern *granular* (stratum granulosum) (des. 120, 1, II). *Neuronii piriformi* (neuronum piriforme) au axoni care părăsesc scoarța cerebelului și formează prima verigă a căilor inhibitoare eferente. În stratul ganglionar neuronii sînt aranjați strict într-un singur rînd (vezi des. 120, II). De la corpul lor piriform, masiv (60×35 mcm) spre stratul molecular pornesc 2—3 dendrite, care se ramifică abundent și străbat toată grosimea stratului molecular. Toate ramificațiile dendritelor sînt situate într-un singur plan — perpendicular pe traiectul circumvoluțiunilor. De aceea în secțiunile transversală și longitudinală a circumvoluțiunilor, dendritele celulelor piriforme au aspect dife-

nucleilor cerebelari. În limitele stratului granular axonii dau colaterale care, întorcându-se în stratul ganglionar, formează sinapse cu neuronii piriformi vecini.

S t r a t u l m o l e c u l a r conține două tipuri principale de neuroni: „în coșuleț” și stelați. *Neuronii „în coșuleț”* (neuronum corbiferum) sînt situați în treimea inferioară a stratului molecular. Aceste celule au formă neregulată și dimensiuni mici (10—20 mcm). Dendritele lor subțiri și lungi se ramifică, în fond, într-un plan amplasat transversal direcției circumvoluției. Axonii lor lungi, de regulă, sînt orientați transversal circumvoluției și paralel suprafeței, mai sus de neuronii piriformi. Ei dau colaterale, care coboară spre corpul neuronilor piriformi, unde împreună cu alte fibre se împletesc des și formează pe suprafața lor o structură caracteristică — *coșulețe de fibre nervoase* (corbis neurofibrarum). Activitatea axonilor neuronilor „în coșuleț” inhibă neuronii piriformi.

Neuronii stelați (neuronum stellatum) sînt de două tipuri și se află mai sus decît celulele „în coșuleț”. *Neuronii stelați mici* sînt înzestrați cu dendrite subțiri și scurte, iar axonii lor, scund ramificați, formează sinapse cu dendritele celulelor piriforme. *Neuronii stelați mari*, spre deosebire de cei mici, au dendrite bogat ramificate și axoni lungi. Ramificațiile acestor axoni conectează cu dendritele celulelor piriforme, iar unele dintre ele ajung la corpul celulelor piriforme, unde intră în componența așa-numitelor coșulețe. Neuronii „în coșuleț” și stelați ai stratului molecular reprezintă un sistem unic de neuroni intercalari, care transmit impulsurile nervoase de inhibiție la dendritele și corpurile celulelor piriforme în plan transversal suprafeței circumvoluțiilor.

S t r a t u l g r a n u l a r este foarte bogat în neuroni. El se caracterizează prin celule speciale, numite celule-granule sau *neuroni granuliformi* (neuronum granuliformis). Ei au pericarioul mic (5—8 mcm în diametru), sărac în citoplasmă, cu nucleul mare și rotund. Celula are 3—4 dendrite scurte, care se termină în același strat cu ramificații terminale în formă de labă de pasăre. Dendritele celulelor-granule formează legături sinaptice cu terminațiunile fibrelor aferente excitante (muşchioase), venite în cerebel și constituie structuri caracteristice denumite *glomeruli cerebelari* (glomerulus cerebellaris).

Axonii celulelor-granule trec în stratul molecular, unde se bifurcă în formă de T în două ramuri orientate paralel suprafeței scoarței de-a lungul circumvoluțiilor cerebelare. Aceste fibre paralele, străbătînd distanțe mari, întretaie ramificațiile dendritelor multor celule piriforme, formînd sinapse cu ele și cu dendritele neuronilor „în coșuleț” și stelați. Astfel, axonii celulelor-granule transmit excitațiile primite de la fibrele mușchioase la distanță mare, spre mai multe celule piriforme.

Al doilea tip de celule din stratul granular cerebelar sînt *neuroni stelați mari inhibitori* (neuronum stellatum magnum). Se disting două tipuri de aceste celule — cu axoni scurți și lungi. *Neuronii cu axoni scurți* (neuronum stellatum breviacsonicum) sînt situați în apropierea stratului ganglionar. Dendritele lor ramificate se răspîndesc în stratul molecular, unde formează sinapse cu fibrele paralele — axonii celulelor-granule. Axonii lor se îndreaptă spre glomerulii cerebelari din stra-

tul granular, unde formează sinapse cu ramificațiile terminale ale dendritelor celulelor-granule, proximal de sinapsele fibrelor mușchioase. Excitarea neuronilor stelați poate bloca impulsurile venite prin fibrele mușchioase. *Neuronii stelați cu axoni lungi* (*neuronum stellatum longiacsonicum*) sînt mai puțini la număr, au dendrite și axoni abundent ramificate în stratul granular, care trec în substanța albă. Se presupune că aceste celule asigură legătura dintre diferite regiuni ale scoarței cerebelare.

Al treilea tip de celule îl constituie *celulele fuziforme orizontale* (*neuronum fusiformie horizontale*). Acestea se întîlnesc, în predominanță, între stratul granular și ganglionar. Celulele au corpul mic și alungit, de la care pornesc în ambele părți dendrite lungi, orizontale, ce se termină în stratul ganglionar și granular. Axonii acestor celule trimit colaterale în stratul granular și pătrund în substanța albă.

Fibrele aferente ce pătrund în scoarța cerebelului sînt de două feluri — *mușchioase* și așa-numitele *fibre agățătoare*. Fibrele mușchioase intră în componența căilor olivo-cerebelară și ponto-cerebelară. Prin intermediul celulelor-granule ele influențează excitabil asupra celulelor piriforme. Aceste fibre se termină în glomerulii (*glomerulus*) stratului granular cerebelar și formează sinapse cu dendritele celulelor-granule. Fiecare fibră trimite ramuri la mai mulți glomeruli cerebelari, iar fiecare glomerul la rîndul său primește ramuri de la mai multe fibre mușchioase. Axonii celulelor-granule trimit impulsurile prin fibrele paralele din stratul molecular dendritelor neuronilor piriformi, „în coșuleț”, stelați și neuronilor stelați mari din stratul granular. Se presupune că *fibrele agățătoare* pătrund în scoarța cerebelului prin căile spino-cerebelară și vestibulo-cerebelară. Ele traversează stratul granular și aderă la neuronii piriformi, se întind pe dendritele acestor celule, formînd sinapse pe suprafața lor. Fibrele agățătoare transmit excitațiile direct neuronilor piriformi. Degenerarea acestor celule duce la dereglarea coordonării mișcărilor.

În consecință, excitațiile ce vin în scoarța cerebelului ajung la neuronii piriformi direct prin fibrele agățătoare sau prin intermediul fibrelor paralele ale celulelor-granule (des. 120). Inhibiția este funcția neuronilor stelați și „în coșuleț” ai stratului molecular, și, de asemenea, neuronilor mari stelați din stratul granular. Axonii primelor două tipuri de celule, avînd traiectul transversal circumvoluțiilor, inhibă activitatea celulelor piriforme, limitînd excitarea lor în zone înguste, discrete ale scoarței. Transmiterea semnalelor excitante în scoarța cerebelului prin fibrele mușchioase celulelor-granule și prin fibrele paralele, poate fi blocată de sinapsele de inhibiție ale neuronilor stelați mari, situate pe ramificațiile dendritice terminale ale celulelor-granule, proximal sinapselor excitante.

Scoarța cerebelului conține diferite celule gliale. În stratul granular se disting astrocite fibroase și plasmactice. Prelungirile astrocitelor fibroase formează membrane perivascularare. Toate straturile cerebelului conțin elemente ale oligodendroglii. Deosebit de bogate în aceste celule sînt stratul granular și substanța albă a cerebelului. Printre neuronii piriformi ai stratului ganglionar sînt situate *celule gliate cu*

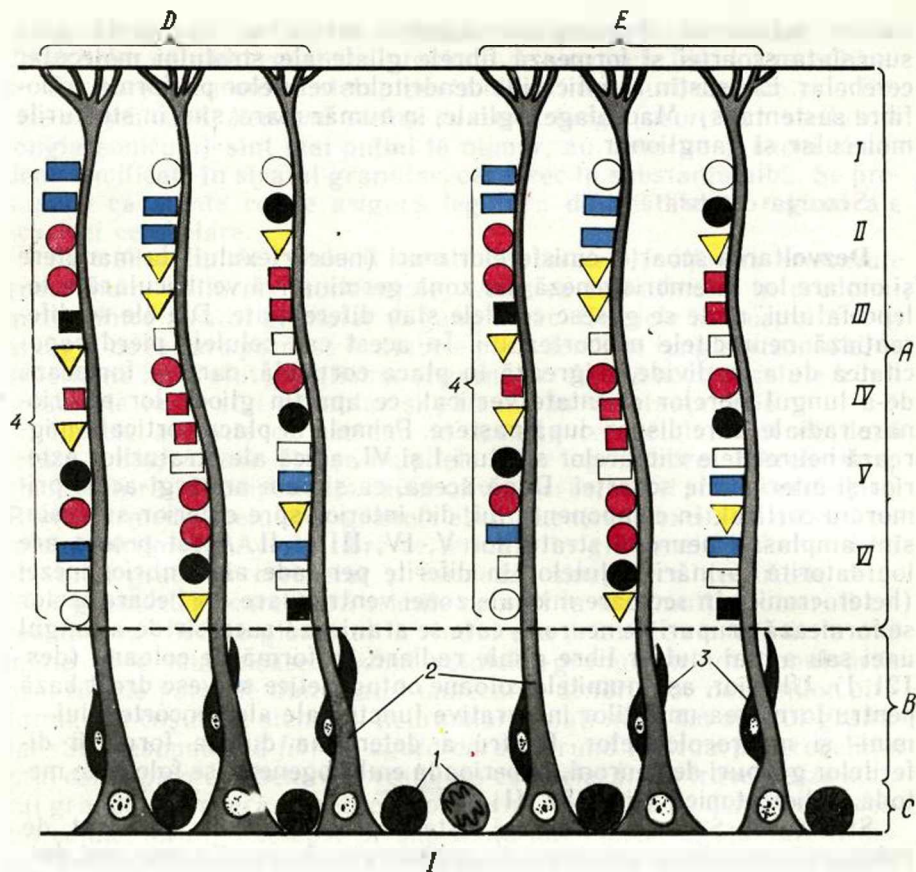
nucleii intunecați. Prelungirile acestor celule se îndreaptă spre suprafața scoarței și formează fibrele gliale ale stratului molecular cerebelar. Ele susțin ramificațiile dendritelor celulelor piriforme (glio-fibra sustentans). Macrofagele gliale, în număr mare, sînt în straturile molecular și ganglionar.

Scoarța cerebrală

Dezvoltarea scoarței emisferelor mari (neocortexului) la mamifere și om are loc în embriogeneza din zona germinativă ventriculară a telencefalului, unde se găsesc celulele slab diferențiate. Din ele se diferențiază neurocitele neocortexului. În acest caz celulele pierd capacitatea de a se divide, migrează în placa corticală, care se formează de-a lungul fibrelor orientate vertical, ce aparțin gliocitelor embrionare radiale, care dispar după naștere. Primele în placa corticală migrează neurocitele viitoarelor straturi I și VI, adică ale straturilor exterior și interior ale scoarței. După aceea, ca și cum ar lărgi acest primordiu cortical, în componența lui, din interior spre exterior succesiv, sînt amplasați neuronii straturilor V, IV, III și II. Acest proces are loc datorită formării celulelor în diferite perioade ale embriogenezei (heterocronic) în sectoare mici ale zonei ventriculare. În fiecare sector se formează grupuri de neuroni, care se aranjează succesiv de-a lungul unei sau a mai multor fibre gliale radiare, în formă de coloane (des. 121, I). Ulterior, așa-numitele coloane ontogenetice servesc drept bază pentru formarea unităților integrative funcționale ale neocortexului — mini- și macrocoloanelor. Pentru a determina durata formării diferitelor grupuri de neuroni, în perioada embriogenezei se folosește metoda radioizotopică (fig. 121, II).

Structura. Scoarța cerebrală este reprezentată de un strat de substanță cenușie cu grosimea de aproximativ 3 mm. Ea este mai dezvoltată în circumvoluția centrală anterioară, unde atinge grosimea de 5 mm. Abundența șanțurilor și circumvoluțiilor măresc considerabil suprafața substanței cenușii a encefalului. Scoarța conține aproximativ 10—14 miliarde de celule nervoase. Diferite regiuni ale scoarței se deosebesc între ele prin unele particularități de aranjament și structură a celulelor (citoarhitectonia), după aranjamentul fibrelor (mieloarhitectonia), precum și semnificația lor funcțională. Aceste regiuni se numesc *arii*. Ele reprezintă locurile de analiză și sinteză supremă a impulsurilor nervoase. Ariile nu sînt delimitate. Pentru scoarța e caracteristic aranjamentul în straturi al celulelor și fibrelor (des. 122, A, B, C).

Citoarhitectonia scoarței cerebrale. Neuronii multipolari ai scoarței variază după forma lor. Printre ei deosebim neuroni piramidali, stelați, fuziformi, arahnoidali și orizontali. Neuronii piramidali constituie forma principală și cea mai specifică pentru scoarța cerebrală (des. 122 A). Dimensiunile lor variază între 10 și 140 mcm. Corpul celulelor este alungit, triunghiular, cu vârful orientat spre suprafața scoarței. De la vîrf și de la părțile laterale ale corpului pornesc dendrite, care se termină în diverse straturi ale substanței cenușii. De la baza celulelor piramidale pornesc axonii. Unele celule au axoni scurți, care formează ra-

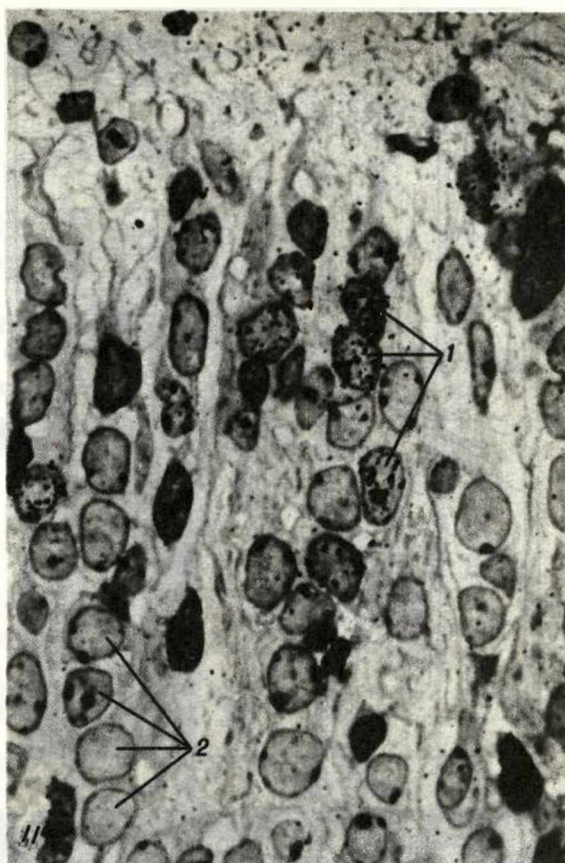


Des. 121. Embriogeneza scoarței emisferelor mari (neocortexului).
I — schemă spațial-temporală de formare a neuronilor neocortexului mamiferelor (se demonstrează două coloane învecinate ale scoarței); *A* — scoarța (placă corticală); *B* — substanța albă; *C* — zona germinativă ventriculară; *D, E* — coloanele învecinate ale neocortexului; *I—IV* — straturile scoarței în dezvoltare; *1* — celule slab diferențiate în diviziune; *2* — gliocite embrionare radiale; *3* — neuroni tineri, ce migrează în placa corticală; *4* — grupuri de neuroni, care se formează în diferite perioade ale embriogenezei succesiv (după K. Iu. Reznikov cu modificări).

mificații în limitele aceleiași regiuni ale scoarței, iar altele au axoni lungi, care descind în substanța albă.

Celulele piramidale din diferite straturi ale scoarței se deosebesc prin dimensiuni și însemnătatea funcțională diversă. Celulele mici constituie neuronii intercalari, axonii cărora conectează diferite sectoare din scoarța aceleiași emisfere (neuroni asociativi) sau ambelor emisfere (neuroni comisurali). Aceste celule persistă în toate straturile scoarței în număr diferit. Scoarța cerebrală la om este deosebit de bogată în ele. Axonii neuronilor piramidali mari participă la formarea căilor piramidale, care-și proiectează impulsurile nervoase în centrele respective ale trunchiului cerebral și măduvei spinării.

Neuronii scoarței sînt aranjați în straturi slab delimitate. Fiecare strat se caracterizează prin predominarea unui oarecare tip de celule.



Des. 121 (continuare)

II — radioautograf al neocortexului șoarecelui nou-născut, cărui i-a fost administrată în a 16-a zi a embriogenezei timidina H₃. Secțiune semisubțire, colorată cu albastru de toluidină × 2000.

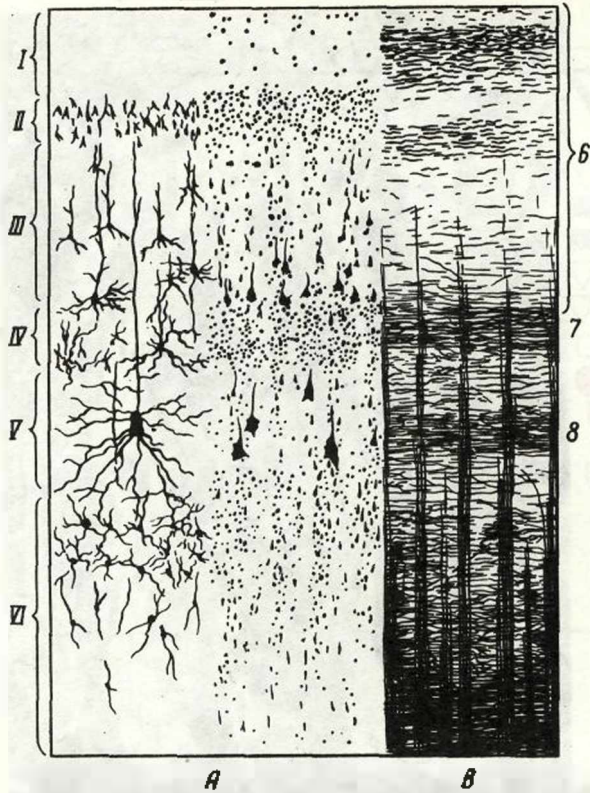
1 — grupuri de neuroni marcați cu izotop formați la a 16-a zi a embriogenezei; *2* — neuroni nemarcați, formați în alte perioade ale embriogenezei (micropreparat de K. Iu. Reznikov și G. D. Nazarevskaja).

În zona motorie a scoarței distingem 6 straturi principale: I — *molecular* (lamina molecularis), II — *granular extern* (lamina granularis externa), III — *neuronilor piramidali* (lamina pyramidalis), IV — *granular intern* (lamina granularis interna), V — *ganglionar* (lamina ganglionaris), VI — *stratul celulelor polimorfe* (lamina multiformis) (des. 122, A).

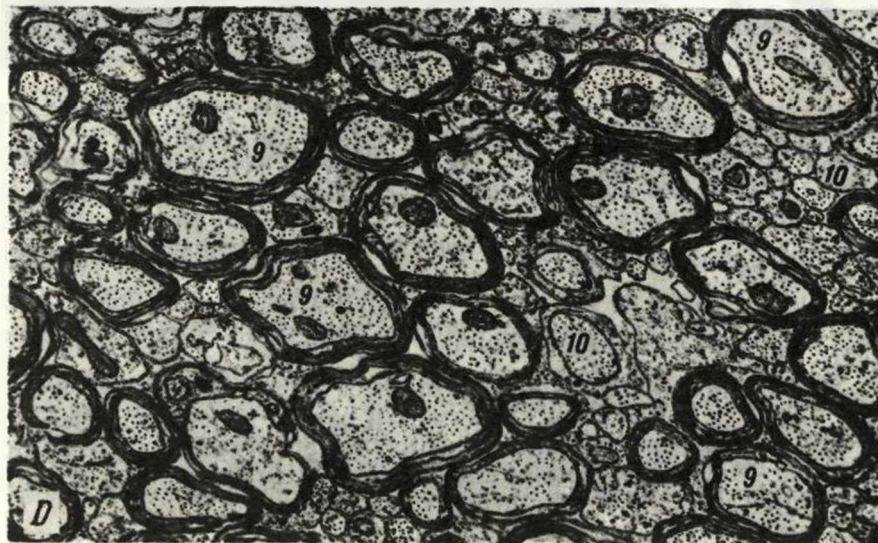
În luna a șasea de dezvoltare embrionară primele se diferențiază straturile V și VI, iar mai târziu, în luna a opta, se dezvoltă și straturile II, III, IV.

Stratul molecular conține celule puține și mici, fuziforme, asociative (des. 122, A, C). Axonii lor sînt orientați paralel suprafeței creierului și intră în componența plexului tangențial de fibre nervoase ale stratului molecular. Majoritatea fibrelor din acest plex este reprezentată de către ramificațiile dendritelor straturilor subiacente.

Stratul granular extern este constituit din neuroni mici, cu diametrul de aproximativ 10 mcm, de formă rotundă, unghiulară piramidală și neuroni stelați.

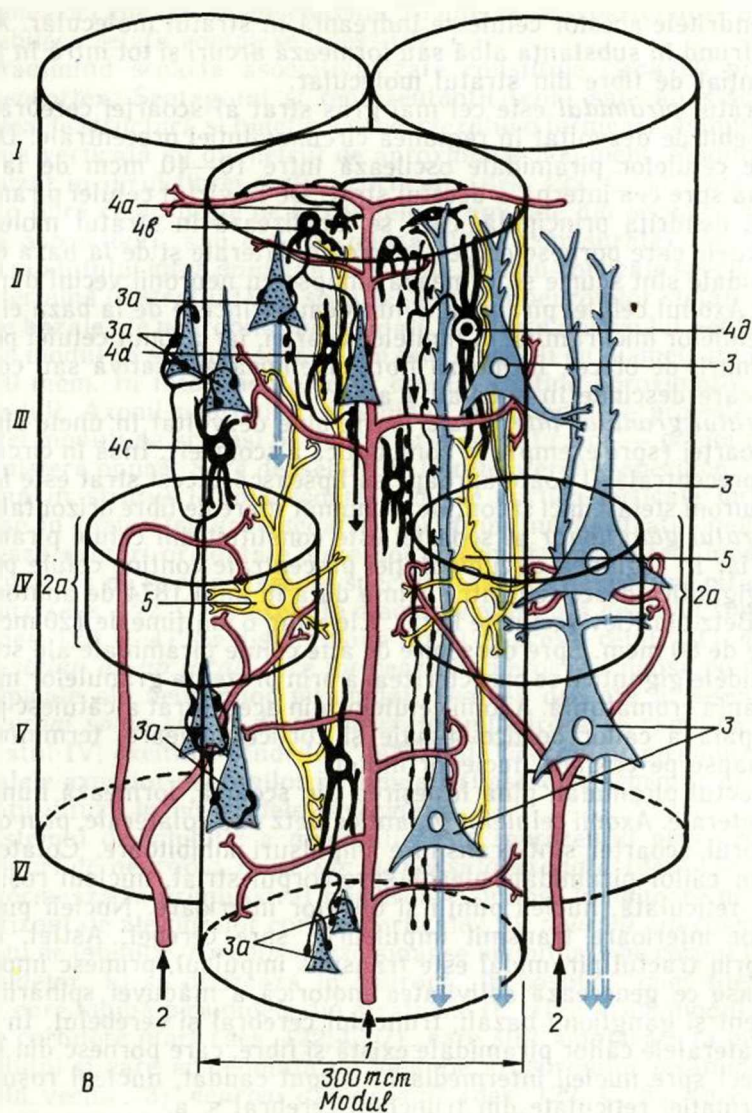


Des. 122. Cito- și mieloarhitectura scoarței emisferelor mari umane (schemă)
A — aranjamentul schematic al celulelor (citoarhitectura);
B — repartizarea schematică a fibrelor (mieloarhitectura).



Des. 122 (continuare).

D — microfotografie ultramicroscopică a substanței albe din emisferele cerebrale (preparat de I. G. Pavlova); 9 — fibre mielinice; 10 — fibre amielinice.



Des. 122. (continuare).

B — legăturile interneuronale schematizate din scoarța emisferelor cerebrale; I, II, III, IV, V, VI — straturile (plăcile) scoarței. Fibre aferente (colorate în roșu): 1 — cortico-cortical; 2 — specifice; 2a — zona de extindere a fibrelor specifice aferente; 3 — neuroni piramidali (colorați în verde); 3a — neuroni piramidali inhibați (colorați în verde și punctați cu negru); 4a — neuroni cu pensulă axonală; 4b — celule „în coșuleț” mici; 4c — celule „în coșuleț” mari; 4d — celule, care formează sinapse axo-axonale; 4e — celule cu buchet dublu de dendrite (neuroni inhibitori pentru neuronii de inhibiție); 5 — celule spino-stelate (colorate în galben), care excită neuronii piramidali direct sau prin stimularea celulelor cu buchet dublu de dendrite; 6 — stratul de fibre principal extern; 7 — atria lamei granulare interne; 8 — atria lamei piramidale interne.

Dendritele acestor celule se îndreaptă în stratul molecular. Axonii lor pătrund în substanța albă sau formează arcuri și tot intră în plexul tangențial de fibre din stratul molecular.

Stratul *piramidal* este cel mai gros strat al scoarței cerebrale. El e deosebit de dezvoltat în regiunea circumvoluției precentrale. Dimensiunile celulelor piramidale oscilează între 10—40 mcm de la zona externă spre cea internă a acestui strat. De la vârful celulei piramidale pleacă dendrita principală, care se localizează în stratul molecular. Dendritele care pornesc de pe suprafețele laterale și de la baza celulei piramidale sînt scurte și formează sinapse cu neuronii vecini din acest strat. Axonul celulei piramidale întotdeauna începe de la baza ei. Axonul celulelor mici rămîne în limitele scoarței, iar axonul celulei piramidale mari, de obicei, formează fibra mielinică asociativă sau comisurală, care descinde în substanța albă.

Stratul *granular intern* este foarte bine dezvoltat în unele cîmpuri ale scoarței (spre exemplu în zona optică a scoarței). Însă în circumvoluția precentrală el poate aproape să lipsească. Acest strat este format din neuroni stelați mici și conține un număr mare de fibre orizontale.

Stratul *ganglionar* al scoarței este constituit din celule piramidale mari, iar în regiunea circumvoluției precentrale conține celule piramidale gigantice descrise pentru prima dată în anul 1874 de anatomistul V. A. Betz din Kiev (celulele Betz). Ele ating o înălțime de 120 mcm și o lățime de 80 mcm. Spre deosebire de alte celule piramidale ale scoarței piramidele gigantice se caracterizează prin prezența granulelor mari de substanță cromatofilă. Axonii celulelor din acest strat alcătuiesc partea principală a căilor cortico-spinale și cortico-nucleare, terminîndu-se cu sinapse pe celulele nucleilor motori.

Tractul piramidal, pînă la ieșirea din scoarță, formează numeroase colaterale. Axonii celulelor gigantice Betz dau colaterale, prin care în interiorul scoarței sînt transmise impulsuri inhibitoare. Colateralele fibrelor căilor piramidale pleacă spre corpul striat, nucleul roșu, formația reticulată, nucleii punții și olivelor inferioare. Nucleii punții și olivelor inferioare transmit impulsurile spre cerebel. Astfel, atunci cînd prin tractul piramidal este transmis impulsul, primesc impulsuri nervoase ce generează activitatea motorică a măduvei spinării, concomitent și ganglionii bazali, trunchiul cerebral și cerebelul. În afară de colateralele căilor piramidale există și fibre, care pornesc din scoarță direct spre nucleii intermediari: corpul caudat, nucleul roșu, nucleii formației reticulate din trunchiul cerebral ș. a.

Stratul *celulelor polimorfe* este format din neuroni de diferită formă, în predominantă, fusiformi. Zona periferică a acestui strat conține celule mai mari, iar zona internă — mai mici. Neuronii din zona internă sînt amplasați unul față de altul la distanțe mari. Axonii celulelor stratului polimorf descind în substanța albă în componența căilor eferente ale encefalului. Dendritele lor ajung pînă la stratul molecular al scoarței.

Celulele piramidale mari constituie neuronii principali spre care vin impulsurile nervoase din alte segmente ale sistemului nervos central, prin fibrele centrifugale și sînt transmise prin sinapse la dendrite și corpul lor. De la celulele piramidale mari impulsurile pleacă prin axoni, ca-

re formează căile centripete eferente. În interiorul scoarței între neuroni se stabilesc relații complexe (des. 122, C).

Examinând scoarța asociativă, care constituie circa 90 procente din neocortex, Sentagotai și reprezentanții școlii sale au stabilit că unitatea de structură și funcție a neocortexului o formează modulul — o coloană verticală cu diametrul de aproximativ 300 mcm. Modulul este organizat în jurul fibrei cortico-corticale (des. 122, C, 1), care reprezintă o fibră ce pornește de la celulele piramidale din aceeași emisferă (fibră asociativă), sau din cea opusă (fibră comisurală). În componența modulului intră două fibre aferente talamo-corticale specifice, care se termină în stratul IV al scoarței pe spinii neuronilor stelați și dendritele bazale ale neuronilor piramidali. Conform opiniei lui Sentagotai, fiecare modul se subdivizează în doi micromoduli cu diametrul mai mic de 100 mcm. În total, neocortexul omului conține aproximativ 3 mln de moduli. Axonii neuronilor piramidali din modul se proiectează pe alți trei moduli de aceeași parte, iar prin corpul calos — pe doi moduli din emisfera opusă. Spre deosebire de fibrele aferente specifice, care se termină în stratul IV din scoarță, fibrele cortico-corticale formează sinapse în toate straturile scoarței, iar ajungând în stratul molecular formează ramuri orizontale, care pot ieși mult din limitele modulului dat. În afară de fibrele aferente specifice, asupra neuronilor piramidali de ieșire (des. 122, C, 3) exercită o acțiune excitantă *neuronii spino-stelați* (des. 122, C, 4). Se disting două tipuri de aceste celule: 1) *neuroni spino-stelați de tip focal*, care formează numeroase sinapse pe dendritele apicale ale neuronilor piramidali (partea dreaptă a desenului); 2) *neuroni spino-stelați de tip difuz*, axonii cărora se ramifică intens în stratul IV, excitând dendritele bazale ale neuronilor piramidali. Colateralele axonilor neuronilor piramidali (lipsesc pe schemă) provoacă excitații difuze în piramidele învecinate.

Sistemul de inhibiție a modulului este reprezentat prin următoarele tipuri de neuroni: 1) *celule cu pensulă axonală* (des. 122, C, 5), care formează în primul strat numeroase sinapse inhibitoare pe ramurile orizontale ale fibrelor cortico-corticale; 2) *neuroni „în coșuleț”* — neuroni de inhibiție, care formează sinapse inhibitoare pe corpul tuturor piramidelor. Ei se divizează în neuroni „în coșuleț” mici (des. 122, C, 6), care inhibă piramidele din straturile II, III și V ale modulului, și celule corbifere mari (des. 122, C, 7), care sînt amplasate la periferia modulului și care au tendința de inhibiție a neuronilor piramidali din modulii vecini; 3) *neuroni axo-axonal* (des. 122, C, 8), care inhibă neuronii piramidali din straturile II și III. Fiecare din aceste celule formează sinapse inhibitoare pe sectoarele începătoare ale axonilor la sute de neuroni din straturile II și III. În felul acesta, ele inhibă fibrele cortico-corticale. Fibrele de proiecție ale neuronilor din stratul V nu se inhibă; 4) *celule cu buchet dublu de dendrite* (des. 122, C, 9), care se găsesc în straturile II și III. Ele inhibă, practic, toți neuronii de inhibiție, determinînd o acțiune excitantă secundară asupra neuronilor piramidali. Ramificațiile axonilor acestor celule se îndreaptă în sus și în jos, extinzîndu-se într-o coloană îngustă (50 mcm). Astfel, celulele cu buchet dublu de dendrite dezinhibă neuronii piramidali din micromo-

dul (coloană cu diametrul de 50—100 mcm). Efectul puternic de excitație al celulelor spino-stelate de tip focal se explică prin faptul că ele excită în același timp neuronii piramidali și celula cu buchet dublu de dendrite. Astfel, primii trei neuroni de inhibiție inhibă celulele piramidale, iar celulele cu dublu buchet de dendrite le excită pe acestea, inhibând neuronii de inhibiție.

Sistemul neuronilor de inhibiție joacă un rol de filtru, inhibând o parte din neuronii piramidali ai scoarței.

Scoarța diferitelor cîmpuri se caracterizează prin dezvoltarea predominantă a unor sau altor straturi. Astfel, în centrele motorii ale scoarței (circumvoluția centrală anterioară) sînt mai puternic dezvoltate straturile III, V și VI, pe cînd straturile II și IV sînt slab pronunțate. Această scoarță este de tip *granular*. Din aceste regiuni încep căile de conducere descendente ale sistemului nervos central. În centrele corticale senzitive, unde se termină căile aferente ale organului olfactiv, auditiv și vizual, straturile ce conțin neuroni piramidali mari și medii sînt slab dezvoltate, iar straturile granulare II și IV ating o dezvoltare maximă. Asemenea *scoarță* se numește de tip *granular*.

Mieloarhitectura scoarței. Printre fibrele nervoase ale scoarței emisferelor mari distingem: *fibre asociative*, care asigură legătura dintre diferite sectoare ale scoarței din aceeași emisferă; *comisurale*, care fac legătură între scoarța emisferelor ipsilaterale și *fibre de proiecție*, care pot fi aferente și eferente. Ele înfăptuiesc legătura dintre scoarța și nucleii regiunilor inferioare ale sistemului nervos central (vezi des. 122, B). În scoarța emisferelor aceste fibre formează fascicule radiale, care se termină în stratul piramidal. În afară de plexul tangențial din stratul molecular, descris mai sus, la nivelul straturilor granular intern și ganglionar se află două straturi tangențiale de fibre nervoase mielinice — striile externă și internă, care, probabil, sînt formate din ramificațiile terminale ale fibrelor aferente și colateralele axonilor celulelor corticale, așa precum neuronii piramidali. Formînd legături sinaptice cu neuronii corticali, fibrele orizontale asigură o răspîndire largă a impulsului nervos prin scoarță. Structura scoarței în diferite segmente ale creierului mare variază foarte mult, de aceea studierea detaliată a componentei ei celulare și direcției fibrelor nervoase constituie obiectul unui curs special. Scoarța emisferelor creierului conține și un puternic aparat neuroglial, care îndeplinește funcția trofică, de apărare, de susținere și de demarcație.

SISTEMUL NERVOS AUTONOM (VEGETATIV)

Porțiunea sistemului nervos, care dirijează funcțiile viscerale ale organismului, printre care cea motorică și secretorie a organelor sistemului digestiv, tensiunea arterială, secreția sudorală, temperatura corpului, procesele metabolice ș. a., se numește autonomă, sau vegetativă. Conform particularităților fiziologice și morfologice sistemul nervos vegetativ se subdivide în *simpatic* și *parasimpatic*. În majo-

ritatea cazurilor, ambele sisteme participă în același timp la inervația organelor.

Sistemul nervos vegetativ este constituit din *segmentele centrale*, reprezentate de nucleii cerebrali și ai măduvei spinării, și *periferice*: trunchiurile nervoase (ganglionii) și plexurile nervoase.

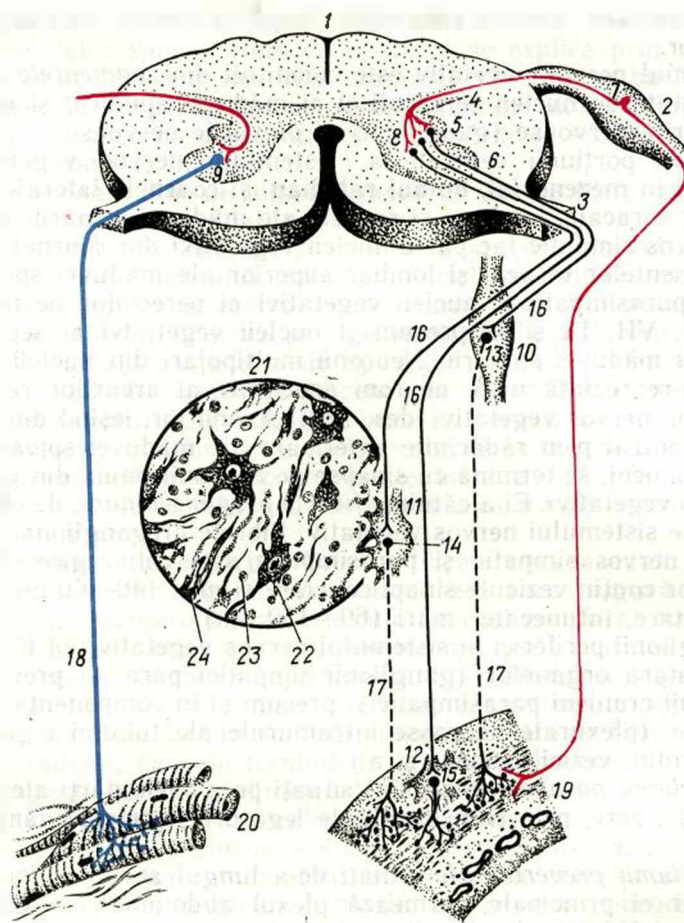
Nucleii porțiunii centrale a sistemului nervos vegetativ sînt localizați în mezencefal, bulbul rahidian și coarnele laterale ale segmentelor toracale, lombare și sacrale ale măduvei spinării. Din sistemul nervos simpatic fac parte nucleii vegetativi din coarnele laterale ale segmentelor toracal și lombar superior ale măduvei spinării, iar din cel parasimpatic — nucleii vegetativi ai perechilor de nervi cranieni III, VII, IX și X, precum și nucleii vegetativi ai segmentului sacral al măduvei spinării. Neuronii multipolari din nucleii porțiunii centrale reprezintă niște neuroni asociativi ai arcurilor reflexe ale sistemului nervos vegetativ (des. 123). Axonii lor, ieșind din sistemul nervos central prin rădăcinile anterioare ale măduvei spinării ori cu nervii cranieni, se termină cu sinapse pe neuronii unuia din ganglionii periferici vegetativi. Ei alcătuiesc *fibrelor preganglionare*, de obicei mielinice, ale sistemului nervos vegetativ. Fibrele preganglionare ale sistemului nervos simpatic și parasimpatic sînt colinergice. Terminațiunile lor conțin vezicule sinaptice, clare și mici (40—60 nm) și vezicule solitare, întunecate, mari (60—150 nm).

Ganglionii periferici ai sistemului nervos vegetativ pot fi localizați atât în afara organelor (ganglionii simpatici para- și prevertebrali, ganglionii cranieni parasimpatici), precum și în componența peretelui organelor (plexurale nervoase intramurale ale tubului digestiv, inimii, uterului, vezicii urinare ș. a.).

Ganglionii paravertebrali sînt situați pe ambele părți ale coloanei vertebrale, care, prin trunchiurile de legătură, formează lanțuri simpatice.

Ganglionii prevertebrali, situați de-a lungul aortei abdominale și ramurilor ei principale, formează plexul abdominal, în componența căruia intră ganglionii celiac, mezenteric superior și inferior.

La suprafața ganglionii vegetativi sînt acoperiți de o capsulă conjunctivă, de la care în parenchim pornesc septuri de țesut conjunctiv, formînd stroma organului. Ganglionii sînt constituiți din neuroni multipolari, foarte variați ca formă și dimensiuni. Dendritele neuronilor sînt numeroase și abundent ramificate. Axonii lor pătrund în organele interne respective și fac parte din componența *fibrelor post-ganglionare* (de obicei amielinice). Fiecare neuron și prelungirile lui sînt înconjurate de o membrană glială. Suprafața externă a membranei gliale e acoperită de o membrană bazală la exteriorul căreia se află o teacă fină de țesut conjunctiv. Fibrele preganglionare, pătrunzînd în ganglionul respectiv, se termină pe dendritele și pericarionii neuronilor cu sinapse axodendritice. Microscopic sinapsele se evidențiază sub formă de varicozități ale fibrelor sau îngroșări terminale. Polul lor presinaptic ultramicroscopic se caracterizează prin prezența veziculelor transparente, mici (40—60 nm) și veziculelor solitare, întunecate, mari (80—150 nm) tipice pentru sinapsele colinergice.



Des. 123. Arcul reflex vegetativ simplu (des. de V. G. Eliseev, Iu. I. Afanasiev, E. F. Kovtsovskii).

1 — măduva spinării; 2 — ganglion spinal; 3 — rădăcina anterioară; 4 — cornul posterior; 5 — cornul lateral; 6 — cornul anterior; 7 — neuron senzitiv (aferezent) al sistemului nervos somatic și simpatic; 8 — neuron central (eferent) al sistemului nervos vegetativ; 9 — neuron motor (eferent) din coarnele anterioare; 10 — ganglionul trunchiului simpatic; 11 — ganglionul plexului solar; 12 — ganglionul intramural (ganglionul plexului nervos esofagian); (13, 14, 15 — neuroni periferici (aferezenți) ai sistemului nervos vegetativ; 16 — fibre preganglionare ale căii eferente a sistemului nervos vegetativ; 17 — fibre postganglionare ale căii eferente a sistemului nervos vegetativ; 18 — calea eferentă a sistemului nervos somatic; 19 — peretele esofagului; 20 — țesut muscular striat scheletal; 21 — structura microscopică a ganglionilor periferici ai sistemului nervos vegetativ; 22 — celulă nervoasă multipolară; 23 — celulă glială; 24 — fibră nervoasă.

Citoplasma neuronilor ganglionului simpatic conține amine biogene, fapt despre care ne mărturisește prezența veziculelor granulare mici și fluorescența lor diferită în micropreparatele prelucrate cu formaldehidă după metoda Falck, a pericarionilor și prelungirilor, precum și axonilor, ce pătrund în organele respective sub formă de fibre postganglionare (des. 124, A, B).

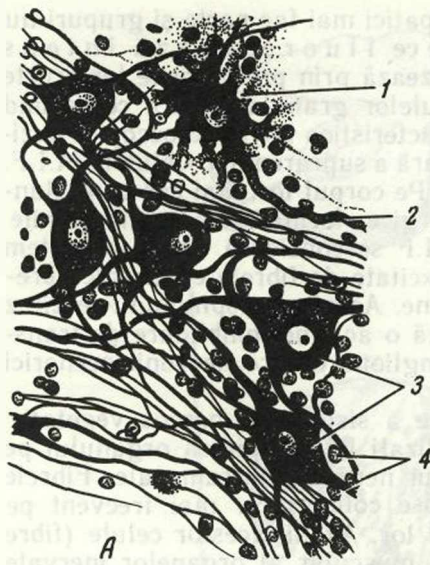
Din componența ganglionilor simpatici mai fac parte și grupuri nu mari de celule mici, ce conțin granule ce **fluorescează intens** (celule M.I.F.). Acestea se caracterizează prin prelungirile lor scurte și abundență în citoplasmă a veziculelor granulare, care corespund după intensitatea fluorescenței și caracteristica ultramicroscopică veziculelor celulelor din substanța medulară a suprarenalei. Celulele-M.I.F. sînt înconjurată de o capsulă glială. Pe corpul lor, mai rar pe prelungirile lor, se observă sinapse colinergice, formate de terminațiunile fibrelor preganglionare. Celulele-M.I.F. se consideră drept un sistem de inhibiție intraganglionar. Fiind excitate de fibrele colinergice preganglionare, ele elimină amine biogene. Acestea, răspinzindu-se difuz sau prin vasele ganglionului, exercită o acțiune inhibitoare de transmitere sinaptică de la fibrele preganglionare spre neuronii periferici ai ganglionului.

Ganglionii porțiunii parasimpatice a sistemului nervos vegetativ conțin al doilea neuron și sînt localizați în apropierea organului pe care îl inervează sau în plexurile lui nervoase intramurale. Fibrele preganglionare se termină cu sinapse colinergice, mai frecvent pe dendritele neuronilor decît pe corpul lor. Axonii acestor celule (fibre postganglionare) pătrund în țesutul muscular al organelor inervate sub formă de terminațiuni subțiri varicozitate și formează sinapse neuromusculare. Varicozitățile lor conțin vezicule sinaptice colinergice. Neuronii colinergici și prelungirile lor se evidențiază prin reacția pozitivă la acetilcolinesterază după metoda Kelle în diferite variante (des. 124, B).

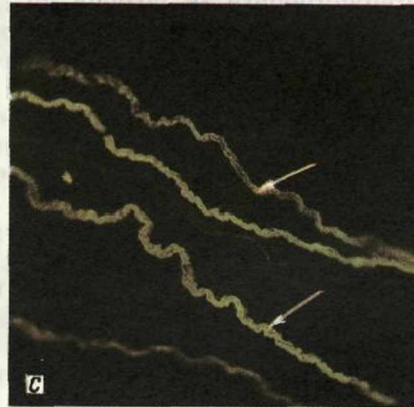
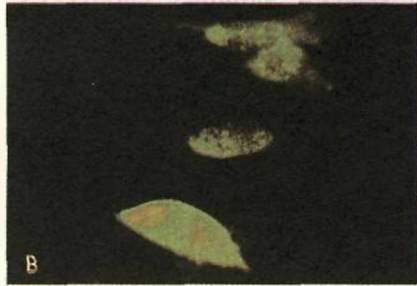
Plexurile intramurale. Numărul covârșitor de neuroni ai sistemului nervos vegetativ sînt concentrați în plexurile nervoase ale organelor inervate (tubul digestiv, inimă, vezica urinară ș. a.).

Ganglionii plexurilor intramurale, ca și alți ganglioni vegetativi, conțin în afară de neuroni eferenți celule senzitive și asociative ale arcurilor reflexe locale; în plexurile nervoase intramurale, din punct de vedere morfologic, se disting trei tipuri de celule: *neuroni eferenți cu axonii lungi* (celule de tipul I), care conțin multe dendrite scurte, ramificate și un axon lung, care depășește limitele ganglionului (des. 124, A); *neuroni aferenți* cu cîteva prelungiri egale (celule de tipul II). Conform criteriilor morfologice e imposibil a se determina axonul lor, deoarece toate prelungirile fără a se ramifica pleacă departe de corpul celulei. Pe cale experimentală a fost stabilit că axonii lor formează sinapse pe celulele de tipul I. C; celulele de tipul III (*asociative*) transmit prelungirile în ganglionii vecini, formînd sinapse pe dendritele neuronilor lor.

Sistemul intramural al tractului gastrointestinal (sistemul enteral) se deosebește prin particularități specifice. În peretele tubului digestiv sînt localizate trei plexuri nervoase: subseros, intermuscular și submucos, care conțin aglomerări de celule nervoase conectate între ele prin fascicule de fibre nervoase (des. 125). Plexul intermuscular este cel mai masiv plex nervos situat longitudinal și circular între straturile musculare. Ultramicroscopic și histochimic în plexul intermuscular s-au evidențiat neuroni colinergici, care excită activitatea motorică a

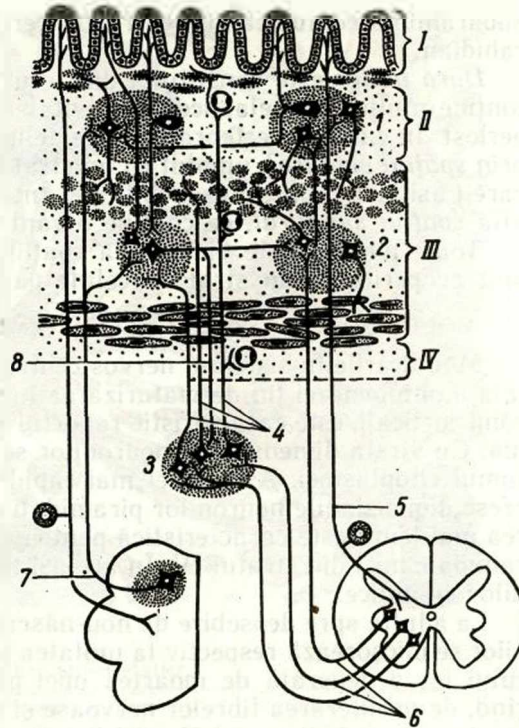


Des. 124. Neuroni și fibre nervoase din sistemul nervos vegetativ.
 A — neuroni ai ganglionului vegetativ: 1 — neuron cu axon lung; 2 — axon; 3 — neuroni cu prelungiri egale; 4 — nucleii gliocitelor.
 B — neuroni adrenergici; C — fibre nervoase (micropreparate de T. N. Radostina). Metoda Falk.



intestinului și neuroni adrenergici și neadrenergici (purinergici) de inhibiție. Din punct de vedere morfologic neuronii purinergici se caracterizează prin prezența de granule în pericarion și în prelungirile electronice dense, mari (80—120 nm). În componența ganglionilor intramurali vegetativi intră și neuroni peptidergici, care secretă o serie de hormoni (peptid vasointestinal, substanța P, somatostatina ș. a.). Se consideră că acești neuroni îndeplinesc funcții neuronale și endocrine și modulează activitatea funcțională a aparatelor endocrine din diferite organe.

În țesutul muscular al organului, fibrele postganglionare ale neuronilor plexurilor intramurale formează plexul terminal. Trunchiurile lor subțiri conțin câțiva axoni cu îngroșări varicozitare. Aceste îngroșări (cu diametrul de 0,5—2 μm) conțin vezicule sinaptice și mitocondrii. Sectoarele cuprinse între îngroșări (cu lățimea de 0,1—0,5 μm) sînt umplute cu neurotubuli și neurofilamente. Veziculele



Des. 125. Schema plexurilor nervoase intramurale din tubul digestiv (după A. D. Nozdraciov).

I — tunica mucoasă; 2 — lama submucoasă; 3 — tunica musculară; IV — tunica seroasă; 1 — plexul submucos; 2 — plexul miointestinal; 3 — ganglion simpatic; 4 — fibre postganglionare simpatic; 5 — fibre aferente (dendritele neuronilor ganglionului spinal); 6 — fibre preganglionare simpatic; 7 — fibre aferente ale nervului vag; 8 — fibre aferente ale căilor reflexe locale.

sinaptice ale sinapselor colinergice neuromusculare sînt mici (30—60 nm) și lucide, iar cele adrenergice — mici (50—60 nm) și granulare.

MEMBRANELE ENCEFALULUI ȘI MADUVEI SPINĂRII

Encefalul și măduva spinării sînt acoperite de trei membrane: *pia mater*, care aderă intim la țesuturile creierului, *arahnoida* și *dura mater*, care se mărginește cu țesutul osos al craniului și coloanei vertebrale.

Pia mater aderă intim la țesutul creierului, fiind delimitată printr-o membrană glială marginală. În țesutul conjunctiv fibros lax al acestei membrane se află un număr mare de vase sanguine, care asigură nutriția creierului, numeroase fibre nervoase, terminațiuni nervoase și celule nervoase solitare

Arahnoida este reprezentată printr-un strat subțire de țesut conjunctiv fibros lax. Între ea și *pia mater* se află o rețea de trabecule, constituite din fascicule subțiri de fibre colagene și din fibre elastice fine. Această rețea unește membranele între ele. Între *pia mater*, care repetă relieful țesutului creierului, și *arahnoida*, care trece pe proeminențe fără a intra în șanțuri, se află spațiul *subarahnoid* penetrat de fibre colagene și elastice fine, ce leagă membranele între ele. Spațiul

subarahnoid comunică cu ventriculii cerebrali și conține lichid cefalorahidian.

Dura mater este constituită din țesut conjunctiv fibros dens, care conține multe fibre elastice. În cavitatea craniului ea este sudată de periost. În canalul vertebral ea este delimitată de periostul vertebrelor prin *spațiul epidural*, umplut cu un strat de țesut conjunctiv fibros lax, care-i asigură o oarecare mobilitate. Între *dura mater* și arahnoidă se află *spațiul subdural*, ce conține o cantitate mică de lichid.

Toate membranele din partea spațiilor subdural și subarahnoidal sînt acoperite de un strat de celule pavimentoase, de natură glială.

MODIFICĂRILE DE VÂRSTĂ ALE SISTEMULUI NERVOS

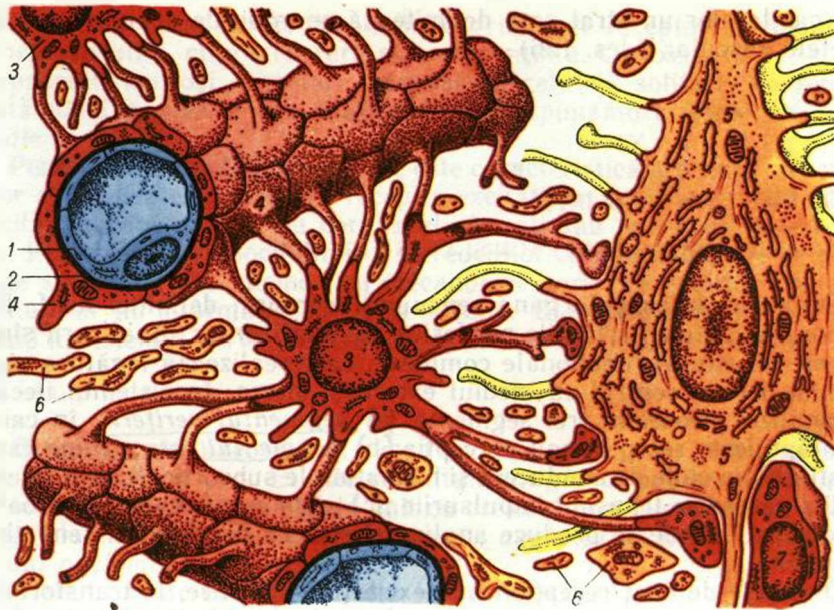
Modificările în sistemul nervos central în perioada precoce postnatală a ontogenezei țin de maturizarea lui. La nou-născuți, pentru neuronii corticali, este caracteristic raportul înalt dintre nucleu și citoplasmă. Cu vîrsta dimensiunile neuronilor se măresc, pentru că crește volumul citoplasmei. Astfel, cel mai rapid (în primele 3 luni de viață) cresc dimensiunile neuronilor piramidali ai straturilor II și IV. Creșterea mai lentă este caracteristică pentru celulele-granule și celulele piramidale mici din stratul IV. În același timp crește și numărul joncțiunilor sinaptice.

La adulți, spre deosebire de nou-născuți, în scoarță numărul neuronilor se micșorează respectiv la unitatea de suprafață. Scăderea numărului lor e generată de moartea unei părți de neuroni și, în primul rînd, de proliferarea fibrelor nervoase și neurogliei, fapt ce conduce la creșterea grosimii scoarței, măririi mecanice a spațiilor dintre neuroni. În neuronii circumvoluției frontale mediale, la nou-născuți lipsește substanța bazofilă. Cantitatea acestei substanțe crește la copiii de 3—6 luni, iar la vîrsta de doi ani atinge nivelul normal pentru maturi. Formarea tecilor mielinice în jurul axonilor în unele regiuni din scoarță (circumvoluțiile frontale medială și inferioară, temporale medială și inferioară ș. a.) are loc după naștere.

Modificările sistemului nervos central în senilitate depind, în primul rînd, de modificările sclerotice ale vaselor creierului. *Pia mater* și arahnoida la bătrîni se îngroașă. În componența lor pot apărea sedimente calcaroase. Are loc atrofierea scoarței emisferelor mari, în primul rînd a lobului frontal și parietal. Scade numărul neuronilor la unitatea de suprafață a scoarței, fapt ce ține direct de moartea celulelor. Neuronii se micșorează în dimensiuni, pierd parțial substanța bazofilă, nucleii lor devin mai compacți, iar contururile — neregulate. Piramidele stratului V din zona motorie a scoarței și celulele piriforme cerebrale suferă schimbări mai timpurii decît altele. În neuronii diferitelor regiuni ale sistemului nervos se acumulează granule de lipofuscină.

VASCULARIZAȚIA SISTEMULUI NERVOS CENTRAL. BARIERA HEMATONEURONALA

Vascularizația măduvei spinării se realizează prin arterele radiculare anterioare și posterioare, care pătrund în organ odată cu rădă-



Des. 126. Schema structurii barierei hematoencefalice.

1 — endoteliul hemocapilarului; 2 — membrană bazală; 3 — corpul astrocitului; 4 — terminațiuni lamelare ale prelungirilor astrocitelor; 5 — neuron; 6 — prelungiri ale neuronilor; 7 — oligodendroglucit.

cinile anterioare și posterioare, formînd în pia mater o rețea arterială. Aici se formează arterele longitudinale, dintre care cea principală este artera spinală anterioară, care pătrunde în fisura mediană anterioară.

În substanța cenușie rețeaua capilară este mai densă decît în cea albă. Venele măduvei spinării nu însoțesc arterele. Venele mici, care pătrund de la periferia măduvei spinării și din fisura mediană anterioară formează plexuri în pia mater. Aceste plexuri sînt mai dense pe suprafața dorsală a măduvei spinării, de unde singele trece în venele ce însoțesc rădăcinile ventrale și dorsale.

Vascularizația arterială a creierului se efectuează pe contul arterelor carotide interne și vertebrale, care confluează la baza creierului în artera bazilară. Ramurile lor pătrund în pia mater, și apoi în interiorul creierului sub formă de ramificații mai mici. Rețeaua capilară în substanța cenușie din creier este mai densă decît în cea albă. Capilarele creierului au o căptușeală endotelială continuă și membrană bazală bine dezvoltată. La nivelul lor are loc metabolismul selectiv al substanțelor dintre sînge și țesutul nervos, la care participă așa-numita *barieră hematoencefalică*. Metabolismul selectiv al substanțelor dintre sînge și țesut este condiționat, în afară de particularitățile morfologice specifice ale capilarelor (endoteliu continuu cu desmozomii puternic dezvoltați, membrană bazală densă), și de faptul că prelungirile gliocitelor, în primul rînd ale astrocitelor, formează pe supra-