

Vie sensitive

Fibre \Rightarrow fasci \Rightarrow lemnischi (spinale, mediale, laterale)

Unità sensitiva \Rightarrow fibra gangliare sensitiva centrifuga (cioè: prolungamento centrifugo del primo neurone gangliare) + suoi terminali (liberi o connessi a un recettore)

Sensibilità somatica generale esterocettiva

3 tipi:

- Tattile
- Termica
- Dolorifica

I segnali possono essere:

- Epicritici \Rightarrow ben discriminati
- Protopatici \Rightarrow grossolani

Vie sensitive epicritiche \Rightarrow unità sensitive piccole, rapporto numerico II/I neurone piccolo

Vie sensitive protopatiche \Rightarrow unità sensitive grandi, rapporto numerico II/I neurone grande

Esterocettori:

- Terminazioni libere \Rightarrow ubiquitarie; soglia molto alta; stimoli dolorifici
- Terminazioni libere in rapporto coi peli \Rightarrow derma; eccitate dalle deformazioni meccaniche dei peli; soglia bassa; stimoli tattili
- Corpuscoli di Merkel \Rightarrow cellule modificate dello strato basale dell'epidermide; soglia molto bassa; stimoli tattili
- Corpuscoli di Meissner \Rightarrow derma; soglia alta; stimoli tattili
- Corpuscoli di Ruffini e di Krause \Rightarrow derma; stimoli termici, stimoli tattili di una certa intensità
- Corpuscoli di Pacini \Rightarrow sottocutaneo; recettori a rapido adattamento; stimoli tattili

Vie sensitive esterocettive:

- ◆ **Vie midollari** \Rightarrow inoltrano segnali raccolti dai nervi spinali e originati da stimoli che agiscono su tutti i territori corporei, tranne quelli della faccia:
 - *Via spino-talamica laterale* \Rightarrow segnali termici e dolorifici (protopatici)
 - *Via spino-talamica anteriore* \Rightarrow segnali tattili (protopatici)
 - *Via dei cordoni posteriori* \Rightarrow segnali tattili (epicritici), segnali propriocettivi destinati a divenire coscienti (sensibilità chinestetica)
 - *Via spino-cervico-talamica* \Rightarrow segnali tattili, segnali propriocettivi destinati a divenire coscienti (sensibilità chinestetica)
- ◆ **Vie truncali** \Rightarrow inoltrano segnali raccolti dai rami del nervo trigemino (V) a livello della faccia:
 - *Via trigemino-talamica ventrale* \Rightarrow segnali tattili, termici, dolorifici (protopatici), segnali propriocettivi destinati a divenire coscienti (sensibilità chinestetica)
 - *Via trigemino-talamica dorsale* \Rightarrow segnali tattili (e forse termici) (epicritici)

Via spino-talamica laterale

Neurone sensitivo primario \Rightarrow pseudounipolare, in un ganglio spinale.

Il prolungamento centrifugo, tramite un nervo spinale, raggiunge la periferia e termina libero (sensibilità dolorifica) o si mette in rapporto coi corpuscoli di Ruffini e di Krause (sensibilità termica).

Il prolungamento centripeto si colloca nella divisione laterale della radice posteriore e si biforca (nel tratto di Lissauer) in un ramo ascendente e in un ramo discendente, che salgono/scendono per 5-6 mielomeri, nel corno posteriore, prendendo rapporto coi neuroni sensitivi secondari (a livello del nucleo proprio).

Neurone sensitivo secondario ⇒ nel nucleo proprio del corno posteriore.

Il prolungamento centripeto decussa nella commissura bianca anteriore nel funicolo laterale controlaterale. Piega ad L e ascende, entrando nella costituzione del *fascio spino-talamico laterale*. Il fascio penetra nel tronco, dove si colloca lateralmente e dorsalmente al lemnisco mediale; attraversa bulbo, ponte, mesencefalo e termina nel *nucleo ventrale posteriore del talamo* (divisione laterale), sede del terzo neurone della via.

A livello del mesencefalo, qualche fibra abbandona il fascio spino-talamico laterale e raggiunge i tubercoli quadrigemelli superiori, costituendo il *fascio spino-tettale*.

Neurone sensitivo terziario ⇒ nel nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione laterale).

Il prolungamento centripeto raggiunge le aree sensitive della corteccia cerebrale.

Somatotopia ⇒ a livello del midollo spinale, le fibre che originano dai mielomeri sacrali sono poste dorsalmente, mentre quelle che originano dai mielomeri via via più rostrali si dispongono sempre più ventralmente. A livello del tronco, le fibre ruotano di 90°, cosicché quelle provenienti dai mielomeri sacrali (più caudali) sono poste lateralmente, mentre quelle provenienti dai mielomeri cervicali (più rostrali) medialmente. Mantenendo questa disposizione, le fibre del secondo neurone raggiungono il nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione laterale).

Via spino-talamica anteriore

Neurone sensitivo primario ⇒ pseudounipolare, in un ganglio spinale.

Il prolungamento centrifugo prende rapporto con recettori tattili (soprattutto corpuscoli di Merkel e di Meissner).

Il prolungamento centripeto si colloca nella divisione mediale della radice posteriore e si biforca (nel tratto di Lissauer), entrando in rapporto con i neuroni sensitivi secondari a livello del nucleo proprio del corno posteriore di 10-12 mielomeri.

Neurone sensitivo secondario ⇒ nel nucleo proprio del corno posteriore.

Il prolungamento centripeto decussa nella commissura bianca anteriore e si colloca nel funicolo anteriore controlaterale. Piega ad L e concorre alla formazione del *fascio spino-talamico anteriore*, che nel tronco è applicato ventralmente a quello spino-talamico laterale (i due fasci spino-talamici formano il *lemnisco spinale*). Il fascio raggiunge il *nucleo ventrale posteriore del talamo* (divisione laterale), sede del terzo neurone della via.

Neurone sensitivo terziario ⇒ nel nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione laterale).

Il prolungamento centripeto raggiunge le aree sensitive della corteccia cerebrale.

Somatotopia ⇒ è uguale a livello del midollo spinale e del tronco. Le fibre che originano dai mielomeri più caudali sono poste lateralmente, quelle che derivano dai mielomeri più rostrali medialmente.

Via dei cordoni posteriori

Neurone sensitivo primario ⇒ pseudounipolare, in un ganglio spinale.

Il prolungamento centrifugo prende rapporto con recettori tattili (soprattutto corpuscoli di Pacini e di Merkel), contenuti in un'area cutanea di modeste dimensioni.

Il prolungamento centripeto si colloca nella divisione mediale della radice posteriore omolaterale, piega a L e si fa ascendente, entrando nella costituzione dei *fascicoli gracile* e *cuneato*. Il fascicolo gracile è formato dai prolungamenti centripeti delle cellule gangliari dei nervi spinali inferiori (Co-T5); il fascicolo cuneato da quelli delle cellule gangliari dei nervi spinali superiori (T4-C2). I due fasci percorrono il midollo spinale e terminano nei *nuclei gracile* e *cuneato*, situati nella porzione caudale del bulbo, sede del secondo neurone della via.

Dai nuclei gracile e cuneato originano fibre che, decorrendo ad arco in direzione ventro-mediale, incrociano la linea mediana (*fibre arciformi interne*), quindi piegano a L ed entrano nella costituzione del *lemnisco mediale*, che percorre assialmente il tronco, medialmente al lemnisco spinale.

Neurone sensitivo secondario ⇒ nei nuclei gracile e cuneato.

Il prolungamento centripeto decorre nel lemnisco mediale, raggiunge il *nucleo ventrale posteriore del talamo* (divisione laterale), sede del terzo neurone della via.

Neurone sensitivo terziario ⇒ nel nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione laterale).

Il prolungamento centripeto raggiunge le aree sensitive della corteccia cerebrale.

Somatotopia ⇒ a livello dei fascicoli gracile e cuneato, le fibre che originano dai gangli spinali più caudali sono poste medialmente e quelle che derivano dai gangli spinali via via più rostrali sempre più lateralmente. Esse raggiungono i nuclei gracile e cuneato mantenendo questa disposizione. A livello della decussazione (*fibre arciformi interne*), le fibre subiscono una rotazione di 180°, cosicché nell'ambito del lemnisco mediale le fibre originate più caudalmente sono situate lateralmente, quelle originate più rostralmente sono situate medialmente. Mantenendo questa disposizione, le fibre raggiungono il nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione laterale).

Via spino-cervico-talamica

Neurone sensitivo primario ⇒ pseudounipolare, in un ganglio spinale.

Il prolungamento centrifugo si comporta come quello dei neuroni omologhi della via dei cordoni posteriori.

Il prolungamento centripeto si colloca nella divisione mediale della radice posteriore e penetra nel fascicolo gracile o nel fascicolo cuneato (a seconda del livello di entrata), piegando a L e raggiungendo il *nucleo cervicale laterale*, sede del secondo neurone della via.

Neurone sensitivo secondario ⇒ nel nucleo cervicale laterale.

Il prolungamento centripeto decussa nella commissura bianca anteriore dei primi mielomeri cervicali o nella porzione più caudale del bulbo, si incorpora nel lemnisco mediale. Raggiunge poi il *nucleo ventrale posteriore del talamo* (divisione laterale), sede del terzo neurone della via.

Neurone sensitivo terziario ⇒ nel nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione laterale).

Il prolungamento centripeto raggiunge le aree sensitive della corteccia cerebrale.

Somatotopia ⇒ sconosciuta.

Via trigemino-talamica ventrale

Neurone sensitivo primario ⇒ pseudounipolare, nel ganglio semilunare di Gasser.

Il prolungamento centrifugo entra in rapporto con i vari tipi di esterocettori (sensibilità tattile e termica) o si sfocchia liberamente (terminazioni libere) (sensibilità dolorifica).

Il prolungamento centripeto entra nella costituzione della radix major e, penetrato nel ponte, piega a L, scende lateralmente al nucleo spinale del trigemino; l'insieme di prolungamenti centripeti forma il *tratto spinale del trigemino*. Il tratto spinale penetra nel *nucleo spinale del trigemino*, sede del secondo neurone della via.

Neurone sensitivo secondario ⇒ nel nucleo spinale del trigemino.

Il prolungamento centripeto incrocia la linea mediana, a livello dei primi tre mielomeri cervicali e del bulbo, e in corrispondenza del ponte si riunisce a suoi omologhi in un fascio, il *tratto secondario ascendente ventrale del trigemino*, che forma la porzione ventromediale del lemnisco mediale. Il tratto percorre il ponte e il mesencefalo e termina nel *nucleo ventrale posteriore del talamo* (divisione mediale), sede del terzo neurone della via.

Neurone sensitivo terziario ⇒ nel nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione mediale).

Il prolungamento centripeto raggiunge le aree sensitive della corteccia cerebrale.

Somatotopia ⇒ le fibre sensitive secondarie che originano dalle porzioni caudali del nucleo spinale del trigemino (e che inoltrano segnali raccolti dagli anelli periferici della faccia), si collocano lateralmente nel tratto secondario ascendente ventrale, mentre quelle che originano dalle porzioni rostrali (e che inoltrano segnali raccolti dagli anelli periorali della faccia) sono poste medialmente. Mantenendo questa disposizione, le fibre raggiungono il nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione mediale).

Via trigemino-talamica dorsale

Neurone sensitivo primario ⇒ pseudounipolare, nel ganglio semilunare di Gasser.

Il prolungamento centrifugo entra in rapporto con recettori tattili (e forse termici).

Il prolungamento centripeto entra nella costituzione della radix major, penetra nel ponte, raggiunge il *nucleo sensitivo principale del trigemino*, sede del secondo neurone della via.

Neurone sensitivo secondario ⇒ nel nucleo sensitivo principale del trigemino.

Il prolungamento centripeto talvolta decussa, talaltra (meno frequentemente) rimane omolaterale, piega a L, sale, formando il *tratto secondario ascendente dorsale del trigemino*, che costituisce la porzione dorsomediale del lemnisco mediale e che raggiunge il *nucleo ventrale posteriore del talamo* (divisione mediale), sede del terzo neurone della via.

Neurone sensitivo terziario ⇒ nel nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione mediale).

Il prolungamento centripeto raggiunge le aree sensitive della corteccia cerebrale.

Somatotopia ⇒ sconosciuta.

Nucleo ventrale posteriore del talamo e aree corticali somestetiche

Tutte le vie sensitive esteroceettive ascendenti raggiungono il nucleo ventrale posteriore del talamo con la medesima somatotopia.

I segnali provenienti dal corpo raggiungono la divisione laterale del nucleo; quelli provenienti dalla faccia la divisione mediale.

Dal nucleo ventrale posteriore del talamo, sede del terzo neurone delle vie, partono *fibre talamo-corticali*, che entrano nella costituzione del peduncolo talamico superiore. Queste fibre raggiungono le aree somestetiche primaria e secondaria della corteccia cerebrale, percorrendo il braccio posteriore della capsula interna.

L'*area somestetica primaria* (area 3-1-2) è situata nella circonvoluzione postcentrale del lobo parietale e si estende sulla superficie mediale dell'emisfero; è separata dall'area motrice primaria dalla scissura centrale di Rolando.

L'*area somestetica secondaria* è situata nelle regioni opercolari dei lobi frontale e parietale.

Le fibre talamo-corticali dirette all'area somestetica primaria ruotano di 90° nell'ambito del peduncolo talamico, cosicché quelle originate dalla divisione laterale del nucleo ventrale posteriore del talamo terminano nella porzione superiore (e nel lobulo paracentrale dell'area 3-1-2) e quelle che derivano dalle porzioni via via più mediali del nucleo stesso raggiungono regioni sempre più inferiori dell'area somestetica primaria.

La somatotopia dell'area somestetica secondaria è sconosciuta.

Le aree 5 e 7, situate nella circonvoluzione parietale superiore, sono aree associative, cioè aree deputate a interpretare segnali inoltrati alle aree somestetiche. In queste aree vengono peraltro integrati anche segnali tattili, pressori e propriocettivi, evocati dal contatto con un oggetto, in modo da consentire all'individuo di apprezzarne la forma e le altre caratteristiche fisiche, anche senza l'ausilio della vista (stereognosi). Tali segnali permettono all'individuo anche di elaborare un'immagine cosciente del proprio corpo nello spazio (cioè di conoscere in ogni momento, anche senza l'ausilio della vista, la posizione nello spazio dei propri segmenti corporei). I segnali che, dopo un'opportuna integrazione corticale, consentono queste funzioni gnosiche vengono definiti col termine di *sensibilità chinestetica*.

Sensibilità somatica generale propriocettiva

Propriocettori ⇒ sono contenuti nei muscoli e nelle articolazioni e segnalano le variazioni statico-dinamiche dell'apparato locomotore. Essi sono:

- Fusi neuro-muscolari
- Organi muscolo-tendinei di Golgi
- Corpuscoli di Pacini
- Corpuscoli di Ruffini

Fusi neuro-muscolari

Hanno una forma affusolata; sono compresi tra le fibre muscolari scheletriche, orientati parallelamente alle stesse, attaccati con le due estremità all'endomisio. Lo stimolo efficace è uno stiramento lungo il loro asse maggiore \Rightarrow si eccitano quando il muscolo in cui sono contenuti si allunga.

Ogni fuso ha una capsula connettivale, che circonda 5-12 fibre muscolari striate specializzate, dette *fibre muscolari intrafusali*, innervate da fibre sia afferenti, che efferenti. La capsula è composta da due foglietti, tra i quali scorre linfa.

Si distinguono due tipi di fibre muscolari intrafusali: sottili e spesse.

Le fibre più sottili sono più corte e risultano completamente contenute nella capsula connettivale; quelle più spesse sono più lunghe e hanno le estremità che fuoriescono dalla capsula e vanno a inserirsi all'endomisio delle fibre muscolari extrafusali.

Le fibre più spesse presentano in sede equatoriale un rigonfiamento che contiene i nuclei e sono dette *fibre con sacco nucleare*. Quelle più sottili contengono nella porzione centrale una singola fila di nuclei e sono dette *fibre con catena nucleare*.

Innervazione afferente \Rightarrow i terminali dei prolungamenti centrifughi dei neuroni sensitivi gangliari sono associati con le fibre muscolari intrafusali e vengono stimolati dalla deformazione meccanica delle fibre intrafusali stesse durante l'allungamento del muscolo.

I fusi posseggono due tipi di innervazione afferente: primaria e secondaria. I prolungamenti centrifughi dei *neuroni afferenti primari* terminano come *fibre anulospirali* intorno alla regione equatoriale nucleata sia delle fibre con sacco nucleare che di quelle con catena nucleare. I prolungamenti centrifughi dei *neuroni afferenti secondari* terminano come *fibre a fiorame* nella regione iuxta-equatoriale delle fibre con catena nucleare.

I terminali anulospirali hanno una soglia molto più bassa di quelli a fiorame.

I neuroni afferenti primari danno sia una risposta fasica, che una risposta tonica; i neuroni afferenti secondari solo una risposta tonica. Le regioni equatoriali dei due tipi di fibre muscolari intrafusali rispondono in modo diverso allo stiramento del fuso: quelle con sacco nucleare rispondono principalmente alle variazioni rapide di lunghezza del muscolo (fase fasica dell'allungamento), mentre quelle con catena nucleare principalmente all'allungamento costante e mantenuto del muscolo (fase tonica dell'allungamento).

Innervazione efferente \Rightarrow le fibre muscolari intrafusali sono innervate da *motoneuroni g*, i cui terminali assonici prendono rapporto con le estremità polari contrattili delle fibre muscolari intrafusali stesse. Ogni fuso riceve 10-15 fibre efferenti. L'impulso originato dai motoneuroni γ induce la contrazione delle porzioni polari contrattili delle fibre muscolari intrafusali.

Esistono due tipi di motoneuroni γ : fascici e tonici. I *motoneuroni g fascici* terminano con piccole placche motrici a livello delle porzioni polari contrattili delle fibre con sacco nucleare. I *motoneuroni g tonici* terminano con fibre rampicanti a livello delle porzioni contrattili delle fibre con catena nucleare.

I fusi neuro-muscolari ricevono anche collaterali delle fibre dei motoneuroni α , dette fibre β . Esse terminerebbero con placche motrici a livello delle estremità extracapsulari delle fibre muscolari intrafusali con sacco nucleare. La funzione dell'innervazione β è oscura.

Organi muscolo-tendinei di Golgi

Sono localizzati in prossimità dei punti di giunzione tra tendini e muscoli. Sono formati da fascetti di fibre collagene circondati da una sottile capsula connettivale. La capsula è costituita da numerosi avvolgimenti formati da lembi citoplasmatici di fibroblasti ed è rivestita da uno strato di fibre collagene. Un prolungamento centrifugo di un neurone sensitivo gangliare attraversa la capsula e si ramifica tra i fascetti tendinei intracapsulari.

Gli organi muscolo-tendinei sono eccitati solo da fortissimi stiramenti passivi del muscolo, avendo una soglia molto più elevata di quella dei fusi neuromuscolari. Essi sono invece molto sensibili allo stiramento dei tendini prodotto dalla contrazione del muscolo in cui sono contenuti.

Perciò la contrazione muscolare esercita effetti opposti sui fusi neuro-muscolari e sugli organi muscolo-tendinei: diminuisce la scarica dei fusi ed eccita gli organi muscolo-tendinei, la cui frequenza di scarica è direttamente proporzionale all'entità della contrazione muscolare.

Corpuscoli di Pacini ⇒ nelle capsule articolari. Si comportano come recettori a rapido adattamento; sono eccitati dai movimenti articolari e la loro frequenza di scarica è direttamente proporzionale alla velocità di movimento.

Corpuscoli di Ruffini ⇒ nelle capsule articolari. Sono eccitati dalle pressioni statiche esercitate sulle capsule stesse. Scaricano con una frequenza direttamente proporzionale all'ampiezza dell'angolo dell'articolazione.

Vie sensitive propriocettive

Sono tutte destinate alla corteccia cerebellare e inoltrano non solo segnali propriocettivi, ma anche segnali tattili protopatici. Si dividono in:

◆ **Vie midollari:**

- *Via spino-cerebellare dorsale*
- *Via cuneo-cerebellare*
- *Via spino-cerebellare ventrale*
- *Via spino-olivo-cerebellare*
- *Via spino-reticolo-cerebellare*

◆ **Vie truncali:**

- *Via trigemino-cerebellare*

Via spino-cerebellare dorsale

Proietta alla corteccia paleocerebellare omolaterale afferenze propriocettive e tattili provenienti dal tronco e dagli arti inferiori.

Il *primo neurone* è contenuto nei gangli sensitivi annessi ai nervi spinali toracici, lombari e sacrali. Il neurone gangliare è una cellula pseudounipolare, il cui prolungamento centrifugo entra in rapporto con i propriocettori e con recettori tattili (soprattutto corpuscoli di Meissner). I prolungamenti centripeti penetrano nel midollo spinale con la divisione mediale delle radici posteriori. Le fibre centripete contenute nelle radici posteriori T1-L2/3 entrano nel corno posteriore e fanno sinapsi con i neuroni sensitivi secondari, contenuti nel *nucleo di Clarke* (situato nei mielomeri C8-L2/3). Le fibre centripete contenute nelle radici posteriori L3/4-S5 penetrano, invece, nel funicolo posteriore, piegano a L e salgono nel fascicolo gracile; quando hanno raggiunto i primi mielomeri lombari, si dirigono avanti e lateralmente e raggiungono i segmenti caudali del nucleo di Clarke, sede del secondo neurone della via.

Il *secondo neurone* ha prolungamenti centripeti che dal nucleo di Clarke si portano lateralmente nel funicolo laterale omolaterale, piegano a L e salgono, formando il *fascio spino-cerebellare dorsale*. Le fibre del fascio possiedono una precisa somatotopia: le fibre che inoltrano i segnali provenienti dai territori sacrali sono situate dorsalmente, mentre quelle che inoltrano i segnali originati da territori toracici ventralmente. Il fascio esce dal midollo spinale e raggiunge la *corteccia paleocerebellare*, tramite il peduncolo cerebellare inferiore.

Via cuneo-cerebellare

Proietta alla corteccia paleocerebellare omolaterale afferenze propriocettive e tattili originate dagli arti superiori e dal collo.

Il *primo neurone* è contenuto nei gangli spinali annessi alle radici posteriori C2-C8 ed è simile a quello della via spino-cerebellare dorsale. I prolungamenti centripeti penetrano nel midollo spinale con la divisione mediale della radice posteriore e si collocano nel funicolo posteriore omolaterale, dove piegano a L e salgono nel fascicolo cuneato, seguendo il quale raggiungono il *nucleo cuneato laterale* (lateralmente al nucleo cuneato), sede del secondo neurone della via.

Il *secondo neurone* ha prolungamenti centripeti che formano *fibre cuneo-cerebellari*, che decorrono con andamento arcuato in prossimità della superficie dorsale del bulbo e, attraverso il peduncolo cerebellare inferiore, raggiungono la *corteccia paleocerebellare*.

Via spino-cerebellare ventrale

Proietta alla corteccia paleocerebellare segnali propriocettivi e tattili originati da tutti i territori corporei, tranne quelli innervati dal trigemino (cioè la faccia).

Il *primo neurone* è contenuto nei gangli sensitivi di tutti i nervi spinali ed è una cellula pseudounipolare, il cui prolungamento centrifugo entra in rapporto esclusivamente con gli organi muscolo-tendinei di Golgi e con recettori tattili (soprattutto corpuscoli di Meissner). I prolungamenti centripeti penetrano nel midollo spinale con la divisione mediale della radice posteriore e raggiungono il corno posteriore, dove prendono rapporto con le *border cells*.

Il *secondo neurone* della via sono le *border cells*. I prolungamenti centripeti in parte decussano nella commissura bianca anteriore, in parte rimangono omolaterali e si collocano nel funicolo laterale, ventralmente al fascio spino-cerebellare dorsale. Qui piegano a L e salgono, costituendo il *fascio spino-cerebellare ventrale*. La somatotopia delle fibre di questo fascio è la stessa di quella descritta per il fascio spino-cerebellare dorsale. Il fascio prosegue oltre il midollo spinale e sale nel bulbo e nel ponte, presso al cui limite rostrale piega dorsalmente e penetra nel peduncolo cerebellare superiore, raggiungendo la *corteccia paleocerebellare*. Le fibre che si erano incrociate nel midollo spinale, decussano nuovamente nel cervelletto, rispettando la regola dell'omolateralità delle proiezioni alla corteccia cerebellare.

Via spino-olivo-cerebellare

Inoltre al nucleo olivare inferiore (e, tramite questo, al cervelletto) segnali propriocettivi e tattili provenienti dall'arto superiore e dal collo.

Il *primo neurone* è una cellula pseudounipolare contenuta nei gangli spinali delle radici posteriori C2-C8. I prolungamenti centrifughi entrano in rapporto coi propriocettori e gli esterocettori tattili. I prolungamenti centripeti penetrano nel midollo spinale con la divisione mediale della radice posteriore ed entrano in sinapsi con le *border cells*.

Il *secondo neurone* della via sono le *border cells*. I prolungamenti centripeti decussano nella commissura bianca anteriore e si portano nel funicolo laterale controlaterale, ventralmente al fascio spino-cerebellare ventrale. Piegano a L e salgono, formando il *fascio spino-olivare*. Esso sale nel bulbo e raggiunge il *complesso olivare inferiore* (soprattutto i nuclei olivari accessori). Da questi nuclei partono *fibre olivo-cerebellari*, che decussano e raggiungono la corteccia cerebellare controlaterale, tramite il peduncolo cerebellare inferiore. La via presenta una doppia decussazione e, pertanto, i segnali vengono proiettati al cervelletto omolateralmente.

Le fibre olivo-cerebellari terminano su *tutta la corteccia cerebellare*, non solo su quella paleocerebellare.

Via spino-reticolo-cerebellare

Inoltre segnali propriocettivi ed esterocettivi protopatici alla corteccia paleocerebellare omo- e contro-laterale.

Il *primo neurone* è una cellula pseudounipolare, il cui prolungamento centripeto entra in rapporto con le *border cells*, *secondi neuroni* della via. I prolungamenti centripeti dei secondi neuroni (*fibre spino-reticolari*) si collocano omo- e contro-lateralmente in prossimità del fascio spino-cerebellare

ventrale e spino-olivare. Esse terminano in rapporto con quella porzione della formazione reticolare truncata che possiede prevalenti collegamenti col cervelletto. Le *fibre reticolo-cerebellari* raggiungono la *corteccia paleocerebellare* .

Via trigemino-cerebellare

Inoltre alla corteccia paleocerebellare segnali propriocettivi e tattili protopatici raccolti dal territorio facciali.

I *primi neuroni* sono situati nel *nucleo mesencefalico del trigemino* , o (sparsi) tra le radicole e le fibre del III, IV e VI paio di nervi cranici, o nel *ganglio semilunare di Gasser* . I prolungamenti centripeti si incorporano nel *tratto spinale del trigemino* ed entrano in sinapsi con i *secondi neuroni* , contenuti nelle porzioni più rostrali del *nucleo spinale del trigemino* . Le *fibre trigemino-cerebellari* abbandonano il tratto secondario ascendente ventrale del trigemino e raggiungono la *corteccia paleocerebellare* omo- e contro-laterale, tramite il peduncolo cerebellare inferiore.

Corteccia paleocerebellare

Il cervelletto, da un punto di vista funzionale, può essere diviso in tre zone: *archicerebello* , *paleocerebello* e *neocerebello* . L'archicerebello (vestibolo-cerebello) è connesso preferenzialmente col complesso vestibolare; il neocerebello (ponto-cerebello) è connesso preferenzialmente con la corteccia cerebrale; il paleocerebello (spino-cerebello) è connesso preferenzialmente con le vie midollari.

La corteccia paleocerebellare corrisponde al lobo anteriore della suddivisione anatomica classica e alla porzione vermiana posteriore (piramide e uvula).

Sensibilità viscerale generale

Viscerocettori

Nella maggior parte dei casi si tratta di *terminali liberi* di fibre poco mielinizzate, che presentano una soglia alquanto elevata e che sono sensibili a particolari tipi di stimoli (anossia del parenchima, distensione o contrazione spastica, iperacidità gastrica, ecc.).

Seno carotico ⇒ dilatazione della parete dell'arteria carotide comune nel punto di biforcazione. A questo livello, la tonaca avventizia dell'arteria è riccamente innervata da terminali specializzati, pertinenti a fibre sensitive viscerali generali del nervo glosso-faringeo. I terminali sono stimolati dalla distensione della parete del seno, dovuta all'aumento della pressione sanguigna.

Glomo carotico ⇒ organulo specializzato, situato nella parete del seno carotico. È costituito da più tipi di cellule recettoriali specializzate (cellule glomiche), con cui entrano in contatto terminali di fibre sensitive viscerali generali del nervo glosso-faringeo, e da cellule di sostegno. Le cellule glomiche sono sensibili all'aumento di acidità del sangue, dovuto alla diminuzione della concentrazione di O₂ o all'aumento di quella della CO₂.

Vie sensitive viscerali generali

I *primi neuroni* sono cellule pseudounipolari contenute nei gangli spinali sensitivi (toracici e primi lombari) e nei gangli nodoso, petroso e genicolato, pertinenti ai nervi vago, glosso-faringeo e facciale.

I prolungamenti centrifughi si distribuiscono ai visceri addominali e intrapelvici, seguendo il decorso dei nervi splanchnici, e ai visceri toracici, decorrendo nei nervi cardiaci e polmonari.

I prolungamenti centripeti delle cellule gangliari spinali penetrano nella divisione laterale della radice posteriore e si biforcano nel tratto di Lissauer, emettendo collaterali che entrano in rapporto con i *neuroni sensitivi secondari* dei *nuclei di Takahashi* e *intermedio mediale* .

Le fibre dei neuroni sensitivi secondari, dopo essersi in parte incrociate nella commissura grigia, ascendono per pochi mielomeri, collocate nella porzione più profonda dei funicoli anteriore e laterale. Esse quindi rientrano nella sostanza grigia del midollo spinale e fanno sinapsi con altri neuroni sensitivi secondari viscerali, da cui originano altre fibre che si comportano allo stesso modo delle precedenti. Si viene quindi a costituire una via ascendente polisinaptica, che si continua con la via reticolare ascendente truncale.

I prolungamenti centripeti delle cellule gangliari viscerali generali dei nervi vago, glosso-faringeo e faciale penetrano nel bulbo e, biforcandosi in un ramo ascendente e uno discendente, si incorporano nel *tratto solitario*, entrando in sinapsi coi *neuroni sensitivi secondari* contenuti nel *nucleo solitario*. Le fibre dei neuroni sensitivi secondari entrano in sinapsi coi neuroni della formazione reticolare e convogliano anch'esse i segnali viscerali nella via reticolare ascendente.

La *via reticolare ascendente* inoltra lentamente i segnali viscerali al talamo aspecifico e all'ipotalamo.

Tra i nuclei e i sistemi ascendenti e discendenti del tronco cerebrale si trovano aree di sostanza grigia frammentate a fibre, cui è stato dato il nome di *formazione reticolare*. In alcune aree della formazione reticolare, i corpi dei neuroni sono particolarmente addensati: queste aree formano quindi i cosiddetti *nuclei della formazione reticolare*.

Si suddividono i nuclei reticolari in 3 gruppi: *nuclei laterali*, *nuclei centrali*, *nuclei del rafe*. I nuclei laterali sono le porzioni recettrici della formazione reticolare, quelli centrali e del rafe le porzioni effettrici.

La *via reticolare ascendente* è perciò situata nel core centrale della formazione reticolare e inoltra i segnali che riceve dai nuclei reticolari laterali, fino ai nuclei tegmentali mesencefalici. I segnali vengono poi inoltrati all'ipotalamo, mediante *fibre tegmento-ipotalamiche*, che decorrono nei peduncoli dei corpi mammillari, e ai nuclei aspecifici del talamo, tramite *fibre tegmento-talamiche* che percorrono il fascicolo tegmentale centrale.

I segnali viscerali hanno il compito di informare l'ipotalamo dello stato dei visceri e, tramite i nuclei aspecifici del talamo, di attivare l'intera corteccia cerebrale.

Dolore viscerale riferito

Spesso i segnali suscitati dalle lesioni dei visceri (es.: da anossia) si irradiano a un territorio cutaneo, che viene indicato dal paziente come sede di dolore. Ciò avviene perché i gangli cui appartengono le fibre sensitive che si distribuiscono a un determinato viscere, sono gli stessi in cui sono contenuti i neuroni che innervano il territorio cutaneo sede del dolore riferito.

Le principali sedi di dolore riferito sono:

- Dolore da anossia miocardica (angina pectoris) ⇒ regione superiore sx della parete anteriore del torace e superficie mediale del braccio sx (T1-T4)
- Dolore da edema epatico ⇒ regione cervicale dx (C2-C4)
- Dolore da calcolosi della cistifellea (colica epatica) ⇒ quadrante addominale superiore dx e regione sottoscapolare dx (T6-T8)
- Dolore da irritazione del diaframma ⇒ regione della spalla (C3-C5)
- Dolore esofageo ⇒ regione sternale (T4-T5)
- Dolore gastrico (ulcera gastrica) ⇒ regioni epigastrica e sottoscapolare sx (T7-T8)
- Dolore duodenale (ulcera duodenale) ⇒ regione sopraombelicale (T9-T10)
- Dolore da irritazione dell'appendice vermiforme (appendicite) ⇒ quadrante addominale inferiore dx (T10)
- Dolore da calcolosi renale e ureterale (colica renale) ⇒ regioni lombare e inguinale (fino a scroto o grande labbro) (T11-L2)
- Dolore da irritazione della vescica urinaria (cistite) ⇒ regioni pubica e soprapubica (T12-L2)

Ci sono 3 ipotesi (non incompatibili tra loro) che spiegano il dolore viscerale riferito:

1. Le fibre afferenti viscerali generali, penetrate nel nevrasso, emettono collaterali, che entrano in rapporto coi neuroni ortosimpatici pregangliari, innescando un arco riflesso sensitivo-motore viscerale, capace di provocare la vasocostrizione del territorio cutaneo corrispondente. La relativa anossia locale determina sofferenza cellulare e liberazione di cataboliti capaci di attivare i terminali delle fibre afferenti somatiche generali.
2. Il prolungamento centrifugo dei neuroni sensitivi viscerali generali si biforca in due lunghi rami, di cui uno si porta al viscere e l'altro al territorio cutaneo segmentariamente corrispondente; gli impulsi evocati dagli stimoli viscerali percorrono in via antidromica il ramo di biforcazione cutaneo e attivano i terminali delle fibre afferenti somatiche generali.
3. Le fibre afferenti viscerali generali, articolandosi con gli interneuroni della sostanza gelatinosa di Rolando, inibiscono il meccanismo di "controllo dell'ingresso"; tutti i segnali provenienti dall'area cutanea segmentariamente corrispondente possono perciò passare e sono interpretati come "dolore".

Sensibilità viscerale speciale (gustativa)

Recettori

Le afferenze gustative sono raccolte da:

- Terminali liberi ⇒ sparsi in tutta la mucosa della lingua, del cavo orale e dell'orofaringe.
- Calici gustativi ⇒ recettori specializzati contenuti specialmente nelle papille vallate della mucosa linguale. Sono strutture ovoidali contenute nell'epitelio della mucosa linguale. Sono connesse con la superficie mediante il *poro gustativo*. Sono costituiti da cellule recettrici che espongono microvilli al polo apicale (nel poro gustativo) e che sono in contatto con fibre sensitive viscerali speciali al polo basale.

Via gustativa

Veicola segnali gustativi all'*area gustativa della corteccia cerebrale controlaterale*.

Il *primo neurone* è una cellula pseudounipolare contenuta nei *gangli nodoso, petroso e genicolato* dei nervi cranici vago, glosso-faringeo e faciale. I prolungamenti centrifughi, seguendo i tre nervi cranici, raggiungono i recettori gustativi nel loro territorio di distribuzione (vago: mucosa dell'orofaringe; glosso-faringeo: 1/3 posteriore della lingua; faciale: 2/3 anteriori della lingua e restante mucosa del cavo orale). I prolungamenti centripeti dei neuroni gangliari viscerali speciali dei nervi suddetti penetrano nel bulbo (solco laterale posteriore e fossetta retro-olivare) ed entrano in sinapsi coi neuroni sensitivi secondari.

Il *secondo neurone* è situato nel *nucleo gustativo*, che occupa la porzione rostrale del nucleo solitario. Qualche fibra del primo neurone può anche entrare in sinapsi con neuroni sensitivi secondari contenuti nell'*area ovale* (prolungamento rostrale del nucleo solitario). Le fibre gustative originate dai due nuclei entrano in sinapsi con neuroni contenuti in un nucleo pontino, situato in prossimità del peduncolo cerebellare superiore, detto *area gustativa pontina* o *nucleo parabrachiale*. Le fibre originate dall'area gustativa pontina in parte decussano e in parte rimangono omolaterali e, piegando a L, si incorporano nel *tratto secondario ascendente dorsale del trigemino*. Le fibre gustative raggiungono quindi la porzione del tutto mediale del *nucleo ventrale posteriore del talamo*, sede del terzo neurone della via.

Il *terzo neurone* è situato nel nucleo ventrale posteriore del talamo (divisione mediale) e dà un prolungamento centripeto diretto all'*area gustativa della corteccia cerebrale*.

Sensibilità somatica speciale acustica

Apparato recettivo

È composto da un recettore specializzato, l'*organo di Corti*, e da un apparato che trasmette lo stimolo (onde sonore) al recettore stesso, formato dall'orecchio esterno, medio e interno.

Le onde sonore, raccolte dal padiglione auricolare e dal meato acustico esterno, mettono in vibrazione la *membrana timpanica*. Le vibrazioni vengono poi trasmesse dalla *catena ossiculare* alla *perilinfia* dell'orecchio interno, che entra in vibrazione a una pari frequenza.

I movimenti della catena ossiculare (e perciò la trasmissione dello stimolo sonoro) sono modulati dalla contrazione di due piccoli muscoli (stapedio e tensore del timpano: il primo diminuisce la tensione della membrana timpanica e la pressione della perilinfia, il secondo la aumenta).

Il recettore acustico (organo di Corti) è contenuto nella *chiocciola* dell'orecchio interno. Essa è una struttura conica, scavata nella piramide del temporale e la cui base prospetta verso il fondo del meato acustico interno.

Il canale cocleare è diviso da due membrane (*membrana basilare* e *membrana vestibolare di Reissner*) in tre porzioni: *rampa timpanica*, *rampa vestibolare* e *condotto cocleare*, compreso tra le due rampe. Nelle rampe vestibolare e timpanica è contenuta la perilinfia, nel condotto cocleare l'*endolinfia* e l'organo di Corti.

La rampa vestibolare comunica con l'orecchio medio tramite la *finestra ovale*, chiusa dalla base della staffa; la rampa timpanica comunica con l'orecchio medio tramite la *finestra rotonda*. Le due finestre comunicano tra loro in corrispondenza dell'apice della chiocciola, per mezzo di un foro (*elicotrema*).

Le vibrazioni, trasmesse alla perilinfia della rampa vestibolare dalla base della staffa, migrano verso l'apice della chiocciola e si trasmettono alla perilinfia della rampa timpanica.

Organo di Corti

È un recettore estremamente specializzato che poggia sulla membrana basilare. È costituito da cellule recettrici (*cellule acustiche capellute*) e da vari tipi di *cellule di sostegno*. Il polo apicale delle cellule acustiche capellute è provvisto di microvilli, che risultano inglobati in una membrana (*membrana tectoria*) che si stacca dalla superficie superiore della lamina spirale e sporge nel lume del condotto cocleare. Il polo basale delle cellule acustiche capellute è in rapporto con i terminali di fibre sensitive somatiche speciali.

L'organo di Corti è disposto a spirale lungo il condotto cocleare; è in grado di discriminare l'ampiezza, la frequenza e il timbro degli stimoli sonori.

Le variazioni di pressione della perilinfia si propagano lungo la rampa vestibolare e, tramite l'elicotrema, in senso inverso lungo la rampa timpanica. Mettono in vibrazione la membrana basilare e l'organo di Corti che poggia su di essa. Le cellule acustiche capellute, perciò, si allontanano e si avvicinano alla membrana tectoria. I movimenti delle cellule acustiche provocano la deformazione dei peluzzi acustici. Gli spostamenti e la deformazione meccanica dei peluzzi causano l'eccitazione delle cellule recettrici e l'attivazione dei terminali afferenti che con esse entrano in rapporto.

Ogni onda sonora determina un suo proprio modello di vibrazione della membrana basilare, che a sua volta determinerà l'eccitazione e l'inibizione selettiva di alcune cellule recettrici dell'organo di Corti e l'inoltro di un complesso modello spazio-temporale di treni di impulsi lungo le fibre del nervo cocleare (*teoria delle onde migranti*).

Via acustica

La via acustica inoltra le "immagini acustiche", codificate in un modello spazio-temporale di treni di impulsi nervosi, alle aree acustiche del lobo temporale della corteccia cerebrale.

Il *primo neurone* della via è una cellula bipolare oppositopolare contenuta nel *ganglio spirale*. I prolungamenti centrifughi entrano in rapporto con le cellule acustiche capellute dell'organo di Corti. I prolungamenti centripeti percorrono canalini scavati nel modiolo, che si aprono alla base della chiocciola, in corrispondenza del tractus spiralis foraminosus. Le fibre si riuniscono nel nervo

cocleare, che penetra, tra bulbo e ponte, nella fossetta retro-olivare. Penetrata nel tronco, ciascuna fibra acustica primaria si biforca: un ramo entra in rapporto col *nucleo cocleare dorsale*, l'altro col *nucleo cocleare ventrale*, sedi del secondo neurone della via.

Il *secondo neurone* è contenuto nei nuclei cocleari dorsale e ventrale.

Dal nucleo cocleare dorsale originano prolungamenti centripeti riuniti in un fascetto, la ***stria acustica dorsale***. Essa incrocia dorsalmente il peduncolo cerebellare inferiore, quindi, raggiunto il piano mediano, lo incrocia e piega ventralmente, fino a raggiungere le porzioni laterali del tegmento pontino; qui le fibre piegano a L e salgono, entrando nella costituzione del *lemnisco laterale*. Esso raggiunge il tubercolo quadrigemino inferiore del tetto del mesencefalo. Le fibre entrano in sinapsi coi neuroni del *nucleo del tubercolo quadrigemino inferiore*. Il tubercolo è connesso col *corpo genicolato mediale*, dal *braccio del collicolo inferiore*. Tramite il braccio, le fibre originate dai neuroni del tubercolo quadrigemino inferiore raggiungono i neuroni terziari del corpo genicolato mediale.

Dal nucleo cocleare ventrale originano prolungamenti centripeti riuniti in un fascetto, la ***stria acustica ventrale*** (o ***corpo trapezoide***). Essa decussa nella regione centrale del tegmento pontino e si incorpora nel lemnisco laterale, che sale verso il tubercolo quadrigemino inferiore. Durante il loro decorso, le fibre della stria acustica ventrale possono interrompersi in due gruppi nucleari (*nuclei del corpo trapezoide* e *nuclei olivari superiori* (o *pontini*)). La maggior parte delle fibre entra in sinapsi nei gruppi nucleari controlaterali. Da questi nuclei partono fibre che si incorporano nella stria acustica ventrale e raggiungono il lemnisco laterale. Le fibre della stria acustica ventrale possono anche interrompersi nel *nucleo del lemnisco laterale*, tra ponte e mesencefalo. Da questo nucleo partono fibre che per la maggior parte decussano e si incorporano nel lemnisco laterale controlaterale, formando la *decussazione dei lemnischi laterali*. Tutte le fibre acustiche secondarie della stria acustica ventrale si interrompono nel nucleo del tubercolo quadrigemino inferiore. I segnali acustici sono poi inoltrati dal tubercolo al corpo genicolato mediale.

I *terzi neuroni* sono collocati nel corpo genicolato mediale, da cui partono fibre acustiche terziarie che, decorrendo nella porzione sottolenticolare della capsula interna, raggiungono le aree corticali acustiche (*radiazioni acustiche*).

Le *aree acustiche*, distinte in *primaria* e *secondaria*, sono contenute nella faccia superiore della circonvoluzione temporale superiore (aree 41 e 42). In prossimità delle aree acustiche recettrici è situata l'*area acustica interpretativa* (area 22), la cui lesione provoca la cosiddetta "sordità psichica".

Nuclei acustici truncali

Escludendo i nuclei cocleari, sede del secondo neurone della via acustica, gli altri nuclei acustici truncali (nuclei del corpo trapezoide, olivari superiori e dei tubercoli quadrigemini inferiori) non funzionano solo da centri relay, ma anche da centri di riflessi acustico-motori.

Fibre originate dai *nuclei olivari superiori* raggiungono i nuclei motori del facciale e del trigemino, mediando la contrazione riflessa dei muscoli stapedio e, rispettivamente, tensore del timpano. La contrazione sinergica dei due muscoli smorza le oscillazioni della catena ossiculare, impedendo la trasmissione di stimoli sonori troppo intensi, che potrebbero danneggiare l'organo di Corti. L'attivazione del nucleo motore del facciale spiega anche la chiusura delle palpebre che fa invariabilmente seguito a un rumore improvviso e intenso.

Fibre originate dai *nuclei dei tubercoli quadrigemini inferiori* raggiungono i neuroni dei tubercoli quadrigemini superiori, intervenendo nella costituzione di vie riflesse che mediano i movimenti degli occhi e della testa in risposta a stimoli acustici.

Sensibilità somatica speciale vestibolare

È un particolare tipo di sensibilità propriocettiva, i cui segnali vengono elaborati da un complicato sistema nucleare truncale, in stretto rapporto funzionale col cervelletto, e determinano delle risposte motrici intese a mantenere l'equilibrio statico e dinamico.

Recettori vestibolari

Sono contenuti nel labirinto membranoso dell'orecchio interno. Nella piramide del temporale è scavata una serie di cavità intercomunicanti, denominate complessivamente *labirinto osseo*: *canali semicircolari*, *vestibolo* e *chiocciola*. Nel vestibolo sono situati due sacchi membranosi intercomunicanti, detti *utricolo* e *sacculo*; nei tre canali semicircolari sono contenuti i *dotti semicircolari*, orientati secondo i tre piani dello spazio, i quali comunicano a entrambe le loro estremità con l'utricolo. Utricolo, sacculo e dotti semicircolari entrano nella costituzione del *labirinto membranoso*, che contiene l'*endolinfa* e i *recettori vestibolari*; lo spazio compreso tra i labirinti osseo e membranoso è pieno di *perilinf*a. Ciascun dotto semicircolare presenta un'estremità espansa, detta *ampolla*, in cui sono contenute le cellule recettrici.

Cellule recettrici

Nell'utricolo e nel sacculo, le cellule recettrici sono situate in due aree ovoidali orientate perpendicolarmente tra loro, dette *macule*. Le macule sono formate da *cellule recettrici capellute* e da *cellule di sostegno*. Le cellule capellute presentano molti lunghi microvilli, le cui estremità distali sono inglobate in una membrana gelatinosa (*membrana otolitica*).

Nei dotti semicircolari le cellule recettrici sono contenute in rilievi semilunari, orientati perpendicolarmente all'asse maggiore del dotto e situati nelle ampolle (*creste ampollari*). Le creste sono costituite da *cellule recettrici capellute* e da *cellule di sostegno*. Le estremità distali dei microvilli delle cellule capellute sono inglobate in una membrana gelatinosa, la *cupola*.

Con il polo basale, le cellule recettrici prendono rapporto coi terminali di *fibre sensitive somatiche speciali* pertinenti al nervo vestibolare.

Eccitazione delle cellule recettrici vestibolari

Lo stimolo efficace è rappresentato da spostamenti della testa o di tutto il corpo nello spazio, che provochino accelerazioni (o decelerazioni) lineari o rotatorie. Le prime eccitano le macule, le seconde le creste ampollari.

Nella fase di accelerazione, le pareti del labirinto membranoso si spostano nella direzione del movimento, mentre l'endolinfa rimane inerte e sposta le cupole e le membrane otolitiche in senso opposto; nella fase di decelerazione, l'endolinfa per la sua inerzia continua a muoversi nella direzione del movimento del corpo, spostando le membrane otolitiche e le cupole nella direzione del movimento pregresso. La deformazione meccanica dei microvilli delle cellule capellute può, a seconda della direzione, eccitare o inibire le cellule capellute stesse.

Nuclei vestibolari e loro connessioni

I segnali labirintici vengono raccolti da *neuroni sensitivi primari* oppositopolari, contenuti nel *ganglio vestibolare*, posto lateralmente alla lamina ossea che chiude il fondo del meato acustico interno. I prolungamenti centrifughi delle cellule gangliari raggiungono il neuroepitelio delle creste ampollari e delle macule.

Connessioni afferenti

I prolungamenti centripeti delle cellule gangliari attraversano i forami vestibolari della laminetta ossea del meato e si riuniscono a formare il *nervo vestibolare*, che penetra nel tronco attraverso la fossetta retro-olivare. I prolungamenti centripeti raggiungono i *nuclei vestibolari* ed entrano in sinapsi coi loro neuroni.

I *nuclei vestibolari* si dividono in: *superiore*, *inferiore*, *mediale* e *laterale*. Il superiore, l'inferiore e il mediale rappresentano la porzione recettrice del complesso; quello laterale la porzione effettrice.

La porzione recettrice dei nuclei vestibolari riceve anche segnali propriocettivi, tramite il *fascio spino-vestibolare*, *fibre spino-reticolari* e *reticolo-vestibolari*. Il fascio spino-vestibolare decorre nel fascio spino-cerebellare dorsale e origina dalle border cells del nucleo proprio del corno posteriore controlaterale, cui pervengono segnali raccolti dai neuroni gangliari dei nervi spinali cervicali a livello dei muscoli e delle articolazioni del collo e dell'arto superiore. I sistemi spino-reticolo-vestibolari convogliano afferenze propriocettive provenienti da tutti i distretti corporei.

Connessioni vestibolo-cerebellari

Il complesso nucleare vestibolare interviene nel mantenimento dell'equilibrio statico e dinamico. Durante i cambiamenti di postura, i nuclei vestibolari scaricano su appropriati nuclei somatomotori, in modo che contraggano determinati gruppi muscolari e, di conseguenza, si decontraggano i gruppi muscolari antagonisti.

La porzione di corteccia cerebellare in rapporto col complesso vestibolare è quella archicerebellare, comprendente il *lobo flocculo-nodulare* e la *lingua vermiana (vestibolo-cerebello)*. Anche il *nucleo del tetto* è in stretto rapporto col complesso nucleare vestibolare.

La corteccia archicerebellare riceve, oltre alle fibre vestibolari primarie originate dal ganglio vestibolare, numerose fibre vestibolari secondarie omolaterali, principalmente dai nuclei vestibolari mediale e inferiore. Le fibre vestibolo-cerebellari decorrono nel peduncolo cerebellare inferiore.

Le fibre cerebello-vestibolari (in parte decussando nella sostanza bianca cerebellare) piegano a uncino intorno al peduncolo cerebellare superiore (*fascicolo uncinato*) e quindi attraverso il peduncolo cerebellare inferiore raggiungono i nuclei vestibolari. Le fibre cerebello-vestibolari avrebbero la funzione di rinforzare l'attività di scarica del complesso nucleare vestibolare omolaterale e di inibire quella del complesso controlaterale.

Connessioni efferenti

Il mantenimento dell'equilibrio statico e dinamico è dovuto alla contrazione di gruppi muscolari del collo, del tronco e degli arti e a movimenti degli occhi, che tendono a mantenere invariato il punto di fissazione. I movimenti dei globi oculari sono sempre combinati e vengono detti *movimenti di deviazione coniugata* (orizzontale: muscoli retto laterale e retto mediale; verticale in alto: retto superiore e obliquo inferiore; verticale in basso: retto inferiore e obliquo superiore).

Connessioni vestibolo-spinali ⇒ sono mediate da due fasci: vestibolo-spinale laterale e vestibolo-spinale mediale. Il *fascio vestibolo-spinale laterale* origina dal nucleo vestibolare laterale ed entra in sinapsi (tramite interneuroni) coi neuroni motori somatici di tutti i mielomeri. Il *fascio vestibolo-spinale mediale* origina dai nuclei vestibolari mediale, superiore e inferiore ed entra in sinapsi (tramite interneuroni) coi neuroni motori somatici dei mielomeri cervicali e dei primi 5-6 mielomeri toracici.

Connessioni vestibolo-oculomotorie ⇒ le fibre originano dai nuclei vestibolari mediale, laterale e superiore e sono sia dirette che crociate; penetrate nel *fascicolo longitudinale mediale* raggiungono i nuclei motori somatici somitici del VI, IV, III paio di nervi cranici.

Tramite la formazione reticolare truncata, i nuclei vestibolari sono connessi anche con altri nuclei somatici e viscerali del tronco e del midollo spinale. Ciò spiega perché la stimolazione intensa dei nuclei vestibolari possa scatenare il *riflesso del vomito* ⇒ cinetosi.

Via vestibolare centrale

Il *primo neurone* è nel ganglio vestibolare, il *secondo neurone* nei nuclei vestibolari.

Qualche fibra vestibolare secondaria che sale nel lemnisco laterale controlaterale raggiunge una porzione non ben definita del nucleo ventrale posteriore del talamo (denominata *nucleo ventrale postero-inferiore*), sede del *terzo neurone* della via. Le proiezioni talamo-corticali raggiungerebbero una piccola zona della corteccia cerebrale, nascosta nel fondo dell'estremità anteriore del solco interparietale (*area vestibolare della corteccia cerebrale*, nella porzione anteriore delle aree 5 e 7).

Fascicolo longitudinale mediale \Rightarrow è in larga misura costituito da fibre vestibolari secondarie. È un importante sistema associativo, che decorre in posizione paramediana per tutto il tronco encefalico e per la metà superiore del midollo spinale. È costituito da 3 componenti:

1. *Componente extra-piramidale* \Rightarrow originata dai nuclei di Darkschewitsch e di Cajal.
2. *Componente internucleare* \Rightarrow formata da fibre ascendenti e discendenti, che connettono tra loro i nuclei motori e sensitivi del tronco cerebrale.
3. *Componente vestibolare* \Rightarrow formata dalle fibre vestibolo-oculomotorie e vestibolo-spinali mediali.

Sensibilità somatica speciale visiva

Apparato recettivo

È costituito dall'*occhio*.

Il *globo oculare* è contenuto nella cavità orbitaria; si muove liberamente, per azione dei muscoli estrinseci. Anteriormente è protetto dalle palpebre ed è umidificato e protetto dal secreto delle ghiandole lacrimali. È formato da tre tonache, che, dall'esterno all'interno sono: sclerotica, uvea e retina.

La **sclerotica** è una tonaca fibrosa, il cui segmento anteriore è trasparente ed è detto *cornea*.

L'**uvea** è la tonaca vascolarizzata ed è perciò deputata alla nutrizione dei tessuti oculari. Essa viene distinta in una membrana molto vascolarizzata, la *coroide*, e in due porzioni differenziate, l'*iride* e il *corpo cigliare*. L'iride è un diaframma sottile, il cui orifizio centrale (pupilla) può aumentare o diminuire di diametro per azione dei muscoli dilatatore e costrittore dell'iride o della pupilla, innervati rispettivamente dall'ortosimpatico e dal parasimpatico. Il corpo cigliare è un anello inserito sulla sclerotica, subito dietro all'iride. Dal suo margine libero si stacca un sistema di processi filamentosi (*zonula cigliare*), che si inseriscono all'equatore del cristallino, mantenendolo sospeso dietro l'iride. Nel corpo cigliare è contenuto il muscolo cigliare, innervato dal parasimpatico: con la sua contrazione, si rilascia la zonula cigliare, che in condizioni di riposo è, invece, ben tesa.

Il **cristallino** è una lente biconvessa, trasparente, a raggio di curvatura variabile. In condizioni normali, la tensione della zonula cigliare mantiene il cristallino alquanto appiattito. Quando il muscolo cigliare si contrae, la zonula si rilascia e il cristallino diviene più convesso.

La **retina** può essere distinta in una porzione fotosensibile e in una porzione anteriore cieca, stratificata sulla superficie posteriore dell'iride e del corpo cigliare.

Tra cornea e iride è compresa la *camera anteriore*; tra iride, corpo cigliare, zonula cigliare e cristallino, la *camera posteriore*. Le due camere contengono un liquido acquoso, detto *umor acqueo*. Lo spazio tra la superficie posteriore del cristallino e del corpo cigliare e la parete posteriore del globo oculare è detto *cavità vitreale*, e contiene un gel trasparente, il *corpo vitreo*, che mantiene la retina aderente alla coroide.

L'aggiustamento dell'occhio durante la visione è mediato da archi riflessi. Si descrivono i seguenti riflessi visivi:

- Riflesso di costrizione pupillare alla luce (*miosi*) \Rightarrow mediato dal muscolo costrittore della pupilla, in risposta all'aumento dell'intensità dello stimolo luminoso.
- Riflesso di dilatazione pupillare (*midriasi*) \Rightarrow mediato dal muscolo dilatatore della pupilla, in risposta alla diminuzione dell'intensità dello stimolo luminoso.
- Riflesso di accomodazione \Rightarrow messa a fuoco sulla retina degli oggetti vicini. L'occhio, in condizioni di riposo, è accomodato all'infinito. Quando l'oggetto si avvicina a meno di 5 m, il potere di convergenza del cristallino aumenta, per contrazione riflessa del muscolo cigliare. Contemporaneamente si ha pure costrizione pupillare, per aumentare la profondità di campo. In condizioni di riposo, gli assi oculari sono paralleli; se l'oggetto però si avvicina a meno di 5 m, gli assi devono convergere sull'oggetto. Il riflesso di convergenza è mediato dalla

contrazione sinergica dei due muscoli retti mediali ed è ovviamente sempre associato a quello di accomodazione.

Retina fotosensibile

È una membrana nervosa, a struttura stratificata, contenente le cellule fotorecetrici e i primi due neuroni della via ottica. Presenta, a livello circa del polo posteriore dell'occhio, un punto cieco, che corrisponde al punto in cui le fibre ottiche abbandonano il globo oculare per andare a costituire il nervo ottico (*papilla ottica*). Lateralmente alla papilla ottica, è presente un'area giallastra (*macula lutea*), nel cui centro è situata una lieve depressione, detta *fovea centrale*. La fovea è l'area della visione distinta ed è caratterizzata da un'elevata densità di fotorecettori. Tranne che nella fovea, la retina è formata da 10 strati paralleli, che, dall'esterno all'interno, sono:

1. Epitelio pigmentato ⇒ cellule cilindriche ricche di melanina. Assorbe i raggi luminosi e svolge un'azione trofica nei confronti dei fotorecettori.
2. Strato dei coni e dei bastoncelli ⇒ dendriti dei fotorecettori.
3. Membrana limitante esterna
4. Strato nucleare esterno ⇒ soma dei fotorecettori.
5. Strato plessiforme esterno ⇒ sinapsi tra l'assone del fotorecettore e i dendriti del primo neurone della via ottica.
6. Strato nucleare interno ⇒ somi del primo neurone della via ottica, delle cellule orizzontali e delle cellule amacrine.
7. Strato plessiforme interno ⇒ sinapsi tra l'assone del primo neurone della via ottica e i dendriti del secondo neurone della via ottica.
8. Strato delle cellule gangliari ⇒ soma del secondo neurone della via ottica.
9. Strato delle fibre ottiche ⇒ fibre del nervo ottico.
10. Membrana limitante interna

Le **cellule dei coni** e **dei bastoncelli** rappresentano i fotorecettori.

I coni sono sensibili all'intensità della luce e alla sua lunghezza d'onda (visione cromatica); i bastoncelli solo all'intensità della luce (visione scotopica). Nella fovea sono presenti solo coni; il rapporto numerico coni/bastoncelli diminuisce procedendo verso le regioni periferiche della retina fotosensibile. I fotorecettori sono neuroni modificati, il cui soma è situato nello strato nucleare esterno. Il dendrite modificato (cono o bastoncello) forma il secondo strato della retina. L'assone si articola col primo neurone della via ottica nell'ambito dello strato plessiforme esterno. I bastoncelli contengono rodopsina, i coni iodopsina (ne esistono tre tipi, sensibili alla luce blu, verde e rossa).

Il soma del *primo neurone* della via ottica è contenuto nello strato nucleare interno. I primi neuroni sono cellule gangliari bipolari e vengono denominate **cellule bipolari**. Il prolungamento centrifugo entra in sinapsi con l'assone dei fotorecettori, nello strato plessiforme esterno. Il prolungamento centripeto entra in sinapsi, a livello dello strato plessiforme interno, coi dendriti del secondo neurone della via ottica.

Il soma del *secondo neurone* della via ottica è contenuto nello strato delle cellule gangliari. I secondi neuroni sono chiamati **cellule gangliari**. Il prolungamento centrifugo entra in sinapsi, a livello dello strato plessiforme interno, con l'assone delle cellule bipolari. Il prolungamento centripeto penetra nello strato delle fibre ottiche, converge nella papilla ottica e, disimpegnandosi dalla retina e dal globo oculare, concorre alla formazione del *nervo ottico*.

Nello strato nucleare interno sono contenuti anche i corpi di due tipi di interneuroni: cellule orizzontali e cellule amacrine. Le *cellule orizzontali* sono interneuroni eccitatori che amplificano il segnale evocato dallo stimolo luminoso; i loro dendriti ed assoni entrano in sinapsi coi fotorecettori, a livello dello strato plessiforme esterno. Le *cellule amacrine* sono interneuroni inibitori che inibiscono le cellule gangliari circostanti; i loro assoni entrano in sinapsi, a livello dello strato plessiforme interno, coi dendriti delle cellule gangliari.

Negli strati più interni sono pure contenuti i nuclei di cellule gliali (*cellule di Müller*), che inviano prolungamenti citoplasmatici in tutti gli altri strati retinici. I lembi più esterni sono saldati, per mezzo di desmosomi, alla membrana plasmatica della porzione basale dei segmenti fotorecettoriali delle cellule dei coni e dei bastoncelli; la serie dei desmosomi costituisce una linea orizzontale continua, denominata *membrana limitante esterna*. La membrana basale delle cellule di Müller rappresenta, invece, la *membrana limitante interna*, che separa la retina fotosensibile dal corpo vitreo.

I raggi luminosi, per raggiungere le porzioni fotosensibili delle cellule dei coni e dei bastoncelli devono attraversare gli otto strati più interni della retina.

Eccitazione dei fotorecettori

I raggi luminosi, dopo aver attraversato gli strati retinici più interni, raggiungono i coni e i bastoncelli. L'energia apportata dai fotoni innesca una serie di reazioni chimiche che culmina con la scissione della rodopsina e della iodopsina. Questo processo fotochimico trasduce lo stimolo luminoso in potenziale d'azione, che viene trasmesso alle cellule bipolari.

Via ottica

Via retino-genicolo-calcarina

Il *primo neurone* è una cellula bipolare.

Il *secondo neurone* è una cellula gangliare.

Gli assoni delle cellule gangliari scorrono sulla superficie interna (vitrea) della retina (strato delle fibre ottiche) e convergono nel polo posteriore dell'occhio, circondato dalla macula lutea. Le fibre ottiche perforano separatamente la sclera, si provvedono di guaina mielinica e costituiscono il nervo ottico.

Il **nervo ottico** esce dalla cavità orbitaria attraverso il foro ottico e penetra nella cavità cranica. I nervi ottici destro e sinistro si incontrano poi nel *chiasma ottico*, applicato alla superficie ventrale della porzione più rostrale dell'ipotalamo. Dal chiasma, le fibre proseguono nei *tratti ottici*. A livello del chiasma, le fibre ottiche subiscono una parziale decussazione: quelle situate medialmente passano nel tratto ottico controlaterale, mentre quelle situate lateralmente rimangono nel tratto ottico omolaterale. I tratti ottici raggiungono poi, divergendo, i *corpi genicolati laterali*, dove la maggior parte delle fibre si interrompe.

Dal corpo genicolato laterale, sede del *terzo neurone* della via, origina la *radiazione ottica*, che raggiunge l'area visiva primaria della corteccia cerebrale.

L'*area visiva primaria della corteccia cerebrale* (area 17) occupa i labbri superiore e inferiore della scissura calcarina, in corrispondenza della superficie mediale del lobo occipitale, e il polo del lobo occipitale. L'area visiva primaria è in stretto rapporto con le *aree visive secondarie* (o *associative*) (aree 18 e 19).

Somatotopia (retinotopia) ⇒ le fibre ottiche provenienti dai quadranti retinici nasali occupano la metà mediale del nervo ottico, quelle provenienti dai quadranti retinici temporali la metà laterale; le fibre maculari sono situate centralmente.

Nel chiasma ottico decussano le fibre ottiche situate medialmente e solo in parte quelle maculari, cosicché il tratto ottico di dx conterrà fibre provenienti dalle metà dx delle due retine, veicolanti segnali provenienti dalla metà sx del campo visivo binoculare; viceversa il tratto ottico di sx.

Il tratto ottico, poco prima di raggiungere il corpo genicolato laterale, compie una rotazione di 90° in senso mediale, in modo che le fibre provenienti dai quadranti retinici nasali (che ne occupano la porzione mediale) divengono ventrali; quelle provenienti dai quadranti temporali (che ne occupano la porzione laterale) divengono dorsali. In questo modo, le fibre provenienti dai quadranti retinici superiori (che inoltrano segnali provenienti dalla metà inferiore del campo visivo) terminano nella metà mediale del corpo genicolato laterale, e quelle provenienti dai quadranti inferiori nella metà laterale.

Le fibre della radiazione ottica subiscono una nuova radiazione di 90°, tale per cui le fibre che originano dalla metà mediale del corpo genicolato laterale terminano nella porzione sopracalcarina dell'area 17, e quelle che derivano dalla metà laterale terminano nella porzione sottocalcarina. I quadranti retinici superiori (e perciò la metà inferiore del campo visivo) sono, pertanto, rappresentati nel labbro superiore della scissura calcarina, e quelli inferiori (cioè la metà superiore del campo visivo) nel labbro inferiore.

Via ottica extragenicolata

Il *primo neurone* è una cellula bipolare.

Il *secondo neurone* è una cellula gangliare.

Un contingente di fibre ottiche raggiunge il tubercolo quadrigemino superiore (*fibre retino-tettali*). Dagli strati superficiali del tubercolo originano fibre dirette al pulvinar talamico. Il pulvinar corrisponde al polo posteriore del talamo. Dal pulvinar originano fibre che, decorrendo nella radiazione ottica, raggiungono le *aree visive primarie e secondarie*.

Il significato funzionale della via retino-tetto-pulvino-calcarina è sconosciuto.

Tubercoli (collicoli) quadrigemini superiori ⇒ intervengono, oltre che nell'inoltro alla corteccia cerebrale di segnali visivi (via ottica extragenicolata), anche nella mediazione di alcuni riflessi visivi (midriasi e accomodazione), dei movimenti automatici degli occhi in risposta a stimoli visivi (movimenti a seguire), dei movimenti riflessi degli occhi in risposta a stimoli acustici e olfattivi, dei movimenti riflessi della testa in risposta a stimoli visivi, acustici e olfattivi.

Nucleo pretettale ⇒ giace nel diencefalo, ventro-rostralmente al tubercolo quadrigemino superiore. Interviene esclusivamente nel riflesso visivo di miosi. Riceve un contingente di *fibre ottiche*, che non si sono interrotte nel corpo genicolato laterale. Da esso originano *fibre pretetto-oculomotorie*, destinate al nucleo di Edinger-Westphal.

Struttura e connessioni dei tubercoli quadrigemini superiori

Hanno una funzione primitiva di centri di integrazione, e, infatti, hanno una struttura stratificata (analoga a quella delle cortecce cerebrale e cerebellare). Sono costituiti da sette lamine di sostanza bianca e grigia alternate. Dall'esterno all'interno:

1. Strato bianco esterno o superficiale
2. Strato grigio esterno o superficiale
3. Strato (bianco) delle fibre ottiche
4. Strato grigio medio
5. Strato bianco medio
6. Strato grigio interno o profondo
7. Strato bianco interno o profondo

La maggior parte delle fibre afferenti arriva al 3° e al 5° strato; tutte le fibre efferenti (tranne la via ottica extragenicolata) originano da neuroni del sesto strato e costituiscono il settimo strato.

Connessioni afferenti:

- Fibre ottiche ⇒ raggiungono il 3° strato, passando attraverso il braccio collicolare superiore (senza interrompersi nel corpo genicolato laterale).
- Sistemi cortico-tettali ⇒ originano dalle aree 17, 18 e 19, chiamati campi oculomotori III. Le *fibre cortico-tettali* decorrono nella radiazione ottica e, senza interrompersi nel corpo genicolato laterale, raggiungono il 5° strato, passando per il braccio collicolare superiore. I sistemi cortico-tettali rappresentano la connessione afferente del tubercolo quadrigemino superiore quantitativamente più importante.
- Fibre provenienti dai collicoli inferiori ⇒ inoltrano segnali acustici e terminano nel 5° strato.
- Fascio spino-tettale ⇒ inoltra segnali esterocettivi e raggiunge il 5° strato.

- Fascio abenulo-tettale \Rightarrow origina dal nucleo dell'abenula e termina nel 5° strato. L'abenula è un centro riflesso intercalato nelle vie olfattive, che riceve segnali dalle aree olfattive, tramite la stria midollare.

Connessioni efferenti:

- Fibre tetto-pulvinari \Rightarrow originano dal 2° strato, entrano nella costituzione del 1° strato e raggiungono il pulvinar, attraverso il braccio collicolare superiore.
- Fibre tetto-oculomotorie \Rightarrow originano dal 6° strato ed entrano nella costituzione del 7° strato. Si portano ai nuclei motori somatici del III e IV paio di nervi cranici e al nucleo di Edinger-Westphal.
- Fibre tetto-nucleari \Rightarrow originano dal 6° strato e si portano ai nuclei motori degli altri nervi cranici.
- Sistema tetto-spinale \Rightarrow è formato dal fascio tetto-spinale e dal fascio tetto-tegumento-spinale. Il *fascio tetto-spinale* origina dal 6° strato. Le fibre decussano ventralmente all'acquedotto di Silvio e scendono, ventralmente al fascicolo longitudinale mediale. Il fascio penetra nel funicolo anteriore del midollo spinale e le sue fibre entrano in sinapsi, tramite interneuroni, coi motoneuroni somatici del corno anteriore dei mielomeri cervicali. Il *fascio tetto-tegumento-spinale* origina dal 6° strato. Le fibre crociate decussano dorsalmente all'acquedotto di Silvio. La maggior parte delle fibre si interrompe nei nuclei tegmentali del mesencefalo, da cui partono fibre tegmento-spinali, che si incorporano nel fascio. Il fascio percorre il tronco encefalico e penetra nel funicolo laterale del midollo spinale, dorsalmente al fascio spino-talamico laterale. Le fibre entrano in sinapsi, tramite interneuroni, coi neuroni somatomotori del corno anteriore di tutti i mielomeri e coi neuroni ortosimpatici pregangliari del polo rostrale (C8-T1) del nucleo intermedio laterale.

Il tubercolo quadrigemino superiore è connesso in doppio senso col *cervelletto*, mediante *fibre cerebello-tettali* e *tetto-cerebellari*, che decorrono nel frenulo del velo midollare anteriore.

Riflessi visivi e movimenti automatici degli occhi

- *Riflesso di costrizione pupillare alla luce (riflesso di miosi)* \Rightarrow il centro di questo arco riflesso è il nucleo pretettale. I segnali visivi vengono inoltrati dalle fibre ottiche ai nuclei pretettali; le *fibre pretetto-oculomotorie* attivano il nucleo di Edinger-Westphal. Le fibre parasimpatiche pregangliari originate dal nucleo di Edinger-Westphal, tramite il nervo oculomotore, raggiungono il *ganglio ciliare*, le cui fibre postgangliari si distribuiscono al muscolo costrittore della pupilla. Il riflesso è sempre bilaterale.
- *Riflesso di dilatazione pupillare (riflesso di midriasi)* \Rightarrow il centro di questo arco riflesso è il tubercolo quadrigemino superiore. I segnali visivi vengono inoltrati dalle fibre ottiche al tubercolo quadrigemino superiore. Dal tubercolo originano fibre che, tramite i *fasci tetto-tegumento-spinali*, raggiungono i neuroni ortosimpatici pregangliari del nucleo intermedio laterale. Le fibre ortosimpatiche pregangliari entrano in sinapsi coi neuroni del *ganglio cervicale superiore*, da cui originano fibre postgangliari destinate al muscolo dilatatore della pupilla. Il riflesso è sempre bilaterale.
- *Riflesso di accomodazione* \Rightarrow il centro di questo arco riflesso è il tubercolo quadrigemino superiore. I segnali visivi vengono inoltrati dalle fibre ottiche, dalle aree corticali visive (primarie e secondarie) e dai sistemi cortico-tettali al tubercolo quadrigemino superiore. Dal tubercolo originano fibre che, tramite le *fibre tetto-oculomotorie*, raggiungono il nucleo di Edinger-Westphal. Le fibre parasimpatiche pregangliari originate dal nucleo di Edinger-Westphal, tramite il nervo oculomotore, raggiungono il *ganglio ciliare*, le cui fibre postgangliari si distribuiscono ai muscoli costrittore della pupilla e ciliare.
- *Movimenti a seguire degli occhi* \Rightarrow sono movimenti automatici degli occhi, intesi a seguire un punto di fissazione (cioè un oggetto) mobile; intervengono anche nella lettura. I segnali afferenti sono veicolati dalle fibre ottiche alle aree visive della corteccia cerebrale. I comandi

efferenti sono inoltrati dai *sistemi cortico-tettali* e *cortico-tegmentali*. I tubercoli quadrigemini superiori mediano, tramite fibre tetto-oculomotorie, i movimenti a seguire verticali (deviazione coniugata verticale in alto e in basso); i nuclei tegmentali intervengono invece nei movimenti a seguire orizzontali, mediante fibre tegmento-oculomotorie (deviazione coniugata orizzontale a destra e a sinistra).

- *Riflesso di convergenza* \Rightarrow è un movimento a seguire di un oggetto che si avvicina a meno di 5 m, inteso a far sì che l'immagine dell'oggetto si formi in punti omologhi delle due retine. È mediato dai *sistemi cortico-tegmentali*. Le *fibre tegmento-oculomotorie* terminano nel *nucleo di Perlia* (nella formazione reticolare), situato a livello delle estremità caudali dei nuclei dell'oculomotore destro e sinistro. Il nucleo di Perlia coordina l'attività delle porzioni dei due nuclei che innervano i due muscoli retti mediali.
- *Riflesso palpebrale* \Rightarrow il braccio afferente è costituito dalle fibre sensitive somatiche generali esterocettive del nervo oftalmico del trigemino e dal nucleo spinale del trigemino. Il braccio efferente è fornito dal nucleo motore del faciale, che innerva il muscolo orbicolare dell'occhio. L'unione tra i due bracci è fornita da neuroni reticolari, le cui fibre decorrono nel fascicolo longitudinale mediale.