

ULTRAESTRUCTURA DE LA CAPA MOLECULAR
DE LA CORTEZA CEREBELOSA HUMANA

— **Dr. Orlando J. Castejón.**

Instituto de Investigación Clínica,
Apartado Postal 1151,
Universidad del Zulia,
Maracaibo, Venezuela.

INTRODUCCION

Recientemente se han publicado varios estudios que describen la histología submicroscópica de la capa molecular de la corteza cerebelosa de algunos vertebrados^{6 14 15 19 21-26 32 33 36}. Hasta el presente no hemos encontrado en la literatura mundial un estudio submicroscópico de la capa molecular de la corteza cerebelosa humana, habiéndose publicado tan sólo un estudio de la capa granulosa⁸. Es necesario mencionar, sin embargo, que Benke y Homari (1965)¹ publicaron en forma preliminar, algunas observaciones ultraestructurales en la capa molecular, en ocasión de reportar un caso de atrofia de la corteza cerebelosa con desintegración de las células de Purkinje. El presente trabajo describe las características ultraestructurales de las dendritas de Purkinje, sus relaciones sinápticas con las fibras paralelas, algunos aspectos de la interrelación glia-neurona y la estructura de las neuronas estrelladas superficiales de la capa molecular de la corteza cerebelosa humana.

MATERIAL Y METODO

Se tomaron muestras, de aproximadamente 5 a 8 mm, de zonas aparentemente normales de la corteza cerebelosa de cuatro pacientes operados por diferentes estados patológicos del cerebelo y del tronco cerebral (meduloblastoma del vermis, aracnoiditis del ángulo pontocerebeloso, aneurisma de la cerebelosa anterior, tumor mesencefálico), las cuales se fijaron inmediatamente, por una a dos horas, en glutaraldehído al 4%, en solución reguladora 0.1M de fosfato de sodio, en pH de 7,3-7,4 y osmolaridad de 730 mOs/litro. Las muestras fueron luego divididas en bloques pequeños, de 1-2 mm, los cuales presentaron zonas hemorrágicas cuando se examinaron con microscopio estereoscópico.

Los bloques de tejido se continuaron fijando en glutaraldehído fresco, por periodos de 2 a 24 horas; se lavaron en solución reguladora de fosfato de sodio y se fijaron posteriormente en solución al 2.5% de tetraóxido de osmio en fosfato de sodio 0.1M, pH de 7,4 y osmolaridad de 240-260 mOs/litro. Se hizo deshidratación en concentraciones crecientes de etanol y óxido de propileno e inclusión en Epon. Para estudiar la histología de la capa molecular se hicieron secciones gruesas, de 0,2-0,5 micras de espesor, antes de realizar las secciones ultrafinas. Estas últimas se obtuvieron con ultramicrotomo LKB, provisto de cuchilla de vidrio, se recogieron sobre rejillas de cobre sin película de soporte, se estabilizaron con carbón, se tiñeron con solución acuosa saturada de acetato de uranilo y se observaron con microscopio electrónico Siemens Elmiskop I. Las estructuras submicroscópicas se midieron con una máquina Universal Cambridge.

RESULTADOS

Dendritas de Purkinje.

Las dendritas de Purkinje muestran el patrón convencional de bifurcación de un tronco primario en ramificaciones espinosas secundarias y terciarias. Contienen canalículos dendríticos paralelos entre sí, sistemas cisternales endoplasmáticos dilatados, de contenido claro⁷ y numerosas mitocondrias. Estos últimos organelos aumentan en número en las ramificaciones dendríticas más finas, pudiendo observarse hasta 22 mitocondrias en segmentos dendríticos de cuatro micras de longitud. En algunas microfotografías electrónicas, las dendritas de Purkinje muestran una alta densidad citoplasmática, lo cual permite identificarlas fácilmente, cualquiera que sea el plano de la sección, y aún en las ramificaciones dendríticas más finas. Hemos observado prolongaciones colaterales espinosas y campos sinápticos espinosos en la vecindad de los troncos primarios, secundarios y terciarios. Se ven, además, ramificaciones dendríticas espinosas, de baja densidad electrónica y de menores dimensiones que las dendritas de Purkinje, las cuales corresponden presumiblemente a las dendritas de las células de Golgi (Figs. 1 al 7).

Sinapsis espinosas.

La capa molecular muestra numerosas sinapsis axo-espino-dendríticas (Figs. 7 al 12) ubicadas entre las ramificaciones dendrí-

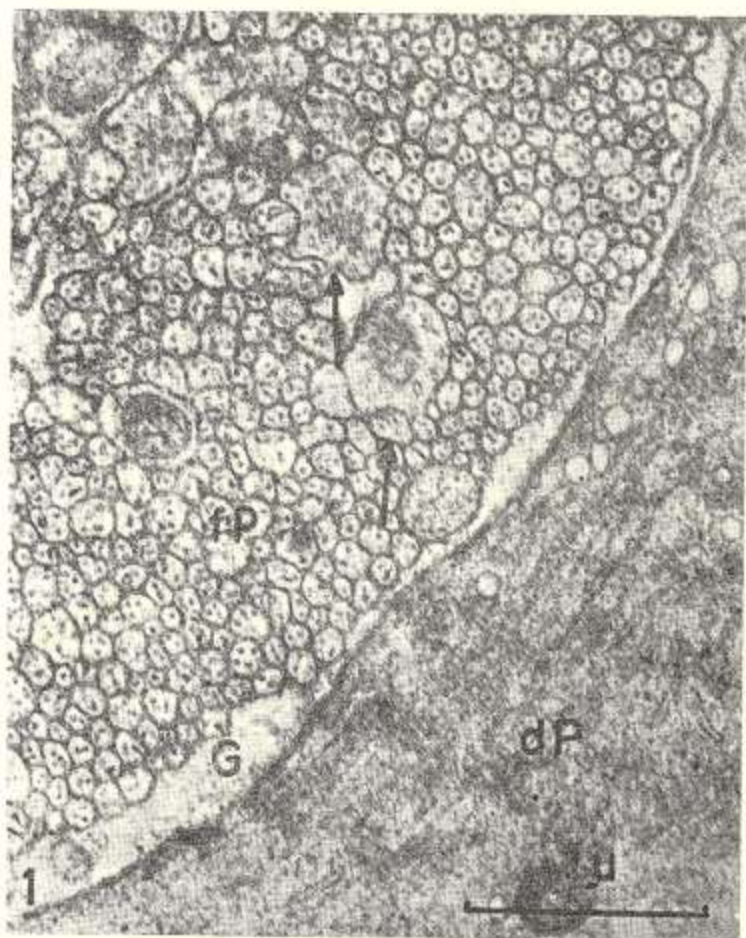


Fig. 1. Microfotografía electrónica mostrando las secciones transversales de los haces de fibras paralelas (fp), dispuestos perpendicularmente al plano de orientación de las dendritas de Purkinje (dP). Ambos tipos de prolongaciones nerviosas están separadas por citoplasma glial (G). Las fibras paralelas de pequeño diámetro muestran microtúbulos. Las fibras paralelas de mayor diámetro (flechas) contienen vesículas sinápticas. Magnificación: 36.000 X.

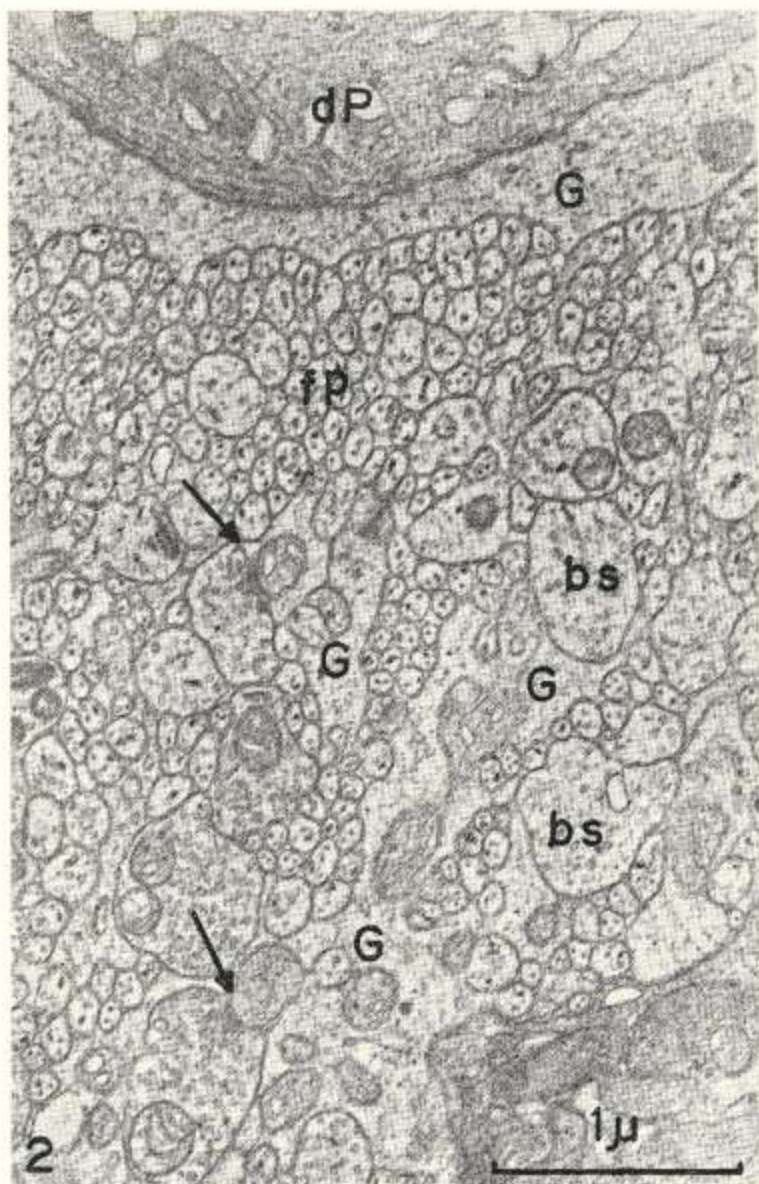


Fig. 2. Microfotografía electrónica de la neuropila de la capa molecular en la vecindad de una dendrita de Purkinje (dP). Se observan los haces de fibras paralelas (fp) y los botones sinápticos de estas fibras (bs) que contienen vesículas sinápticas y mitocondrias. Se aprecian además sinapsis espinosas (flechas) y citoplasma glial (G). Magnificación: 36.000 X.

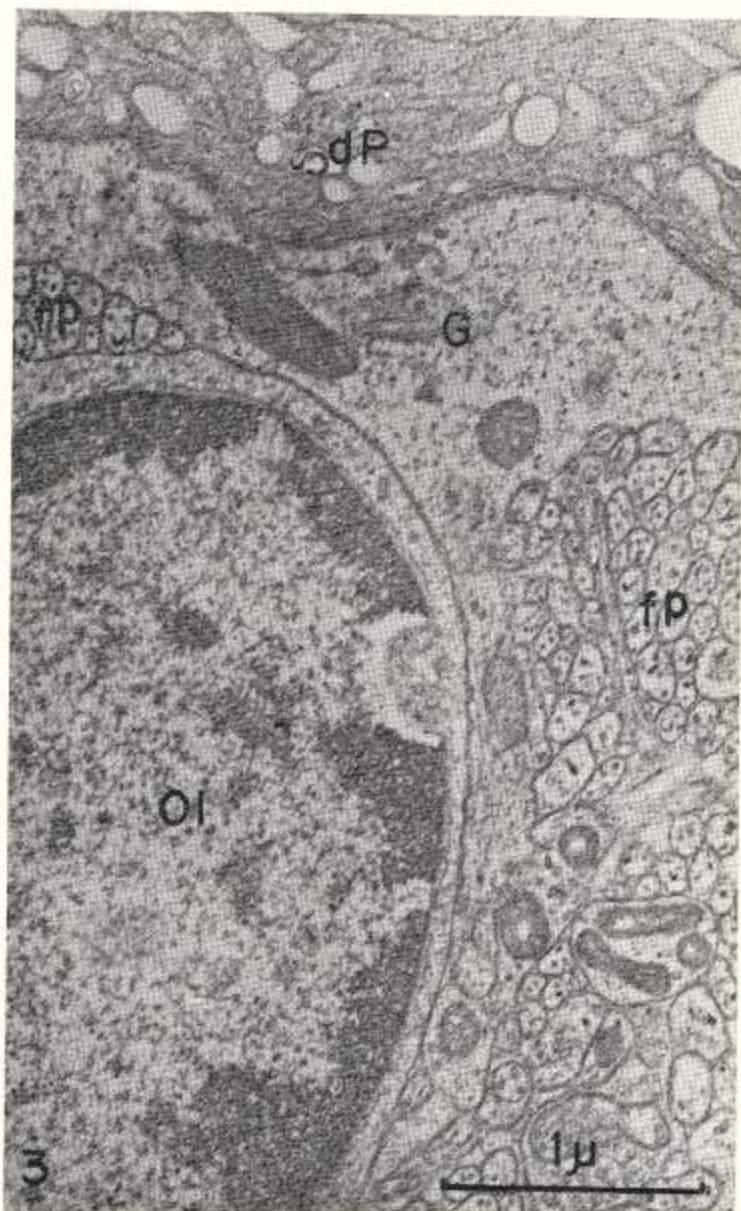


Fig. 3. Microfotografía electrónica de la región neuropilar vecina a la mostrada en la figura anterior. Se observa un oligodendrocito (Ol), ubicado entre las fibras paralelas (fp) y la glia peridendrita de Purkinje (G). La parte superior de la figura muestra la superficie de una dendrita de Purkinje (dP). Magnificación: 36.000 X.

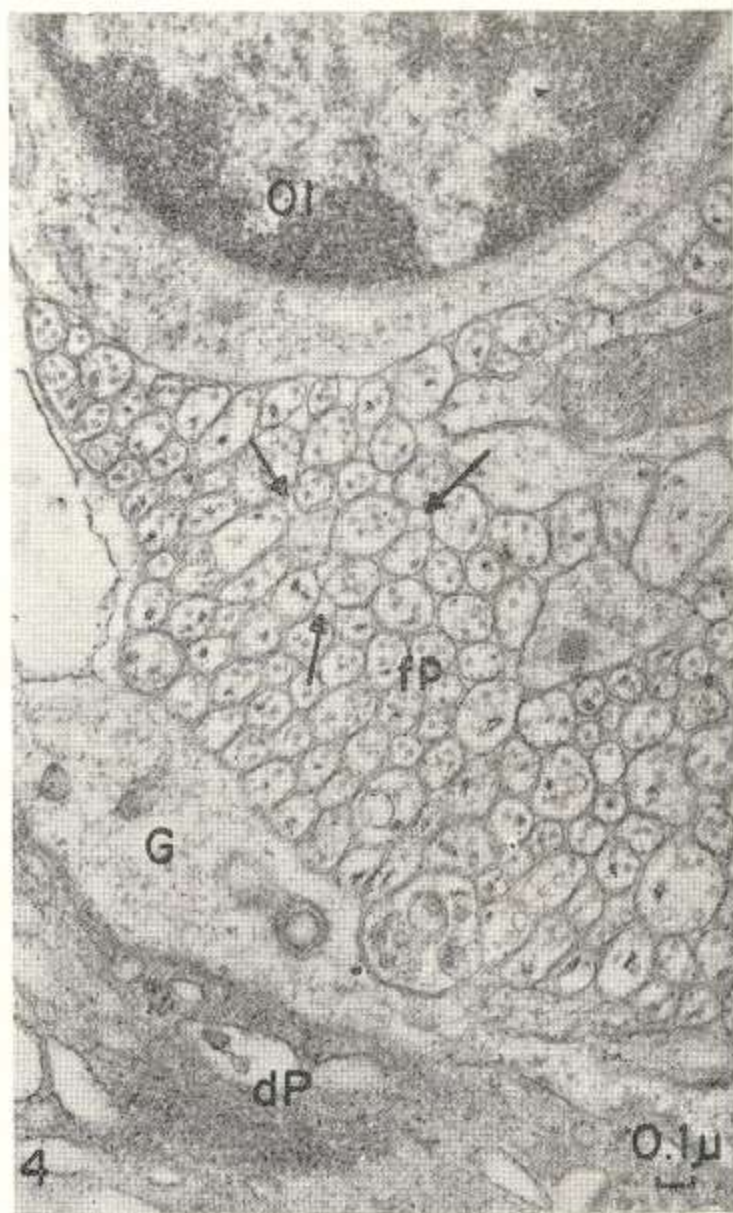


Fig. 4. Microfotografía electrónica mostrando las fibras paralelas (fp), separadas por espacios extracelulares amplios, especialmente en el sitio de confluencia de varias fibras (flechas). La parte superior de la figura muestra un oligodendrocito (Ol) y la parte inferior de la misma una dendrita de Purkinje (dP). Magnificación: 54.000 X.

ticas de Purkinje, las neuronas estrelladas superficiales y la neuroglia de la capa molecular. Están formadas principalmente por contacto entre las dendritas de Purkinje y las fibras paralelas (Figs. 9 al 14). Estas últimas se desplazan siguiendo un trayecto perpendicular al plano de orientación de las dendritas de Purkinje. Generalmente se observan manojos de fibras paralelas, de fino calibre, de aproximadamente 0,1 a 0,3 micras de diámetro, que contienen neurotúbulos, de 200 milimicras de diámetro. Estos manojos se hallan cubiertos por bandas finas de citoplasma glial (Figs. 1, 2, 4, 6, 8). A menudo, dentro de cada haz de 20 a 35 fibras paralelas, se observan 2 a 4 perfiles de mayor diámetro, los cuales corresponden a los engrosamientos fusiformes de estas fibras a nivel de los contactos sinápticos cruciformes con la porción terminal ensanchada de las espigas dendríticas de Purkinje (Figs. 2, 5 al 7, 10). El engrosamiento fusiforme de las fibras paralelas o botones sinápticos "en passage" es de 0,3-0,9 micras de diámetro y contiene acúmulos de vesículas sinápticas y mitocondrias. Las vesículas sinápticas son redondas, agranulares, y su diámetro oscila entre 290-470 Å. Ocasionalmente se observan dos o tres vesículas sinápticas agranulares, más grandes, de 630 a 700 Å de diámetro, en algunos botones sinápticos.



Fig. 5. Microfotografía electrónica mostrando una sinapsis espinosa (flecha) en la vecindad de una dendrita de Purkinje (dP). Magnificación: 36.000 X.

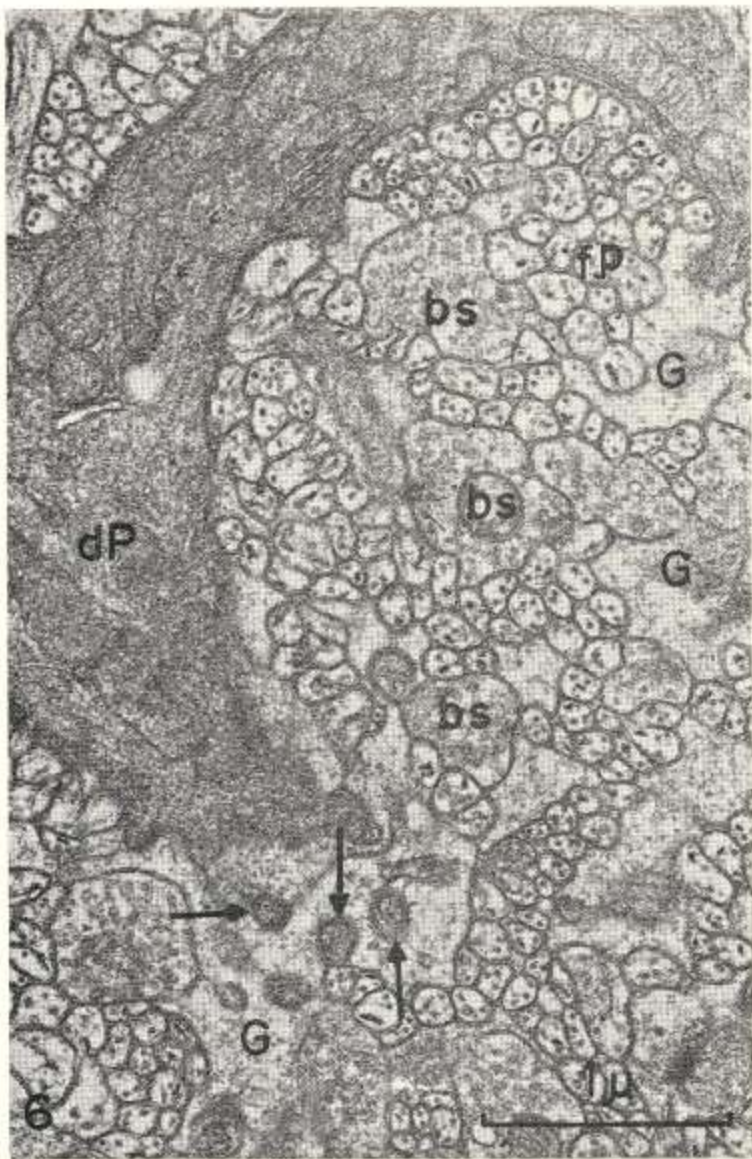


Fig. 6. Microfotografía electrónica mostrando el sitio de bifurcación de una ramificación dendrítica de Purkinje (dP). En su vecindad se observan los haces de fibras paralelas (fp) y la porción engrosada o botones sinápticos de estas fibras (bs), rodeados por citoplasma glial (G). Las flechas señalan la sección transversal de los pedículos de las espinas dendríticas, en el sitio en que éstas atraviesan el revestimiento glial. Magnificación: 36.000 X.

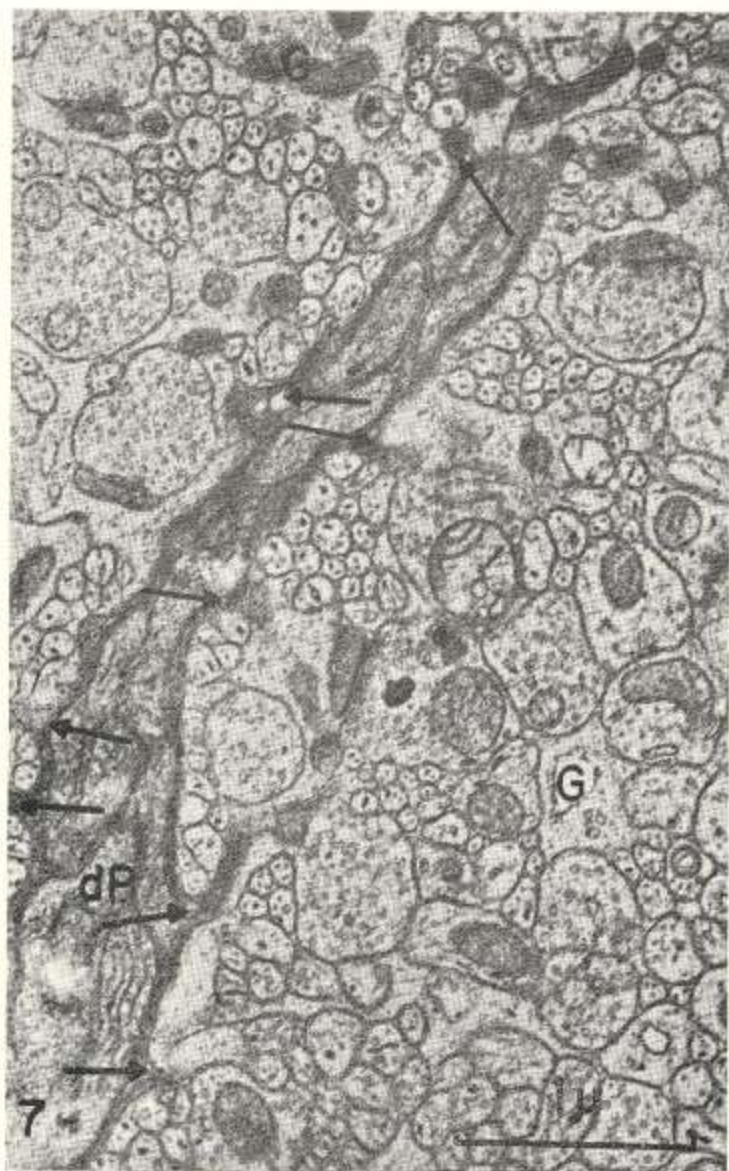


Fig. 7. Ramificación dendrítica espinosa de Purkinje (dP) mostrando la emergencia de las espinas dendríticas (flechas). En su vecindad se observan sus relaciones sinápticas con las fibras paralelas, mediante sinapsis espinosas típicas. Magnificación: 36.000 X.

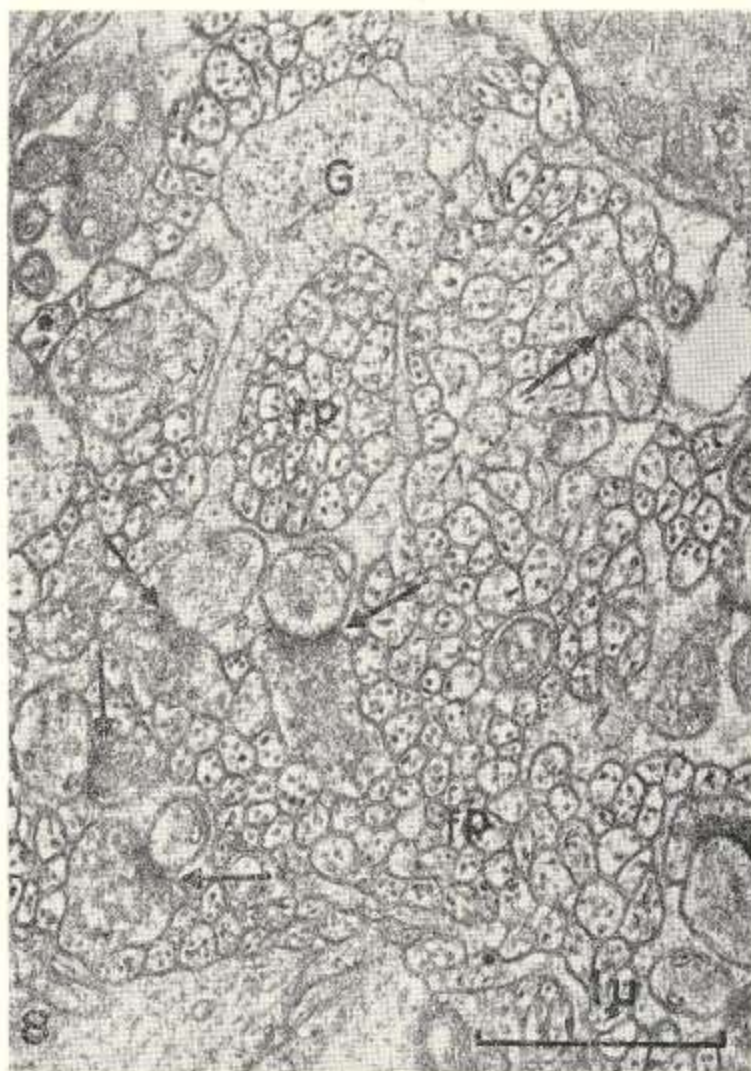


Fig. 8. Microfotografía electrónica de un campo sináptico formado por las sinapsis espinosas entre fibras paralelas y dendritas de Purkinje (flechas). Se observan además los haces no sinápticos de las fibras paralelas (fp), rodeados por citoplasma glial (G). Magnificación: 36.000 X.

Se observan también muy escasamente vesículas sinápticas granulares o de centro denso, redondas y de 660 a 930 Å de diámetro. Están cubiertas por una unidad de membrana y contienen un gránulo central denso, muy osmioílicico, cuyo diámetro varía entre 370-750 Å. Se observan generalmente una a dos en algunas fibras paralelas (Fig. 11).

A nivel del sitio de contacto, las membranas pre y postsinápticas muestran mayor densidad electrónica y están asociadas con un material homogéneo, electrónicamente denso, adherido a la hoja interna de cada membrana. Están separadas por un espacio que varía de 160 a 290 Å de ancho, que contiene una sustancia homogénea, de densidad electrónica semejante a aquella observada en el material asociado a las membranas sinápticas (Figs. 8 al 10, 12).

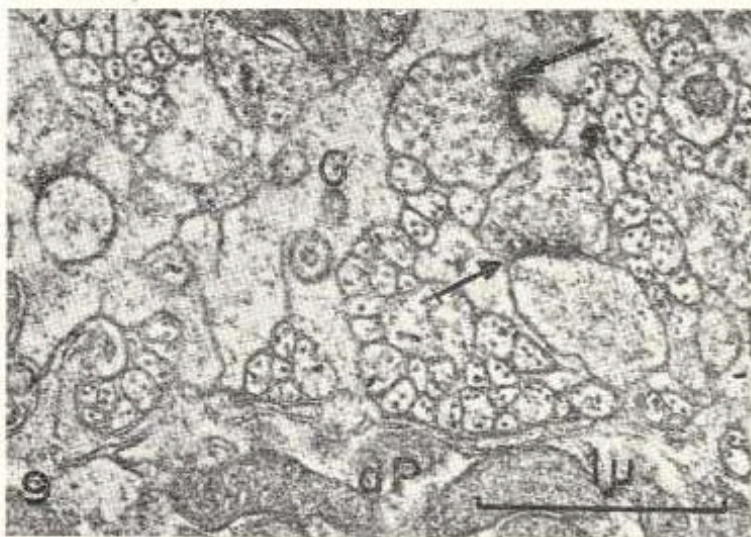


Fig. 9. Microfotografía electrónica de dos sinapsis espinosas típicas (flechas) rodeadas por citoplasma glial (G). Las membranas pre y postsinápticas aparecen engrosadas y de mayor densidad electrónica que el resto de la interfase axo-dentrítica no especializada. La membrana postsináptica muestra un material de alta densidad electrónica adherido a su superficie interna. Obsérvese la hendidura sináptica entre ambas membranas, la cual se continúa con el espacio extracelular. En la parte inferior de la figura se aprecia una dendrita de Purkinje (dP). Magnificación: 36.000 X.



Fig. 10. Microfotografía electrónica mostrando una fibra paralela (fp) en relación sináptica con dos espinas dendríticas de Purkinje (flechas). Magnificación: 36.000 X.

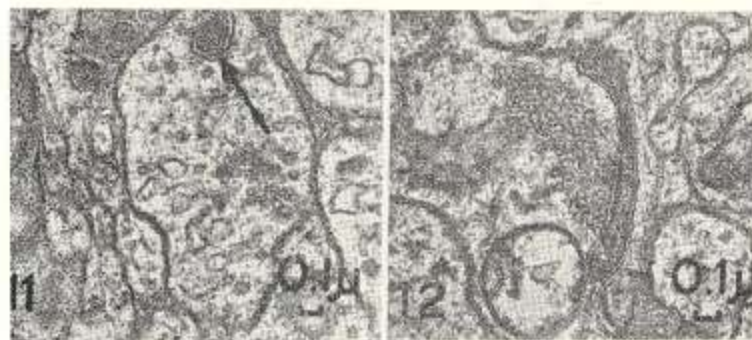


Fig. 11. Botón sináptico mostrando vesículas sinápticas agranulares de pequeño y mediano tamaño y una vesícula sináptica granular grande (flecha). Se observan además perfiles de membranas de forma redondeada u oval. Magnificación: 36.000 X.

Fig. 12. Contacto sináptico espinoso mostrando el botón sináptico de las fibras paralelas con microvesículas agrupadas hacia la membrana presináptica. El citoplasma postsináptico muestra un material de alta densidad electrónica. Magnificación: 36.000 X.

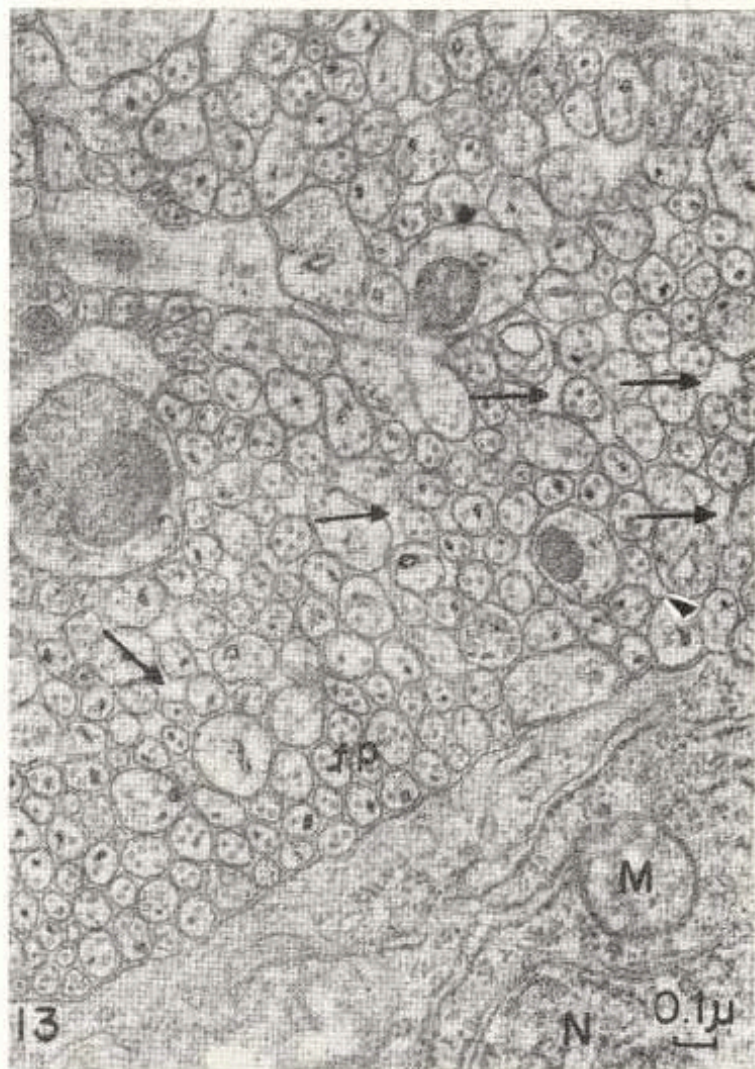


Fig. 13. Neurona estrellada de la capa molecular mostrando parte del núcleo (N). En su citoplasma se observan canaliculos del retículo endoplasmático rugoso dilatados y mitocondrias (M) con la matriz vacuolizada. La cisterna perinuclear está también dilatada. En la vecindad de la neurona estrellada se observan numerosas fibras paralelas (fp), separadas por espacios extracelulares considerablemente dilatados (flechas). Magnificación: 66.000 X.



Fig. 14. Neurona estrellada mostrando el núcleo (N) y un contacto sináptico axo-somático (flecha). Magnificación: 36.000 X.

Fig. 15. Microfotografía electrónica de una neurona estrellada mostrando un complejo de Golgi (Go), con vacuolas dilatadas, situado en la vecindad del núcleo (N). Se observan ribosomas libres (flechas) y cuerpos de inclusión densos. Magnificación: 36.000 X.

Fig. 16. Microfotografía electrónica del nucléolo de una neurona estrellada mostrando los diferentes componentes nucleolares: Cromatina asociada al nucléolo (C), el nucléolonema (flecha) y la "pars amorpha" (P). Magnificación: 36.000 X.

Generalmente, el contacto sináptico es de una fibra paralela con una espina dendrítica de Purkinje, sin embargo, en algunas microfotografías electrónicas se pueden observar dos fibras paralelas haciendo contacto con una espina dendrítica y hasta cuatro espinas dendríticas en relación con una fibra paralela. Frecuentemente la fibra paralela rodea casi completamente el extremo de la espina dendrítica. Su citoplasma es de densidad variable y contiene mitocondrias, perfiles de membrana y cisternas aplanadas del retículo endoplasmático liso. En aquellas microfotografías electrónicas donde el plano de la sección coincidió exactamente con el eje de la espina dendrítica, la longitud de ésta varió de 0,9 a 1,3 micras.



Fig. 17. Microfotografía electrónica mostrando varios contactos sinápticos axo-dendríticos (flechas). Los terminales presinápticos muestran vesículas sinápticas agranulares. Se observa un material homogéneo electrodenso adherido a la membrana postsináptica. La prolongación dendrítica (D) contiene canaliculos finos y perfiles de membrana. Magnificación: 36.000 X.

Además de las sinapsis espinosas, se observan sinapsis axodendríticas formadas por botones terminales que establecen contacto directo con un tallo dendrítico (Fig. 17). Los botones terminales contienen vesículas sinápticas agranulares, de aproximadamente 430 Å de diámetro, y mitocondrias. Se observa un material electrónicamente denso adosado a las membranas presináptica y postsináptica. El espacio sináptico es de aproximadamente 150 Å de ancho. No es posible identificar en secciones individuales a qué tipo de prolongaciones corresponden los elementos pre y postsinápticos. Presumiblemente estas sinapsis axodendríticas corresponden a la unión de los axones de las células estrelladas con las dendritas de Purkinje.

Interrelación glia-neurona.

Las ramificaciones dendríticas de Purkinje están cubiertas por un citoplasma claro, de naturaleza astrocitaria, el cual bordea las ramificaciones dendríticas más finas y los contactos sinápticos espinosos, reflejándose a nivel de la hendidura sináptica. Este citoplasma corresponde, de acuerdo con las descripciones hechas al microscopio óptico¹³, a la glia de Bergmann o de Fañanas. Contiene un material granular fino, cuerpos de inclusión densos, muy osmiofílicos, redondeados, de aproximadamente 0,25 micras de diámetro, canalículos delgados, dispuestos generalmente en sentido paralelo y cisternas aplanadas del retículo endoplasmático liso. En algunas microfotografías electrónicas, estas cisternas están dilatadas y su contenido es electrónicamente transparente. Se observa además, citoplasma glial circunscribiendo los haces compactados de las fibras paralelas (Fig. 8). Entre las fibras paralelas y las dendritas de Purkinje se observan células con características de oligodendrocitos, los cuales aparecen separados de estas prolongaciones por el citoplasma astrocitario de Bergmann (Figs. 3 y 4). Una descripción más detallada de la glia de la capa molecular será publicada posteriormente.

Neuronas estrelladas superficiales

Son de pequeño y mediano tamaño y generalmente de 8 a 13 micras de diámetro (Figs. 13 al 16). El citoplasma muestra escaso desarrollo del retículo endoplasmático, observándose muy

pocos canaliculos del reticulo endoplasmático rugoso, los cuales aparecen dilatados. Se encuentra en cambio abundante cantidad de ribosomas libres dispuestos en rosetas. Se observan, además, pequeñas vesículas del reticulo endoplasmático liso distribuidas en todo el citoplasma. Las mitocondrias son pleomórficas, hinchadas, con vacuclización de la matriz. El complejo de Golgi muestra el patrón convencional de membranas lisas formando sacos aplanados, vacuolas y vesículas. Se observó dilatación marcada de las vacuolas de Golgi. Se observan cuerpos de inclusión densos, presumiblemente lisosomas, redondeados, alargados o poligonales, de 0,1-0,3 micras de diámetro, algunos de los cuales muestran zonas claras en su interior.

El núcleo (Figs. 13 al 15), es redondeado u oval, limitado por una doble membrana, la cual muestra invaginaciones superficiales y profundas. Contiene generalmente un nucléolo bien desarrollado, en el cual puede distinguirse (Fig. 16) una fina capa de cromatina asociada al nucléolo, las bandas anastomóticas del "nucléolonema", intensamente teñidas, separadas por espacios vacuolares claros, y la "pars amorpha", constituida por un material dispuesto en partículas finas, de menor densidad electrónica que el "nucléolonema", que ocupa la porción central del cuerpo nucleolar.

En contacto con la membrana celular se observan contactos sinápticos somáticos (Fig. 14). Los botones presinápticos muestran numerosas vesículas redondas y claras, de aproximadamente 350 Å de diámetro. Las membranas pre y postsinápticas son electrónicamente más densas y están separadas por un espacio de aproximadamente 100 Å de ancho. Se observa un material homogéneo, electrónicamente denso, adosado a la membrana postsináptica y en la hendidura sináptica.

DISCUSION

Las dendritas de Purkinje del cerebello humano muestran características submicroscópicas similares a las ya reportadas en otros vertebrados^{4, 5, 15, 22}. Llamó la atención en nuestro estudio la alta densidad del citoplasma dendrítico observada en algunas microfotografías electrónicas. No sabemos hasta qué punto este hallazgo corresponde a un efecto de la fijación por el glutaralde-

hido, a sus características en el tejido normal, o al trastorno patológico existente.

Se observaron campos sinápticos extensos alrededor de las ramificaciones dendríticas de Purkinje, formados principalmente por sinapsis espinosas. En algunas secciones ultrafinas de la capa molecular es difícil hacer una identificación exacta de las diferentes fibras aferentes y las propias de esta capa, ya se trate de fibras paralelas, trepadoras, axones de células estrelladas y de cesta, y colaterales recurrentes de los axones de Purkinje, guiándose tan sólo por las características ultraestructurales y el curso de las diferentes prolongaciones neuronales³⁷. Para ello se requiere hacer estudios de secciones seriadas ultrafinas y métodos de degeneración muy selectivos³⁸. No obstante, la información proporcionada por los recientes estudios submicroscópicos en esta capa^{5, 15, 17, 22} en diferentes vertebrados, nos permiten interpretar con cierto margen de seguridad que las sinapsis espinosas que hemos descrito corresponden al sistema sináptico formado por las fibras paralelas y las dendritas de Purkinje. En esta interpretación hemos tenido en cuenta los siguientes criterios:

(1) Ha sido demostrado mediante microscopía de luz, utilizando la técnica de Golgi, que las fibras paralelas establecen contactos sinápticos, de paso, con las espinas dendríticas de Purkinje¹⁴. Estos estudios han sido correlacionados con observaciones submicroscópicas^{14, 15, 17, 22}, las cuales han demostrado la existencia de sinapsis espinosas del tipo I de Gray¹⁸, que corresponden a los contactos sinápticos con las fibras paralelas.

(2) Disposición geométrica: Las fibras paralelas se desplazan siguiendo un trayecto perpendicular al plano de orientación de las dendritas de Purkinje, lo cual configura sinapsis axoespinodendríticas cruciformes.

(3) No se observaron las características recientemente señaladas por Hamori y Szentagothai²⁴ para los contactos sinápticos con las fibras trepadoras, tales como trayecto longitudinal a lo largo de las dendritas de Purkinje, presencia de neurofilamentos, y configuración sináptica del tipo II de Gray.

Las fibras paralelas muestran engrosamientos fusiformes ("boutons de passage") a nivel de su paso por las dendritas de

Purkinje. El engrosamiento de los axones como forma de adaptación al contacto sináptico, ha sido también observado en diferentes áreas del sistema nervioso, tales como en la corteza cerebral³⁰ y en el hipocampo^{39, 42}. Los engrosamientos de las fibras paralelas contienen dos tipos de vesículas sinápticas: claras o agranulares y granulares o de centro denso. Las primeras son redondeadas y corresponden a aquellas descritas en las sinapsis tipo S por Wallberg⁴¹, Uchizono^{39, 40} y Bodian² y las cuales han sido relacionadas con las sinapsis excitatorias. Las vesículas sinápticas agranulares representan los sitios de almacenamiento de la acetilcolina⁹.

Los estudios electrofisiológicos, mediante registros intracelulares, realizados por Eccles y colaboradores^{10, 11, 12} demostraron que el sistema sináptico formado por las dendritas de Purkinje y las fibras paralelas es de naturaleza excitatoria. El hallazgo de sinapsis espinosas del tipo I de Gray y la existencia de vesículas sinápticas de tipo S de Wallberg, reportados en el presente trabajo, así como los estudios electrofisiológicos de Eccles y colaboradores, tienden a favorecer la idea de que en el cerebelo humano, este sistema sináptico es también de naturaleza excitatoria.

La existencia de vesículas sinápticas granulares o de centro denso, en tan escasa cantidad (una o dos en algunos botones sinápticos) es un hecho muy llamativo. Corresponde morfológicamente a las vesículas granulares grandes, tipo I de Grillo y Palay, descritas en el sistema nervioso autónomo²⁰ las cuales han sido relacionadas con los sitios de almacenamiento de las catecolaminas³. La presencia de vesículas agranulares y granulares permite sospechar que más de un transmisor químico se libera a nivel de algunas fibras paralelas, presumiblemente acetilcolina y noradrenalina. La presencia de vesículas sinápticas granulares en tan escasa proporción ha sido también reportada en otras regiones del sistema nervioso tales como en el giro dentado del hipocampo³⁹, en las motoneuronas espinales², en el tálamo³⁴, y en el "locus coeruleus"²⁷.

En el presente trabajo hemos reportado la existencia de sinapsis axodendríticas, las cuales presumiblemente corresponden a los contactos fibras trepadoras-dendritas de células estrelladas o a los contactos axodendríticos entre células estrelladas³⁵.

Se observó una íntima relación topográfica entre las dendritas de Purkinje y la glia de Bergmann o de Fañanas. Una relación glia-neurona en forma similar a la aquí descrita ha sido también encontrada en otras regiones del sistema nervioso central^{16, 28, 31}.

Las neuronas estrelladas superficiales muestran características citológicas semejantes a las ya descritas por el autor⁶ en la corteza cerebelosa del ratón. El aspecto edematoso que muestran las neuronas estrelladas podría ser debido a una fijación defectuosa, a la anoxia y al edema de la corteza cerebelosa debido a la presencia del tumor, o al trauma por maniobras quirúrgicas. Actualmente realizamos controles simultáneos con tejidos animales normales para tratar de aclarar este aspecto. Estas células contienen un nucléolo bien desarrollado, probablemente el sitio de síntesis de los ribosomas libres observados en el citoplasma.

Las neuronas estrelladas poseen sinapsis somáticas, las cuales corresponden presumiblemente a las conexiones de estas neuronas con las colaterales de Scheibel de las fibras trepadoras³⁵.

RESUMEN

Se estudiaron al microscopio electrónico cuatro muestras de la corteza cerebelosa de pacientes operados por diferentes alteraciones patológicas de la fosa posterior y del tronco cerebral. La corteza cerebelosa se fijó primariamente en glutaraldehído, luego en tetraóxido de osmio y se incluyó en Epon. Las dendritas de Purkinje contienen canalículos dendríticos, sistemas cisternales endoplasmáticos y numerosas mitocondrias. En su vecindad se observan numerosas sinapsis axoespinodendríticas del tipo I de Gray. Las fibras paralelas muestran engrosamientos o botones de paso a nivel de su contacto con la porción terminal ensanchada de las espinas dendríticas. Estos botones contienen numerosas vesículas sinápticas agranulares de 290-470 Å de diámetro. Se encuentran en menor proporción vesículas sinápticas agranulares de 630-700 Å de diámetro. Se observa una o dos vesículas granulares, de 660-930 Å de diámetro, en algunas fibras paralelas. Las dendritas de Purkinje, los haces de fibras paralelas y las sinapsis axoes-

pinodendríticas muestran un revestimiento glial de naturaleza astrocitaria, presumiblemente fibras de Bergmann o glia de Fañanas. Las neuronas estrelladas contienen escasos canaliculos del retículo endoplasmático rugoso y numerosos ribosomas libres. Los organelos celulares mostraron un aspecto edematoso, el cual no podemos decir si es debido al proceso de fijación o a la condición patológica del tejido. El núcleo contiene un nucléolo bien desarrollado. Se observaron sinapsis axosomáticas. Se discuten los hallazgos en relación con el conocimiento existente en varios vertebrados.

SUMMARY

Four surgical biopsy specimens of the cerebellar cortex obtained from patients with intracranial tumors were studied. The tissue was primarily fixed with glutaraldehyde, post-fixed with osmium tetroxide and embedded in Epon. Purkinje cell dendrites show dendritic canaliculi, endoplasmic sacs and numerous mitochondria. Parallel fibers establish Gray's type I synaptic contacts with the expanded ends of Purkinje dendritic spines by means of "boutons de passage". These boutons contain numerous agranular synaptic vesicles ranging from 290 to 470 A in diameter, a smaller proportion of 660 to 930 A agranular vesicles and occasionally in a few parallel fibers one or two dense-cored vesicles, about 660 to 930 A in diameter. The Purkinje cell dendrites, the parallel fiber bundles and the axo-spinodendritic synapses show a glial envelope, astrocytic in nature, presumably Bergmann fibers or Fañanas glia. The stellate neurons contain scarce rough endoplasmic reticulum canaliculi and numerous free ribosomes. The cell organelles, such as mitochondria and Golgi complex, exhibit a swollen appearance presumably reflecting perifocal edema or poor fixation. The nucleus contains a well developed nucleolus. Axo-somatic synapses were observed. The findings are discussed in relation with the existing knowledge in several vertebrates.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- 1 — BENKE, B.; HAMORI, J. "Elektronenmikroskopische Untersuchung der cerebellaren Rindenatrophie". *Acta Neuropathol.* (Berlin). 5: 275-287. 1965.
- 2 — BODIAN, D. "Synaptic types on spinal motoneurons; An electron microscopic study". *Bull. Johns Hopkins.* 119: 16-45. 1966.
- 3 — BONDAREFF, W. "Submicroscopic morphology of granular vesicles in sympathetic nerves of rat pineal body". *Z. Zellforsch.* 67: 211-218. 1965.
- 4 — CASTEJON, O. J. "Características submicroscópicas de las dendritas de Purkinje". *Invest. Clin.* No. 25: 89-108. 1968.
- 5 — CASTEJON, O. J. "Contactos sinápticos entre dendritas de Purkinje y fibras paralelas. Estudio con el microscopio electrónico". *Invest. Clin.* No. 25: 67-88. 1968.
- 6 — CASTEJON, O. J. "Observaciones microscópico-electrónicas a nivel de la capa molecular de la corteza cerebelosa". *Invest. Clin.* No. 27: 57-108. 1968.
- 7 — CASTEJON O. J. "Los sistemas cisternales endoplasmáticos de las dendritas de Purkinje del cerebelo humano". *Invest. Clin.* No. 26: 71-79. 1968.
- 8 — DAHL, V.; OLSEN, S.; BIRCH-ANDERSEN, A. "The fine structure of the granular layer in the human cerebellar cortex". *Acta Neurol. Scand.* 38: 81-97. 1962.
- 9 — DE ROBERTIS, E. "Ultrastructure and cytochemistry of the synaptic region". *Science.* 56: 907-914. 1967.
- 10 — ECCLES, J. "Functional meaning of the patterns of synaptic connections in the cerebellum". *Perspect. Biol. Med.* 8: 289-310. 1965.
- 11 — ECCLES, J. C.; LLINAS, R.; SASAKI, K. "Inhibitory system in the cerebellar cortex". *Proc. Aust. Ass. Neurol.* 3: 7-14. 1965.
- 12 — ECCLES, J. C.; LLINAS, R.; SASAKI, K. "The action of antidromic impulses on the cerebellar Purkinje cells". *J. Physiol.* 182: 316-345. 1966.
- 13 — FAÑANAS, J. R. "Contribución al estudio de la neuroglia del cerebelo". *Trab. Lab. Inv. Biol. Madrid.* 14: 163-179. 1916.
- 14 — FOX, C. A. "The structure of the cerebellar cortex". *Correlative Anatomy of the Nervous System*, Págs. 193-198. MacMillan Co. New York. 1962.
- 15 — FOX, C. A.; SIEGSMUND, K. A.; DUTTA, C. R. "The Purkinje cell dendritic branchlets and their relation with parallel fibres: Light and electron microscopic observations". Págs. 112-141. *Morphological and Biochemical Correlates of Neural Activity*. Cohen, M.; Snider, R. S. (Eds.) Hoeber Medical Division, Harper and Row. New York. 1964.

- 16 — FOX, C. A. "Observaciones en microscopía electrónica en las relaciones de las células de Purkinje-fibras de Bergmann". Congreso Panamericano de Anatomía. Archivos Mejicanos de Anatomía 8: 35. 1966.
- 17 — FOX, C. A.; HILLMAN, D. E.; SIEGESMUND, K. A.; DUTTA, C. R. "The primate cerebellar cortex: A Golgi and electron microscopic study". Prog. Brain. Res. 25: 174-225. 1967.
- 18 — GRAY, E. G. "Ultrastructure of synapse of the cerebral cortex and of certain specializations of neuroglial membranes". Lever, L. D. (Eds.) Edward Arnold Publisher. London. 1961.
- 19 — GRAY, E. G. "The granule cells, mossy synapses and Purkinje spine synapses of the cerebellum: light and electron microscope observations". J. Anat. Lond. 95: 345-356. 1961.
- 20 — GRILLO, M.; PALAY, S. S. "Granule-containing vesicles in the autonomic nervous system". Electron microscopy. Breese, S. S. (Ed.). Vol. 2, U-I. Academic Press. New York. 1963.
- 21 — HAGER, H. "Elektronenmikroskopische Untersuchungen Uber die Struktur der sogenannten Grundsubstanz in der Gross- und Kleinhirnrinde des Säugetieres". Arch. Psych. Ztschr. ges Neurol. 198: 574-600. 1959.
- 22 — HAMORI, J.; SZENTAGOTHAI, J. "The crossing-over synapses: An electron microscope study of the molecular layer in the cerebellar cortex". Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 15: 95-117. 1964.
- 23 — HAMORI, J.; SZENTAGOTHAI, J. "The Purkinje cell baskets: Ultrastructure of an inhibitory synapse". Acta Biol. Hung. 15(4): 465-479. 1965.
- 24 — HAMORI, J.; SZENTAGOTHAI, J. "Identification under the electron microscope of climbing fibres and their synaptic contacts". Exptl. Brain. Res. 1: 65-81. 1966.
- 25 — HERNDON, R. M. "The fine structure of the Purkinje cell". J. Cell Biol. 18: 167-180. 1963.
- 26 — HERNDON, R. M. "The fine structure of rat cerebellum. II. The stellate neurons, granule cells, and glia". J. Cell Biol. 23: 277-293. 1964.
- 27 — HOKFELT, T. "On the ultrastructural localization of noradrenaline in the central nervous system of the rat". Z. Zellforsch. 79: 110-117. 1967.
- 28 — KARLSSON, U. "Three-Dimensional studies of neurons in the lateral geniculate nucleus of the rat. II Environment of perikarya and proximal parts of their branches". J. Ultrastruct. Res. 16: 482-504. 1966.
- 29 — LAATSCH, R. H.; COWAN, W. M. "Electron microscopic studies of the dentate gyrus of the rat. I. Normal structure with special reference to synaptic organization". J. Comp. Neurol. 128: 359-395. 1966.
- 30 — MARIN PADILLA, M. "Cortical axo-espindendritic synapses in man: a Golgi study". Brain Res. 8: 196-200. 1968.

- 31 — McMAHAN, U. J. "Fine structure of synapses in the dorsal nucleus of the lateral geniculate body of normal and blinded rats". *Z. Zellforsch.* 76: 116-146. 1967.
 - 32 — PALAY, S. L.; McGEE-RUSSEL, S. M.; GORDON, S.; GRILLO, M. A. "Fixation of neural tissues for electron microscopy by perfusion with solutions of osmium tetroxide". *J. Cell Biol.* 12: 385-410. 1962.
 - 33 — PALAY, S. L. "The structural basis for neural actions". *Brain Function*. Vol. II. Págs. 69-108. Brazier, M. A. B. (Ed.). University of California Press. Berkeley. 1964.
 - 34 — PAPPAS, G. D.; COHEN, E. B.; PURPURA, D. P. "Fine structure of synaptic and nonsynaptic neuronal relations in the thalamus of the cat". Págs. 47-75. *The Thalamus*. Purpura, D.; Yahr, M. (Eds.). Columbia University Press. New York. 1966.
 - 35 — SCHEIBEL, M. E.; SCHEIBEL, A. B. "Observations on the intracortical relations of the climbing fibres of the cerebellum". *J. Comp. Neurol.* 101: 733-764. 1954.
 - 36 — SMITH, K. R. "The cerebellar cortex of the rabbit. An electron microscopic study". *J. Comp. Neurol.* 121: 459. 1963.
 - 37 — SZENTAGOTHAI, J. "Anatomical aspects of functional transformation". *Information Processing in the Nervous System*. Vol. III of Proceedings of the International Union of Physiological Sciences. XXII International Congress. Leiden, 1962.
 - 38 — SZENTAGOTHAI, J. "The use of degeneration methods in the investigation of short neuronal connections". *Prog. Brain Res.* Vol. 14. Págs. 1-32. Singer, M.; Schädé, J. P. (Eds.) Elsevier. New York. 1964.
 - 39 — UCHIZONO, K. "Morphological background of excitations and inhibition at synapses". *J. Electron Microscopy.* 17: 55-60. 1968.
 - 40 — UCHIZONO, K. "Characteristics of excitatory and inhibitory synapses in the central nervous system, of cat". *Nature.* 207: 642. 1965.
 - 41 — WALLBERG, F. "A special type of synaptic vesicles in boutons in the inferior olive". *J. Ultrastruc. Res.* 12: 237. 1965.
 - 42 — WESTRUM, L. E.; BLACKSTAD, T. W. "An electron microscopic study of the stratum radiatum of the rat. hippocampus (regio superior, CA1) with particular emphasis on synaptology". *J. Comp. Neurol.* 119: 281-309. 1962.
-