

# CAPITULO I

## Lectura Nro.1 ORGANIZACIÓN ANATÓMICA DEL SISTEMA NERVIOSO



## INDICE

INTRODUCCIÓN	Pág.3
1.1 Siete divisiones del sistema nervioso central	Pág.4
1.2 Cinco principios que gobiernan la organización de los principales sistemas funcionales	Pág.11
1.3 La corteza cerebral se ocupa del funcionamiento cognitivo	Pág.15

## INTRODUCCION

El sistema nervioso es la estructura más compleja de nuestro organismo y tiene una enorme importancia dado que participa en todas las funciones de nuestro cuerpo. Su integridad estructural y funcional es determinante para nuestro diario bienestar.

El encéfalo y la médula espinal son las estructuras centrales del sistema nervioso central. Los nervios y ganglios son los elementos involucrados en llevar y traer información a las estructuras centrales. Todas estas estructuras originan, controlan y supervisan todo lo que sentimos o hacemos, incluyendo nuestros pensamientos.

El cerebro de cada individuo es la base del Yo. Somos lo que nuestro cerebro es.

Por ello, este curso brinda a sus estudiantes una visión general del sistema nervioso y sus estructuras centrales y periféricas; así como, a nivel microscópico, de las células nerviosas, la comunicación entre ellas y algunos de los principales procesos y mecanismos que ocurren a nivel molecular.

Al final del curso, los estudiantes podrán de identificar y comprender los aspectos estructurales y funcionales del sistema nervioso a nivel macroscópico y microscópico; manejando conceptos básicos, nomenclaturas adecuadas y terminologías necesarias para el estudio de los módulos posteriores.

## 1.1 EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL TIENE SIETE DIVISIONES IMPORTANTES

Toda la conducta está mediada por el sistema nervioso central, que consta de la médula espinal y el encéfalo. El encéfalo está compuesto por seis regiones, cada una de las cuales se puede subdividir en varias áreas diferenciadas desde el punto de vista anatómico y funcional. Las seis partes principales del encéfalo son el bulbo, la protuberancia, el cerebelo, el mesencéfalo, el diencefalo y los hemisferios cerebrales o telencéfalo (Fig. 17-2).

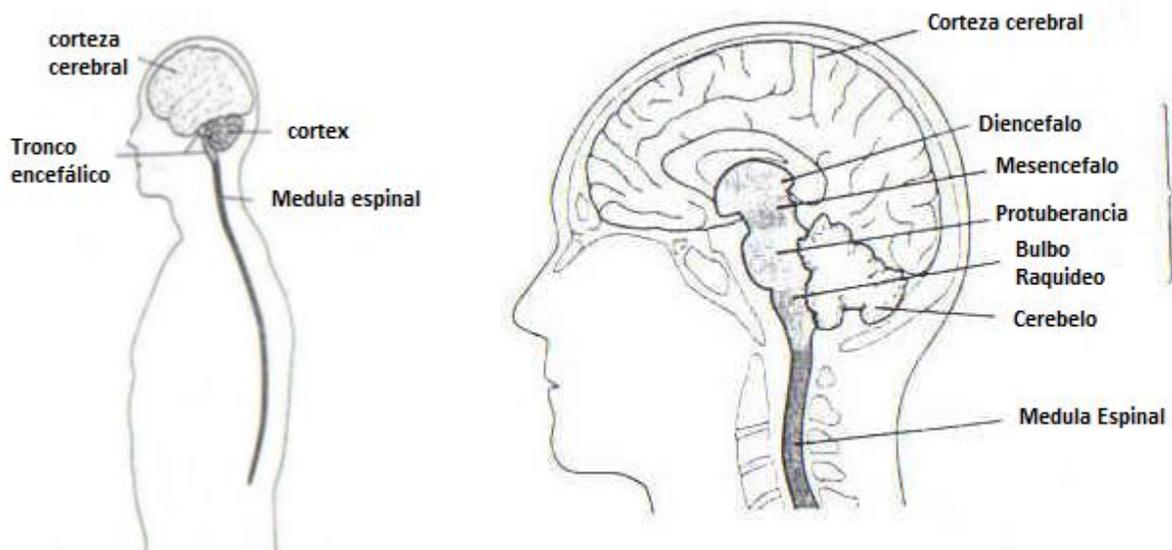


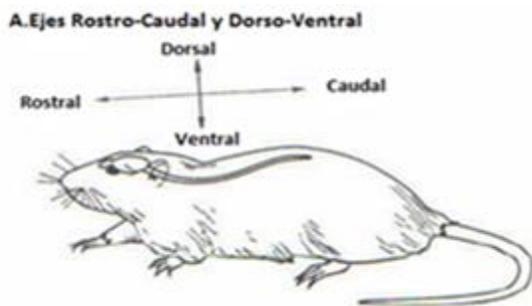
FIGURA 17-2 principales divisiones del sistema nervioso central

IZQUIERDA se muestra el encéfalo con un perfil del cuerpo humano, se ve la superficie lateral del encéfalo

DERECHA se muestra la cara interna del encéfalo junto con la médula espinal. Se indican las principales divisiones del encéfalo y la médula espinal (adaptado de Niuwenhuys y cols, 1988)

Las seis partes principales del encéfalo son:	Bulbo raquídeo
	Protuberancia
	Cerebelo
	Mecencéfalo
	Diencéfalo
	Hemisferios cerebrales (2)

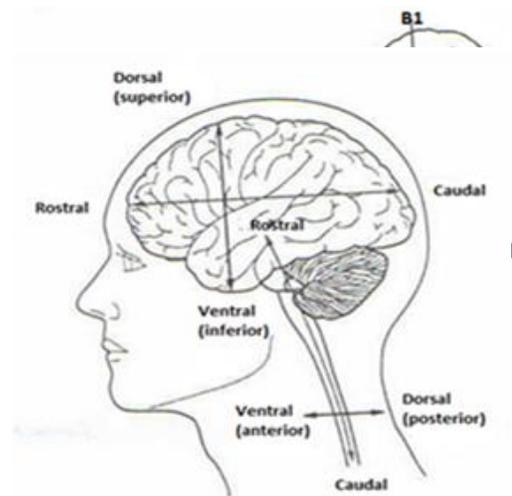
Cada una de estas divisiones se encuentra en los dos hemisferios del encéfalo, pero pueden diferir en su tamaño y su forma. La orientación de los componentes del sistema nervioso central en el seno del cuerpo se describe en referencia a tres ejes. (Fig. 17-3).



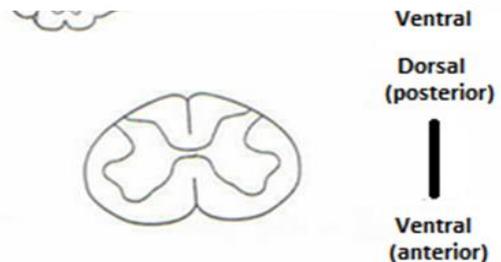
**FIGURA 17-3** El sistema nervioso central – encéfalo y médula espinal- está organizado siguiendo tres ejes principales (Adaptado de Martin, 1996)

*A. Rostral significa hacia la nariz y caudal hacia la cola. Dorsal quiere decir hacia la espalda del animal y ventral hacia la tripa. En mamíferos inferiores las orientaciones de estos dos ejes se mantienen a lo largo del desarrollo hasta la vida adulta. En los seres humanos y otros primates superiores el eje longitudinal se flexiona aproximadamente 110°. Debido a esta flexión los términos de posición se emplean de forma algo diferente dependiendo de si la parte del sistema nervioso central humano maduro está por encima o por debajo de la flexura. Por debajo de la flexura, en la médula espinal, rostral significa hacia la cabeza, caudal significa hacia el cóccix (el extremo inferior de la columna vertebral); ventral (anterior) significa hacia la tripa; y dorsal (posterior hacia la espalda, por encima de la flexura, rostral significa hacia la nariz; caudal hacia la parte posterior de la cabeza; ventral significa hacia la mandíbula; y dorsal hacia la parte superior de la cabeza. El término superior se emplea a menudo como sinónimo de dorsal, e inferior quiere decir lo mismo que ventral.*

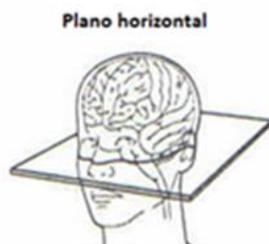
B. Medial significa hacia el centro del encéfalo y lateral hacia un lado.



C. Cuando se seccionan los encéfalos para su análisis, se hacen habitualmente siguiendo uno de los tres planos de espacio, horizontal, coronal o sagital.



C. Planos de corte



Plano horizontal



Plano coronal



Plano sagital

### 1.1.1 Médula espinal

La médula espinal es la parte más inferior del sistema nervioso central y, en muchos aspectos, la más simple. Se extiende desde la base del cráneo hasta la primera vértebra lumbar. La médula espinal recibe información sensitiva de la piel, las articulaciones y los músculos del tronco y las extremidades, y contiene las neuronas motoras responsables tanto de los movimientos voluntarios como reflejos.

A lo largo de su trayectoria la médula espinal varía de tamaño y de forma, dependiendo de si los nervios motores que surgen de ella inervan las extremidades o el tronco.

La médula se divide en la sustancia gris y la sustancia blanca que la rodea. La sustancia gris, que contiene los cuerpos neuronales, se divide normalmente en astas anteriores y posteriores (llamadas así porque la sustancia gris tiene forma de **H** en un corte transversal). El asta posterior contiene una disposición ordenada de neuronas sensitivas de relevo que reciben información de la periferia, mientras que el asta anterior contiene los núcleos motores que inervan los músculos específicos. La sustancia blanca está constituida por vías longitudinales de axones miélinicos que forman las vías ascendentes a través de las cuales la información sensitiva llega al encéfalo, y las vías descendentes portadoras de las órdenes motoras y las influencias reguladoras procedentes del mismo.

Las fibras nerviosas que conectan la médula espinal con los músculos y los receptores sensitivos de la piel están agrupadas en 31 pares de nervios raquídeos, cada uno de los cuales posee una división sensitiva que surge de la parte dorsal de la médula (la raíz dorsal) y una división motora que sale de la parte ventral (la raíz ventral). Las raíces dorsales llevan la información sensitiva de la piel y los músculos hacia la médula espinal. Las sensibilidades dolorosa, térmica y táctil son transmitidas por diferentes axones que discurren por las raíces dorsales.

La médula recibe también información sensitiva de los órganos internos. Las raíces ventrales son haces de axones de las neuronas motoras que salen de la médula e inervan los músculos. Las neuronas motoras de la médula espinal constituyen la “vía final común”, porque todos los niveles superiores del encéfalo que controlan la actividad motora terminan por actuar necesariamente a través de estas neuronas del asta anterior y sus conexiones a los músculos. Las raíces ventrales de ciertos niveles de la médula espinal comprenden también axones simpáticos y parasimpáticos.

Las tres divisiones siguientes del sistema nervioso central, por encima de la médula espinal (el bulbo raquídeo, la protuberancia y el mesencéfalo), se denominan en conjunto *tronco encefálico*.

El tronco encefálico se continúa con la médula espinal y contiene grupos diferenciados de células nerviosas que contribuyen a diversos sistemas sensitivos y motores. La aferencia sensitiva y la eferencia motora del tronco encefálico son transmitidas por 12 pares craneales que funcionalmente son análogos a los 31 nervios raquídeos. La médula espinal es la mediadora de la sensibilidad y el control motor del tronco y las extremidades, mientras que el tronco encefálico se ocupa de la sensibilidad y el control motor de la cabeza, el cuello y la cara.

El tronco encefálico es también el lugar de entrada de varios sentidos especiales, como el oído, el equilibrio y el gusto. Las neuronas motoras del tronco encefálico controlan los músculos de la cabeza y el cuello. Las neuronas del tronco encefálico son también mediadoras de muchos reflejos parasimpáticos, como la disminución del gasto cardíaco y la presión arterial, el aumento del peristaltismo del tubo digestivo y la constricción de las pupilas.

El tronco encefálico contiene las vías ascendentes y descendentes que transportan la información sensitiva y motora a otras divisiones del sistema nervioso central. Además, una red relativamente difusa de neuronas distribuidas por todo el núcleo del tronco del encéfalo, conocida como formación reticular, recibe un resumen de gran parte de la información sensitiva que entra en la médula espinal y el tronco encefálico y tiene importancia al influir en el grado de alerta del organismo.

### 1.1.2 Bulbo raquídeo

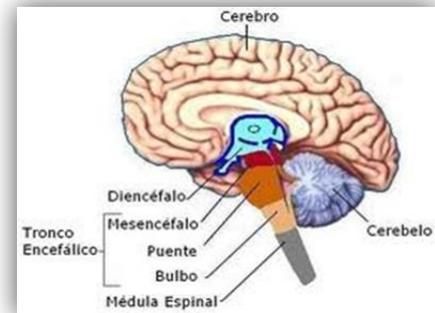
El bulbo raquídeo es la extensión rostral directa de la médula espinal y se parece a ella tanto en su organización como en la función. En el bulbo raquídeo hay grupos neuronales que participan en la regulación de la presión arterial y la respiración. El bulbo contiene también grupos neuronales que forman parte de los primeros relevos que participan en el gusto, el oído y el mantenimiento del equilibrio, así como el control de los músculos del cuello y la cara.

### 1.1.3 Protuberancia.

La protuberancia está situada rostralmente al bulbo raquídeo y forma una prominencia en la superficie ventral del tronco encefálico. La porción ventral de la protuberancia contiene un gran número de grupos neuronales, los núcleos protuberanciales, en los que hace relevo la información sobre el movimiento y la sensibilidad transmitida desde la corteza cerebral al cerebelo. La porción dorsal de la protuberancia contiene estructuras que participan en la respiración, el gusto y el sueño.

### 1.1.4 Mesencéfalo.

El mesencéfalo, la parte más pequeña del tronco encefálico, está en posición rostral a la protuberancia. Las neuronas del mesencéfalo establecen vínculos importantes entre los componentes de los sistemas motores, en especial el cerebelo, los ganglios basales y los hemisferios cerebrales. Por ejemplo, la sustancia negra, un núcleo diferenciado del mesencéfalo, proporciona aferencias importantes a una porción de los ganglios basales que regula los movimientos voluntarios. La sustancia negra es objeto de intenso interés clínico y de investigación porque sus neuronas dopaminérgicas están dañadas en la enfermedad de Parkinson, lo que tiene como consecuencia las profundas alteraciones motoras asociadas a la enfermedad.



El mesencéfalo contiene también componentes de los sistemas auditivo y visual. Finalmente, varias regiones del mesencéfalo están conectadas con los músculos oculares extrínsecos y son la vía principal de control de los movimientos oculares.

### 1.1.5 Cerebelo.

El cerebelo, situado sobre la protuberancia, contiene un número mayor de neuronas que cualquier otra subdivisión del encéfalo, incluidos los hemisferios cerebrales. Sin embargo sus tipos neuronales son relativamente escasos, los que hace que sus circuitos sean bien conocidos.

La superficie, o corteza cerebelosa, está dividida en varios lóbulos separados por cisuras netamente visibles. El cerebelo recibe aferencias somatosensoriales de la médula espinal, información motora de la corteza cerebral, y aferencias sobre el equilibrio procedente de los órganos vestibulares del oído interno. Es importante para mantener la postura y para coordinar los movimientos de la cabeza y los ojos, y participa también en el ajuste fino de los movimientos musculares y en el aprendizaje de las habilidades motoras.

En el pasado el cerebelo se consideraba una estructura puramente motora, pero los estudios modernos de imagen funcional del cerebro humano han revelado que también participa en el lenguaje y otras funciones cognitivas. En la base de estas funciones está una importante entrada de información de las regiones de asociación sensitiva de la neocorteza a los núcleos protuberanciales.

### 1.1.6 Diencefalo

El diencefalo contiene dos subdivisiones importantes; el tálamo y el hipotálamo. El *tálamo* es un eslabón esencial en la transferencia de la información sensitiva (diferente de la olfatoria) desde los receptores periféricos a las regiones de procesamiento sensitivo de los hemisferios cerebrales.

Anteriormente se pensaba que el tálamo sólo actuaba como estación de relevo de la información sensitiva que se dirigía a la neocorteza, pero en la actualidad está claro que desempeña un papel de control de entrada y modulador en la transmisión de la información sensitiva. En otras palabras, el tálamo determina si la información sensitiva alcanza la consciencia en la neocorteza.

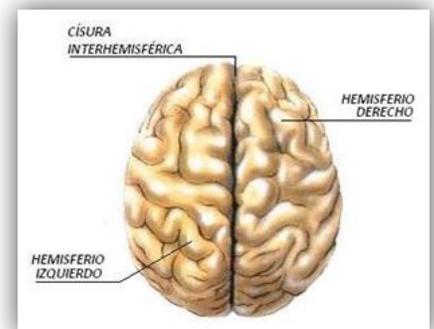
El tálamo participa en la integración de la información motora del cerebelo y los ganglios basales y transmite esta información a las regiones de los hemisferios cerebrales que se ocupan del movimiento. El diencefalo tiene también regiones a las que se atribuye, como a la formación reticular, influencia en los niveles de atención y consciencia.

El hipotálamo está en situación ventral al tálamo y regula varias conductas esenciales para la homeostasis y la reproduc-

ción. Por ejemplo, controla diversas funciones corporales, como el crecimiento, el comer, el beber y la conducta maternal, regulando las secreciones de la hipófisis. El hipotálamo influye también en la conducta por su amplia red de conexiones aferentes y eferentes con la práctica totalidad del sistema nervioso central. Es un componente esencial del sistema de motivación del cerebro, iniciando y manteniendo conductas que el organismo encuentra gratificadoras. Una parte del hipotálamo, el núcleo supraquiasmático, regula los ritmos circadianos, conductas cíclicas arrastradas por el ciclo luz-oscuridad diario.

### 1.1.7 Hemisferios cerebrales

Los hemisferios cerebrales forman la región más grande del encéfalo humano. Consisten en la corteza cerebral, la sustancia blanca subyacente, y tres estructuras profundas; los ganglios basales, el núcleo amigdalino y la formación del hipocampo. Los hemisferios cerebrales se ocupan de funciones perceptivas, motoras y cognitivas, incluidas en la memoria y la emoción. Los dos hemisferios están conectados entre sí por el cuerpo calloso, un conjunto llamativo de fibras que conectan regiones simétricas en ambos hemisferios.



El cuerpo calloso, visible en la cara medial de los hemisferios, es la mayor de las comisuras, estructuras que contienen fibras que unen fundamentalmente regiones similares del lado izquierdo y derecho del encéfalo. El núcleo amigdalino está relacionado con la conducta social y la expresión de las emociones, el hipocampo con la memoria y los ganglios basales con el control de los movimientos finos.

## 1.2 Cinco principios gobiernan la organización de los principales sistemas funcionales

El sistema nervioso central consiste en varios sistemas funcionales diferenciados. Existen, por ejemplo, sistemas diferenciados para cada una de las modalidades de sensación (tacto, vista, oído, gusto, olfato) y para la acción.

### Principios que gobiernan la organización de los principales sistemas funcionales

- Los componentes de un sistema funcional están conectados por vías identificables
- Cada parte del encéfalo se proyecta de manera ordenada hacia la siguiente
- Los sistemas funcionales tienen una organización jerárquica
- Los sistemas funcionales de un lado del cerebro controlan el lado contrario del cuerpo
- En cada sistema funcional intervienen varias regiones del encéfalo

#### 1.2.1 En cada sistema funcional intervienen varias regiones del encéfalo que desempeñan diversas tareas de procesamiento de la información.

Los circuitos nerviosos de varios sistemas funcionales discurren en parte a través de las mismas estructuras encefálicas. Por ejemplo, en varios sistemas sensitivos, los receptores de la periferia se proyectan hacia una o más regiones de la médula espinal, el tronco encefálico y el tálamo. El tálamo se proyecta hacia las cortezas sensitivas primarias, que a su vez tienen proyecciones hacia otras regiones de la corteza cerebral. Así, una estructura puede contener componentes de varios sistemas funcionales.

Los componentes de un sistema funcional reciben a menudo el nombre de repetidores por su organización en serie. El término repetidor induce a confusión, porque implica paso de información sin modificación. De hecho, en cada paso a la información experimenta transformaciones, y rara vez la salida de una etapa de un sistema funcional es igual que la entrada. La información puede ampliarse o atenuarse en una etapa del sis-

tema, por ejemplo, dependiendo del grado de vigilancia del animal. En cada etapa es típico que una sola neurona reciba entradas de miles de neuronas presinápticas, y es la suma de todas estas influencias la que gobierna la salida de la neurona hacia la siguiente etapa.

Aunque en cada etapa del procesamiento de la información intervienen diversas neuronas, estas neuronas pertenecen a dos clases funcionales: neuronas principales (o de proyección) e interneuronas locales. Los axones de las neuronas principales transmiten información a la siguiente etapa del sistema. Las interneuronas pueden recibir entradas de las mismas fuentes que las células principales, pero sólo entran en contacto con células locales que participan en la misma etapa de procesamiento. Así como las neuronas principales tienden a excitar a las neuronas sobre las cuales se proyectan, las interneuronas a menudo inhiben sus neuronas de actuación.

### 1.2.1 Los componentes de un sistema funcional están conectados por vías identificables

Los axones que abandonan un componente de un sistema funcional están agrupados en una vía que se proyecta al siguiente componente. Cada vía está localizada aproximadamente en la misma región en todos los encéfalos. Así, es posible ver a simple vista muchos grandes haces de axones en el cerebro, que fueron denominados por los neuroanatomistas clásicos. Por ejemplo, es llamativa la proyección de las vías piramidales, desde la corteza cerebral a la médula espinal. El cuerpo calloso es otro destacado haz de fibras. La mayoría de las vías no son tan llamativas pero se pueden demostrar con las modernas técnicas neuroanatómicas de rastreo.

### 1.2.2 Cada parte del encéfalo se proyecta de manera ordenada hacia la siguiente, creando así mapas topográficos

Una de las características más llamativas de la organización de la mayoría de los sistemas sensitivos es que la superficie receptora periférica –la retina ocular, la cóclea del oído interno, y la superficie de la piel- está representada topográficamente a través de las sucesivas etapas de procesamiento. Por ejemplo,

grupos de células vecinas en la retina se proyectan a grupos de células contiguas en la porción visual del tálamo, que a su vez se proyectan hacia regiones vecinas en la corteza visual. De esta forma se crea un mapa nervioso ordenado de información de la superficie receptiva que se retiene en los sucesivos niveles del encéfalo.

Estos mapas nerviosos no sólo reflejan la posición del receptor sino también su densidad, puesto que la densidad de la inervación determina el grado de sensibilidad a los estímulos sensitivos. Por ejemplo, la región central de la retina, la fovea, posee la mayor densidad de receptores y por ello logra la mayor agudeza visual. En correspondencia con ello, el área de la corteza visual destinada a la información procedente de la fovea es mayor que la que representa la retina periférica, donde la densidad de receptores (y la agudeza visual) es menor.

En el sistema motor, las neuronas que regulan determinadas partes del cuerpo forman grupos para constituir un mapa motor; el mapa motor mejor definido es el de la corteza motora primaria. El mapa motor, como los mapas sensitivos, no representa por igual cada parte del cuerpo. La extensión de la representación de cada parte del cuerpo refleja la densidad de inervación de esa parte y por lo tanto la finura del control necesario para sus movimientos.

#### 1.2.4 Los sistemas funcionales tienen una organización jerárquica

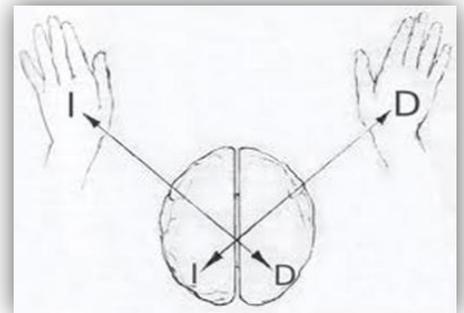
En la mayoría de los sistemas cerebrales el procesamiento de la información está organizado de forma jerárquica. En el sistema visual, por ejemplo, cada neurona del cuerpo geniculado lateral (en el interior del tálamo) responde a un punto de luz en una determinada región del campo visual. Los axones de varias neuronas talámicas vecinas convergen sobre células de la corteza visual primaria, donde cada célula sólo se activa cuando está activa una configuración determinada de células. Por ejemplo, una célula cortical puede descargar cuando las aferencias señalan una barra de luz en una determinada orientación.

A su vez, las células de la corteza visual primaria convergen sobre células individuales de la corteza de asociación. Estas células responden incluso de forma más selectiva a la informa-

ción, por ejemplo, una barra de luz que se mueve en determinada dirección. La información pasa, tanto en serie como en paralelo, a través de 35 regiones corticales, o más, dedicadas al procesamiento de la información visual. En fases muy avanzadas del procesamiento de la información en la corteza, las neuronas individuales responden a información muy compleja, como la forma de una cara.

### 1.2.5 Los sistemas funcionales de un lado del cerebro controlan el lado contrario del cuerpo

Una característica importante, pero todavía no explicada, de la organización del sistema nervioso central es que la mayoría de las vías nerviosas son simétricas bilateralmente y cruzan al lado opuesto (contralateral) del encéfalo o la médula espinal. El resultado es que las actividades sensitivas y motoras de un lado del cuerpo están gobernadas por el hemisferio cerebral del lado contrario. Así, el movimiento de la parte izquierda del cuerpo está controlado en gran medida por neuronas de la corteza motora derecha.



Las vías de los diferentes sistemas se cruzan a distintos niveles del encéfalo. Por ejemplo, las vías ascendentes del dolor cruzan al lado opuesto en la médula espinal casi inmediatamente después de penetrar en el sistema nervioso central. Sin embargo, la vía de la sensibilidad táctil final, asciende por el mismo lado de la médula espinal hasta el bulbo, donde realiza la primera sinapsis. Allí las fibras de segundo orden se cruzan hacia el tálamo del lado contrario. Esta clase de cruzamientos en el tronco encefálico y en la médula espinal recibe el nombre de decusaciones.

## 1.3 LA CORTEZA CEREBRAL SE OCUPA DEL FUNCIONAMIENTO COGNITIVO

Aunque muchas funciones que mantienen la vida están gobernadas por regiones de la médula espinal, el tronco, encefálico y el diencefalo, es la corteza cerebral –la fina capa externa de los hemisferios cerebrales– la responsable de gran parte del

planeamiento y la ejecución de acciones en la vida diaria. Filogenéticamente, la corteza cerebral humana es la más elaborada, y buena parte de la neurociencia moderna intenta comprender el funcionamiento y los trastornos de la corteza humana.

La corteza cerebral tiene una forma muy plegada, constituida por surcos (cisuras y surcos) separados por regiones elevadas (circunvoluciones). Se desconoce la razón exacta de este plegamiento. Es probable que surgiera en el transcurso de la evolución para dar acomodo al crecimiento número de neuronas. El espesor de la corteza no varía sustancialmente en las distintas especies y siempre está en torno a 2 a 4 mm. Sin embargo, el área de superficie es mucho mayor en los primates superiores, en especial en el cerebro humano. El número de neuronas de la corteza cerebral es uno de los determinantes esenciales de su capacidad de procesamiento de la información. Como veremos a continuación, la neocorteza está organizada en capas funcionales.

La información se procesa en la neocorteza a través de las capas en conjuntos interconectado de neuronas llamados columnas, o módulos. El aumento de la superficie de la corteza permite un mayor número de módulos y por lo tanto brinda una capacidad mayor de procesar información.

### 1.3.1 La corteza cerebral se divide anatómicamente en cuatro lóbulos.

La corteza cerebral se divide en cuatro lóbulos principales denominados por los huesos que los cubren: frontal, parietal, temporal y occipital (Figs. 17-4 y 17-5). Por ejemplo, el lóbulo temporal tiene regiones diferenciadas que desempeñan funciones auditivas, visuales o de memoria. Otras dos regiones de la corteza cerebral son la corteza del cíngulo, que rodea la superficie dorsal del cuerpo calloso, y la corteza insular (ínsula), que no es visible en la superficie por el crecimiento sobre ella de los lóbulos frontal, parietal y temporal. (La porción de la corteza cerebral que sepulta la ínsula en la cisura de Silvio recibe el nombre de opérculo.

Los cuatro lóbulos se definen de forma notoria por llamativos surcos de la corteza cuya posición en los diferentes cerebros humanos es relativamente constante. Una de las muescas más acusadas de la corteza cerebral, la cisura de Silvio o surco lateral, separa el lóbulo temporal de los lóbulos frontal y parietal. La corteza de la ínsula forma el límite medial del surco lateral. Otra muestra importante, la cisura central o de Rolando, discurre por la parte medial y lateral sobre la superficie dorsal del hemisferio y separa los lóbulos frontal y parietal (Fig. 17-4).

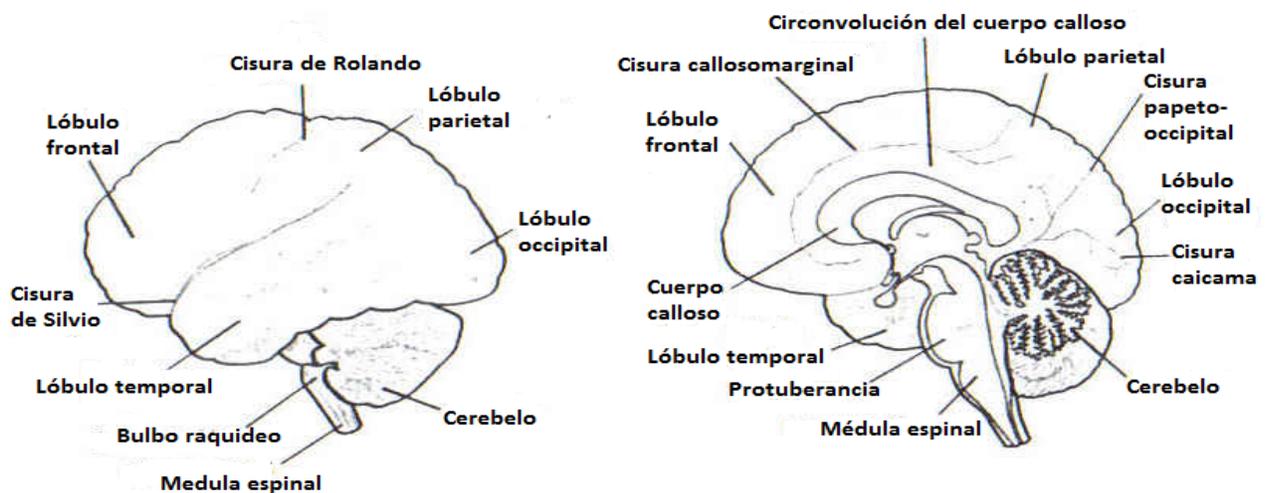
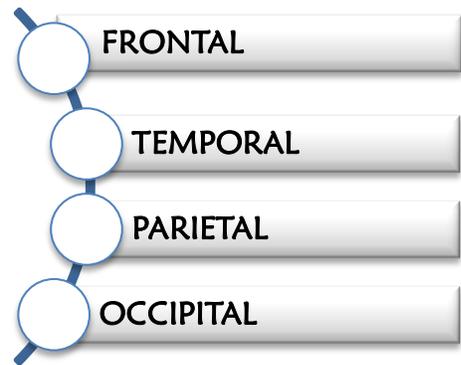


Figura 17-4. Los principales lóbulos de la corteza cerebral, algunas cisuras importantes, y otras regiones del encéfalo, representadas en una visión lateral (izquierda) y medial (derecha) del encéfalo humano. (Adaptada de Martín, 1989.)

Pierre Paul Broca fue el primero en llamar la atención sobre la continuidad de las partes mediales de los hemisferios cerebrales, donde porciones de los lóbulos frontal, parietal y temporal rodean y bordean los ventrículos cerebrales llenos de líquido. Broca denominó a esta región lóbulo límbico (en latín *limbus*, borde). El lóbulo límbico no se considera ya una de las principales subdivisiones de la corteza cerebral. Sin embargo, la corteza del cíngulo, que rodea el cuerpo caloso (Fig. 17-5), se considera una división diferenciada de la neocorteza, como corteza de la ínsula.

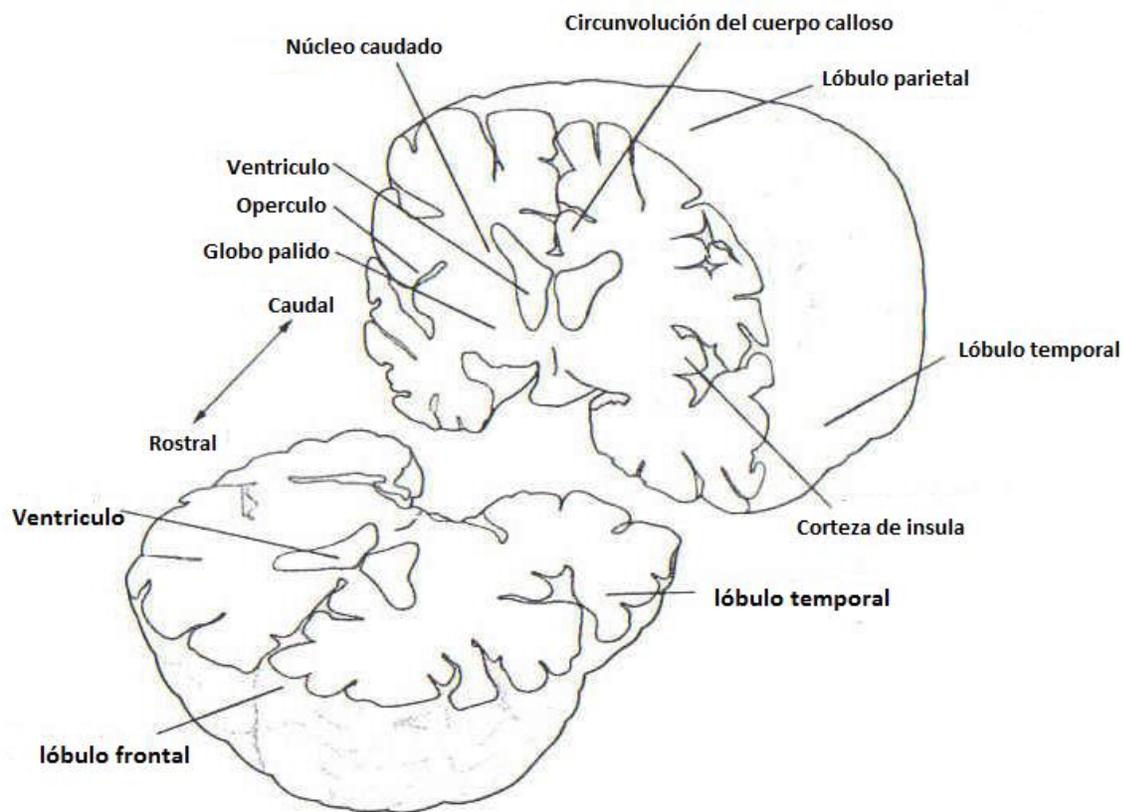


Figura 17-5. Algunas estructuras de los hemisferios cerebrales no son visibles desde la superficie del encéfalo. Por ejemplo, los ganglios basales (núcleo caudado y globo pálido) y la corteza de la ínsula sólo son visibles después de cortar el encéfalo. Las grandes cavidades del interior del encéfalo denominadas ventrículos están llenas de líquido cefalorraquídeo. (Adaptado de Englund y Wakely, 1991).

### 1.3.2 La corteza cerebral tiene regiones funcionalmente diferenciadas.

Muchas áreas de la corteza cerebral se ocupan fundamentalmente del procesamiento de la información sensitiva o de la emisión de órdenes motoras. Además, un área dedicada a una modalidad sensitiva concreta o a la función motora comprende varias áreas especializadas con diferentes funciones en el procesamiento de la información. Estas áreas se conocen como áreas sensitivas o motoras primarias, secundarias o terciarias, dependiendo de su proximidad a las vías sensitivas o motoras periféricas. Por ejemplo la corteza motora primaria es la mediadora de los movimientos voluntarios de las extremidades y el tronco, y se denomina primaria porque contiene neuronas que se proyec-

tan directamente hacia la médula espinal para activar las neuronas motoras somáticas.

Las áreas sensitivas primarias reciben gran parte de su información directamente del tálamo; sólo hay unas pocas escalas sinápticas interpuestas entre el tálamo y los receptores primarios.

La corteza visual primaria está en localización caudal en el lóbulo occipital y se asocia predominantemente a la llamativa cisura calcarina (Fig. 17-4). La corteza auditiva primaria está localizada en el lóbulo temporal, donde asienta en una serie de circunvoluciones (circunvoluciones de Heschl) sobre la cisura de Silvio. La corteza somatosensitiva primaria está localizada en posición caudal a la cisura de Rolando, en la circunvolución poscentral del lóbulo parietal.

Cada área sensitiva primaria transmite información a un área vecina de orden superior (o área de asociación unimodal) que depura la información de una sola modalidad sensitiva. Cada área de orden superior envía sus señales de salida a una de las tres áreas de asociación multimodales que integran la información de dos modalidades sensitivas o más, y coordinan esta información con planes de acción (...).

La corteza motora primaria, localizada en posición inmediatamente rostral a la cisura de Rolando, está en relación íntima con los sistemas motores de la médula espinal. Las células corticales influyen en las neuronas del asta anterior de la médula espinal responsables de los movimientos musculares. Las áreas sensitivas primarias de la corteza son los lugares iniciales de procesamiento de la información sensitiva, mientras que la corteza motora primaria es el lugar final de la corteza de elaboración de las órdenes motoras. Las áreas motoras de orden superior, localizadas rostralmente a la corteza motora primaria en el lóbulo frontal, computan programas de movimiento que son transmitidos a la corteza motora primaria para su puesta en práctica.

### 1.3.3 La corteza cerebral está organizada en capas.

La corteza cerebral está organizada en capas celulares. El número de capas y los detalles de su organización varían en toda la corteza. La forma más típica de neocorteza contiene seis capas, numeradas desde la capa más externa (piamadre) de la corteza hasta la sustancia blanca (Figura 17-6).

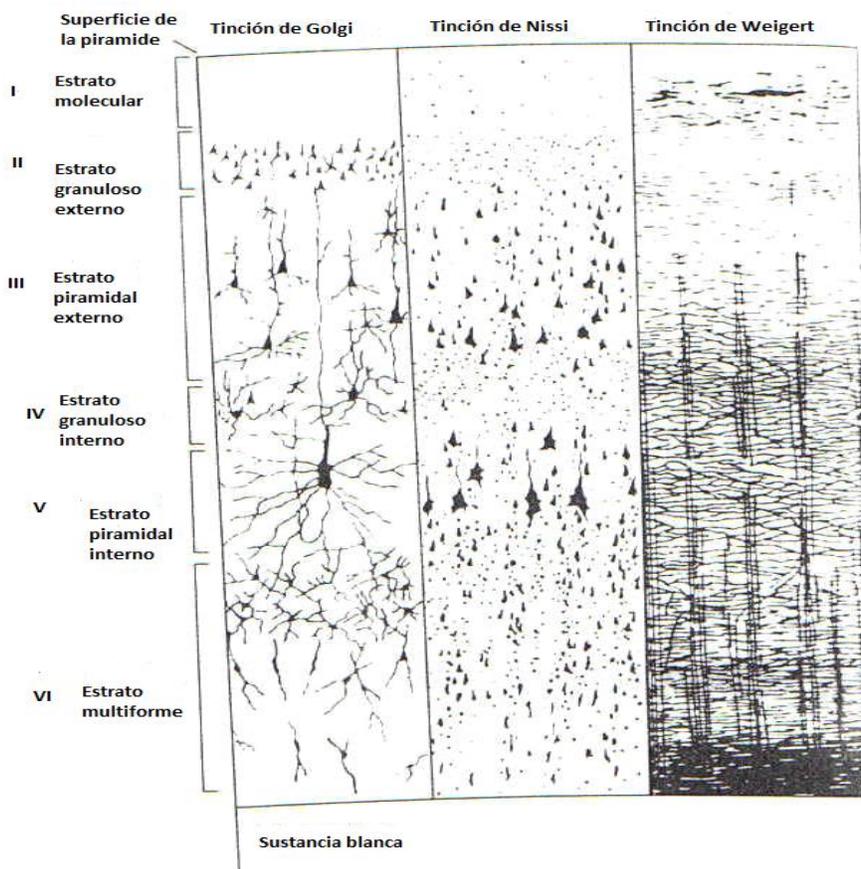


Figura 17-6. Las neuronas de la corteza cerebral están dispuestas en capas características. El aspecto de la corteza depende de lo que se emplea para teñirla. La tinción de Golgi pone de manifiesto cuerpos neuronales y árboles dendríticos. El método de Nissl muestra cuerpos celulares y dendritas proximales. Una tinción de Weigert para fibras mielínicas revela el tipo de distribución de los axones. (Tomada de Heimer, 1994.).

La capa I es una capa acelular llamada estrato molecular. Está ocupada por las dendritas de células situadas a mayor profundidad y por axones que la atraviesan o forman conexiones en esta capa.

La capa II está compuesta fundamentalmente por pequeñas células esféricas llamadas gránulos y por lo tanto se denomina estrato granuloso externo.

La capa III contiene diversos tipos celulares, muchos de los cuales son de forma piramidal; es típico que las neuronas localizadas en la parte más profunda de la capa III sean mayores que las más superficiales. La capa III se denomina estrato piramidal externo o neuronal.

La capa IV, como la II, está compuesta fundamentalmente por gránulos y se denomina estrato granuloso interno.

La capa V, estrato piramidal interno, está constituida fundamentalmente por células de forma piramidal que por lo general son mayores que las de la capa III.

La capa VI es una capa bastante heterogénea de neuronas y se conoce por tanto como estrato polimorfo o multiforme. Se mezcla con la sustancia blanca que forma el límite profundo de la corteza y lleva axones desde y hacia la corteza.

Aunque cada capa de la corteza cerebral se define fundamentalmente por la presencia o ausencia de cuerpos neuronales, contiene también otros elementos. Así, las capas I a III contienen las dendritas apicales de las neuronas cuyos cuerpos celulares se sitúan en las capas V y VI, mientras que las capas V y VI contienen las dendritas basales de las neuronas cuyos cuerpos están en las capas III y IV.

El perfil de aferencias a una determinada neurona cortical depende más de la distribución de sus dendritas que de la localización de su cuerpo celular.

No todas las regiones corticales poseen la misma organización laminar. Por ejemplo, la circunvolución precentral, que funciona como corteza motora primaria, prácticamente carece de estrato granuloso interno (capa IV) y por lo tanto recibe el

nombre de corteza agranular. Por el contrario la región de la corteza occipital que actúa como corteza visual primaria tiene una capa IV extremadamente prominente que normalmente se subdivide todavía en tres subcapas por lo menos (Fig. 17-7). Estas dos áreas corticales son las más fáciles de identificar en cortes histológicos.

La prominencia o la falta de prominencia de la capa IV puede entenderse en relación con sus conexiones con el tálamo.

La capa IV es objetivo principal de la información sensitiva procedente del tálamo.

En animales muy visuales, como los seres humanos, el cuerpo geniculado lateral genera una gran aferencia muy organizada a la capa IV de la corteza visual primaria. Por otra parte la corteza motora es fundamentalmente una región de salida de la neocorteza recibe escasa información sensitiva directamente del tálamo.

La estructura laminar característica de la corteza visual primaria o la corteza motora no es típica de la superficie neocortical. Sin embargo los pioneros del estudio de la corteza cerebral, como Korbinian Brodmann, emplearon la prominencia relativa de las capas situadas por encima y por debajo de la capa IV, el tamaño celular o las características de agrupación de las células para definir los límites entre las distintas áreas. Basándose en estas diferencias, Brodmann dividió la corteza cerebral en 47 regiones citoestructurales (Fig. 17-7).

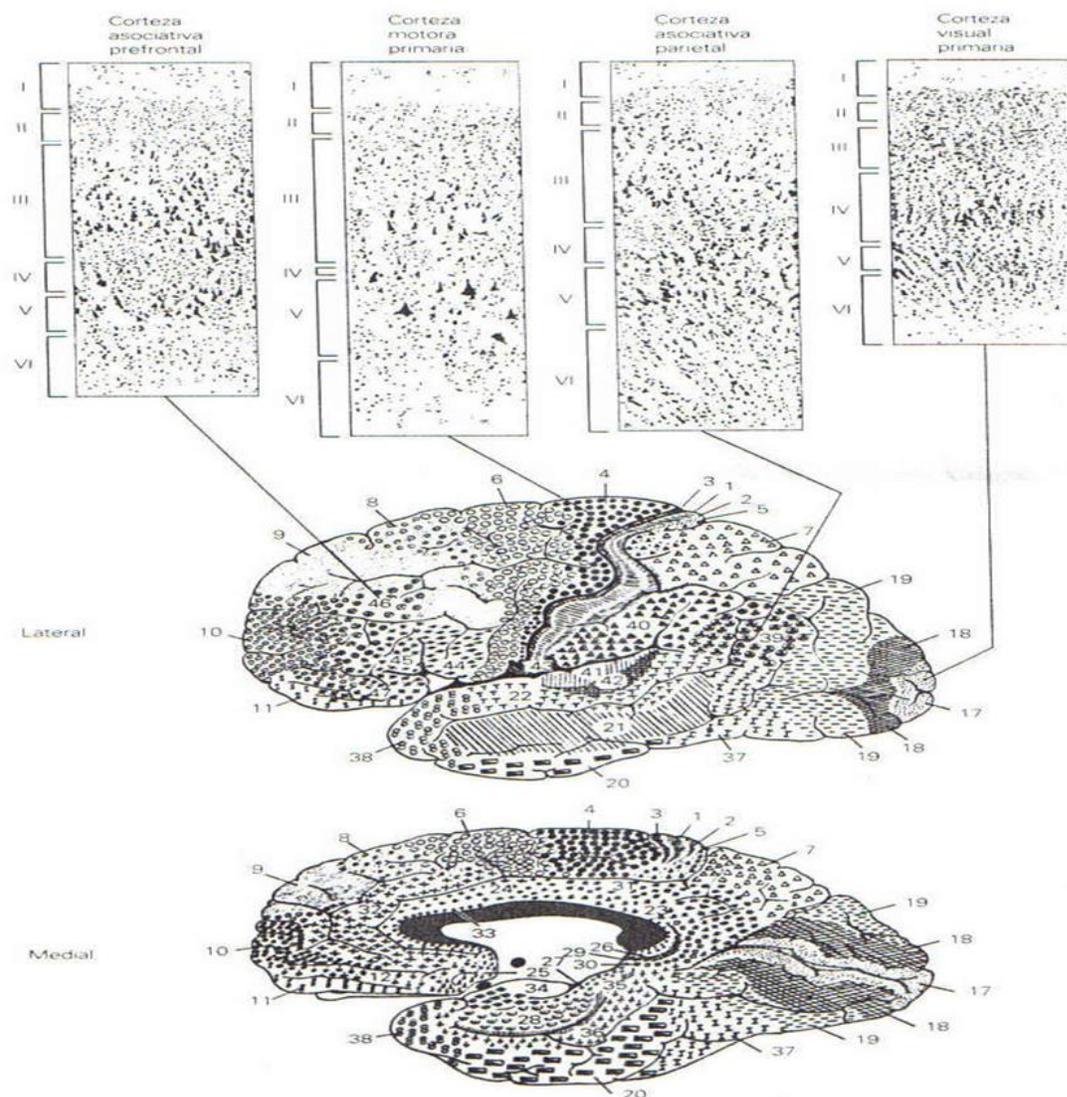


Figura 17-7. La prominencia de determinadas capas celulares de la corteza cerebral varía en toda la corteza. Las cortezas sensitivas, como la visual, tienden a tener muy llamativo el estrato granuloso interno. En las cortezas motoras, como la corteza motora primaria, la capa IV es exigua pero las capas de salida, como la V, son llamativas. Estas diferencias indujeron a Brodmann y otros que trabajaron en torno a los albores del siglo XX a dividir el cerebro en diversas regiones citoestructurales. La subdivisión de Brodmann (1909) que se muestra en la mitad inferior de esta ilustración es un análisis clásico !pero se basaba en un solo encéfalo humano! (Tomada de Martín, 1996).

Aunque la división de Brodmann parece coincidir en parte con la información más reciente sobre las funciones de la neocorteza, el método citoestructural no captura por sí solo las sutilezas o variedad de las funciones de todas las regiones diferenciadas de la corteza. Por ejemplo, Brodmann enumeró cinco regiones (áreas 17-21) relacionadas con la función visual en el mono. Por el contrario, la moderna neuroanatomía de conexión y la electrofisiología han identificado al menos 35 regiones corticales funcionalmente diferenciadas en el seno de la región estudiada por Brodmann.

### 1.3.4 Las capas organizan las aferencias y eferencias.

¿Qué significado funcional tiene la organización en capas? La neocorteza recibe aferencias del tálamo, de otras regiones corticales de ambos lados del encéfalo, y de otras diversas fuentes. Las eferencias de la neocorteza se dirigen también a varias regiones del encéfalo, como otras regiones de la neocorteza de ambos lados del encéfalo, los ganglios basales, los núcleos de la protuberancia, y la médula espinal. Las diferentes aferencias que acceden a la neocorteza parecen ser procesadas de maneras diferentes, y las eferencias de la neocorteza proceden de diferentes poblaciones de neuronas. La estructura en capas de neuronas proporciona un medio eficiente de organizar las relaciones aferencias-eferencias de las neuronas neocorticales (Figura 17-8).

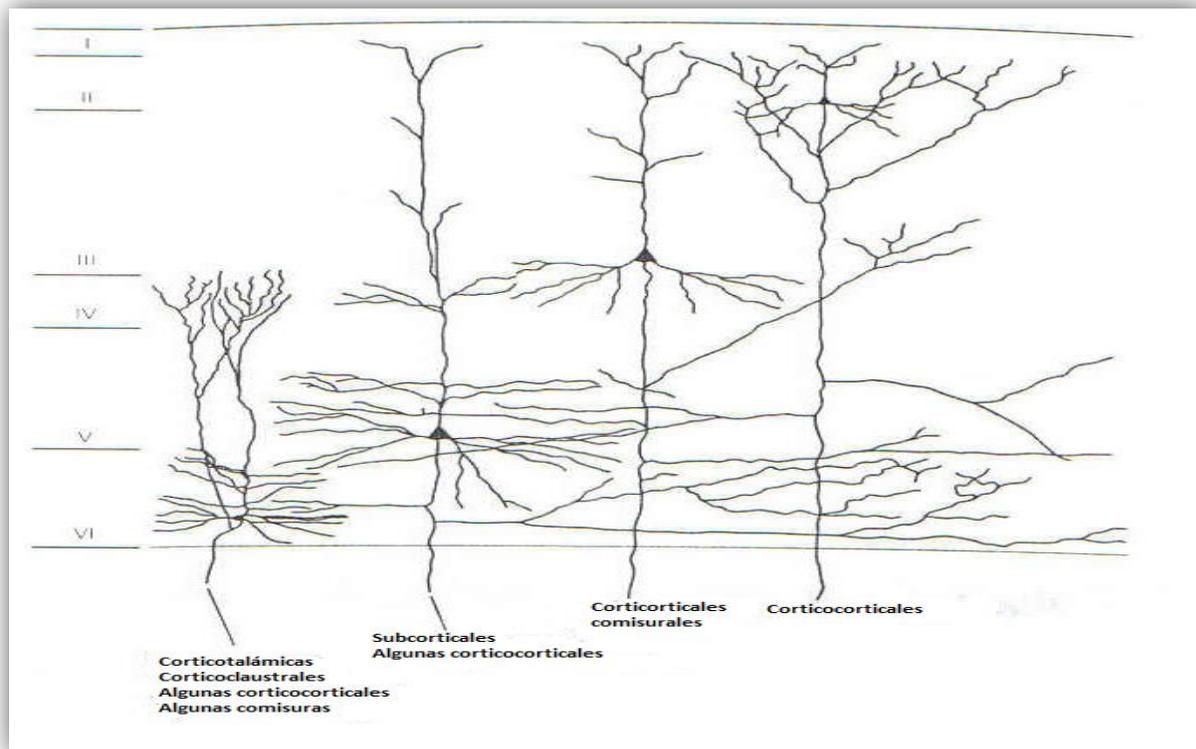


Figura 17-8. Las células de diferentes capas de la neocorteza se proyectan a distintas partes del encéfalo. Las proyecciones a otras regiones de la neocorteza, las llamadas conexiones corticocorticales o de asociación proceden fundamentalmente de las capas II y III. Las proyecciones a regiones subcorticales surgen fundamentalmente de las capas V y VI (Tomada de Jones, 1986).

En el interior de la neocorteza la información pasa sucesivamente desde un centro de procesamiento a otro. Por ejemplo en el sistema visual, las conexiones entre la corteza visual primaria y las áreas visuales secundaria y terciaria, llamadas conexiones de asociación o de acción anterógrada se originan fundamentalmente en células de la capa III y terminan principalmente en la capa IV. También son típicas proyecciones de retroacción desde etapas tardías a etapas iniciales del procesamiento; se originan en células de las capas V y VI y terminan en las capas I/II y VI (Fig. 17-9).

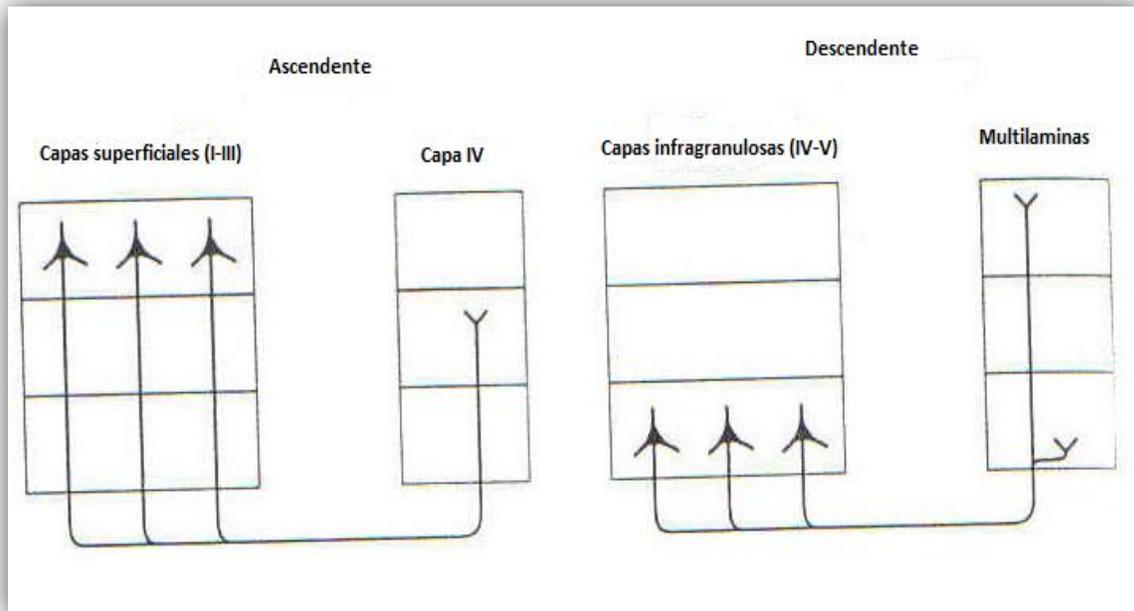


Figura 17-9. En la neocorteza la información se procesa en una serie de relevos que producen una información progresivamente más compleja. ¿Cómo se sabe si una zona cortical determinada ocupa un lugar alto o bajo en la jerarquía? Esta ilustración muestra que las proyecciones ascendentes o de acción anterógrada generalmente se originan en las capas superficiales de la corteza y terminan de forma invariable en la capa IV. Las proyecciones descendentes o de retroacción generalmente se originan en capas profundas y terminan en las capas I y VI. (Adaptado de Felleman y Van Essen, 1991).

La corteza cerebral posee dos tipos principales de neuronas: neuronas de proyección e interneuronas

Las neuronas de la corteza tienen diversas formas y tamaños. Rafael Lorente de Nó, un discípulo de Santiago Ramón y Cajal, empleó el método de Golgi para identificar más de 40 tipos diferentes de neuronas corticales basándose solamente en la distribución de sus dendritas y axones. En general las neuronas de la corteza, y de otros lugares, se pueden definir en un sentido amplio como neuronas de proyección o interneuronas locales. Las neuronas de proyección típicas tienen somas de forma piramidal (Fig. 17-10).

Se localizan fundamentalmente en las capas III, V y VI y emplean como transmisor primario el aminoácido excitador glutamato. Las interneuronas locales usan el neurotransmisor inhibitorio gammaaminobutírico (GABA), constituyen entre el 20 y el

25% de las neuronas del neocórtex y están localizadas en todas las capas.

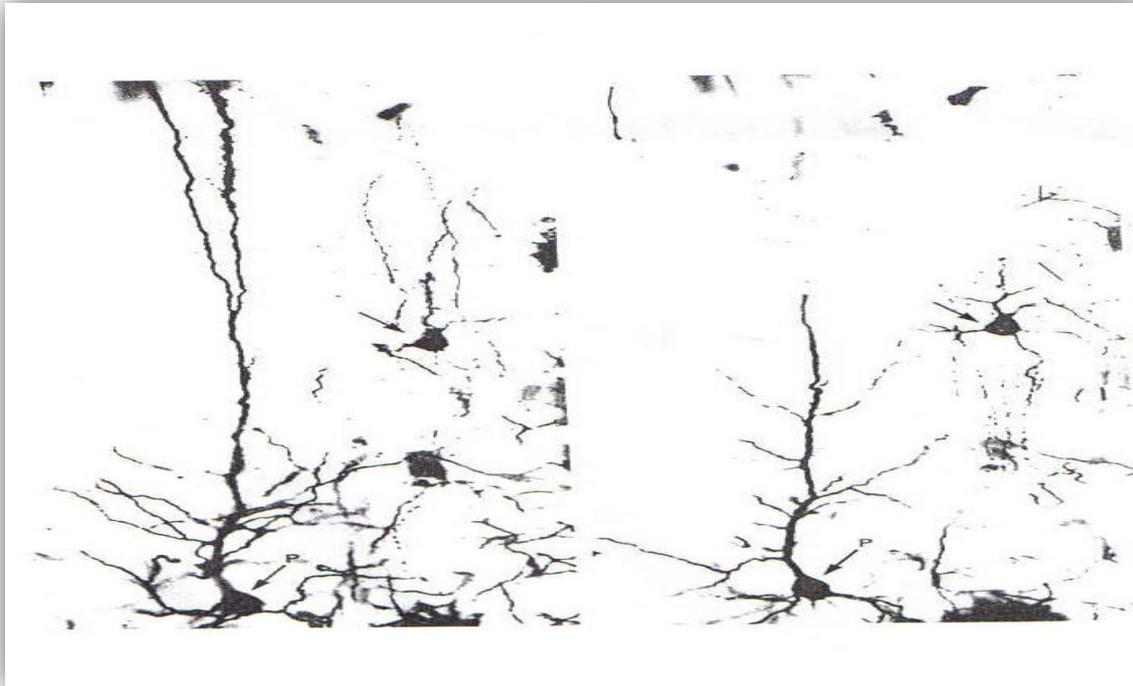


Figura 17-10. En estas microfotografías realizadas a diferentes profundidades de foco sobre la misma preparación teñida con el método de Golgi se muestran una neurona de proyección (P) y una interneurona (I) en la corteza somatosensitiva de un mono. La célula piramidal (Tipo I de Golgi) se ve mejor a la izquierda, mientras que la interneurona (tipo II de Golgi) se ve mejor a la derecha (Tomada de Jones y Peters, Vol. 1, 1966).

Se han diferenciado varios tipos de interneuronas GABAérgicas basándose en sus tipos de conexión y los cotransmisores que contienen (Fig. 17-11). Algunas poseen axones que terminan sobre los cuerpos celulares de las neuronas de actuación; éstas se suelen denominar células en cesta. Otras tienen axones que termina exclusivamente sobre los axones de las células de actuación; las múltiples series de terminales sinápticas formadas por estos axones GABAérgicos son semejantes a un candelabro y estos tipos celulares suelen llamarse células de lámpara de araña (chandelier).

Algunas neuronas GABAérgicas contienen otros péptidos neuroactivos como la somatostatina, la colecistocinina o los péptidos opioides. La neocorteza contiene también una población de interneuronas excitadoras, localizadas fundamentalmente en

la capa IV. Estas células tienen un plexo estrellado de dendritas, emplean como transmisor el glutamato y forman sinapsis con neuronas próximas al cuerpo celular. Estas interneuronas excitadoras son las receptoras primarias de la información sensitiva que se recibe en la neocorteza procedente del tálamo.

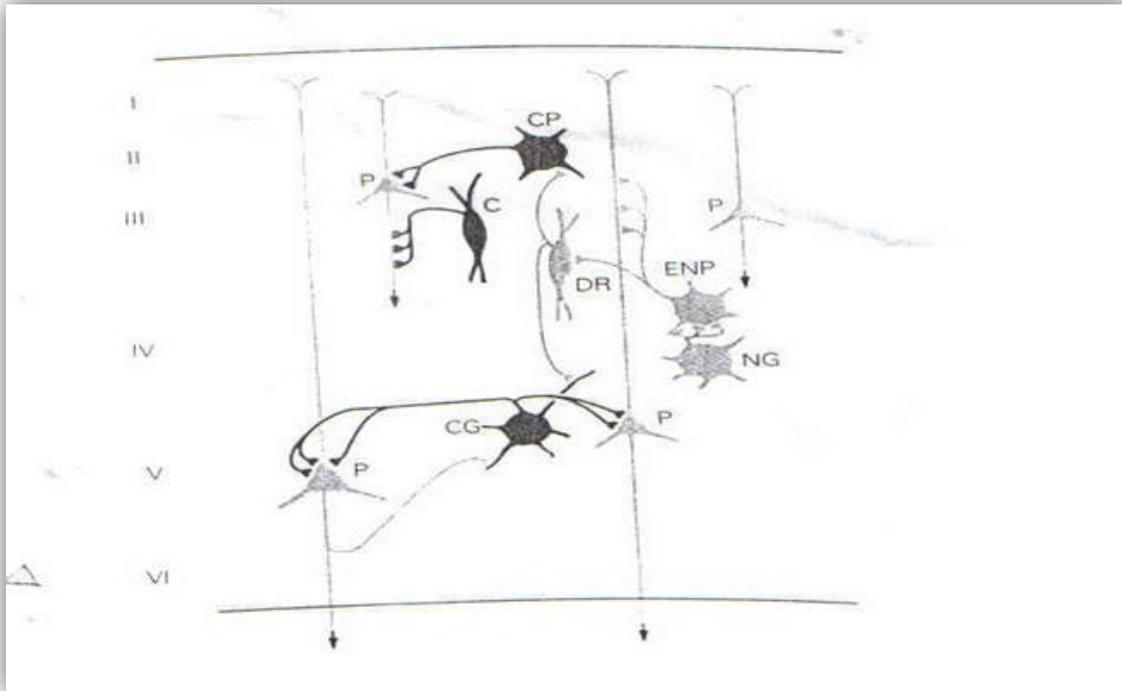


Figura 17-11. Los distintos tipos de células GABAérgicas (gris oscuro) y presuntamente GABAérgicas (gris claro) tienen conexiones diferentes con las células piramidales (P) y células espinosas no piramidales (ENP) de la neocorteza. Las células GABAérgicas comprenden las células en lámpara de araña (chandelier) ©, que terminan exclusivamente en los axones de otras neuronas, y las células en cesta grandes y pequeñas (CG, CP), cuyos axones terminan fundamentalmente en otros cuerpos celulares. También pueden ser GABAérgicas las células en doble ramo (DR) y las neurogliaformas (NG). (Adaptado de Houser y cols. 1986.).

Las neuronas de la neocorteza no sólo están distribuidas en capas sino también en columnas que atraviesan las capas, aunque la organización en columnas no es especialmente evidente en preparaciones histológicas habituales. Una columna cortical cabría en un cilindro cuyo diámetro fuese de una fracción de milímetro.

Las neuronas de una determinada columna tienden a tener propiedades de respuesta muy similares, probablemente porque constituyen una red local de procesamiento. Se cree que

las columnas representan los módulos de computación fundamentales de la neocorteza (...).

Como hemos visto, siempre se encuentra que el espesor de la neocorteza es de 2 a 4 mm. De hecho, el número de neuronas que se apilan unas encima de otras en el espesor de la corteza es muy similar en diferentes regiones corticales y en distintas especies. Una excepción es la corteza visual primaria, que tiene aproximadamente el doble de neuronas en una columna. Por ello, lo que diferencia fundamentalmente la corteza cerebral de un ser humano de la de una rata no es el espesor de la corteza ni la organización de las columnas corticales, sino el número total de columnas. La expansión masiva de la superficie cortical cerebral humana da cabida a muchas más columnas y proporciona así mucho más poder de computación.

Las regiones subcorticales del encéfalo contienen grupos funcionales de neuronas llamados núcleos.

La capacidad de la corteza cerebral de procesar información sensitiva, de asociarla con estados emocionales y almacenarla en forma de memoria y de iniciar la acción, está regulada por tres estructuras situadas en la profundidad de los hemisferios cerebrales; los ganglios basales, el hipocampo y el núcleo amigdalino.

Los principales componentes de los ganglios basales son el núcleo caudado, el putamen y el globo pálido. Las neuronas de los ganglios basales regulan el movimiento y contribuyen a ciertas formas de cognición como el aprendizaje de habilidades. Reciben aferencias de todas las partes de la corteza cerebral, pero sólo envían sus señales de salida al lóbulo frontal a través del tálamo.

El hipocampo y las regiones corticales asociadas forman el suelo del asta inferior del ventrículo lateral. En conjunto estas estructuras son responsables de la formación de recuerdos a largo plazo sobre nuestras experiencias diarias. Sin embargo, el hipocampo no es el almacén permanente de los recuerdos (...). Al dañarse el hipocampo las personas se vuelven incapaces de formar nuevos recuerdos pero no se alteran significativamente los antiguos.

El núcleo amigdalino, inmediatamente rostral al hipocampo, participa en el análisis del significado emocional o de motivación de los estímulos sensitivos, y en la coordinación de las acciones de diversos sistemas cerebrales para que el sujeto pueda dar la respuesta apropiada. El núcleo amigdalino recibe aferencias directamente de los principales sistemas sensitivos. A su vez, se proyecta hacia la neocorteza los ganglios basales, el hipocampo y diversas estructuras subcorticales, incluido el hipotálamo.

A través de sus proyecciones al tronco encefálico, el núcleo amigdalino puede regular los componentes somáticos y viscerales del sistema nervioso periférico y de este modo orquestar la respuesta al cuerpo a una determinada situación. Las respuestas al peligro –el sentido de miedo y la variación de la frecuencia cardíaca y de la respiración como consecuencia de ver una serpiente, por ejemplo- están mediadas por el núcleo amigdalino y sus conexiones.

En los cortes histológicos finos realizados a través del tronco encefálico y teñidos por cualquiera de los métodos habituales para demostrar cuerpos celulares neuronales, los somas neuronales aparecen agrupados en cúmulos de diferentes tamaños y formas. Estos cúmulos de neuronas reciben el nombre de núcleos.

