

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Órganos animales

SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Enero 2025)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software \LaTeX
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

Contenidos

1	Sistema nervioso	1
2	Sistema nervioso central	2
3	Médula espinal	8
4	Rombencéfalo	13
5	Mesencéfalo	17
6	Diencéfalo	19
7	Hipotálamo	21
8	Subpalio	24
9	Palio	27
10	Imagen; médula espinal	30
11	Bibliografía	31

1 Sistema nervioso

El sistema nervioso permite a los animales comunicarse tanto con el exterior como con el interior de su propio cuerpo. Del medio exterior recibe señales a través de los órganos de los sentidos (ojos, oídos, botones gustativos, receptores olfativos y las terminaciones libres de la piel que permiten el sentido del tacto), pero también recibe otros tipos de información como, por ejemplo, térmica (enfriamiento o calentamiento relativo). Curiosamente, la principal respuesta del sistema nervioso hacia el medio exterior se hace a través de los músculos, es decir, mediante el movimiento. Aunque también mediante la liberación de hormonas. En el sistema nervioso se encuentran también los centros de la consciencia, del pensamiento, de las emociones y de todas las cualidades humanas consideradas como superiores. Se podría decir que estas funciones en humanos, y probablemente a un nivel diferente también en otros vertebrados, tienen una actividad interna propia no relacionada necesariamente con el exterior o con el propio cuerpo. Además, el sistema nervioso permite que nos reproduzcamos, su principal misión desde el punto de vista evolutivo. El encéfalo, parte del sistema nervioso central, se considera el órgano más complejo del reino animal y algunos autores creen que llegar a conocer completamente cómo funciona es uno de los desafíos más ambiciosos, no sólo de la biología o de la medicina, sino de la ciencia en general.

Tradicionalmente se ha dividido al sistema nervioso en dos partes: sistema nervioso central y sistema nervioso periférico (Figuras 1 y 2). El sistema nervioso central está formado por el encéfalo y por la médula espinal. El sistema nervioso periférico lo componen multitud de neuronas, generalmente agrupadas en ganglios o plexos, y nervios dispersos por el interior del organismo.

Las células que componen el sistema nervioso son las neuronas y las células gliales. Aunque las neuronas reciben la mayor atención, también la glía es imprescindible. Se estima que hay unas 86000 millones de neuronas en el encéfalo humano, mientras que el número de células gliales, dependiendo de la especie, puede ser similar. Las neuronas son células que se co-

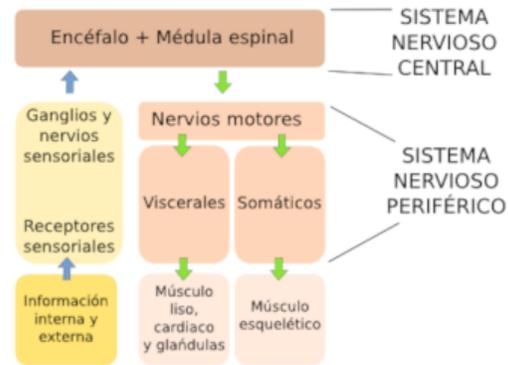


Figura 1: Esquema de las divisiones del sistema nervioso de vertebrados. (modificado de Purves et al., 2007).

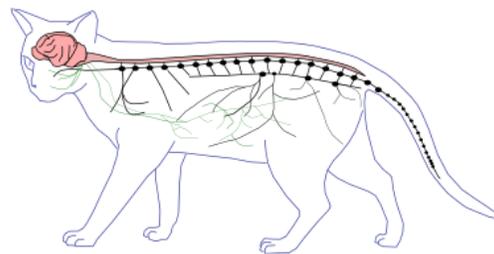


Figura 2: Esquema en el que se muestra la división del sistema nervioso en sus dos principales componentes: sistema nervioso central (en rosado) y periférico (en negro y verde).

munican entre sí fundamentalmente mediante sinapsis y cada neurona puede recibir información de miles de otras neuronas, enviando a su vez información a otras tantas neuronas. Pero además, las señales que se envían las neuronas entre sí son muy diversas y su efecto en la neurona diana depende del tipo de receptor que ésta contenga y de la información que está recibiendo simultáneamente de otras neuronas. Con estos números y este grado de interconexión es fácil imaginar la enorme tarea que supondrá para la ciencia entender cómo funciona el sistema nervioso.

Algo a tener en cuenta es que las neuronas de un invertebrado simple son esencialmente iguales a las de un vertebrado con un gran cerebro, y lo que hace realmente distinto a un encéfalo de un vertebrado de un ganglio de un invertebrado es el número de células implicadas, y sobre todo cómo están conectadas entre sí formando circuitos funcionales.

2 Sistema nervioso central

1. Organización general

El sistema nervioso central de los vertebrados está compuesto por el encéfalo (coloquialmente llamado cerebro) y por la médula espinal (Figuras 3 y 4). El encéfalo se encuentra en la cabeza, protegido por el cráneo, mientras que la médula espinal se extiende desde el encéfalo hasta la región lumbar, protegida por la columna vertebral. El encéfalo se divide en grandes compartimentos que de rostral a caudal son prosencéfalo primario, mesencéfalo y rombencéfalo. El prosencéfalo primario, a su vez, se divide en una porción rostral denominada prosencéfalo secundario que está constituida por el telencéfalo y por el hipotálamo, y por una porción caudal o diencéfalo. Esta organización se conserva en todos los vertebrados estudiados hasta ahora. La médula espinal presenta una organización relativamente homogénea dividida en segmentos delimitados por los nervios espinales.

2. Desarrollo temprano

Tanto el encéfalo como la médula espinal se originan durante el desarrollo embrionario a partir de un grupo de células que forman una estructura denominada placa neural y que se localizan en el ectodermo dorsal y medial (ver imagen de orientación de los ejes). La placa neural se extiende rostrocaudalmente en el embrión. Las partes más laterales de la placa neural, inducidas por el mesodermo axial, se elevan en forma de pliegues, mientras que la parte central se hunde formando una invaginación. Conforme avanza el desarrollo los pliegues laterales se van elevando y acercando hasta que terminan por fusionarse, resultando un tubo que queda en el interior del embrión. A dicho tubo se le denomina tubo neural y al proceso que lo ha formado neurulación primaria (Figura 5). Durante el cierre del tubo neural se desprende el grupo de células, denominadas crestas neurales, que formaba los pliegues laterales de la placa neural y que se diseminan por el embrión para dar lugar a multitud de tipos celulares, incluyendo las células que formarán el sistema nervioso periférico. La parte más caudal de la médula espinal, sin embargo, se forma por un proceso distinto denominado neurulación secundaria que consiste en la cavitación de un cordón de tejido mesen-

quimático, y que terminará por unirse a la parte más caudal del tubo neuronal.

En la parte más rostral del tubo neural se forma el encéfalo, que en fases tempranas del desarrollo pasa por un estado de tres vesículas denominadas, de rostral a caudal, prosencéfalo primario, mesencéfalo y rombencéfalo. La parte más caudal del rombencéfalo se continúa con la médula espinal, la cual se extiende hacia las zonas caudales del embrión. Conforme avanza el desarrollo la vesícula del prosencéfalo primario se divide en otras dos denominadas clásicamente como telencéfalo y diencéfalo, aunque actualmente el prosencéfalo primario se divide en dos partes denominadas prosencéfalo secundario y diencéfalo, siendo el telencéfalo una parte del prosencéfalo secundario. El rombencéfalo se ha dividido tradicionalmente en metencéfalo (puente más cerebelo) y mielencéfalo (médula oblonga o bulbo raquídeo), pero, como veremos más adelante, el rombencéfalo se divide realmente en segmentos transversales denominados rombómeros. Todos estos compartimentos encefálicos han sido identificados en todos los vertebrados.

Durante el desarrollo embrionario todo el sistema nervioso central, y, por tanto, cada uno de sus compartimentos, se divide en una parte ventral y una parte dorsal, que están separadas por una pequeña y larga depresión denominada surco limitante de His (o sulcus limitans), que se extiende a lo largo del sistema nervioso central desde rostral a caudal dividiendo las paredes laterales en una parte dorsal denominada placa alar y una parte ventral llamada placa basal (Figura 7). Todo el telencéfalo, palio y subpalio, serían parte de la placa alar, mientras que las demás regiones, hipotálamo, diencéfalo, mesencéfalo, rombencéfalo y médula espinal, poseen una parte alar y otra basal. Además, en la parte más ventral y medial del sistema nervioso central se diferencia una región denominada placa del suelo, mientras que la más dorsal otra denominada placa del techo. En los siguientes apartados vamos a ver cada uno de estos grandes compartimentos, desde el más caudal al más rostral. Aunque hay que tener en cuenta que todos ellos están directa o indirectamente conectados entre sí y forman una estructura que funciona coordinadamente.

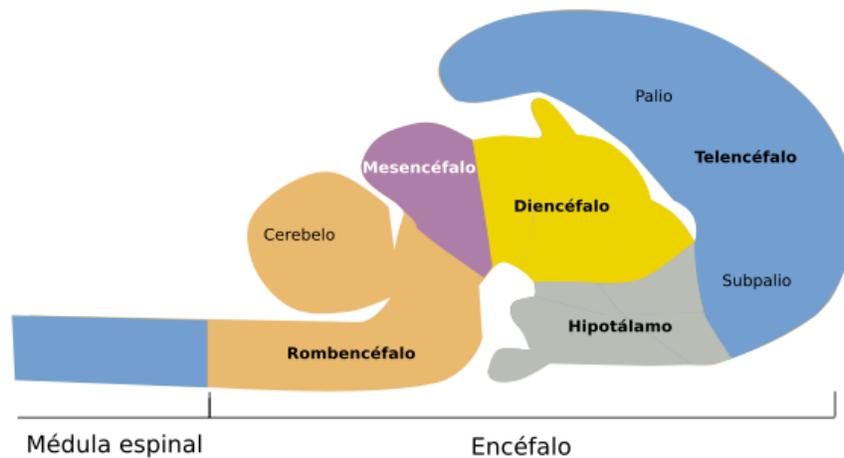


Figura 3: Esquema donde se indican las principales divisiones del sistema nervioso central.

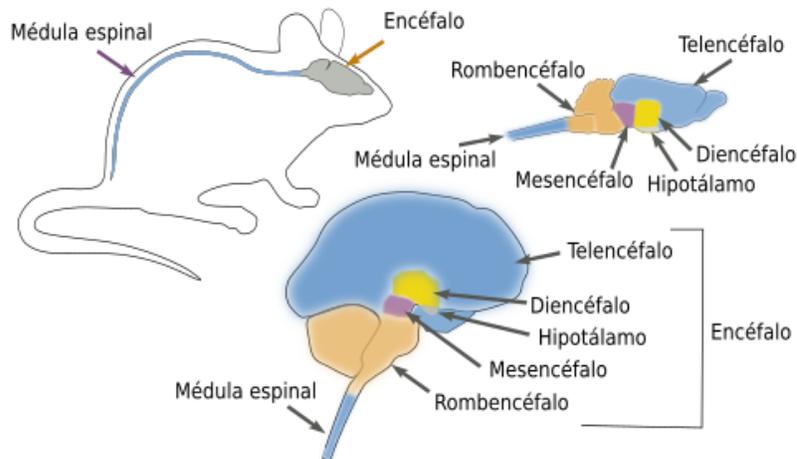


Figura 4: Esquema simple en el que se muestran los principales compartimentos encefálicos en un ratón (arriba) y en un humano (abajo). Nótese que no están a escala.

Una característica del sistema nervioso central es que, una vez desarrollado, la generación de neuronas nuevas depende de la especie que estemos considerando. A este proceso de producción de nuevas neuronas se les denomina neurogénesis en adultos. Por ejemplo, en peces y reptiles se producen neuronas nuevas en el sistema nervioso central a lo largo de toda la vida del individuo. Sin embargo, en mamíferos la neurogénesis está muy disminuida en etapas adultas y se restringe a unas pocas regiones del encéfalo con una producción proporcionalmente pequeña de neuronas. En humanos, parece que también permanecen al menos dos sitios de producción de nuevas neuronas,

las cuales se diferencian en neuronas maduras sólo en regiones muy concretas.

3. Ventriculos / plexos coroideos

El encéfalo y la médula espinal no son estructuras macizas sino que al derivar de un tubo poseen cavidades internas comunicadas entre sí que están llenas de un líquido denominado líquido cefalorraquídeo. A las cavidades más grandes del encéfalo se les denomina ventriculos (Figura 6), mientras que a la de la médula espinal se le llama canal central o canal endimario. Algunas zonas de la placa del techo de los ventriculos no están cubiertas por tejido nervioso

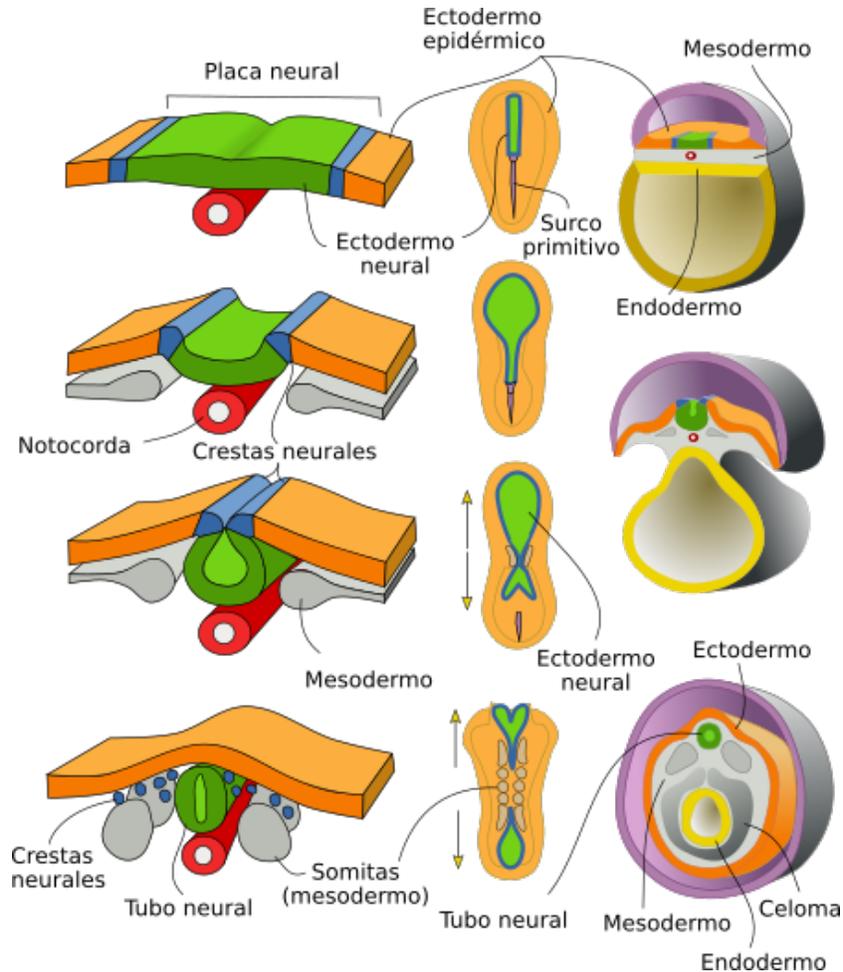


Figura 5: Esquema del proceso de neurulación primaria en un embrión humano. Las flechas indican la dirección de cierre del tubo neural.

sino por una capa epitelial que forma los denominados plexos coroideos (Figura 7). Este epitelio es responsable de la liberación del líquido cefalorraquídeo.

4. Meninges

El encéfalo está englobado y protegido por los huesos del cráneo de la cabeza y la médula espinal por las vértebras de la columna vertebral. En ambos casos unas membranas denominadas meninges separan el tejido nervioso del tejido óseo. De fuera a dentro se distinguen tres meninges: duramadre, aracnoides y piamadre (Figura 9).

La duramadre es la más superficial, gruesa y resistente de las meninges y está fusionada con el periestio del cráneo. Posee dos capas, una externa o pe-

riosteal adherida al hueso y una interna o meningeal en contacto con la aracnoides. La aracnoides tiene un aspecto translúcido y posee múltiples trabéculas y tabiques membranosos entre su capa externa (adherida a la duramadre) y su capa interna (adosada a la piamadre). El espacio interno es de grosor variable, está lleno de líquido cefalorraquídeo y se denomina espacio subaracnoideo. La piamadre es la meninge más interna y delgada. Recubre íntimamente toda la superficie del sistema nervioso central y participa en la formación de la barrera hematoencefálica.

5. Barrera hematoencefálica

En el encéfalo se estima que hay unos 600 km de vasos sanguíneos, la mayoría de ellos capilares. El funcionamiento del sistema vascular y el sumin-

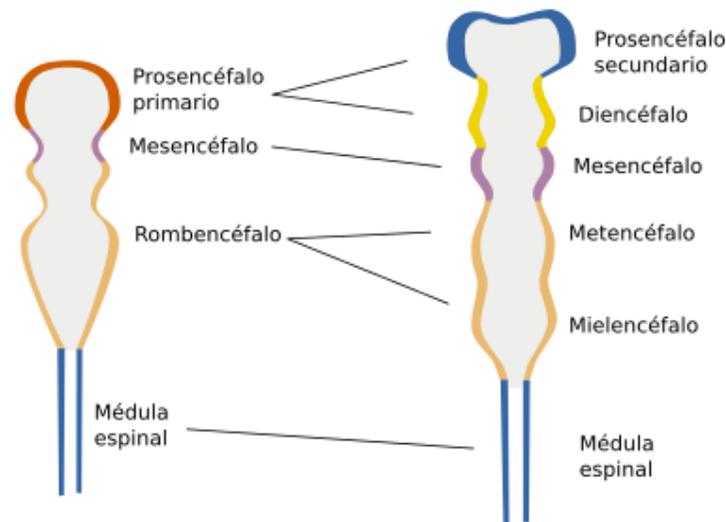


Figura 6: Formación de las vesículas encefálicas a partir del tubo neural rostral.

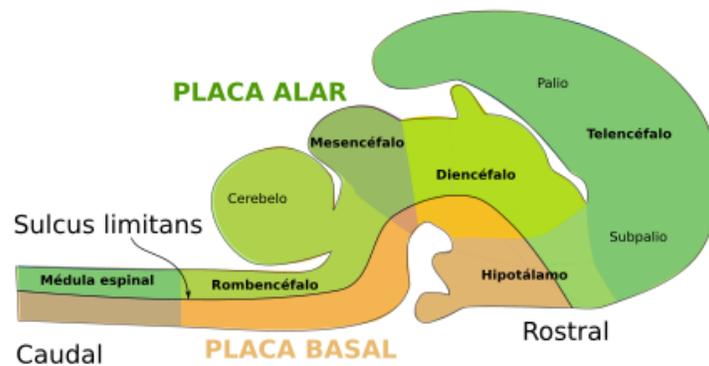


Figura 7: Formación de las vesículas encefálicas a partir del tubo neural rostral.

istro de oxígeno y glucosa son fundamentales para el funcionamiento del sistema nervioso y, sin embargo, hay una restricción enorme al paso de sustancias desde la sangre al tejido nervioso. La barrera hematoencefálica es la interfaz que separa el tejido neural de la sangre circulante y que controla el flujo de sustancias entre la sangre y el tejido nervioso. Comprende una capa simple de células endoteliales rodeadas por pericitos y astrocitos (Figura 10). En conjunto los tres tipos celulares forman la unidad neurovascular. Curiosamente, cuando la barrera hematoencefálica se rompe, por ejemplo, por ICordes SP. 2001. Molecular genetics of cranial nerve development in mouse. Nature Reviews in Neuro-

science 2, 611-623. a muerte de una célula endotelial, la microglía, otro tipo de célula glial envuelve y tapiza la zona dañada del vaso.

La restricción que produce la barrera hematoencefálica es importante para hacer que el tejido nervioso esté relativamente aislado de sustancias como tóxicos o patógenos, pero también del sistema inmune. De hecho la barrera hematoencefálica es uno de los principales obstáculos para suministrar fármacos al cerebro. Roturas en la barrera y no reparadas con rapidez parecen estar detrás de los episodios epilépticos y los brotes de esclerosis múltiple.

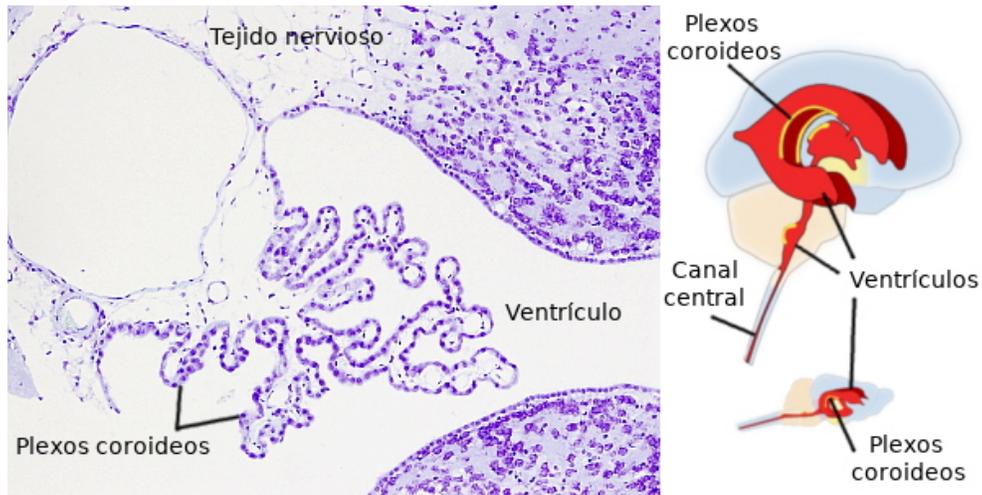


Figura 8: Plexos coroideos en los ventrículos del telencéfalo de rata (imagen de la izquierda) y esquemas (imagen de la derecha) de la localización de los plexos coroideos (color amarillo) en los ventrículos (color rojo) del encéfalo (cerebro de humano arriba y de rata abajo).

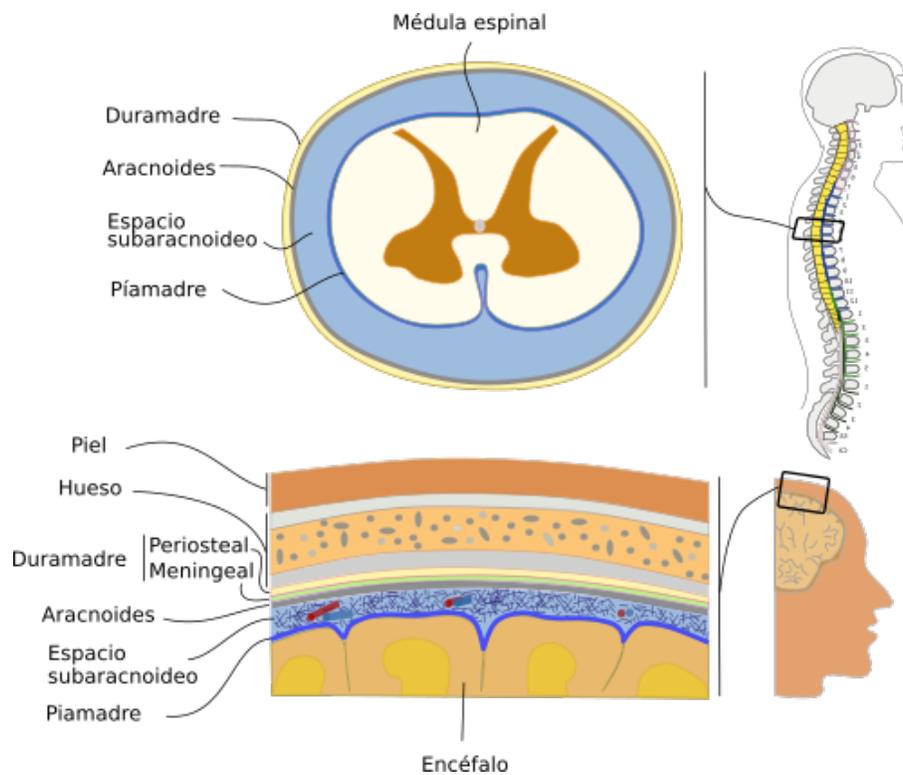


Figura 9: Esquema de las membranas que recubren el sistema nervioso central.

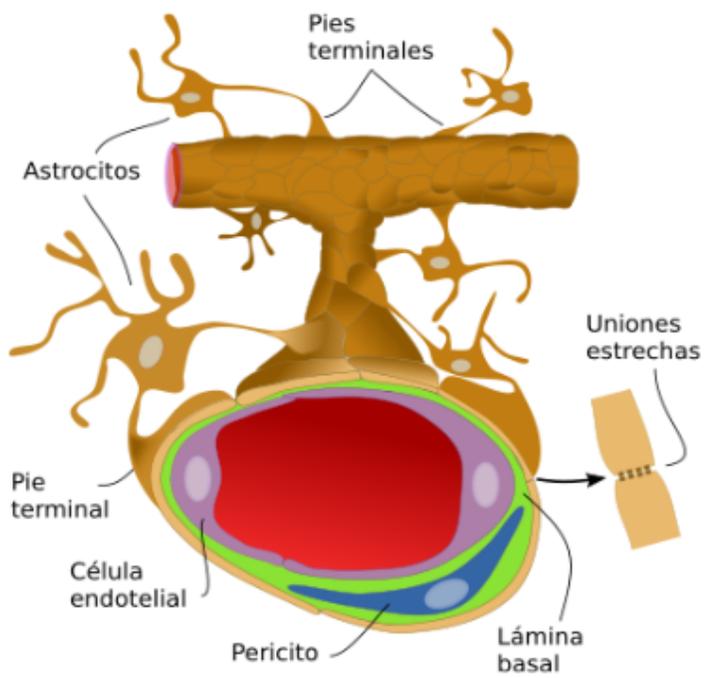


Figura 10: Esquema donde se muestran los elementos que componen la barrera hematoencefálica: endotelio, lámina basal, pericitos y pies terminales de los astrocitos.

3 Médula espinal

La médula espinal es la estructura más caudal del sistema nervioso central, empieza donde termina el rombencéfalo. En humanos representa alrededor del 2 % del sistema nervioso central, pero en otras especies menos encefalizadas este porcentaje es muy superior. En general, hace de intermediaria entre el encéfalo y la musculatura, aunque muchos circuitos motores se circunscriben sólo a la médula espinal. Está protegida en toda su extensión por las láminas de tejido denominadas meninges y por las vértebras, en las cuales hay una cavidad alargada por donde se extiende la médula. Estas cavidades forman conjuntamente el denominado canal medular o raquídeo.

1, Morfología

La médula espinal presenta una forma alargada. En humanos tiene de 1 a 1.5 cm de diámetro. Su forma es bastante homogénea a lo largo de toda su extensión, excepto en la parte más caudal donde su diámetro va disminuyendo progresivamente. En los animales tetrápodos existen dos engrosamientos, localizados en los segmentos de la médula encargados de inervar las extremidades anteriores (o superiores) y posteriores (o inferiores). En una sección transversal es redondeada en la mayoría de los vertebrados. En algunos peces, como en la lamprea, está aplanada en el eje dorsoventral. La médula espinal no es una estructura maciza sino que posee una cavidad interna y central de forma más o menos cilíndrica que se denomina canal central o endimario, por donde fluye el líquido cefalorraquídeo.

El canal medular, dependiendo de la especie, puede o no estar ocupado por la médula espinal en toda su extensión rostro-caudal. En algunos casos, como en humanos, la médula espinal sólo llega hasta las primeras vértebras lumbares (Figura 11), aunque existen pequeñas diferencias en función del tamaño de cada individuo: a mayor tamaño más arriba termina la médula por crecer proporcionalmente más las vértebras. En humanos la médula espinal mide de 40 a 50 cm de larga. El filum terminale es una estructura no nerviosa que ancla la médula espinal al hueso sacro. Sin embargo, en reptiles y aves la médula espinal ocupa toda la extensión del canal medular y no

poseen esta estructura terminal. En humanos, durante el tercer mes de desarrollo la médula espinal se extiende a lo largo de todo el canal medular y ambos crecen más o menos a la misma velocidad, pero a medida que avanza el desarrollo, el canal medular crece mucho más deprisa. Como resultado se produce una médula más corta que el canal medular. Sin embargo, los nervios siguen saliendo por su posición adquirida en los estados previos del desarrollo, puesto que estos puntos de salida dependen de la interacción de los nervios en desarrollo con los somitas del embrión.

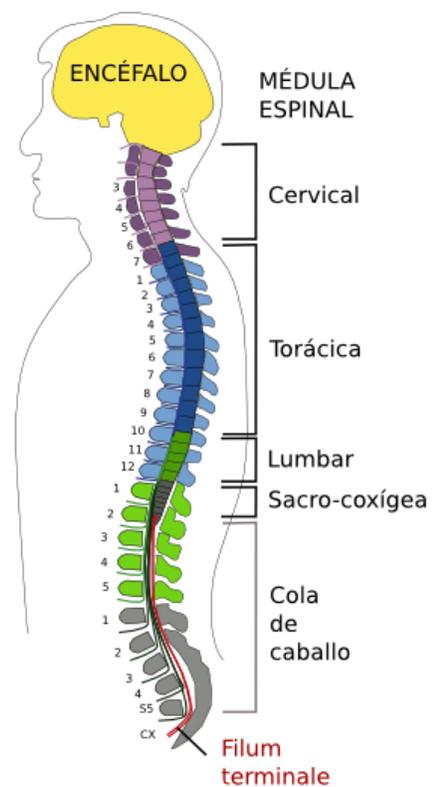


Figura 11: Esquema de las regiones de la médula espinal de humanos, presentes en el resto de vertebrados (modificado de Puelles et al., 2008).

El canal medular que forma la columna vertebral, dependiendo de la especie, puede o no estar ocupado por la médula espinal en toda su extensión rostro-caudal. En algunos casos, como en humanos, la médula espinal sólo llega hasta las primeras vértebras lumbares, aunque existen pequeñas diferencias en función del tamaño de cada individuo: a mayor tamaño más arriba termina la médula por crecer pro-

porcionalmente más las vértebras. En humanos la médula espinal mide de 40 a 50 cm de larga. El filum terminale es una estructura no nerviosa que ancla la médula espinal al hueso sacro. Sin embargo, en reptiles y aves la médula espinal ocupa toda la extensión del canal medular y no poseen esta estructura terminal. En humanos, durante el tercer mes de desarrollo la médula espinal se extiende a lo largo de todo el canal medular y ambos crecen más o menos a la misma velocidad, pero a medida que avanza el desarrollo, el canal medular crece mucho más deprisa. Como resultado se produce una médula más corta que el canal medular. Sin embargo, los nervios siguen saliendo por su posición adquirida en los estados previos del desarrollo, puesto que estos puntos de salida dependen de la interacción de los nervios en desarrollo con los somitas del embrión.

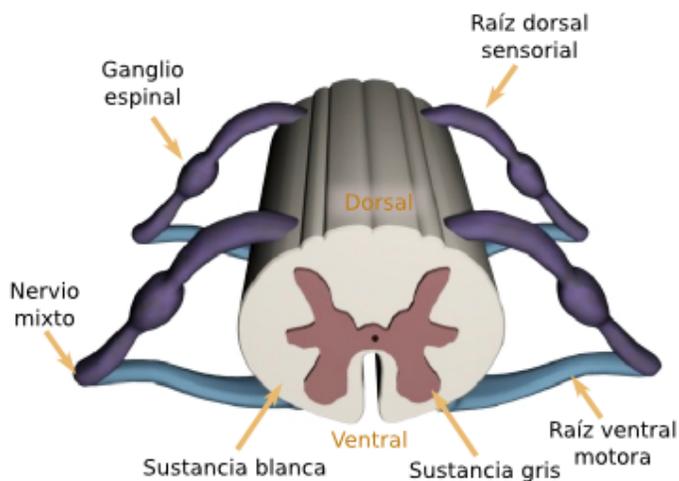


Figura 12: Principales estructuras de la médula espinal.

2. Nervios

A intervalos regulares a lo largo de la médula espinal, denominados segmentos, se observan haces de axones localizados dorsal (posterior) y ventralmente (anterior), y a ambos lados, denominados raíces dorsales y ventrales, respectivamente (Figura 12). Así, en un mismo nivel de la médula espinal se observan dos raíces dorsales y dos ventrales. Cada raíz dorsal se fusiona con su raíz ventral (la del mismo lado) para formar los denominados nervios espinales.

Los nervios espinales cruzan la columna vertebral por unos espacios que hay entre las vértebras llama-

dos forámenes intervertebrales o neurales (Figura 13). Las raíces ventrales llevan información motora hacia los músculos, y las dorsales traen información sensorial de la mayor parte del cuerpo, los nervios espinales son nervios mixtos. Además, por algunas raíces ventrales también viajan los axones de las neuronas preganglionares simpáticas (en los niveles torácico a lumbar alto: T1 a L3) o parasimpáticas (nivel sacro: S2-S4), pertenecientes al sistema autónomo o vegetativo.

En humanos hay 31 pares de nervios espinales o raquídeos y se numeran y se nombran en relación con las vértebras por las que cruzan utilizando su inicial en mayúscula, C: cervicales, T: torácicos, L: lumbares, y S: sacros, seguida del número de orden (Figura 14). En humanos hay 8 nervios cervicales (C1 a C8), 12 torácicos (T1 a T12), 5 lumbares (L1 a L5), otros 5 sacros (S1 a S5) y 1 coccígeo. En las especies en las que la médula espinal no llega hasta el final del canal medular, la zona sin médula está ocupada por el conjunto de nervios espinales más caudales que forman un haz de fibras denominado cola de caballo, la cual no aparece en aves ni reptiles.

3. Estructura interna

En un corte transversal, perpendicular al eje rostrocaudal, la médula espinal muestra dos regiones principales denominadas sustancia gris y sustancia blanca (Figura 15). Los nombres vienen determinados por el color que muestran ambas partes. La sustancia gris ocupa una posición central y en ella se localizan la mayoría de los cuerpos celulares de las neuronas espinales, mientras que la sustancia blanca se dispone rodeando a la sustancia gris y está formada sobre todo por prolongaciones nerviosas, principalmente axones propioespinales (aquellos que parten de neuronas espinales y que no abandonan la médula espinal), espino-encefálicos (ascendentes) y encéfalo-espinales (descendentes). En la zona central de la sustancia gris se dispone el canal epidurario o canal central.

Sustancia gris

En la mayor parte de los vertebrados la sustancia gris tiene forma de mariposa con las alas extendidas. Si tomamos el canal epidurario como zona central o media, la sustancia gris se divide en una parte dorsal o posterior y otra ventral o anterior. A las ex-

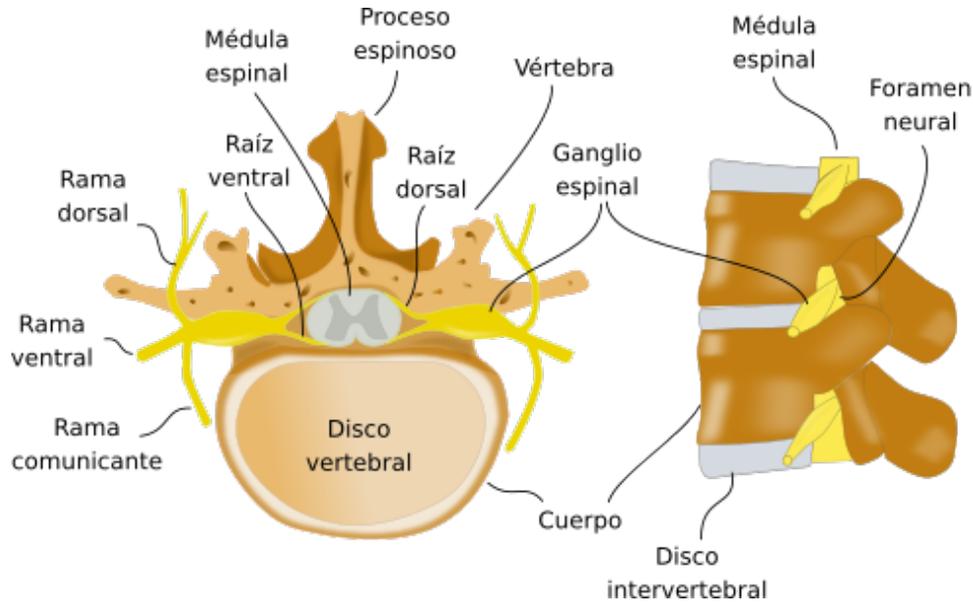


Figura 13: Organización de la médula espinal y sus nervios en la columna vertebral.

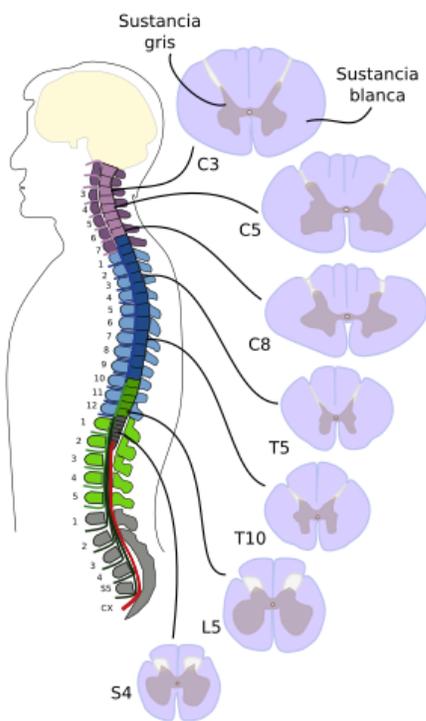


Figura 14: Variación de la forma de la médula espinal según el nivel rostrocaudal en humanos.

Las expansiones dorsales se les denomina astas dorsales o posteriores, mientras que a las ventrales se les llama astas ventrales o anteriores (ver Figura 5). Los dos

de la médula espinal están conectados mediante tractos de axones o comisuras de la sustancia gris que cruzan la línea media por encima y por debajo del canal endimario. En las astas dorsales se localizan neuronas que están relacionadas con la recepción y procesamiento de información sensorial, y desde aquí parten proyecciones ascendentes llevando dicha información al encéfalo. En las astas ventrales se localiza la mayoría de las motoneuronas que inervan el músculo esquelético o voluntario, por tanto el elemento efector motor. La zona entre ambas astas se denomina zona intermedia, formada sobre todo por interneuronas. La zona en torno al canal endimario se suele denominar zona central o periependimaria. En algunas especies, como humanos, se pueden observar unas expansiones laterales de la sustancia gris, al nivel de la zona intermedia, denominadas zonas laterales. Las zonas laterales e intermedias tienen neuronas del sistema autónomo que inervan las vísceras y órganos de la pelvis. Estas zonas también reciben el nombre de columnas (dorsal, intermedia, lateral y ventral), puesto que se extienden rostrocaudalmente a lo largo de la médula espinal.

Las neuronas localizadas en la sustancia gris, además de en las zonas mencionadas anteriormente, se agrupan en núcleos o columnas y en capas (Figura 16). Desde la parte dorsal a la ventral de la sustancia

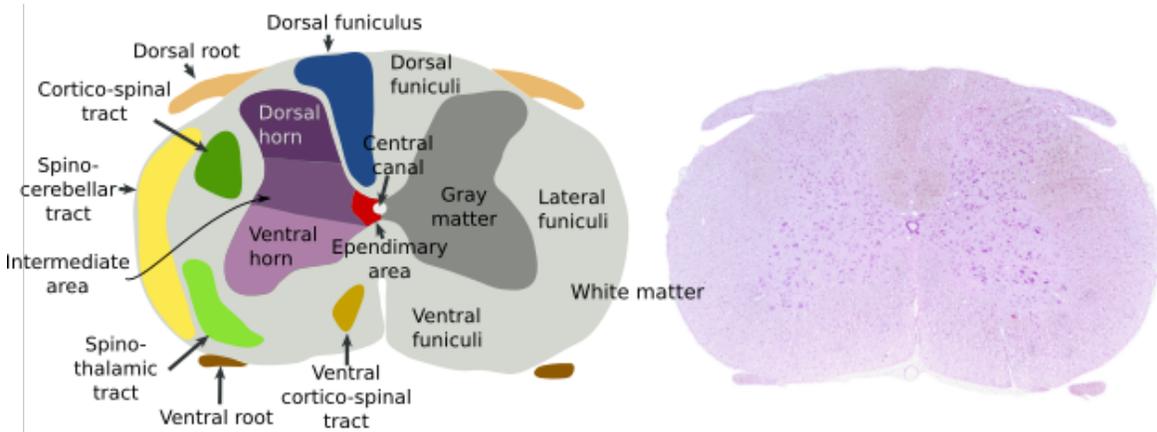


Figura 15: A la izquierda se muestran las principales subdivisiones de la médula espinal. A la derecha se muestra una imagen de una médula espinal, en sección transversal, de una ratona.

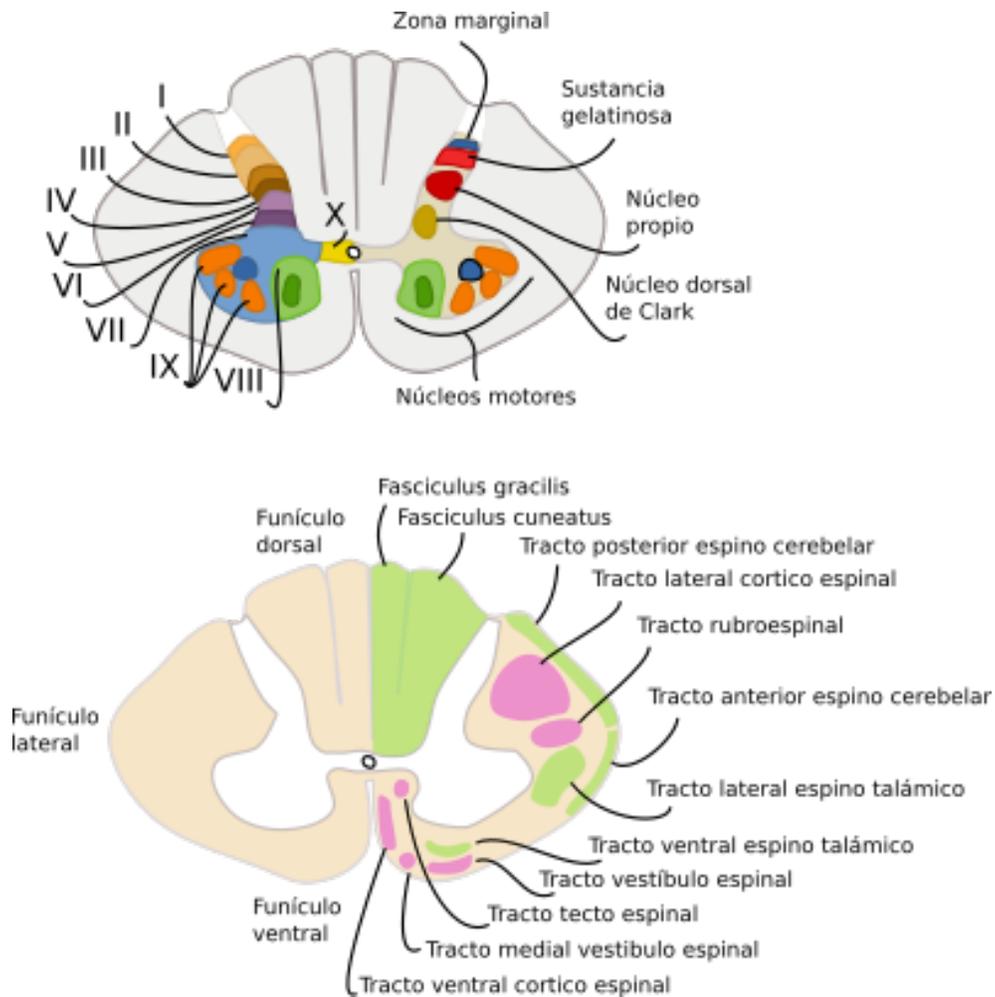


Figura 16: Arriba se muestran las principales subdivisiones de la sustancia gris y abajo las de la sustancia blanca de una médula espinal de humano. El color verde indica ascendente y el rosado descendente.

gris se pueden encontrar los siguientes núcleos: núcleo de la zona marginal, sustancia gelatinosa, núcleo propio, núcleo dorsal de Clark, núcleo intermedio lateral, y núcleos motores ventrales. La otra forma de clasificar las neuronas es por capas que de dorsal a ventral van desde la I a la X.

Las neuronas de la médula espinal se suelen clasificar por su función. En el asta dorsal se encuentran células relacionadas con la información sensorial, cuyos axones forman tractos en la sustancia blanca que no abandonan el sistema nervioso central. En el asta ventral y lateral se encuentran neuronas motoras cuyos axones abandonan la médula espinal por las raíces ventrales. En toda la sustancia gris hay neuronas denominadas interneuronas propioespinales cuyos axones participan en circuitos locales y no abandonan la médula espinal. Estas células suelen representar hasta el 90 % de las interneuronas de la médula espinal.

Al asta dorsal llegan numerosas aferencias primarias provenientes de la piel y tejidos internos del tronco y extremidades. Estos nervios proceden de diferentes tipos de neuronas. Las aferencias que llevan información nociceptiva terminan sobre todo en las láminas I, II y V del asta dorsal. Aquí llega mucha información de distintas partes del cuerpo. Esta información tiene que ser puesta en contexto, controlada y priorizada, y esto lo llevan a cabo las interneuronas. Se estima que las interneuronas representan el 99 % de todas las neuronas del asta dorsal. Hay dos tipos las inhibitorias y las excitadoras. Se pueden subdividir en más tipos dependiendo de otras características como los neurotransmisores que expresen.

El canal epidurario corre a largo de toda la médula espinal y se continúa rostralmente con las cavidades encefálicas. Está delimitado por una pared formada por células epidurarias. Por el canal epidurario circula el líquido cefalorraquídeo.

Sustancia blanca

La sustancia blanca está dividida en los denominados funículos o cordones de fibras que corren paralelos al eje rostro-caudal (Figura 6). Cada uno de ellos está formado por haces de axones o tractos, la mayoría de ellos mielinizados. Estos tractos se caracterizan por el tipo de información que llevan. Según dónde estén los cuerpos celulares de estos axones los funículos pueden ser descendentes, cuando los cuerpos celulares están localizados en el encéfalo, ascendentes, los cuerpos celulares están localizados en la médula espinal y los axones llegan hasta el encéfalo, o propioespinales, tanto cuerpos celulares como axones están localizados sólo en la médula espinal y conectan distintos niveles de ésta. Hay tres grandes tractos en la médula espinal: la columna dorsal o lemnisco medial (ascendente), el tracto espino-talámico (ascendente) y el tracto corticoespinal (descendente). Cada tracto suele ocupar un lugar característico en la sustancia blanca. En la parte más lateral se encuentran los tractos que llegan desde la zona cerebelosa, más medial y dorsal están los tractos que llegan desde la corteza cerebral y en la parte medial y ventral los que van al tálamo, mientras que por los cordones dorsales o posteriores se envía sobre todo información sensorial ascendente.

La comisura ventral de la médula espinal cruza por debajo del canal central, y transmite información hacia o desde el encéfalo contralateral. Esta comisura se encuentra a lo largo de toda la médula espinal. Es una estructura importante para comunicar un hemisferio encefálico con la parte contralateral del cuerpo, tanto para vías sensoriales como motoras.

4 Rombencéfalo

El encéfalo es la parte rostral del sistema nervioso central. Está formado por tres grandes compartimentos que de caudal a rostral son: rombencéfalo o cerebro posterior, mesencéfalo o cerebro medio y prosencéfalo o cerebro anterior. Al conjunto formado por el rombencéfalo y el mesencéfalo también se conoce como tronco encefálico.

El rombencéfalo se encuentra entre la médula espinal y el mesencéfalo (Figuras 17 y 18). El rombencéfalo se forma por una segmentación transversal que crea unidades llamadas rombómeros, y anatómicamente está dividido en tales rombómeros (Figura 18). Las células de estos rombómeros suelen permanecer en los límites de su rombómero mediante mecanismos de adhesión de atracción y repulsión. Estos compartimentos permiten crear grupos de células que pueden desarrollarse de manera distinta y procesar informaciones diferentes. A este patrón de desarrollo en segmentos se le llama metamería. La familia de genes Hox son responsables de establecer la identidad y límites de los segmentos en el rombencéfalo.

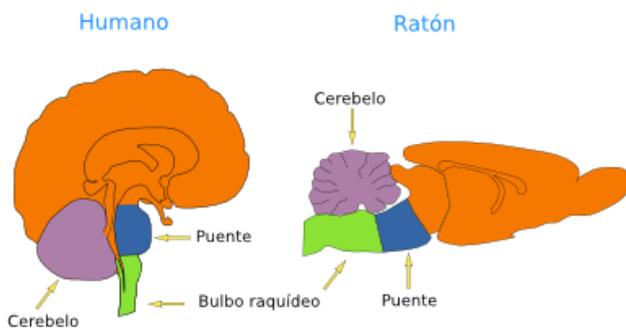


Figura 17: Principales compartimentos del rombencéfalo.

Actualmente se considera que hay 11 rombómeros (rh; Figura 18), siendo rh11 el más caudal y rh1 el más rostral, seguido de un segmento ístmico o rh0. La región que abarca desde el rh11 hasta el rombómero rh4 se denomina bulbo raquídeo o mielencefalo (Figuras 17, 18 y 19). En la región que va desde el rh3 hasta el rh1 se encuentra ventralmente la parte del rombencéfalo denominada puente, protuberancia, o zona pontina, y dorsalmente en el rh1 se localiza

el cerebelo, formando todo ello lo que se denomina metencefalo. Al rh0 se le denomina istmo o istmo rombencéfalo, que es el límite con el mesencéfalo o cerebro medio.

En el encéfalo de vertebrados hay 12 pares de nervios craneales (12 nervios a cada lado) que se nombran con números romanos y en orden de rostral a caudal (Figura 19). En el rombencéfalo se encuentran aquellos que van desde el IV al XII, ambos incluidos. Cada uno de ellos está especializado en inervar determinadas estructuras corporales.

IV, troclear o patético (motor): se encuentra en la región del istmo e inerva el músculo extraocular oblicuo superior.

V o nervio trigémino (mixto): se encuentra en la zona del puente y vehicula información sensorial de la cabeza y de la cara, y controla los músculos de la masticación.

VI, nervio abducens o motor ocular externo (motor): se encuentra en la parte alta del bulbo raquídeo e inerva musculatura extraocular (músculo recto externo).

VII o nervio facial (mixto): se encuentra en la parte alta del bulbo raquídeo y trae información gustativa de los dos tercios anteriores de la lengua y somática de la zona posterior del conducto auditivo interno y del pabellón auricular. Este par craneal inerva los músculos que controlan la expresión facial y aquellos que controlan a las glándulas nasales, palatinas, faríngeas, salivales (sublingual y submaxilar) y la glándula lacrimal.

VIII o nervio estatoacústico (sensorial): se encuentra entre el puente y el bulbo raquídeo y trae información auditiva desde la cóclea, además de aquella necesaria para el mantenimiento del equilibrio que se genera en las estructuras sensoriales del laberinto membranoso del oído interno (canales semicirculares y crestas sacular y utricular).

IX o nervio glossofaríngeo (mixto): se encuentra en la zona media del bulbo raquídeo y trae información gustativa del tercio posterior de la lengua e información visceral de varias partes como la faringe. Inerva glándulas como la paratiroidea y un músculo de

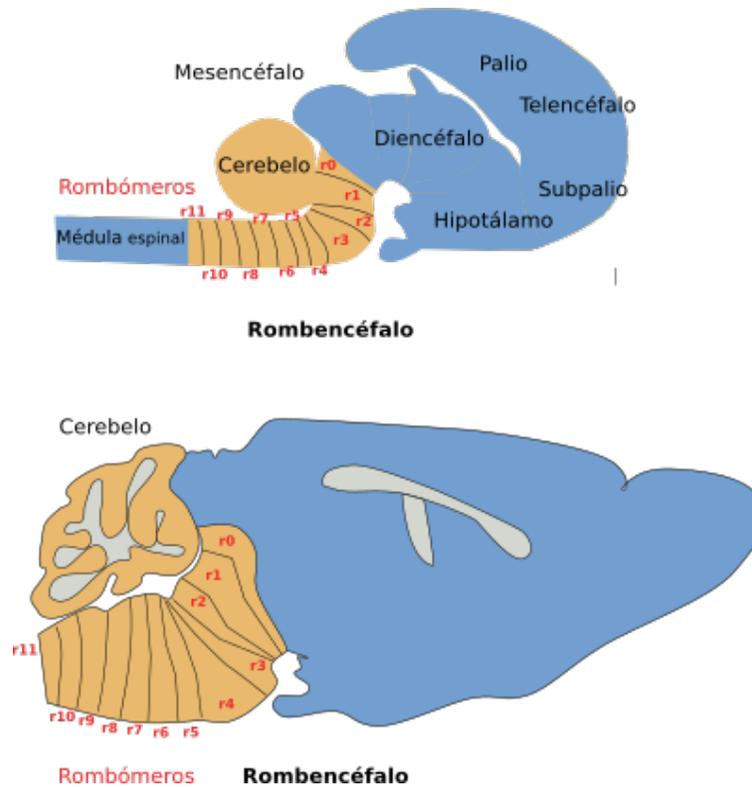


Figura 18: Organización del rombencéfalo en rombómeros. Arriba un cerebro en desarrollo. Abajo un cerebro de rata.

la faringe.

X o nervio vago (mixto): se encuentra en la zona posterior del bulbo raquídeo. Recoge información gustativa de la epiglotis y visceral general de las vísceras torácicas y abdominales. Inerva la mayoría de los músculos de la laringe y todos los de la faringe. Controla los músculos de la voz. También inerva la musculatura lisa de las vísceras torácicas y abdominales.

XI o nervio accesorio (motor): está formado por varias raíces que se encuentran en la zona más caudal del bulbo raquídeo y a ellas se unen algunas raíces procedentes de las raíces ventrales más rostrales de la médula espinal. El componente bulbar inerva músculos laríngeos, mientras que el componente espinal inerva los músculos del cuello (esternocleidomastoideo y trapecio).

XII o nervio hipogloso (motor): posee varias raíces y se encuentran en la zona posterior del bulbo raquídeo. Aporta inervación a los músculos

intrínsecos de la lengua, lo cual es importante para comer y hablar.

El cerebelo es una estructura prominente del rombencéfalo localizada en la zona dorsal del rombómero 1 (rh1). Externamente presenta surcos transversales dispuestos de forma más o menos paralela. Posee dos hemisferios divididos en lóbulos, que de rostral a caudal se denominan anterior, posterior y floculonodular. En una sección transversal de cerebelo se puede observar una parte interna donde predomina el neuropilo sobre los cuerpos celulares denominada sustancia blanca. Externamente a la sustancia blanca las células se disponen formando una lámina, denominada corteza cerebelosa (Figura 20). En esta corteza plegada se encuentran las células de Purkinje y las células granulares. En la zona profunda del cerebelo las neuronas se disponen formando los núcleos cerebelosos profundos, los cuales son las principales vías de salida de la información procesada por el cerebelo. Otra vía de salida de información cerebelosa es a través del núcleo vestibular lateral. Como dijimos, el cerebelo está implicado en coordi-

nación del movimiento, pero también en procesos de atención, y en humanos también está relacionado con el lenguaje.

VI, nervio abducens o motor ocular externo (motor): se encuentra en la parte alta del bulbo raquídeo e inerva musculatura extraocular (músculo recto externo).

VII o nervio facial (mixto): se encuentra en la parte alta del bulbo raquídeo y trae información gustativa de los dos tercios anteriores de la lengua y somática de la zona posterior del conducto auditivo interno y del pabellón auricular. Este par craneal inerva los músculos que controlan la expresión facial y aquellos que controlan a las glándulas nasales, palatinas, faríngeas, salivales (sublingual y submaxilar) y la glándula lacrimal.

VIII o nervio estatoacústico (sensorial): se encuentra entre el puente y el bulbo raquídeo y trae información auditiva desde la cóclea, además de aquella necesaria para el mantenimiento del equilibrio que se genera en las estructuras sensoriales del laberinto membranoso del oído interno (canales semicirculares y crestas sacular y utricular).

IX o nervio glossofaríngeo (mixto): se encuentra Se considera al rombencéfalo como una parte primitiva del sistema nervioso central, es decir, es la región del encéfalo que más se parece cuando se comparan especies muy separadas filogenéticamente, como peces o anfibios con mamíferos. Podríamos decir que se originó hace mucho tiempo en el ancestro de todos los vertebrados, funcionó, y ya no sufrió modificaciones sustanciales a lo largo de la evolución.

Este conservadurismo evolutivo quizá tenga que ver con su importante papel en el mantenimiento de funciones vitales para la supervivencia de cualquier vertebrado como la respiración, la presión sanguínea o el ritmo cardiaco. También es una estación de relevo para los sentidos del tacto, gusto, oído, y equilibrio. Además, controla la masticación, los movimientos oculares, y las expresiones faciales. Funciones que si no se llevan a cabo el organismo moriría. Los diferentes compartimentos del rombencéfalo están especializados en diferentes funciones:

Médula oblonga o bulbo raquídeo: respiración, acción de tragar (deglución), tono muscular, digestión, ritmo cardiaco.

Puente o protuberancia: nivel de atención, control motor, control del movimiento ocular, consciencia y sueño.

Cerebelo: movimientos precisos, posturas corporales, equilibrio, modulación de movimientos.

El rombencéfalo es también un centro importante de relevo o estación intermediaria de información que se origina en las zonas del encéfalo más rostrales y llega a la médula espinal o a algunos músculos del cuerpo. En su zona ventromedial posee una población alargada de neuronas denominada formación reticular que recibe información desde la corteza y participa en muchos aspectos de la coordinación motora. Además, posee numerosas agrupaciones de neuronas formando núcleos motores, los cuales forman nervios denominados craneales que salen directamente del rombencéfalo para inervar diferentes músculos y producir movimiento.

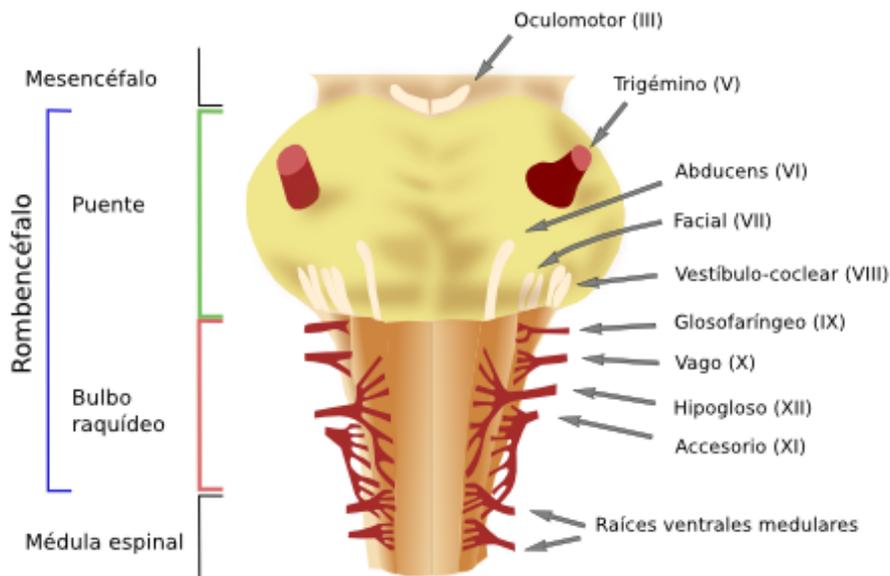


Figura 19: Localización de los nervios craneales en el rombencéfalo de un ratón. Vista ventral. Modificado de Cordes, 2001.

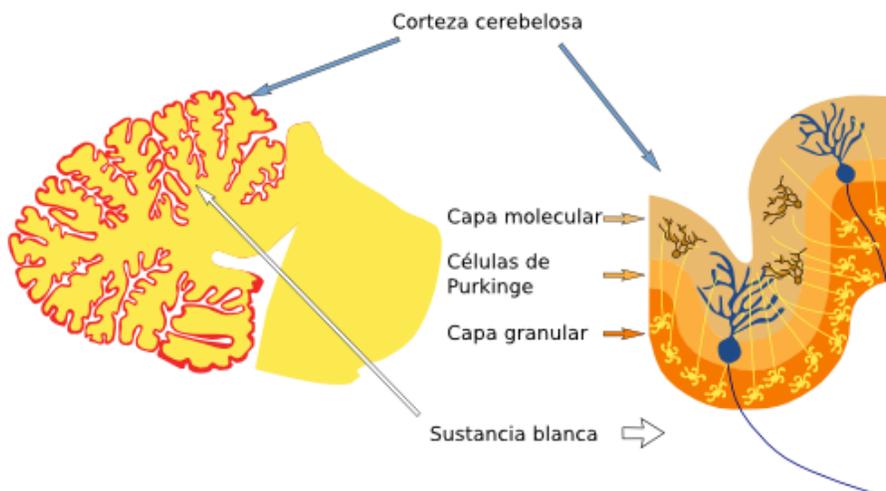


Figura 20: La imagen de la izquierda es un esquema de un cerebelo humano cortado por la línea media donde se señalan la sustancia blanca y la corteza cerebelosa (en rojo). La imagen de la derecha es un esquema de la corteza cerebelosa y sus capas.

5 Mesencéfalo

Es la parte del encéfalo situada entre el rombencéfalo y el diencéfalo (Figura 21). También se denomina cerebro medio. En humanos mide sólo 2,5 cm en longitud. A pesar de ser tan pequeño, en el mesencéfalo recaen funciones importantes como la vigilia, respuestas al dolor, coordinación motora, y control del movimiento de los ojos, visión y sonido. Además, muchas tractos de axones cruzan el mesencéfalo, tanto aferentes sensoriales hacia el tálamo como eferentes motores desde la corteza.

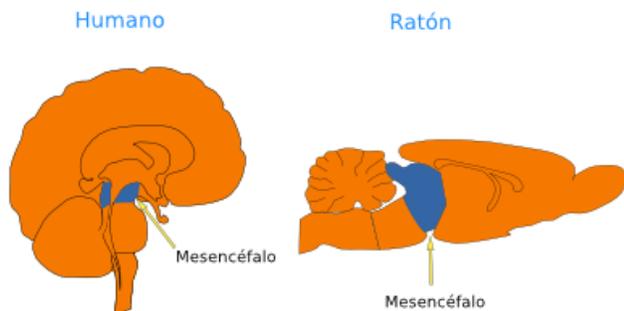


Figura 21: Localización del mesencéfalo.

Considerando el eje dorsoventral, podemos dividir anatómicamente al mesencéfalo en una placa alar (dorsal) y placa basal (ventral). En la placa alar, en su parte más dorsal, nos encontramos con la lámina cuadrigémina y en la placa basal con el tegmento (o tegmentum). En humanos destacan unas estructuras cilíndricas ventrales denominadas pedúnculos cerebrales que se corresponden con las proyecciones descendentes corticales (o vía piramidal) que se hacen visibles externamente en la base del mesencéfalo.

En la placa alar, en el techo mesencefálico, está la lámina cuadrigémina, formada por cuatro pequeñas protuberancias denominadas colículos, dos superiores rostrales (Figura 22) y dos inferiores caudales. Los colículos superiores están relacionados con la visión y los reflejos oculares. En los animales que no tienen corteza visual estos colículos son los principales responsables de procesar la información visual. Reciben información de la retina, de la corteza, así como desde el rombencéfalo y la médula espinal. Daños en los

colículos superiores llevan a una incapacidad para seguir con los ojos a un objeto que se mueve. Los colículos inferiores, o torus semicircularis, más caudales, están relacionados con el procesamiento de la información auditiva. Las neuronas de los colículos inferiores se disponen en láminas. Daños en los dos colículos inferiores produce sordera y en uno solo lleva a la incapacidad de localizar los sonidos.

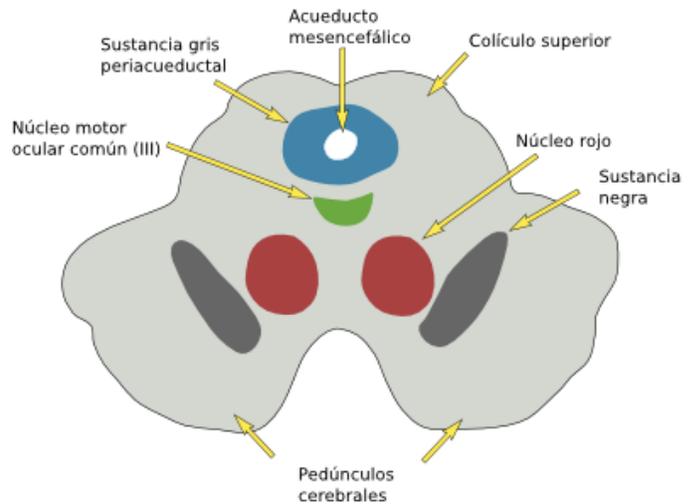


Figura 22: Esquema de una sección transversal del mesencéfalo humano donde se señalan algunas estructuras.

En la placa basal está el tegmento mesencefálico. En él se encuentra la sustancia gris periacueductal, que es una agrupación celular en torno al acueducto mesencefálico que se extiende hacia el diencéfalo rostralmente y hacia el rombencéfalo caudalmente. Esta población celular se organiza en 4 columnas que corren longitudinalmente. En la sustancia gris periacueductal hay numerosos núcleos con funciones diversas. En general, esta región se ha relacionado con el procesamiento del dolor.

En el tegmento también se encuentra la formación reticular, una estructura alargada que se localiza ventralmente en la zona medial y que está formada por diversas estructuras. En la formación reticular parece que hay regiones rostrales y caudales especializadas en diferentes funciones.

El núcleo rojo es una agrupación celular localizada en el tegmento rostral central. Su color se debe al alto contenido en hierro y a una gran vascularización.

Está relacionado con el control motor. Recibe conexiones motoras desde la corteza y el cerebelo y envía proyecciones hacia las neuronas motoras de la médula espinal.

En la parte ventral del tegmento está la sustancia negra, justo por encima de los pedúnculos. Su color negro se debe al alto contenido en melanina. En mamíferos adultos, casi el 75 % de las neuronas dopaminérgicas residen en el mesencéfalo, concretamente en la sustancia negra pars compacta (SNc) que envía proyecciones al estriado dorsal (subpallio; vía nigro-estriatal) y están implicadas en el movimiento voluntario. Estas neuronas son las que se pierden en la enfermedad neurodegenerativa de Parkinson. Las otras dos grandes regiones dopaminérgicas son el área tegmental ventral (VTA) y el campo retrorubral (RRF) que proyectan al estriado ventral y corteza entorrinal (vía mesocorticolímbica), vías implicadas en procesos de recompensa y emocionales. Alteraciones de esta vía mesocorticolímbica parecen implicadas en la esquizofrenia, adicción y depresión.

El núcleo troclear se encuentra ventral a la sustancia gris periacueductal e inerva un músculo ocular. El nervio del núcleo troclear, el nervio troclear (IV), cruza la línea media y sale por la parte dorsal mesencéfala. Estas dos características son únicas cuando se compara con el resto de nervios craneales.

El núcleo oculomotor se dispone en el tegmento, bajo los colículos rostrales y ventrales a la sustancia gris periacueductal. Sus axones forman el nervio oculomotor o par craneal III (motor). En la mayoría de los vertebrados inerva cuatro músculos extraoculares (tres rectos y un oblicuo), además del elevador del párpado superior y los músculos intrínsecos del ojo (músculo ciliar y de la pupila).

6 Diencéfalo

El diencéfalo forma parte, junto con el telencéfalo y el hipotálamo, del prosencéfalo o cerebro anterior. Se localiza entre el mesencéfalo y el hipotálamo (Figuras 23 y 24). Según el modelo segmentario de organización del encéfalo, el diencéfalo se divide en tres compartimentos transversales, que de caudal a rostral se denominan p1, p2 y p3. La región o placa alar del diencéfalo, es decir, la parte dorsal diencefálica, está mucho más desarrollada que la basal. La placa alar está formada por el pretecho (p1), por el tálamo (p2) y por el pretálamo (p3). La parte basal, o ventral, del diencéfalo está muy reducida y se denomina en conjunto tegmento diencefálico.

El diencéfalo funciona principalmente como una estación de relevo a la que llega información sensorial, la procesa y la envía filtrada a la corteza cerebral.

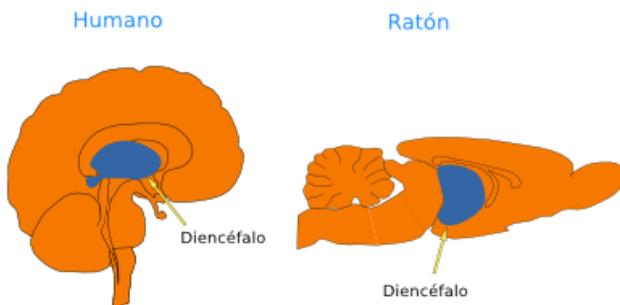


Figura 23: Localización del diencéfalo.

El hipotálamo, que tradicionalmente se ha incluido como parte del diencéfalo, se agrupa actualmente dentro del prosencéfalo secundario como una región rostral al diencéfalo, y que además contiene una placa basal y una parte de la placa alar del prosencéfalo secundario. El resto de la placa alar del prosencéfalo secundario se corresponde con el telencéfalo. Según este nuevo esquema el hipotálamo es precordial, es decir, se desarrolla inicialmente desde un territorio que es anterior a la notocorda, mientras que el diencéfalo es epicordal puesto que se desarrolla a partir de un territorio que es dorsal a la notocorda (ver Puelles et al. 2008).

El pretecho (p1), entre otras cosas, procesa infor-

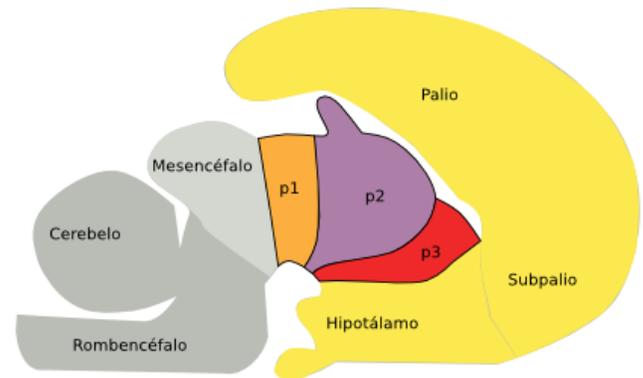


Figura 24: Compartimentos del diencéfalo (p1, p2 y p3) en un esquema de un cerebro de rata no completamente desarrollado. (modificado de Puelles et al., 2008)

mación directa desde la retina y es responsable del reflejo pupilar a la luz. Por el pretecho pasa una comisura, la denominada comisura posterior. Una comisura es un grupo de axones que cruza la línea media del encéfalo y conecta el lado izquierdo y el derecho. Hay varias comisuras en el encéfalo de todos los vertebrados. En relación a la comisura posterior, el pretecho se ha dividido en otras tres regiones: región precomisural, comisural y yuxtacomisural. Estos compartimentos están muy conservados a lo largo de la evolución de los vertebrados. En la placa basal del pretecho se encuentran las partes anteriores de la sustancia negra y del área tegmental ventral, importantes núcleos dopaminérgicos relacionados con el control del movimiento. También se encuentra aquí el núcleo intersticial de Cajal relacionado con los reflejos de orientación de la cabeza.

En el tálamo y epitálamo (p2) se modula la mayor parte de la información sensorial, excepto la olfativa, y se envía a la corteza cerebral, la cual envía información de vuelta al tálamo. El tálamo, además de ser una estación de relevo de la información sensorial, está relacionado con el ajuste fino del control motor. También participa activamente en procesos cognitivos elevados. Por ejemplo, el tálamo se ve dañado en el síndrome de Korsakov, el cual conlleva una fuerte amnesia. En la placa alar del tálamo hay un grupo de núcleos llamado complejo nuclear talámico. Los diversos núcleos del tálamo se nombran según su posición (ventrales, dorsales, anteriores o

posteriores), que participan en multitud de funciones: alerta, memoria y aprendizaje, funciones motoras, información sensorial, etcétera. Los núcleos geniculados lateral y medial del tálamo reciben información visual y auditiva, respectivamente. En la parte dorsal del tálamo se encuentra el epitálamo, que incluye a la habénula, el tracto de la estria medularis y la glándula pineal. La habénula participa en el control del movimiento, cognición y respuestas emocionales, gracias a sus conexiones con el estriado y la corteza cerebral. La glándula pineal, o epífisis, controla los ritmos circadianos del animal mediante la secreción cíclica de la hormona melatonina. Es una estructura que ancestralmente podría haber sido un sistema sensible a la luz. El epitálamo parece también implicado en el procesamiento del dolor y el estrés. En la placa basal de este segmento p2 está el núcleo rostral intersticial, relacionado con reflejos de orientación visual. También llegan las zonas más rostrales de la sustancia negra y área tegmental ventral.

El pretálamo y eminencia pretalámica (p3) ocupan el segmento más rostral del diencefalo. El pretálamo, descrito tradicionalmente como tálamo ventral o subtálamo, está conectado con la región estriatal del telencéfalo y con la sustancia negra, centro dopaminérgico del mesencéfalo, y con el núcleo rojo, y se diferencia de otras regiones del tálamo en que no tiene conexiones con el corteza cerebral. El pretálamo contiene al núcleo reticular talámico, núcleo geniculado lateral ventral, núcleo subgeniculado y zona incerta. La eminencia pretalámica está localizada en la parte dorsal del pretálamo. En la parte basal del segmento p3 tenemos a la región retromamilar.

7 Hipotálamo

El hipotálamo es una región relativamente pequeña que topográficamente se localiza bajo el pretálamo y el tálamo (Figuras 25 y 26), de ahí su nombre, y por ello se ha considerado tradicionalmente como parte del diencefalo. Pero esa posición se debe a la curvatura que se produce en el tubo neural durante el desarrollo embrionario, siendo topológicamente anterior al diencefalo (a la región p3). De hecho, junto con una parte del telencefalo, es la región más rostral del tubo neural. Así, el hipotálamo forma una unidad con el telencefalo denominada prosencefalo secundario (Puelles y Rubenstein 2015, sugieren por ello el nombre "hipotelencefalo"). El hipotálamo es una región compleja estructuralmente, con unas 33 regiones que podrían generar más de 150 poblaciones neuronales diferentes.

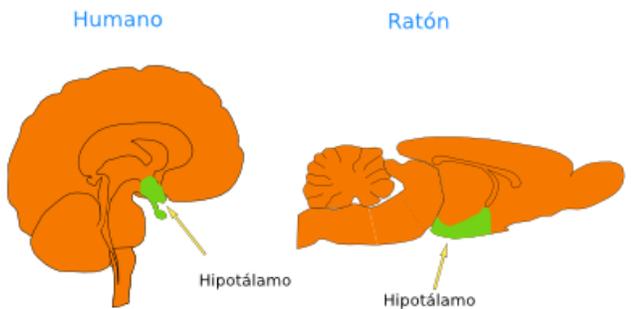


Figura 25: Localización del hipotálamo.

El hipotálamo tiene una porción basal y otra alar. Longitudinalmente está dividido en dos partes: una rostral o hipotálamo terminal (hp2) y otra caudal o hipotálamo peduncular (hp1) (Figuras 26 y 27). El límite entre ambos se extiende hasta el telencefalo. El hipotálamo terminal contiene a los núcleos: supraóptico, lateral anterior, supraquiasmático, anterior, anterobasal, ventromedial, arcuato, y mamilares. Desde su región ventral se origina la neurohipófisis. El hipotálamo terminal se continúa dorsalmente con el área preóptica. El hipotálamo peduncular contienen los núcleos paraventricular, parte peduncular del núcleo dorsomedial y el área retromamilar. Dorsalmente se continúa con la mayor parte del telencefalo.

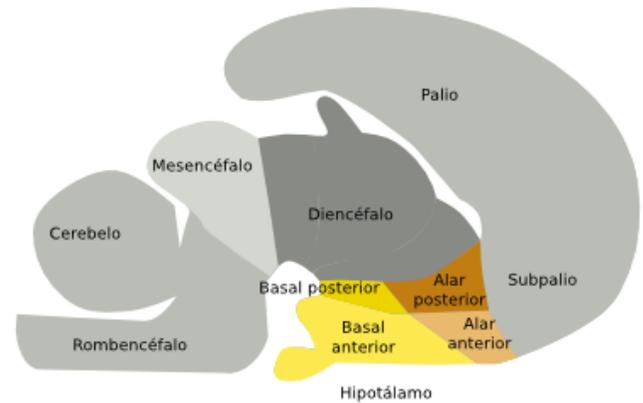


Figura 26: Principales compartimentos hipotalámicos de un cerebro no totalmente desarrollado.

Funciones

El hipotálamo es una parte relativamente pequeña en el encéfalo pero realiza funciones cruciales para el organismo. Así, está relacionado con el control del hambre, la sed, los ritmos circadianos, la temperatura corporal, la reproducción, el comportamiento sexual, las emociones, etcétera. El hipotálamo es una región que no inerva músculos sino que se comunica con el organismo a través de la liberación de hormonas al sistema sanguíneo, fundamentalmente en la neurohipófisis, pero también a la eminencia media de la hipófisis. De esta manera, el hipotálamo es un importante regulador del sistema endocrino. Hay dos poblaciones de neuronas que liberan hormonas o moléculas inhibitoras de hormonas: magnocelulares y parvocelulares. Las neuronas magnocelulares de los núcleos paraventricular y supraquiasmático liberan oxitocina y arginina-vasopresina a través de sus axones que llegan hasta la neurohipófisis. Las neuronas parvocelulares se encuentran dispersas en los núcleos tuberal, preóptico, arcuato, periventricular anterior y paraventricular, y proyectan a la eminencia media liberando varios tipos de hormonas. La liberación de hormonas se produce tras un proceso integrador de información como olores, sabores, ciclos de luz, etcétera, que el hipotálamo recibe directamente de los ojos o del resto del encéfalo.

Reproducción

Los ciclos reproductivos masculinos y femeninos de los vertebrados se producen por la interacción

de numerosas hormonas liberadas desde diversos lugares: hipotálamo, hipófisis y gónadas, entre otros. Así, el hipotálamo libera la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH: "gonadotropin-releasing hormone") a la hipófisis anterior (adenohipófisis), la cual libera las hormonas luteinizante (LH: "luteinizing hormone") y la estimuladora de los folículos (FSH: "follicle stimulating hormone") a la sangre. Estas hormonas se liberan tanto en machos como en hembras. Ambas hormonas estimulan de la producción de gametos y la maduración de los folículos ováricos.

La oxitocina se produce en las neuronas magnocelulares y parvocelulares del núcleo paraventricular y del supraóptico del hipotálamo, y se transporta por sus axones hasta la hipófisis posterior (neurohipófisis), donde se secreta a la sangre. En las mujeres, esta hormona provoca las contracciones uterinas durante el parto y también potencia la producción de leche materna. Su acción la ejerce a través de los receptores de oxitocina u OTR ("oxytocin receptors"). Estos receptores se expresan también en muchas regiones del encéfalo: hipocampo, neocorteza, amígdala, núcleo acumbens y otros. Durante la gestación, hay un núcleo del hipotálamo que aumenta la expresión de OTR: el núcleo medial del hipotálamo. Esta acción de la oxitocina sobre el encéfalo es uno de los mecanismos por los que se activa el comportamiento maternal.

Control diurético

Desde el hipotálamo se liberan sustancias u hormonas que controlan el contenido líquido del cuerpo. La vasopresina es una hormona que controla el fluido corporal. Se sintetiza en las neuronas magnocelulares del núcleo supraquiasmático y del núcleo paraventricular del hipotálamo. También se sintetizan en las neuronas parvocelulares del núcleo paraventricular. Los axones de las neuronas magnocelulares liberan la vasopresina en los vasos sanguíneos de la hipófisis posterior. La vasopresina se llama también hormona antidiurética, puesto que favorece la retención de líquidos mediada por una mayor recaptación de agua en los riñones, además de producir vasoconstricción circulatoria. Los receptores que captan la cantidad de agua que contiene nuestro cuerpo son osmoreceptores que se localizan en el propio hipotálamo.

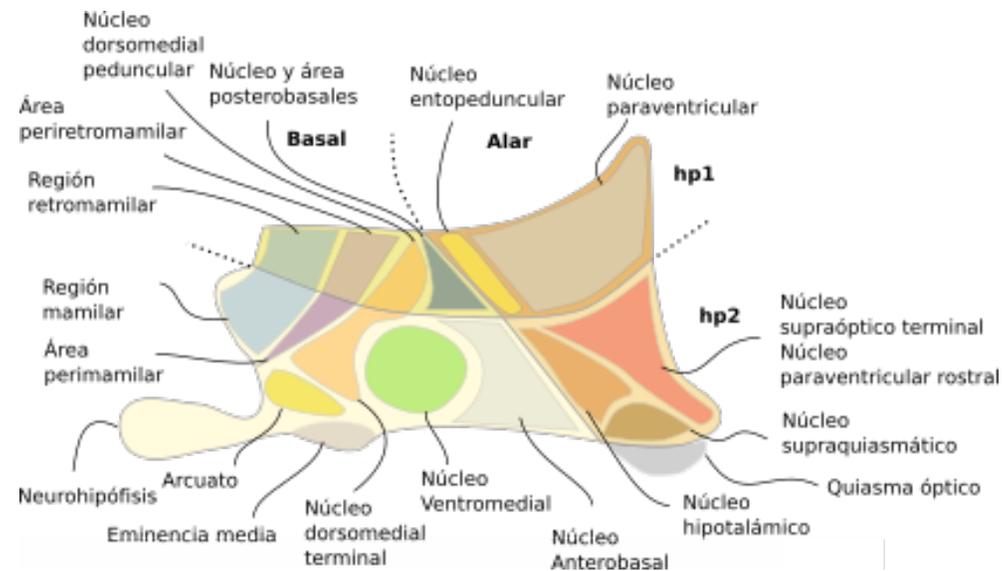


Figura 27: Principales poblaciones celulares del hipotálamo y su distribución en las regiones pedunculada, terminal, así como en sus respectivos territorios basales y alares (modificado de Díaz et al., 2015).

8 Subpallio

El subpallio se encuentra ventralmente al pallio, y ambos forman el telencéfalo (Figuras 28 y 29). Al contrario que el pallio, que está formado principalmente por neuronas dispuestas en capas o láminas, el subpallio se organiza en núcleos y agrupaciones no laminadas de neuronas. El subpallio está formado por el estriado, el globo pálido, la zona innominada, la región preóptica y el septum ventral, además de algunas porciones (subpaliales) de la amígdala. Tradicionalmente, a estas estructuras se les ha relacionadas con el control motor, pero actualmente se sabe que participan en muchas otras funciones relacionadas con emociones, motivación y pensamiento que resultan en acciones de movimiento. Es decir, no sólo participan en circuitos sensoriomotores.

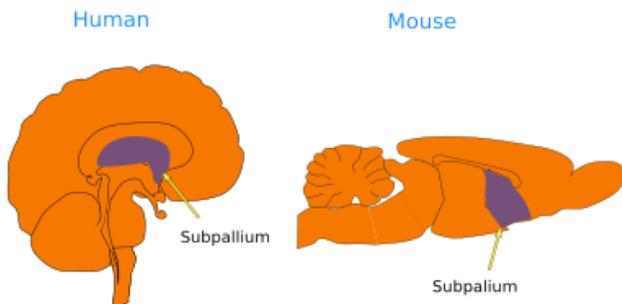


Figura 28: Subpallio en un cerebro de humano y en uno de una ratona.

El cuerpo estriado se divide en tres partes: el accumbens, el caudado y el putamen (Figura 3). Es la estructura más voluminosa del subpallio y está estrechamente relacionada con el control de las habilidades motoras y el movimiento voluntario, entre otras funciones. Esto es evidente en la enfermedad de Parkinson donde el estriado pierde las aferencias dopaminérgicas, lo que conlleva su mal funcionamiento y resulta en una disfunción motora y cognitiva. El estriado recibe información directamente de áreas corticales como las sensoriomotoras, las de asociación, y las áreas límbicas. También recibe información desde el tálamo y desde las poblaciones dopaminérgicas del mesencéfalo. La información procesada en el estriado es enviada principal-

mente al globo pálido y pálido ventral.

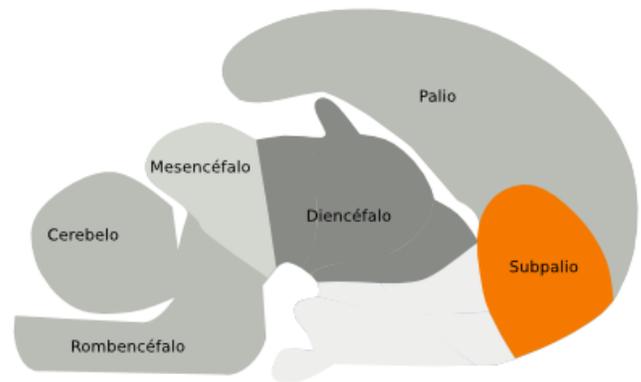


Figura 29: Subpallio en un encéfalo de ratón no completamente desarrollado.

El estriado está organizado en compartimentos: los estriosomas y la matriz. Ambos tienen neuronas GABAérgicas de proyección. Los estriosomas son regiones pobres en acetilcolinesterasa, pero expresan altos niveles del receptor opioide μ (MOR). Los estriosomas aparecen muy temprano durante el desarrollo, de manera que están allí para recibir las primeras aferencias desde la corteza y desde las poblaciones dopaminérgicas del mesencéfalo.

El globo pálido, junto con el estriado, forma parte de los denominados ganglios basales. Colabora con el estriado en el desarrollo de la actividad motora. Además, tanto el estriado como el globo pálido, así como las proyecciones dopaminérgicas que provienen desde la sustancia negra, están implicados en los mecanismos de recompensa y adicción.

En la sustancia innominada se encuentran estructuras como el núcleo basal de Meynert, el núcleo de la banda diagonal de Broca y el núcleo intersticial horizontal. Estos núcleos, junto con el septum, aportan la mayoría de la inervación colinérgica a las áreas corticales, liberando el neurotransmisor acetilcolina.

La región preóptica está en el extremo rostral del tercer ventrículo. Contiene diversos grupos neuronales, como el núcleo preóptico mediano, el núcleo preóptico periventricular y el núcleo preóptico medial. También hay células dispuestas de una manera más reticular en la región preóptica lateral.

Funciones

La ejecución de movimientos precisos y establecer una secuencia de movimientos necesita de las proyecciones desde las corticales y subcorticales al estriado. Estas proyecciones las reciben las neuronas GABAérgicas estriatales. El estriado contiene a las neuronas GABAérgicas de proyección, que representan un 90 al 95 % de todas las neuronas del estriado. Hay dos poblaciones de estas neuronas. Unas forman la vía de proyección denominada directa, la cual proyecta directamente a los núcleos de los ganglios basales y también envían información al globo pálido

externo. Estas neuronas GABAérgicas expresan el receptor de dopamina D1 receptor y el neurotransmisor sustancia P. La otra población de neuronas GABAérgicas de proyección forma la denominada vía indirecta, la cual envía axones al globo pálido externo, el cual a su vez envía la información a los núcleos de proyección basales (por eso se llama indirecta). Estas neuronas GABAérgicas expresan los receptores dopaminérgicos D2 y el neurotransmisor encefalina. La vía de proyección directa promueve la desinhibición del tálamo y el inicio de la actividad motora, mientras que la indirecta promueve lo contrario.

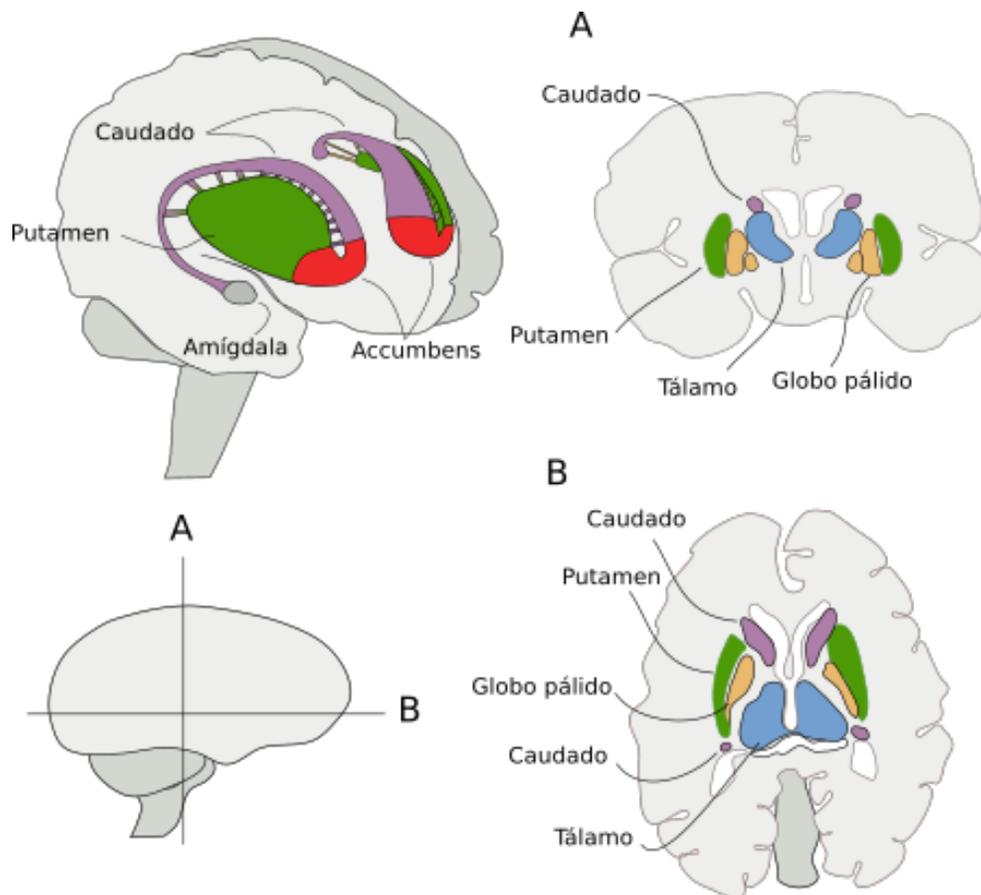


Figura 30: Distribución de los principales elementos de los ganglios basales en humanos.

9 Palio

El palio es la región telencefálica, dorsal al subpalio, que en mamíferos se corresponde en su mayor parte con las áreas corticales (Figuras 31 y 32). Actualmente se divide en 4 partes: medial, dorsal, lateral y ventral. En mamíferos el palio medial corresponde con la formación hipocampal, el dorsal con la corteza cerebral o telencefálica y el lateral con la corteza olfativa. El palio ventral comprende a la parte de la corteza olfativa, pero a él se adscriben también otras estructuras como los bulbos olfativos, el claustró, núcleos paliales profundos y una porción palial de la amígdala.

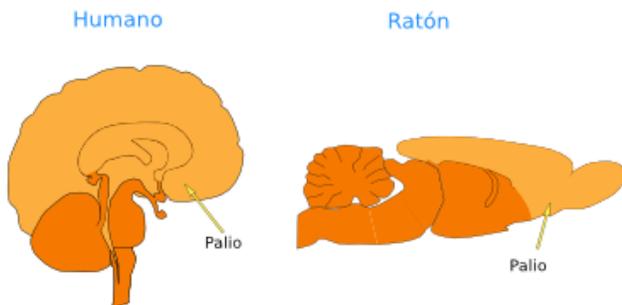


Figura 31: Palio.

El palio lleva a cabo tareas muy variadas entre las que se encuentran aquellas consideradas en humanos como funciones superiores. Entre éstas se encuentran el aprendizaje, distintos tipos de memoria, la inteligencia, las emociones, las habilidades del lenguaje, las capacidades sociales, la toma de decisiones, etcétera. Sin embargo, también recibe aferencias sensoriales primarias como son las olfativas, y es responsable de los movimientos conscientes o voluntarios y de la planificación motora.

Las áreas corticales distribuyen sus componentes celulares en láminas o capas que se disponen paralelas a la superficie del encéfalo. Por ejemplo, en los mamíferos buena parte de la corteza cerebral (denominada isocorteza) está formada por 6 capas. Estas capas se pueden observar al microscopio óptico (Figura 33) y suelen alternarse en cuanto a la densidad de cuerpos celulares. Las capas I, II y V son

poco densas y las otras tres más densas. La densidad de células en las diferentes capas puede variar entre áreas, y a veces alguna capa es difícilmente discernible, mientras que otras pueden tener subcapas. El hipocampo, que es una parte del palio medial (Figura 34), y la corteza olfativa, que es una parte del palio lateral (ambas denominadas allocortezas), poseen menos de 6 capas (normalmente 3 o 5). Las áreas corticales tienen conexiones abundantes entre ellas, tanto entre las de un mismo hemisferio cerebral (conexiones ipsilaterales), como con las del otro hemisferio cerebral (conexiones contralaterales). Las conexiones contralaterales forman grandes tractos de fibras denominadas comisuras, siendo la más prominente la comisura del cuerpo caloso, vía de comunicación entre las dos cortezas dorsales cerebrales.

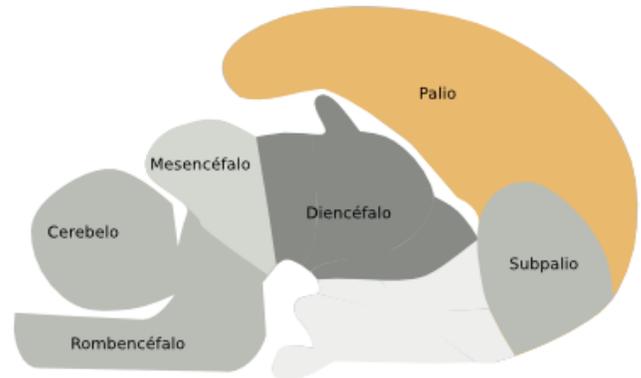


Figura 32: Palio en un encéfalo de ratón no completamente desarrollado.

Además de en capas, las áreas corticales están funcionalmente divididas en pequeñas columnas de neuronas que se organizan unas paralelas a las otras, y perpendiculares a las capas corticales, por lo que una columna se extiende por las 6 capas. La idea de que la corteza estaba organizada en columnas la introdujo Lorente de Nó en 1933. Ahora se llaman minicolumnas anatómicas. Esta organización en columnas se observa en las diferentes regiones corticales y en diferentes especies.

Hay dos grandes tipos de neuronas en las áreas corticales: las piramidales y las interneuronas. Estos tipos se suelen conservar a lo largo de las diferentes áreas corticales, aunque con diferentes densidades. Las neuronas piramidales son las que emiten proyec-

ciones a otras áreas corticales o fuera de la corteza. Las interneuronas generalmente proyectan localmente dentro de la corteza. Las interneuronas son en realidad un grupo muy diverso de neuronas si consideramos su morfología, electrofisiología y neuroquímica.

En humanos, el palio dorsal, comúnmente llamado corteza cerebral, es proporcionalmente el área más desarrollada del palio (y de todo el encéfalo). Ha crecido tanto que para acomodarse en el interior del cráneo ha tenido que plegarse formando las denominadas circunvoluciones, las cuales le dan el aspecto irregular típico a la superficie palial del encéfalo humano. La corteza cerebral es por tanto muy extensa y se divide en regiones anatómicas y funcionales. Anatómicamente se divide en los lóbulos: frontal, temporal, parietal y occipital. Fisiológicamente, sin embargo, está dividido en muchas más regiones, que a su vez se dividen en subregiones (Figura 35). Los tres tipos principales de regiones corticales son las motoras: control voluntario del movimiento, sensoriales: reciben aferencias sensoriales, sobre todo a través del tálamo, y regiones de asociación: no pertenecen a las anteriores y establecen fuertes conexiones de asociación entre ellas y con otras áreas corticales.

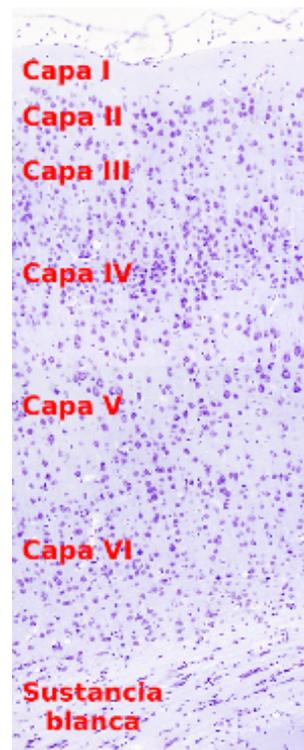


Figura 33: Palio dorsal, corteza cerebral de ratón mostrando la organización en láminas o capas.

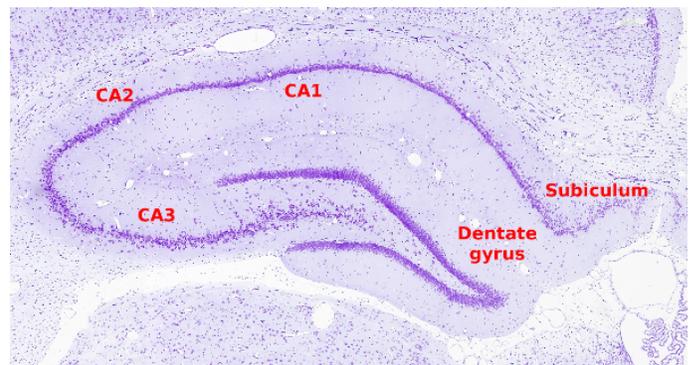


Figura 34: Palio medial o hipocampo de un encéfalo de ratón, donde se muestran las diferentes áreas.

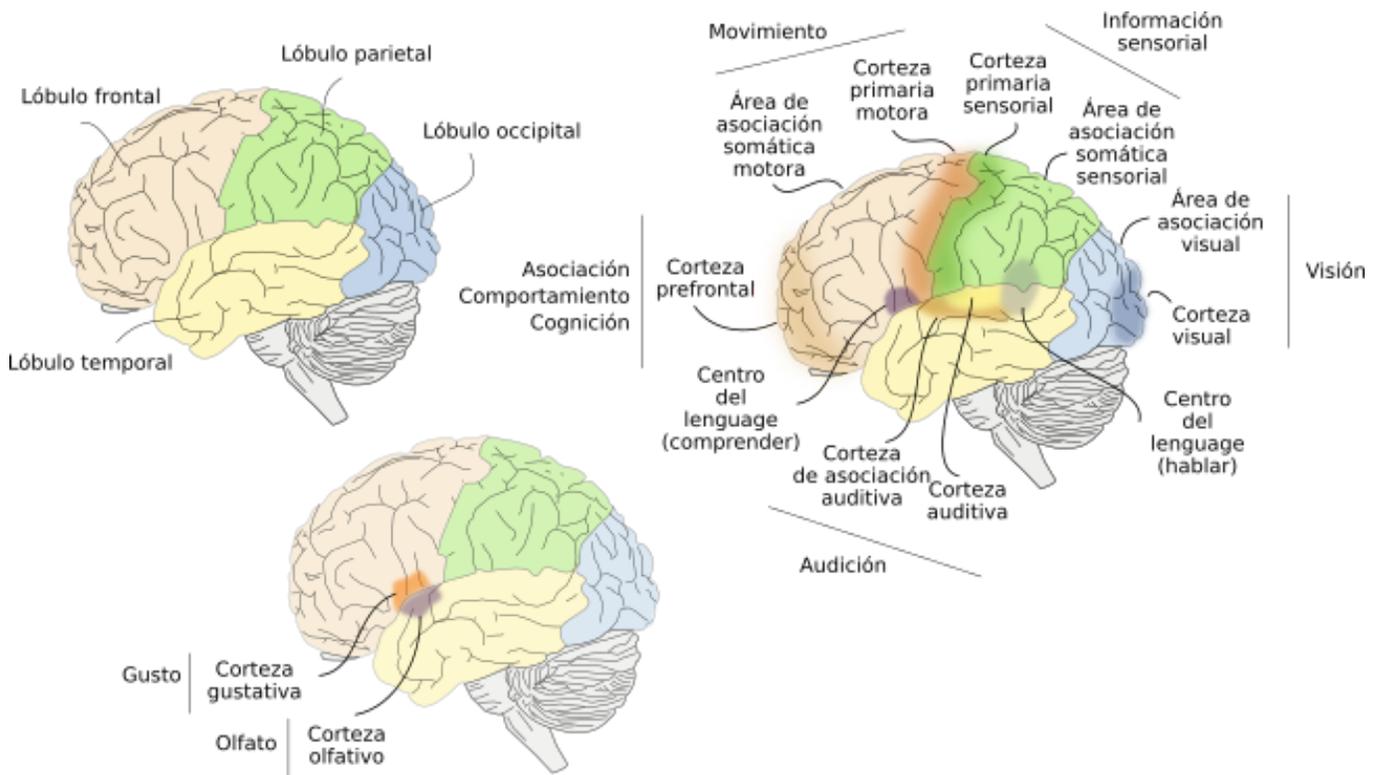


Figura 35: Zonas de la corteza distribuidas según su ubicación en lóbulos, y según su función principal en regiones funcionales.

10 Imagen; médula espinal

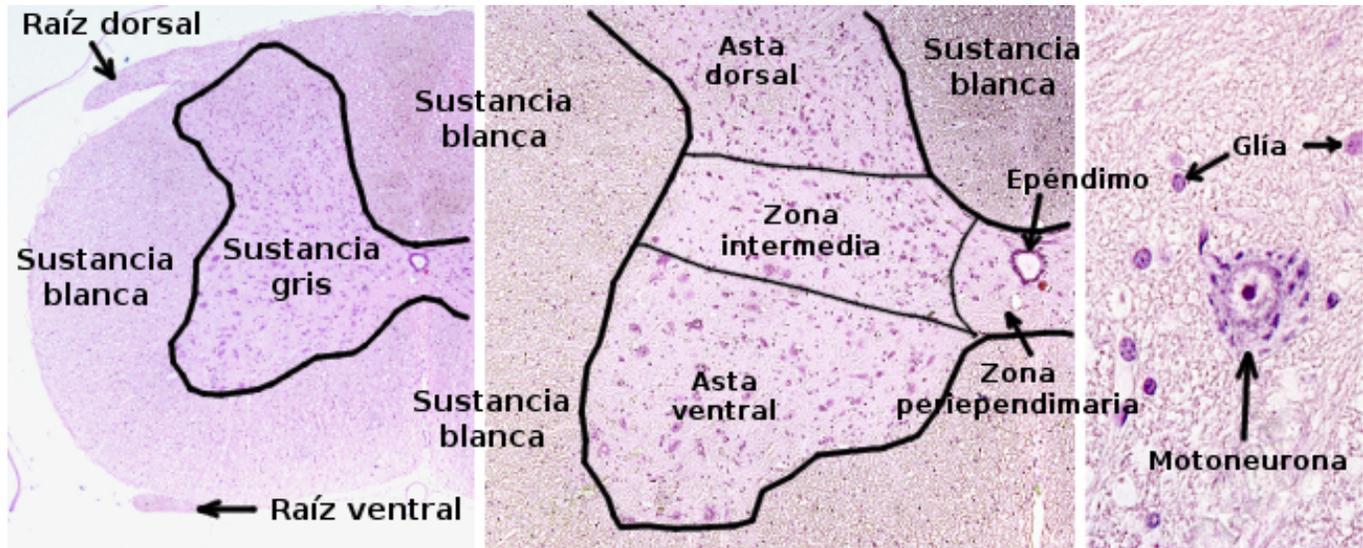


Figura 36: Órgano: médula espinal. Especie: ratona. (*Rattus norvegicus*). Técnica: parafina, hematoxilina-eosina.

En esta sección transversal de la médula espinal se pueden distinguir con una tinción general las diferentes partes que la componen. En la parte medial y central aparece el canal ventricular por donde viaja el líquido cefalorraquídeo, delimitado por el epéndimo. Rodeando al canal ventricular está la sustancia gris, en la que se concentra la mayoría de los cuerpos celulares de las neuronas espinales, y que se puede subdividir en zonas. En su conjunto, la sustancia gris, tiene una forma de ala de mariposa, aunque en otras especies como algunos peces puede tener forma más redondeada o incluso aplanada como ocurre en lampreas y mixines, como se ilustra en la imagen de la derecha. Rodeando a la sustancia gris se encuentra la sustancia blanca, formada principalmente por axones

procedentes del encéfalo, por axones de las propias neuronas espinales y por axones de las células sensoriales del sistema nervioso periférico. Los axones del mismo tipo suelen ir asociados formando haces o tractos que se localizan en partes concretas de la sustancia blanca.

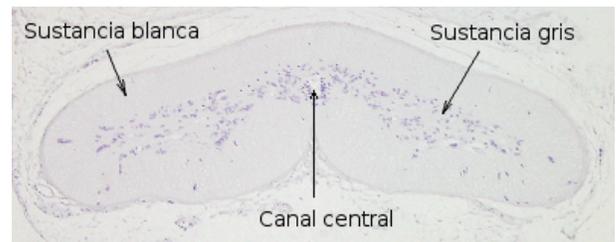


Figura 37: Imagen de una médula de mixine con el aspecto típico aplanado. Como se puede ver, tanto la sustancia gris como la sustancia blanca, tienen una disposición aplanada.

11 Bibliografía

Cordes SP. 2001. Molecular genetics of cranial nerve development in mouse. *Nature Reviews in Neuroscience* 2, 611-623.

Diaz M, Morales-Delgado N, Puelles L. 2015 Neuroanatomía. 2015. Ontogenesis of peptidergic neurons within the genoarchitectonic map of the mouse hypothalamus. *Frontiers in neuroanatomy*. 8:162.

Nieuwenhuys R, Voogd J, van Huijzen Ch. *El Sistema Nervioso Central Humano*. 2009. 4ª Edición. Editorial Médica Panamericana S.A. ISBN: 978-84-7903-453-5.

Puelles L, Martínez S, Martínez de la Torre M. *Neuroanatomía*. 2008. Editorial Médica Panamericana S.A. ISBN: 978-84-7903-453-5.

Puelles L, Rubenstein JLR. 2015. A new scenario of hypothalamic organization: rationale of new hypotheses introduced in the updated prosomeric model. *Frontiers in neuroanatomy*. 9: 27.

Purves D. 2007. *Neuroscience*. 4ª edición. Sinauer Associates, Inc.