

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: Noviembre 2018)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs5.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	3
3	Médula espinal	8
4	Rombencéfalo	13
5	Mesencéfalo	17
6	Diencéfalo	18
7	Hipotálamo	20
8	Subpalio	22
9	Palio	24
10	Imagen; médula espinal	27
11	Bibliografía	28

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. 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. 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 comunican 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.

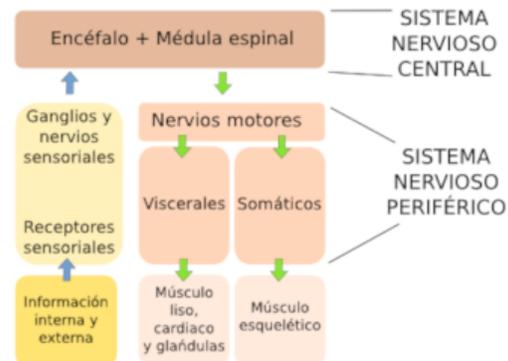


Figura 1: Esquema de las divisiones del sistema nervioso de vertebrados. (modificado de Purves et al., 2007).

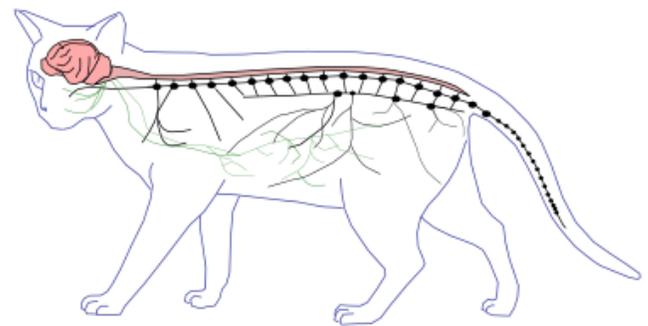


Figura 2: Esquema en el que se muestra la división del sistema nervioso en sus dos principales componentes: sistema nervioso central (en rosado) y periférico (en negro y verde).

Rodeando a la membrana celular de los adipocitos maduros se encuentra una capa de matriz extracelular denominada lámina externa, que es similar a la lámina basal de los epitelios. Esta lámina puede actuar como una barrera selectiva o como una estructura de sostén de la célula. Contiene colágeno tipo VI, laminina y heparán sulfato, pero no fibronectina. La fibronectina sí está presente en la lámina externa de los adipocitos

inmaduros, pero es sustituida por la laminina en los maduros.

La matriz extracelular es muy importante para el propio adipocito puesto que influye en su tamaño y diferenciación. Por ejemplo, se ha propuesto que la abundancia de colágeno tipo VI en la matriz extracelular del tejido adiposo es importante para controlar la expansión de las células. Por otro lado, los preadipocitos no se desarrollan en adipocitos maduros si no pueden liberar la metaloproteasa MT1-MMP.

Las metaloproteasas degradan matriz extracelular. Es decir, la matriz extracelular regula físicamente el crecimiento hipertrófico de los adipocitos. Las células adiposas se adhieren mediante integrinas a fibronectinas, lamininas y colágeno. Hay toda una serie de cambios en las cadenas de integrinas que guían preadipocitos a diferenciarse en adipocitos maduros. También las integrinas podrían ser responsables de sentir el tamaño celular.

2 Sistema nervioso central

El sistema nervioso central de los vertebrados está compuesto por el encéfalo (coloquialmente llamado cerebro) y por la médula espinal. 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. La médula espinal presenta una organización relativamente homogénea dividida en segmentos delimitados por los nervios espinales.

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, 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. 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 tejido mesenquimático, 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 limetante 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. Todo el telencéfalo, palio y subpalio, serían parte de la placa alar, mientras que las demás regiones, hipotálamo, diencéfalo, mesencéfalo 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.

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 ventrículos, mientras que a la de la médula espinal se le llama canal central o canal ependimario. Algunas zonas de la placa del techo de los ventrículos no están cubiertas por tejido nervioso sino por una capa

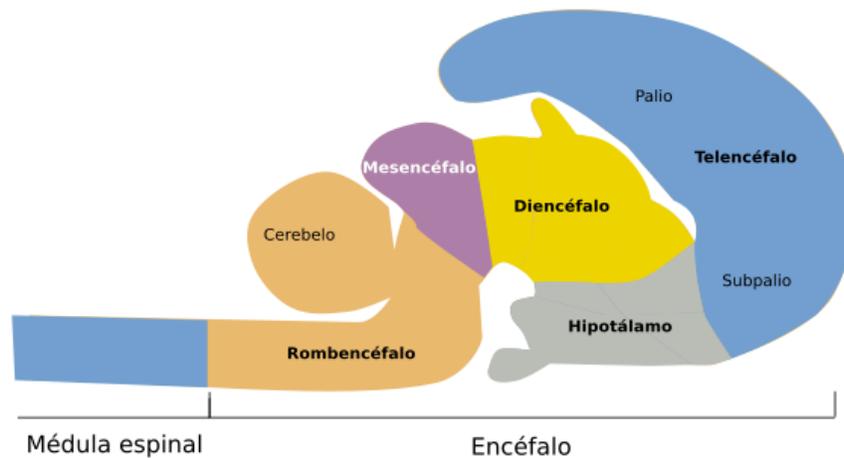


Figura 3: Esquema donde se indican las principales divisiones del sistema nervioso central.

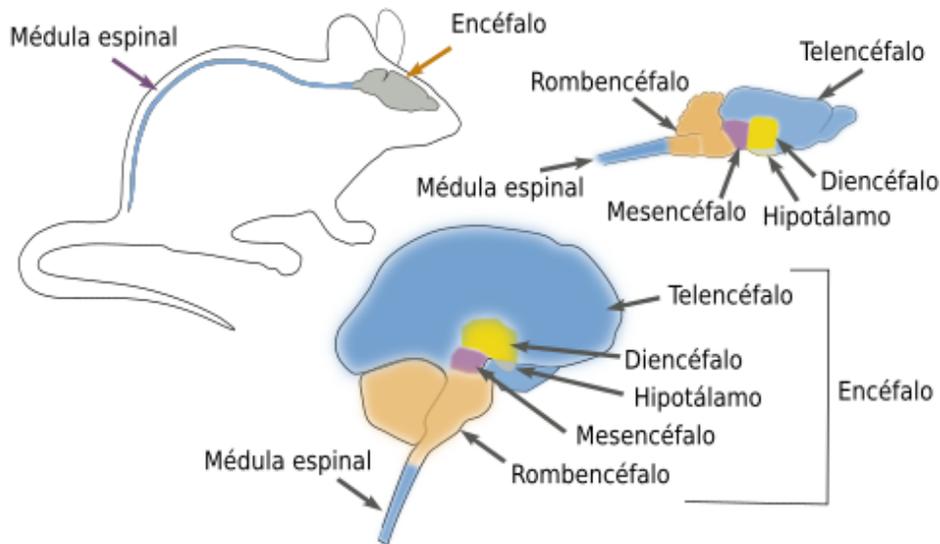


Figura 4: Esquema simple en el que se muestran los principales compartimentos encefálicos en un ratón (arriba) y en un humano (abajo). Nótese que no están a escala.

epitelial que forma los denominados plexos coroideos. Este epitelio es responsable de la liberación del líquido cefalorraquídeo.

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.

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

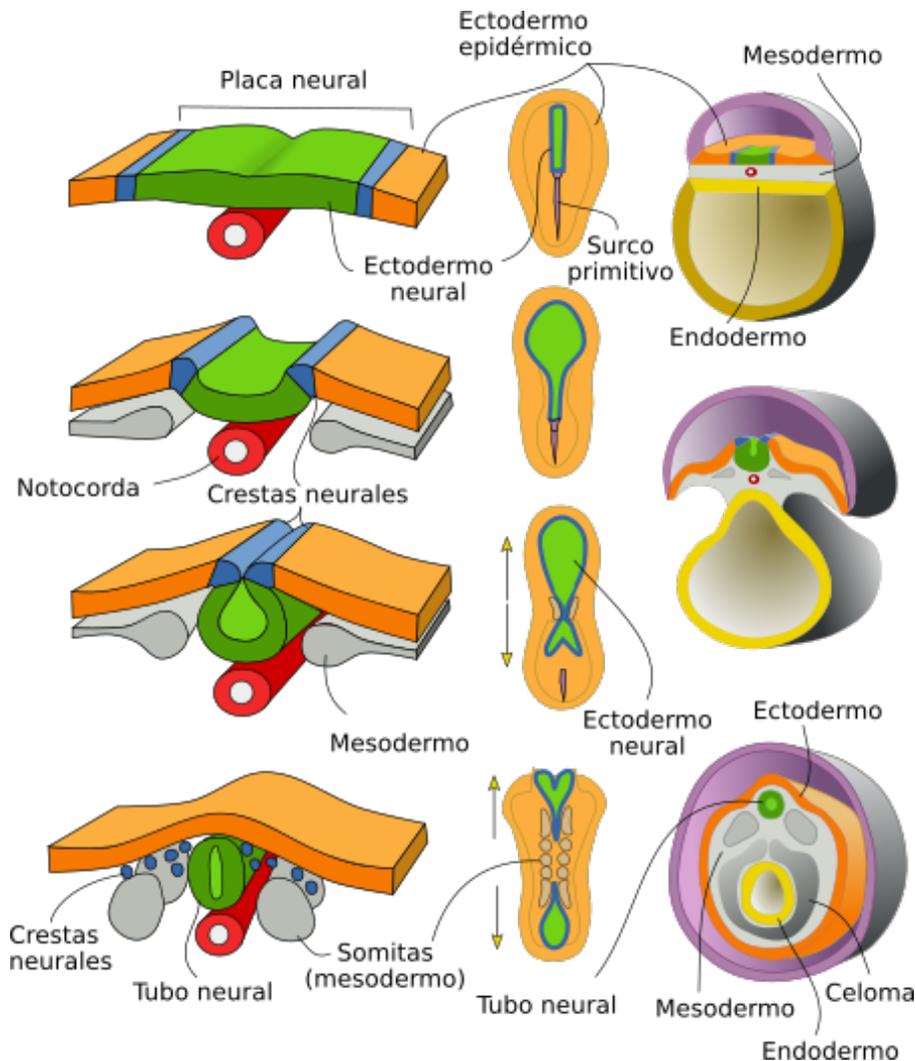


Figura 5: Esquema del proceso de neurulación primaria en un embrión humano. Las flechas indican la dirección de cierre del tubo neural.

pacio 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.

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.

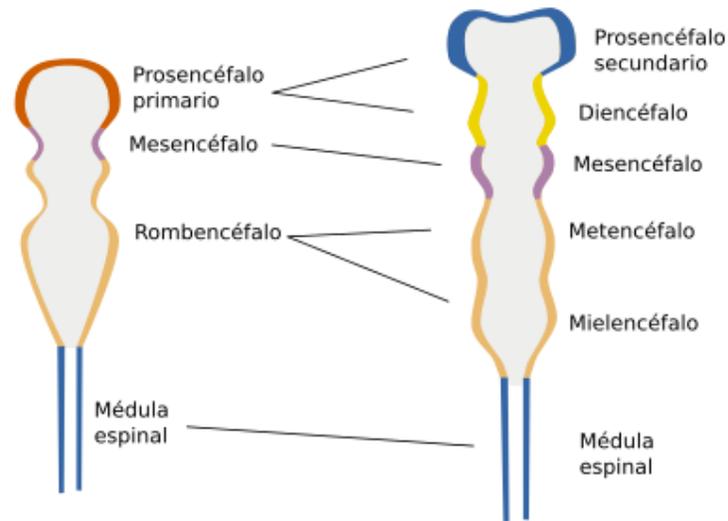


Figura 6: Formación de las vesículas encefálicas a partir del tubo neural rostral.

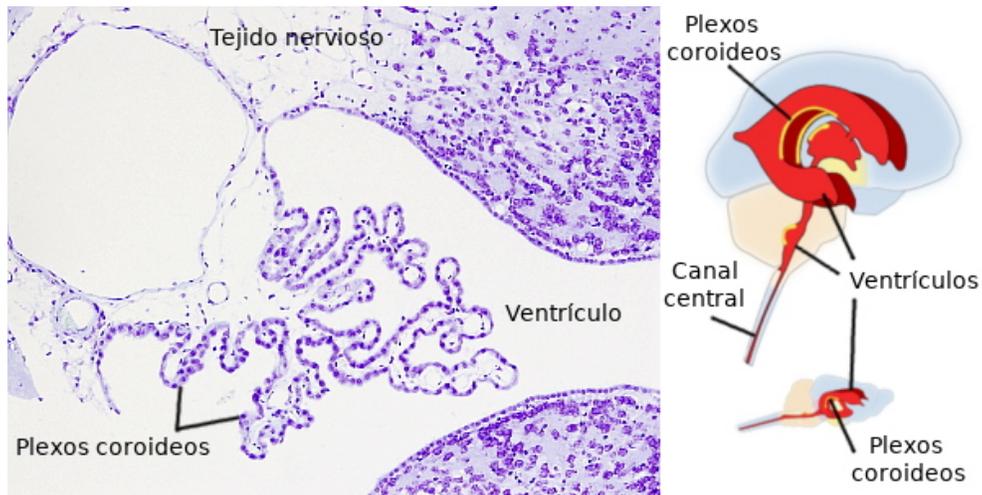


Figura 7: Plexos coroideos en los ventrículos del telencéfalo de rata (imagen de la izquierda) y esquemas (imagen de la derecha) de la localización de los plexos coroideos (color amarillo) en los ventrículos (color rojo) del encéfalo (cerebro de humano arriba y de rata abajo).

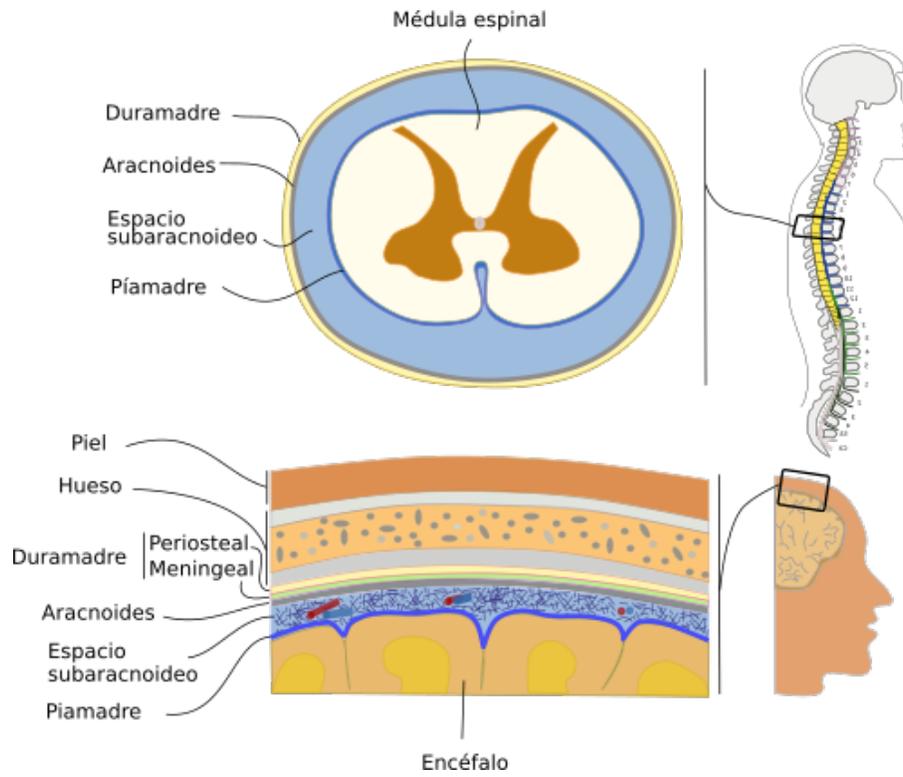


Figura 8: Esquema de las membranas que recubren el sistema nervioso central.

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.

La médula espinal tiene forma alargada y en sección transversal es redondeada en la mayoría de los vertebrados. En humanos tiene de 1 a 1.5 cm de diámetro. En algunos peces, como en la lamprea, está aplanada en el eje dorsoventral. 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). 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 que forma la columna vertebral, dependiendo de la especie, puede o no estar ocupado por la médula espinal en toda su extensión rostrocaudal. 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 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 ter-

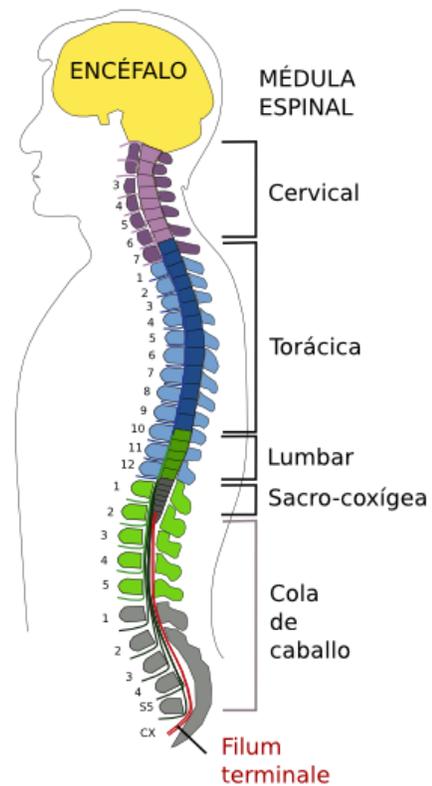


Figura 9: Esquema de las regiones de la médula espinal de humanos, presentes en el resto de vertebrados (modificado de Puelles et al., 2008).

minial. 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.

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. 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

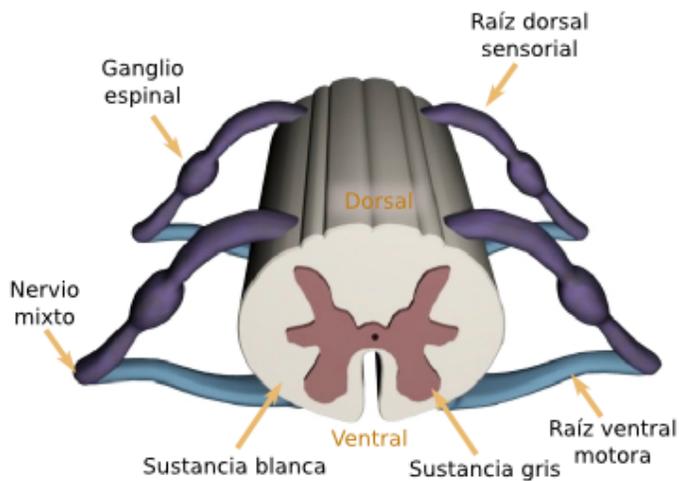


Figura 10: Principales estructuras de la médula espinal.

para formar los denominados nervios espinales. Los nervios espinales cruzan la columna vertebral por unos espacios que hay entre las vértebras llamados forámenes intervertebrales o neurales. Las raíces ventrales llevan información motora hacia los músculos, y las dorsales traen información sensorial de la mayor parte del cuerpo, por tanto 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 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. 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.

Estructura interna

En un corte transversal, perpendicular al eje rostrocaudal, la médula espinal muestra dos regiones princi-

pales denominadas sustancia gris y sustancia blanca. 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), espinoencefálicos (ascendentes) y encéfalo-espinales (descendentes). En la zona central de la sustancia gris se dispone el canal ependimario 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 ependimario como zona central o media, la sustancia gris se divide en una parte dorsal o posterior y otra ventral o anterior. A las expansiones dorsales se les denomina astas dorsales o posteriores, mientras que a las ventrales se les llama astas ventrales o anteriores. Ambas regiones están comunicadas entre sí mediante tractos de axones o comisuras que cruzan la línea media por encima y por debajo del canal ependimario. 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 ependimario se suele denominar zona central. 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. Desde

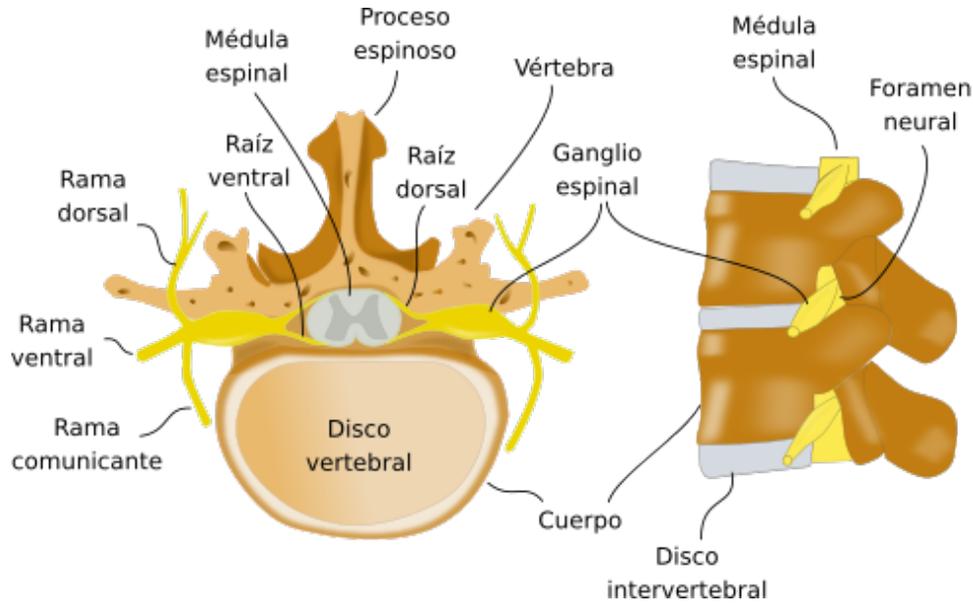


Figura 11: Organización de la médula espinal y sus nervios en la columna vertebral.

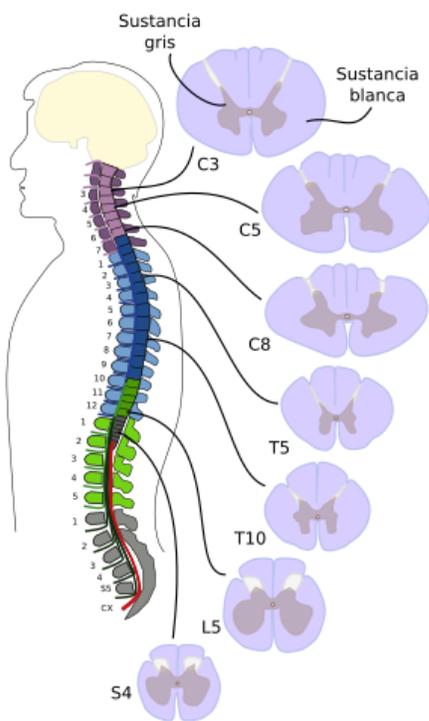


Figura 12: Variación de la forma de la médula espinal según el nivel rostrocaudal en humanos.

la parte dorsal a la ventral de la sustancia 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. Así, en el asta ventral y lateral se encuentran neuronas motoras cuyos axones abandonan la médula espinal por las raíces ventrales. 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 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.

El canal endimario corre a largo de toda la médula espinal y se continúa rostralmente con las cavidades encefálicas. Está delimitado por una pared formada por células endimarias. Por el canal endimario 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. Cada uno de ellos está formado por haces de axones o tractos, la

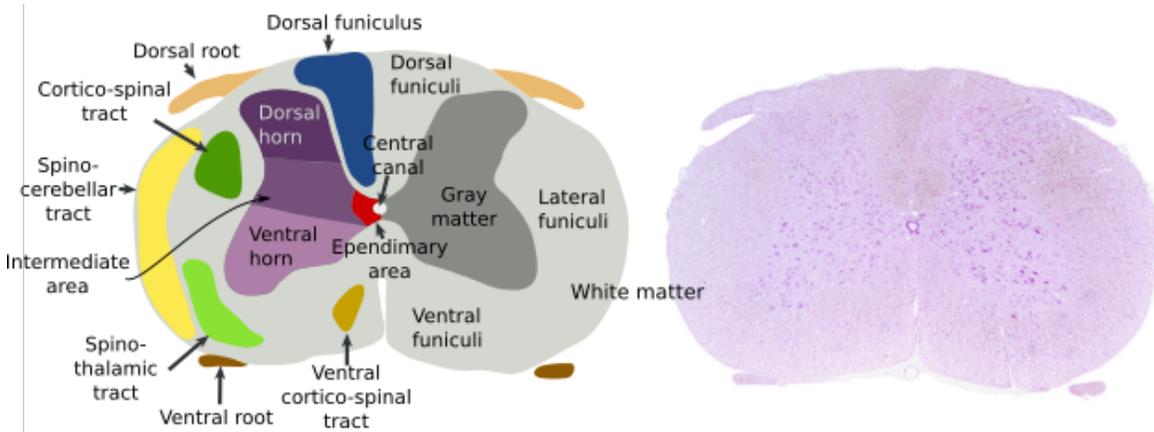


Figura 13: A la izquierda se muestran las principales subdivisiones de la médula espinal. A la derecha se muestra una imagen de una médula espinal, en sección transversal, de una ratona.

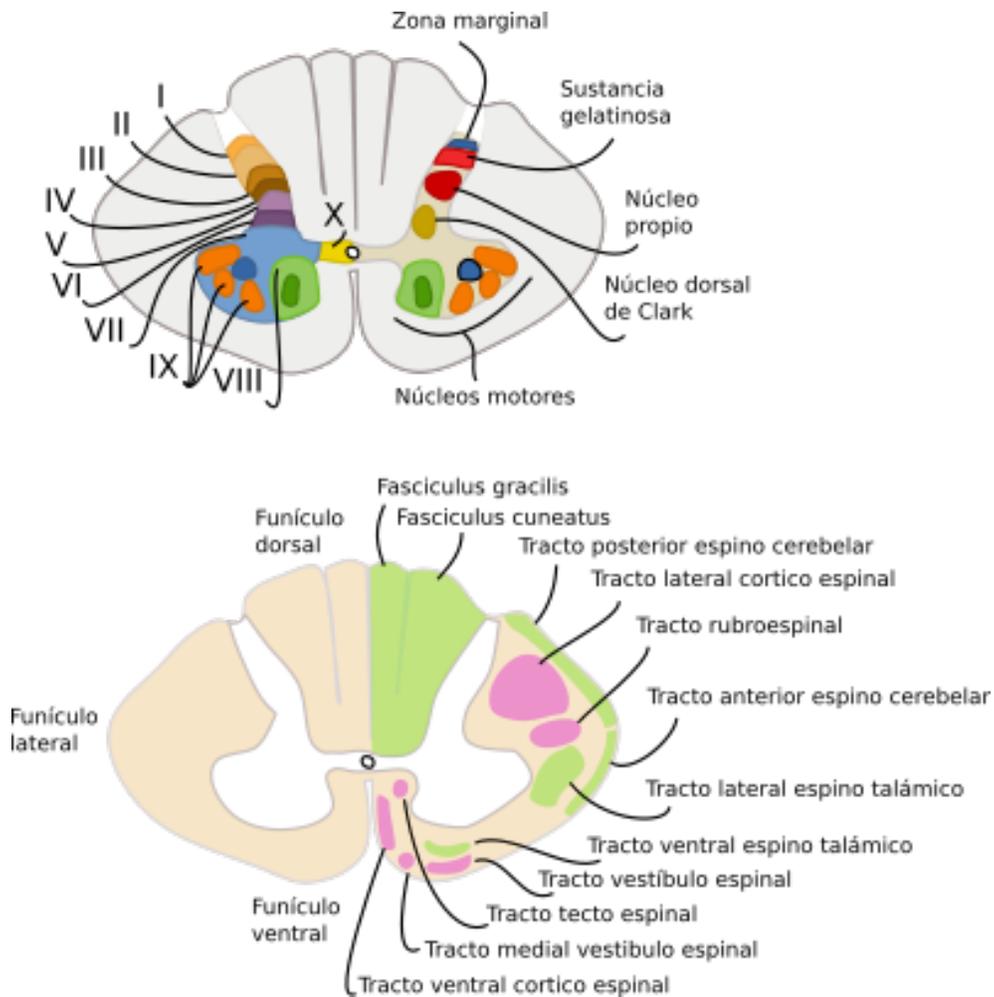


Figura 14: Arriba se muestran las principales subdivisiones de la sustancia gris y abajo las de la sustancia blanca de una médula espinal de humano. El color verde indica ascendente y el rosado descendente.

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 dis-

distintos niveles de ésta. Cada tracto suele ocupar un lugar característico en la sustancia blanca. Por ejemplo, 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.

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.

Esta estructura encefálica se encuentra entre la médula espinal y el mesencéfalo. Anatómicamente está dividido en segmentos transversales llamados rombómeros. Actualmente se considera que hay 11 rombómeros, 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 milecencéfalo. En la región que va desde el rh3 hasta el rh1 se encuentra ventralmente la parte del rombencéfalo denominada puente o zona pontina y dorsalmente en el rombómero 1 (rh1) se localiza el cerebelo, formando todo ello lo que se denomina metencéfalo. Al rh0 se le denomina istmo o istmo rombencefálico, que es el límite con el mesencéfalo o cerebro medio.

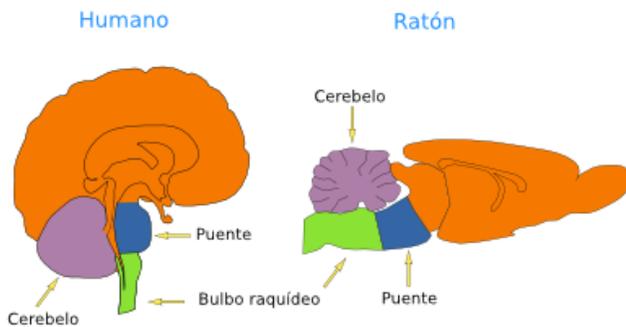


Figura 15: Principales compartimentos del rombencéfalo.

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 inventó hace mucho tiempo por 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: 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 de neuronas alargada 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. De ahí el nombre de motores. Estos núcleos motores están controlados por centros que no necesariamente residen en el rombencéfalo. Uno o varios núcleos motores agrupan sus axones para salir del rombencéfalo formando un haz, y a cada haz se le llama nervio craneal. En algunos de estos nervios también se encuentran axones que traen información desde la periferia corporal al sistema nervioso central, por tanto conducen información sensorial, denominándose entonces nervios mixtos, por poseer un componente motor y otro sensorial.

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

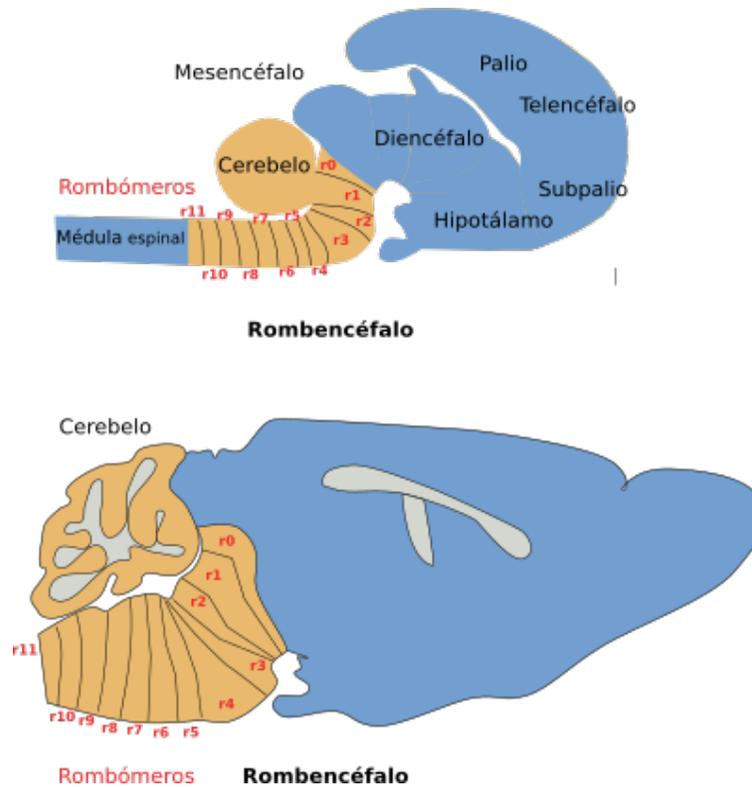


Figura 16: Organización del rombencéfalo en rombómeros. Arriba un cerebro en desarrollo. Abajo un cerebro de rata.

caudal. 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 tEL rombencéfalo se forma por una segmentación transversal que crea unidades llamadas rombómeros. 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 poseer 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. rigémino (mixto): se encuentra en la zona del puente y trae 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).

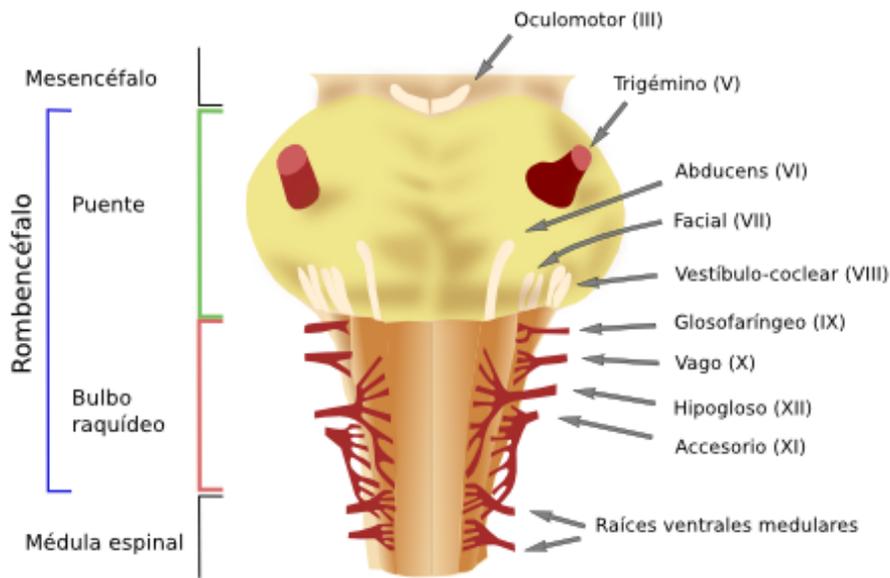


Figura 17: Localización de los nervios craneales en el rombencéfalo de un ratón. Vista ventral. Modificado de Cordes, 2001.

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 paratiroides y un músculo de 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 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. 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 coordinación del movimiento, pero también en procesos de atención, y en humanos también está relacionado con el lenguaje.

EL rombencéfalo se forma durante el desarrollo em-

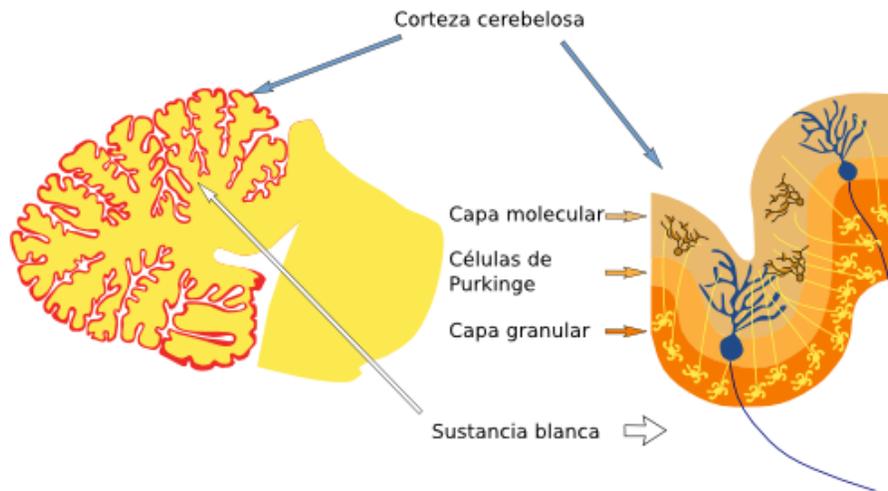


Figura 18: La imagen de la izquierda es un esquema de un cerebelo humano cortado por la línea media donde se señalan la sustancia blanca y la corteza cerebelosa (en rojo). La imagen de la derecha es un esquema de la corteza cerebelosa y sus capas.

brionario mediante unas segmentaciones transversales que crean unidades llamadas rombómeros. 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 desarrollar-

se de manera distinta y procesar informaciones diferentes. A este patrón de desarrollo en segmentos se le llama metamería. La familia de genes Hox, junto con otros, son responsables de establecer la identidad y límites de los segmentos en el rombencéfalo.

5 Mesencéfalo

Es la parte del encéfalo situada entre el rombencéfalo y el diencéfalo. También se denomina cerebro medio. Podemos dividirlo anatómicamente en 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.

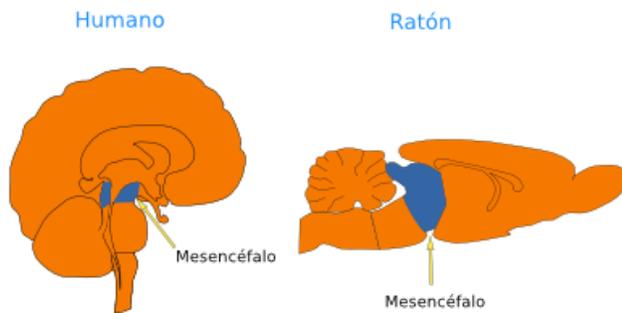


Figura 19: Localización del mesencéfalo.

En el techo mesencefálico está la lámina cuadrigémina, formada por cuatro pequeñas protuberancias denominadas colículos, dos superiores rostrales y dos inferiores caudales. Los colículos superiores están relacionados con la visión y los movimientos oculares. En los animales que no tienen corteza visual estos colículos son los principales responsables de procesar la información visual. Los colículos inferiores, o torus semicircularis, más caudales, están relacionados con el procesamiento de la información auditiva. El núcleo central del colículo inferior es el principal centro auditivo del mesencéfalo.

El tegmento mesencefálico contiene a la formación reticular, una estructura alargada que se localiza ventralmente en la zona medial y que está formada por diversas estructuras. La sustancia gris periacueductal es una agrupación celular entorno al acueducto que se extiende hacia el diencéfalo rostralmente y hacia el

rombencéfalo caudalmente. Esta población celular se organiza en 4 columnas que corren longitudinalmente. El núcleo rojo es otra agrupación celular localizada en el tegmentum mesencefálico. En mamíferos adultos, casi el 75 % de las neuronas dopaminérgicas residen en el mesencéfalo. Se concentran 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), implicadas en procesos de recompensa y emocionales. Alteraciones de esta vía mesocorticolímbica parecen implicadas en la esquizofrenia, adicción y depresión.

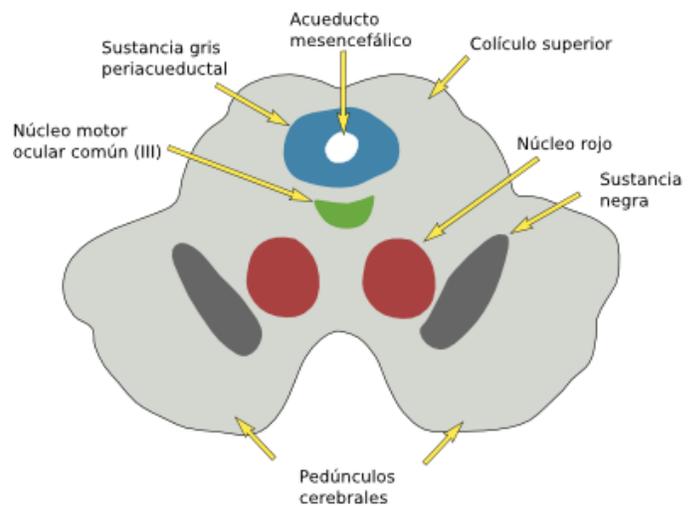


Figura 20: Esquema de una sección transversal del mesencéfalo humano donde se señalan algunas estructuras.

El nervio oculomotor común o par craneal III (motor) se origina en el mesencéfalo, en la región ventral a la sustancia gris periacueductal, y en la mayoría de los vertebrados, incluidos los humanos, 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). De la parte dorsal del mesencéfalo sale el nervio troclear o IV. Las funciones de este último nervio están relacionadas con la audición, visión, control motor, alerta y regulación de la temperatura.

6 Diencefalo

El diencefalo forma parte, junto con el telencefalo y el hipotálamo, del prosencefalo o cerebro anterior. Se localiza entre el mesencefalo y el hipotálamo (ver figura más abajo). Según el modelo segmentario de organización del encéfalo, el diencefalo se divide en tres compartimentos transversales, que de caudal a rostral se denominan p1, p2 y p3. La región o placa alar, la parte dorsal, del diencefalo 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 diencefalo está muy reducida y se denomina en conjunto tegmento diencefálico.

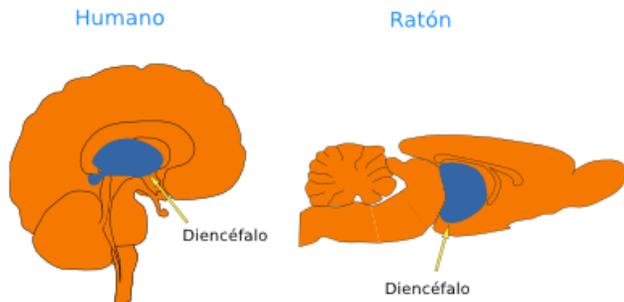


Figura 21: Localización del diencefalo.

El hipotálamo, que tradicionalmente se ha incluido como parte del diencefalo, se agrupa actualmente dentro del prosencefalo secundario, como una región rostral al diencefalo, que contiene la placa basal y una parte de la alar del prosencefalo secundario. El resto de la placa alar del prosencefalo secundario se corresponde con el telencefalo. Según este nuevo esquema el hipotálamo es precordal, es decir, se desarrolla inicialmente desde un territorio que es anterior a la notocorda, mientras que el diencefalo 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 información 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 del encéfalo. 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, yuxtacomisural y comisural. Estos compartimentos están muy conservados a lo largo de la evolución de los vertebrados. En la placa basal 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.

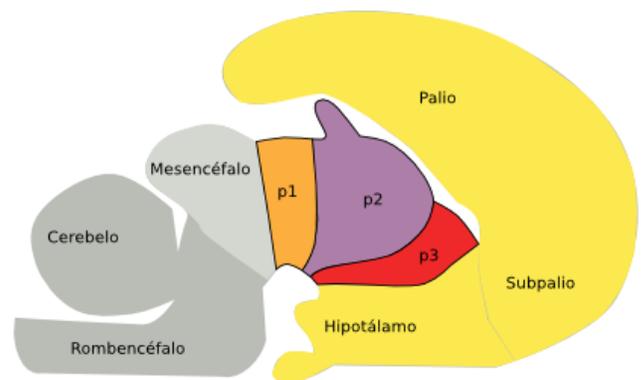


Figura 22: Compartimentos del diencefalo (p1, p2 y p3) en un esquema de un cerebro de rata no completamente desarrollado. (modificado de Puelles et al., 2008)

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. 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 auditiva y visual, respectivamente. En la parte dorsal del tálamo se encuentra el epitálamo, que incluye a la habénula y la glándula pineal. La habénula participa en control del movimiento, cognición y respuestas emocionales, gracias a sus conexiones directas con la corteza cerebral. La glándula pineal, o epífisis, con-

trola 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 intersiticial, 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 tálamo. En la parte basal del segmento p3 tenemos a la región retromamilar.

7 Hipotálamo

Es una región relativamente pequeña que topográficamente se localiza bajo el pretálamo y el tálamo, 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 es la región, junto con una parte del telencéfalo, la zona más rostral del tubo neural. Así, el hipotálamo forma una unidad con el telencéfalo denominada prosencéfalo secundario (Puelles y Rubenstein 2015, sugieren por ello el nombre "hipotelencéfalo"). El hipotálamo es una región compleja estructuralmente, con unas 33 regiones productoras de neuronas que podrían generar más de 150 poblaciones neuronales diferentes.

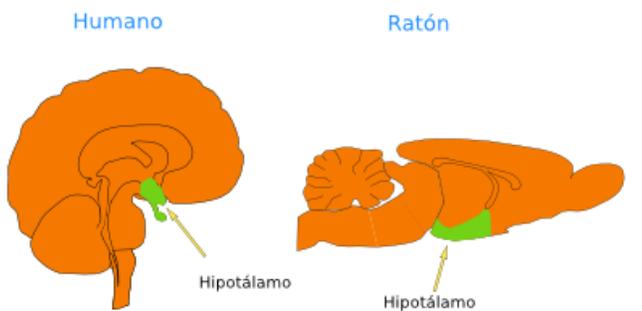


Figura 23: Localización del hipotálamo.

El hipotálamo tiene una porción basal y otra alar. Longitudinalmente está dividido en dos partes: una rostral, el hipotálamo terminal (hp2) y otra caudal o hipotálamo peduncular (hp1). El límite entre ambos se extingue hasta el telencéfalo. 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 paraven-

tricular, parte peduncular del núcleo dorsomedial y el área retromamilar. Dorsalmente se continúa con la mayor parte del telencéfalo.

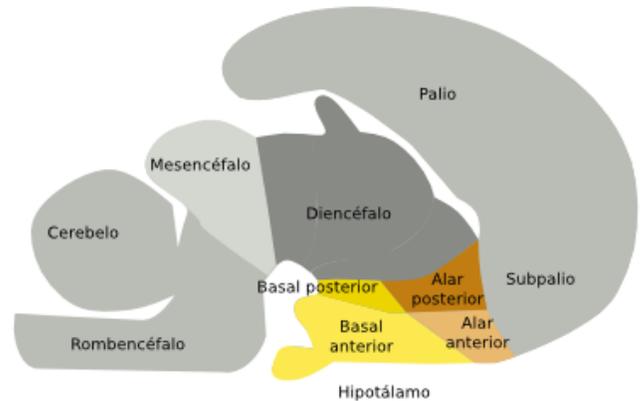


Figura 24: Principales compartimentos hipotalámicos de un cerebro no totalmente desarrollado.

El hipotálamo está relacionado con funciones como 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. 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 del ojo o del resto del encéfalo.

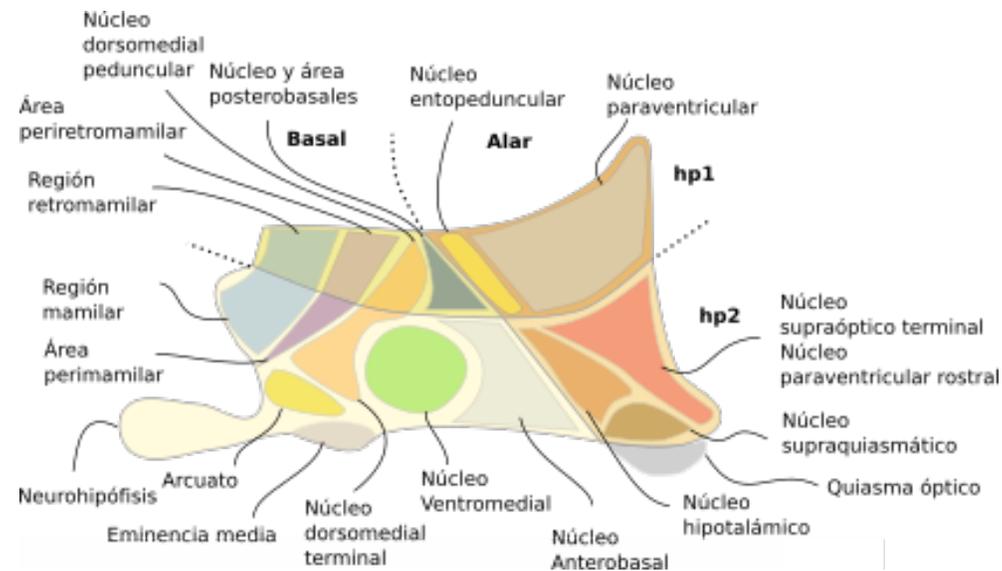


Figura 25: Principales poblaciones celulares del hipotálamo y su distribución en las regiones peduncular, terminal, así como en sus respectivos territorios basales y alares (modificado de Díaz et al., 2015).

8 Subpallio

El subpallio se encuentra ventralmente al pallio, y ambos forman el telencéfalo. 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. 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 relacionado 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.

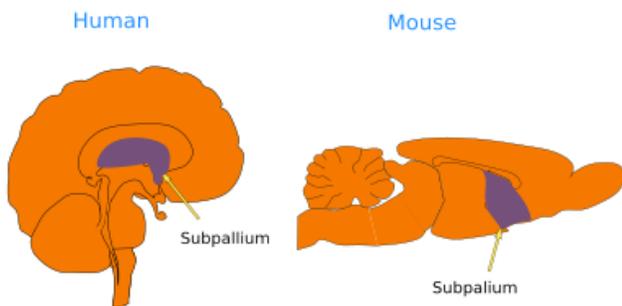


Figura 26: Subpallio en un cerebro de humano y en uno de una ratona.

El cuerpo estriado se divide en tres partes: el acumbens, el caudado y el putamen. 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 principalmente al globo pálido y pálido ventral.

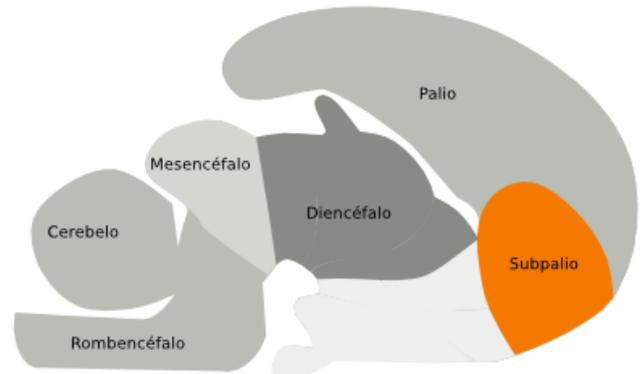


Figura 27: Subpallio en un cerebro de ratón no completamente desarrollado.

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. Tanto el estriado como el globo pálido, así como las proyecciones aferentes dopaminérgicas 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.

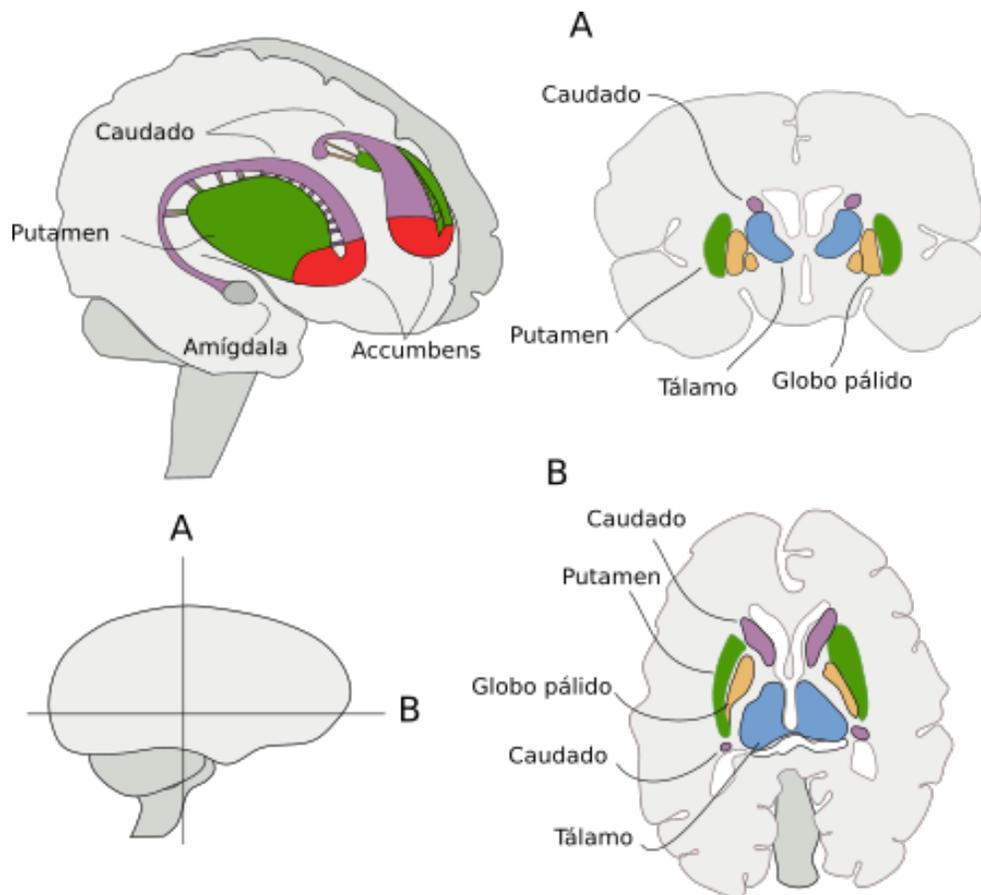


Figura 28: Distribución de los principales elementos de los ganglios basales en humanos.

9 Palio

El palio es la región telencefálica, dorsal al subpalio, que en mamíferos se corresponde en su mayor parte con las áreas corticales. Actualmente se divide en 4 partes: los palios 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 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.

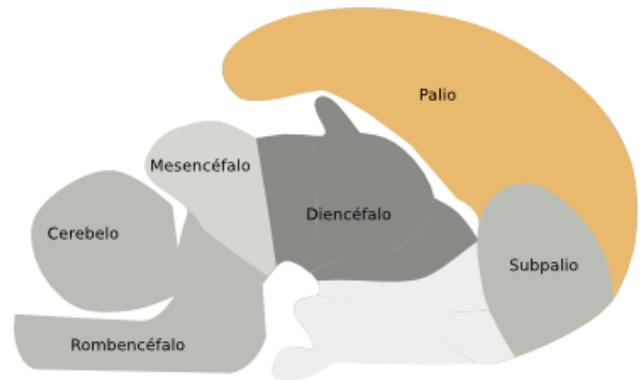


Figura 30: Palio en un encéfalo de ratón no completamente desarrollado.

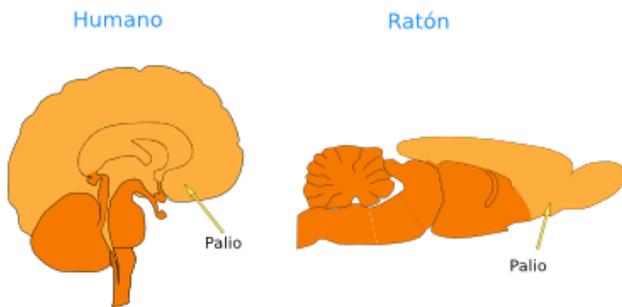


Figura 29: Palio.

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, etcétera. Sin embargo, también recibe aferencias sensoriales primarias como son las olfativas, y es responsable de los movimientos conscientes o voluntarios.

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, mientras que el hipocampo, que es una parte del palio medial, y la corteza olfativa, que es una parte del palio lateral, poseen menos de 6 capas (normalmente 4 o 5). Las áreas corticales tienen conexiones abundantes, tanto entre las de un mismo hemisferio cerebral (conex-

iones 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 calloso, vía de comunicación entre las dos cortezas dorsales cerebrales.

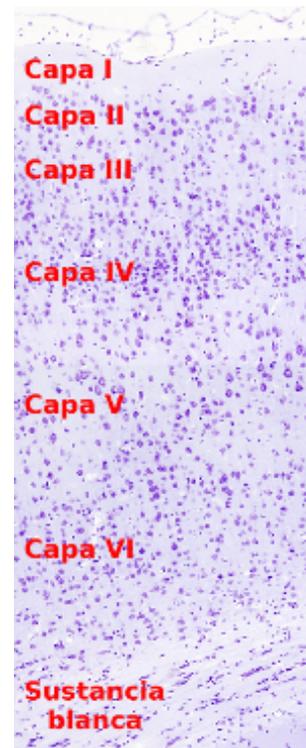


Figura 31: Palio dorsal, corteza cerebral de ratón mostrando la organización en láminas o capas.

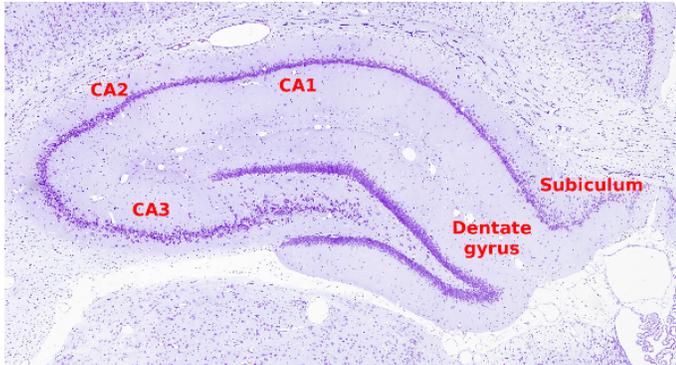


Figura 32: Palio medial o hipocampo de un encéfalo de ratón, donde se muestran las diferentes áreas.

En humanos, el palio dorsal, comúnmente llamada 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 los que se denominan las circonvoluciones, 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. 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.

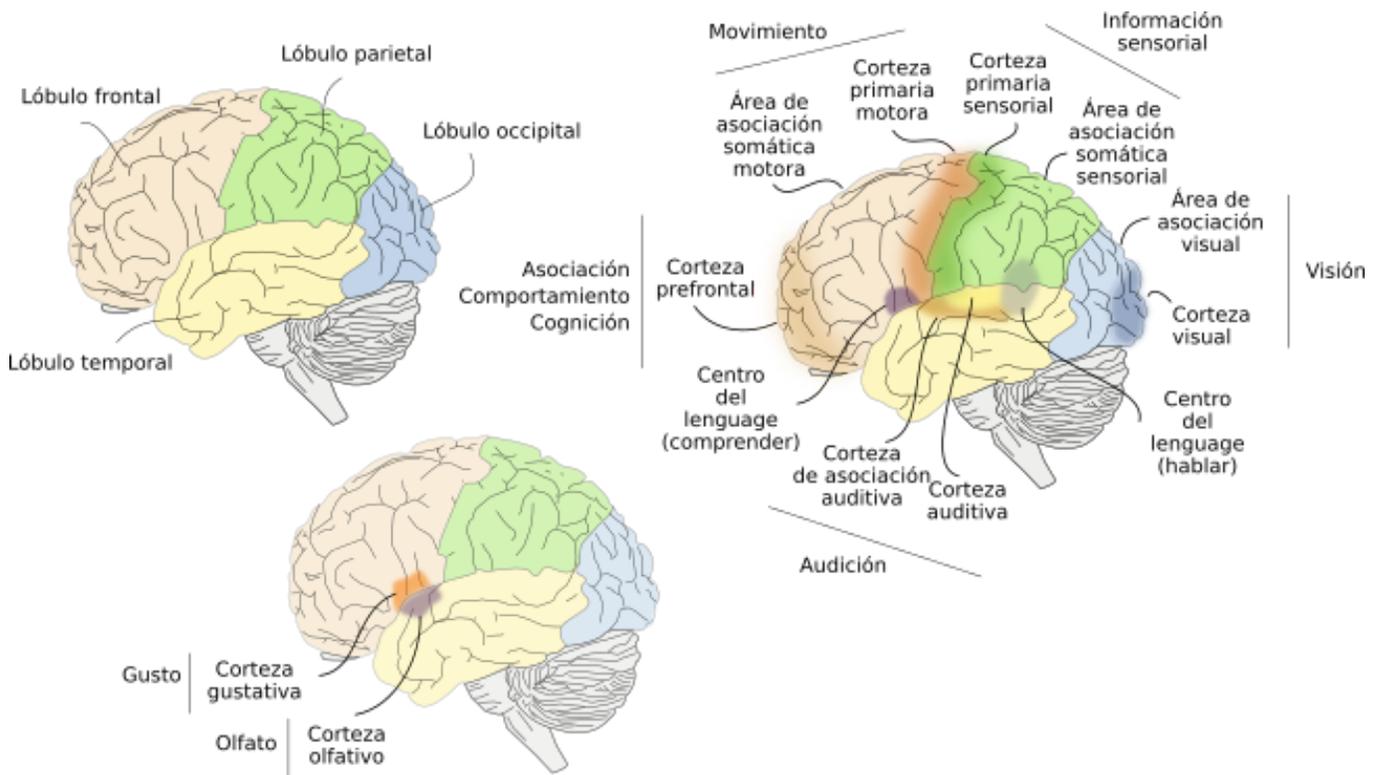


Figura 33: Zonas de la corteza distribuidas según su ubicación en lóbulos, y según su función principal en regiones funcionales.

10 Imagen; médula espinal

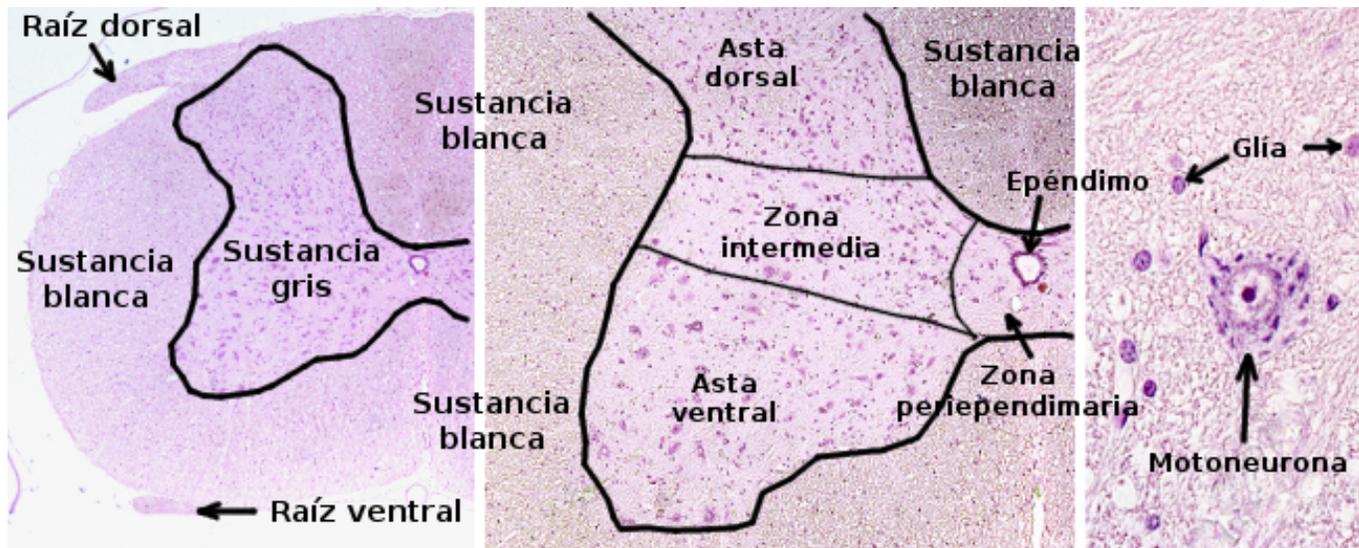


Figura 34: Órgano: médula espinal. Especie: ratona. (*Rattus norvegicus*). Técnica: parafina, hematoxilina-eosina.

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.

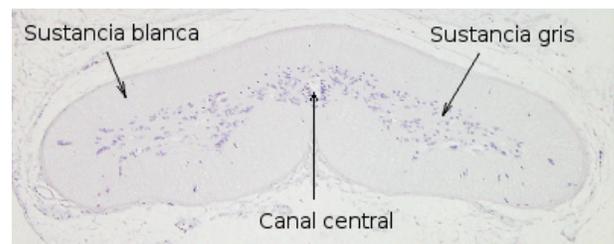


Figura 35: Imagen de una médula de mixine con el aspecto típico aplanado. Como se puede ver, tanto la sustancia gris como la sustancia blanca, tienen una disposición aplanada.

11 Bibliografía

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.