

Anatomía del sistema nervioso

Sistemas, estructuras y células que componen nuestro sistema nervioso



- 3.1** Organización general del sistema nervioso
- 3.2** Células del sistema nervioso
- 3.3** Técnicas y orientaciones en neuroanatomía
- 3.4** Médula espinal
- 3.5** Las cinco divisiones principales del encéfalo
- 3.6** Principales estructuras del encéfalo

Para comprender cómo funciona el cerebro, lo primero que se requiere es comprender qué es el cerebro —conocer los nombres y la localización de sus estructuras principales y cómo se conectan entre sí—. Este capítulo inicia al lector en estos aspectos fundamentales de la anatomía cerebral.

Antes de comenzar, quisiera disculparme por la falta de previsión que mostraron los primeros neuroanatomistas al elegir los nombres de las estructuras neuroanatómicas —pero, ¿cómo hubieran podido anticipar que el latín

y el griego, los idiomas de las personas instruidas en su época, ya no serían obligatoriamente moneda de uso corriente en los ámbitos universitarios de nuestros días?—. Para ayudar al lector, se da el significado lateral [etimológico] de muchos de los términos neuroanatómicos; y se ha hecho este capítulo lo más corto posible, abarcando sólo las estructuras más importantes. Aun así, no se puede negar que aprender sus nombres y su localización le requerirá un esfuerzo considerable.



3.1 Organización general del sistema nervioso

Divisiones anatómicas del sistema nervioso

El sistema nervioso de los vertebrados está compuesto por dos divisiones: el sistema nervioso central y el sistema nervioso periférico (véase la Figura 3.1). En términos generales, el **sistema nervioso central (SNC)** es la parte del sistema nervioso que se localiza dentro del cráneo y la columna vertebral; el **sistema nervioso periférico (SNP)** es la parte que se sitúa fuera del cráneo y de la columna vertebral.

El sistema nervioso central consta de dos partes: el **encéfalo**¹ y la **médula espinal**. El **encéfalo** es la parte del SNC que se localiza dentro del cráneo. La **médula espinal** es la parte que se sitúa en el interior de la columna.

El sistema nervioso periférico consta asimismo de dos partes: el sistema nervioso somático y el sistema nervioso neurovegetativo [también llamado con frecuencia, neurovegetativo]. El **sistema nervioso somático (SNS)** es la parte del SNP que se relaciona con el medio ambiente externo. Está formado por **nervios aferentes**, que transmiten las señales sensitivas² desde la piel, los músculos esqueléticos, las articulaciones, los ojos, los oídos, etc., hacia el sistema nervioso central; y los **nervios eferentes**, que

EN EL CD

En el módulo **Sistema nervioso** pueden revisarse las diferencias entre las ramas eferentes de las divisiones somática y neurovegetativa del SNP. Préstese atención en particular a los diferentes neurotransmisores que utilizan estas dos divisiones.

¹ El término inglés *brain* se refiere a lo que en español se denomina **encéfalo** aunque, coloquialmente, se utilice el término **cerebro** como sinónimo. Estrictamente hablando, el cerebro consiste en los niveles superiores del **encéfalo** —telencéfalo y diencéfalo— (N. del T.).

² En la traducción de este libro, el término «sensitivo» se emplea para referirse a lo que concierne a la sensibilidad en general; mientras que «sensorial» alude a lo relacionado con los órganos de los sentidos (N. del T.).

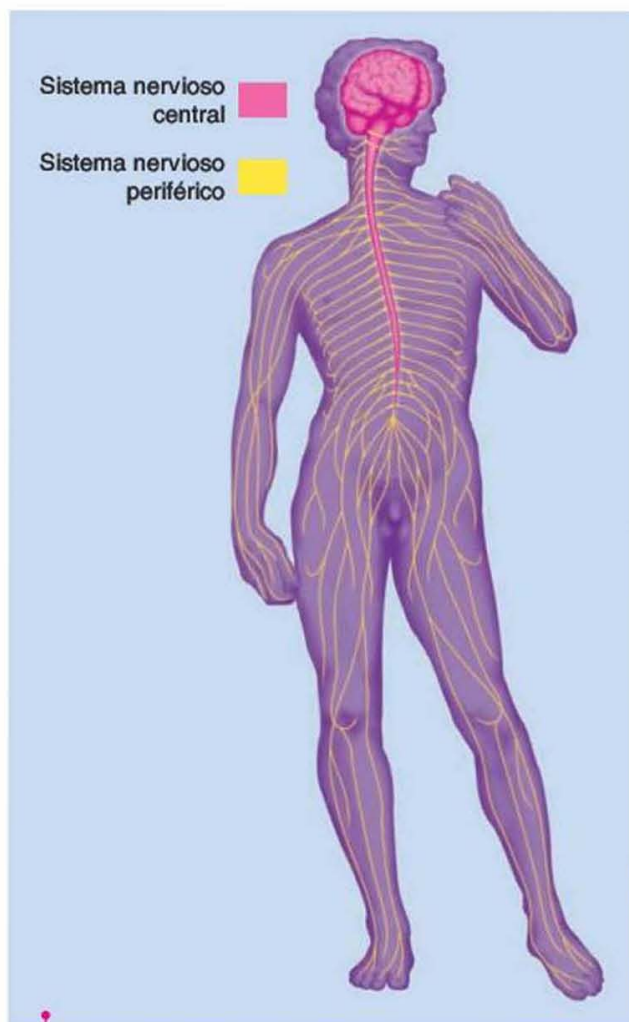


FIGURA 3.1 Sistema nervioso central (SNC) y sistema nervioso periférico (SNP) del ser humano. El SNC se representa en rojo y el SNP en amarillo. Adviértase que incluso las porciones de los nervios que están dentro de la médula espinal se consideran parte del SNP.

conducen las señales motoras desde el sistema nervioso central hasta los músculos esqueléticos. El **sistema nervioso neurovegetativo** [o autónomo (SNA)] es la parte del sistema nervioso periférico que regula el medio ambiente interno del organismo. Está formado por nervios aferentes, que llevan las señales sensitivas desde los órganos internos al SNC, y de nervios eferentes, que conducen las señales motoras desde el SNC hasta los órganos internos. El lector no confundirá los términos *aferente* y *eferente* si recuerda las numerosas palabras que implican la idea de ir hacia algo que empiezan por *a* (p.ej., avanzar, aproximarse, arribar) y las muchas que aluden a alejarse y empiezan por *e* (p.ej., embarcar, escaparse).

El sistema nervioso neurovegetativo tiene dos tipos de nervios eferentes: simpáticos y parasimpáticos. Los **nervios simpáticos** son los nervios motores neurovegetativos que proyectan desde el SNC hasta la zona *lumbar* (zona inferior de la espalda) y la *torácica* (zona del tórax o pecho) de la médula espinal. Los **nervios parasimpáticos** son los nervios motores neurovegetativos que proyectan desde el encéfalo y la región *sacra* (zona más baja de la espalda) de la médula espinal. (Véase el Apéndice I.) (Pídale a su profesor que le especifique hasta qué punto somos responsables del material de los apéndices.) Todos los nervios simpáticos y parasimpáticos son vías neurales de «dos fases»: Las neuronas simpáticas y parasimpáticas proyectan desde el SNC y recorren sólo una parte del trayecto hasta el órgano de actuación (llamado a veces órgano «diana») antes de establecer *sinapsis* con otras neuronas (neuronas de la segunda fase), las cuales transmiten la señal el resto del camino. No obstante, los sistemas simpático y parasimpático se diferencian en que las neuronas simpáticas que surgen del SNC establecen contacto sináptico con neuronas de segunda fase a una distancia considerable de su órgano de actuación, mientras que las neuronas parasimpáticas que surgen del SNC contactan cerca de su órgano de actuación con neuronas de segunda fase, de corto recorrido (véase el Apéndice I).

El enfoque tradicional de las funciones respectivas de los sistemas simpático y parasimpático destaca tres principios fundamentales: (1) que los nervios simpáticos estimulan, organizan y movilizan los recursos energéticos ante situaciones de emergencia; mientras que los nervios parasimpáticos actúan conservando la energía; (2) que cada órgano de actuación neurovegetativo recibe un *input*³ simpático y parasimpático opuesto, por lo que su actividad está controlada por el nivel relativo de actividad simpática y parasimpática; y (3) que los cambios simpáticos indican activación psicológica, mientras que los cambios parasimpáticos indican descanso psicológico. Aunque estos principios en general son correctos, se dan excepciones sig-

nificativas en cada uno de ellos (véanse Blessing, 1997; Hugdahl, 1996) —véase el Apéndice II.

La mayor parte de los nervios del sistema nervioso periférico surgen de la médula espinal, pero hay 12 pares de excepciones: los 12 **pares de nervios craneales**, que surgen del encéfalo. Se les numera de modo secuencial, desde la parte de delante hacia la de atrás. Los pares craneales incluyen nervios puramente sensitivos, tales como el nervio olfativo (I par) y el nervio óptico (II par), pero la mayoría contienen tanto fibras sensitivas como fibras motoras. El nervio vago (X par) es el de mayor longitud; engloba fibras sensitivas y motoras que van hasta el intestino y proceden de él. Los 12 pares craneales y sus órganos de actuación se representan en el Apéndice III; sus funciones se enumeran en el Apéndice IV. Las fibras motoras neurovegetativas de los pares craneales son parasimpáticas.

Los neurólogos frecuentemente examinan las funciones de los diversos pares craneales a fin de basar sus diagnósticos. Ya que las funciones y la localización de los pares craneales son específicas, la alteración de las funciones de un determinado par craneal proporciona una pista excelente sobre la localización y extensión de un tumor y de otros tipos de patología cerebral.

Implicaciones clínicas

En la Figura 3.2 se resumen las principales divisiones del sistema nervioso. Repárese en que el sistema nervioso es un «sistema de pares».

Meninges, ventrículos y líquido cefalorraquídeo

El encéfalo y la médula espinal (el SNC) son los órganos más protegidos del cuerpo. Están recubiertos por huesos y envueltos por tres membranas protectoras, las tres **meninges**. La *meninge* externa es una resistente membrana, llamada **duramadre**. En la cara interna de la duramadre está la fina **membrana aracnoides** (membrana con forma de tela de araña). Por debajo de la membrana aracnoides se encuentra el llamado **espacio subaracnoideo**, que contiene numerosos vasos sanguíneos de gran tamaño y líquido cefalorraquídeo; y luego la meninge interna, la delicada **piamadre**, que está adherida a la superficie del SNC.

El **líquido cefalorraquídeo** (LCR) también protege al SNC; llena el espacio subaracnoideo, el conducto central de la médula espinal y los ventrículos cerebrales. El **conducto central del epéndimo** es un pequeño conducto que se extiende a lo largo de la médula espinal. Los **ventrículos cerebrales** son cuatro grandes cavidades dentro del encéfalo: los dos ventrículos laterales, el tercer ventrículo y el cuarto ventrículo (véase la Figura 3.3). El espacio subaracnoideo, el conducto central ependimario y los ventrículos cerebrales están interconectados por una serie de orificios, formando así una única cisterna.

¹ Aferencias o entrada de información (N. del T.).

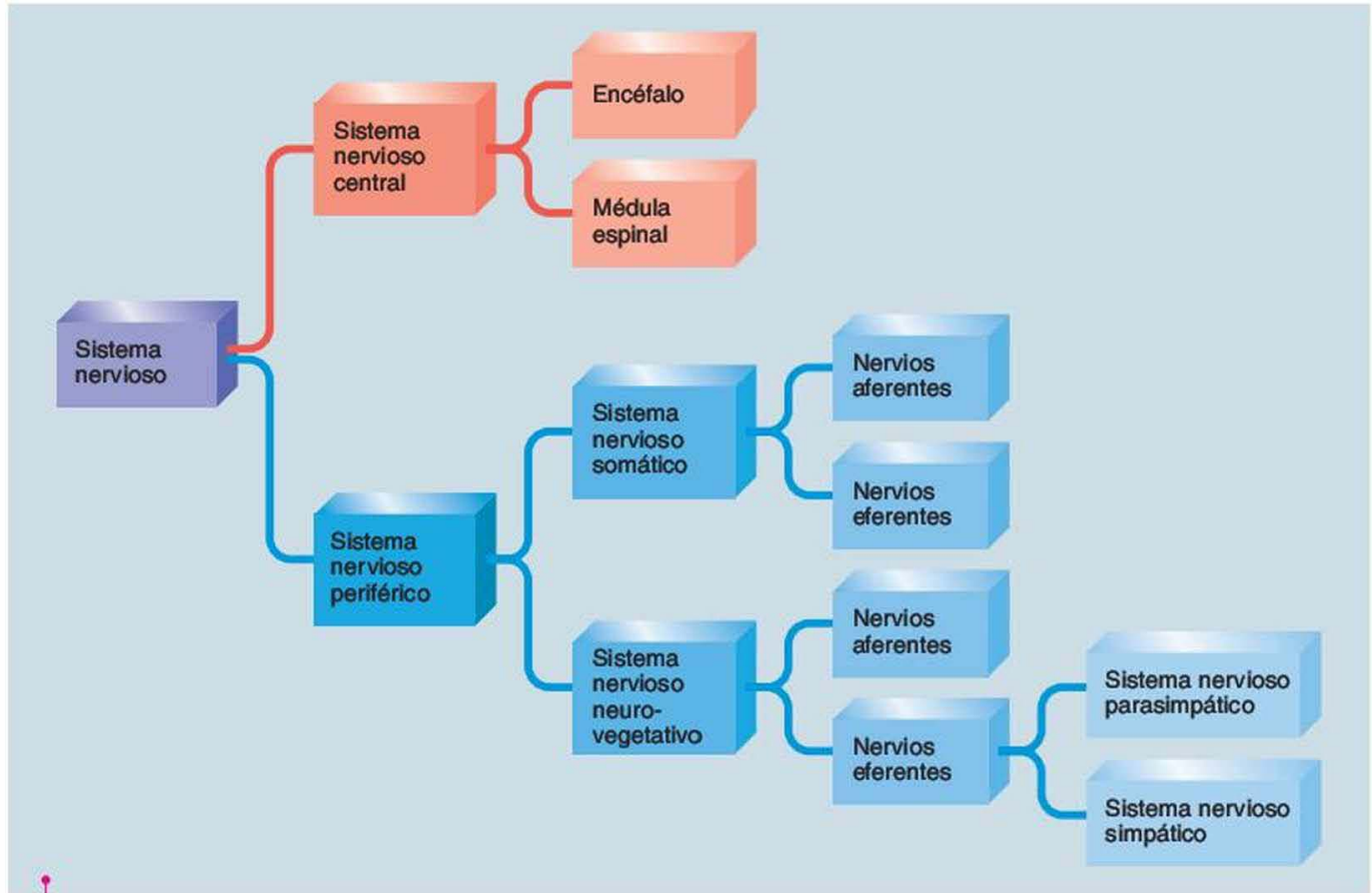


FIGURA 3.2 Principales divisiones del sistema nervioso.

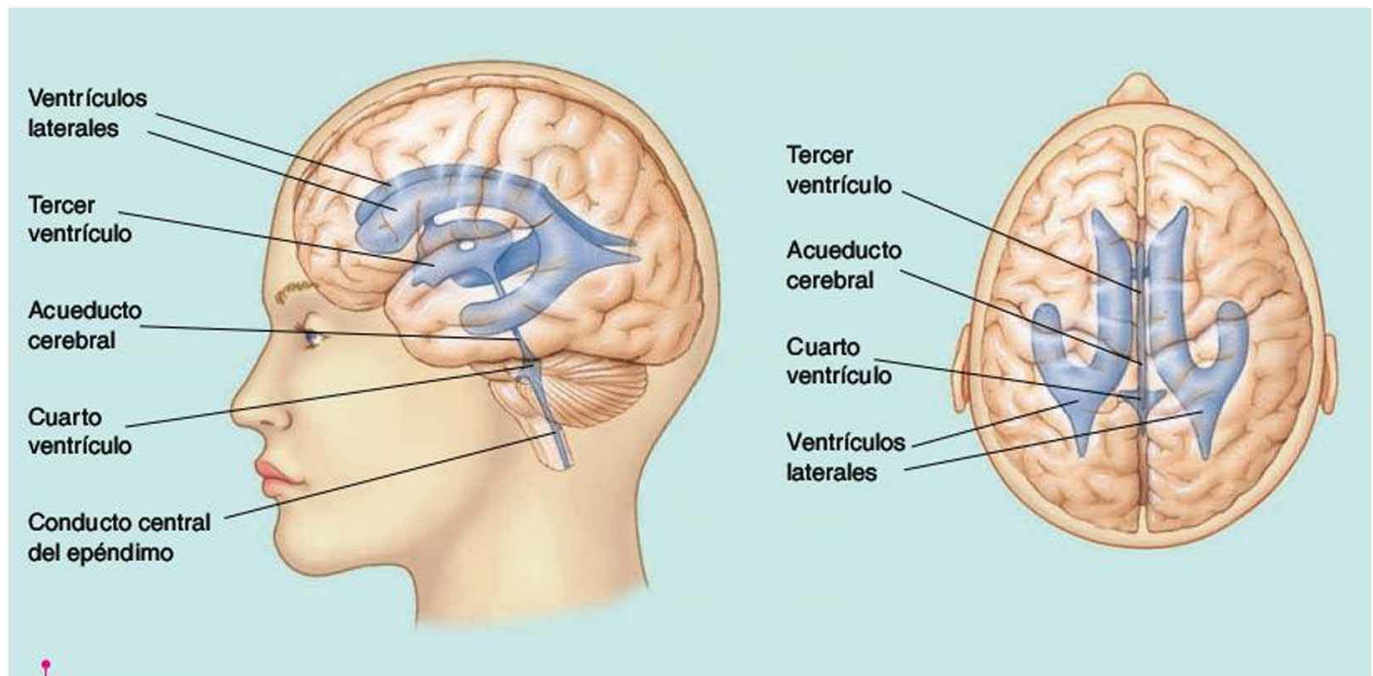


FIGURA 3.3 Ventrículos cerebrales.

El líquido cefalorraquídeo sostiene y amortigua al cerebro. Estas dos funciones son muy evidentes en pacientes a quienes se les ha extraído líquido cefalorraquídeo: sufren agudos dolores de cabeza y sienten punzadas de dolor cada vez que mueven la cabeza.

El líquido cefalorraquídeo es producido continuamente por el **plexo coroideo** —una red de capilares (pequeños vasos sanguíneos) que sobresalen de la cubierta piamadre y se proyectan en los ventrículos— El exceso de líquido cefalorraquídeo es absorbido constantemente del espacio subaracnoideo hasta amplias cavidades repletas de sangre, los *senos durales*, que se extienden por la duramadre y vierten su contenido en las grandes venas yugulares del cuello. En la Figura 3.4 se representa cómo se absorbe el líquido cefalorraquídeo del espacio subaracnoideo y se vierte en los grandes senos que se distribuyen a lo largo de la parte superior del cerebro entre los dos hemisferios cerebrales.

Hay ocasiones en las que el flujo de líquido cefalorraquídeo está bloqueado por un tumor cercano a alguno de los estrechos conductos que unen los ventrículos —por ejemplo, cerca del *acueducto cerebral*, el cual conecta el tercer y el cuarto ventrículo—. Como resultado de ello, la acumulación de líquido en el interior de los ventrículos hace que se dilaten las paredes ventriculares, y por lo tanto todo el encéfalo, lo que provoca un cuadro clínico denominado *hidrocefalia* (agua en la cabeza). La hidrocefalia se trata drenando el exceso de líquido de los ventrículos; así se intenta eliminar la obstrucción.

Implicaciones clínicas

los estrechos conductos que unen los ventrículos —por ejemplo, cerca del *acueducto cerebral*, el cual conecta el tercer y el cuarto ventrículo—.

Como resultado de ello, la acumulación de líquido en el interior de los ventrículos hace que se dilaten las paredes ventriculares, y por lo tanto todo el encéfalo, lo que provoca un cuadro clínico denominado *hidrocefalia* (agua en la cabeza). La hidrocefalia se trata drenando el exceso de líquido de los ventrículos; así se intenta eliminar la obstrucción.

Barrera hematoencefálica

El encéfalo es un órgano electroquímico delicadamente afinado cuya función puede alterarse gravemente debido a la introducción de ciertas sustancias químicas. Por fortuna, hay un mecanismo que impide el paso de muchas sustancias tóxicas desde la sangre al encéfalo: la **barrera hematoencefálica**. Esta barrera es una de las consecuencias de la estructura propia de los vasos sanguíneos cerebrales. En el resto del organismo, las células que componen las paredes de los vasos sanguíneos están laxamente unidas, de manera que la mayoría de las moléculas pasan fácilmente a su través al tejido circundante. En el encéfalo, sin embargo, las células de las paredes de los vasos sanguíneos están compactamente unidas, formando una barrera que frena el paso de muchas moléculas —en particular, de proteínas y otras moléculas de gran tamaño—. El grado en que los psicofármacos influyen en los procesos psicológicos depende de la facilidad con la que atraviesen la barrera hematoencefálica.

La barrera hematoencefálica no impide el paso de todas las moléculas grandes. Algunas de ellas que son esenciales para el normal funcionamiento del cerebro (p.ej., la glucosa) son transportadas de modo activo a través de las paredes de los vasos sanguíneos. Además, en algunas zonas del encéfalo estas paredes permiten el paso de ciertas moléculas grandes; por ejemplo, las hormonas sexuales, que tienen dificultad para penetrar en ciertas partes del encéfalo, ingresan con facilidad en las regiones cerebrales implicadas en la conducta sexual.

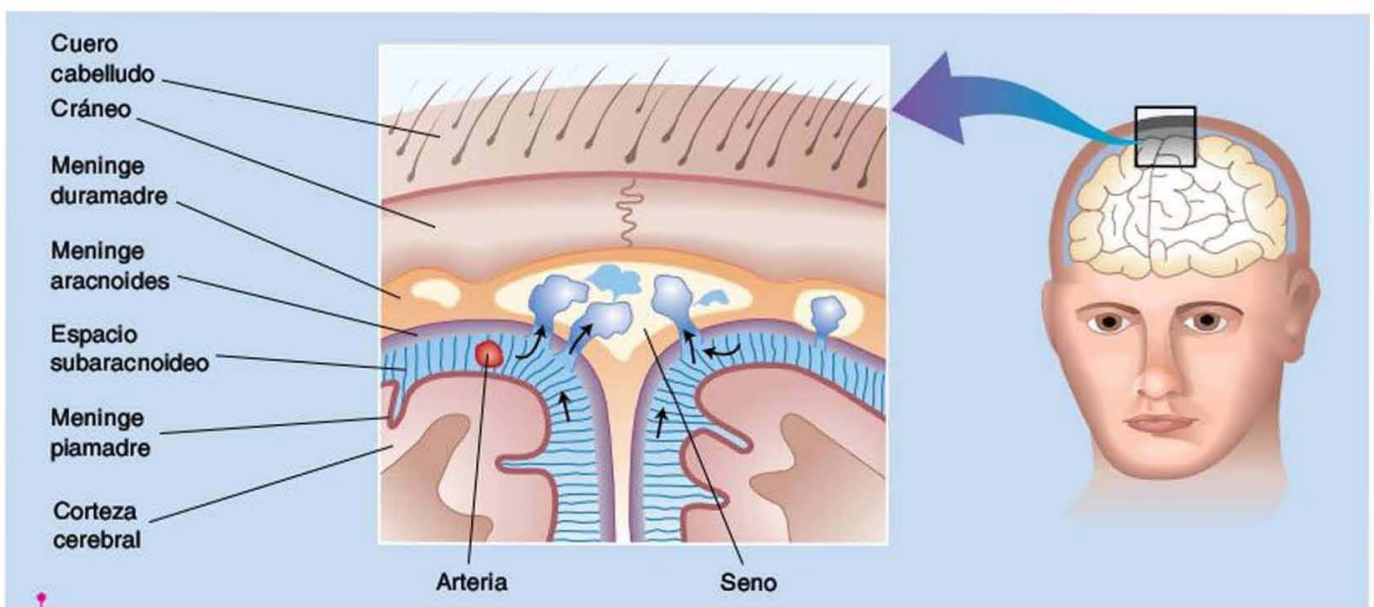


FIGURA 3.4 Absorción del líquido cefalorraquídeo desde el espacio subaracnoideo (en azul) a un seno principal. Obsérvense las tres meninges.

3.2

Células del sistema nervioso


La mayoría de las células del sistema nervioso son de dos tipos básicamente diferentes: neuronas y neuroglíocitos. En los dos subapartados siguientes se examina su anatomía.

Anatomía de las neuronas

Las neuronas son células especializadas en recibir, conducir y transmitir señales electroquímicas. Presentan una sorprendente diversidad de formas y tamaños (véanse Maccaferri y Lacaille, 2003; Mott y Dingleline, 2003; Silberberg, Gupta y Markram, 2002); pero muchas son similares a las que se ilustran en las Figuras 3.5 y 3.6.

Anatomía externa de las neuronas En la Figura 3.5 se ilustran los principales rasgos distintivos externos de un tipo de neuronas. Para comodidad del lector, en la ilustración se incluye la definición de cada estructura.

Anatomía interna de las neuronas La Figura 3.6 es una representación de los principales rasgos distintivos internos de un tipo de neuronas. También aquí se ha incluido en ella la definición de cada estructura.

EN EL CD  ¿Necesita ayuda para entender la anatomía de las neuronas? Consulte el módulo Aprender los elementos externos de una neurona.

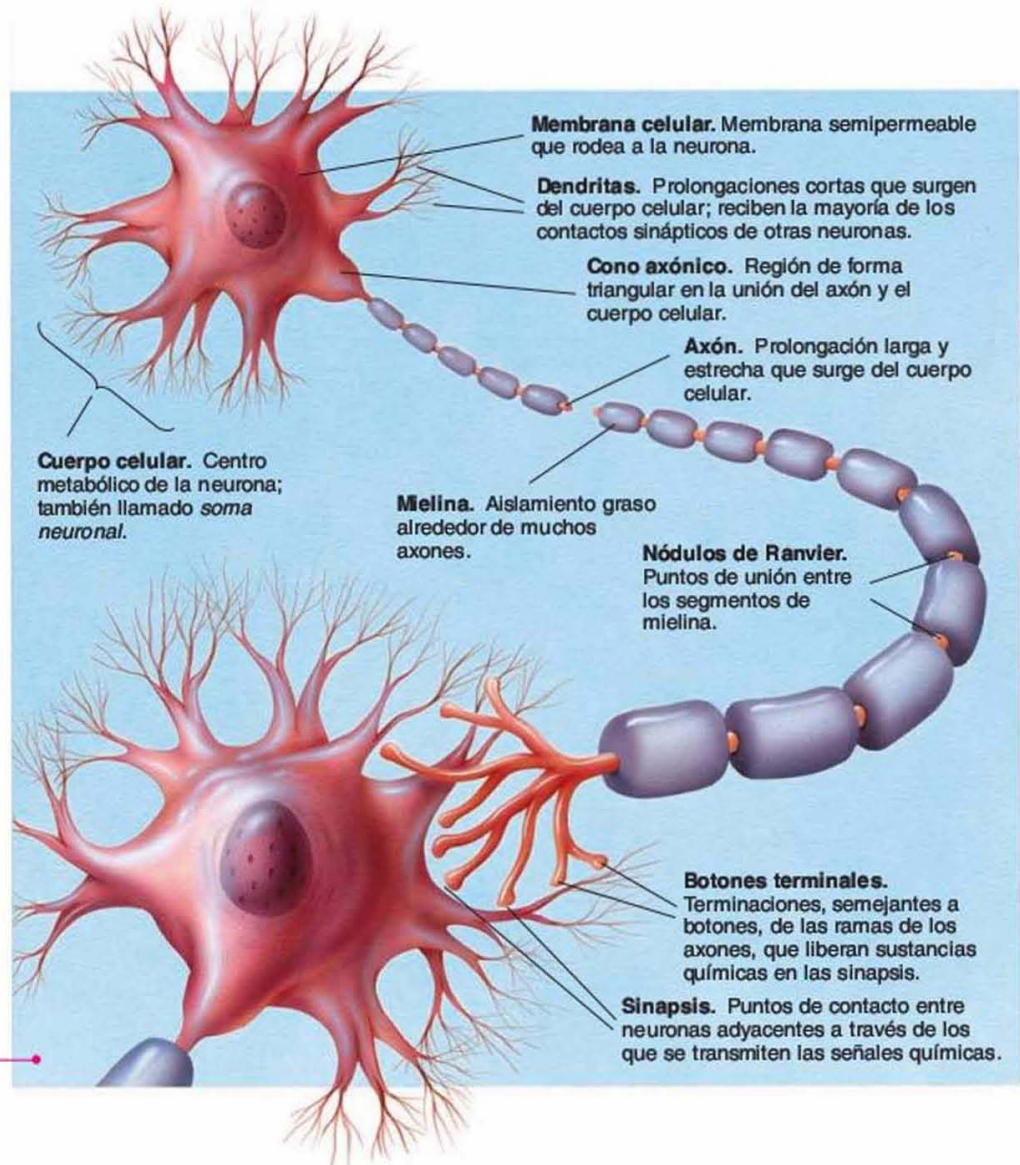
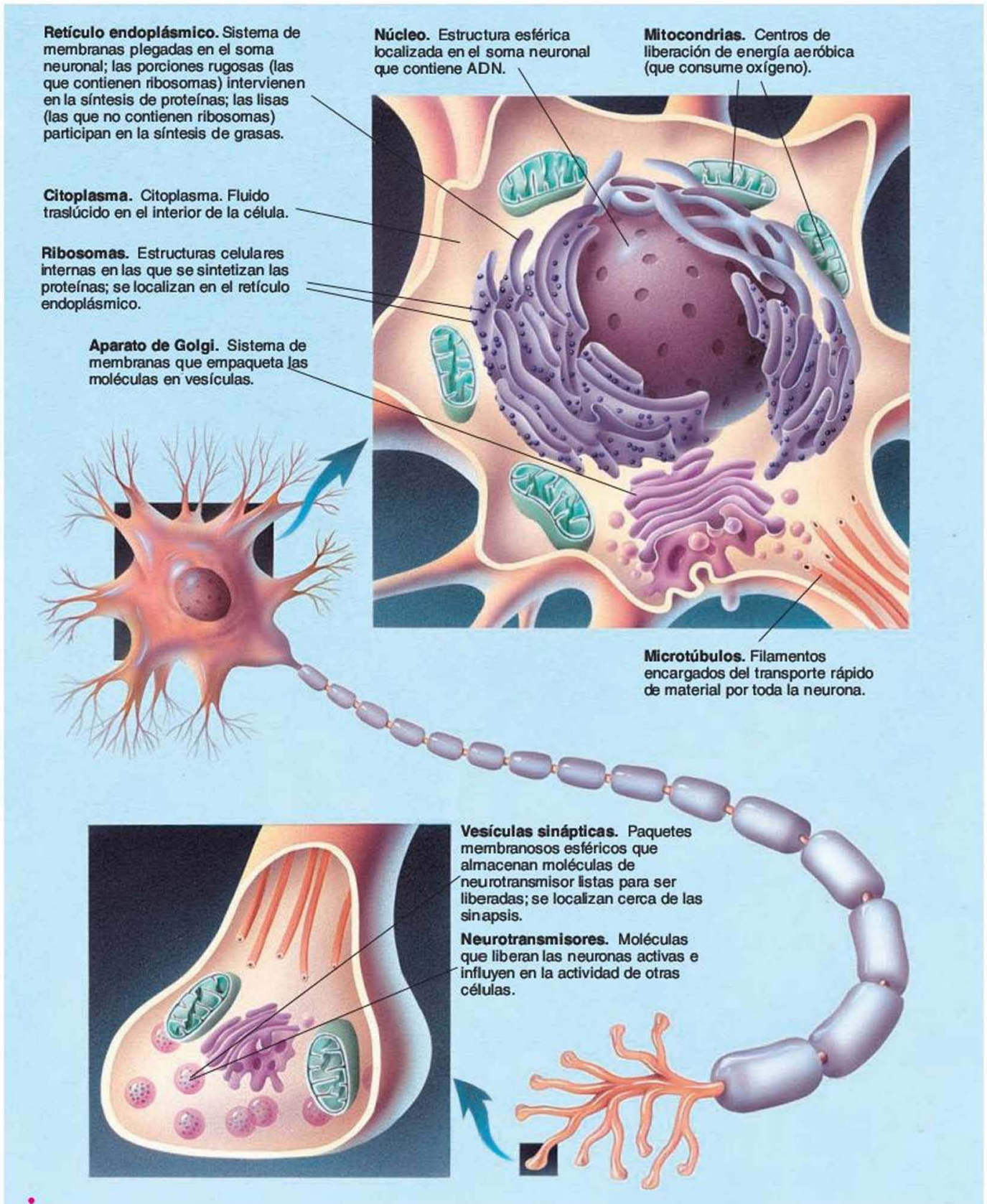


FIGURA 3.5 Principales rasgos distintivos externos de una neurona típica.

**FIGURA 3.6**

Principales rasgos distintivos internos de una neurona típica.

Membrana celular de la neurona La membrana celular de la neurona está formada por una *doble capa lipídica*.—dos capas de moléculas grasas (véase la Figura 3.7)—. Insertadas en esta doble capa lipídica se encuentran numerosas moléculas proteicas que constituyen la base de muchas de las propiedades funcionales de la membrana celular. Algunas proteínas de membrana son *proteínas del canal*, a través de las cuales pueden pasar determinadas moléculas. Otras son *proteínas señal*, que transmiten una señal al interior de la neurona cuando moléculas específicas se unen a ellas en la superficie externa de la membrana.

Tipos de neuronas En la Figura 3.8 se muestra un modo de clasificar las neuronas que se basas en la cantidad de procesos (es decir, proyecciones [o prolongaciones]) que surgen de su cuerpo celular. Una neurona que tiene más de dos procesos se denomina **neurona multipolar**; la mayoría de las neuronas son multipolares. Una neurona con un proceso se denomina **neurona unipolar**, y una neurona con dos procesos se clasifica como **neurona bipolar**. Las neuronas con axones cortos, o sin axón, se llaman **interneuronas**; su función consiste en integrar la actividad neural que ocurre dentro de una única estructura cerebral, no en transmitir señales de una estructura a otra.

En términos generales, existen dos tipos de estructuras neurales macroscópicas en el sistema nervioso: las forma-

das primordialmente por cuerpos celulares y las formadas primordialmente por axones. A las agrupaciones de cuerpos celulares en el sistema nervioso central se les llama **núcleos**, y en el sistema nervioso periférico, **ganglios**. (Obsérvese que el término *núcleo* tiene dos significados neuroanatómicos distintos: se refiere a una estructura dentro del cuerpo celular de la neurona y a un grupo de cuerpos celulares en el SNC.) En el sistema nervioso central, a los conjuntos de axones se les denomina **fascículos** [o haces] y en el sistema periférico, **nervios**.

Neurogliocitos: la mayoría olvidada

Las neuronas no son las únicas células que existen en el sistema nervioso; las otras se llaman **neurogliocitos** [o células gliales]. Éstas últimas superan en número a las neuronas en una proporción de diez a uno.

Existen cuatro tipos de neurogliocitos (Fields y Stevens-Graham, 2002). Los **oligodendrocitos** son un tipo de neurogliocitos. Emiten prolongaciones que se enrollan en torno a los axones de algunas de las neuronas del sistema nervioso central. Estas prolongaciones son ricas en *mielina*, una sustancia grasa aislante; y la vaina de mielina que forman aumenta la velocidad y eficacia de la conducción axónica. Una función similar es llevada a cabo en el sistema nervioso periférico por las **células de Schwann**, un segundo tipo de neurogliocitos. Los oligodendrocitos y las células de Schwann se representan en la Figura 3.9. Obsérvese que

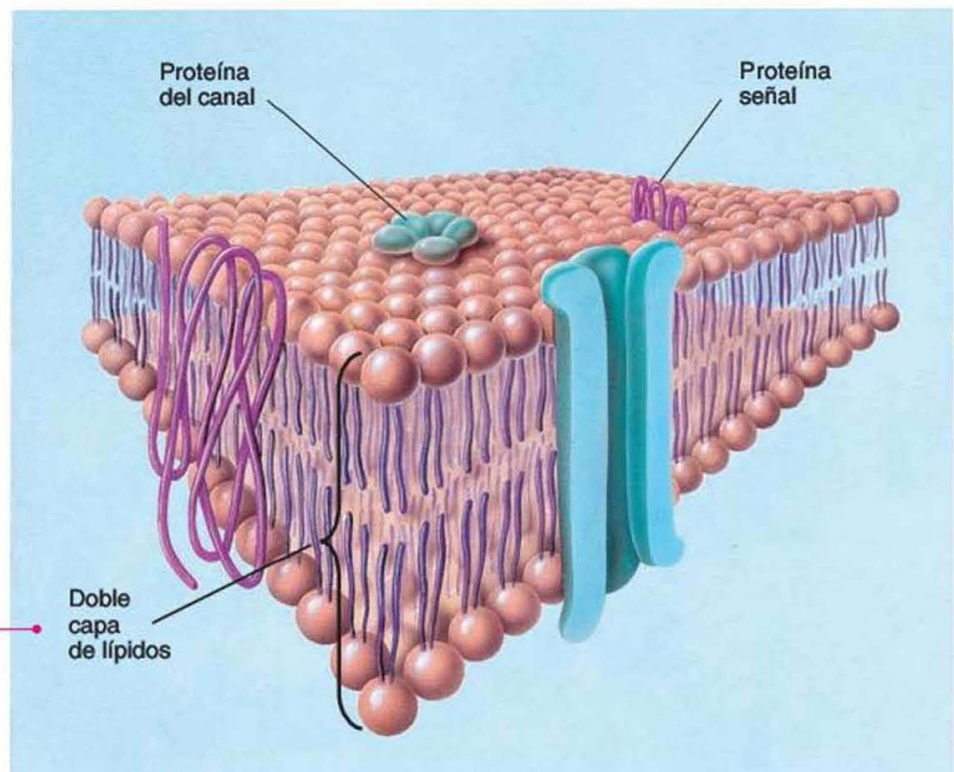


FIGURA 3.7 La membrana celular es una doble capa de lípidos con proteínas señal y proteínas del canal insertadas en ella.

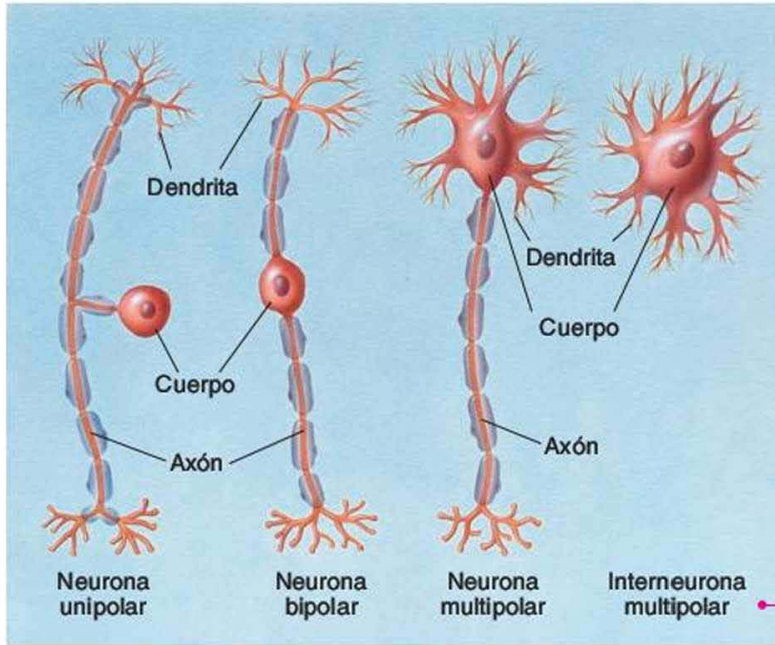


FIGURA 3.8 Neurona unipolar, neurona bipolar, neurona multipolar e interneurona.

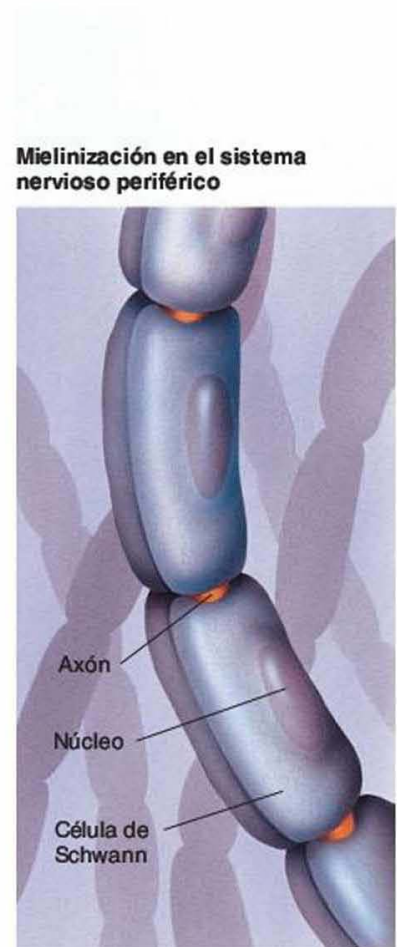
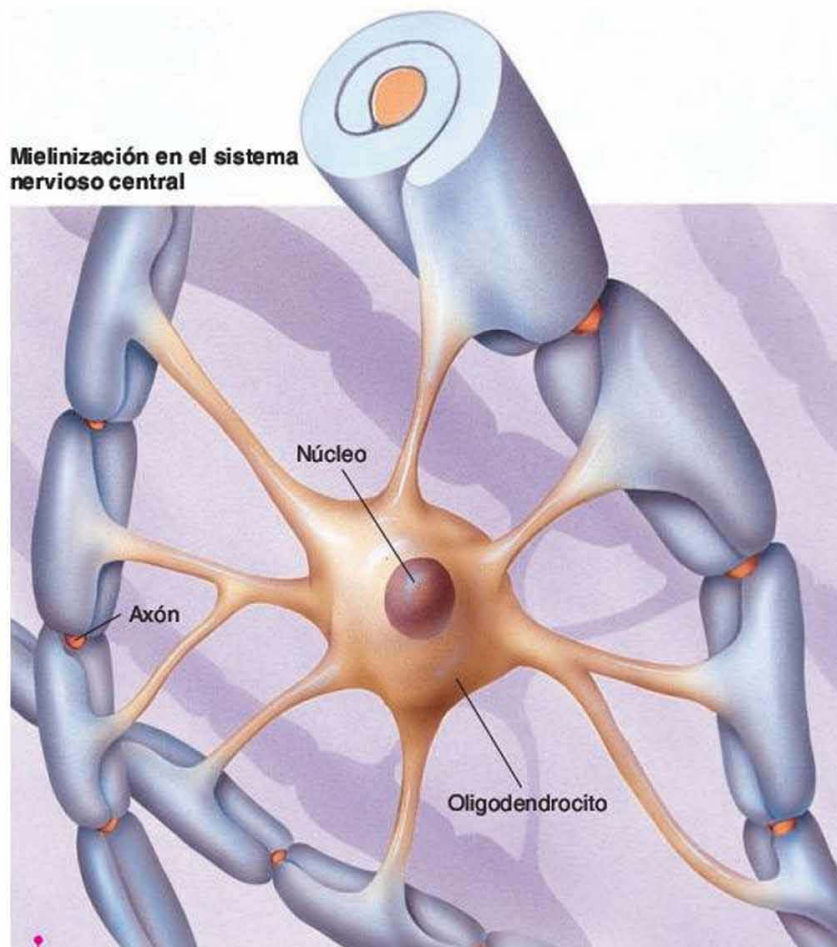


FIGURA 3.9 Mielinización de los axones del SNC por un oligodendrocito y mielinización de los axones del SNP por células de Schwann.

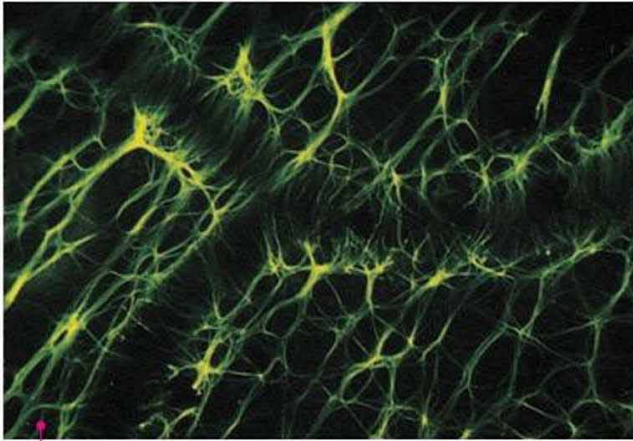


FIGURA 3.10 Los astrocitos tienen afinidad por los vasos sanguíneos y forman una matriz que da soporte a las neuronas. En la fotografía de la izquierda se ve una sección de tejido cerebral teñida con una tinción para neuroglíocitos; los canales sin teñir son vasos sanguíneos. La imagen derecha es una representación tridimensional de la izquierda, mostrando cómo los pies de los astrocitos recubren los vasos sanguíneos y contactan con las neuronas. Compárense los dos recuadros. (Fotografía por cortesía de T. Chan-Ling.)

cada célula de Schwann constituye un segmento de mielina, mientras que cada oligodendrocito aporta varios segmentos de mielina, a menudo a más de un axón. Otra diferencia importante entre las células de Schwann y los oligodendrocitos es que sólo las primeras pueden guiar el proceso de *regeneración* (volver a crecer) de los axones tras una lesión. Esta es la razón de que la regeneración axónica eficaz en el sistema nervioso de los mamíferos únicamente se dé en el SNP.

Un tercer tipo de neuroglíocitos son los **astrocitos**. Son los más grandes de los neuroglíocitos y se les llama así porque tienen forma de estrella (*astro* significa «estrella»). Las prolongaciones con forma de brazos de algunos astrocitos recubren la superficie de los vasos sanguíneos que recorren el cerebro y también establecen contacto con los cuerpos celulares de las neuronas (véase la Figura 3.10). Estos astrocitos específicos intervienen en el paso de sustancias químicas desde la sangre a las neuronas del SNC, pero otros astrocitos realizan una serie de funciones diferentes.

Y un cuarto tipo de neuroglíocitos son los **microglíocitos**. Éstos responden a las lesiones o a las enfermedades

absorbiendo los desechos celulares y desencadenando las respuestas inflamatorias.

Durante décadas se ha supuesto que la función de los neuroglíocitos era simplemente la de proporcionar soporte a las neuronas —aportándoles sustancias nutritivas, limpiando los desechos y formando un entramado para mantener ensamblados los circuitos neurales— (*glia* significa «pegamento»). Pero este limitado punto de vista sobre la función de los neuroglíocitos está desapareciendo rápidamente. En los últimos años se ha demostrado que participan en la transmisión de señales, enviando señales a las neuronas y recibiendo señales de ellas; y también que controlan el establecimiento y mantenimiento de sinapsis entre neuronas; asimismo se ha comprobado que intervienen en los circuitos neurogliales (Haydon, 2001) Ahora que esta primera oleada de descubrimientos ha centrado la atención de los neurocientíficos en los neuroglíocitos, la apreciación de su papel en la función del sistema nervioso aumentará rápidamente. Estos subestimados actores están pasando a ocupar el centro de la escena.

3.3

Técnicas y orientaciones en neuroanatomía

En este apartado del capítulo se describen, en primer lugar, unas cuantas de las técnicas neuroanatómicas más frecuentemente utilizadas. Luego, se explica el sistema de orientaciones que usan los neuroanatomistas para describir la localización de las estructuras en el sistema nervioso de los vertebrados.

Técnicas neuroanatómicas

El principal problema para visibilizar las neuronas no es lo diminutas que son. El principal problema es que las neuronas están tan compactamente empaquetadas, y sus axones y dendritas entrelazados de un modo tan complejo que

mirar a través del microscopio una sección de tejido neural sin preparar no revela casi nada acerca de él. La clave del estudio de la neuroanatomía está en preparar el tejido neural de distintos modos, cada uno de los cuales permite ver claramente un aspecto diferente de la estructura neuronal; y luego combinar los conocimientos obtenidos de cada una de las preparaciones. Vamos a explicar esto mediante las siguientes técnicas neuroanatómicas.

Tinción de Golgi Una de las mayores bendiciones que le sucedió a la neurociencia en sus primeros años fue que Camilo Golgi, un médico italiano, descubriera accidentalmente a principios de 1870 la llamada **tinción de Golgi**. Golgi estaba intentando teñir las meninges, mediante la exposición de una sección de tejido neural a dicromato potásico y nitrato de plata, cuando observó algo asombroso. Por alguna razón desconocida, el cromato de plata generado por la reacción química de las dos sustancias que Golgi estaba utilizando penetró en unas cuantas neuronas de cada una de las láminas de tejido y tiñó por completo de negro cada una de estas neuronas. Este descubrimiento hizo posible ver neuronas individuales por primera vez, aunque sólo su contorno (véase la Figura 3.11). Las tinciones que tiñen absolutamente todas las neuronas de una lámina no revelan su estructura, ya que éstas están unidas de un modo muy compacto.

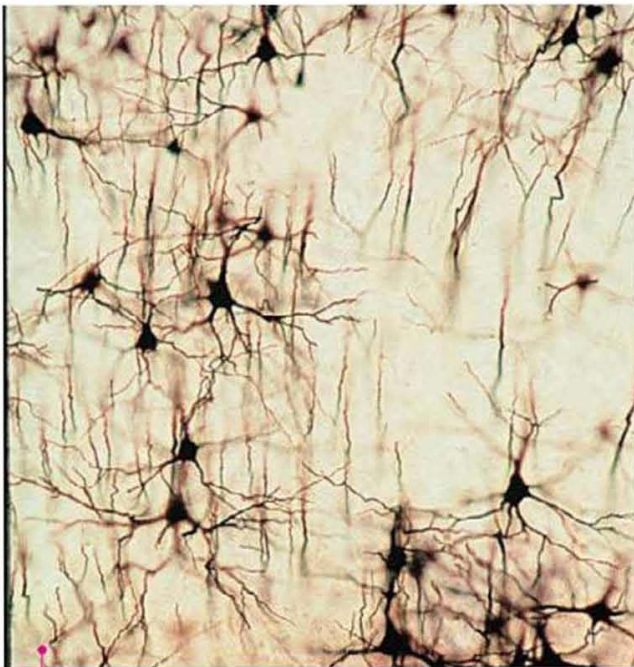


FIGURA 3.11 Tejido neural teñido con el método de Golgi. Debido a que sólo unas cuantas neuronas absorben la tinción, se puede apreciar claramente su contorno pero sus estructuras internas no pueden verse. Por lo general, en una sola preparación sólo se consigue ver parte de una neurona. (Ed Reschke © Peter Arnold, Inc.)

Tinción de Nissl Aunque la tinción de Golgi permite ver con toda claridad el contorno de las pocas neuronas que absorben el tinte, no aporta ninguna indicación acerca de la cantidad de neuronas que hay en un área ni del carácter de su estructura interna. El primer procedimiento de tinción neural para superar estos inconvenientes fue la **tinción de Nissl**, método desarrollado por Franz Nissl —un psiquiatra alemán— en la década de 1880. La sustancia que se utiliza más frecuentemente siguiendo el método de Nissl es violeta de cresilo. Ésta y otras tinciones de Nissl penetran en todas las células de una sección, pero de hecho sólo se unen a las estructuras de los cuerpos celulares de las neuronas. Así, se puede estimar la cantidad de cuerpos celulares que hay en una zona contando el número de puntos teñidos con sustancia de Nissl. La Figura 3.12 es una fotografía de una lámina de tejido cerebral teñida con

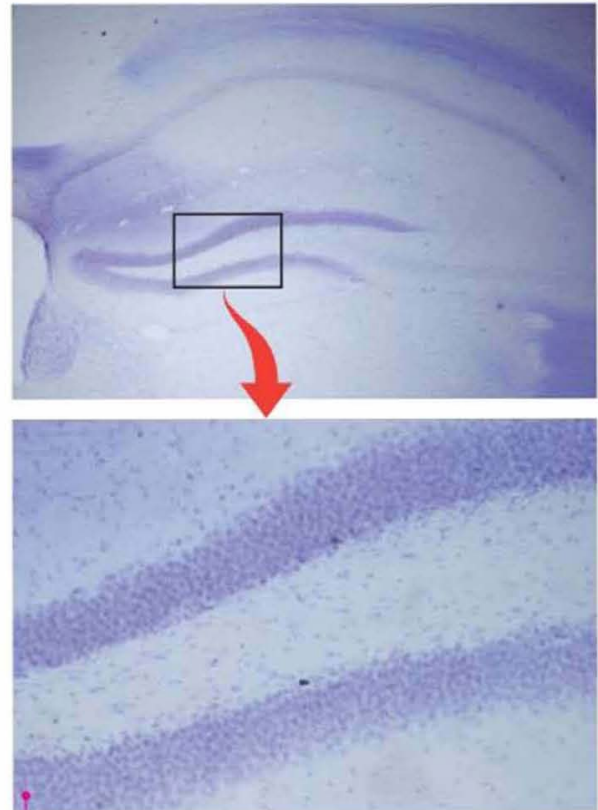


FIGURA 3.12 Tinción de Nissl. Aquí se presenta una sección coronal del hipocampo de rata, teñida con sustancia de Nissl, con dos niveles de amplificación para ejemplificar dos aplicaciones de la tinción de Nissl. Con poca amplificación (recuadro superior), la tinción de Nissl proporciona una indicación macroscópica de la estructura cerebral al teñir selectivamente grupos de somas neurales (en este caso, las capas del hipocampo). Con más amplificación (recuadro inferior), se pueden distinguir somas neurales individuales y, por lo tanto, contar la cantidad de neuronas en diversas áreas. (Cortesía de mis buenos amigos Carl Ernst y Brian Christie, Department of Psychology, University of British Columbia.)

violeta de cresilo. Obsérvese que sólo las capas compuestas principalmente por cuerpos celulares neuronales están densamente teñidas.

Microscopía electrónica Una técnica neuroanatómica que aporta información detallada sobre los pormenores de la estructura neuronal es la **microscopía electrónica**. Dada la naturaleza de la luz, el límite de aumentos de la microscopía óptica es de unos 1.500, nivel de aumento insuficiente para revelar los sutiles detalles anatómicos de las neuronas. Se pueden obtener más detalles recubriendo delgadas láminas de tejido neural con una sustancia que absorba electrones, la cual es asimilada por las distintas partes de la neuronas en distinto grado, y pasando luego un haz de electrones a través del tejido para impresionar una placa fotográfica. El resultado es una *microfotografía electrónica* que pone de manifiesto con todo detalle los pormenores de la estructura de las neuronas (véase la Figura 4.10). Un *microscopio electrónico de barrido* proporciona microfotografías electrónicas espectaculares, en tres dimensiones (véase la Figura 3.13), pero no puede conseguir tantos aumentos como un microscopio electrónico convencional.

Técnicas neuroanatómicas de marcado Estas técnicas son de dos tipos: métodos de marcado anterógrado (hacia delante) y métodos de marcado retrógrado (hacia atrás). Los *métodos de marcado anterógrado* los emplea un investigador cuando quiere marcar las vías de los axones que emergen de cuerpos celulares localizados en una determinada región. El investigador inyecta en el área una de las diversas sustancias químicas que normalmente se utilizan para el marcado anterógrado —sustancias que son absorbidas por los cuerpos celulares y luego transportadas hacia delante a lo largo de los axones hasta los botones ter-



FIGURA 3.13 Microfotografía electrónica de barrido reforzada con color del cuerpo celular de una neurona (en verde), tachonado de botones terminales (en naranja). Cada neurona recibe numerosos contactos sinápticos. (Cortesía de Jerold J. M. Chun, M. D.; Ph. D.)

minales—. Después de unos cuantos días, se extrae el encefalo y se corta en secciones. Las secciones son tratadas entonces para revelar la localización de la sustancia química inyectada. Los *métodos de marcado retrógrado* funcionan a la inversa: se aplican cuando el investigador busca marcar las vías de los axones que llegan a una región determinada. El investigador inyecta en la región una o varias de las sustancias químicas que habitualmente se utilizan para el marcado retrógrado —sustancias que son absorbidas por los botones terminales y luego transportadas hacia atrás a lo largo de los axones hasta los cuerpos celulares. Tras unos días, se extrae el cerebro y se corta en finas láminas. Las secciones se tratan entonces para poner de manifiesto la localización de las sustancias inyectadas.

Orientaciones en el sistema nervioso de los vertebrados

Le sería difícil al lector adquirir un conocimiento de la distribución de una ciudad desconocida sin un sistema de coordenadas de dirección: Norte-Sur, Este-Oeste. Lo mismo pasa con el sistema nervioso. Así pues, antes de iniciarle en la localización de las principales estructuras del sistema nervioso, se describirá el sistema tridimensional de coordenadas de dirección que utilizan los neuronatomistas.

Las direcciones en el sistema nervioso de los vertebrados se describen haciendo referencia a la orientación de la médula espinal. Este sistema es sencillo en la mayoría de los vertebrados, como se indica en la Figura 3.14. El sistema nervioso de los vertebrados tiene tres ejes: anterior-posterior, dorsal-ventral y medial-lateral. Primero, **anterior** significa hacia el extremo de la nariz (el extremo anterior) y **posterior** significa hacia el extremo de la cola (el extremo posterior). A estas mismas direcciones en ocasiones se les llama *rostral* y *caudal*, respectivamente. Segundo, **dorsal** significa hacia la superficie de la espalda o la parte superior de la cabeza (la superficie dorsal), y **ventral** significa hacia la superficie del pecho o la parte inferior de la cabeza (la superficie ventral). Y tercero, **medial** significa hacia la línea media del cuerpo y **lateral**, lejos de la línea media, hacia las zonas laterales del cuerpo.

Los seres humanos vinimos a complicar este simple triple eje (anterior-posterior, dorsal-ventral y medial-lateral) al empeñarnos en caminar sobre nuestras patas traseras. Esto cambia la orientación de nuestros hemisferios cerebrales respecto a nuestra médula espinal y nuestro tronco cerebral.

El lector puede evitarse muchas confusiones si recuerda que el sistema de direcciones neuroanatómicas en los vertebrados se adaptó para utilizarse en seres humanos de modo que los términos empleados para describir la posición de diversas superficies del cuerpo son las mismas en los seres humanos que en los vertebrados más representativos, los que no tienen una postura erguida. Repárese, en

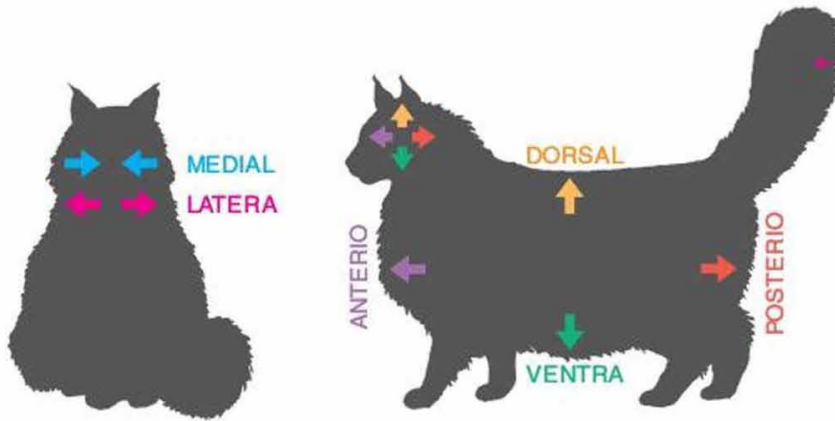


FIGURA 3.14 Orientaciones anatómicas en vertebrados representativos, mis gatos Sambala y Rastaman.

particular, en que la parte superior de la cabeza humana y la espalda del cuerpo humano se califican ambos de *dorsal*, aun cuando están en direcciones distintas; y que la parte inferior de la cabeza humana, así como la parte delantera, reciben el nombre de *ventral*, aunque están igualmente en direcciones distintas (véase la Figura 3.15). Para soslayar esta complicación, a menudo se emplean los términos **superior** e **inferior** para referirse a la parte superior y la parte inferior, respectivamente, de la cabeza de los primates.

En las páginas siguientes el lector verá esquemas de secciones (láminas) del encéfalo cortado en uno de tres planos diferentes (**secciones horizontales**, **secciones frontales** (también llamadas *coronales*) y **secciones sagitales**). Estos tres planos se ilustran en la Figura 3.16. Un corte que desciende por el centro del encéfalo, entre los dos hemisferios, se denomina *sección sagital media*. Uno que corta en ángulo recto cualquier estructura larga y estrecha, como la médula espinal o un nervio, se llama **sección transversal**.

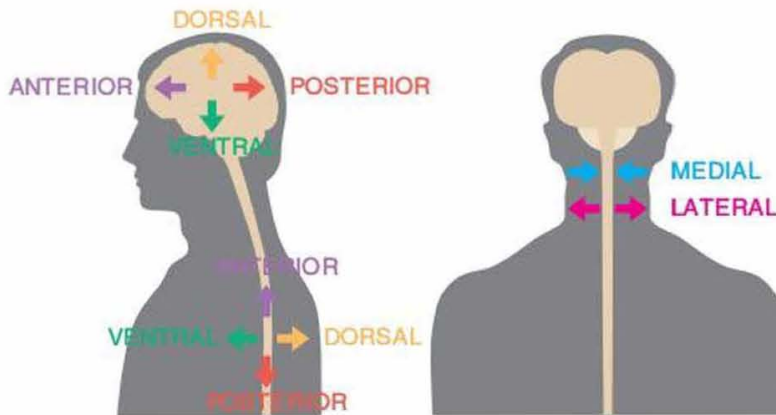
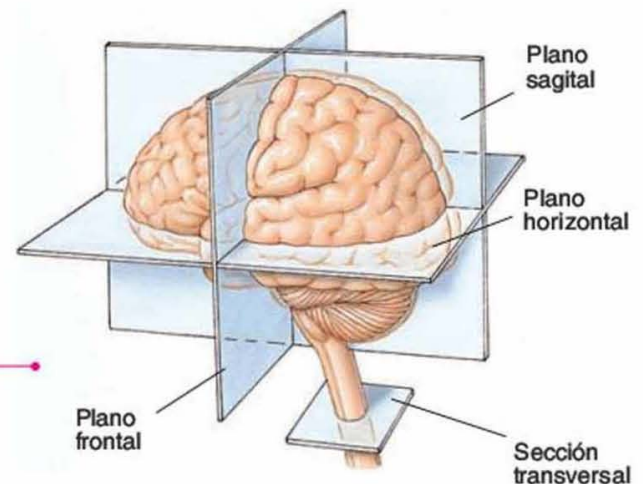


FIGURA 3.15 Orientaciones anatómicas en el ser humano. Repárese en que la orientación en los hemisferios cerebrales se ha girado 90° respecto a los de la médula espinal y el tronco del encéfalo debido a la inusitada posición erguida de los seres humanos.

FIGURA 3.16 Planos horizontal, frontal (coronal) y sagital en el encéfalo humano y una sección transversal de la médula espinal humana.





Médula espinal

En los tres primeros apartados de este capítulo el lector ha aprendido las divisiones del sistema nervioso, las células que lo componen y algunas de las técnicas neuroanatómicas que se utilizan para estudiarlo. Este apartado inicia su ascenso por el SNC humano comenzando por la médula espinal. Los dos últimos apartados del capítulo se centran en el cerebro.

Cuando se hace una sección transversal, resulta evidente que la médula espinal contiene dos zonas diferentes (véase la Figura 3.17): una zona interna formada por sustancia gris con forma de H, rodeada por una zona de sustancia blanca. En su mayor parte, la *sustancia gris* está compuesta por cuerpos celulares e interneuronas amielínicas; mientras que la *sustancia blanca* lo está por axones mielínicos. (Es la mielina lo que le da a la sustancia blanca su brillo blanco satinado.) Los dos brazos dorsales de la sustancia gris de la médula se designan **astas dorsales** y los dos brazos ventrales, **astas ventrales**.

Pares de *nervios raquídeos* están unidos a la médula espinal, uno a la izquierda y otro a la derecha, en 31 niveles

diferentes de la médula. Cada uno de los 62 nervios raquídeos se divide cerca de la médula (véase la Figura 3.17), y sus axones se unen a la médula espinal a través de dos raíces: la *raíz dorsal* o la *raíz ventral*.

Todos los axones que componen la raíz dorsal, ya sean somáticos o neurovegetativos, proceden de neuronas sensitivas unipolares (aférentes); sus cuerpos celulares se agrupan justo fuera de la médula, formando los *ganglios de la raíz dorsal*. Muchos de sus terminales sinápticos se encuentran en las astas dorsales de la sustancia gris medular (véase la Figura 3.18). En contraposición, los axones que forman la raíz ventral vienen de neuronas motoras multipolares (eferentes), cuyos cuerpos celulares se localizan en las astas ventrales. Las neuronas que forman parte del sistema nervioso somático proyectan a músculos esqueléticos; las que pertenecen al sistema nervioso neurovegetativo proyectan a ganglios, donde establecen sinapsis con neuronas que, a su vez, proyectan a órganos internos (corazón, estómago, hígado, etc.). (Véase el Apéndice I.)

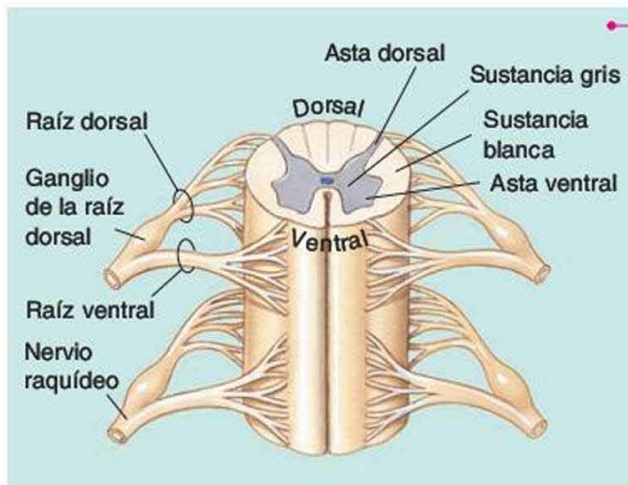
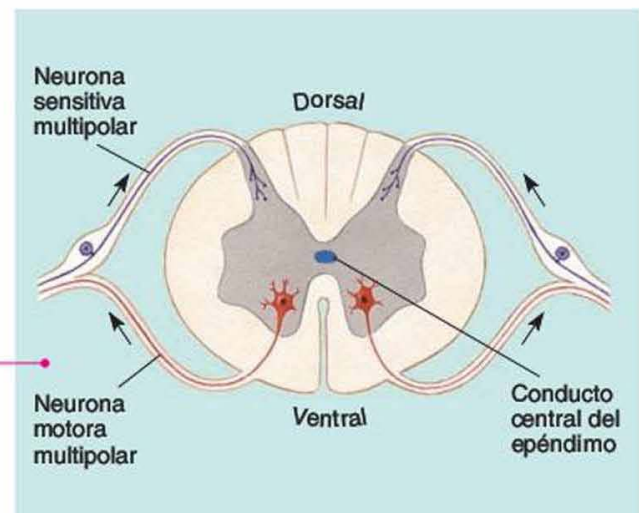


FIGURA 3.17 Raíces dorsal y ventral de la médula espinal.

FIGURA 3.18 Esquema de una sección transversal de la médula espinal.





EXPLORE SU CEREBRO

Este es un buen momento para que el lector haga una pausa con el fin de examinar su cerebro. ¿Está preparado para seguir adelante con las estructuras del encéfalo y la médula espinal? Examine su grado de comprensión de los apartados precedentes de este capítulo uniendo con una línea el término de la co-

lumna de la izquierda y la frase apropiada de la columna derecha. Las respuestas correctas se presentan en la parte inferior de esta página. Antes de seguir adelante, revise los datos relacionados con sus errores y omisiones.

- | | |
|-------------------------------------|---|
| 1. Sistema nervioso neurovegetativo | a. Paquetes de moléculas neurotransmisoras |
| 2. Acueducto cerebral | b. SNP menos sistema nervioso somático |
| 3. Cono axónico | c. Conecta el tercer ventrículo con el cuarto |
| 4. Dorsal | d. Tiñe los cuerpos celulares |
| 5. Membrana celular | e. Parte superior de la cabeza de los vertebrados |
| 6. Pares craneales | f. Meninge externa |
| 7. Superior o dorsal | g. Entre el cuerpo celular y el axón |
| 8. Cuerpo celular | h. Contiene el núcleo de una neurona |
| 9. Vesículas sinápticas | i. Olfativo, óptico y vago |
| 10. Oligodendrocitos | j. Axones mielinizados del SNC |
| 11. Nissl | k. Una sección descendente a través del centro del encéfalo |
| 12. Duramadre | l. Parte superior de la cabeza de los primates |
| 13. Sección sagital media | m. Tiñe el contorno de las neuronas |
| 14. Golgi | n. Doble capa lipídica |



3.5

Las cinco divisiones principales del encéfalo

Un paso importante para aprender a vivir en una ciudad desconocida es aprender los nombres y la situación de sus principales barrios o distritos. Quienes disponen de esa información fácilmente pueden comunicar a otros, en términos generales, la localización de cualquier punto en la ciudad. En gran parte por la misma razón, en este apartado se le presentan al lector los cinco «barrios», o divisiones, del encéfalo.

Para comprender por qué se considera que el encéfalo se divide en cinco partes, se necesita conocer las primeras fases de su desarrollo (véase Swanson, 2000). En el embrión de los vertebrados, el tejido que finalmente se transforma en el SNC puede verse como un tubo repleto de líquido (véase la Figura 3.19). Los primeros indicios de un cerebro en vías de desarrollo son tres ensanchamientos que aparecen en el extremo anterior de este tubo. Estas tres cámaras con el tiempo formarán el *prosencefalo*, *mesencefalo* y *rombencefalo* del individuo adulto.

Antes del nacimiento, los tres ensanchamientos iniciales del tubo neural se convierten en cinco (véase la Figura 3.19). Esto ocurre debido a que la cámara del prosencefalo da lugar a otras dos diferentes, y lo mismo sucede con la del rombencefalo. Desde el plano anterior al posterior, los cinco ensanchamientos que forman el

encéfalo en desarrollo son: el *telencefalo*, el *diencefalo*, el *mesencefalo* (o cerebro medio), el *metencefalo* y el *mielencefalo* (*encéfalo* significa «dentro de la cabeza»). Estos finalmente se diferencian en las cinco divisiones del encéfalo adulto. Cuando era estudiante, para recordar su orden me ayudaba de esta regla mnemotécnica: el telencefalo se sitúa en el tope superior y las otras cuatro divisiones se asientan debajo suyo, por orden alfabético.

La localización del telencefalo, diencefalo, mesencefalo, metencefalo y mielencefalo en el cerebro humano adulto se representa en la Figura 3.20. Adviértase que en los seres humanos, al igual que en otros vertebrados superiores, el telencefalo (los *hemisferios cerebrales* izquierdo y derecho) es el que experimenta el mayor grado de evolución durante el desarrollo. A las otras cuatro partes del encéfalo a menudo se les denomina, en conjunto, el **tronco del encéfalo**, —el tronco sobre el que se asientan los hemisferios cerebrales—. Al mielencefalo se le suele designar *bulbo raquídeo*.

Respuestas a Explore su cerebro: (1) b, (2) c, (3) g, (4) e, (5) n, (6) i, (7) l, (8) h, (9) a, (10) j, (11) d, (12) f, (13) k, (14) m.

FIGURA 3.19 Primeras fases del desarrollo del encéfalo de mamífero, ilustrado en secciones horizontales esquemáticas. Compárese con el encéfalo humano adulto de la Figura 3.20.

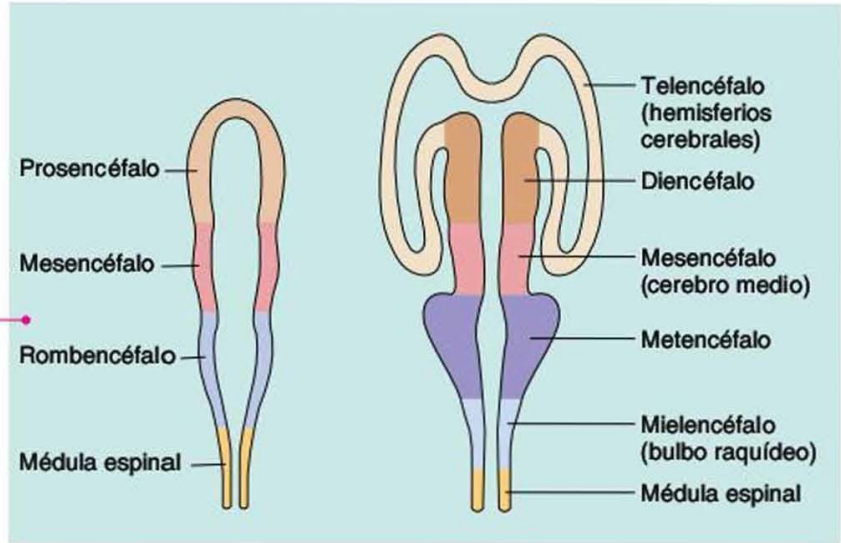
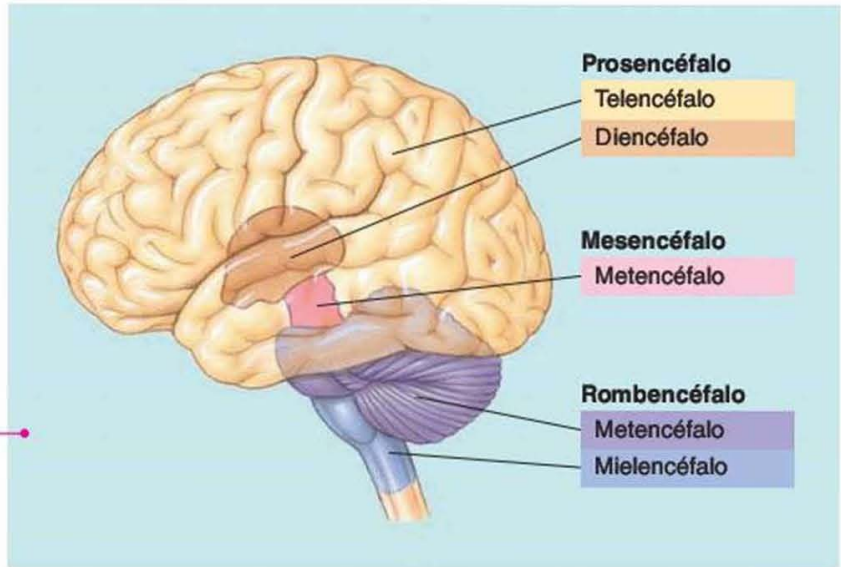


FIGURA 3.20 Divisiones del encéfalo humano adulto.



3.6

Principales estructuras del encéfalo

Ahora que el lector conoce las cinco divisiones principales del encéfalo, es el momento de que sepa cuáles son sus principales estructuras. Este apartado del capítulo empieza su revisión de las estructuras cerebrales por el mielencéfalo, luego asciende a través de las otras divisiones hasta el telencéfalo. Las estructuras cerebrales marcadas en **negrita** que presentan y se definen en este apartado no están incluidas en la lista de palabras clave al final del capítulo. En lugar de ello, se enumeran conforme a su localización en la Figura 3.30, página 79.

Un recordatorio antes de ahondar en la anatomía cerebral: las coordenadas de dirección son las mismas para el tronco del encéfalo que para la médula espinal, pero están rotadas 90° respecto al prosencéfalo.

Mielencéfalo

No es de sorprender que el **mielencéfalo** (o **bulbo raquídeo**), la división más posterior del encéfalo, esté compuesto en gran medida por fascículos que transmiten señales entre

el resto del encéfalo y el cuerpo. Desde el punto de vista psicológico, una parte interesante del mielencéfalo es la **formación reticular** (véase la Figura 3.21). Se trata de una compleja red compuesta por unos 100 núcleos diminutos, que ocupa la parte central del tronco encefálico desde el límite posterior del mielencéfalo hasta el extremo anterior del mesencéfalo. Se le llama así porque parece una red (*retículo* significa «pequeña red»). En ocasiones, a la formación reticular se le denomina *sistema reticular activador*, ya que parece que algunas de sus partes intervienen en la activación [*arousal*]. No obstante, los diversos núcleos de la formación reticular están implicados en una serie de funciones —incluyendo el sueño, la atención, el movimiento, el mantenimiento del tono muscular y varios reflejos cardíacos, circulatorios y respiratorios. Según esto, referirse a este conjunto de núcleos como a un sistema puede llevar a error.

Metencéfalo

El **metencéfalo**, así como el mielencéfalo, alberga múltiples fascículos ascendentes y descendentes, y también parte de

la formación reticular. Dichas estructuras forman una prominencia, conocida como **protuberancia** [o puente], sobre la superficie ventral del tronco cerebral. La protuberancia es una de las principales partes del metencéfalo; la otra es el cerebelo (pequeño cerebro) —véase la Figura 3.21—. El **cerebelo** es la estructura, grande y lobulada, que se sitúa sobre la superficie dorsal del tronco del encéfalo. Es una estructura sensitivomotriz de gran importancia: una lesión del cerebelo anula la capacidad de controlar con precisión los movimientos y adaptarlos a los cambios de circunstancias. No obstante, el hecho de que las lesiones cerebelosas también produzcan una serie de alteraciones cognitivas sugiere que las funciones del cerebelo no se restringen al control sensitivomotor.

Mesencéfalo

El **mesencéfalo**, al igual que el metencéfalo, consta de dos partes. Estas son el tectum y el tegmentum (véase la Figura 3.22 en la página 72). El **tectum** (techo) es la zona dorsal del mesencéfalo. En los mamíferos, incluye dos pares de prominencias: los **tubérculos cuadrigéminos** (pequeñas colinas). El par posterior, al que se llama **tubérculos cuadrigéminos inferiores**, tiene una función auditiva; el par anterior, al que se denomina **tubérculos cuadrigéminos superiores**, tiene una función visual. En los vertebrados inferiores, la función del tectum es íntegramente visual, por lo que se conoce como *tectum óptico*.

El **tegmentum** es la división del mesencéfalo ventral al tectum. Además de la formación reticular y de los fascículos que lo atraviesan, el tegmentum contiene tres estructuras «coloreadas» que interesan mucho a los biopsicólogos: la sustancia gris periacueductal, la sustancia negra y el núcleo rojo (véase la Figura 3.22). La **sustancia gris periacueductal** es la sustancia gris que se localiza en torno al **acueducto cerebral**, el conducto que comunica el tercer ventrículo con el cuarto. Resulta de especial interés debido a que interviene como mediador de los efectos analgésicos (de reducción del dolor) de los fármacos opioides. Ambos, la **sustancia negra** y el **núcleo rojo**, son componentes importantes del sistema sensitivomotor.

Diencéfalo

El **diencéfalo** contiene dos estructuras: el tálamo y el hipotálamo (véase la Figura 3.23 en la página 72). El **tálamo** es la gran estructura, compuesta por dos lóbulos [o partes], que constituye la porción superior del tronco encefálico. Cada lóbulo se asienta a uno de los lados del tercer ventrículo, y los dos están unidos por la **masa intermedia**, que atraviesa el ventrículo. En la superficie del tálamo se pueden observar *láminas* (capas) blancas, formadas por axones mielinizados.

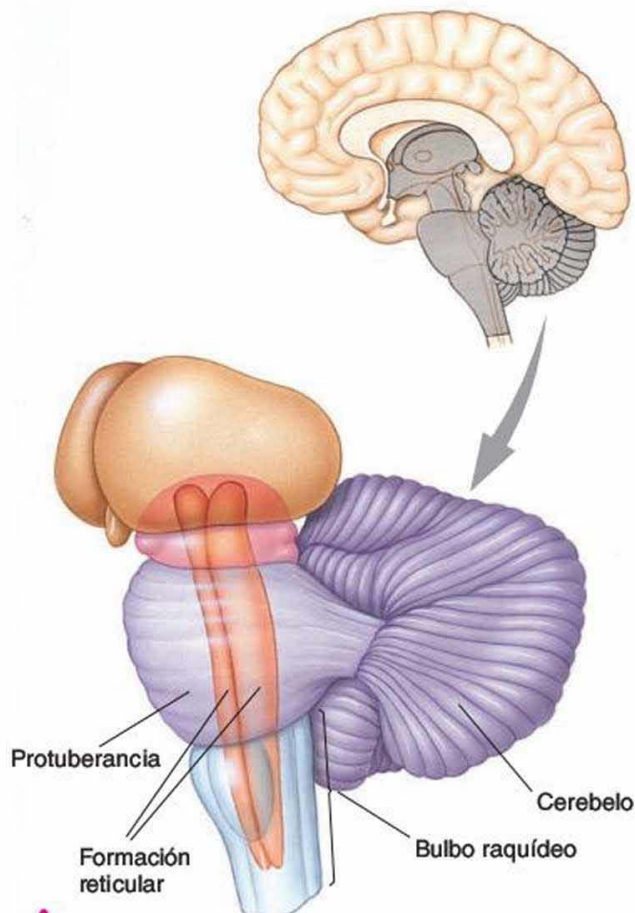


FIGURA 3.21 Estructuras del mielencéfalo (bulbo raquídeo) y del metencéfalo humanos.

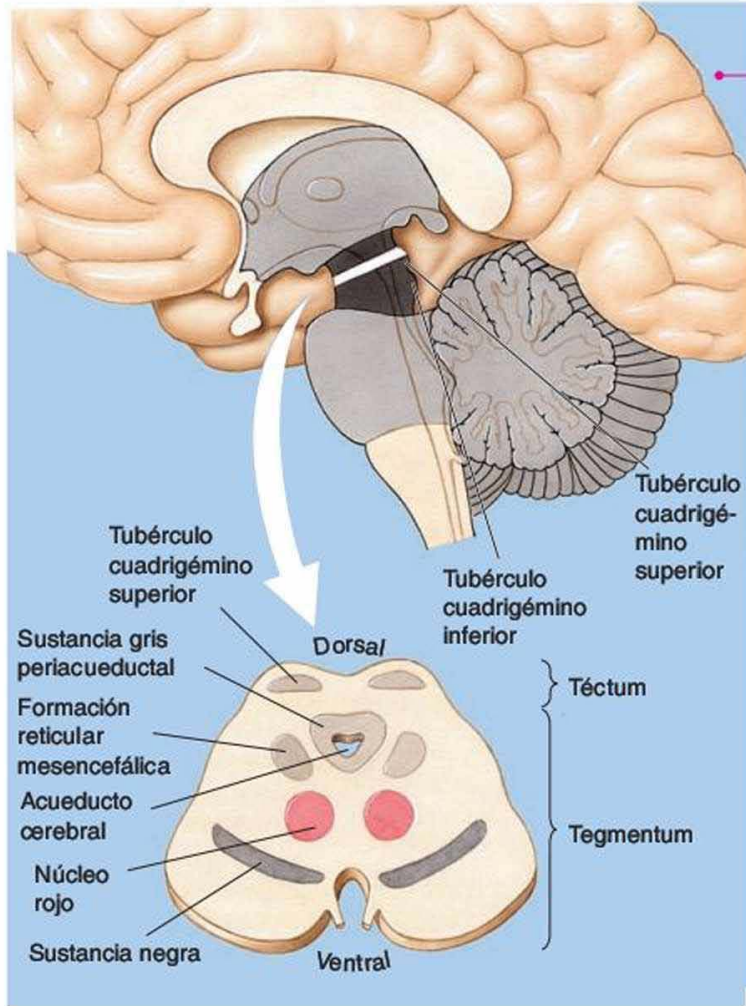


FIGURA 3.22 Mesencéfalo (cerebro medio) humano.

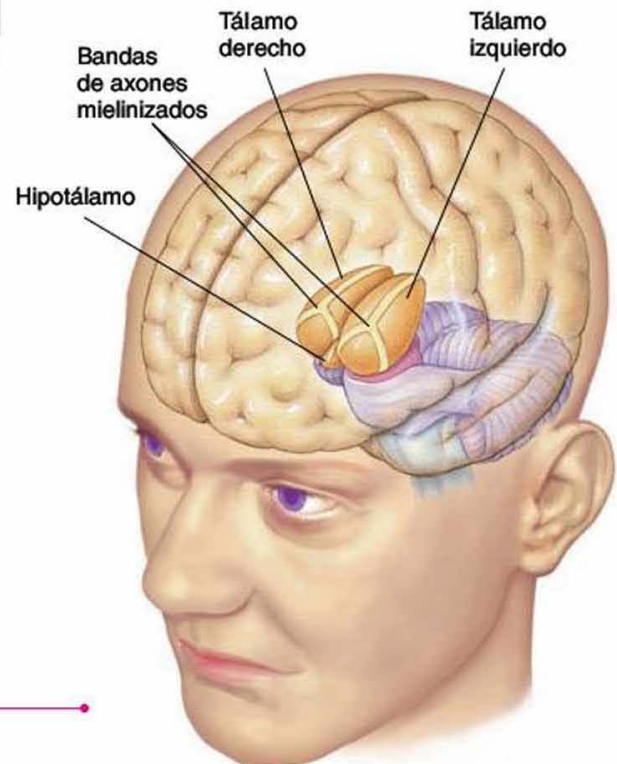


FIGURA 3.23 Diencefalo humano.

El tálamo incluye muchos pares diferentes de núcleos, la mayoría de los cuales proyectan a la corteza. Algunos son *núcleos de relevo sensorial* —núcleos que reciben señales de los receptores sensitivos, las procesan y luego las transmiten a las zonas apropiadas de la corteza sensitiva—. Por ejemplo, los **núcleos geniculados laterales**, los **núcleos geniculados mediales** y los **núcleos ventrales posteriores** son importantes centros de relevo de los sistemas visual, auditivo y somatosensitivo, respectivamente. La organización del tálamo se presenta en el Apéndice V.

El **hipotálamo** se localiza justo debajo del tálamo anterior (*hipo* significa «debajo») —véase la Figura 3.24—. Representa un papel importante en el control de varias

conductas de motivación. Hasta cierto punto, ejerce sus efectos regulando la liberación de hormonas por parte de la **hipófisis**, que pende del hipotálamo en la superficie ventral del cerebro. El significado literal de *hipófisis* es «glándula mucosa». Se descubrió en estado gelatinoso tras la nariz de un cadáver sin embalsamar, y erróneamente se asumió que era la principal fuente del moco nasal.

Además de la hipófisis, en la cara inferior del hipotálamo pueden verse otras dos estructuras: el quiasma óptico y los cuerpos mamilares (véase la Figura 3.24). El **quiasma óptico** es el punto en el que convergen los *nervios ópticos*, procedentes de cada ojo. Su forma de X se debe a que algunos axones del nervio óptico **decusan** (cruzan

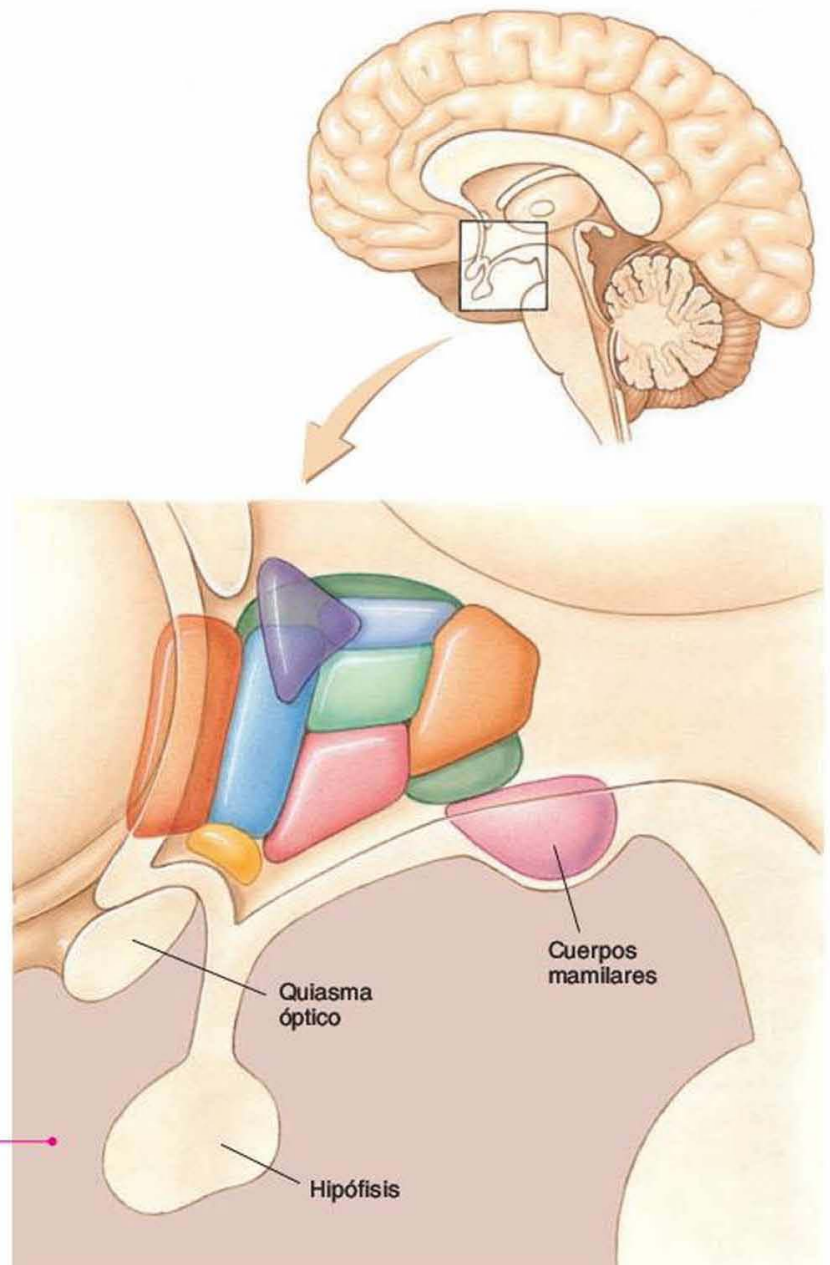


FIGURA 3.24 Hipotálamo humano (en color) con relación al quiasma óptico y a la hipófisis.

al lado opuesto del cerebro) a través del quiasma óptico. A las fibras que decusan se les llama **contralaterales** (pasan de un lado del cuerpo al otro) y a las que no decusan, homolaterales⁴ (permanecen en el mismo lado del cuerpo). Los **cuerpos mamilares**, que a menudo se consideran parte del hipotálamo, son un par de núcleos esféricos que se sitúan en la cara inferior del hipotálamo, justo detrás de la hipófisis. Los cuerpos mamilares y los otros núcleos del hipotálamo se ilustran en el Apéndice VI.

Telencéfalo

El **telencéfalo**, la mayor de las divisiones del encéfalo humano, media sus funciones más complejas. Inicia el movimiento voluntario, interpreta la información sensitiva y media procesos cognitivos complejos tales como aprender, hablar y solucionar problemas.

Corteza cerebral Los hemisferios cerebrales están cubiertos por una capa de tejido llamada **corteza cerebral**. En los seres humanos, la corteza cerebral está muy plegada (arrugada) —véase la Figura 3.25—. Estas **circunvoluciones** hacen que aumente la cantidad de corteza cerebral sin que aumente el volumen cerebral total. No todos los mamíferos tienen una corteza con circunvoluciones; la mayoría de ellos son **lisencéfalos** (con un encéfalo liso). Antes se pensaba que la cantidad y el tamaño de las circunvoluciones determinaban la capacidad intelectual de una especie; sin embargo, parece ser que estos atributos se relacionan más con el tamaño corporal. Todos los mamíferos grandes tienen una corteza cerebral muy plegada.

Las grandes hendiduras de una corteza plegada se denominan **cisuras**, y las pequeñas, **surcos**. Las prominencias entre las cisuras y los surcos se llaman **circunvoluciones**. En la Figura 3.25, resulta evidente que los hemisferios cerebrales están casi completamente separados por la mayor de las cisuras: la **cisura longitudinal**. Los hemisferios cerebrales están conectados directamente por unas pocas vías que atraviesan la cisura longitudinal. Estas vías que comunican los hemisferios reciben el nombre de **comisuras cerebrales**. La comisura cerebral más grande es el **cuerpo calloso**, que puede verse claramente en la Figura 3.25.

Como indica la Figura 3.26, las dos delimitaciones principales en la cara lateral de cada hemisferio son la **cisura central** y la **cisura lateral**. Estas cisuras dividen parcialmente cada hemisferio en cuatro lóbulos: el **lóbulo frontal**, el **lóbulo parietal**, el **lóbulo temporal** y el **lóbulo occipital**. Entre las circunvoluciones más grandes figuran la **circunvolución precentral**, que contiene la corteza motora; la **circunvolución poscentral**, que abarca la corteza somatosensitiva (sensibilidad corporal), y la **circunvolu-**

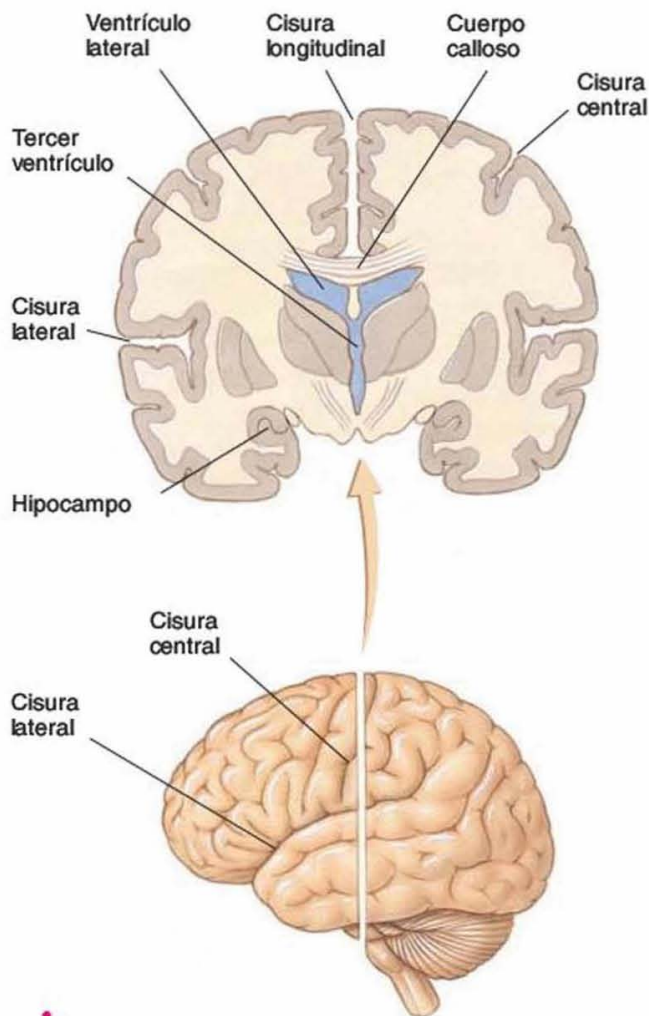


FIGURA 3.25 Principales cisuras de los hemisferios cerebrales en el ser humano.

ción superior temporal, que incluye la corteza auditiva. La función de la corteza occipital es enteramente visual.

Alrededor del noventa por ciento de la corteza cerebral humana es **neocorteza** (corteza nueva); es decir: corteza formada por seis capas, de evolución relativamente reciente (Northcutt y Kaas, 1995). Tradicionalmente, las capas de la neocorteza se numeran de I a VI, empezando por la superficie. En la Figura 3.27, página 76, se muestran dos secciones adyacentes de neocorteza. Una de ellas se ha teñido con sustancia de Nissl para poner de manifiesto la cantidad de cuerpos celulares y su forma; la otra se ha teñido con tinción de Golgi para que se pueda apreciar el contorno de un pequeño porcentaje de sus neuronas.

En las secciones que se presentan en la Figura 3.27 pueden verse tres importantes características de la anatomía neocortical. En primer lugar, resulta obvio que hay dos tipos básicamente diferentes de neuronas corticales: piramidales (con forma de pirámide) y estrelladas (con forma

⁴ Aunque con frecuencia se utilice el término ipsilateral (*N. del T.*).

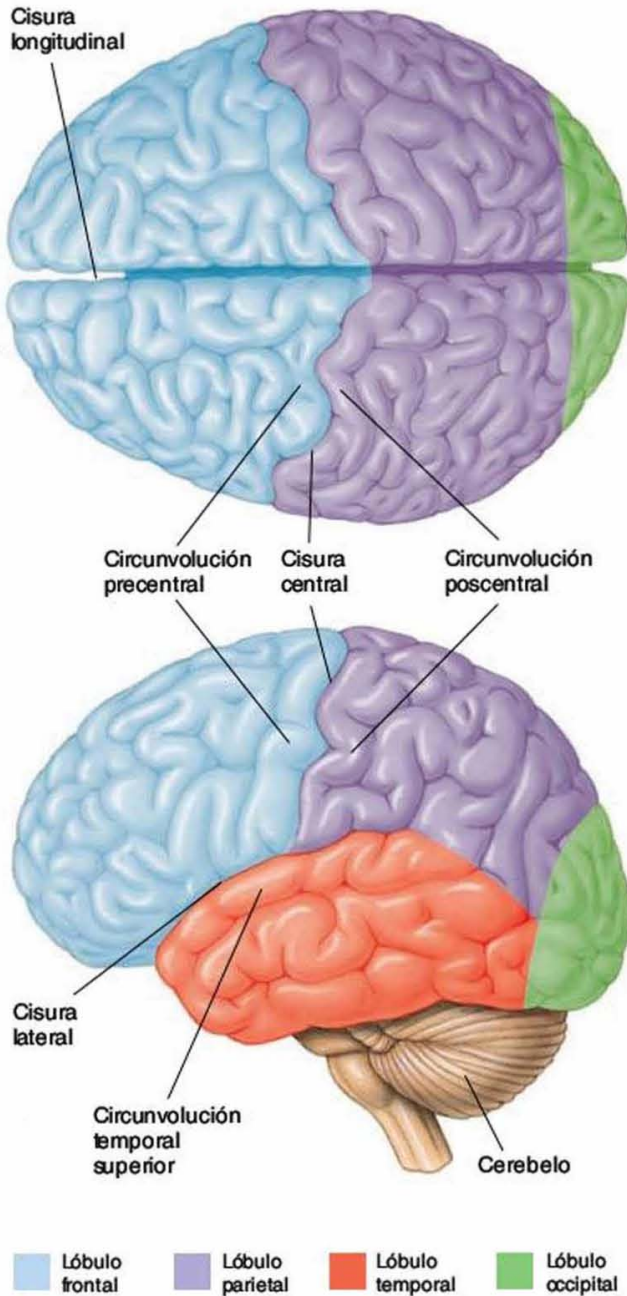


FIGURA 3.26 Lóbulos de los hemisferios cerebrales.

de estrella). Las **células piramidales** son grandes neuronas multipolares, con un cuerpo celular en forma de pirámide, una gruesa dendrita, llamada *dendrita apical*, que se extiende directamente desde el ápice de la pirámide a la superficie de la corteza, y un axón muy largo. En contraposición, las **células estrelladas** son pequeñas interneuronas (neuronas con axón corto o sin axón), en forma de estrella. En segundo lugar, resulta evidente que las seis capas de la neocorteza se diferencian en cuanto al tamaño y la densi-

dad de cuerpos celulares, así como en la proporción relativa de cuerpos celulares estrellados y piramidales que contienen. En tercer lugar, puede apreciarse que muchas dendritas y axones largos atraviesan la neocorteza en sentido vertical (esto es, en ángulo recto respecto a las capas corticales). Este flujo vertical de información es la base de la **organización columnar** de la neocorteza: las neuronas de una determinada columna vertical de la neocorteza suelen formar un minicircuito, el cual lleva a cabo una función particular (Laughlin y Sejnowski, 2003).

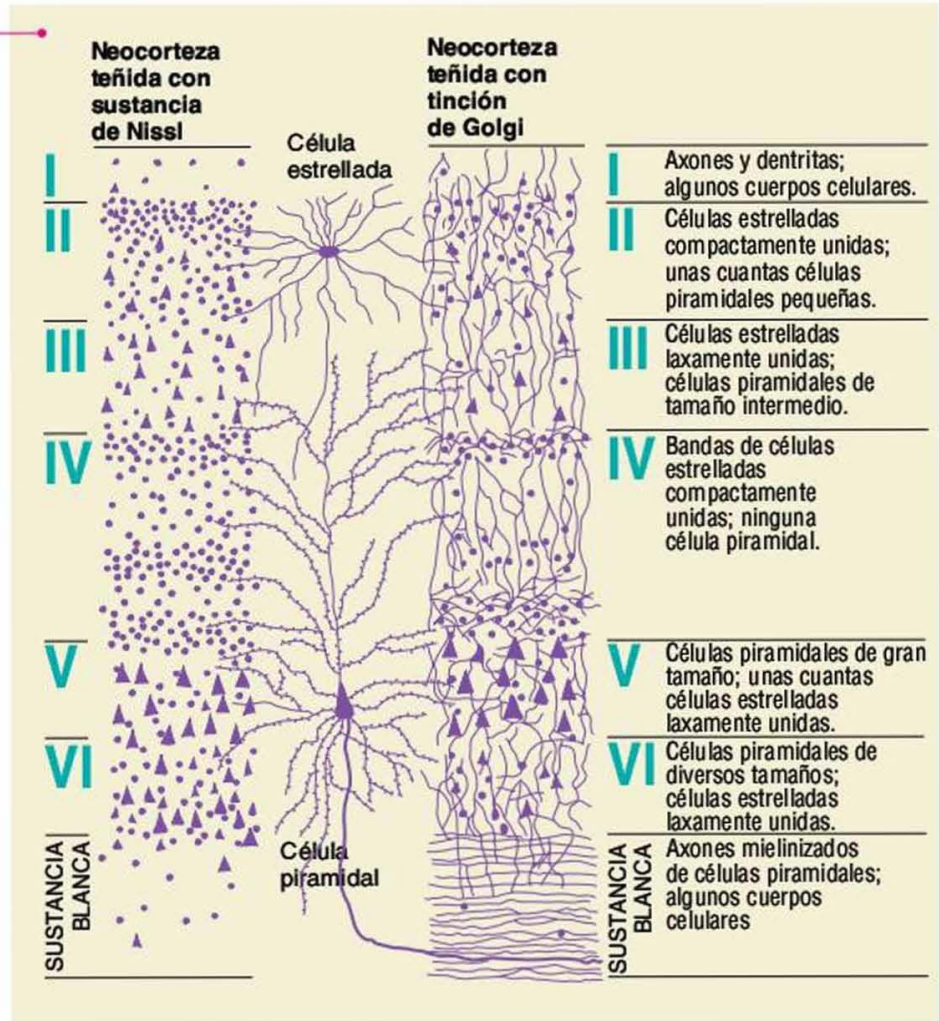
Una cuarta característica importante de la anatomía neocortical no puede verse en la Figura 3.27: aunque toda la neocorteza consta de seis capas, las capas varían de un área a otra (Brown y Bowman, 2002; Passingham, Stephan y Kotter, 2002). Por ejemplo, ya que las células estrelladas de la capa IV están especializadas en recibir señales sensitivas del tálamo, esta capa está muy desarrollada en las áreas de la corteza sensitiva. A la inversa, como las células piramidales de la capa V conducen señales desde la neocorteza al tronco del encéfalo y la médula espinal, la capa V tiene un grosor considerable en las áreas de la corteza motora.

El **hipocampo** es una zona primordial de la corteza que no es neocorteza —sólo tiene tres capas—. El hipocampo se encuentra en la línea media de la corteza cerebral, donde ésta se repliega sobre sí misma en el lóbulo temporal medial (véase la Figura 3.25). Este pliegue da lugar a una forma que, en corte transversal, recuerda en algo a un caballito de mar (*hipocampo* significa «caballito de mar»).

El sistema límbico y los ganglios basales Aunque gran parte de la región subcortical del telencéfalo está ocupada por axones que proyectan a y desde la neocorteza, existen varios grandes grupos nucleares subcorticales. A algunos de ellos se les considera parte, bien del *sistema límbico*, o bien del *sistema motor de los ganglios basales*. El término *sistema* puede inducir a error en este contexto; el nivel de certidumbre que implica no está garantizado. No está del todo claro qué hacen exactamente estos hipotéticos sistemas, qué estructuras han de incluirse en ellos exactamente, ni siquiera si es apropiado considerarlos un sistema unitario. Sin embargo, si no se toman en sentido literal, los conceptos de *sistema límbico* y de *sistema motor de los ganglios basales* proporcionan una forma útil de conceptualizar la organización de la región subcortical.

El **sistema límbico** es un circuito de estructuras de la línea media que rodean el tálamo (*límbico* significa «anillo»). Participa en la regulación de las conductas motivadas —que incluyen las cuatro F [en inglés] de la motivación: huir («*fleeing*»), comer («*feeding*»), luchar («*fighting*») y tener sexo («*sexual behavior*»). (Esta broma es tan vieja como la biopsicología, pero es buena.) Además de otras estructuras ya mencionadas aquí (p.ej., los cuer-

FIGURA 3.27 Las seis capas de la neocorteza cerebral (Modificado de Rakic, 1979).



pos mamilares y el hipocampo, las principales estructuras del sistema límbico incluyen a la amígdala, el trigono cerebral, la corteza cingulada y el *septum pellucidum*.

Comenzaremos a trazar el circuito límbico (véase la Figura 3.28) por la **amígdala** —un núcleo con forma de almendra localizado en el polo anterior del lóbulo temporal (*amígdala* significa «almendra») (véase Swanson y Petrovich, 1998)—. Posterior a la amígdala está el hipocampo, que atraviesa el lóbulo temporal medio bajo el tálamo. A continuación vienen la **corteza cingulada** y el **trigono cerebral**. La corteza cingulada es una amplia región de la neocorteza de la **circunvolución del cíngulo** (o del cuerpo calloso) en la cara medial de los hemisferios cerebrales, justo en el plano superior del cuerpo calloso. Rodea a la superficie dorsal del tálamo (*cingulado* significa «que rodea»). El trigono cerebral [o fórnix], el fascículo principal del sistema límbico, también rodea al tálamo dorsal. Parte del extremo dorsal del hipocampo y gira hacia arriba, describiendo un arco que recorre la cara superior del tercer ventrículo, y acaba en el *septum* y los cuerpos mamilares

(*fórnix* significa «arco»). El *septum* es un núcleo de la línea media, situado en el polo anterior de la corteza cingulada. Varios fascículos de fibras conectan el *septum* y los cuerpos mamilares con la amígdala y el hipocampo, completando así el anillo límbico.

Los **núcleos basales** se ilustran en la Figura 3.29. Como hemos hecho con el sistema límbico, empecemos a examinarlos por la amígdala, que se considera parte de ambos sistemas. Extendiéndose desde cada amígdala, primero en dirección posterior y luego en dirección anterior, se encuentra el gran núcleo **caudado** parecido a una cola (*caudado* significa «con forma de cola»). Cada núcleo caudado forma un círculo casi completo; en el centro, conectado a él por una serie de puentes de fibras, está el **putamen**. En conjunto, el caudado y el putamen, ambos con aspecto estriado o rayado, se conocen como el neostriado («estructura estriada»). La otra estructura de los núcleos basales es la pálida estructura circular conocida como **globo pálido**. El globo pálido se sitúa en un plano medial respecto al putamen, entre el putamen y el tálamo.

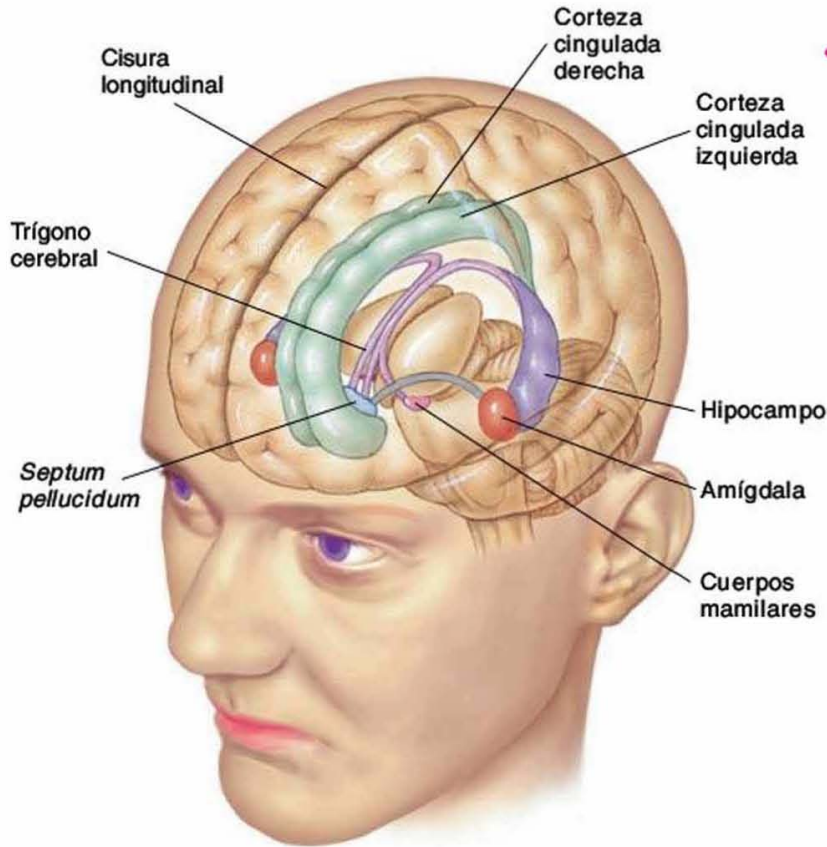


FIGURA 3.28 Principales estructuras del sistema límbico: amígdala, hipocampo, corteza del cíngulo, trígono cerebral, *septum pellucidum* y cuerpos mamilares.

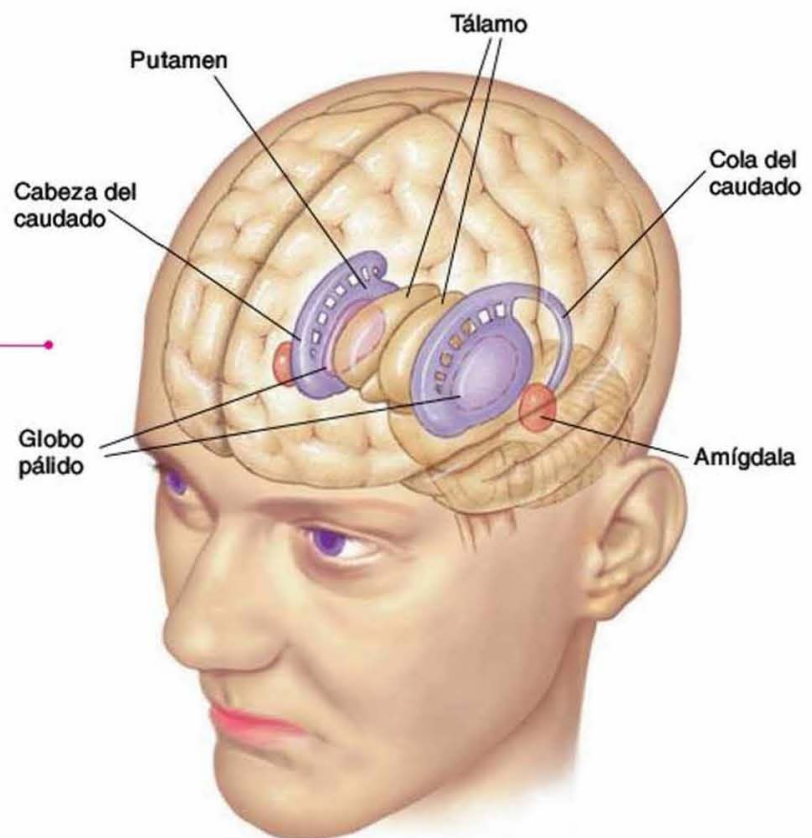


FIGURA 3.29 Núcleos basales: amígdala, neostriado (caudado y putamen) y globo pálido. Obsérvese que, en esta vista, el globo pálido derecho está en gran parte oculto detrás del tálamo derecho, y que el globo pálido izquierdo lo está tras el putamen izquierdo. Hablando del globo pálido, recientemente un colega y amigo, Michael Peters, de la Guelph University, me ha hecho la observación de que, aunque el globo pálido suele considerarse una estructura telencefálica, en realidad deriva de tejido diencefálico que se desplaza a su localización telencefálica durante el desarrollo prenatal.



EXPLORE SU CEREBRO

Si el lector no ha estudiado antes la anatomía macroscópica del encéfalo, su cerebro probablemente esté abrumado por la sobrecarga de nuevos términos. A fin de comprobar si está preparado para seguir adelante, examine su cerebro completando las siguientes casillas correspondientes a una vista sagital media de un encéfalo humano real. (Será todo un reto pasar de esquemas en color a una fotografía.)

Las respuestas correctas se dan en la parte inferior de la página. Antes de continuar, revise el material relacionado con sus errores y omisiones. Fíjese en que la Figura 3.30 incluye todos los términos de anatomía cerebral que han aparecido en negrita en este apartado y, por lo tanto, es un medio excelente para hacer una revisión.



1. Lóbulo _____.
2. Circunvolución _____.
3. _____.
4. _____.
5. _____.
6. _____.
7. Tubérculo cuadrigémino _____.
8. Cuerpo _____.
9. _____.
10. _____ ventrículo.
11. _____.
12. _____.
13. _____.
14. _____.

Los núcleos basales desempeñan un papel fundamental en la ejecución de las respuestas motoras voluntarias. Especialmente interesante es una vía que proyecta al neocórtex desde la sustancia negra del mesencéfalo. La **enfermedad de Parkinson**, un trastorno caracterizado por rigidez, temblores y escasez de movimientos voluntarios, se asocia con degeneración de esta vía.

Implicaciones clínicas

En la Figura 3.30 se resumen las principales divisiones y estructuras del encéfalo —aquellas cuyas palabras clave han aparecido en negrita en este apartado—.

La Figura 3.31, página 80, concluye este capítulo por razones que demasiado a menudo se pierden en la baraja de términos y tecnología neuroanatómicos. La he incluido

aquí para ilustrar la belleza del cerebro y el ingenio de los que estudian su estructura. Confío en que el lector se sienta inspirado por ella. Me pregunto qué pensamientos con- tuvieron alguna vez sus circuitos.

Respuestas a *Explore su cerebro*: (1) parietal, (2) del cíngulo, (3) Trígono cerebral, (4) Cuerpo calloso, (5) Tálamo, (6) hipotálamo, (7) superior, (8) mamilar, (9) Tegmentum, (10) Cuarto, (11) Cerebelo, (12) Protuberancia, (13) Bulbo raquídeo o mielencéfalo, (14) Médula espinal

Telencéfalo	Corteza cerebral	Neocorteza Hipocampo
	Principales cisuras	Cisura central Cisura lateral Cisura longitudinal
	Principales circunvoluciones	Circunvolución precentral Circunvolución poscentral Circunvolución temporal superior Circunvolución cingulada
	Cuatro lóbulos	Lóbulo frontal Lóbulo temporal Lóbulo parietal Lóbulo occipital
	Sistema límbico	Amígdala Hipocampo Trígono cerebral Corteza cingulada <i>Septum pellucidum</i> Cuerpos mamilares
	Ganglios basales	Amígdala Caudado } neostriado Putamen } Globo pálido
	Comisuras cerebrales	Cuerpo caloso
Diencefalo	Tálamo	Masa intermedia Núcleo geniculado lateral Núcleos geniculado medial Núcleos ventrales posteriores
	Hipotálamo	Cuerpos mamilares
	Quiasma óptico	
	Hipófisis	
Mesencefalo	Téctum	Tubérculos cuadrigéminos superiores Tubérculos cuadrigéminos inferiores
	Tegmentum	Formación reticular Acueducto cerebral Sustancia gris periacueductal Sustancia negra Núcleo rojo
Metencefalo	Formación reticular Protuberancia Cerebelo	
Mielencefalo o bulbo raquídeo	Formación reticular	

FIGURA 3.30 Resumen de las principales estructuras del encéfalo. Este esquema contiene todas las palabras clave de anatomía cerebral que aparecen en negrita en el Apartado 3.6.



FIGURA 3.31 El ingenio de la tinción neuroanatómica. Esta sección se tiñó con una tinción de Golgi y una tinción de Nissl. En las neuronas piramidales teñidas con la tinción de Golgi, pueden verse claramente los somas neuronales piramidales, las largas dendritas apicales y las numerosas espinas dendríticas. Cada célula piramidal tiene un largo y estrecho axón, que se proyecta desde de la parte inferior de la preparación. (Cortesía de Miles Herkenham, *Unit of Funcional Neuroanatomy, National Institute of Mental Health, Bethesda, MD.*)

Revisión de los temas

Este capítulo ha contribuido relativamente poco al desarrollo de los temas de este libro; dicho desarrollo se ha retrasado temporalmente mientras se le presentaban al lector

Implicaciones clínicas

las áreas y estructuras clave del encéfalo humano. El conocimiento de los fundamentos de neuroanatomía le servirá de base para estudiar las funciones cerebrales en capítulos posteriores. Sin embargo, el tema de las implicaciones clínicas ha surgido tres veces: la importancia de los

pares craneales en el diagnóstico neurológico, el papel del bloqueo del acueducto cerebral en la hidrocefalia y la implicación del daño de la vía que va desde la sustancia negra al neostriado en la enfermedad de Parkinson.

EN EL CD



Para lecturas relacionadas con el Capítulo 3, véase la copia impresa.

Cuestiones para reflexionar

1. ¿Cuál de las siguientes posiciones extremas piensa el lector que está más cerca de la verdad?: (a) El objetivo primordial de toda investigación psicológica ha de ser relacionar los fenómenos psicológicos con la anatomía de los circuitos neurales. (b) Los psicólogos deben dejar el estudio de la neuroanatomía a los neuroanatomistas.
2. Quizá el error más conocido en la historia de la biopsicología fue el que cometieron Olds y Milner (véase el Capítulo 15). Se equivocaron al implantar un electrodo en el cerebro de una rata, y la punta del electrodo de estimulación fue a parar a una estructura desconocida. Cuando posteriormente examinaron los efectos de la estimulación eléctrica de esta estructura desconocida, hi-

cieron un fantástico descubrimiento. Parecía que la rata encontraba la estimulación cerebral extremadamente placentera. De hecho, la rata podía presionar una palanca durante horas con una frecuencia extremadamente alta si cada vez que la presionaba se producía una breve estimulación de su cerebro a través del electrodo. ¿Si el lector hubiera tropezado por casualidad con este fenómeno de autoestimulación intracraneal, qué procedimientos neuroanatómicos hubiera utilizado para identificar el lugar de estimulación y los circuitos neurales implicados en sus efectos placenteros?

EN EL CD



¿Estudiando para un examen? Intente hacer los ejercicios de práctica del Capítulo 3.

Palabras clave

Anterior, 66
 Astas dorsales, 68
 Astas ventrales, 68
 Astrocitos, 69
 Barrera hematoencefálica, 59
 Células de Schwann, 62
 Células estrelladas, 75
 Células piramidales, 75
 Conducto central del epéndimo, 57
 Contralaterales, 74
 Decusación, 73
 Dorsal, 66
 Duramadre, 57
 Espacio subaracnoideo, 57
 Fascículos [o Haces], 62
 Ganglios, 62
 Inferior, 67

Interneuronas, 62
 Lateral, 66
 Líquido cefalorraquídeo, 57
 Medial, 66
 Membrana aracnoides, 57
 Meninges, 57
 Microglíocito, 64
 Microscopía electrónica, 66
 Nervios, 62
 Nervios aferentes, 56
 Nervios eferentes, 56
 Nervios parasimpáticos, 57
 Nervios simpáticos, 57
 Neuroglíocitos, 62
 Neurona bipolar, 62
 Neurona multipolar, 62
 Neurona unipolar, 62

Núcleos, 62
 Oligodendrocitos, 62
 Organización columnar, 75
 Pares craneales, 57
 Piamadre, 57
 Plexo coroideo, 59
 Posterior, 66
 Secciones frontales, 67
 Secciones horizontales, 67
 Secciones sagitales, 67
 Sección transversal, 67
 Sistema nervioso central (SNC), 56
 Sistema nervioso neurovegetativo [o Autónomo] (SNA), 57
 Sistema nervioso periférico (SNP), 56

Sistema nervioso somático (SNS), 56
 Superior, 67
 Tinción de Golgi, 65
 Tinción de Nissl, 65
 Tronco del encéfalo, 69
 Ventral, 66
 Ventriculos cerebrales, 57

EN EL CD



¿Necesita ayuda para estudiar las palabras clave de este capítulo? Revise las fichas informáticas breves del Capítulo 3.