



214
24j

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"RELACIONES FUNCIONALES ENTRE HEMISFERIOS
CEREBELOSOS Y CORTEZA CEREBRAL. EFECTOS
DE LA DEPRESION FUNCIONAL TRANSITORIA EN
NUCLEOS TALAMICOS"**

T E S I S

Que para obtener el Título de:

BIOLOGO

P r e s e n t a :

ENRIQUE VELAZQUEZ ENCALADA

Director de Tesis:

M. en C. ALFONSO SALGADO BENITEZ

MEXICO, D. F.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1991.



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

INDICE

RESUMEN	6
1.- INTRODUCCION	8
2.- CARACTERISTICAS GENERALES DEL CIRCUITO CORTEZA CEREBRAL-CEREBELO-CORTEZA CEREBRAL	11
A) RELACIONES FUNCIONALES EN LA VIA CORTICO- CEREBELOSO	11
B) VIAS CEREBRO-CEREBELOSAS	12
a) NUCLEOS PONTINOS	
b) OLIVA INFERIOR	
c) NUCLEO RETICULAR LATERAL	
d) OTROS NUCLEOS DE RELEVO	
C) VIAS CEREBELO-TALAMICAS	14
D) VIAS TALAMICO-CEREBRALES	16
a) SISTEMAS SOMATOSENSORIALES TALAMICOS	
b) SISTEMA MOTOR	
3.- CARACTERISTICAS ANATOMOFUNCIONALES DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL	18
A) SISTEMA TRIGEMINAL	19
B) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN EL SISTEMA TRIGEMINAL	21

C) NUCLEO SOMATOSENSORIAL TALAMICO: COMPLEJO VENTROPOSTERIOR (CVP)	23
D) CORTEZA SOMATOSENSORIAL	26
a) PRIMERA AREA SOMATICA SENSORIAL S-I	
b) SEGUNDA AREA SOMATICA SENSORIAL S-II	
E) DESCRIPCION DE LAS LAMINAS CORTICALES EN LA RATA	27
a) ORGANIZACION LAMINAR	
b) AFERENCIAS	
c) EFERENCIAS	
F) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL	30
4.- CARACTERISTICAS ANATOMOFUNCIONALES DEL SISTEMA CEREBELO-CORTEZA CEREBRAL	32
A) DESCRIPCION ANATOMICA DEL CEREBELO: ANATOMIA MACROSCOPICA	32
a) DIVISION LOBULAR	
b) DIVISION POR LOBULILLOS	
c) DESCRIPCION DE LAS CAPAS CORTICALES CEREBELOSAS EN LA RATA	
d) ORGANIZACION LONGITUDINAL	
B) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN LA CORTEZA CEREBELOSA	37

C) FUNCION DE LA CORTEZA CEREBELOSA	40
D) ORGANIZACION SOMATOTOPICA DE LOS NUCLEOS CEREBELOSOS	40
E) DESCRIPCION DEL NUCLEO VENTROLATERAL (VL) DEL TALAMO	41
F) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN EL NUCLEO VL.	42
5.- INTERPRETACIONES FUNCIONALES DE LA RELACION CORTICO-CEREBELOSA EN BASE A EXPERIMENTOS DE ESTIMULACION ELECTRICA Y DE LESION	44
A) FUNCIONES MOTORAS	44
B) FUNCIONES NO MOTORAS DEL CEREBELO	47
a) ACCIONES SOBRE SISTEMAS SENSORIALES	
b) ACCIONES NO MOTORAS	
6.- DESCRIPCION DEL POTENCIAL SOMATOSENSORIAL (PSS) EN CORTEZA CEREBRAL	50
7.- DESCRIPCION DEL POTENCIAL CEREBELOSO (PC) EN CORTEZA CEREBRAL	51
8.- MODIFICACION DEL PSS POR ESTIMULACION CEREBELOSA ..	51
9.- PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	53
10.- OBJETIVO	56
11.- HIPOTESIS	56

12.- METODO	57
A) PREPARACION GENERAL	57
B) CIRUJIA	58
C) TECNICA DE MICROMAPEO DE PROFUNDIDAD ...	58
D) TECNICAS DE ESTIMULACION ELECTRICA	60
a) ESTIMULACION PERIFERICA	
b) MICROESTIMULACION CEREBELOSA	
E) TECNICA DE DEPRESION FUNCIONAL TRANSITORIA ...	61
F) TECNICA HISTOLOGICA	63
G) ANALISIS	63
13.- RESULTADOS	65
A) APLICACION DE KCL 1 M EN EL NUCLEO VL TALAMICO ..	66
a) ANALISIS ESTADISTICO	
B) APLICACION DE KCL 1 M EN EL CVP TALAMICO ..	73
a) ANALISIS ESTADISTICO	
C) APLICACION DE KCL 1 M ENTRE EL VL Y CVP ...	79
D) APLICACION DE KCL 1 M EN OTROS NUCLEOS TALAMICOS ..	79
14.- DISCUSION	80
15.- CONCLUSION	87
16.- REFERENCIAS	88

RESUMEN

Se ha descrito que la relación entre los hemisferios cerebelosos y la corteza cerebral es difusa. Sin embargo utilizando técnicas de microestimulación de profundidad Salgado y col., 1987 han mostrado que la relación entre estos dos sistemas pudiera ser de tipo puntiforme, es decir que una área restringida de proyección somatosensorial específica hacia los hemisferios cerebelosos pudiera ejercer una acción restringida hacia una zona de proyección somatosensorial homóloga en la corteza sensoriomotora. Utilizando técnicas de microestimulación en corteza cerebelosa Salgado y col., 1987 han descrito la inducción de un " potencial cerebeloso " (PC) cuya amplitud es máxima en la zona de proyección táctil homóloga de la corteza somatosensorial. Este PC pudiera ser provocado por una activación antidrómica de colaterales de la vía sensorial primaria, pero también pudiera representar un proceso de desfacilitación momentánea y restringida a lo largo de la vía cerebelo - corteza cerebral. Con el fin de dilucidar la vía de "propagación" del PC, se diseñó el presente trabajo. En primer lugar se consideró que este PC tiene como vía de " propagación " el núcleo ventrolateral (VL) del tálamo de tal forma que si se provocara una depresión transitoria (DT) en este núcleo por aplicación de KCL se provocaría una depresión concomitante del PC. Simultáneamente si provocamos potenciales somatosensoriales (PSS) por estimulación eléctrica

periférica y localizada, este PSS no se vería afectado por la depresión del núcleo VL. Estas maniobras a su vez se complementaron provocando una DT selectiva del complejo ventroposterior (CVP) talámico que representa la vía somatosensorial primaria hacia corteza cerebral, esperándose en este caso que el PSS se deprimiría y no así el PC. Se encontró efectivamente que la DT del núcleo VL deprime significativamente al PC y no al PSS, en cambio la DT del CVP deprimió significativamente al PSS y no al PC. De los resultados anteriores se puede inferir que el PC se "propaga" a través del núcleo VL del tálamo y no representa una activación antidrómica de la vía sensorial primaria. Por último como este PC está localizado topográficamente los resultados apoyan indirectamente el carácter no difuso en la relación hemisferios cerebelosos - corteza cerebral.

1.- INTRODUCCION

Al sistema cerebeloso se le ha atribuido un papel importante en los procesos de control motor. Esta idea general ha sido propuesta por los resultados más evidentes que se han obtenido cuando se lesiona el cerebelo, se estimula eléctricamente o inclusive desde el punto de vista de correlatos clínicos en el hombre. Sin embargo existen trabajos clásicos (Snider y Stowell, 1942; Dow 1942) que indican que el sistema cerebeloso participa en el control de la actividad cortical sensorial. Más recientemente Sasaki (1974) estimulando eléctricamente núcleos cerebelosos indican que este sistema podría tener acciones sobre la corteza de asociación. Asimismo otros autores como Watson (1978) han indicado inclusive la participación del cerebelo en procesos complejos no motores.

Estos mecanismos de acción no motora cerebelosa implican que este sistema tenga acciones funcionales directas sobre diversas áreas de corteza cerebral. Sin embargo muchas características funcionales entre el sistema cerebeloso y corteza cerebral hasta la actualidad son confusas ya que algunos autores por ejemplo Rispal-Padel, 1974; Allen y Tsukahara, 1974, mencionan que las acciones de los hemisferios cerebelosos hacia la corteza cerebral son de tipo difuso. Este concepto ha surgido principalmente por el uso de técnicas de estimulación eléctrica en núcleos profundos cerebelosos que provoca una activación de diversos sistemas eferentes hacia corteza cerebral. Por otro lado Asanuma y col., 1983 utilizando técnicas de marcaje con aminoácidos y peroxidasa del rábano,

recientemente han descrito que la relación núcleos profundos y corteza sensoriomotora tiene un arreglo somatotópico muy definido, sin embargo las relaciones funcionales desde corteza de hemisferios cerebelosos hasta corteza sensoriomotora como ya se mencionó, ha dado resultados confusos. Utilizando técnicas de estimulación eléctrica superficial se ha encontrado que sus acciones son de tipo difuso (Snider y Stowell, 1942 y Dow, 1942) y por otro lado utilizando técnicas histológicas y haciendo promedios de proyecciones se ha interpretado que esta corteza cerebelosa proyecta de una manera difusa hacia núcleos cerebelosos (Chan-Palay, 1982). Este concepto de relación difusa de este sistema, corteza cerebelosa - núcleos profundos, actualmente se podría entender desde otro enfoque en la cual se describe una gran variación individual en los arreglos topográficos somatosensoriales hacia corteza de hemisferios cerebelosos (Bower y col., 1981). Bower y col., utilizando técnicas de micromapeo de profundidad en diferentes lóbulos cerebelosos han descrito que la estimulación táctil de una región restringida corporal provoca respuestas de actividad multiunitaria en microzonas restringidas de hemisferios cerebelosos; estas microzonas tienen en su vecindad campos de proyección somatosensorial de zonas somatosensoriales no contiguas somáticamente. Este arreglo tiene la característica de ser múltiple, fraccionado con magnitudes variables en la extensión y morfología de las proyecciones y además como característica más importante varía de individuo a individuo. Para entender la relación entre la corteza de los hemisferios cerebelosos con la corteza cerebral, se deben

de tomar en cuenta estas características del arreglo de las vías de aferencia. El no considerarlas, podría dar lugar a la interpretación de inespecificidad topográfica en la relación entre cerebelo y corteza cerebral; por ejemplo, la estimulación eléctrica superficial en cerebelo sin considerar el tipo de aferencias que llegan a esa región podría provocar cambios de actividad en diferentes regiones de la corteza cerebral, tal como sucedió aparentemente en diversos trabajos clásicos (Allen y Tsukahara, 1974).

Recientemente Salgado y col., 1987 utilizando las técnicas de micromapeo de profundidad en el lóbulo paramediano (LPM) de la corteza cerebelosa de la rata y estimulando microzonas de proyección específica, han observado que se provocan cambios de actividad en microzonas de corteza sensoriomotora de proyección táctil homóloga. Estos cambios registrados en corteza cerebral, pueden ser detectados como potenciales de campo restringidos a zonas específicas. A este potencial se le ha denominado potencial cerebeloso (PC) el cual puede ser una herramienta útil como índice de acción corteza cerebelosa - corteza cerebral.

2.- CARACTERISTICAS GENERALES DEL CIRCUITO CORTEZA CEREBRAL- CEREBELO-CORTEZA CEREBRAL

A) RELACIONES FUNCIONALES EN LA VIA CORTICO-CEREBELOSA

Durante las pasadas tres décadas se han tenido grandes progresos en el conocimiento del funcionamiento de las áreas corticales cerebrales y cerebelosas. Se han encontrado notables diferencias entre estas dos áreas corticales. Una de estas diferencias es que las neuronas piramidales en el cerebro tienen una función excitatoria mientras que las células de Purkinje del cerebelo tienen una función inhibitoria (Allen y Tsukahara, 1974).

Con el estudio de potenciales evocados se han podido establecer algunas características funcionales entre la corteza cerebral y la corteza cerebelosa. La estimulación eléctrica en la corteza cerebral en el gato produce dos tipos de potenciales de campo registrados en el cerebelo, uno de corta latencia (3-6 ms) mediado por las fibras musgosas y el otro con una latencia larga (12 a 25 ms) mediado por las fibras trepadoras (Jansen, 1957; Jansen y Fangel, 1961). Mientras que la estimulación de los núcleos cerebelosos, produce un potencial de campo en la superficie cerebral con una latencia de 1.5 a 2.0 ms (Massion y Rispal-Padel, 1972).

La aplicación de estímulos localizados en la corteza cerebral o cerebelo, registrados en cerebelo o en la corteza cerebral respectivamente ha dado como resultado la elaboración de mapas de proyecciones corticales.

Se ha establecido que las vías cerebrales se dirigen principalmente hacia regiones intermedias y laterales del

cerebelo contralateral; además estas regiones cerebelosas mandan información respectivamente hacia la corteza motora contralateral (Angaut, 1973; Everts y Thach, 1969; Sasaki y col., 1972-73).

La región lateral del cerebelo recibe aferencias de varias áreas de la corteza cerebral, incluyendo algunas áreas de asociación (Allen y Ohno, 1973; Dow, 1942; Jansen, 1957). La región intermedia recibe aferencias de la corteza sensoriomotora (Allen et al., 1974; Dow, 1942; Jansen, 1957). Bower y col., (1981), describieron que al estimular corteza sensoriomotora en la rata se podían registrar potenciales de campo especialmente en hemisferios cerebelosos (Crus I, Crus II y Lóbulo paramediano) con una distribución somatotópica fraccionada (vease más adelante). Otra característica de este circuito, es que todas las sinápsis intermedias son excitatorias.

B) VIAS CEREBRO-CEREBELOSAS

Evidencias electrofisiológicas han corroborado que las comunicaciones cerebro-cerebelosas están mediadas por el tracto piramidal. Estas relaciones se establecen a través de los núcleos pontinos, de la oliva inferior, del núcleo reticular lateral y otros núcleos de relevo.

a) NUCLEOS PONTINOS

Los núcleos pontinos pueden dividirse en dos componentes: el puente gris y el núcleo pontino reticular tegmental. El haz cerebro-ponto-cerebeloso se origina en las regiones motoras y premotoras del lóbulo frontal, pero también de las áreas corticales senso-

riales. Este haz termina en la corteza neocerebelosa contralateral principalmente; es decir, en los lóbulos ansiforme y paramediano, en el declive y el tuber. Esta vía tiene un papel fundamental en la iniciación de los movimientos voluntarios y modulando la ejecución de los movimientos (Allen y Tsukahara, 1974).

b) OLIVA INFERIOR

Las neuronas de la oliva inferior reciben excitación de la corteza cerebral ipsilateral (Crill, 1970; Crill y Kennedy, 1967). Las fibras olivo-cerebelosas transmiten impulsos de las aferencias cutáneas, articulares y musculares. La oliva es un lugar de convergencia y de integración de los influjos centrales. El complejo olivar inferior se compone de un núcleo principal, un núcleo accesorio dorsal y un núcleo accesorio medial.

Las proyecciones olivocerebelosas en particular las que se dirigen hacia la corteza cerebelosa, están dispuestas en un arreglo longitudinal en bandas.

c) NUCLEO RETICULAR LATERAL

Este núcleo está dividido en 3 porciones: la parvocelular, la magnocelular y la subtrigeminal. Brodal y col., (1967), indicaron que la porción magnocelular de este núcleo recibe fibras de la corteza cerebral contralateral, especialmente de las regiones sensoriomotoras.

Estas fibras se originan en el bulbo y en la protuberancia, y se comunican principalmente con el vermis y el lóbulo anterior.

Este sistema es una vía de transmisión alterna de información

somática a varios lugares de la corteza cerebelosa.

d) OTROS NUCLEOS DE RELEVO

Otros núcleos que reciben información aferente cortical y que se proyectan hacia el cerebelo, contribuyendo a la conformación de la vía cerebro - cerebelo, son los núcleos paramediano reticular, el perihipoglosal y el núcleo cuneato externo (Cooke y col., 1971; Sousa-Pinto, 1970).

El paramediano reticular y el perihipoglosal se proyectan hacia el vermis y a la pars intermedia de el lóbulo anterior (Brodal y Torvik, 1954). Cooke y col., (1971), indicaron que algunas neuronas de los componentes exteroceptivos del tracto cuneo-cerebeloso son excitadas por la corteza sensoriomotora.

C) VIAS CEREBELO-TALAMICAS

Los tres núcleos cerebelosos tienen comunicación con la corteza cerebral, los axones del núcleo interpósito y dentado se dirigen principalmente en forma contralateral al tálamo, pero presentan algunas proyecciones colaterales hacia el núcleo rojo (Angaut, 1973; Larseil y Jansen, 1972).

Las proyecciones del núcleo interposito anterior y posterior terminan en la región magnocelular caudal del núcleo rojo. Los axones del dentado terminan en la porción anterior parvocelular del núcleo rojo (Edwards, 1972; Miller y Strominger, 1973).

King y col., (1973), indicaron que la mayoría de las terminales interposito-rubrales son colaterales de las fibras interposito-talámicas. El núcleo fastigii también manda proyecciones que van

en las porciones dorsolaterales del VM, en regiones ventro-mediales del complejo VA-VL especialmente en porciones laterales y mediales del VL y en porciones menos marcadas en regiones centrales del CL. Las fibras del núcleo dentado terminan en las regiones mediales y dorsales del VL y ligeramente en el VM, CM, MD y CL. Las fibras del interpósito terminan en la región central del complejo VA-VL y escasamente en el CM (Sugimoto y col., 1981).

En el mono, también se han hecho estudios para evidenciar las proyecciones cerebelo-talámicas. Al igual que las descripciones anteriores, las proyecciones son principalmente contralaterales. Las proyecciones del núcleo dentado, se dirigen hacia el VL talámico en sus porciones dorsal-ventral y medio-lateral. Las proyecciones interpósito-talámicas están organizadas de una manera similar que el de las proyecciones dentado-talámicas. La parte anterior del núcleo interpósito se proyecta hacia las regiones laterales y ventrales del VL y VPL mientras que la parte posterior del núcleo interpósito se proyecta a regiones mediales del VL. Las proyecciones fastigio-talámicas son bilaterales, un mayor número de fibras se encuentra distribuidas en el núcleo ventroposterolateral (VPL) talámico y escasamente en la porción caudal del VL (Asanuma y col., 1983).

D) VIAS TALAMICO-CEREBRALES

a) SISTEMAS SOMATOSENSORIALES TALAMICOS . Núcleo ventroposteromedial: su principal eferencia esta destinada a la corteza sensitiva primaria (área 1, 2 y 3); Núcleo ventroposterolateral,

sus eferencias estan dirigidas hacia la corteza sensoriomotora areas 3, 1 y 2.

b) SISTEMA MOTOR. Núcleo ventroanterior: cuyas eferencias estan dirigidas al área motora frontal; Núcleo ventrolateral, cuyas eferencias se dirigen a la corteza motora y premotora area 4 y 6. Este núcleo en maníferos pequeños como en la rata, las proyecciones del VL también se dirigen hacia la corteza sensoriomotora.

3.- CARACTERISTICAS ANATOMOFUNCIONALES DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL

Este sistema recibe información sensorial a partir de los receptores somatosensoriales que están en la piel, músculo, y tendones. Esta información es transmitida hacia la corteza cerebral (área somatosensorial SI y SII). Pero para llegar a la corteza cerebral la información tiene que pasar por varias zonas intermedias como son: la médula espinal, el tallo cerebral y el tálamo, para así llegar a la corteza cerebral.

En este capítulo se describirá este sistema, empezando desde los receptores periféricos hasta la llegada de la información a niveles corticales. Se describirá la vía sensorial del sistema trigeminal ya que en estos experimentos, la estimulación periférica se hacía en regiones del labio inferior (L.i). Este sistema comprende varias submodalidades sensoriales: sensaciones táctiles, sensaciones propioceptivas, sensaciones térmicas y sensaciones al dolor.

Los receptores cutáneos presentan numerosas variaciones en cuanto a sus características morfológicas y funcionales, y se han clasificado de la siguiente manera: terminaciones nerviosas libres, receptores encapsulados entre los que destacan los corpúsculos de Paccini, Meisser, Krausse, Ruffini, etc.

Los núcleos del tallo cerebral forman parte de las vías ascendentes hacia la corteza somatosensorial. Estos son principalmente los núcleos sensoriales del trigémino. Estos núcleos no solo se proyectan hacia la corteza somatosensorial sino también hacia el

cerebelo. Estas proyecciones son independientes, o sea, que la información que arriba al cerebelo y a la corteza cerebral, lo hacen por vías diferentes (Mantle y Tracey, 1967).

A) SISTEMA TRIGEMINAL

La inervación sensorial de la cara y gran parte de la cabeza es transportada por el nervio trigémino o el V par craneal.

Las fibras aferentes de este nervio inervan los exteroceptores periféricos y poseen las siguientes terminaciones centrales: las fibras aferentes penetran en el tronco encefálico a nivel protuberancial y allí se dividen en ascendentes y descendentes. La rama ascendente termina en el núcleo sensitivo principal del V par y las descendentes atraviesan el haz espinal del nervio trigémino, para terminar a diferentes niveles del núcleo espinal del V par. El núcleo espinal se halla subdividido en un núcleo oral localizado cefálicamente, un núcleo interpolar intermedio y uno caudal. Ver fig. 1.

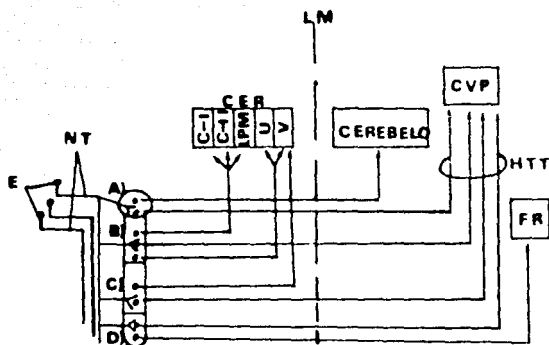


Figura 1. Aferencias sensoriales exteroceptivas y principales eferencias del sistema trigeminal. (Modificado de Falls y col., 1985). Las aferencias del nervio trigémino tienen acceso a los siguientes núcleos trigeminales: núcleo sensitivo principal (A), núcleo oral (B), núcleo interpolar (C) y núcleo caudal (D). Los cuatro núcleos se proyectan al complejo ventroposterior (CVP) talámico contralateral, por vía del haz trigémino-talámico (HTT). El núcleo principal (A) tiene proyecciones bilaterales hacia el cerebelo (CER). El núcleo oral (B) manda proyecciones hacia el cerebelo principalmente al lóbulo paramediano (LPM), crus I (C-I), crus II (C-II), úvula (U) y vermis (V), estas proyecciones son exclusivamente ipsilaterales, línea media (LM). Mientras que el núcleo interpolar (C) manda proyecciones hacia el vermis cerebeloso ipsilateral. Por último el núcleo caudal (D) no tiene proyecciones hacia el cerebelo, las proyecciones de este núcleo se dirigen hacia la formación reticular (FR).

Falls y col., (1985), describieron que el núcleo trigeminal oral en la rata presenta proyecciones directas hacia la corteza cerebelosa. Observaron una mayor densidad de fibras marcadas en la porción dorsomedial del núcleo oral. Este núcleo provee aferencias a crus I y crus II, al lóbulo paramediano de los hemisferios cerebelosos y al vermis especialmente a la úvula, estas proyecciones son principalmente ipsilaterales; éstas proyecciones se encuentran representadas en la figura 1. Las proyecciones trigémino-cerebelosas juegan un papel importante en el transporte de la información táctil orofacial al cerebelo, para su procesamiento sensoriomotor. Se han descrito fibras propioceptivas que se originan en el núcleo mesencefálico y terminan en los núcleos dentado e interpósito. Otras modalidades sensoriales, especialmente táctiles, presentan fibras que emergen del núcleo trigémino y terminan en la amígdala, lóbulo paramediano crus I, crus II y la úvula.

B) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN EL SISTEMA TRIGEMINAL

Cada mitad de la cara parece estar representada en los núcleos principal y espinal del trigémino, siendo esta representación ipsilateral. La determinación de los campos receptivos en los núcleos trigeminal y espinal ha sido posible mediante el estudio de potenciales evocados por estimulación de regiones faciales. No se han obtenido resultados uniformes en cuanto a la extensión de los campos receptivos y a las modalidades sensoriales examinadas (Wall y Taub, 1962).

Nord (1967), en la rata obtuvo evidencias experimentales que establecen una representación somatotópica de la

cara en todos los niveles rostrocaudales de los núcleos trigeminales, de modo que cada sitio de la superficie cutánea de la cara esta representado en una columna de neuronas orientadas a lo largo del complejo trigeminal. En la parte ventral del núcleo principal se encuentra una mayor representación de la proyección de vibrisas (Arvidsson, 1982; Belford y Killackey, 1979). Las eferencias de este núcleo principal se dirigen hacia el complejo ventroposterior (VPM) contralateralmente e ipsilateralmente (Fukushima y Kerr, 1979). Además este núcleo se proyecta al núcleo del grupo posterior y a la parte ventral de la zona incerta (Smith, 1973). También tiene proyecciones hacia el cerebelo principalmente al lado contralateral pero se le han encontrado también proyecciones ipsilaterales. El núcleo oral no parece recibir información significativa de la proyección de vibrisas sino que parece recibir aferencias de las cavidades orales y nasales (Wall y Taub, 1962). Este núcleo se divide en tres partes: dorsal, medial y caudal, la región dorsomedial envía eferencias directas hacia el cerebelo, principalmente a crus I, crus II, lóbulo paramediano y a la úvula. Mientras que la parte caudal se proyecta al vermis cerebeloso. Este núcleo oral también tiene eferencias hacia el tálamo esencialmente al complejo ventrobasal (VPM) contralateralmente. El núcleo interpolar y el núcleo caudal parece tener representado las aferencias oftálmicas, el interpolar, envía eferencias hacia el vermis cerebeloso y hacia el VPM talámico, las proyecciones hacia el cerebelo son ipsilaterales mientras que las talámicas, son contralaterales. El núcleo caudal parece tener proyecciones bilaterales hacia el tálamo pero no tiene proyecciones

hacia el cerebelo, además este núcleo manda eferencias hacia la formación reticular.

C) NÚCLEO SOMATOSENSORIAL TALAMICO: COMPLEJO VENTROPOSTERIOR
(CVP)

Este complejo está formado por los núcleos ventroposteromedial (VPM), el núcleo ventroposterolateral (VPL) y el núcleo ventroposteroparvocelular (VPPC). El VPM está separado del VPL por unas fibras que forman una lámina provenientes del trigémino. Estos núcleos reciben información táctil somatosensorial. Ver fig. 2, en página 20. En el mono a este complejo se le conoce como ventrobasal, mientras que en la rata se le conoce como ventroposterior.

Al VPM le llegan fibras trigeminales del núcleo sensorial principal. Las eferencias del VPL son en su mayoría lemniscales, y están clasificadas en un sistema de cordones posteriores, espino-cervicotalámico y neoespinotalámicos.

I) Sistema de cordones posteriores. Los impulsos provocados por diversos estímulos naturales, después de pasar en los núcleos cuneatus y grácilis, alcanzan al VPL contralateralmente. Las neuronas que reciben mensajes exteroceptivos parecen estar localizadas en la parte posterior y lateral del VPL, mientras que los mensajes propioceptivos llegan a la parte anterior y superior del VPL.

II) Fascículo espino-cervicotalámico. Este fascículo está al servicio exclusivo de la sensibilidad táctil no nociceptiva.

III) Fascículo neoespinotalámico. Este fascículo termina en el VPL especialmente en regiones mediales.

El VPM y VPL están conectados de una manera somatotópica y recíproca con la corteza sensorial S-I y S-II (Jones y Leivitt, 1974; Wise y Jones, 1978; Welker, 1971; Welker y Sinha 1972).

Las relaciones tálamo - corticales especialmente en las regiones S-I y M-I corticales en la rata, están parcialmente traslapadas (Donoghue y Wise, 1982; Hall y Lindholm, 1974). A su vez, estas regiones traslapadas reciben información de los núcleos VPL y VL. La capa cortical IV es el lugar principal de finalización de las aferencias sensoriales; mientras que la capa V, es el sitio de origen de las fibras motoras descendentes. Ver figura 2.

Según Asanuma y col., (1983c), en el mono el complejo ventroposterior presenta una organización somatotópica muy definida. Ellos indicaron que la parte de la cara y la cabeza se encuentran representados en el núcleo ventroposteromedial (VPM), el tronco lo hace en la parte dorsal y central del núcleo ventroposterolateral (VPL), mientras que los miembros anteriores y posteriores se encuentran representados en la parte inferior del VPL. Esta descripción es semejante a la narrada por Rose y Mountcastle (1952).

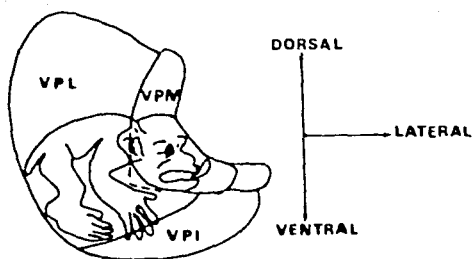


FIGURA 2. Representación somatotópica de la superficie corporal en el complejo ventrobasal talámico del mono. (Según Rose y Mountcastle, 1952). Obsérvese que las regiones periorales están representadas principalmente en el núcleo ventroposteromedial (VPM) y las regiones del miembro anterior lo hacen hacia las regiones profundas y mediales del núcleo ventroposterolateral (VPL). Aunque en la rata no se ha descrito una organización somatotópica del complejo ventroposterior (CVP) como la descrita para el mono, suponemos, que la distribución y orientación de las proyecciones corporales de la rata en el CVP es semejante al del complejo ventrobasal del mono.

D) CORTEZA SOMATOSENSORIAL

La corteza somatosensorial en mamíferos generalmente incluye la primera y segunda área somática sensorial S-I y S-II.

a) PRIMERA AREA SOMATICA SENSORIAL, S-I

En humanos como en otros primates y gatos, en S-I se pueden diferenciar por su citoarquitectura, cuatro áreas que de anterior a posterior son 1a, 1b, 1 y 2. Estas áreas reciben proyecciones de toda la superficie del cuerpo. En la rata, S-I no parece estar subdividida en áreas homólogas como las de las áreas de Brodmann 3, 1 y 2 (Zilles y col., 1980). Además no hay evidencia de una representación sensorial múltiple como en humanos y gatos. Sin embargo S-I parece estar dividida en tres partes: A) En la que se encuentran representadas las proyecciones para vibrisas, cara, incluyendo la parte caudal del tronco y la cola; B) Aquí se encuentran representados las proyecciones para los miembros anteriores y C) Donde se encuentran localizadas las proyecciones para los miembros posteriores. B y C constituyen la zona de traslape entre la corteza sensorial y la corteza motora, al parecer ambas cortezas reciben proyecciones del núcleo VPL y del núcleo VL del tálamo (Donoghue y col., 1979). El traslape del área sensorial y motora en la corteza cerebral en mamíferos parece representar una forma de organización primitiva. Existe una gran variación individual de los campos receptivos en la corteza somatosensorial, tales variaciones se observan tanto en la forma como en el tamaño de los campos receptivos sensoriales (Welker y col., 1984). Las capas superficiales II, III y IV son

difíciles de distinguir una de otra ya que tienen una forma y tamaño parecido tanto las células piramidales como las no piramidales. La capa V puede ser subdividida en dos láminas: una lámina superficial (V a) con pocas células piramidales y una lámina profunda (V b) con grandes células piramidales.

Las neuronas corticales cuyos axones se dirigen hacia estructuras subcorticales, se localizan solamente en las capas V y VI (Wise y Jones, 1977). Las proyecciones periféricas hacia S-I son en su mayoría contralaterales.

b) SEGUNDA AREA SOMATICA SENSORIAL S-II

Esta región somatosensorial ha sido estudiada extensivamente en gatos y primates. En estos animales, S-II tiene una representación bilateral de las partes del cuerpo (Dykes, 1978). S-II recibe aferencias del complejo ventroposterior del tálamo.

La citoarquitectura de S-II es semejante a la de S-I esto en la rata. Sin embargo en S-II no hay agregaciones de células granulares y su laminación es menos evidente en S-II que en S-I (Wise y Jones, 1977).

E) DESCRIPCION DE LAS LAMINAS CORTICALES EN LA RATA

a) ORGANIZACION LAMINAR

La corteza somatosensorial tiene una profundidad aproximada de 1300 a 1700 micrómetros y consta de seis capas corticales:

I) Capa molecular o plexiforme con una profundidad de 100-120 μm ; Esta capa contiene pocas células estrelladas. Se encuentra una capa densa de fibras, compuesta de axones de células estrelladas, de dendritas de las células piramidales y de axones terminales de las células de Martinotti.

- II) Capa granular externa con una profundidad de 105-115 μm ;
A esta capa la forman muchas células pequeñas estrelladas.
- III) Capa piramidal externa con una profundidad de 115-135 μm ;
está constituida por células piramidales, algunas estrelladas
y de Martinoti.
- IV) Capa granular interna con una profundidad de 180-260 μm ;
Se encuentran aquí muchas células estrelladas muy aglutinadas.
- V) Capa piramidal interna con una profundidad de 300-360 μm ;
está compuesta por células piramidales grandes y medianas.
- VI) Capa fusiforme con una profundidad de 580-640 μm ; el tipo de
célula predominante es la fusiforme. (Welker, 1972). Ver fig.3.

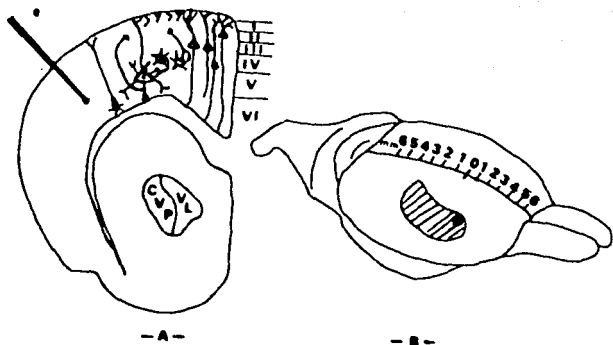


Figura 1 A. Esquema en vista transversal del cerebro de la rata. Se muestra la profundidad a la que se introducía el microelectrodo (e) de registro en la proyección de labio inferior en corteza cerebral. Además se muestra de una manera esquematizada el arreglo laminar del cerebro de la rata, así como la topografía de aferencias talámicas, en especial del VL y del CVP. B. Vista dorsolateral del cerebro de la rata. Con líneas continuas se representa la región de proyección somatosensorial craneal. Esta región comprende las siguientes coordenadas según Hall y Lindholm (1974): 2.5 mm anterior a 4 mm posterior y de 2 a 6 mm lateral. Con un punto (.), se señala la región donde regularmente se colocaba el electrodo (e) de registro en corteza sensoriomotora de la región de proyección táctil de labio inferior (2 a 2.5 mm anterior y 4.5 a 5 mm lateral); 0 = Bregma.

b) AFERENCIAS

Fibras aferentes subcorticales; estan dispuestas en tres categorías, somáticas, viscerales y propioceptivas.

Fibras de asociación; estas fibras se originan de un área cortical y terminan en otra área cortical del mismo lado. En especial hay que mencionar que en el mono S-I recibe fibras de M-I somatotópicamente organizadas (Jones, 1984).

Fibras comisurales; por medio de tres vías las dos mitades del cerebro se conectan, estas son, la comisura anterior, comisura hipocampal y la del cuerpo calloso.

c) EFERENCIAS

Fibras eferentes; estan dispuestas en tres tipos, fibras de proyección hacia centros subcorticales (corticotalámicas, corticoespinales, corticobulbares, corticorrubrales, corticoestriadas y las corticoprotuberenciales). Las otras eferencias son las fibras de asociación y comisurales ya descritas.

F) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL

Al estimular táctilmente regiones corporales se pueden producir respuestas bioeléctricas detectables en la corteza sensoriomotora dependiendo también del punto excitado. A esta organización topográfica de proyecciones se le conoce como organización somatotópica. La extensión de las representaciones somatotópicas de las distintas regiones y el papel que estas desempeñan estan correlacionadas con el comportamiento característico de cada especie.

En otras palabras, una área táctil con mayor representación en la corteza sensorial será aquella que el animal utiliza habitualmente; por ejemplo, en la rata los bigotes táctiles o vibrisas le sirven para orientarse y ocupan un área de proyección considerable en la corteza cerebral.

La representación corporal de la rata en la corteza somatosensorial esta dispuesta de tal forma que los miembros estan representados medialmente y el tronco esta representado lateralmente (Welker y Sinha, 1972).

Se han establecido criterios para diferenciar el área somatosensorial del área motosensorial, uno de estos criterios son los parámetros de estimulación eléctrica, intensidad-respuesta, ya sea mediante estimulación periférica y registrando en corteza cerebral o bien, estimulando corteza cerebral y observando el tipo de respuesta motora. Es así como se han podido elaborar los mapas de proyección cortical en primates, gatos, etc. Además, en éstos animales estas áreas corticales se encuentran bien diferenciadas.

En el caso de la rata estas áreas se encuentran traslapadas por lo que es difícil ditinguir el término o comienzo de una y de otra en la zona de traslape. También se ha encontrado que la representación somatotópica en corteza cerebral varia de individuo a individuo por lo que la forma y tamaño de las proyecciones corporales es diferente en cada animal (Welker 1984).

cinco lóbulos (lóbulo simple, ansiforme, paramediano, paraflículo dorsal y ventral). El ansiforme a su vez se subdivide en lóbulos crus I y crus II. Larsell (1957), introdujo otro sistema de nomenclatura en los que se pueden identificar diez lóbulos clasificados con números romanos del I al X.

c) DESCRIPCIÓN DE LAS CAPAS CORTICALES CEREBELOSAS EN LA RATA

La organización de la corteza cerebelosa es similar en todas las clases de vertebrados. El incremento progresivo del área de la corteza cerebelosa durante la filogenia, está relacionado con el desarrollo de pequeñas circunvoluciones. La corteza cerebelosa difiere de la cerebral por poseer esencialmente la misma estructura en toda su extensión. Esto indicaría que funciona de la misma manera en toda su amplitud, aunque como resultado de las diferentes conexiones de fibras, los varios lóbulos actúan sobre diferentes grupos musculares o sobre diferentes centros superiores. La corteza cerebelosa se divide en tres capas y tiene un grosor de alrededor de 1000 a 1300 μm en la rata, están clasificadas de la siguiente manera.

1) Capa superficial o molécula, con un espesor de 430 a 550 μm . Esta compuesta en gran parte de ramificaciones dendríticas de las células de Purkinje y de las ramas de los axones de las células granulosas, contiene un número pequeño de células estrelladas y de células en cesta.

2) Capa media o de células de Purkinje, con un espesor de 50 a 70 μm . Representa la única vía eferente de la corteza cerebelosa. Del cuerpo celular nacen una o dos robustas dendritas, estas se prolongan hasta la capa molecular; aquí, estas dendritas se

ramifican varias veces. Su axón mielinizado atraviesa la capa granulosa y penetra en la sustancia blanca del cerebelo, estos axones terminan en los núcleos cerebelosos.

3) Capa profunda o granulosa, con un espesor de 400 a 500 μm .

En esta capa terminan las fibras aferentes del cerebelo, el tipo de célula predominante es la célula granulosa de la cual salen de 3 a 5 dendritas cortas, estas hacen sinapsis con ramas terminales de las fibras musgosas. Su axón amielínico entra a la capa molecular donde se bifurca en forma de " T ". Además de estas células, ésta capa presenta algunas células grandes de Golgi de tipo II, estas envían sus dendritas a la capa molecular, mientras que sus cortos axones se dirigen a la zona granulosa. En esta capa granulosa se encuentra el mayor número de intercomunicación neuronal. Ver fig. 4.

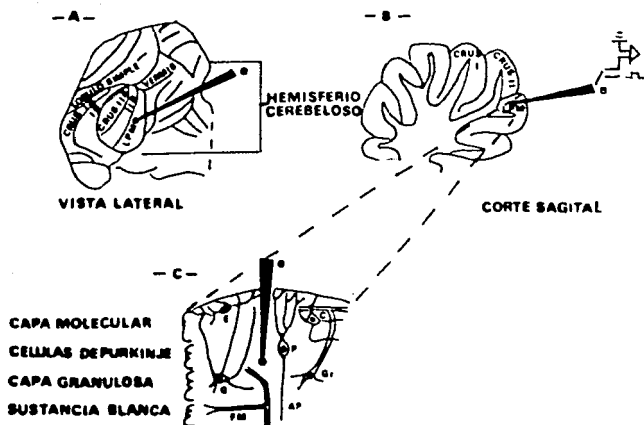


Figura 1 A. Vista lateral del hemisferio cerebeloso izquierdo donde se muestra el lugar de colocación del electrodo de registro y estimulación cerebelosa (e). Ant, anterior; Post, posterior.

B. Corte sagital del cerebelo. Se ejemplifica la profundidad y orientación aproximada del electrodo en el lóbulo paramediano (LPM).

C. Visión amplificada del LPM donde se muestra la organización cortical cerebelosa y la profundidad del electrodo (500 a 800 μ m): célula estrellada (E), célula en cesta (C), célula de Golgi (G), célula de Purkinje (P), célula granulosa (Gr), axón de célula de Purkinje (AP), fibra musgosa (FM).

d) ORGANIZACION LONGITUDINAL

El clásico concepto de organización lóbular del cerebelo ha sido modificado por modernos conceptos de organización longitudinal. Este concepto reciente se basa en el análisis de las proyecciones cortico nucleares. Desde este punto de vista la organización del cerebelo comprende un número de compartimentos estructural y bioquímicamente distintos, separados uno de otro a lo largo de un eje longitudinal y sagital, segmentado a lo largo por un eje transversal lóbular. (vease más adelante). La corteza cerebelosa presenta una organización longitudinal, Jansen y Brodal, (1940); identificaron tres divisiones longitudinales en la corteza cerebelosa y que tienen relación específica con los núcleos cerebelosos sin traslaparse. Estas zonas son: 1) zona medial que tiene proyecciones hacia el núcleo medial cerebeloso, 2) zona intermedia, esta zona tiene relación con el núcleo interpósito y 3) zona lateral que se proyecta al núcleo dentado cerebeloso. Marani (1982) utilizando técnicas con aminoácidos marcados han propuesto siete zonas longitudinales para la corteza cerebelosa de gatos, conejos y ratones. También se han descrito arreglos semejantes para las proyecciones corticovestibulares, olivo-cerebelosas y olivo-floculares.

Algunos experimentos con técnicas de inmuoactividad y bioquímicas con algunas enzimas han evidenciado un arreglo longitudinal zonal en bandas en la corteza cerebelosa. Algunos de estos ensayos han sido con 5'-Nucleotidasa, Acetilcolinesterasa y en el aspecto inmunológico con la motilina.

Con la enzima 5'-nucleotidasa se evidenciaron bandas que corren

en una dirección anteroposterior en la capa molecular del cerebelo en el ratón. Una banda se encontró en el cuerpo cerebeloso, una a lo largo de la línea media y cinco en cada lado (Scott, 1964, 1965, 1969).

Con la acetilcolinesterasa se encontró también una distribución longitudinal, denominadas bandas positivas y negativas. La actividad enzimática se encontró distribuida uniformemente en las divisiones laterales del cerebelo.

Con la motilina, se ha observado una acción inmunoreactiva con las células de Purkinje, en el vermis se han evidenciado tres bandas sagitales, que abarcan desde los lóbulos I al IV.

Estas evidencias han aportado pruebas confiables de la existencia de una organización longitudinal en bandas de las proyecciones hacia el cerebelo, con lo que se confirma que cada parte del cerebelo tiene un papel o función diferente.

B) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN LA CORTEZA CEREBELOSA

Snider y Stowell (1942) describieron un arreglo somatotópico de las proyecciones táctiles en el cerebelo, estos autores indicaron que estas proyecciones son principalmente ipsilaterales. El mapeo y registro en estos trabajos se llevó a cabo en la superficie cortical cerebelosa. Además describen dos representaciones anamunculares de las proyecciones táctiles en el cerebelo, una que abarca el lóbulo anterior hasta el lóbulo simple presentando una orientación de cabeza y la otra que se encuentra representada en el lóbulo posterior (crus I y lóbulo paramediano). Ver fig. 5.

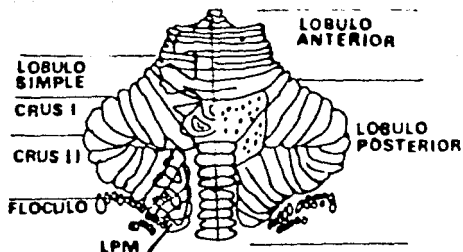


Figura.5. Snider y Stowell (1942), utilizando técnicas de registro superficial y estimulación eléctrica periférica describieron que las proyecciones táctiles hacia corteza cerebelosa conformaban dos "anamúnculos" según se muestra en la figura. La primera representación abarca regiones del lóbulo anterior y regiones mediales y la segunda abarca regiones del lóbulo posterior (Crus II y LPM). Esta visión de la organización somatosensorial cerebelosa prevaleció hasta la descripción hecha por Bower y col., (1981). Estos autores utilizando técnicas de micromapeo de profundidad en corteza cerebelosa y estimulación táctil y eléctrica periférica encontraron una organización en mosaico, fraccionada y múltiple en los hemisferios cerebelosos. Además esta organización varía de individuo a individuo. LLamaron así a este tipo de organización porque pequeñas partes del cuerpo están representadas y distribuidas de una forma tal que esta disposición se asemeja a una fachada cubierta por mosaico, o sea que cada pieza del mosaico representaría pues una parte del cuerpo y múltiple, porque cada pieza del mosaico se repite varias veces en una folia del cerebelo e individual porque cada animal presenta una distribución diferente en cuanto a tamaño y forma de la pieza del mosaico. Ver fig. 6.

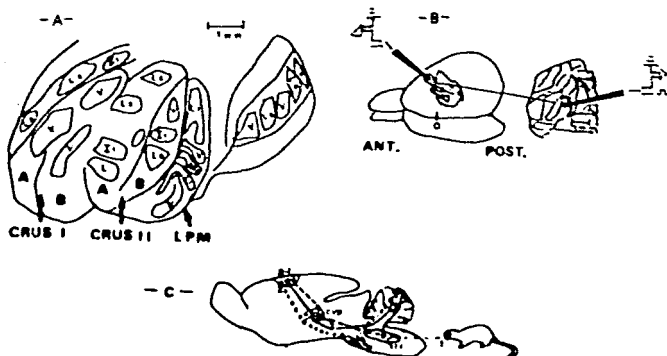


Figura 6. A. Proyecciones táctiles en la rata, según Bover y col., (1981). Obsérvese que las proyecciones táctiles hacia hemisferios cerebelosos son de tipo no anamuncular, fraccionadas, múltiples y en mosaico, con morfología de campo diferente y que varía de individuo a individuo. Con abreviaciones se describen las diferentes áreas de proyección táctil: I.i., incisivos inferiores; L, lengua; L.i., labio inferior; L.s., labio superior; M.a., miembro anterior y V. vibrisas. En B se esquematiza el otro hallazgo descrito por los mismos autores es decir, que la microestimulación de una región de corteza sensoriomotora específica, provoca una activación sobre la región de proyección táctil homóloga en corteza cerebelosa. En C se esquematiza: 1.- La vía sensorial; 2.- La vía cortico-cerebelosa y 3.- La vía cerebello-corteza cerebral consideradas en el presente estudio. Tr, trigémino; Pue, puente; D, dentado; VL núcleo ventrolateral talámico; CVP, complejo ventroposterior talámico.

C) FUNCION DE LA CORTEZA CEREBELOSA

Los impulsos de salida de la corteza cerebelosa se originan exclusivamente en los axones de las células de Purkinje. Estos axones establecen contacto sináptico con los núcleos cerebelosos y con el núcleo vestibular lateral (Deiters). Las células de Purkinje inhiben cada una de sus neuronas blanco. De acuerdo con esto, parece ser que la acción total del cerebelo es inhibitoria. (Ito y col., 1969). Además, se ha mostrado que los núcleos cerebelosos están continuamente excitados por colaterales de las fibras musgosas y de las fibras trepadoras. En consecuencia las células de Purkinje ejercen una modulación inhibitoria sobre los núcleos profundos. Estos últimos a su vez parecen tener efecto excitatorio sobre sus neuronas blanco en el tallo cerebral y en el tálamo.

D) ORGANIZACION SOMATOTOPICA DE LOS NUCLEOS CEREBELOSOS

Algunos autores dan por hecho de que existe una representación corporal completa en cada uno de los núcleos cerebelosos (Allen y col., 1977; Chan-Palay, 1977; Stanton, 1980; Thach, 1978). Mediante técnicas autoradiográficas y de degeneración de fibras Asanuma y col. 1983, describieron en el mono una organización somatotópica para los tres núcleos cerebelosos. Estos autores indican que las partes dorsales del núcleo dentado se proyectan hacia las porciones posteriores del tálamo especialmente en el VL y las partes ventrales del dentado se proyectan hacia las partes anteriores del tálamo. La parte anterior del núcleo interpósito se proyecta hacia las porciones mediales del tálamo y la parte

posterior del interpósito se proyectan hacia las porciones laterales del talamo. La parte lateral de este núcleo se proyecta hacia las porciones mediales del tálamo y las partes mediales del interpósito se proyectan hacia las partes ventrales del tálamo. Mientras que la parte anterior del núcleo fastigii se proyecta hacia las partes laterales del tálamo y la parte posterior se proyecta hacia las porciones mediales del tálamo.

Otros autores mencionan que la representación corporal abarca a los tres núcleos cerebelosos (Massion y Rispal-Padel, 1972; Schultz y col., 1976). Obsérvese la figura 7 A.

E) DESCRIPCION DEL NUCLEO VENTROLATERAL (VL) DEL TALAMO

El VL es el " relevo " talámico principal de la vía cerebelo-corteza cerebral, este núcleo participa en el control motor y tiene un desarrollo particular en mamíferos.

La estimulación del VL provoca potenciales registrables en la corteza motosensorial (Yoshida y col., 1966). Estos potenciales tienen la características de presentar latencias más cortas que las inducidas por estimulación del pedúnculo cerebral (Deschnes et al., 1979). Las proyecciones tálamo-corticales son excitatorias y se caracterizan por producir potenciales postsinápticos excitatorios (EPSPs) que pueden ser inducidas a su vez en el tálamo, por impulsos cerebelosos (Uno y col., 1970; Sasaki y col., 1972). Se ha descrito también que los impulsos cerebelosos pueden producir potenciales post-sinápticos inhibitorios (IPSPs) en el VL, por dos vías: 1) Por activación de neuronas inhibitorias cerebelosas cuyas fibras se comunican con el núcleo VL talámico (efecto desfacilitante). 2) Por activación de

neuronas inhibitorias a través de colaterales recurrentes de las axones de la vía tálamo-corteza cerebral. (Uno y col., 1972).

El VL se conecta de una manera topográficamente organizada con la corteza motora M-I (Donghue y col., 1979; Fawcett y Mc George, 1985; Jones y Leavitt, 1974). La región o porción anterior y lateral del VL se proyecta a regiones caudales en M-I donde se encuentran representados los miembros posteriores, esta región se traslapa con S-I. Las porciones caudales del VL se proyectan a regiones rostrales en M-I donde se encuentra representada la cara (Donoghue y col., 1979; Fawcett y Mc George, 1985). Funcionalmente las eferencias del núcleo VL son excitatorias.

F) ORGANIZACION SOMATOTOPICA EN EL NUCLEO VL

Una organización similar como la del complejo ventroposterior ha sido encontrada en el complejo ventrolateral (Jones y col., 1979; Strick, 1976; Asanuma y col., 1983b).

Cicirata y col.(1986), describieron una organización somatotópica de las proyecciones talámicas hacia la corteza motora M-I en la rata. La distribución de la región facial están localizadas en las regiones ventrales del VL, los miembros anteriores y posteriores en las regiones laterales y dorsales del VL y lo restante del cuerpo en regiones dorsales del VL.

Para este trabajo se consideró la propuesta de la organización somatotópica encontrada en el VL talámico del mono, narrada por Asanuma y col., (1983c). Se supone que esta representación topográfica pudiera ser semejante en los diferentes grupos de mamíferos, cambiando únicamente el tamaño y el número de las

proyecciones, análogamente como sucede en la organización somatotópica de otras estructuras. Los miembros anteriores y posteriores están representados en las porciones mediales, laterales y profundas del VL, mientras que las partes rostrales están localizadas en las porciones mediales de este núcleo. Ver fig. 7 B.

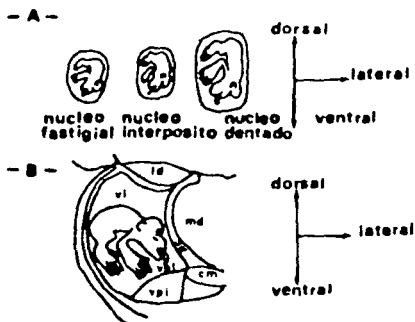


Figura 7 A. A diferencia de la organización somatotópica hacia hemisferios cerebelosos, en diferentes sistemas se ha descrito que estas proyecciones son de tipo anamuncular. En " A " según Asanuma y col., (1983b), las proyecciones táctiles tienen una organización somatotópica anamuncular hacia cada uno de los núcleos cerebelosos del mono. 7 B. Asanuma ha descrito también que las proyecciones de núcleos profundos hacia el VL genera también una distribución de tipo somatotópico anamuncular. Obsérvese que la región rostral se encuentra representada hacia regiones mediales y los miembros anterior y posterior lo hacen hacia regiones profundas y mediales del VL: núcleo ventrolateral (VL), núcleo ventroposterolateral (VPL), núcleo dorsomedial (DM), núcleo dorsolateral (DL), núcleo centromediano (CM).

5.- INTERPRETACIONES FUNCIONALES DE LA RELACION CORTICO CEREBE-
LOSA EN BASE A EXPERIMENTOS DE ESTIMULACION ELECTRICA Y DE
LESION

A) FUNCIONES MOTORAS

Desde el comienzo de los estudios modernos sobre el cerebelo se habían establecido ya, dos interpretaciones opuestas acerca de sus funciones. Fluorens (1824), indicó que no podía considerarse al cerebelo, ni ninguna de sus partes, como un instrumento regulador de grupos musculares. Ferries (1876), por otro lado al estimular el cerebelo obtuvo respuestas en los músculos de los ojos, cabeza y cuello, pero las respuestas eran inconstantes, probablemente debidas a la difusión de corriente. En 1896 Sherrington, indicó que la excitación eléctrica del lóbulo anterior del cerebelo inhibe la rigidez de descerebración. Este hecho fue confirmado independientemente por Loewenthal y Horsley (1897); Miller y Bauting (1922); Bremer (1922); Denny-Brown, Eccles y Liddell (1929).

La función cerebelosa ha sido estudiada desde muy distintos puntos de vista, entre ellos los siguientes; 1) El estudio histológico. 2) El análisis de la degeneración de fibras consecutiva a lesiones localizadas en diversas estructuras neuronales. 3) El registro de potenciales evocados por estimulación eléctrica de receptores y nervios periféricos. 4) El estudio de la evolución del cerebelo en las diferentes especies de vertebrados. Mediante estas diferentes técnicas se han podido elaborar mapas que contienen las representaciones táctiles,

auditivas, visuales, vestibulares propioceptivas, etc., en el cerebelo (Snider, 1950; Snider y Stowell, 1942; Snider y Stowell, 1944; Dow y Anderson, 1942; Brodal y col., 1950). Los efectos de la extirpación parcial o total del cerebelo ocasionaban trastornos en el equilibrio y en el movimiento voluntario (ataxia y asinergia).

En sus trabajos de 1922 y 1935 Bremer, estudió los efectos de la ablación cerebelosa en las aves, en las cuales observó trastornos en el equilibrio, asociado a un marcado aumento de los reflejos tendinosos. En el perro y en el gato, la ablación del cerebelo provoca trastornos similares, pero más marcados. Snider y Stowell (1942-1944), trabajando con gatos, presentaron por vez primera pruebas válidas de una localización funcional en el cerebelo anterior. Dow en 1942, en sus experimentos de estimulación cortical cerebelosa trató de establecer la magnitud del área de activación a partir de la estimulación localizada en un punto de la corteza cerebelosa. Los registros y los puntos estimulados se hacían en la superficie del tejido nervioso sin penetrar, lo cual traía consigo la posibilidad de una difusión de corriente y a su vez la activación de otras áreas nerviosas circundantes.

En 1943 Adrian indicó que la estimulación del área motora de corteza cerebral en el mono producía respuestas estrictamente localizadas en el cerebelo anterior, encontrando que el área del pie estaba representada en la parte central cerebelosa, la mano en la región del cúlmen y el rostro en la región del cúlmen y lóbulo simple. Nulsen y col. (1948), basándose en el estudio de la inhibición de movimientos inducidos corticalmente por estimula-

ción del cerebelo anterior mediante estímulos superiores a los del umbral (intensidad mínima necesaria para producir una respuesta apreciable), tanto para el movimiento inducido corticalmente como para la reacción del cerebelo, observaron que al activar un grupo muscular determinado desde una región específica en el área 4, este grupo muscular podía ser inhibido unicamente desde una región del cerebelo anterior. Por este medio Nulsen y col., (1948) pudieron trazar el mapa de una gran parte del lóbulo anterior. Nulsen se planteó después la cuestión de que si vías idénticas podían producir un efecto opuesto según su ritmo de descarga, o si pudiera haber dos vías separadas, de las cuales una inhiba y la otra facilite. Para esclarecer el problema lesionó núcleos cerebelosos aisladamente encontrando que al lesionar el núcleo dentado, sólo se podían obtener facilitaciones, desde el cerebelo anterior. Luego lesionó el núcleo fastigial observando que solamente se podían provocar inhibiciones en tanto que al estimular el núcleo fastigial no lesionado se presentaba la facilitación de movimientos producidos por estimulación cortical.

Chambers y Sprague (1955), describieron, basándose en experimentos de ablación cerebelosa una organización funcional en las zonas intermedia, media y lateral cerebelosa. La zona media está en relación con el tono, la postura, la locomoción y el equilibrio de todo el cuerpo. La zona intermedia está en relación con el movimiento, el tono y la postura de los actos motores individuales de las extremidades ipsilaterales. La zona lateral se halla relacionada también con los movimientos finos y organizados de las extremidades ipsilaterales.

homóloga en el lóbulo paramediano (LPM) cerebeloso. Además la microestimulación subumbral del LPM produce inhibición en la actividad unitaria de regiones específicas de la corteza sensoriomotora en la rata. Asociado a esta inhibición y empleando pulsos de mayor intensidad se pudo inducir un potencial de campo lento negativo al cual se le denominó potencial cerebeloso (PC). Asimismo, se propuso que esta interacción entre información cerebelosa y sensorial se efectúa esencialmente a nivel de corteza cerebral.

2.- Otras acciones no motoras; Nakai y col., (1983), indicaron que al estimular el núcleo fastigii cerebeloso había un incremento en el fluido sanguíneo de la corteza cerebral sin modificarse el metabolismo cerebral local en la rata. Este hecho fue descrito primeramente por Doba y Reis (1972) en el gato y después confirmado por McKee y col., (1976) en el mono, y Reis y col., (1982) en el conejo. Por otro lado lesiones hechas en el cerebelo han revelado que esta estructura se encuentra involucrada en la adquisición y retención de respuestas condicionadas en los párpados de los ojos. Aunque la idea de una función cerebelosa en la asociación del aprendizaje es reciente, esta idea se ha colocado dentro de los modelos de función cerebelosa en el aprendizaje motor (Gellman y Miller, 1985). King y col., (1979), al lesionar el vermis y hemisferios cerebelosos en monos infantes, además de aislarlos de sus progenitores, observaron que en su infancia estos animales presentaron ataxia y aberraciones conductuales y en su etapa adulta presentaron síntomas de hiperagresividad. Con los resultados anteriores estos autores dedujeron y corroboraron que el cerebelo también está

involucrado en este tipo de funciones emotivas y conductuales. Otra idea reciente que ha sido propuesta y colocada dentro de los modelos de la función cerebelosa, es la del lenguaje. Este hecho puede estar relacionado con el desarrollo de los hemisferios cerebelosos, este desarrollo es muy evidente en el grupo de los vertebrados superiores. El desarrollo de esta estructura trae consigo la aparición de nuevas estructuras, la ampliación y complejidad de otras ya presentes que dan la posibilidad de una mayor interacción o comunicación neuronal con la corteza cerebral (Eccles y col., 1967).

Para una revisión de funciones no motoras se recomienda consultar los trabajos de Watson, 1978 y de Leiner, 1986.

6.- DESCRIPCION DEL POTENCIAL SOMATOSENSORIAL (PSS) EN CORTEZA CEREBRAL

Un potencial evocado es un cambio en la actividad eléctrica del sistema nervioso en respuesta a un estímulo externo. Estos potenciales pueden ser producidos en varias estructuras neuronales, sensoriales o motoras, centrales o periféricas. Por lo general un potencial evocado somatosensorial presenta al principio una onda positiva. Esta onda positiva tiene una latencia fija independientemente del lugar del registro (en contraste con las ondas tardías que tienen diferentes latencias dependiendo de la localización del electrodo). Después de este componente positivo le sigue un componente negativo N de mayor duración y amplitud siguiéndole por último otro componente positivo de mayor duración. Para producir estos potenciales de una forma controlada se utilizan pulsos eléctricos de corta duración (por ejemplo de 200 μ seg) y de intensidades supraumbrales (por ejemplo 1.5 a 2 veces el umbral). El PSS se puede registrar superficialmente o en capas profundas de corteza cerebral. En nuestro trabajo empleamos el registro de profundidad, es decir el inducido a nivel de las capas corticales IV y V, caracterizándose el PSS en este caso por presentar tres componentes: un componente temprano P-1 con una latencia de 7 a 9 ms, un componente N-1 con una latencia de 11 a 13 ms y un componente tardío P-2 con una latencia de 19 a 21 ms. (Bindman y Lippold, 1981).

7.- DESCRIPCION DEL POTENCIAL CEREBELOSO (PC) EN CORTEZA CEREBRAL.

Salgado, A y col. (1986-87). indicaron que la microestimulación (1.5 veces el umbral) en el lóbulo paramediano (LPM) cerebeloso con intensidades alrededor de 350 μ a, 60 μ seg., 0,5 Hz. pueden provocar potenciales de campo negativos registrables, con filtros de 100-1000 Hz, en regiones de proyecciones táctiles homólogas de corteza sensoriomotora en las capas IV-V. A este potencial ellos lo denominaron potencial cerebeloso (PC). Este PC presenta por lo general dos componentes, un componente N negativo de una latencia de 5 a 6 ms y un componente P positivo con una latencia de 10 a 11 ms. Este PC tiene la característica además de estar correlacionado principalmente con un proceso desfacilitante (desactivación súbita de la actividad unitaria cortical) y ha sido motivo de estudio de otras características funcionales.

8.- MODIFICACION DEL PSS POR ESTIMULACION CEREBELOSA.

Salgado y col. (1987), observaron que al estimular zonas de proyección de labio inferior en el LPM de cerebelo con intensidades supraumbrales se provocaba una disminución en la amplitud del PSS. Además observaron que al lesionar electrolíticamente el núcleo VL talámico, este efecto inhibitorio cerebeloso sobre el PSS decrecía. Ver fig. 8. Sin embargo los resultados obtenidos por medio de esta lesión no proporcionaban datos confiables ya que en varias ocasiones la lesión en el VL producía cambios irreversibles en núcleos vecinos e inclusive la actividad cortical sensorial decrecía.

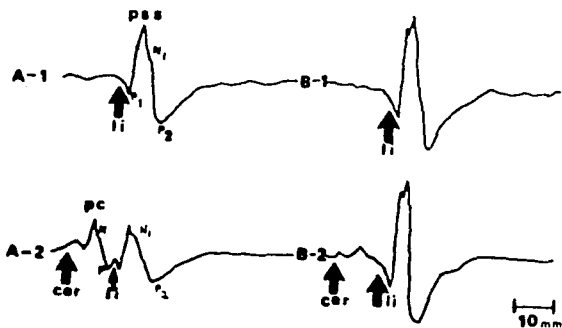


Figura 8. En A-1 Se muestra un promedio de PSS típico en corteza sensoriomotora, provocado por estimulación eléctrica periférica del labio inferior (L.i) , en situación control. Este PSS se caracteriza por presentar 3 componentes, un componente P-1, un componente N-1 y un componente P-2. En A-2 Al estimular eléctricamente el cerebelo (cer) , 20 ms antes que se aplique el estímulo periférico se inducirá un potencial de campo denominado potencial cerebeloso (PC), que presenta solo dos componentes: N y P. Concomitantemente a este estímulo condicionante cerebeloso se observa una depresión en la amplitud del PSS sobre todo en los componentes N-1 y P-2. En B-1 y 2 se muestran los cambios en el PSS y PC después de hacer una lesión electrolítica a nivel del VL. En B-1 se observa que posterior a la lesión hay un aumento de la amplitud del PSS. En B-2 se observa que la amplitud del PC disminuye notablemente y la acción desfacilitante cerebelo-corteza cerebral sobre el PSS, decrece.

9. - PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Aun existen en la actualidad discrepancias en las propuestas que se han dado para entender las conexiones o relaciones funcionales entre el cerebelo y la corteza cerebral. Algunos autores han indicado que la relación entre hemisferios cerebelosos y corteza sensoriomotora es difusa o divergente, pero hay quienes mencionan lo contrario. Entre los que describen una relación difusa están Snider y Stowell (1942); Evarts (1970); Allen y Tsukahara (1974); Angaut (1973); Rispal-Padel y Grangetto (1973); Shinoda y col., (1973); Rispal-Padel y col., (1987).

En los trabajos de Shinoda y col., (1973), se describe que las fibras cerebelosas se dirigen hacia múltiples regiones en el tálamo, especialmente a el VL.

Rispal-Padel y col., (1973), describieron la existencia de un modelo divergente en las fibras eferentes del cerebelo hacia el tálamo, además indicaron que no era posible definir un arreglo topográfico específico de las proyecciones cerebelo-talámicas en el gato. Probablemente la mayoría de estas interpretaciones se debieron a las limitaciones que en su momento presentaban las técnicas de estimulación, de registro bioeléctrico, así como de técnicas histológicas.

Así, por ejemplo, la estimulación cerebelosa se hacía superficialmente (utilizándose por lo tanto intensidades grandes) y los registros en corteza cerebral también se hacían en la superficie de corteza cerebral. El estímulo en este caso seguramente provocaba una activación difusa y a su vez los

potenciales registrados representaban la activación de diferentes regiones corticales activadas, por ejemplo (ver Snider y col. (1944), Rispal-Padel y col., (1974)) describieron que al estimular directamente los núcleos cerebelosos las respuestas registradas en el tálamo eran inespecíficas. Con los metodos anteriores la activación excitatoria por difusión de corriente a otras areas nerviosas vecinas, era mayor; a su vez las respuestas obtenidas eran difusas. Conforme se fueron modificando las técnicas de estimulación y de registro y la utilización de otras técnicas como la degeneración retrógrada de fibras etc., se fueron encontrando resultados que permitian proponer un arreglo topográfico definido en la relación cerebelo-corteza cerebral. Así, por ejemplo en los trabajos de Bower y col., (1981), se describe la existencia de una organización somatotópica fraccionada en la corteza cerebelosa para las proyecciones táctiles en hemisferios cerebelosos. Encontrando además que la distribución en extensión y morfología de éstas proyecciones, es diferente en cada animal.

Posteriormente Salgado y col.,(1984), corroboraron la existencia de ésta organización en especial para el lóbulo paramediano. Asanuma y col., (1983a), trabajando con monos, indicaron que pequeñas regiones de los núcleos cerebelosos se proyectan hacia pequeñas regiones talámicas, además describieron que estas proyecciones no se traslapan y que son de tipo anamuncular.

Salgado y col.,(1986-87) indicaron que la microestimulación de profundidad en el hemisferio cerebeloso izquierdo, en particular el LPM, provoca un potencial cerebeloso (PC) registrable en corteza sensoriomotora derecha de la rata, en regiones específicas de

proyección táctil homóloga en cerebelo y corteza cerebral. Este PC pudiera estar en relación con la presencia de una acción desfacilitante sobre el potencial somatosensorial (PSS). Lo anterior motivó el desarrollo sobre el origen y la vía de propagación del PC.

Este PC pudiera representar una activación de la vía somatosensorial por la excitación de colaterales axónicas hacia el cerebelo de las neuronas sensoriales de segundo orden, de tal forma que el proceso desfacilitante observado en el PSS por microestimulación previa de hemisferios cerebelosos, (20 ms antes del estímulo periférico), pudiera deberse a un proceso de refractoriedad en la vía sensorial primaria. La forma del PC es semejante a la del PSS especialmente en los componentes N-1 y P-2 pero el PC difiere del PSS por presentar una latencia más corta y por no poseer el componente primario P-1. Por lo anterior, se supondría que el origen del PC es diferente al del PSS ya que cada potencial pudiera estar representando acciones diferentes ya sea una activación y/o una inhibición por desfacilitación local. Por otro lado el origen del PC podría representar también un proceso desfacilitante en sí, en cuyo caso su " propagación " se realizaría principalmente a través de la vía del núcleo VL talámico. Consideramos que la caracterización del origen y la vía por la cual se genera y transmite este PC facilitaría el estudio de las relaciones funcionales entre el cerebelo y la corteza cerebral y así poder aclarar el posible papel funcional que representa este PC sobre la actividad de corteza cerebral.

10.- OBJETIVO

Mediante la utilización de la técnica de depresión funcional transitoria en los núcleos VL y CVP del tálamo, que representan "relevos funcionales" en la vía cerebelo-corteza cerebral y en la vía somatosensorial respectivamente, se podría explicar parte del origen y la vía de propagación del PC. El presente trabajo tiene como objetivo principal el completar algunas características funcionales de la acción cerebelosa hacia la corteza sensoriomotora, considerando los siguientes puntos: a) El PC registrado en corteza cerebral cuando se estimula con técnicas de microestimulación en una zona específica del LPM. b) La consideración de la variación topográfica individual de aferencias somatosensoriales a LPM utilizando técnicas de micromapeo de profundidad. c) El estudio de las vías de propagación cerebelo-corteza cerebral medidas por la variación de amplitud del PC, cuando se deprime transitoriamente el núcleo ventrolateral (VL) del tálamo.

11.- HIPOTESIS

- 1) Si el mecanismo generador del PC fuera mediado por el núcleo VL talámico, entonces por medio de la depresión funcional transitoria en este núcleo se esperaría que se produjera una disminución del PC pero no del PSS registrado simultaneamente.
- 2) Ahora bien si el mecanismo generador del PC fuera mediado por el núcleo VPL talámico por activación de colaterales de la vía sensorial, entonces por medio de la depresión funcional transitoria en este núcleo se esperaría que se produjera una disminución tanto en la amplitud del PC como del PSS.

12.- MATERIAL Y METODOS

A) PREPARACION GENERAL

Se utilizaron 30 ratas C II Z-V machos con un peso de 280-310 g. en preparación aguda anestesiadas con ketamina (20-30 mg como dosis inicial). A éstas se les realizó una traqueotomía y se les entubó la tráquea, para facilitar la ventilación pulmonar; luego se colocó el animal en un aparato estereotáxico. A través de un cojín eléctrico se mantenía en condiciones adecuadas la temperatura del animal (alrededor de 36.6°C). Con un preamplificador Grass P-15 se monitoreó la frecuencia cardiaca (290-340 p/min). Del P-15 la señal se pasó a una grabadora Philips ANA-LOG 7 de instrumentación, y de aquí se distribuyó a los sistemas de audio y visualización a través de un osciloscopio. Después de inyectar intramuscularmente un paralizante muscular (pancuronio de 2-5 mg), se le mantenía la respiración artificialmente con una bomba de aire Narco-Biosystem con una frecuencia respiratoria de 40/min. y con un rango de inspiración-espriación 1:2. Regularmente al animal se le inyectaba intraperitonealmente dosis adicionales de ketamina, solución Hartman y Glucosa al 5 % .

B) CIRUJIA

Se retiraba la piel y músculo para exponer la región occipital izquierda y la región craneana fronto-parietal derecha. En seguida se hacían los trepanos y se descubrían regiones de corteza sensoriomotora derecha y del hemisferio cerebeloso izquierdo. A su vez se hacía un trepano en el hueso parietal derecho para introducir la microjeringa a nivel del tálamo.

En seguida se procedía a cortar las meninges de estas regiones y se cubría el tejido nervioso expuesto con una capa de agar en solución de glucosa al 5%. Los músculos y huesos expuestos se cubrían con gasa o algodón embebidos en aceite mineral.

C) TECNICAS DE MICROMAPEOS DE PROFUNDIDAD

El sitio de colocación del electrodo en la corteza cerebral se seguía en base a las coordenadas corticales para corteza sensoriomotora descritas por Hall y Lindholm, 1974. Se tomaron las coordenadas estereotaxicas en especial para la proyección de labio inferior (l.i) : 2-2.5 mm anterior y 4.5 mm lateral. Con la ayuda de un microscopio de operaciones se introducían los electrodos de tungsteno con punta esférica (5-10 μm) a una profundidad de 700-1100 μm , que corresponde a las capas IV-V de la corteza cerebral. Esta profundidad se escogió porque es aquí donde se encuentran los somas de las células piramidales donde el potencial de campo es topograficamente más específico en relación a las aferencias, buscando así una activación neuronal más específica.

D) TECNICA DE ESTIMULACION ELECTRICA

a) ESTIMULACION PERIFERICA

En el labio inferior izquierdo se colocaban un par de agujas hipodérmicas dobladas que funcionaban como electrodos bipolares de estimulación. Los pulsos de estimulación eran generados por un estimulador Grass S-88 y se aplicaban a través de una unidad de aislamiento de corriente constante Grass PS-IV6. Los parámetros de estos pulsos tenían una duración de 200 μ s., 400 μ a de intensidad (aproximadamente 6 volts) como máximo, aplicados uno cada dos segundos. El criterio de intensidad dependía de la impedancia de los electrodos y otras variaciones funcionales. Con esta intensidad se podía provocar un potencial de campo registrable con filtros de 100-1000 Hz en el sitio de proyección específico cortical de una magnitud de alrededor de 40 μ v del componente N-1 del PSS. Esta intensidad quedó comprendida entre 1.3 a 1.5 veces el umbral a la generación del PSS.

b) MICROESTIMULACION CEREBELOSA

Para la estimulación cerebelosa se usaba el mismo electrodo, con el cual se había hecho el micromapeo, a la misma profundidad y en el centro del campo de proyección del labio inferior.

El pulso aplicado a cerebelo era generado por otro estimulador Grass S-88 a través de otra unidad de aislamiento Grass S-105. Los parámetros utilizados eran pulsos con una duración de 150 μ seg 350 a 400 μ a, aplicados cada segundo, la intensidad regular usada para este caso se encontraba entre 1.5 a 2.0 veces el umbral para producir el PC.

E) TECNICA DE DEPRESION FUNCIONAL TRANSITORIA

La solución que se usó para deprimir fue Cloruro de Potasio (KCL) 1 molar. Esta sustancia depresora ya había sido utilizada con la misma concentración por Avoli y Gloor (1981) en núcleos mediales talámicos. Esta solución se colocaba en una microjeringa Hamilton de 10 ul que era dirigida al núcleo VL o al complejo ventroposterior (CVP). Las coordenadas estereotáxicas consideradas para estos núcleos fueron tomadas del atlas de Paxinos y Watson (1982), las cuales fueron:

Núcleo	Posteridad	Lateralidad	Profundidad
VL	2.0 - 2.3 mm	1.5 - 2.0 mm	5.0 - 6.0 mm
CVP	3.3 - 3.5 "	3.5 "	6.0 - 6.5 "

La solución de KCL además contenía un colorante (azul de metileno), que servía como un marcador para la localización posterior del lugar de la microinyección. La aplicación de la solución se hacía con un microinyector D.Kopf. El rango de volumen adecuado para producir un efecto estaba entre 0.15 a 0.6 µl. La microinyección se hacía cuidadosamente y se suspendía inmediatamente cuando alguno de los potenciales involucrados empezaba a disminuir. La lectura del microvolumen inyectado se tomaba en el momento de esta suspensión. Se tomó este criterio de la inyección a diferentes microvolúmenes, pues en experimentos piloto se observó en ocasiones al tratar de inyectar dosis mínimas no se marcaba el tejido (probablemente por falta de presión hidráulica adecuada), o bien, si se inyectaban dosis mayores se obtenía un efecto generalizado de depresión, posiblemente provocado por difusión extensa del KCL.

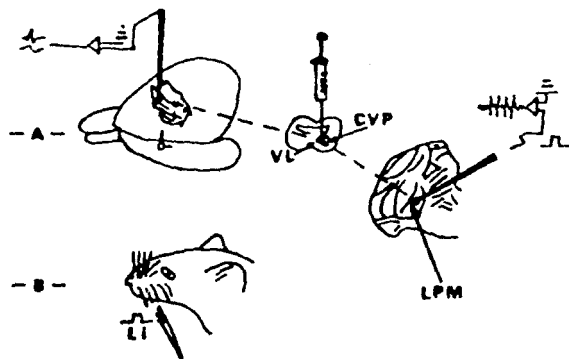


Figura 9. Esquema del procedimiento seguido en el presente trabajo. En A.- se representa del lado derecho, el cerebelo en vista lateral donde se puede apreciar el lugar de colocación del electrodo de registro y estimulación en el lóbulo paramediano LPM. La parte central esquematiza un corte transversal del encéfalo de la rata donde se muestran los núcleos talámicos . Obsérvese la cercanía que tienen entre sí el núcleo ventrolateral (VL) y el complejo ventroposterior talámico . Además incluye el dibujo de la microjeringa con la que se administró lo solución de KCL . Del lado izquierdo se presenta en vista dorsal los hemisferios cerebrales. En el anamónculo de corteza cerebral somatomotora se indica el lugar donde se colocaron los electrodos de registro. En B.- se observan las regiones periféricas estimuladas tanto eléctricamente como táctilmente, (li) labio inferior.

F) TECNICA HISTOLOGICA

Al término de cada experimento se extraía el cerebro del animal y se colocaba en una solución de formaldehído al 10 % . Al día siguiente, con una navaja se hacían manualmente cortes del cerebro de aproximadamente 1 mm de grosor que abarcaban las zonas correspondientes talámicas. Estos cortes se observaban bajo el microscopio de operaciones y simultáneamente se hacían los dibujos respectivos por medio de una cámara lúcida integrada al microscopio. El punto de la microinyección se localizaba gracias al azul de metileno añadido a la solución de KCL. Auxiliándose con el atlas de Paxinos y Watson se podía delimitar con seguridad la región deprimida.

G) ANALISIS

A través de la variación de amplitudes de los diferentes componentes del PSS y del PC, se analizó el efecto de la estimulación cerebelosa durante la depresión de los núcleos VL y CVP. Estos potenciales eran almacenados en una grabadora de instrumentación Philips modelo ANA-LOG 7, y posteriormente se promediaban con una promediadora Nicolet M-1072. Los promedios se hacían aproximadamente cada 2 minutos antes, durante y después del efecto de la depresión en núcleos talámicos. El seguimiento regularmente comprendía 30 minutos como máximo. Las gráficas correspondientes se hacían en un graficador Plotomatic M-815. En especial se cuantificaron el componente N-1 del PSS y el componente N del PC, ya que en éstos

13.- RESULTADOS

Se consideraron 30 ratas en las cuales se pudo observar con claridad el punto de la microinyección y el efecto concomitante de la microinyección de KCL. En 11 ratas la microinyección se hizo en el núcleo VL; en 7 en el CVP; en 4 entre el VL y CVP y en 8 la microinyección se realizó por fuera de estos núcleos. Ver figura 10 la cual resume la localización de las microinyecciones aplicadas en especial para el VL y el CVP.

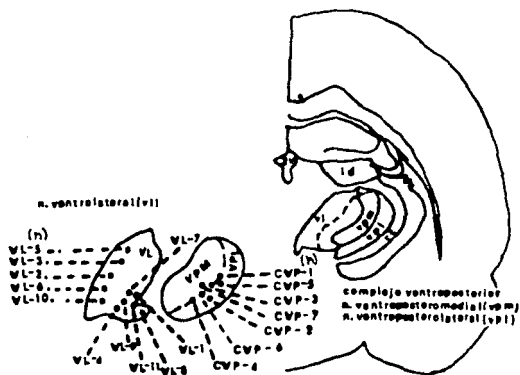
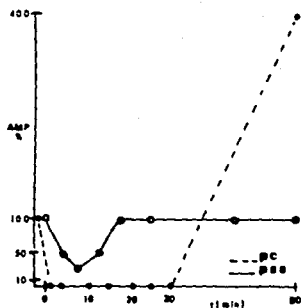
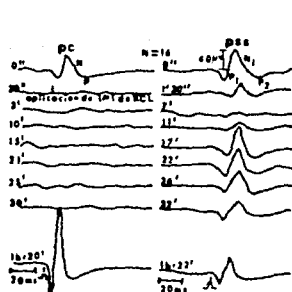


Figura 10. Se describe de una manera diagramática, en un corte transversal del cerebro de la ratona, la localización de los puntos considerados de la microinyección de KCL 1 M. El sitio de la microinyección es diferente en cada punto debido a errores estereotáxicos. VL (n), clave del animal con depresión en el núcleo VL. CVP (n), clave del animal con depresión en el núcleo CVP.

La narración de los resultados se dividirá de la siguiente manera: aplicación de KCL 1M en : Grupo (A) VL, Grupo (B) CVP, Grupo (C) entre CVP y VL y Grupo (D) otros núcleos.

A) APLICACION DE KCL 1 M EN EL NUCLEO VENTROLATERAL
TALAMICO

De los 11 casos considerados, se encontró que concomitantemente a la depresión transitoria del núcleo VL se produjo una depresión total del componente N del PC. Esta disminución fué estadísticamente significativa ($P < 0.01$), comparadas con la amplitud control; y en algunos casos el componente N-1 del PSS también se deprimió, aunque en este caso no fue significativa la variación con respecto a su control. Se encontró además que posterior a la depresión del PC había un proceso facilitante selectivo sobre este potencial pero no sobre el PSS. Estos resultados estan resumidos en la tabla 1. En las figuras 11, 12 y 13 se describe el efecto de la depresión en tres casos típicos.



- A -

- B -

Figura 11. A. En los primeros trazos de arriba, se encuentran representados los promedios típicos de las respuestas (N=16) del PC y PSS para el caso VL-3 en situación control (0 seg). En estos trazos se puede apreciar claramente los componentes característicos de cada potencial: el PC presenta un componente N con una latencia de 5 ms. y un componente P con una latencia de 10 ms. El PSS presenta un componente primario P-1 con una latencia de 7 ms, un componente N-1 con una latencia de 11 ms. y otro componente P-2 con una latencia de 19 ms. En los siguientes trazos se muestran los promedios obtenidos en

diferentes momentos después de aplicar 1 μ l de KCL en el núcleo VL. Nótese que a los 30 seg. después de la aplicación de KCL, el PC decrece en su totalidad. El PSS se decrementa pero no en la misma proporción como en el caso del PC. El PSS empieza a recuperarse pasados 11 min. y su amplitud original la recobra hasta los 17 min. Obsérvese que en este caso, el PC a los 30 min. no se ha recuperado. Después de una hora y veinte minutos este potencial presenta una facilitación del 400 % Nótese a su vez que esta facilitación no se observó en el PSS. Las flechas indican el momento de la estimulación eléctrica y el asterisco el momento de la aplicación de KCL.

B. En esta gráfica se muestra los datos normalizados de los cambios del componente N del PC y del componente N-1 del PSS. La gráfica lleva como unidades en la ordenada el por ciento de la amplitud del componente negativo y en la abcisa el tiempo en minutos. Se consideró el 100 % a la amplitud de los diferentes componentes en situación previa a la inyección de KCL. En la gráfica se observa que el PSS disminuye hasta un 70 % pero este se recupera en menos de 20 min mientras que el PC decrece hasta un 100 % y su recuperación es tardía (aprox. 35 min). Nótese a su vez la facilitación tardía del PC (82 min).

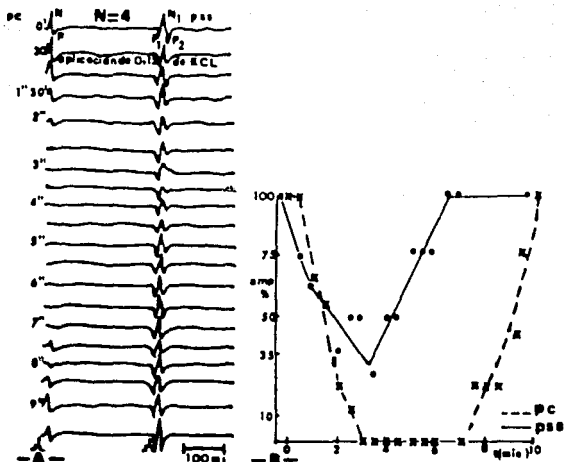


Figura 13. A. Al igual que en los anteriores ejemplos en este caso (rata VL-10) los primeros trazos son los controles (0 seg) del PC y PSS. En esta ocasión el volumen aplicado fue de 0.15 μ l. Nótese que a los 30 seg después de la aplicación, el PC no decrece, este lo hace hasta el minuto y medio, la recuperación parcial la presenta pasados 7 min y la recuperación total la presenta hasta los 9 min. Obsérvese que el PC no se facilitó. El PSS mantiene su amplitud original pasado un minuto y medio después de la aplicación del KCL, a los 3 min éste potencial decrece ligeramente y después de los 5 min mantiene casi constante su amplitud. Este potencial tampoco presenta facilitación. B. En la gráfica se observa claramente la evolución del componente N del PC y del componente N-1 del PSS. Al igual que las gráficas anteriores el PC es el que decrece en un 100 % y su recuperación es tardía (7.5 min); mientras que el PSS decrece parcialmente y su recuperación es temprana.

a) ANALISIS ESTADISTICO

En la tabla 1 se muestra de una manera agrupada el porcentaje del decremento en la amplitud del FC y del PSS cuando se deprimió núcleo VL. Se narra también el significado estadístico de la diferencia de las amplitudes de los dos potenciales.

TABLA 1

Rata #	DEPRESION FUNCIONAL TRANSITORIA EN EL NUCLEO VL	
	DISMINUCION MAXIMA DE LA AMPLITUD EN % DEL COMPONENTE N DEL PC.	DISMINUCION MAXIMA DE LA AMPLITUD EN % DEL COMPONENTE N-1 DEL PSS.
1		
2		
3	100 %	
4	100	
5	100	
6	100	80 %
7	100	45
8	100	58
9	100	64
10	100	66
11	100	55
	100	26
	100	57
	100	72
	X = 100	50
	SX = 0	80
		X = 59.4
		SX = 4.4
	SDX = 4.4	
	T = 9.2	

LATENCIA PROMEDIO DE DISMINUCION MAXIMA

PC (COMPONENTE N)	PSS (COMPONENTE N-1)
43 ± 0.5 SEG.	53 ± 0.46 SEG.

TIEMPO PROMEDIO DE LA DURACION DEL EFECTO DEPRESIVO

PC	PSS
6.0 ± 0.23 MIN.	3.0 ± 0.20 MIN.

En la columna de la izquierda se presenta a los animales considerados. En la columna del centro se muestra en porcentaje la disminución de la amplitud del componente N del PC con respecto a la situación control. Nótese que en todos los casos considerados se presenta una disminución del 100 % del PC. En la columna de la derecha se tiene como índice comparativo la disminución porcentual del componente N-1 del PSS con respecto al control. Este PSS presenta también un decremento, pero ésta disminución es aproximadamente del 60 % . Para saber si la disminución del PSS comparada con la del PC era o no significativa, se usó la prueba estadística T de Student. En la parte inferior del cuadro se presenta la media porcentual, el error standard, el error standard de la diferencia de las medias y el valor numérico de la prueba T de Student. Se obtuvo una $T = 9.26$, encontrando una diferencia significativa de $P < 0.01$. O sea que la aplicación del KCL en el VL provoca una depresión específica y localizada del PC. En los cuadros de abajo se presentan los tiempos promedio en que disminuye totalmente el PC a la vez del tiempo promedio de la disminución máxima del PSS. Obsérvese que el PC en promedio disminuye más rápido que el PSS. Además se presentan el tiempo promedio depresor tanto para el PC como el PSS. Obsérvese también

que este efecto depresor es el doble para el PC con respecto al PSS.

B) APLICACION DE KCL 1M EN EL COMPLEJO VENTROPOSTERIOR (CVP) TALAMICO

De la 30 ratas consideradas, en 7, la microinyeccción se efectuó en el CVP. En éstos se pudo observar una disminución de la amplitud del componente N-1 del PSS tras la aplicación de KCL. También se pudo observar una disminución en el PC, pero este decremento comparado con el del PSS, no fue significativo. Se encontró además que posterior a la depresión del PSS había un proceso facilitante selectivo sobre este potencial, pero no sobre el PC. Estos resultados estan resumidos en la tabla 2 y en particular en las figuras 14, 15 y 16.

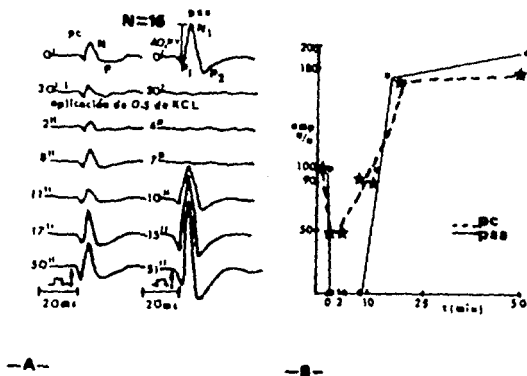


Figura 14. A. Se describen los registros obtenidos al apli-

gistros controles (0 seg) del PC y del PSS (para la rata CVP-6). En esta ocasión se aplicó 0.4 μ l de KCL en el CVP núcleo VPL y VPM). Al minuto y medio el PSS decrece máxizamente y a los 13 min recupera su amplitud original. En esta ocasión no se presentó una facilitación de éste potencial. El PC decrece al minuto y medio pero a los 4 min este potencial empieza a recuperarse. B. Notése que el PSS disminuye un 100 % en su amplitud y tarda un poco más en recuperarse (más de 20 min), mientras que el PC decrece parcialmente y su recuperación es más rápida (4 min).

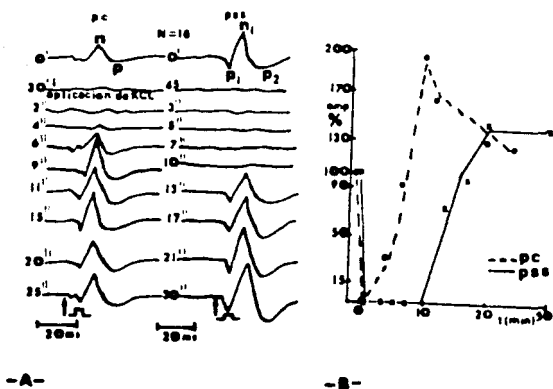


Figura 16. A. En este caso se aplicó 0.25 μ l de KCL en el CVP (núcleo VPL rata CVP-3). El tiempo cero son los controles. A los 30 seg después de la aplicación de KCL, se oservó que los poten-

ciales disminuyeron en su totalidad, pero a los 4 min después de la aplicación el PC empezó a recuperarse. Este PC a los 9 min presenta una facilitación (del 180 %). En cambio el PSS se recupera hasta los 13 min y a los 21 min este potencial se facilita (140 %). B. Se muestra la evolución del porcentaje de variación en la amplitud del componente N del PC y del componente N-1 del PSS. Se puede observar claramente como los dos potenciales decrecen en su totalidad pero el PC se recupera tempranamente, en cambio el PSS tarda más en recuperarse. Aunque es mayor la facilitación en el PC que en el PSS es evidente que el efecto depresor es topográficamente selectivo.

a) ANALISIS ESTADISTICO

En la siguiente tabla se muestra de una manera agrupada el decremento producido en el PSS y PC por la aplicación de KCL en el CVP. Se incluye también los valores de significancia estadística entre la variación de estos dos potenciales.

TABLA 2

DEPRESION FUNCIONAL TRANSITORIA EN EL CVP

Rata #	DISMINUCION MAXIMA DE LA AMPLITUD EN % DEL COMPONENTE N-1 DEL PSS.	DISMINUCION MAXIMA DE LA AMPLITUD EN % DEL COMPONENTE N PC.
1	100 %	50%
2	100	77
3	100	66
4	100	80
5	100	90
6	100	50
7	100	75
	X = 100 %	X = 69 %
	Sx = 0	Sx = 5.7
		SDx = 5.7
		T = 5.3

LATENCIA PROMEDIO DE DISMINUCION MAXIMA

PSS (COMPONENTE N-1)	PC (COMPONENTE N)
42 ± 0.47 SEG	51 ± 0.51 SEG.

TIEMPO PROMEDIO DE LA DURACION DEL EFECTO DEPRESOR

PSS	PC
9 ± 0.35 MIN.	4 ± 0.28 MIN.

En la columna de la izquierda se presenta el número de animales considerados. En la columna de en medio se muestra la disminución de la amplitud del componente N-1 del PSS, en porcentaje con respecto al control. Nótese que ahora el PSS disminuye hasta un

100 % . En la columna de la derecha se presenta la disminución de la amplitud del componente N del PC en porcentaje con respecto al control. Este PC se ve disminuido en un 69 % . En la parte inferior del cuadro se presenta la media, el error standard, la diferencia de estos errores y la prueba estadística utilizada. Se obtuvo un valor de $T = 5.28$ que como en el caso anterior se, encontró una diferencia significativa de $P < 0.01$, por lo que el efecto depresor se puede considerar que fue específico y localizado, en éste caso para el CVP. En los recuadros inferiores se tienen los tiempos promedio de la disminución total del PSS y el de la disminución máxima del PC. También se presentan los tiempos promedio de la duración del efecto de la depresión para el PSS y para el PC.

Al deprimir el núcleo VL o el CVP, el potencial que decrece rápidamente, es el que está en relación estrecha con la vía de transmisión, al igual la duración del efecto es mayor.

En resumen, podemos indicar que la depresión funcional transitoria provocada en el núcleo talámico respectivo provocará una depresión también selectiva del potencial inducido. De esta forma se puede deducir que en especial el PC en corteza cerebral es inducido a través del VL y no por colaterales del sistema sensorial.

C) APLICACION DE KCL 1M ENTRE EL CVP Y VL

En ocasiones por errores estereotáxicos la aplicación del KCL se realizó entre los núcleos CVP y VL, en particular 4 fueron los casos en los que se observó que el PC y PSS decrecían en su totalidad al mismo tiempo y la recuperación de los dos potenciales era simultánea.

D) APLICACION DE KCL 1 M EN OTROS NUCLEOS TALAMICOS

Al realizar los cortes histológicos se observó que en algunos casos el punto de la microinyección se encontraba por fuera de los núcleos VL y CVP, esto ocurrió en 8 ratas. En estos casos se observó que no había cambio alguno en la amplitud del PC y PSS.

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

14.- DISCUSION

En general los resultados indican que la depresión funcional transitoria (DFT) en el núcleo VL talámico tiene un efecto depresor selectivo sobre el potencial cerebeloso. Además se puede inferir que la vía de "propagación" del potencial cerebeloso es a través del núcleo VL, y no es producido por activación de la vía sensorial primaria. Queda claro a su vez, que el potencial cerebeloso representa un proceso originado en la corteza cerebelosa. Las inferencias anteriores quedan a su vez complementadas con los resultados obtenidos al provocar la DFT en el CVP talámico, ya que como se había mencionado en la hipótesis de trabajo, si la microestimulación de profundidad en la corteza cerebelosa provocara la activación a través de colaterales de la vía sensorial primaria, entonces el potencial cerebeloso se hubiera deprimido de forma significativa cuando se aplicaba el KCL en el CVP, lo cual no ocurrió.

El hecho que la aplicación del depresor en el núcleo VL provoque una depresión del PC, podría explicarse si se considerara el fuerte tono excitatorio que regularmente existe entre el VL y corteza sensoriomotora. De esta forma si el PC representa un proceso de desfacilitación de una gran población neuronal que se da en un " contexto " de un tono excitador, al disminuir este tono el proceso desfacilitante también sería menor y la amplitud del PC decrecería. La disminución de la amplitud del PC representaría pues, un proceso desfacilitante cuya magnitud, expresada como variación en la amplitud del potencial cerebeloso va a depender del tono excitador que halla en el sistema cerebelo -

tálamo-corteza cerebral.

Por otro lado, los resultados descritos por Allen y Tsukahara 1974; Rispal-Padel 1973 y 1987, entre otros, indicaron que la relación entre hemisferios cerebelosos y corteza sensoriomotora, es de tipo difusa. La estimulación y el registro de actividad en estos trabajos se hacían en la superficie del tejido nervioso o bien directamente hacia núcleos profundos cerebelosos. Con los métodos anteriores, podría producirse la activación excitatoria por difusión de la corriente a otras áreas nerviosas vecinas, por lo que los resultados obtenidos eran de acciones inespecíficas o difusas. La modificación de las técnicas de estimulación eléctrica y el registro de la actividad neuronal complementadas con la utilización de la técnica o método de degeneración de fibras y la técnica de marcaje con aminoácidos, hizo posible la proposición de un modelo topográfico somatotópico de tipo puntiforme desde núcleos profundos de cerebelo hasta corteza cerebral. Otros factores que han influido para proponer esta nueva descripción punto a punto en la relación corteza cerebelosa - corteza sensoriomotora son: A) La consideración de la organización somatotópica fraccionada descrita por Bower y col., (1981) en la rata, quienes indicaron que la forma, el tamaño y el número de proyecciones somatosensoriales en la corteza cerebelosa, en particular a los hemisferios, varía de individuo a individuo (ver introducción). B) El tipo de técnica de estimulación eléctrica empleada, que en este caso fue de profundidad (600 μm) a través de un microelectrodo de punta esférica. Con este tipo de electrodo, en el presente trabajo se ha

potencial cerebeloso se requiere que el sistema núcleos profundos-tálamo-corteza sensoriomotora exhiban una actividad tónica alta, de esta forma si se deprime esta vía, este potencial cerebeloso también decrecería, tal como se observó en este trabajo al deprimir el núcleo VL.

Sasaki y col., (1974), describieron un potencial cerebeloso al estimular directamente núcleos cerebelosos. Este potencial podía ser registrado en varias áreas de corteza cerebral (motora, sensorial y de asociación). Los parámetros de estímulo eléctrico utilizados en estos trabajos fueron mucho mayores a los utilizados en nuestro trabajo (mayores de 15 volts). Con esta intensidad de corriente y con el método de estimulación empleado (electrodos bipolares concéntricos) posiblemente se activaron diversos centros nerviosos vecinos ocasionando una respuesta difusa. Así pues, el potencial cerebeloso descrito por Sasaki difiere al narrado por Salgado y col., (1987). Por un lado el narrado por Sasaki tiene las siguientes características: a) el potencial es provocado por estimulación de núcleos profundos cerebelosos. b) este potencial es difuso. c) es de menor latencia (1.5 ms) y además no se consideró la organización somatotópica de proyecciones táctiles hacia corteza cerebelosa y la organización somatotópica a nivel de los núcleos profundos del cerebelo. Mientras que el potencial descrito por Salgado y col., (1987) presenta las siguientes características: a) el potencial es producido por estimulación de la corteza cerebelosa con el empleo del método de estimulación de profundidad. b) este potencial es topográficamente selectivo, no difuso o sea que uni-

camente se va a detectar en proyecciones táctiles homólogas de corteza sensoriomotora. c) es de mayor latencia (2 ms) y d) los parámetros de estimulación utilizados fueron menores (pulsos con una duración de 60 μ s, 350 a 400 μ a).

DEPRESIÓN INESPECIFICA SOBRE EL PSS CUANDO SE DEPRIMIO EL VL

En promedio se obtuvo una depresión del 60 % en la amplitud del PSS cuando se aplicó KCL en el VL. Sin embargo esta depresión no fue significativa ni tan notable como la depresión total (100%) del PC . Esta depresión parcial del PSS podría explicarse en términos de difusión del KCL sobre todo si se considera la cercanía topográfica entre estos núcleos talámicos. Es decir que los microvolúmenes de KCL inyectados en el núcleo VL podría deprimir de forma parcial algunas regiones del CVP. El proceso de difusión podría explicar también la latencia mayor para la observación del inicio de la depresión en el PSS. A su vez también la menor duración del efecto depresor en el PSS podría explicarse por el proceso inespecífico de difusión del KCL.

DEPRESION INESPECIFICA DEL PC CUANDO SE DEPRIMIO EL CVP

La depresión parcial en la amplitud del PC cuando se deprimió el CVP, como en el caso anterior podrían ser explicados también por procesos de difusión del KCL que alcanzaban parcialmente al núcleo VL. Aunque también en este caso esta depresión del PC no era significativa. Esta depresión parcial observada en el PC duraba un tiempo relativamente corto si se compara con la

duración de la depresión total del PSS, lo que también habla de la especificidad que tuvo la depresión localizada en el CVP sobre el PSS. La mayor latencia observada para el efecto depresor en el PC puede ser explicada también por la difusión del KCL.

SOBRE LOS PROCESOS DE FACILITACION TARDIA

La facilitación tardía observada en la amplitud de los potenciales PSS y PC cuando se deprimio previamente el CVP y el VL respectivamente, fue un resultado no esperado. No hemos encontrado en la literatura la narración de un proceso semejante posterior a la aplicación del KCL en algún otro núcleo o región de sistema nervioso. De cualquier forma esta facilitación también fue topográficamente selectiva, lo que indica en especial que la vía de " propagación " del PC se realiza a través del VL y no por colaterales de la vía somatosensorial primaria.

HALLAZGOS RECIENTES DE LA ORGANIZACION DE LA VIA SOMATOSENSORIAL HACIA HEMISFERIOS CEREBELOSOS

Mantle y Tracey (1987) han descrito recientemente, utilizando técnicas de marcaje y doble marcaje, que las neuronas trigeminales que proyectan hacia cerebelo constituyen una población diferente a la población de neuronas que proyectan hacia el CVP. Estas observaciones indicarían que la microestimulación de corteza cerebelosa provocaría además de la activación de fibras de células de Purkinje, una activación antidrómica hacia neuronas trigémino-cerebelosas exclusivamente y no hacia neuronas trigemino-talámicas. Con las evidencias anteriores se podría inferir que la desfacilitación observada en las células corticales por estimulación cerebelosa no es producida por procesos de refractoriedad de la vía sensorial primaria y que el potencial cerebeloso podría reflejar en realidad una acción desfacilitante momentánea .

15.- CONCLUSIONES

Los resultados indican:

- 1.- La técnica de depresión funcional transitoria se ha mostrado como una herramienta útil en la observación de cambios funcionales con carácter reversible en los núcleos talámicos ventrolateral y complejo ventroposterior.
- 2.- La depresión funcional transitoria del núcleo VL talámico deprime significativamente al PC y no así al PSS.
- 3.- La depresión funcional transitoria del CVP del tálamo deprimió significativamente al PSS y no al PC.
- 4.- De los resultados anteriores se puede inferir que el PC se "propaga" a través del VL del tálamo.
- 5.- Además se puede decir, que el PC representa una acción dinámica cerebelosa, de tipo desfacilitante y no representa una activación antidrómica de colaterales de la vía sensorial primaria con inducción posterior de estado refractario.
- 6.- Como este PC es topográficamente localizado los resultados obtenidos apoyan indirectamente el carácter no difuso en la relación hemisferios cerebelosos - corteza cerebral.
- 7.- Los procesos de facilitación tanto del PC como del PSS observados posteriormente al estado de depresión, aparte que merecen un estudio especial sobre sus mecanismos generadores, indican también la vía especial por el cual el PC se "propaga", es decir a través del VL y no del CVP.
- 8.- Habría que hacer más estudios para dilucidar si el PC pudiera representar una activación topográficamente selectiva de colaterales musgosas hacia núcleos profundos en especial hacia el núcleo dentado.

REFERENCIAS

Adrian, E.D. Afferent areas in the cerebellum connected with the limbs. Arch. Int. Physiol. 19:289-315. 1943. Citado por Fulton, F.J. Physiology of the nervous system. N. Y. Oxford University Press. 1944. pp. 520.

Allen, G.I. y Ohno, T. Responses of dentate neurons to inputs from cerebral cortex. Abstr. Soc. Neurosci. 3:153. 1973.

Allen, G.I., Azzena, G.B. y Ohno, T. Cerebellar Purkinje cell responses to inputs from sensorimotor cortex. Exp. Brain Res. 20:239-254. 1974.

Allen, G.I. y Tsukahara, N. Cerebrocerebellar communication systems. Physiol. Rev. 54:957-1006. 1974.

Allen, G.I. y Yin, T.C. Convergence of cerebral inputs onto dentate neurons in monkey. Exp. Brain Res. 32:152-170. 1978.

Angaut, P. Bases anatomo-fonctionnelles des interrelations cerebello-cerebrales. J. Physiol. Paris. 67:53-116. 1973.

Angaut, P., Cicirata, F. y Serapide, F. Topographic organization of the cerebellothalamic projection in the rat. An autoradiographic study. Neurosci. 15:389-401. 1985.

Aquino-Cias, J., Belceva, S., Bures, J. y Fifkova, E. The influence of thalamic spreading depression on cortical and reticular unit activity in the rat. Brain Res. 1:77-85. 1966.

- 1) Asanuma, H y Hunsperger, W.R. Functional significance of projecting from the cerebellar nuclei to the motor cortex in the cat. Brain Res. 98:73-82.1975.
- 2) Asanuma, C., Thach, W.T. y Jones, G. Anatomical evidence for segregated focal groupings of efferent cells and their terminal ramifications in the cerebello-thalamic pathway of the monkey. Brain Res. Rev. 5:267-297.1983a.
- 3) Asanuma, C., Thach, W.T. y Jones, G. Distribution of cerebellar terminations and their relations to other afferent terminations in the ventral lateral thalamic region of the monkey. Brain Res. Rev. 5:237-265.1983b.
- 4) Asanuma, C., Thach, W.T. y Jones, G. Cytoarchitectonic delineation of the ventral lateral thalamic region in the monkey. Brain Res. Rev. 5:219-235.1983c.
- 5) Avoli, M. y Gloor, P. The effects of transient functional depression of the thalamus on spindles and on bilateral synchronous epileptic discharges of feline generalized penicillin epilepsy. Epilepsia. 22:443-452.1981.
- 6) Azerad, J., Woda, A. y Albe-Fessard, D. Physiological properties of neurons in different parts of the cat trigeminal sensory complex. Brain Res. 246:7-21.1982.
- 7) Bannister, L.H. Sensory terminals of peripheral nerves. In D.N. London (Ed.), The peripheral nerve. pp.396-463. Chapman y Hall. London.1976. Citado por Paxinos, G. The rat nervous system. Australia. Academic Press. Vol.2.1985.

- 8) Bindman, L. y Lippold, O. The neurophysiology of the cerebral cortex. Londres, Edwards Arnold. 1981. pp. 87-94.
- 9) Boone, S.C., Nashold, B.S. Jr. y Wilson, W.P. The effects of cerebellar stimulation on the averaged sensory evoked responses in the cat. En: Cooper, Riklan y Snider. The cerebellum epilepsy and behavior. Plenum Press. N.Y. 1973. pp. 257-276.
- 10) Bower, J. M., Beermann, D.H., Gibson, J.M., Shambes, G.H. y Welker, W. Principles of organization of a cerebro-cerebellar circuit: Micromapping the projections from cerebral (S1) to cerebellar (granule cell layer) tactile areas of rats. Brain Behav. Evol. 18:1-18. 1981.
- 11) Bures, J., Buresova, O., Fifkova, E. y Rabending, G. Reversible deafferentation of cerebral cortex by thalamic spreading depression. Exp. Neurol. 12:55-67. 1965.
- 12) Cervetto, L., Marchesi, G.F. y Strata, P. Electrophysiological investigations on the pathways from cerebral cortex to the anterior lobe of the cerebellum. Arch. Ital. Biol. 107:85-104. 1969.
- 13) Chambers, W.W. y Sprague, J.M. Functional localization in the cerebellum I. Organization in longitudinal cortico nuclear zones and - their contribution to the control of posture both extrapyramidal and pyramidal. J. Comp. Neurol. 103:105-129. 1955a.
- 14) Chambers, W.W. y Sprague, J.M. Functional localization in the cerebellum II. Somatotopic organization in cortex and nuclei. Arch. Neurol. Psychiat. Chicago. 74:653-680. 1955b.

- 15) Chan-Palay, V. Cerebellar dentate nucleus. Organization cytology and transmitters. Springer. Berlin. 1977. Citado por Asanuma, Thach y Jones. Brain Res. Rev. 5:267-297.
- 16) Chan-Palay, V., Palay, S.L. y Wu, J.Y. Sagittal cerebellar microbands of taurine neurons: Immunocytochemical demonstration by using antibodies against the taurine-synthesizing enzyme cysteine sulfinic acid decarboxylase. Proc. Natl. Acad. Sci. 79:4221-4225. 1982. Citado por Ito, M. The cerebellum and neuronal control. N.Y. Raven Press. 1984. pp. 180-182.
- 17) Chan-Palay, V., Palay, S.L. Cerebellar cortex. N.Y. 1974. pp. 1-10
- 18) Cicirata, F., Angaut, P., Cione, M., Serapide, F. y Papal, A. Functional organization of thalamic projections to the motor cortex: An anatomical and electrophysiological study in the rat. Neurosci. 19: 81-99. 1986.
- 19) Cooke, J.D., Larson, B., Oscarsson, O. y Sjolund, B. Organization of afferent connections to cuneocerebellar tract. Exp. Brain Res. 13:359-377. 1971.
- 20) Denny-Brown, D., Eccles, J.C. y Liddell, E.G. Observation on electrical stimulation of the cerebellar cortex. Proc. Roy. Soc. 104:518-536. 1929.
- 21) Deschenes, M. y Hammond, C. Physiological and morphological identification of ventrolateral fibers relaying cerebellar information to the cat motor cortex. Neurosci. 5:1137-1141. 1980.

- 31) Fulton, F.J. Physiology of the nervous system. N.Y. Oxford University Press. 1949. pp. 506-556.
- 32) Gellman, R.S. y Miles, F.A. A new role for the cerebellum in conditioning? Trends. NeuroSci. 8:181-182. 1985.
- 33) Hall, R. D. y Lindholm, E.P. Organization motor and somatosensory neocortex in the albino rat. Brain Res. 66:23-38. 1974.
- 34) Ito, M. The cerebellum and neuronal control. N.Y. Raven Press. 1984. pp. 11-182.
- 35) Jansen, J. y Brodal, A. Experimental studies on the intrinsic fibers of the cerebellum. II. The corticonuclear projection. J. Comp. Neurol. 73:267-321. 1940.
- 36) Jansen, J. Jr. Afferent impulses to the cerebellar hemisphere from the cerebral cortex and certain subcortical nuclei. Act. Scand. 143:1-99. 1957.
- 37) Kling, A., Steinberg, D., Berman, D. y Berman, A.J. Behavioral interaction in social-deprivation-reared Macaca mulatta: Effects of cerebellar lesions on aggressive and affiliative behaviors. J. Med. Primatol. 8:18-28. 1979.
- 38) Larsell, O. Anatomy of the nervous system. N.Y. Appleton Century. 1942. pp. 203.
- 39) Larsell, O. y Jansen, J. The comparative anatomy and histology of the cerebellum. The human cerebellum, cerebellar connections and cerebellar cortex. Minneapolis. University of Minnesota Press. 1972. pp. 268.

- 40) Lopez, A. Anatomia funcional del sistema nervioso. Mexico. Limusa. 1979. pp. 437-465.
- 41) Mantle, L.A. y Tracey, D.J. Somatosensory nuclei in the brainstem of the rat: Independent projection to the thalamus and cerebellum. J. Comp. Neurol. 255:259-271. 1987.
- 42) Marani, E. y Voogd, J. An acetylcholinesterase band-pattern in the molecular layer of the cat cerebellum. J. Anat. 124:335-345. 1973. Citado por Ito, M. The cerebellum and neuronal control. N.Y. Raven Press. 1984. pp. 180-182.
- 43) Massion, J. y Rispal-Padel, L. Spatial organization of the cerebello-thalamic-cortical pathway. Brain Res. 40:61-65. 1972.
- 44) Nakai, M. Electrical stimulation of cerebellar fastigial nucleus increases cerebral cortical blood flow without change in leveal metabolism evidence for an intrinsic system in brain for primary vasodilation. Brain Res. 260:35-50. 1983.
- 45) Nulsen, F.E., Black, S.P. y Drake, C.G. Inhibition and facilitation of motor activity by the anterior cerebellum. 1948. Citado por Fulton, F.J. Physiology of the nervous system. N.Y. Oxford University Press. 1949. pp. 520-522.
- 46) Paxinos, G. The rat nervous system. Australia. Academic Press. 1985. Vol. 1 y 2.
- 47) Paxinos, G. y Watson, Ch. The rat brain in stereotaxic coordinates. Australia. Academic Press. 1982.

- 48) Poggio, G.F. y Mountcastle, V.B. The functional properties of ventrobasal thalamic neurons studied in unanesthetized monkeys. *J. Neurophysiol.* 26:775-806.1964. Citado por Asanuma, C., Thach, W. y Jones, E. *Brain Res. Rev.* 5:267-297.
- 49) Ranson, S.W. y Clark, S.L. Anatomía del sistema nervioso. México. Interamericana. 1963.
- 50) Rispal-Padel, L., Massion, J. y Grangetto, A. Relations between the ventrolateral thalamic nucleus and motor cortex and their possible role in the control organization of motor cortex. *Brain Res.* 60: 1-20.1973.
- 51) Rispal-Padel, L., Harnois, C. y Troceni, D. Converging cerebellofugal inputs to the thalamus. *Exp. Brain Res.* 68:47-58.1987.
- 52) Salgado, A., Campos, P y Gómez, V.H. Efectos de la microestimulación de corteza cerebelosa sobre la actividad de corteza somatosensorial de la rata. *Mem. Cong. Nac. Cien. Fisiol.* 26: C.50. 1983.
- 53) Salgado, A y Escobar, C. Proyecciones somatosensoriales colindantes al campo de proyección del miembro anterior en el lóbulo paramediano de la rata. *Mem. Cong. Nac. Cien. Fisiol.* 27: C.72.1984.
- 54) Salgado, A y Falcón, A. Modificación del potencial somatosensorial por microestimulación de corteza cerebelosa. *Mem. Cong. Nac. Cien. Fisiol.* 29: 147.1986.

- 55) Salgado, A., Falcón, A y Velázquez, E. Efectos de la lesión del núcleo ventrolateral del tálamo sobre la acción inhibitoria cerebelosa en los potenciales somatosensoriales en la rata. Mem. Cong. Nac. Cien. Fisiol. 30: A.52.1987.
- 56) Salgado, A., Falcón, A y Velázquez, E. Efectos de la depresión localizada del lóbulo paramediano de cerebelo sobre el potencial somatosensorial cortical. Mem. Cong. Nac. Cien. Fisiol. 31: C.178.1988.
- 57) Sasaki, K., Kawaguchi, S., Matsuda, Y. y Mizuno, N. Electrophysiological studies on cerebello-cerebral projections in the cat. Exp. Brain Res. 16:75-88.1972.
- 58) Sasaki, K., Matsuda, Y., Oka, H. y Mizuno, N. Thalamocortical projection for recruiting and spindling-like response in the parietal association cortex. Exp. Brain Res. 22:87-96.1975.
- 59) Sasaki, K., Kawaguchi, S., Oka, H., Sakai, M. y Mizuno, N. Electrophysiological studies on the cerebello-cerebral projection in monkeys. Exp. Brain Res. 24:195-207.1976.
- 60) Schultz, W., Montgomery, E. B. Jr. y Marini, R. Stereotyped flexion of forelimb and hindlimb to microstimulation of dentate nucleus in monkeys. Brain Res. 107:151-155.1976.
- 61) Shambes, G. M., Beerman, D. H. y Welker, W. Multiple tactile areas in cerebellar cortex: Another patchy cutaneous projections to granule cell columns in rats. Brain Res. 157:123-128.1978a.

- 62) Shanbes, G.M., Gibson, J.M. y Welker, W. Fractured somatotopy in granule cell tactile areas of rat cerebellar hemispheres revealed by micromapping. *Brain Res. Evol.* 15:94-140. 1978b.
- 63) Snider, R.S. y Stowell, A. Evidence of a representation of tactile sensibility in the cerebellum of the cat. *Fed. Proc.* 84:82. 1942.
- 64) Snider, R.S. y Stowell, A. Receiving areas of the tactile auditory and visual system in the cerebellum. *J. Neurophysiol.* 7:331-358. 1944.
- 65) Stanton, G.B. Topographical organization of ascending cerebellar projection from the dentate and interposed nuclei in Macaca mulatta: An anterograde degeneration study. *J. Comp. Neurol.* 190:699-731. 1980.
- 66) Stowell, A. y Snider, R.S. Evidence of a representation of auditory sensibility in the cerebellum in the cat. *Fed. Proc.* 1:84. 1942.
- 67) Strick, P.L. Anatomical analysis of ventrolateral thalamic input to primate motor cortex. *J. Neurophysiol.* 39:1020-1031. 1976.
- 68) Sugimoto, T., Mizuno, N. y Itoh, K. An autoradiographic study on the terminal distribution of cerebellothalamic fibers in the cat. *Brain Res.* 215:29-47. 1981.
- 69) Thach, W.T. y Jones, E.G. The cerebellar dentatothalamic connection: Terminal field, lamellae, rods and somatotopy. *Brain Res.* 169:168-172. 1979.

- 70) Uno, M., Yoshida, M. y Hirota, I. The modo of cerebello-thalamic relay transmission investigated with intracellular recordings from cells of the ventrolateral nucleus of cats thalamus. *Exp. Brain Res.* 10:121-139.1970.
- 71) Watson, P.J. Monomotor functions of the cerebellum. *Psychological Bulletin.* 85: 944-967.1978.
- 72) Welker, C. Receptive fields of barrels in the somatosensory neocortex of the rat. *J. Comp. Neurol.* 166:173-190.1976. Citado por Paxinos, G. The rat nervous system. Australia. Academic Press. 1985. Vol. 2.
- 73) Welker, C. y Sinha, M.M. Somatotopic organization of Sm(II) cerebral neocortex in albino rat. *Brain Res.* 37:132-136.1972. Citado por Paxinos, G. The rat nervous system. Australia. Academic Press. 1985. Vol. 2.
- 74) Wise, S.P. y Jones, E.G. Cells of origin and terminal distribution of descending projections of the rat somatic sensory cortex. *J. Comp. Neurol.* 175:124-158.1977.
- 75) Zilles, K., Zilles, B. y Schleicher, A. A quantitative approach to ytoarchitectonics. VI. The control patterns of the cortex of the albino rat. *Anat. Embryol.* 159:335-360.1980.