

00361 19 73



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSTGRADO

ANALISIS MORFOMETRICO DEL TECTUM  
OPTICO DE EMBRIONES DE POLLO  
(*Gallus domesticus*)

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA)  
PRESENTA

MARCO ANTONIO MARTINEZ AVILA

MEXICO, D. F.

1993

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **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.

## RESUMEN

En virtud de la importancia que tienen los factores neurotróficos hormonales y no hormonales en el desarrollo del sistema nervioso durante la embriogénesis, la presente tesis tiene como objetivo utilizar el modelo de desafrentización por encefalotomía parcial en embriones de pollo (*Gallus domesticus*) y demostrar los efectos de la ausencia de factores estimulantes procedentes de la hipófisis y de los globos oculares sobre la estructura laminada del tectum óptico. Para ello se realizó el estudio morfométrico de preparaciones de Golgi Cox en la estructura tectal de embriones de pollo de 16 días de incubación, los que se distribuyeron en 5 grupos: animales que no recibieron ningún tratamiento; animales que fueron hipofisectomizados por decapitación parcial desde el segundo día de incubación; otro grupo con embriones hipofisectomizados y transplantados con el primordio de la hipófisis en la membrana corioalantoidea; un cuarto grupo con animales sin hipofisectomizar a los que se les administraron estrógenos; y finalmente un quinto grupo con embriones con hipofisectomía y estrógenos. El estudio morfométrico consistió en hacer mediciones de los estratos tectales (*stratum griseum et fibrosum superficiale*; *stratum griseum centrale*; *stratum album centrale*; *stratum griseum et fibrosum periventriculare*) y del grosor del tectum óptico en dibujos realizados con cámara lúcida en los planos rostral medial y caudal. Los datos fueron contrastados por medio de las pruebas de análisis de varianza y de Tukey entre los grupos experimentales y controles, entre planos de corte, así como entre sexos. Se observó que el tectum óptico de los machos intactos aumenta tanto o más que el de las hembras en respuesta a los estrógenos. Se pudo apreciar también que la hipofisectomía redujo de manera significativa el grosor de los estratos tectales en machos y en hembras. El tratamiento con estrógenos tuvo efectos tróficos significativos comparado con el grupo de animales ransplantados con del primordio hipofisario el cual incluso, tuvo efecto hipotrófico sumado al de la hipofisectomía. Finalmente se apreció mayor reactividad al manejo experimental en las áreas rostral y medial en relación con la zona caudal del tectum óptico, de igual manera el *stratum griseum et fibrosum superficiale* mostró mayores efectos tróficos por los manejos experimentales que el resto de los estratos principalmente al compararse con el *stratum griseum et fibrosum periventriculare*. Es clara la importancia de los factores tróficos procedentes de la hipófisis, así como de los estrógenos, asociado a la acción del eje hipotalámico, hipofisario sobre el desarrollo del sistema nervioso central y en particular del tectum óptico, tanto en machos como en hembras.

## INDICE

	Página
I. Introducción.	11
I.1. Tectum óptico.	11
I.1.1. Mieloarquitectura.	12
I.1.2. Fisiología del receptor del tectum óptico.	15
I.1.3. Respuestas tectales al estímulo visual en movimiento.	15
I.1.4. Neurotransmisores del tectum óptico.	15
I.1.5. Ciclo celular, proliferación, diferenciación y migración.	17
I.2. Estructura histológica del tectum óptico de pollo.	17
I.2.1. Stratum opticum, (SO).	18
I.2.2. Stratum griseum et fibrosum superficiale, (SGFS).	18
I.2.3. Stratum griseum centrale, (SGC).	24
I.2.4. Stratum album centrale, (SAC).	24
I.2.5. Stratum griseum periventriculare, (SGP).	25
I.2.6. Stratum fibrosum periventriculare, (SFP).	25
I.2.7. El epéndima.	25
I.3. Desarrollo citoarquitectónico del tectum óptico de pollo.	25
I.3.1. Día 4, periodos 25 y 26.	27
I.3.2. Día 6, periodos 28,29 y 30.	29
I.3.3. Días 7 y 8, periodos 33 y 34.	29
I.3.4. Día 10, periodo 36.	30
I.3.5. Día 12, periodo 38.	32
I.3.6. Día 14, periodo 40.	34
I.3.7. Días 15 y 16, periodos 41 y 42.	35
I.3.8. Día 18, periodo 44.	36
I.4 Tectum óptico en otros vertebrados.	36
I.4.1. Tectum óptico de agnatos.	36
I.4.2. Tectum óptico en elasmobranquios.	39
I.4.3. Tectum óptico en teleosteos.	39
I.4.4. Tectum óptico en anfibios.	41

I.4.5. Tectum óptico en reptiles.	41
I.4.6. Colliculus superior en mamíferos.	45
I.5. Acción de la testosterona sobre la maduración neuronal de las aves.	48
I.6. Objetivos e hipótesis.	51
II. Material y métodos.	52
II.1. Embriones de pollo.	52
II.2. Diseño experimental.	52
II.2.1. Grupos control.	52
II.2.2. Grupos con encefalectomía parcial.	53
II.2.3. Embriones de pollo transplantados.	54
II.3. Obtención y procesamiento del material histológico.	54
II.4. Elaboración de dibujos con la cámara lúcida.	55
II.5. Análisis estadístico.	57
III. Resultados.	58
III.1. Observaciones cualitativas.	58
III.2. Observaciones cuantitativas.	58
III.2.1. Comparaciones entre los grupos control y los experimentales.	58
III.2.2. Análisis de las regiones rostral, medial y caudal del tectum óptico.	64
IV. Discusión.	78
V. Conclusiones.	83
VI. Referencias bibliográficas.	84

## I. INTRODUCCION

Las aves han sido utilizadas en numerosos estudios desde los trabajos de Hamburger (1951) sobre la neurogénesis del sistema nervioso central (SNC); en observaciones conductuales de la discriminación visual; en el aprendizaje y en la conducta instintiva (Zeigler, 1963). En las investigaciones anatómicas y fisiológicas del sistema visual, se ha estudiado la retina (Karten y cols., 1973); el tectum óptico (Cowan y cols., 1961), las conexiones en el cerebro medio (Huber y Crosby, 1929; Karten y Revzin 1966) y con el telencéfalo (Powell y Cowan 1961), describiéndose una vía indirecta retino-talámica, de la retina al tectum óptico, al núcleo rotundus talámico y al ectoestriado (Karten y Revzin 1966 y 1967). Se ha encontrado que los campos de las células del núcleo rotundus son grandes, y proyectan a la "wulst" visual, en el telencéfalo dorsal. Así la vía tecto-rotundo-ectoestriatal, es considerada análoga de la proyección genículo-cortical de los mamíferos (Revzin, 1969, Karten y cols., 1973). Por otra parte, la decusación completa del patrón retino-tectal, ha resultado en una preparación ideal experimental en los estudios de la enucleación en donde se analizan las proyecciones de los nervios retinales contralaterales (Hayes y Webster, 1975)

### I.1 TECTUM OPTICO.

Se le define como el centro sensorial de correlación funcional en la vía visual. Estructuralmente el tectum óptico es una región laminada bien definida, que forma la porción externa del lóbulo óptico, el cual lo conforman el pretectum, el complejo spiriforme, el núcleo del istmo y la formación reticular mesencefálica (Hunt y Brecha 1984). Desde el punto de vista citoarquitectónico, el tectum óptico, en las aves, está formado por distintas capas de células y fibras, cuyo arreglo es variado en cada una de las familias de aves estudiadas (Reperant 1973). Desde 1911, Santiago Ramón y Cajal consideró 15 capas, en orden progresivo empezando desde la capa más externa, posteriormente Hubel y Crosby en 1933a, 1933b, identificaron las mismas 15 capas en cerebros de reptiles y aves. Sin embargo, desde 1945 Jungherr propuso 6 capas y Cowan y cols. en 1961 nominaron cinco capas como: Capa I, compuesta por el *stratum opticum* (SO), el cual es el más superficial de las capas tectales y se encuentra formado por los axones de entrada de las células

gangliónicas retinales; la capa II es el *stratum griseum et fibrosum superficiale* (SGFS), es una capa heterogénea formada a su vez por 10 subcapas celulares y plexiformes, nominadas por orden alfabético de la a a la j siendo el sitio de aferencias ópticas; la capa III, el *stratum griseum centrale* (SGC), consiste de una población homogénea de células multipolares grandes cuyos axones salen del tectum a través de la capa IV el *stratum album centrale* (SAC), compuesto principalmente de los axones eferentes tectales y del sistema aferente, además de una población escasa de células grandes multipolares. La capa V, el *stratum griseum periventriculare* (SGP), es una capa celular, localizada en el límite del ventrículo tectal, ubicado en la región dorsal del lóbulo óptico (Fig. 1). La nomenclatura de las capas se ha basado en los estudios de la disposición de los cuerpos celulares dentro del tectum óptico y por la distribución de las dendritas de las células que componen cada capa. Los estudios del tectum óptico han sido realizados en cerebros de aves impregnados con el método de Golgi, desde Cajal, en 1891, Bellonci, 1883, Ris, 1899, hasta los trabajos de LaVail y Cowan, 1971; Hunt y Kunzle, 1976a y Hunt y col. 1977, entre otros, y han clasificado tres tipos de neuronas en el tectum óptico de las aves: las neuronas de tipo radial, horizontal y multipolar. A las células horizontales se les ha encontrado principalmente en la capa I, y cuyas dendritas corren paralelas al SO. Las células radiales se localizan en las capas más profundas, y cuyo axón y árbol dendrítico está orientados a lo largo del axis radial del tectum, perpendicular al SO. Las neuronas multipolares se localizan en las partes más profundas del tectum óptico cuyas dendritas se distribuyen diagonalmente a lo largo y ancho de las capas tectales. Las células multipolares terminan en un arreglo radial del tectum (pudiéndose considerar tanto multipolares o radiales, según la configuración de su árbol dendrítico), (Fig. 2). El tectum óptico es un sistema organizado de una manera radial, así el tipo de neurona radial se localiza en distintas formas en la capa II, son el origen de las proyecciones eferentes hacia los núcleos del istmo pretectal, lentiforme mesencefálico, *parageniculatus*, substancia gris y al tálamo ventral (Hunt y Kunzle, 1976).

### I.1.1. MIELOARQUITECTURA

Bruesch y Arey en 1942 con estudios de microscopia de luz del tectum óptico, concluyeron que las fibras nerviosas del pichón, el pato, el pollo y el canario son mielinizadas. Estimaron el total en menos de un millón de fibras para el pichón y

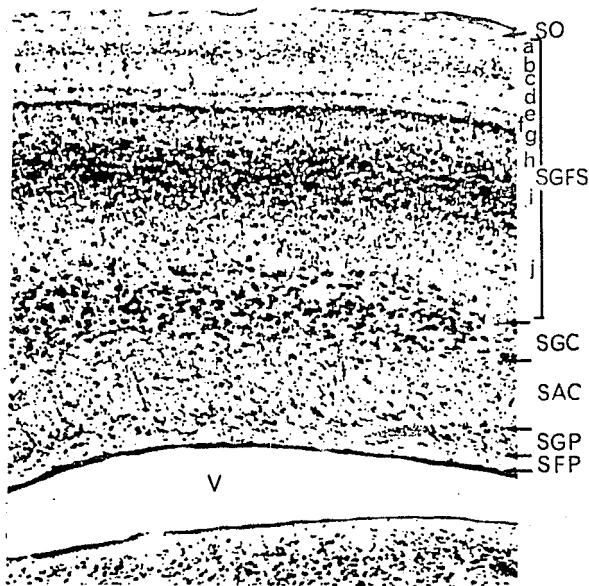


Fig. 1 Fotomicrografía de la porción central del tectum óptico del pollo a los 6 días teñido con tionina, en donde se ilustra la organización citoarquitectónica general. Los seis estrata principales son: *stratum opticum* (SO); *stratum griseum et fibrosum superficiale* (SGFS) con 10 subcapas (a-j); *stratum griseum centrale* (SGC); *stratum album centrale* (SAC); *stratum griseum periventriculare* (SGP); *stratum fibrosum periventriculare* (SFP) y el ventrículo (V). Esquema modificado de La Vail y Cowan (1971).



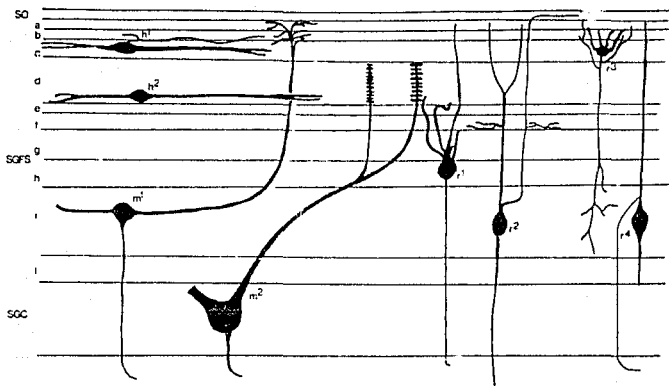


Fig. 2 Tipos de neuronas del tectum óptico de pollo: horizontales ( $h^1$ ,  $h^2$ ); radiales ( $r^1$ ,  $r^2$ ,  $r^3$ ,  $r^4$ ) y multipolares ( $m^1$ ,  $m^2$ ). SO, *stratum opticum*; SGFS, *stratum griseum et fibrosum superficiale*; SGC, *stratum griseum centrale*. Modificado de Van Gehuchten (1982); Hunt y Künzle (1976a) y Hunt et al. (1977).

alrededor de 400 mil para las otras tres especies. Sin embargo este concepto ha cambiado por los estudios de Binggeli y Paule (1969) quienes han encontrado 2 millones 380 mil fibras del nervio óptico en el pichón, además han reportado que el nervio óptico está formado por alrededor del 30% de fibras no mielinizadas de diámetro menor. Este porcentaje es mayor que el encontrado en el nervio óptico de los mamíferos (Kupfer y cols., 1967), siendo el tamaño de las fibras menor. Adicionalmente los estudios de electrofisiología, indican que las velocidades de conducción de las fibras mielinizadas del tectum óptico de *Gallus domesticus* es de 30 a 45 metros por segundo (Cragg y col, 1954). Este mismo autor propone gradientes tangenciales positivos o negativos desde las dendritas superficiales a los somas y de negativos a positivos en las capas profundas del tectum óptico (Fig. 3).

### **I.1.2. FISILOGIA DEL RECEPTOR DEL TECTUM OPTICO.**

Varios autores (Hughes y Pearlman 1974, Cotter 1976, entre otros) han mostrado que el estímulo visual activa las unidades en ambas capas superficiales (SO y SGFS) y en las profundas (SGC y SAC) del tectum. Los registros de las unidades profundas están también influenciadas por los estímulos somestésicos y auditivos (Cotter, 1976).

### **I.1.3. RESPUESTAS TECTALES AL ESTIMULO VISUAL EN MOVIMIENTO.**

Las neuronas de los colículos superiores de las aves como las de los mamíferos, responden de manera óptima y seguida a blancos visuales por campos receptivos (Cotter, 1976). Las respuestas a un estímulo estacionario, se presenta como descargas en ráfaga en células "on" "off".

### **I.1.4. NEUROTRANSMISORES DEL TECTUM OPTICO.**

Las diversas técnicas histológicas, inmunohistológicas o de fluorescencia han permitido el estudio de los neurotransmisores específicos liberados por la terminal axonal (Iversen y Shon, 1973; Hökfelt y Ljunfdahal, 1975); las enzimas degradantes (Silver, 1967) o los receptores (Chan-Palay, 1978). Para la visualización directa de

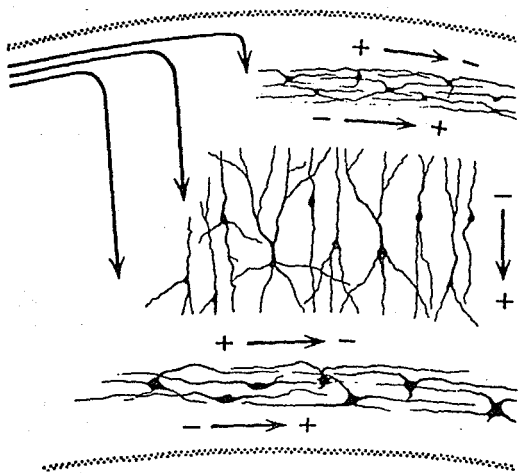


Fig. 3 Diagrama de la hipótesis de Cragg (1954) para los gradientes de distribución de impulsos a través de las 3 capas de neuronas principales del tectum óptico.

catecolaminas y serotonina se han usado técnicas de histofluorescencia (Aghajanian y cols., 1975).

El tectum óptico de las aves es un buen modelo experimental, porque ofrece varias ventajas en la localización y forma de manifestación de los neurotransmisores dentro del SNC. Es una estructura de tamaño grande, accesible *in ovo* y en adulto, además, por ser multilaminada, ofrece una serie de posibilidades en la organización celular por el tipo de marcaje, pero la mejor ventaja es de ser el modelo de vía retiniana completamente cruzada (Cowan y cols., 1961), que sirve de control para las mediciones de los patrones contralaterales de inervaciones retino-ectales. Por ejemplo varios estudios realizados por Hunt y cols., 1976; Hunt y Kunzle 1976a, 1976b, han caracterizado el tipo de neurotransmisor liberado por el axón terminal retino-ectal, no sólo del tectum óptico sino de todo el SNC de las aves, además es un modelo ideal en el estudio de la neurogénesis, la proliferación, la migración y la diferenciación neuronales.

#### **I.1.5. CICLO CELULAR, PROLIFERACION, DIFERENCIACION Y MIGRACION.**

Son característicos los estudios de neurogénesis en aves, no sólo del tectum óptico, sino también del SNC en relación a la proliferación, migración y diferenciación neuronales. Los estudios *in vitro* de Palacios y cols. en 1974, realizados en agregados celulares de cerebro de pollo de 10 días y cultivados por 6 días, han mostrado la diferenciación de los tipos celulares, de la orientación y la ramificación axonales y del grado de maduración neuronal, comparados con los tipos celulares de edad similar *in situ*, esta metodología ha permitido un diseño experimental para el estudio tanto de las diferentes poblaciones celulares como de su fenotipo.

#### **I.2. ESTRUCTURA HISTOLOGICA DEL TECTUM OPTICO DEL POLLO.**

De acuerdo con Huber y Crosby (1929); Jungherr (1945) y Cowan et al. (1961) el tectum óptico del pollo consiste de 6 grandes estratos, los cuales han sido descritos a partir de la superficie pial hacia el interior: 1) *stratum opticum* (SO)

conteniendo fibras del tracto óptico; 2) *stratum griseum et fibrosum superficiale* (SGFS) que corresponde a la zona principal de células y fibras del tectum y a su vez puede dividirse en 10 láminas; 3) *stratum griseum centrale* (SGC), en el que se localizan las principales neuronas aferentes; 4) *stratum album centrale* (SAC), formado principalmente por fibras eferentes mielinizadas del tectum, 5) *stratum griseum periventriculare* (SGP) y 6) *stratum fibrosum periventriculare* (SFP). Donde hay ventrículo se presenta la capa ependimaria (Fig. 1).

### **I.2.1. STRATUM OPTICUM (SO).**

La capa más superficial del tectum está formada por fibras mielinizadas del tracto óptico intercaladas con células gliales. Debido a que las fibras del tracto óptico penetran al tectum cerca de su zona rostroventral y se esparcen lateralmente sobre su superficie hacia el polo caudomedial, el grosor del SO y la orientación de las fibras varía con el plano de sección y de nivel a nivel. En cortes frontales las fibras son vistas en secciones transversales cerca de la mitad del tectum, pero se hacen progresivamente más oblicuas conforme se procede lateralmente o hacia sus extremos rostral y caudal. Las fibras del tracto óptico son extremadamente finas, miden entre 0.5 y 0.1  $\mu\text{m}$  de diámetro y penetran directamente en el SGFS en donde se ramifican (Fig 4).

### **I.2.2. STRATUM GRISEUM ET FIBROSUM SUPERFICIALE (SGFS).**

Es la capa más ancha, de naturaleza celular y plexiforme y puede ser subdividida fácilmente en 10 láminas designadas desde la a hasta la j de acuerdo con Cowan et al., 1961.

**LAMINA A.** La capa más superficial del SGFS se localiza justo bajo el SO y está formada por una banda estrecha de células cuyo diámetro es aproximadamente de 10 a 15  $\mu\text{m}$  y son de forma estrellada sin orientación específica, sin embargo las dendritas de las células más profundas en esta capa están orientadas de manera horizontal en el plano paralelo a la superficie pial. Las dendritas de las células estrelladas se extienden tanto dentro del SO como dentro de la lámina subyacente B, sus axones pasan a través de la lámina B y se mezclan con otras fibras de la lámina

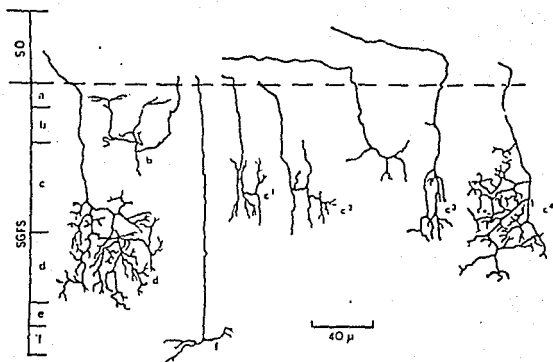


Fig 4 Dibujos con cámara lúcida de fibras retinianas que emergen del *stratum opticum* (SO) hacia las láminas externas (b, c, d, y f) del *stratum griseum superficiale* (SGFS), modificado de LaVail y Cowan, 1971.

C. Las dendritas y axones de las células horizontales se ramifican localmente dentro de la lámina A (Fig. 5).

**LAMINA B.** Esta capa relativamente libre de células, la cual mide cerca de 30  $\mu\text{m}$  de ancho en muchas partes del tectum, consiste principalmente de procesos dendríticos de capas superficiales y profundas a ésta y fibras retinianas que pasan a partes más profundas del SGFS (Fig. 5).

**LAMINA C.** Esta es una capa celular prominente de cerca de 40 a 50  $\mu\text{m}$  de ancho, en la cual las neuronas están unidas en pequeños grupos. Se identifican dos tipos celulares a este nivel: la mayoría de las células son pequeñas y fusiformes, con dendritas que ascienden hacia la lámina B y axones que pasan hacia las capas más profundas del SGFS; un número escaso de células son de tamaño medio presentan dendritas dispuestas horizontalmente dentro de la lámina o descienden hacia las capas E y F, y los axones ascienden alcanzando la lámina superficial A. Un número significativo de fibras del SO terminan a este nivel, generalmente en un espacio cilíndrico de cerca de 50  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. 5).

**LAMINA D.** Esta es una zona plexiforme más amplia, varía de casi 40  $\mu\text{m}$  en la región medial del tectum a cerca de 90  $\mu\text{m}$  en la región ventrolateral. Además de las fibras del SO y aquellas provenientes de la lámina C, esta capa contiene muchas de las dendritas apicales de las células piriformes presentes en la lámina E, G, H, e I, también contiene un pequeño número de neuronas de tamaño medio orientadas horizontalmente con ramificación dendrítica muy amplia, que frecuentemente se extienden por casi 500  $\mu\text{m}$  además de escasas neuronas pequeñas (Fig. 5).

**LAMINA E.** Es estrecha y se distingue de las demás láminas celulares del tectum, porque en varias regiones está formada por una o dos células piriformes de grosor las cuales están generalmente reunidas en grupos aislados de 4 a 6 células. Las dendritas principales de las células se extienden superficialmente hasta la capa C, sus axones pasan hacia las capas profundas del SGFS (Fig. 5)

**LAMINA F.** Es la más estrecha de las capas plexiformes del SGFS Además de las dendritas de las células de las láminas adyacentes que la atraviesan, esta capa contiene dos tipos de procesos axonales. Una clase representa la porción terminal de

C. Las dendritas y axones de las células horizontales se ramifican localmente dentro de la lámina A (Fig. 5).

**LAMINA B.** Esta capa relativamente libre de células, la cual mide cerca de 30  $\mu\text{m}$  de ancho en muchas partes del tectum, consiste principalmente de procesos dendríticos de capas superficiales y profundas a ésta y fibras retinianas que pasan a partes más profundas del SGFS (Fig. 5).

**LAMINA C.** Esta es una capa celular prominente de cerca de 40 a 50  $\mu\text{m}$  de ancho, en la cual las neuronas están unidas en pequeños grupos. Se identifican dos tipos celulares a este nivel: la mayoría de las células son pequeñas y fusiformes, con dendritas que ascienden hacia la lámina B y axones que pasan hacia las capas más profundas del SGFS; un número escaso de células son de tamaño medio presentan dendritas dispuestas horizontalmente dentro de la lámina o descienden hacia las capas E y F, y los axones ascienden alcanzando la lámina superficial A. Un número significativo de fibras del SO terminan a este nivel, generalmente en un espacio cilíndrico de cerca de 50  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. 5).

**LAMINA D.** Esta es una zona plexiforme más amplia, varía de casi 40  $\mu\text{m}$  en la región medial del tectum a cerca de 90  $\mu\text{m}$  en la región ventrolateral. Además de las fibras del SO y aquellas provenientes de la lámina C, esta capa contiene muchas de las dendritas apicales de las células piriformes presentes en la lámina E, G, H, e I, también contiene un pequeño número de neuronas de tamaño medio orientadas horizontalmente con ramificación dendrítica muy amplia, que frecuentemente se extienden por casi 500  $\mu\text{m}$  además de escasas neuronas pequeñas (Fig. 5).

**LAMINA E.** Es estrecha y se distingue de las demás láminas celulares del tectum, porque en varias regiones está formada por una o dos células piriformes de grosor las cuales están generalmente reunidas en grupos aislados de 4 a 6 células. Las dendritas principales de las células se extienden superficialmente hasta la capa C, sus axones pasan hacia las capas profundas del SGFS (Fig. 5)

**LAMINA F.** Es la más estrecha de las capas plexiformes del SGFS Además de las dendritas de las células de las láminas adyacentes que la atraviesan, esta capa contiene dos tipos de procesos axonales. Una clase representa la porción terminal de



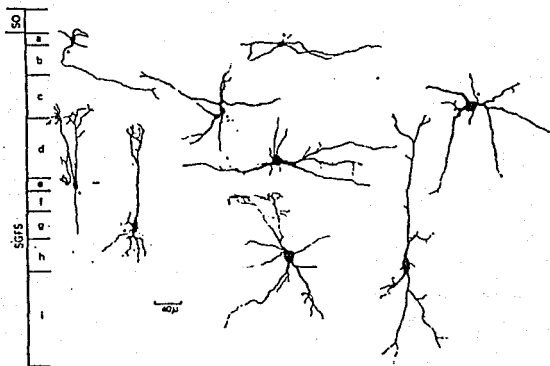


Fig. 5 Localización de los diferentes tipos celulares y orientación dendrítica de las células del SGFS, modificado de LaVail y Cowan, 1971.

ciertas fibras retinianas, las que se bifurcan a este nivel y posteriormente aparecen horizontales dentro de la propia lámina F; la segunda clase es el encorvamiento de axones de células de las capas más profundas, las cuales tienen dendritas ascendentes que pasan a través de la lámina F. Los procesos axonales de estas células surgen de las dendritas a nivel de la lámina F y posteriormente regresan como un bastón de pastor para entrar a las capas más profundas del tectum (Fig. 5).

**LAMINA G.** Es una capa celular angosta que sirve como marcador ya que es el nivel más profundo al cual penetran las fibras retinianas al tectum. Contiene células fusiformes con dendritas prominentes que ascienden y axones que penetran a las capas más profundas del tectum y células estrelladas con dendritas que se ramifican ampliamente en todas las láminas adyacentes (Fig. 5).

**LAMINA H.** Esta zona celular más ancha, aproximadamente de 60 a 100  $\mu\text{m}$  de ancho, contiene varios tipos neuronales incluyendo células piramidales, fusiformes y multipolares grandes con dendritas ampliamente ramificadas. Las dendritas principales de las células fusiformes ascienden hasta la lámina B y a nivel de la lámina F forman el axón característico en forma de bastón de pastor el que se curva hacia capas más profundas de las láminas tectales (Fig.5).

**LAMINA I.** Esta es la capa celular más extensa del SGFS, siendo tan ancha como 300  $\mu\text{m}$  en sus niveles más gruesos. Las células aparecen a menudo unidas en pequeños grupos. En preparaciones de Golgi se pueden apreciar dos tipos principales de neuronas: las de tamaño intermedio dispuestas más o menos horizontalmente y células en forma de huso, muchas de las cuales, nuevamente parecen tener axones que brotan de sus dendritas principales (Fig. 6).

**LAMINA J.** Esta lámina con células escasas es la más profunda en el SGFS y está pobremente separada de la lámina I superficial y del SGC subyacente a ésta. Las células que contiene son similares a las de la lámina I, pero además existen células estrelladas cuya característica es su notoria apariencia en preparaciones de plata (Fig. 6). Las dendritas gruesas se dirigen hacia la superficie junto con aquellas de las células de los estratos más profundos del tectum, dándole a la lámina J una apariencia estriada radial al grado que algunas veces se ha referido como zona de fibras radiales (Cragg et al., 1954).

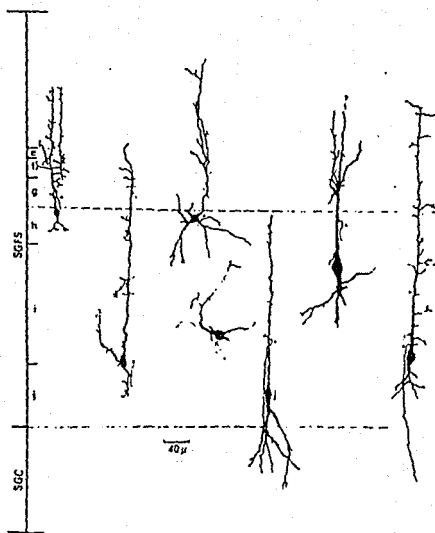


Fig. 6 Células de la porción profunda del SGFS, con somas piriformes y orientados de manera radial. Algunas presentan el axón modificado en forma de cayado, modificado de LaVail y Cowan, 1971.

### **I.2.3. STRATUM GRISEUM CENTRALE (SGC).**

Es la capa más característica del tectum, contiene un número considerable de células multipolares grandes que miden más de 40  $\mu\text{m}$  de diámetro y sus cuerpos celulares son poligonales. De estas células surgen las dendritas más gruesas y largas del tectum; estos procesos a menudo se extienden oblicuamente a través del SGC por más de 1000  $\mu\text{m}$  y sus ramas terminales llegan hasta las láminas superficiales del SGFS (Cajal 1889, 1911 y Van Gehuchen, 1892). Los axones de las células multipolares grandes pueden ser localizados en la porción profunda del SAC, y forman el componente principal de esta capa. Esparcidas entre estas células aparecen otras más pequeñas y abundantes, muchas de las cuales son estrelladas con dendritas ramificadas localmente y existen varias fibras de las capas superficiales y profundas cruzando al SGC.

### **I.2.4. STRATUM ALBUM CENTRALE (SAC).**

Esta capa representa la principal vía eferente del tectum y está caracterizada por su grosor considerable (más de 200  $\mu\text{m}$  en su región más ancha) y por el arreglo de sus fibras en fascículos anchos u hojas. Estas láminas están típicamente orientadas en dirección rostro-dorso-medial a caudo-ventral alrededor del ventrículo tectal. Es tal el arreglo que la apariencia del SAC varía profusamente en diferentes regiones del tectum, con el plano de sección y de nivel a nivel. En secciones coronales las fibras en la parte dorsal y medial del tectum están cortadas en segmentos cortos y por lo tanto los fascículos están separados por procesos dendríticos de las células más profundas, adquiriendo una apariencia de espinazo de pescado. En regiones más laterales y caudales los fascículos de fibras son seccionados más o menos longitudinalmente y su apariencia de lámina ancha es claramente reconocida. Cerca del extremo caudal del tectum las fibras eferentes en el SAC se unen para formar el brazo del tectum óptico por medio del cual se distribuyen a un número de sitios en el diencefalo y tallo cerebral (22, 28). Puede notarse aquí que la orientación de las fibras en el SGC es tal que están aproximadamente en ángulo recto a las fibras retinianas en el SO, y también perpendiculares a los axones y dendritas arreglados radialmente en el SGFS y en los estratos tectales más profundos.

Esparcidos entre las fibras del SAC aparecen células piriformes medianas y grandes similares a las que se ven en la lámina J y muchas neuronas pequeñas con dendritas cortas ascendentes.

### **I.2.5. STRATUM GRISEUM PERIVENTRICULARE (SGP).**

Esta capa, como el stratum fibrosum periventriculare (SGP) subyacente y el epéndima limitan al ventrículo tectal y está laminado en la región dorsal y lateral. Es una capa celular más estrecha y pobremente definida compuesta principalmente de neuronas estrelladas de tamaño medio. Ocasionalmente también están presentes células grandes con dendritas que se extienden en el SAC. La presencia de numerosos vasos sanguíneos arreglados de manera circunferencial da una apariencia altamente perforada a esta zona (Fig. 1).

### **I.2.6. STRATUM FIBROSUM PERIVENTRICULARE (SFP).**

Es una zona estrecha con células escasas ubicadas inmediatamente sobre el epéndima, contiene células gliales esparcidas y dendritas de las grandes neuronas del SGP.

### **I.2.7. EL EPENDIMA.**

El ventrículo tectal está limitado por una capa ependimaria característica de células cilíndricas ciliadas. En preparaciones de Golgi, muchas de las células ependimarias pueden ser vistas con procesos basales largos que pueden ser trazados en las capas celulares y plexiformes hasta la superficie pial del tectum (Fig. 7).

## **I.3. DESARROLLO CITOARQUITECTONICO DEL TECTUM OPTICO.**

En los primeros estadios del desarrollo embriológico es difícil identificar capas celulares o fibrosas por estar pobremente definidas y por contener poblaciones mixtas de células. Ya que las células que están destinadas a las capas más superficiales se forman en estadios posteriores y migran en ondas sucesivas a través de las capas más profundas (La Vail y Cowan, 1971), podría ser engañoso marcar a

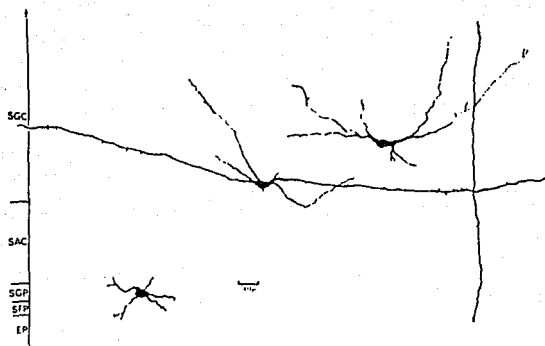


Fig. 7 Dibujos con cámara lúcida de células multipolares grandes características del *stratum griseum centrale* (SGC), con dendritas muy largas dispuestas de manera horizontal. Algunos procesos dendríticos se extienden hacia la superficie y penetran al SGP. Se muestra también una célula estrellada grande en el *stratum griseum periventriculare*, modificado de La Vail y Cowan, 1971, modificado de La Vail y Cowan, 1971.

dicha población heterogénea de células y creer que corresponde a una lámina definida. Para evitar esto se ha asignado una numeración a cada una de las capas predominantemente celulares o fibrosas reconocibles en cada estadio de desarrollo.

Dado que existen diferencias significativas en la tasa de desarrollo de las porciones ventrolateral y dorsomedial del tectum y entre sus regiones rostral y caudal (Cowan et al., 1968), es necesario asegurar que las regiones comparables sean las mismas en los diferentes estadios de desarrollo. En cada estadio hasta poco antes de la eclosión, la porción ventrolateral del tectum a niveles rostral e intermedio es más avanzado en su desarrollo que las regiones más caudales y dorsomediales (Fig. 8). Por lo que se describe la apariencia de las regiones más avanzadas y las designaciones numéricas de cada estadio en dichas regiones.

### **I.3.1. DIA 4. PERIODOS 25, 26.**

Hasta el cuarto día de incubación, el tectum óptico del pollo tiene la forma de una vesícula de paredes finas en el dorso del cerebro medio. Es casi del mismo tamaño de los ojos en ese estadio, y sus paredes varían de 125 a 200  $\mu\text{m}$  de grosor. Consiste de tres zonas: epitelio neural (Cowan et al., 1968; Saver, 1935; Watterson, 1965) o capa de la matriz (Fugita, 1963); una zona celular estrecha conteniendo células redondeadas o alargadas; y una capa libre de células ubicada debajo de la pía-aracnoides en desarrollo (Fig. 9).

El epitelio neural es más amplio en el extremo rostral del tectum (más de 150  $\mu\text{m}$ ) y delgado en los niveles caudales. Como en otras regiones del sistema nervioso está compuesto de células densamente agrupadas lo que en conjunto forman un epitelio pseudoestratificado. Muchos de los núcleos en las porciones más profundas del epitelio tienen la apariencia de núcleos típicos en interfase, pero pueden ser encontrados ocasionalmente núcleos en profase. A lo largo de la superficie luminal del epitelio se pueden observar un gran número de núcleos en las últimas fases de mitosis. Este arreglo indica que la proliferación celular en el epitelio sigue el mismo patrón que se ha descrito en otras regiones del sistema nervioso (Sauer, 1935; Cowan, et al 1968; Fugita, 1964).

Capa 1. Inmediatamente sobre el epitelio neural existe una zona muy estrecha conteniendo células muy distintas a las del epitelio subyacente. Estas células

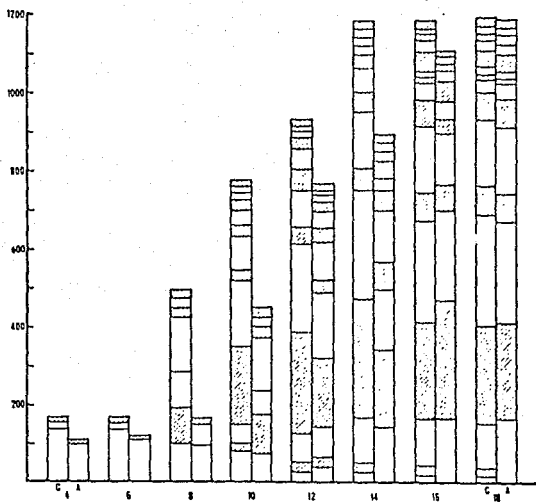


Fig. 8 Representación esquemática del número y grosor de las capas reconocibles en los sectores más avanzados y retrasados del tectum óptico desde el día 4 hasta el día 18. Las capas plexiformes están indicadas por las áreas sombreadas. Modificado de La vail y Cowan, 1971.



tienden a ser redondeadas o alargadas, con núcleos ovales ó redondos. Se asume que representan el primer grupo de células diferenciadas en el tectum. En preparaciones donde se resaltan las estructuras neurofibrilares se observa entre las dos capas celulares una trama muy fina de axones orientados de manera radial y circunferencial.

### **I.3.2. DIA 6. PERIODOS 28-30.**

Durante el curso de las 48 siguientes horas existe un ligero incremento en el grosor de la pared del tectum (cerca de 200 a 220  $\mu\text{m}$ ) pero su tamaño general ha aumentado considerablemente. El epitelio neural no cambia desde el estadio de 4 días pero el número total de figuras mitóticas en la superficie luminal se incrementa significativamente en este momento (Cowan, et al., 1968).

Superficial al epitelio, pueden ser reconocidas las mismas dos capas que en el estadio de 4 días y la única diferencia significativa está en el número y disposición de células en la capa I (Fig. 9). En especímenes de 4 a 6 días de edad existe un número de células fusiformes de tamaño medio en la capa I, además de las células redondeadas descritas anteriormente. Muchas de las células fusiformes están orientadas circunferencialmente y rodeadas por finas fibras que comprenden la capa II. En este estadio existe también incremento apreciable de vasos sanguíneos los cuales atraviesan las capas I y II de las leptomeninges superiores.

### **I.3.3. DIAS 7 y 8. PERIODOS 33, 34.**

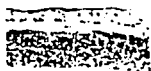
Como resultado del incremento marcado en la tasa de proliferación celular durante el sexto día de incubación se observa aumento importante en el grosor de la pared tectal en el día 8. En esta fase la pared es del doble de grosor que en el día 6 y en muchas regiones pueden ser reconocidas 4 capas distintas, además del epitelio neural (Fig. 8).

La migración celular desde el epitelio neural entre el sexto y octavo días da por resultado un adelgazamiento progresivo de esta capa, de tal manera que en el estadio 34 es menor de 100  $\mu\text{m}$  cerca del polo rostral. La capa I es más ancha (80 a

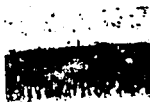
90  $\mu\text{m}$ ) y es relativamente pobre en células. En las regiones más avanzadas del tectum está dividida en dos zonas: una lámina interna junto al epitelio neural, en la que las células están separadas y arregladas en paquetes discretos entre los fascículos de fibras orientadas radialmente; y una zona externa, un tanto más densa, conteniendo muchas células con orientación horizontal. Sobre estas células está una capa celular densa no reconocible a los 6 días. Esta es la capa II y está compuesta de pequeñas células, orientadas radialmente y están rodeadas por finas fibras radiales las que se extienden en la capa III. La tercera capa es distinguible sólo en la capa rostral del tectum y aparece la capa IV libre de células (Fig. 9) debajo de la pía-aracnoides. Muchas de las fibras en las dos capas más externas se derivan a partir del plexo de fibras radiales de la capa II, pero muchos de los procesos de las células en la capa III están también distribuidos en ambas capas.

#### I.3.4. DIA 10. PERIODO 36.

Por el décimo día de incubación la pared del tectum ha incrementado en grosor a cerca de 800  $\mu\text{m}$  y no menos de 10 capas pueden ser identificadas en las partes más rostrales del tectum. Algunas de estas capas pueden estar relacionadas a ciertos estratos definitivos reconocibles en el tectum adulto. La zona fibrosa marcada como la capa III en la figura 8 y la lámina celular externa conteniendo células multipolares grandes corresponde claramente al *stratum album centrale* (SAC) y al *stratum griseum centrale* (SGC) respectivamente. De manera similar, inmediatamente junto al epitelio neural adelgazado aparece una banda estrecha de fibras dispuestas en forma radial y contiene un pequeño número de células fusiformes de tamaño medio formando la capa I, la que corresponde al *stratum fibrosum periventriculare* (SFP) del adulto. Junto a esta capa está una amplia zona celular la capa II, la que se correlaciona con el *stratum griseum periventriculare* (SGP) de períodos posteriores. La capa V es una zona de células esparcidas entre el futuro SGC y la sexta capa, la que consiste de una población muy densa de células piriformes y escasas neuronas redondeadas (capa VI, Fig. 9). La capa plexiforme VII está formada por los procesos radiales de las células de las capas VI y VIII, por fibras oblicuas provenientes de células localizadas en la capa VI y por procesos circunferenciales derivados de células medianas de la propia capa VIII. La capa IX contiene pocas células sin orientación definida en una matriz de fibras radiales. La lámina más superficial, la lámina X, corresponde al *stratum opticum* (SO) en desarrollo y por

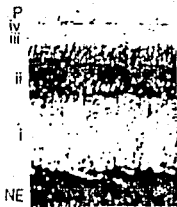


4

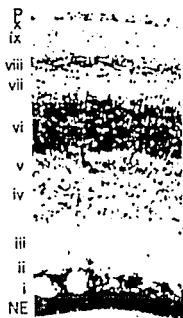


6

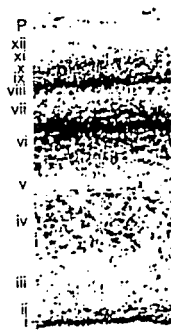
0.2mm



8



10



12

Fig. 9 Fotomicrografías de preparaciones histológicas teñidas con tionina de la porción central del tectum a los 4, 6, 8, 10 y 12 días de incubación. Los números romanos señalan las capas alternas celulares y plexiformes; NE neuroepitelio; P superficie pial, modificado de LaVail y Cowan, 1971.

tanto está formado principalmente por fibras retinianas en crecimiento, las que en este periodo cubren la superficie ventral y dos tercios de la superficie lateral tectal.

### **I.3.5. DIA 12 PERIODO 38.**

Entre el décimo y décimo segundo días de incubación el grosor total del tectum incrementa a cerca de 1 mm desde su superficie pial al límite endimario del ventrículo. En total pueden ser reconocidas 12 capas distintas (excluyendo al epéndimo). Las 8 capas más externas son diferentes a las del periodo de 10 días. En el periodo 38 no puede ser reconocido como tal un epitelio neural. Ocasionalmente puede ser vista alguna figura mitótica a lo largo de la superficie ventricular del tectum. El epitelio simple cilíndrico limitando al ventrículo ahora tiene todas las características de un epitelio definido.

Las capas I y II que corresponden al SFP y SGP, respectivamente, las cuales fueron sólo parcialmente identificables en el estadio de 10 días, están ahora claramente definidas a lo largo del tectum. La capa I varía en grosor de 15 a 30  $\mu\text{m}$  y está compuesta parcialmente de fibras finas arregladas radialmente, derivadas de las células piriformes de la misma capa y de las bases de las células endimarias y parcialmente de procesos basales orientados oblicuamente de las células de la capa II. La capa II tiene entre 70 y 80  $\mu\text{m}$  de ancho y contiene un número considerable de células medianas horizontales y piriformes más pequeñas que se continúan con las columnas de células radiales que caracterizan a la capa III. Los vasos sanguíneos dispuestos de modo circunferencial dan a la capa II una apariencia perforada poco usual.

La capa III, la más ancha de las capas plexiformes del tectum (175  $\mu\text{m}$ ) está atravesada por numerosas columnas de células fusiformes dispuestas radialmente. Estas células están encajadas entre las hojas o fascículos de fibras que caracterizan al SAC en el adulto. La capa IV, la futura SGC, varía en grosor de cerca de 140  $\mu\text{m}$  en su región dorsomedial a cerca de 200  $\mu\text{m}$  en los sectores ventrolaterales. En este estadio contiene dos clases de células: grandes, de más de 15  $\mu\text{m}$ , dispuestas horizontalmente con procesos dendríticos ascendentes, y las células medianas que son especialmente numerosas en regiones menos avanzadas en el desarrollo tectal.

Las siguientes dos capas (capas V y VI) son similares en sus fibras y células, ambas consisten de células fusiformes pequeñas y medianas orientadas radialmente entre fascículos estrechos de fibras finas. La lámina V semeja a la lámina j del SGFS en el tectum maduro. La única diferencia notoria es que ésta es estrecha y las células son más pequeñas. La capa VI es una banda conspicua (100  $\mu\text{m}$  de ancho) de células piriformes pequeñas y medianas, densamente empacadas. En su parte más profunda las células se distribuyen de manera regular y el arreglo de las fibras recuerda a la capa V. En preparaciones de plata reducida, muchas células en la parte externa de la capa pueden ser vistas con dendritas apicales muy largas de las cuales brotan axones en forma de bastón de pastor similares a aquellas vistas en las láminas h, i y j del SGFS.

La capa VII es una zona plexiforme. Tiene entre 60 y 80  $\mu\text{m}$  de ancho, consiste principalmente de procesos orientados radialmente de células en capas más profundas, pero también contiene algunas células medianas redondeadas y orientadas horizontalmente dentro de la matriz fibrosa.

Capa VIII, es la zona densa celular más superficial, se caracteriza por su población uniforme de células pequeñas fuertemente teñidas. La capa es más ancha con 50  $\mu\text{m}$  en la parte rostral del tectum y las células están arregladas de manera columnaria. Este arreglo se impone sobre las células porque las fibras se orientan de manera radial, desde las capas más profundas y posiblemente también por aquellas provenientes del SO superior.

La capa IX está claramente definida en sectores más avanzados del desarrollo tectal. Es una zona estrecha de 20  $\mu\text{m}$  de ancho, la que contiene pocas células y muchas fibras radiales y oblicuas, derivadas de las capas adyacentes y en menor grado de las células pequeñas piriformes subyacentes a esta capa. En las zonas donde la capa IX no se identifica claramente por el decremento gradual de la densidad de las células teñidas de la capa VIII, y hay tendencia de las células por dispersarse progresivamente para formar la estrecha capa X. Esta puede ser claramente reconocible en preparaciones de Nissl, ya que las células están arregladas irregularmente y se tiñen de manera tenue.

En preparaciones hechas para resaltar estructuras neurofibrilares, la capa XI se distingue por la presencia de axones de diámetro medio y algunos más finos dirigidos radialmente del SO y de dendritas que cruzan en todas direcciones.

La zona celular más superficial de la capa XI es más difusa, de cerca de 30 a 40  $\mu\text{m}$  de ancho, contiene una población mezclada de neuronas pequeñas y medianas. Inmediatamente sobre ésta se encuentran las fibras retinianas, las cuales forman la capa XII y representan la futura capa SO. En este estadio la capa XII es de cerca de 30  $\mu\text{m}$  de ancho en la parte ventrolateral del tectum pero se vuelve progresivamente más delgada en la zona caudal o medial.

### **I.3.6. DIA 14. PERIODO 40.**

Los únicos cambio significativo en el tectum entre los 12 y 14 días de incubación son: 1) incremento en el grosor de muchas láminas (hasta 50  $\mu\text{m}$  en algunos casos). Como consecuencia de esto el grosor total del tectum se incrementa hasta cerca de 1,200  $\mu\text{m}$  y; (2) ciertas capas que fueron sólo identificables en los sectores más avanzados del tectum al día 12 son ahora reconocibles en toda su extensión (Blackstad, 1965) así como la invasión progresiva de las capas más externas del SGFS por fibras retinianas del SO.

El número total de capas continúa siendo de 12 (excluyendo la endimaria). De éstas, las primeras 4 son identificables con el SFP, SGP, SAC y SGC respectivamente; las primeras dos muestran solamente un ligero incremento en grosor, pero las capas III y IV son más anchas y las células en la capa IV son más grandes que en el día 12. Las capas V y VI son mucho más gruesas y difieren de las láminas i y j del SGFS maduro. La capa fibrosa VII es más estrecha que en el día 12, debido sin duda a la migración posterior de algunas de las células de la capa VI. En algunas regiones la capa celular VIII muestra algunos signos de comenzar a subdividirse, posiblemente como resultado del crecimiento interno de fibras retinianas del SO. De manera similar, la capa IX presenta pocas células y la capa X se reconoce como una capa celular separada. Las dos capas restantes están ligeramente engrosadas y contienen muchas más fibras que en el día 12.

### I.3.7. DIAS 15 y 16, PERIODOS 41 y 42.

Al finalizar el día 15 de incubación la proliferación de casi todas las láminas del SGFS es completa, y el tectum como un todo contiene ahora 15 capas definidas excluyendo al epéndimo limitante del ventrículo. Además existe una considerable expansión en el grosor total de las partes caudal y medial del tectum, de tal manera que las diferencias por grosor entre estas regiones y los sectores más avanzados del tectum son ahora más grandes (Fig 6).

Entre lo que es claramente identificable como capa VIII en los días 12 y 14 embrionarios y la superficie pial, existe, por el día 16 no menos de 7 distintas capas que corresponden claramente a las capas f-a del SGFS y al SO del tectum óptico maduro. La capa VIII (equivalente a la lámina g madura) es notablemente más delgada al día 16 que en los días anteriores, parcialmente debido a que algunas de sus células parecen haber migrado hacia la superficie para formar la lámina X (lámina e) y en parte porque el crecimiento interior de las ramas terminales se disponen horizontales a las fibras retinales del SO las que dan origen a una nueva zona libre de células, la capa IX (lámina f). En el periodo de 16 días estas dos capas (IX y X) son reconocibles sólo en los sectores ventrolaterales más avanzados del tectum a niveles rostral e intermedio. No es sino hasta el día 18 que pueden ser identificadas en las regiones dorsomedial y caudal.

Las siguientes dos capas, XI y XII se semejan mucho a la IX y X del día 14 y corresponden a las láminas c y d del SGFS maduro. La capa XI la cual está relativamente libre de células, contiene un plexo denso de fibras orientadas de manera radial derivadas parcialmente del SO y de las células más profundas. La capa XII está compuesta por acúmulos de 4-6 células pequeñas y ocasionalmente por más células redondas grandes. Rodeando las células existen ramas terminales de las fibras retinianas del SO. Entre esta capa y la capa XIV está una capa muy estrecha libre de células, conteniendo principalmente procesos orientados radialmente, los cuales corresponden a la lámina b del tectum adulto. La lámina XIV es también una zona estrecha (10 a 15  $\mu\text{m}$ ) de células esparcidas inmediatamente debajo del SO. Además de las fibras retinianas que pasan a través de ésta, contiene procesos arreglados de modo circunferencial que se derivan de las células de esta capa.

### **I.3.8. DIA 18, PERIODO 44.**

Alrededor del día 18 todas las capas celulares y plexiforme encontradas en el pollo maduro pueden ser reconocidas en todas las regiones del tectum. En este sentido se puede decir que la diferenciación citoarquitectónica se completa en este momento, pero la maduración posterior de las neuronas tectales, el crecimiento de sus procesos y el establecimiento de las conexiones sinápticas en el tectum probablemente tardan algún tiempo. Sólo pequeños cambios, los cuales son más cuantitativos que cualitativos, ocurren entre los días 16 y 18 (por ejemplo, el grosor total de la región caudo-dorso-medial del tectum ahora se proyecta en su sector rostro-ventro-lateral (Fig. 8). Este crecimiento no está acompañado por una expansión comparable con el volumen del tectum, la densidad celular aparente se incrementa de manera significativa en este estadio.

## **I.4. EL TECTUM OPTICO EN OTROS VERTEBRADOS.**

### **I.4.1. TECTUM OPTICO DE AGNATOS.**

El tectum óptico de los agnatos exhibe un patrón de laminación bien desarrollado de 7 estratos (Fig. 10). Se identifican: el *stratum ependimale*, SE; el *stratum periventriculare cellulare*, SCP, con 6 capas celulares densamente empacadas; el *stratum fibrosum periventriculare*, SFP; el *Stratum cellulare et fibrosum internum*, SCFI; el *stratum fibrosum centrale*, SFC; el *stratum cellulare externum*, SCE y el *stratum marginale*, SM. (Rubinson and Kennedy, 1979)

Las neuronas del tectum óptico en el adulto son de moderadas a altamente ramificadas. Los árboles dendríticos están orientados radial o tangencialmente. Las dendritas no muestran espinas dendríticas. Las neuronas del SCP son ovales o piriformes con dendritas radiales. El SCFI tiene neuronas piriformes con dendritas radiales que llegan hasta el SCE. El patrón dendrítico más complejo está en las neuronas piriformes fusiformes y multipolares del SCE, con orientación radial y tangencial. Las neuronas piriformes y multipolares del SM son moderadamente ramificadas. (Fig. 11)



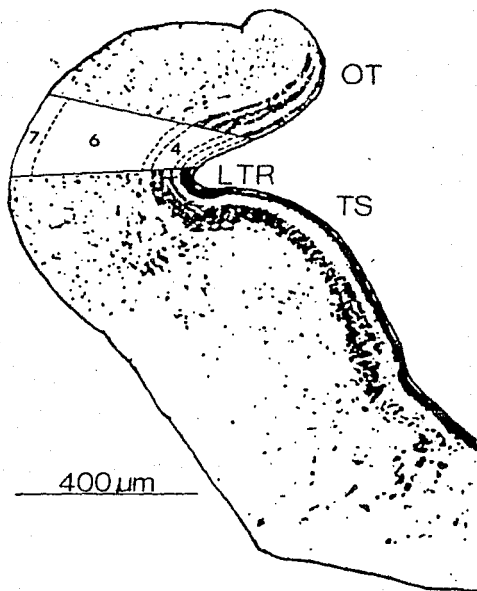


Fig. 10 Patrón de laminación tectal en la lamprea adulta. RTL, receso tectal lateral; TO, tectum óptico; TS, *torus semicircularis*. Laminación tectal: 1, *stratum ependimale*; 2, *stratum cellulare periventriculare*; 3, *stratum fibrosum periventriculare*; 4, *stratum cellulare et fibrosum internum*; 5, *stratum fibrosum centrale*; 6, *stratum cellulare externum*; 7, *stratum marginale*, modificado de Rubinson y Kennedy, 1979.

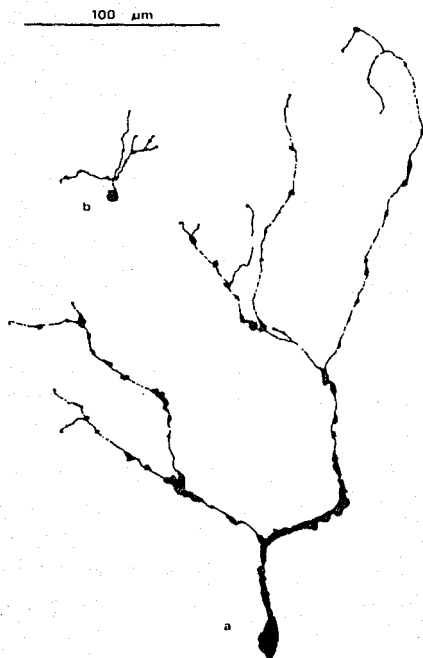


Fig. 11 Dibujo con cámara lúcida de neuronas orientadas de manera radial en el *stratum cellulare et fibrosum internum* (SCFI). a: Lamprea adulta. b: Larva de lamprea, modificado de Rubinson y Kennedy, 1979.

#### I.4.2. TECTUM OPTICO EN ELASMOBRANQUIOS.

El tectum óptico es una estructura prominente en todos los elasmobranquios con variación citoarquitectónica limitada. Se divide en cuatro capas (Ebbeson and Meyer, 1980): *stratum medullare externum*, SME; *stratum cellulare externum*, SCE; *stratum medullare internum*, SMI; *stratum cellulare internum*, SCI. El SME a su vez se divide en zona externa y zona interna (Schroeder y Ebbesson, 1975).

El SME tiene pocas células y consiste de fibras arregladas en una malla más que estar orientadas en un plano particular. El SCE tiene dos tipos celulares dominantes, estrelladas y fusiformes. Los árboles dendríticos son extensos e invaden las capas adyacentes (Fig. 12) en esta capa se encuentran las células comisurales, localizadas en el tectum caudal. El SMI tiene menor densidad neuronal y neuronas grandes con extensas arborizaciones dendríticas. El SCI está compuesto por células ependimarias gliales y por el núcleo mesencefálico del trigémino.

#### I.4.3. TECTUM OPTICO DE TELEOSTEOS.

Partiendo de la superficie hacia el interior del tectum óptico de teleosteos, se divide en: *stratum marginale*, CM; *stratum opticum*, SO; *stratum fibrosum et griseum superficiale*, SFGS; *stratum griseum centrale*, SGC; *stratum album centrale*, SAC y *stratum periventriculare*, SPV. (Venegas y col., 1974).

El CM se caracteriza por tener fibras horizontales del *torus longitudinalis*; axones ascendentes del SGC y árboles dendríticos de células de las capas SFGS, SGC y SAC. El SO a su vez está compuesto de parte *superficialis*, parte intermedia y parte profunda y están constituidas por fibras retinotectales y por células horizontales con soma esférica. El SFGS contiene abundantes axones mielinizados retinotectales contralaterales y grandes cuerpos neuronales de células piramidales y horizontales. El SGC formado por la capa plexiforme interna y la capa gris interna, contiene dendritas verticales de neuronas del SPV, neuronas fusiformes grandes, neuronas piriformes pequeñas, neuronas horizontales y gangliónicas multipolares. El SAC contiene abundantes paquetes de axones mielinizados y procesos verticales de neuronas locales profundas y de células ependimogliales, neuronas gangliónicas multipolares grandes y piriformes grandes.

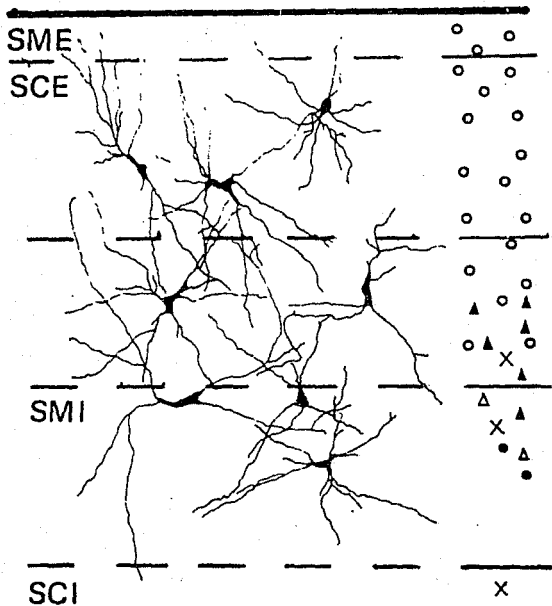


Fig. 12 Esquema compuesto del tectum óptico de tiburón en el que se muestra los tipos celulares y vías aferentes: retinianas (círculos abiertos), tectal comisural (círculos cerrados, telencéfalo ipsilateral (triángulos abiertos), telencéfalo contralateral (triángulos cerrados), y y médula espinal (X). SME, *stratum medullare externum* ; SMI, *stratum medullare internum*; SCI, *stratum cellulare internum*; modificado de Ebbeson y Meyer, 1980.

El SPV tiene neuronas de cuerpos esféricos con finos procesos ascendentes los cuales dan origen a varias ramificaciones que alcanzan el SFGS, (Fig. 13).

#### **1.4.4 ESTRUCTURA DEL TECTUM OPTICO EN ANFIBIOS.**

##### **A. CITOARQUITECTURA.**

En la descripción del tectum óptico de los anfibios, los números arábigos son usados para las capas principales de acuerdo con Gaup (1899), y las letras del alfabeto son usadas para las láminas fibrosas localizadas en la mitad externa del tectum (Potter, 1969). La estructura laminada se presenta en la figura 14. En los animales altamente visuales la capa 9 es relativamente gruesa en comparación con los animales cuyo sistema visual está pobremente desarrollado. En la mitad anterior del tectum se pueden encontrar neuronas de cuerpo grande en las capas 2, 4 y 6. Este grupo de células forman el núcleo mesencefálico del nervio trigémino.

#### **1.4.5. TECTUM OPTICO EN REPTILES.**

##### **1. ZONA GRIS PERIVENTRICULAR.**

La zona gris periventricular comprende 5 láminas. La lámina más profunda consiste de células ependimarias cuyos cuerpos limitan al ventrículo mesencefálico (Fig. 15 L).

Las láminas 2 y 4 están formadas por las dendritas basales de las células piriformes de las láminas 3 y 5 (Fig. 15).

##### **2. LA ZONA CENTRAL.**

La zona central consiste de dos láminas, la profunda (lámina 6, Fig. 15) consiste de fibras aferentes y axones de las células tectales eferentes y de células piriformes (Fig. 15 D).

La lámina 7 comprende subdivisiones internas y externas. La subdivisión más interna consiste de neuronas poligonales ó gangliónicas y neuronas musgosas (Fig

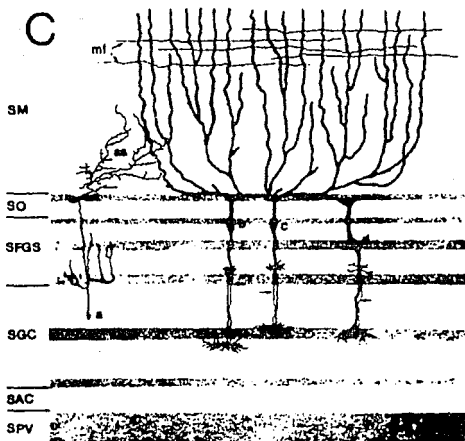


Fig. 13 Dibujo con cámara lúcida del tectum óptico impregnado con la técnica de Golgi en un pez teleosteo (*HolocentrusK sp.*). a, neurona piriforme pequeña ; as, axón ascendente; b-d, neuronas piramidales; fm, fibras marginales. Modificado de Schroeder et al., 1980.

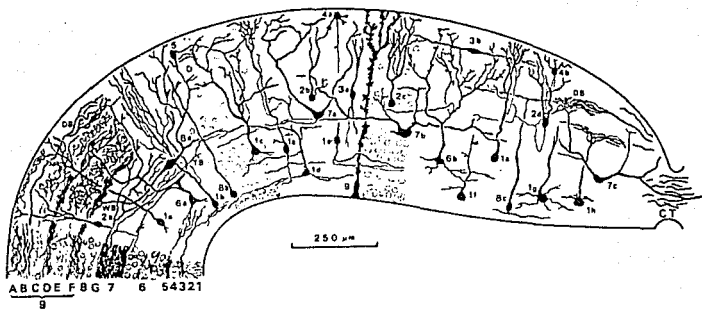


Fig. 14 Esquema del tectum óptico de (*Rana esculenta*). Las letras mayúsculas señalan la mieloarquitectura y los números marcan las capas tectales. 1a-h, células piriformes grandes; 2a-d, células piriformes pequeñas; 3a-b, células fusiformes; 4a-b, células estrelladas; 5, célula amacrina; 6a-b, células piramidales; 7a-c, células gangliónicas grandes; 8a-c, células no clasificadas; 9, células endimarias, modificado de Potter, 1969.

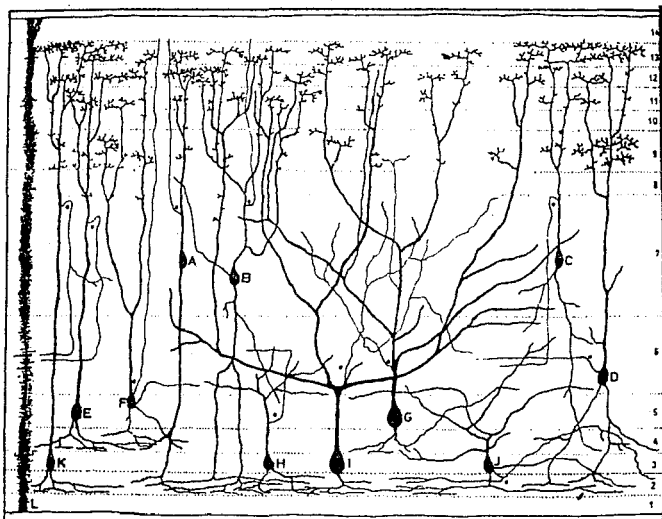


Fig. 15 Dibujo con cámara lúcida de las células de las láminas tectales de lagartija (*Pantodactylus schreiberii*). A-C, neuronas bipolares fusiformes; D-K, neuronas piriformes; L, células ependimarias; a; axones. Modificado de Quiroga, 1978.



15B) mientras que la subdivisión externa consiste de neuronas bipolares fusiformes (Fig. 15A,C), (Ramón, 1896; Huber y col., 1933a; Leghissa, 1962; Davydova y col., 1970; Butler y col., 1975; Quiroga, 1978).

### 3. ZONA SUPERFICIAL.

Abarca desde la lámina 8 hasta la 14, muchas de las cuales comprenden axones ganglionicos retinianos y sus arborizaciones terminales .

#### 1.4.6. COLLICULUS SUPERIOR EN MAMIFEROS.

##### 1. LAMINAS SUPERFICIALES.

Inmediatamente debajo de la pía está el *Stratum zonale* (SZ ó lámina I),(Fig. 16). Esta capa, la cual no alcanza el polo rostral del colliculus, consiste de dos subcapas. La porción más dorsal (SZ1 ó I1) consiste de pequeños axones mielinizados que corren paralelos a la superficie; la sublámina ventral (SZ2 ó I2), está compuesta de neuronas pequeñas y astrocitos. Aunque las dendritas de las células horizontales más grandes están limitadas al SZ1, aquellas que provienen de las células más pequeñas se extienden en la porción más superficial del *stratum griseum superficiale* (SGS).

El SGS, Lámina II ó Gris Superficial, está dividida en tres subcapas. En muchos mamíferos las células en la porción más profunda del SGS son más grandes que las neuronas de las porciones más superficiales. El SGS1 (Lámina II, ó Superficial Gris Externa) limita directamente con el *stratum zonale*, y contiene pocas células. Son piriformes pequeñas y sus dendritas están a menudo ramificadas y tortuosas. además, los árboles dendríticos de estas células están limitadas a esta región.

Juntos, SGS2 y SGS3 (Láminas II2 y II3 ó Gris Superficial Inferior), (Fig. 16) contienen neuronas que varían en forma y tamaño, con dendritas de diverso patrón de ramificación. A diferencia de la distribución restringida de dendritas de las neuronas del SGS superior, las dendritas de las neuronas del SGS Inferior, en los planos horizontal y vertical, ocupan las regiones superior e inferior.



Fig. 16 Fotomicrografía de una preparación de colliculus superior de gato teñida con el método de Nissl. I, *stratum zonale*; II, *stratum griseum superficiale*; III, *stratum opticum*; IV, *stratum griseum superficiale*; V, *stratum album intermediale*; VI, *stratum griseum profundum*; VII, *stratum album profundum*. Modificado de Kanaseki y Sprague, 1974.

En la figura 16, el *stratum opticum* (SO ó Lámina III) consiste de fibras coliculares aferentes y eferentes con pocas neuronas pequeñas y medianas intercaladas entre éstas. Aunque las dendritas de las células del SO se ramifican localmente, sus axones a menudo alcanzan las láminas coliculares más profundas.

## 2. LAMINAS INTERMEDIAS PROFUNDAS.

Existen dos láminas coliculares intermedias: el *stratum griseum intermediale* (SGI, lámina IV ó gris intermedia; Fig. 16) y el *stratum album intermediale* (SAI ó lámina V). El SGI es el estrato colicular más grande en la dimensión dorso-ventral. Esta lámina está formada por neuronas de todos tamaños, en contraste, el SAI es principalmente fibroso, pero tiene neuronas pequeñas y medianas esparcidas. El *stratum griseum profundum* (SGP, lámina VI ó gris profunda) y el *stratum album profundum* (SAP ó lámina VII), forman las capas tectales más profundas. El SGP está compuesto por neuronas de todas las categorías de tamaños empacadas laxamente y entremezcladas con fibras mielinizadas. El SAP está junto al gris periaqueductal y lo componen fibras.

Las células en las capas intermedia y profunda difieren de las de la lámina superficial en sus características morfológicas, la capa superficial tiene células con dendritas que no se traslapan, cortas y en cepillo, recordando el tipo de neuronas encontradas en estructuras sensitivas. La configuración dendrítica especializada de estas neuronas coliculares superficiales contrasta con las dendritas más extensas y que se traslapan de las células coliculares más profundas. También las células de las capas superficiales son más homogéneas en relación al tamaño que las neuronas intermedias y profundas.

Además de las diferencias en morfología celular, las capas intermedias y profundas están mezcladas con muchos axones, no así las células localizadas superficialmente. Estas diferencias morfológicas junto con aquellas de las conexiones y fisiológicas, sugieren que la porción intermedia y profunda, son parte de la formación reticular.

## 1.5. ACCION DE LA TESTOSTERONA SOBRE LA MADURACION NEURONAL EN AVES.

Goldman y col. (1983) descubrieron que en el centro vocal mayor (higher vocal center, HVC) el núcleo *robustus archistriatalis* (RA), era de 3 a 4 veces más grande en canarios machos adultos, cuyos cantos son complejos, en comparación con el RA de canarios hembras adultas cuyos cantos son mucho más simples. El dimorfismo sexual del RA se debe a la diferencia en el número de neuronas que contiene y que esas diferencias se hacen aparentes en el desarrollo temprano, aún antes de que se inicie el aprendizaje del canto en canarios. Además, aquellos canarios macho que son cantores talentosos desarrollan un gran repertorio de sílabas de canto, y tienen grandes HVC y RA en comparación con los canarios que producen cantos simples.

Otra evidencia de la importancia del tamaño del HVC y RA en la determinación de la habilidad del canto proviene de los efectos de la testosterona. Se puede facilitar el canto en canarios hembras adultas no canoras, aplicando inyecciones intramusculares de testosterona. La testosterona duplica el volumen del HVC y RA en el cerebro de la hembra canario. De manera similar en machos, los niveles de testosterona en sangre se elevan significativamente en la primavera, cuando su canto es estereotipado y decae en el otoño cuando su canto es más variable. Algunas veces el RVC y RA en primavera es el doble del volumen de los de otoño.

Muchas neuronas del RA envían axones que se conectan con neuronas motoras del nervio hipogloso que inerva la laringe. Las dendritas de estas neuronas son consistentemente más largas en machos que en hembras. En canarios hembras que fueron inyectadas con testosterona las dendritas de las células del RA crecieron y se hicieron indistinguibles de las de los machos .

Estos cambios estructurales sugieren que el incremento del nivel hormonal ó la adquisición de un nuevo comportamiento (tal como el canto) ó ambos pueden actuar en el adulto para reorganizar la distribución de las conexiones entre las neuronas que controlan dicho comportamiento.

El grupo del Dr. Nottebohm (1989) en el Instituto Rokeffeler de New York ha mostrado neurogénesis en el cerebro de canario adulto. Las neuronas nuevas del HVC se originan de células de la zona ventricular. La neurogénesis en el cerebro adulto puede por lo tanto verse como la facultad de continuar con el desarrollo neural.

John A. Paton y Fernando Nottebohm (1984) demostraron que las nuevas células generan señales eléctricas típicas cuando son estimuladas por otras neuronas. Las nuevas neuronas se conectan a los circuitos neuronales existentes cuando se adicionan al HVC adulto.

### **1.5.1 NEUROGENESIS EN EL CEREBRO ADULTO DE LOS CANARIOS.**

Se sabe que durante la evolución filogenética y ontogenética, se modifican el momento, el lugar y el número de neuronas que se producen, dando por resultado cambios en el diagrama de circuitos, así como su función (Alvarez-Buylla, y col., 1991).

Se sabe que en algunas regiones del cerebro del canario, aparece el 1.5% de las neuronas marcadas de acuerdo al día de administración de timidina tritiada (Goldman y col., 1983). Algunas de estas células muestran potenciales de acción sinápticos provocados por el sonido (Paton y col., 1984).

El centro vocal mayor (HVC, higher vocal center), denominado en un principio *hiperstriatum ventralis pars caudalis*, en los canarios, es una estructura dimórfica desde el punto de vista sexual, que está relacionada con el canto (Nottebohm, 1981; Nottebohm, 1987; Nottebohm 1989), se localiza en una región que recibe muchas neuronas nuevas (Nottebohm, 1985). La conectividad del HVC muestra que es una estructura colocada entre las vías auditiva y motriz (Nottebohm, 1985; Nottebohm, y col., 1981).

Las células del HVC que conectan con el núcleo *robustus archistriatalis* (RA) se generan durante el desarrollo postnatal, cuando los canarios ya son sexualmente maduros. Se sabe que la conexión HVC con RA forma parte de la vía efectora del canto, lo que sugiere que la neurogénesis influye en los mecanismos de aprendizaje del canto (Alvarez-Buylla y col., 1988; Nordeen y col., 1988;

Nottebohm , 1985). Se conoce además, que en el cerebro adulto del canario persisten las glías radiales, cuyo soma se localiza sobre los ventrículos laterales a nivel dorso-lateral y hacia el *lobus parolfactorius* en proyección medial-lateral (Alvarez-Buylla y col., 1988). Se han encontrado células pequeñas y alargadas asociadas a las proyecciones citoplásmicas de las glías radiales. Estas células se encuentran de manera única en el telencéfalo, en la zona ventricular (Alvarez-Buylla y col., 1988; Goldman y col., 1983) y después de 20 días de haber sido marcadas con timidina tritiada se encuentran en las regiones más distantes del telencéfalo, lo que indica que son células precursoras en el telencéfalo adulto (Alvarez-Buylla y col., 1988).

## **I.6. OBJETIVOS E HIPOTESIS.**

Con base por una parte a las características plásticas que muestran las células cerebrales del embrión de pollo *Gallus domesticus* y por otra a las influencias tróficas durante el desarrollo cerebral, en particular del tectum óptico, los objetivos del presente estudio fueron:

I.6.1. Determinar el efecto de la encefalectomía parcial y la consecuente privación de factores tróficos provenientes de hipófisis y de los globos oculares, sobre el desarrollo neuronal del tectum óptico.

I.6.2. Estudiar el efecto del reimplante del primordio hipofisiario en la maduración del tectum óptico en embriones previamente desaferezados.

I.6.3. Conocer el efecto del estradiol aplicado en un solo pulso a concentraciones fisiológicas sobre la maduración del tejido nervioso del tectum óptico, en embriones con y sin encefalectomía parcial.

I.6.4. Contrastar los efectos de los grupos antes mencionados en relación al sexo y su posible asociación con dimorfismo en la maduración neuronal del tectum óptico.

Para el logro de estos objetivos se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo.

Si el desarrollo del tectum óptico en el pollo es dependiente de factores tróficos hipotalámicos, la encefalectomía parcial provocará cambios durante el desarrollo del mismo, en especial de la organización estructural laminar del tectum óptico, por alteración en los patrones de migración neuronal para el establecimiento de los estratos celulares que lo conforman.

Al mismo tiempo, la falta de estos factores tróficos, alteran de modo diferente a machos y hembras en especial durante el periodo de establecimiento del dimorfismo sexual (16 días). Además se podrán revertir estos efectos mediante el trasplante del primordio hipofisiario y/o de la administración de estrógenos.

## **II MATERIAL Y METODOS.**

### **II.1. EMBRIONES DE POLLO.**

Se formaron lotes de embriones de pollo (*Gallus domesticus*) de gallinas White Leghorn incubados a  $38\pm 0.5^{\circ}\text{C}$  y  $60\pm 5$  de humedad relativa, en una incubadora marca Galván, en todos los casos se incubó al huevo a la misma hora, la humedad se mantuvo a través de una charola que se encontraba en la parte baja de la incubadora, llenándose diariamente de agua. Cada grupo estuvo integrado por cuatro embriones macho ó cuatro embriones hembra, previa identificación del sexo por medio de microscopía estereoscópica y posterior comprobación por disección.

### **II.2. DISEÑO EXPERIMENTAL.**

El diseño experimental consistió de 10 grupos con cuatro embriones cada uno: cinco grupos estuvieron formados por embriones macho y los cinco restantes por embriones hembra. Se tuvieron tres condiciones experimentales y dos control para cada sexo. Los grupos fueron:

Control (CO).

Encefalectomizado (hipofisectomizado) (HX).

Encefalectomizado con transplantes (HXTX).

Control con estrógenos (COES).

Encefalectomizado con estrógenos (HXES).

#### **II.2.1. GRUPOS CONTROL.**

Se formaron dos grupos control, el primero de ellos consistió de embriones machos ó hembras a los que únicamente se les abrió el cascarón a las 38 horas de incubación e inmediatamente se cerró el mismo con cinta de celulosa y se



regresaron a la incubadora hasta el día 16. A estos grupos se les llamó control (Co); Al otro grupo se le inocularon 200 picogramos de estradiol a los 12 y 14 días de incubación sobre la membrana corioalantoidea en medio Eagle-Dulbecco. Se cerró el cascarón y se continuó el desarrollo hasta el día 16. A este grupo se les designó control de estrógenos (COES).

## II.2.2. GRUPOS CON ENCEFALECTOMIA PARCIAL.

Los grupos con encefalectomía parcial (hipofisectomizados) fueron manipulados entre las 36 y 40 horas de incubación. Se extrajeron los huevos de la incubadora transfiriéndose a una mesa estática. Cada huevo fue limpiado con alcohol al 70% y se localizó la existencia de embrión por medio de un ovoscopio. Se trazó un cuadro de aproximadamente 1.5 cm de lado con un lápiz sobre el cascarón en el sitio donde se localizaba el embrión. Se practicó un orificio con una aguja en la cámara de aire. Con un disco de carbón y un motor dental se hizo una ventanilla siguiendo el cuadro trazado previamente y procurando no alcanzar la membrana interna del cascarón. Con un escalpelo se levantó el cuadrado de cascarón y se colocó sobre la membrana que quedó expuesta una gota de solución salina isotónica. Se rompió la membrana con unas pinzas finas sin lesionar la membrana corioalantoidea del embrión. Esto se logró al permitir la entrada de aire previo al desprendimiento de la membrana interna del cascarón.

A los embriones se les extrajo el primordio de la hipófisis por decapitación usando una modificación del método de Fugo (1938). La operación se llevó a cabo bajo un microscopio estereoscópico y con una lámpara de luz potente. La membrana vitelina fue ligeramente cortada con la ayuda de un disector estéril. Una vez separada la membrana vitelina, con una aguja fina se hizo el corte en el cerebro medio, y se extrajo la pieza cortada. En la mayoría de los casos fue posible extraer la pieza seccionada completa, cuando no se logró se desechó el embrión. Después de extraer la pieza se coloca cinta adhesiva transparente en la ventana y en el orificio que se practicó en la cámara de aire, con la finalidad de evitar posibles infecciones. Los embriones se regresaron a la incubadora estática y se observó a través de la cinta la viabilidad del embrión. Se continuó la incubación hasta el día 16. A estos grupo se le asignó el nombre de hipofisectomizados (HX) o hipofisectomizados con estrógenos si recibieron estradiol (HXES).

### **II.2.3. EMBRIONES DE POLLO TRANSPLANTADOS.**

A este grupo de animales hipofisectomizados se le colocó el primordio de la adenohipófisis de embriones de la misma edad en la membrana corioalantoidea. Los embriones donadores fueron incubados al mismo tiempo que los operados. Se les practicó una ventana como fue descrita previamente, al décimo día de la operación se extrajo la adenohipófisis del embrión donador, para lo cual se extrajo el embrión del cascarón y se colocó en una caja de petri y bajo un microscopio estereoscópico se abrió el cráneo con unas pinzas y tijeras finas. Se levantó el cerebro, se cortó el quiasma óptico y se procedió a separar todo el cerebro. Por medio de un escalpelo se extrajo la hipófisis y se le colocó en medio de cultivo (Eagle-Dulbecco). Con la ayuda de un escalpelo se colocó el trasplante en la membrana corioalantoidea en una de las bifurcaciones de los vasos. La viabilidad del trasplante se observó diariamente con la ayuda de un microscopio estereoscópico revisando la coloración de la glándula y la neoformación de capilares. Se desecharon los embriones en donde se encontró necrosis de la glándula transplantada. Los embriones transplantados fueron regresados a la incubadora hasta los 16 días. A este grupo se le llamó hipofisectomizado transplantado (HXTX).

### **II.3. OBTENCION Y PROCESAMIENTO DEL MATERIAL HISTOLOGICO**

Los embriones de pollo se sacrificaron a los 16 días de incubación. La porción encefálica se procesó con el método de Golgi-Cox. Bloques de tejido nervioso conteniendo al tectum óptico fueron fijados durante 25 días en frascos ámbar, con una solución de cloruro de mercurio al 1%; dicromato de potasio al 1% ; cromato de potasio al 0.8% y tungstato de sodio y potasio al 0.5%, disolviendo previamente el cloruro de mercurio con el dicromato de potasio por un lado, y por otro el cromato de potasio con el tungstato de sodio y potasio, mezclándose ambas soluciones en frío poco antes de ser usado el reactivo.

Transcurrido ese tiempo se lavaron las muestras con agua destilada y se deshidrataron en alcoholes de 50, 70, 80 y 95% por 30 minutos en cada cambio. Se transfirieron a alcohol-acetona a partes iguales por 24 horas y se imbibieron en soluciones crecientes de nitrocelulosa de baja viscosidad desde 5, 10, 15 y 30% por

24 horas en cada concentración. Pasado ese tiempo se colocaron en moldes de inclusión con nitrocelulosa al 30% y se mantuvieron en un desecador de vidrio saturado con vapores de cloroformo durante 12 horas.

Se hicieron cortes frontales con el micrótomo de deslizamiento a 120  $\mu\text{m}$  de grosor. Los cortes se recogieron en alcohol al 70%, conservando su seriación. Se hidrataron con agua destilada y se diferenciaron con revelador fotográfico común durante 5 minutos. Se lavaron con agua destilada, se deshidrataron con cambios crecientes de alcohol etílico de 70,80 y 95% y se pasaron a dos cambios de isopropanol y xileno durante 10 minutos en cada cambio. Se montaron con resina sintética conservando la seriación de los mismos.

#### II.4. ELABORACION DE DIBUJOS CON CAMARA LUCIDA.

Se seleccionaron los cortes mejor impregnados en los que se localizó al ventrículo izquierdo ó derecho del tectum óptico. Se hicieron dibujos con cámara lúcida en un microscopio Carl Zeiss de campo claro, con un objetivo de 6.3X de los cortes ubicados a la cuarta, mitad y tres cuartas partes del tectum óptico (Fig. 17), para lo cual se numeraron progresivamente los cortes, asignando el primer dígito al corte dónde se identificaba por primera vez al ventrículo tectal y así progresivamente, hasta identificar el último corte que contuvo al ventrículo. Posteriormente se dividió el número de cortes entre cuatro y de esta manera se identificaron los cortes que quedaban a la cuarta parte, a la mitad y a las tres cuartas partes del volumen total del tectum óptico, los que se identificaron como: planos dorsal, medial y ventral respectivamente.

En cada dibujo de cámara lúcida de un corte (dorsal, medial ó ventral), se hicieron mediciones a partir del *stratum griseum et fibrosum superficiale* (SGFS) hasta el borde del ventrículo con una regla graduada en milímetros en los planos rostral, medial y caudal. Se hicieron asimismo, mediciones en los planos antes mencionados, subdividiendo el grosor total del tectum óptico en las porciones: *stratum griseum et fibrosum superficiale* (SGFS); *stratum griseum centrale* (SGC); *stratum album centrale* (SAC); y *stratum griseum et fibrosum periventriculare* (SGFP). De esta manera por cada corte se obtuvieron 5 lecturas (total. SGFS, SGC, SAC, y SGFP) por tres planos radiales (rostral, medial y caudal) en tres planos

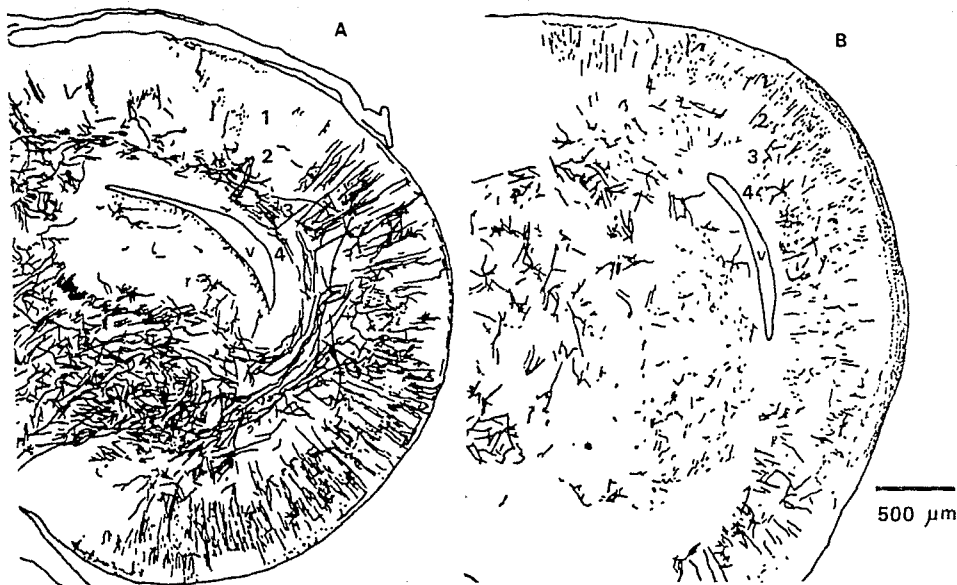


Fig. 17. Dibujos con cámara lúcida del tectum óptico de embriones de pollo de 16 días de incubación. A, embrión macho control. B, embrión macho hipofisectomizado. V, ventrículo. 1, *stratum griseum et fibrosum superficiale*; 2, *stratum griseum centrale*; 3, *stratum album centrale*; 4, *stratum griseum et fibrosum periventriculare*. Aumento 63 diámetros.

frontales (dorsal, medial y ventral), dando un total por embrión de 45 mediciones, 180 lecturas por grupo y 1,800 para todos los grupos machos y hembras.

## **II.5 ANALISIS ESTADISTICO.**

Se hicieron comparaciones entre grupos experimentales y control (CO, HX, HXTX, COES, HXES) para el grosor de cada una de las láminas, y para la profundidad total del tectum óptico, usando la prueba de análisis de varianza de una vía y se identificaron los grupos específicos responsables de las diferencias por medio de la prueba de Tukey (Daniel, 1979).

## **III RESULTADOS**

### **III.1 OBSERVACIONES CUALITATIVAS.**

Los embriones de pollo hipofisectomizados tanto machos como hembras mostraron ausencia completa de los globos oculares y de los hemisferios cerebrales (Fig. 18A). Se aprecia disminución del grosor tectal, así como desorganización de los estratos y alteración de la complejidad neuronal y de procesos dendríticos en el tectum óptico de animales con hipofisectomía, comparados con los controles (Figs. 19 y 20). También fue característico encontrar al ventrículo tectal deformado, disminuido ó ausente, como se observa en la figura 18D y E.

### **III.2 OBSERVACIONES CUANTITATIVAS.**

El análisis estadístico se efectuó en las mediciones del grosor total del tectum óptico de los embriones de pollo macho en los cinco grupos experimentales: control íntegros (grupo CO) hipofisectomizados (grupo HX), hipofisectomizados y transplantados (grupo HXTX), estrogenizados (grupo COES) y animales hipofisectomizados y estrogenizados (grupo HXES). Además, se comparó el grosor de cada una de las capas y de los grupos, así como las diferencias entre machos y hembras. Las medias en micras se muestran en los cuadros 4 al 8.

#### **III.2.1 COMPARACIONES ENTRE EL GRUPO CONTROL Y LOS EXPERIMENTALES.**

En general, el tectum óptico en machos mostró reducciones significativas del 11% en el grosor, en los animales hipofisectomizados cuando se analizó el SGFS y el grosor total. En los animales hipofisectomizados con transplante en el SGFS, SAC y en el grosor total las reducciones fueron del 14%, 23% y 11% respectivamente, así como en los animales con hipofisectomía y tratados con estrógenos en el SAC y en el total (24% y 8%). Se observó aumento en todos los estratos en el grupo de animales macho intactos a los que se les aplicaron estrógenos (COES), aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas al compararse con el grupo control (Cuadro 1).

**Fig. 18. A, Embriones de pollo de 16 días de incubación con encefalotomía parcial (izquierda) y control (derecha). B, Corte frontal del encéfalo en embrión control, aumento 12 diámetros. C, Tectum óptico de embrión control, 36 diámetros de aumento. D, Corte frontal de encéfalo de embrión hipofisectomizado, aumento 12 diámetros. E, Tectum óptico de embrión hipofisectomizado, 36 diámetros. To, tectum óptico; CE, cerebelo; V, ventrículo.**

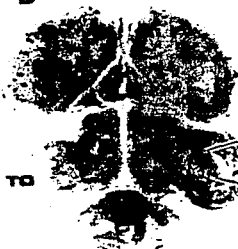
ENCEFALOTOMIA  
PARCIAL

CONTROL

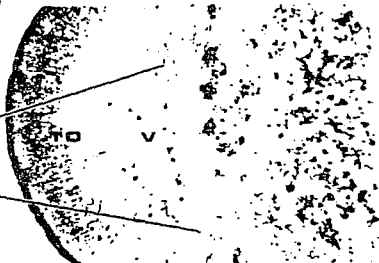
A



B



C



E



D



FIGURA 18



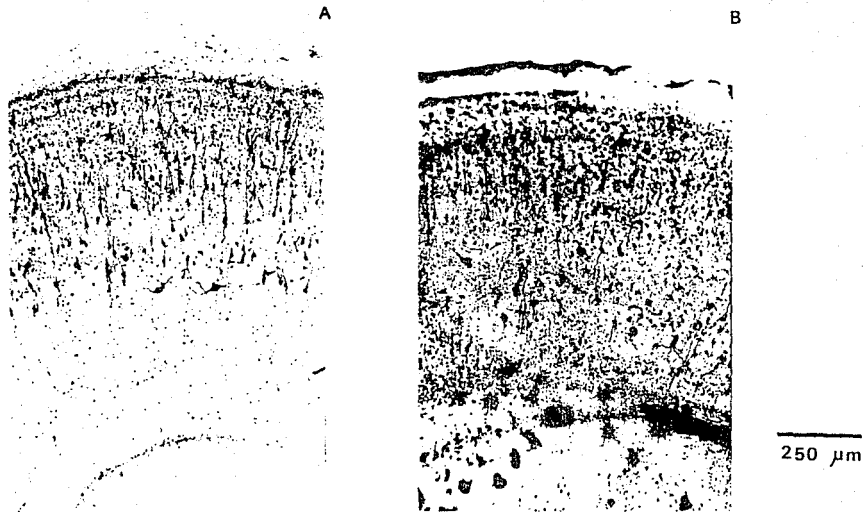


Fig. 19 Fotomicrografías del tectum óptico de embriones de pollo de 16 días de incubación. A, macho control en el que se aprecia mayor complejidad neuronal; B, macho hipofisectomizado, se puede observar disminución en el grosor de las capas. Aumento 120 diámetros.

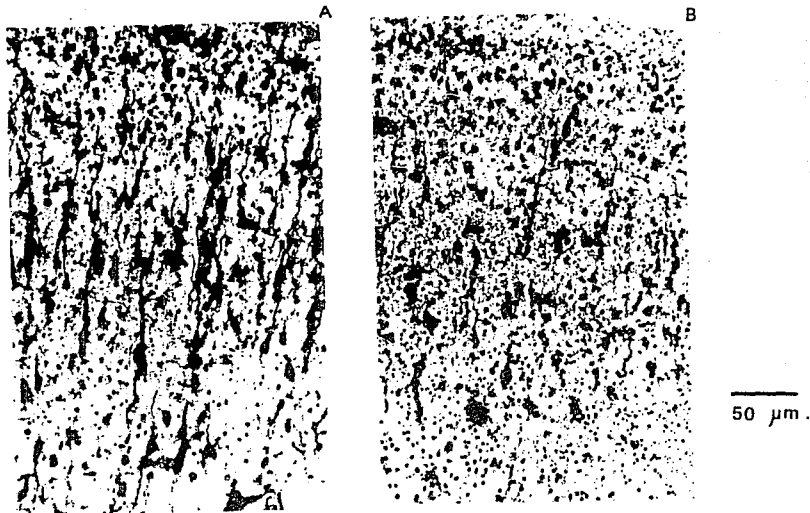


Fig. 20 Fotomicrografías de *stratum griseum et fibrosum superficiale* en embriones de pollo de 16 días. A. macho control, se aprecian numerosas neuronas piriformes orientadas radialmente, B, macho hipofisectomizado, la complejidad neuronal es menor. Aumento 400 diámetros.

GRUPO	SGFS	SGC	SAC	SGFP	TOTAL
CO	466	249	158	125	1004
HX	416	208	145	121	891
δ	-11	-17	-8	-4	-11
	*				*
CO	466	249	158	125	1004
HXTX	403	222	122	118	898
δ	-14	-11	-23	-6	-11
	*		*		*
CO	466	249	158	125	1004
COES	527	307	197	144	1175
δ	13	24	25	14	17
CO	466	249	158	125	1004
HXES	475	204	119	125	926
δ	2	-18	-24	-1	-8
			*		*

Cuadro 1. Comparaciones del grosor en micrómetros de los estratos entre los grupos experimentales con el grupo control del tectum óptico en embriones de pollo macho de 16 días de incubación. SGFS, *stratum griseum et fibrosum superficiale*; SGC, *stratum griseum centrale*; SAC, *stratum album centrale*; SGFP, *stratum griseum et fibrosum periventriculare*. CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con trasplante; COES, control con estrógenos; HXES, hipofisectomizado con estrógenos. δ, diferencias porcentuales entre grupos. \* nivel de significancia, 0.05 con la prueba de Tukey.

En relación a las hembras hubo disminución significativa del 25% en los embriones hipofisectomizados; en los animales hipofisectomizados con trasplante, de 9% en el SGFS, 27% en SGC, 22% en el SAC y 17% en el grosor total; en los animales hipofisectomizados con estrógenos disminuyó el SAC 23%. En el caso de los animales control con estrógenos se observaron decrementos del 16% en el SGC y 10% en el SGFP. Se observaron aumentos del 18% en el SGFS, 9% en el SAC y 4% en el grosor total, aunque los cambios no fueron significativos desde el punto de vista estadístico al ser comparados con el grupo control intacto (Cuadro 2).

Al ser comparado el grosor de cada uno de los estratos y el grosor total entre machos y hembras se observó que no hubo diferencias estadísticamente significativas, a excepción de un decremento en las hembras del 22% en el SGC y 10% en el grosor total (Cuadro 3).

### **III.2.2 ANALISIS ENTRE LAS REGIONES ROSTRAL MEDIAL Y CAUDAL DEL TECTUM OPTICO.**

El segundo análisis efectuado fue en los datos obtenidos en las tres regiones (rostral, medial y caudal), en las cuatro capas y en los cinco grupos experimentales del tectum óptico (cuadros 4 a 8 y gráficas 1 a 5).

El análisis estadístico se efectuó con dos pruebas, ANOVA y Tukey, en donde se consideraron las cuatro condiciones experimentales tanto en machos como hembras. En el cuadro 4 y la gráfica 1, se muestra el grosor del SGFS, las diferencias significativas correspondieron a los grupos CO vs HXTX y COES del tectum de los machos, en las regiones rostral y medial, las hembras sólo mostraron un aumento significativo cuando se les aplicó estrógenos. En la región caudal no se encontraron diferencias significativas.

El SGC de las hembras, sólo presentó reducción significativa al comparar el grupo control con las hipofisectomizadas y transplantadas (Cuadro 5 y Gráfica 2).

El SAC mostró reducciones significativas en los grupos hipofisectomizados trasplantados e hipofisectomizados con estrógenos en el plano medial en machos (Cuadro 6 y Gráfica 3).

GRUPO	SGFS	SGC	SAC	SGFP	TOTAL
CO	437	286	157	140	1016
HX	449	213	158	130	953
δ	3	-25	1	-7	-6
		*			
CO	437	286	157	140	1016
HXTX	398	208	123	113	844
δ	-9	-27	-22	-20	-17
	*	*	*		*
CO	437	286	157	140	1016
COES	517	240	172	127	1053
δ	18	-16	9	-10	4
CO	437	286	157	140	1016
HXES	468	248	121	117	953
δ	7	-13	-23	-17	-6
			*		

Cuadro 2. Comparaciones del grosor en micrómetros de los estratos entre los grupos experimentales con el grupo control del tectum óptico en embriones de pollo hembra de 16 días de incubación. SGFS, *stratum griseum et fibrosum superficiale*; SGC, *stratum griseum centrale*; SAC, *stratum album centrale*; SGFP, *stratum griseum et fibrosum periventriculare*. CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con transplante; COES, control con estrógenos; HXES, hipofisectomizado con estrógenos. δ, diferencias porcentuales entre grupos. \* nivel de significancia, 0.05 con la prueba de Tukey.

GRUPO	SGFS	SGC	SAC	SGFP	TOTAL
CO MACHOS	466	249	158	126	1003
CO HEMBRAS	437	286	157	140	1016
♂	-6	14	-0.5	11	1
HX MACHOS	416	208	145	121	891
HX HEMBRAS	449	213	158	130	953
♂	8	3	9	7	7
HXTX MACHOS	403	222	122	118	898
HXTX HEMBRAS	398	208	123	113	844
♂	-1	-7	1	-5	-6
COES MACHOS	527	307	197	144	1175
COES HEMBRAS	517	240	172	127	1053
♂	-2	-22	-13	-12	-10
		*			*
HXES MACHOS	475	204	119	125	926
HXES HEMBRAS	468	248	121	117	953
♂	-2	22	2	-6	3

Cuadro 3. Comparaciones del grosor en micrómetros de los estratos del tectum óptico entre embriones de pollo macho y hembra de 16 días de incubación. SGFS, *stratum griseum et fibrosum superficiale*; SGC, *stratum griseum centrale*; SAC, *stratum album centrale*; SGFP, *stratum griseum et fibrosum periventriculare*. CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con transplante; COES, control con estrógenos; HXES, hipofisectomizado con estrógenos. ♂, diferencias porcentuales entre grupos. \* nivel de significancia, 0.05 con la prueba de Tukey.

**GROSOR DEL STRATUM GRISEUM ET FIBROSUM SUPERFICIALE  
DE EMBRIONES DE POLLO DE 16 DIAS DE INCUBACION**

**MACHOS**

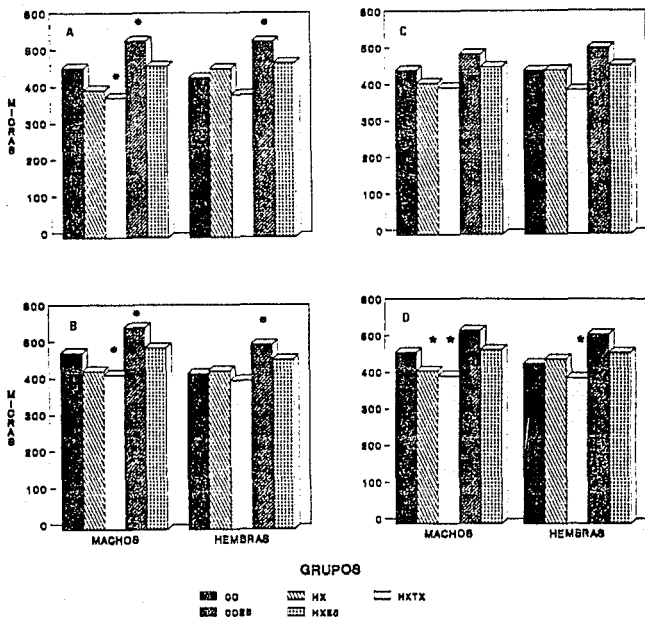
NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	463 ±15	403 ±19	383 ±7 *	537 ±15 *	469 ±11
MEDIAL	482 ±16	432 ±15	422 ±11 *	551 ±11 *	497 ±13
CAUDAL	451 ±15	415 ±19	403 ±19	494 ±11	460 ±10
PROMEDIO	466 ±9	416 ±10 *	403 ±8 *	527 ±8	475 ±7

**HEMBRAS**

NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	436 ±23	461 ±17	390 ±4	535 ±7 *	476 ±12
MEDIAL	425 ±15	434 ±15	407 ±6	505 ±8 *	464 ±14
CAUDAL	449 ±15	451 ±18	396 ±16	511 ±11	464 ±12
PROMEDIO	437 ±10	449 ±9	398 ±6 *	517 ±5	468 ±7

Cuadro 4. Grosor en micrómetros del *stratum griseum et fibrosum superficiale* en embriones de pollo machos y hembras de 16 días de incubación para los planos rostral, medial, caudal y el promedio de éstos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con trasplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol. \*  $p > 0.05$ .

## TECTUM OPTICO SGFS



Gráfica 1. Profundidad en micrómetros del SGFS en embriones de pollo de 16 días de incubación en los planos: A rostral, B medial, C caudal y D los tres planos simultáneos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX hipofisectomizado con transplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol.



GROSOR DEL STRATUM GRISEUM CENTRALE EN EMBRIONES DE POLLO DE 16 DIAS DE INCUBACION

MACHOS

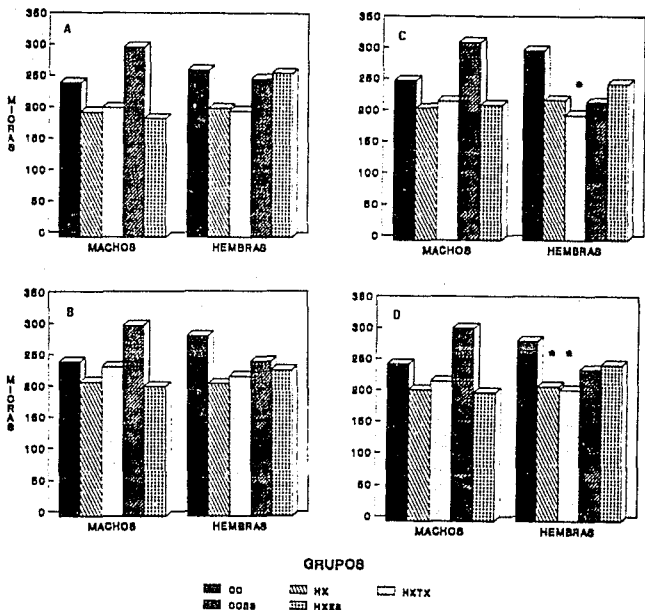
NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	246 ±20	200 ±13	207 ±17	303 ±26	190 ±8
MEDIAL	246 ±14	214 ±12	238 ±26	304 ±20	206 ±21
CAUDAL	254 ±12	210 ±18	222 ±31	316 ±14	216 ±22
PROMEDIO	249 ±9	208 ±8	222 ±14	307 ±11	204 ±10

HEMBRAS

NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	267 ±15	206 ±9	202 ±12	253 ±23	262 ±26
MEDIAL	287 ±14	210 ±19	222 ±14	246 ±14	232 ±20
CAUDAL	303 ±17	224 ±28	200 ±12 *	220 ±14	250 ±34
PROMEDIO	286 ±9	213 ±11 *	208 ±7 *	240 ±10	248 ±16

Cuadro 5. Grosor en micrómetros del *stratum griseum centrale* en embriones de pollo machos y hembras de 16 días de incubación para los planos rostral, medial, caudal y el promedio de éstos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con transplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol. \*  $p > 0.05$ .

## TECTUM OPTICO SGC



Gráfica 2. Profundidad en micrómetros del SGC en embriones de pollo de 16 días de incubación en los planos A rostral, B medial, C caudal y D los tres planos simultáneos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con transplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol.

## GROSOR DEL STRATUM ALBUM CENTRALE EN EMBRIONES DE POLLO DE 16 DÍAS DE INCUBACION

### MACHOS

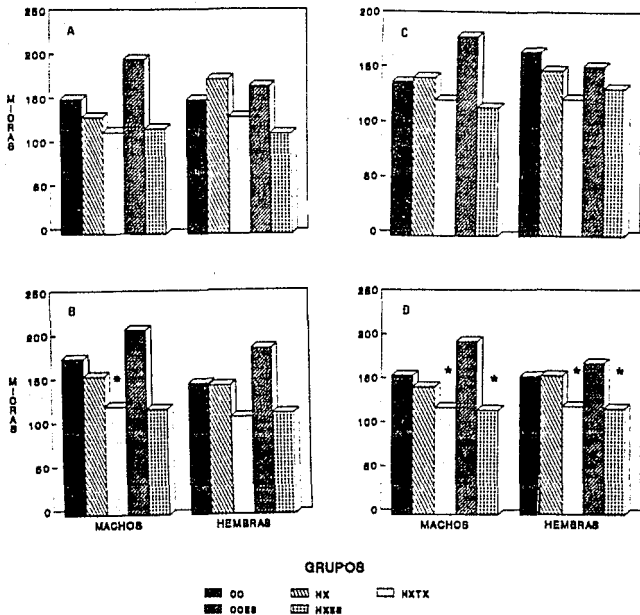
NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	154 ±13	133 ±10	116 ±6	199 ±21	120 ±8
MEDIAL	178 ±20	158 ±16	124 ±8 *	211 ±9	121 ±7 *
CAUDAL	141 ±11	144 ±12	124 ±13	182 ±11	117 ±8
PROMEDIO	158 ±9	145 ±7	122 ±6 *	197 ±8	119 ±4 *

### HEMBRAS

NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	153 ±6	176 ±11	133 ±9	168 ±10	114 ±7
MEDIAL	149 ±5	147 ±11	111 ±10	189 ±8	115 ±5
CAUDAL	168 ±11	151 ±16	125 ±9	155 ±14	135 ±11
PROMEDIO	157 ±5	158 ±8	123 ±6 *	172 ±6	121 ±5 *

Cuadro 6. Grosor en micrómetros del *stratum album centrale* en embriones de pollo machos y hembras de 16 días de incubación. Planos rostral, medial, caudal y el promedio de éstos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con trasplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol. \*  $p > 0.05$ .

## TECTUM OPTICO SAC



Gráfica 3. Profundidad en micrómetros del SAC en embriones de pollo de 16 días de incubación en los planos A rostral, B medial, C caudal y D los tres planos simultáneos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con transplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol.

El SGFP no mostró cambios significativos entre las diferentes grupos (Cuadro 7, Gráfica 4).

Al efectuar las comparaciones de los totales, es decir al sumar las cuatro capas en las tres regiones (rostral, medial y caudal) en las gráficas 10, 11 y 12 se observa que los machos fueron los que presentaron mayores diferencias significativas. Así, en ambas regiones rostral y medial los decrementos significativos se localizaron al comparar los grupos CO vs HX y HXTX, sin embargo, hubo un aumento significativo del grupo COES (Cuadro 8 y Gráfica 5). Finalmente, la región caudal de los machos mostró aumento significativo entre los controles y los estrogenizados y las hembras presentaron una reducción significativa entre los controles y las hipofisectomizadas transplantadas en todos los planos (Cuadro 8 y Gráfica 5).

**GROSOR DEL STRATUM GRISEUM ET FIBROSUM  
PERIVENTRICULARE EN EMBRIONES DE POLLO DE 16 DIAS DE  
INCUBACION**

**MACHOS**

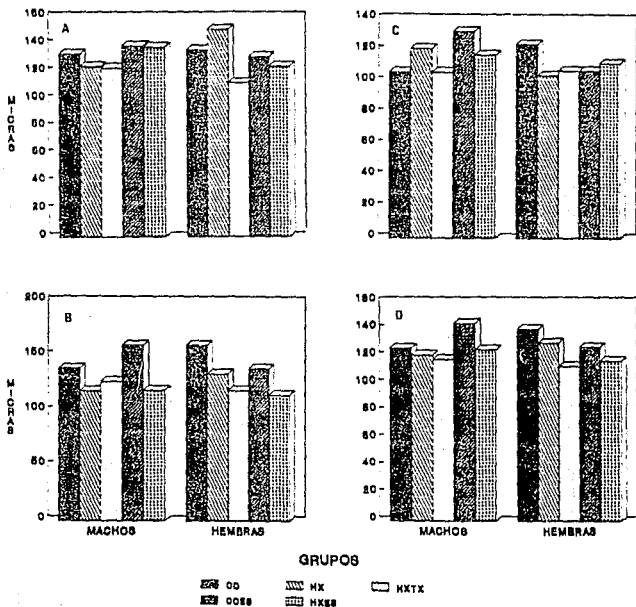
NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	133 ±11	124 ±6	123 ±11	139 ±11	138 ±10
MEDIAL	139 ±8	118 ±7	127 ±11	160 ±9	119 ±9
CAUDAL	106 ±6	121 ±9	106 ±8	132 ±8	117 ±7
PROMEDIO	126 ±5	121 ±4	118 ±6	144 ±6	125 ±6

**HEMBRAS**

NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	136 ±8	151 ±17	112 ±6	131 ±11	124 ±12
MEDIAL	160 ±8	134 ±11	119 ±12	139 ±10	115 ±7
CAUDAL	124 ±11	104 ±5	107 ±5	107 ±9	112 ±8
PROMEDIO	140 ±6	130 ±7	113 ±5	127 ±6	117 ±5

Cuadro 7. Grosor en micrómetros del *stratum griseum et fibrosum periventriculare* en embriones de pollo machos y hembras de 16 días de incubación. Planos rostral, medial, caudal y el promedio de éstos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con transplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol. \*  $p > 0.05$ .

## TECTUM OPTICO SGFP



Gráfica 4. Profundidad en micrómetros del SGFP en embriones de pollo de 16 días de incubación en los planos A rostral, B medial, C caudal y D los tres planos simultáneos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con transplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol.

**GROSOR DEL TECTUM OPTICO EN EMBRIONES DE POLLO DE 16  
DIAS DE INCUBACION**

**MACHOS**

NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	1003 ±32	859 ±31 *	829 ±16 *	1178 ±36 *	917 ±24
MEDIAL	1048 ±33	916 ±27 *	910 ±28 *	1225 ±33 *	952 ±13
CAUDAL	959 ±25	897 ±26	864 ±62	1121 ±19 *	910 ±23
PROMEDIO	1004 ±18	891 ±16 *	868 ±24 *	1175 ±18	926 ±12 *

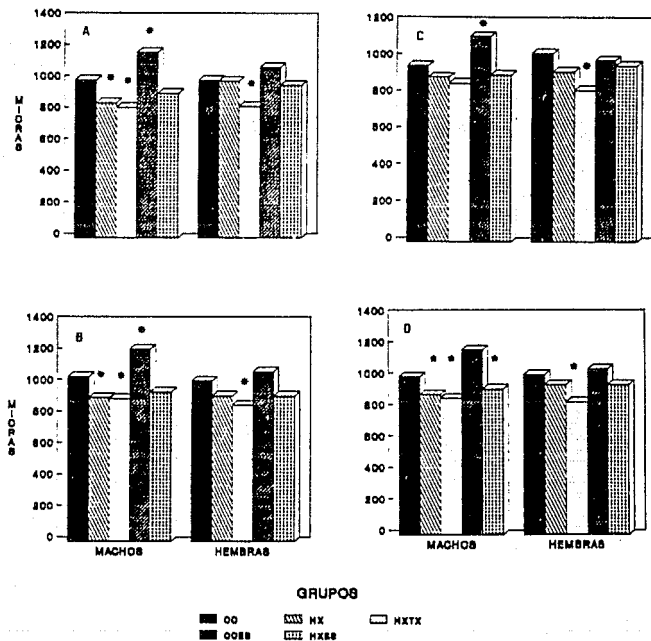
**HEMBRAS**

NIVEL	CO	HX	HXTX	COES	HXES
ROSTRAL	999 ±32	996 ±43	836 ±11 *	1085 ±37	971 ±24
MEDIAL	1021 ±21	926 ±38	868 ±16 *	1079 ±26	926 ±21
CAUDAL	1030 ±23	930 ±33	828 ±15 *	992 ±34	961 ±27
PROMEDIO	1017 ±15	953 ±15	844 ±9 *	1053 ±20	953 ±15

Cuadro 8. Grosor en micrómetros del tectum óptico en embriones de pollo machos y hembras de 16 días de incubación. Planos rostral, medial, caudal y el promedio de éstos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX, hipofisectomizado con trasplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol. \*  $p > 0.05$ .



## TECTUM OPTICO TOTAL



Gráfica 5. Profundidad total en micrómetros del tectum óptico en embriones de pollo de 16 días de incubación en los planos A rostral, B medial, C caudal y D los tres planos simultáneos. Grupos: CO, control; HX, hipofisectomizado; HXTX hipofisectomizado con trasplante; COES, control con estradiol; HXES, hipofisectomizado con estradiol.

## IV DISCUSION

Los datos morfométricos del tectum óptico en embriones de pollos en diferentes condiciones experimentales, sugieren que la encefalectomía parcial temprana tiene efectos sobre los patrones de migración, desarrollo, maduración neuronal, necesarios para el establecimiento de las distintas láminas que configuran al tectum óptico, las cuales son sitio de recepción espacial y temporal de los axones que provienen de los receptores, en este caso de los nervios ópticos que provienen de los globos oculares y hacen sinápsis con el tectum óptico (Bingelli y Paule, 1969; Bruesh y Arey, 1942).

En el presente trabajo se diseñó un modelo experimental que permitiera por una parte, estudiar la laminación de cuatro capas del tectum óptico, valorada morfométricamente al medir el grosor de las mismas y luego demostrar si había cambios importantes al ser aplicados diversos factores tróficos. En primer término se utilizó el implante del primordio de hipófisis en los animales con encefalectomía parcial (en los cuales se había separado la hipófisis). Se sabe de la influencia de la hipófisis en la secreción estrogénica de los ovarios en hembras de pollos (*G. domesticus*), en periodos determinados que son dependientes del desarrollo de los receptores en el ovario. En nuestro estudio, la hipofisectomía estuvo relacionada con cambios morfológicos de la cabeza en donde no se desarrollaron los globos oculares, además de la parte anterior del diencéfalo (hemisferios). Al mismo tiempo, se observó un hiperdesarrollo del mesencéfalo. Sin embargo, la parte anatómica laminar del tectum óptico se observó reducida de un modo importante, debido a la encefalectomía temprana. Los machos fueron más sensibles a este proceso experimental que las hembras como se observa en el cuadro 5. El estrato que más se redujo fue el SGC de los machos seguido del SAC, ambos son según el estudio del desarrollo de los últimos en diferenciarse porque de ellos migran las últimas células hacia la superficie tectal (Fig. 6), además que presentan un gradiente de maduración rostrocaudal distinto, por su relación en el proceso de sinaptogénesis con los axones provenientes de los globos oculares. Es claro que en los embriones con hipofisectomía sin el desarrollo de los globos oculares estas capas son las más alteradas.

Un tercer grupo en el que se mostraron los efectos de los estrógenos en los animales intactos como influencia trófica para acelerar el desarrollo de estas capas, lo cual se sabe por estudios previos en los que se utilizan estrógenos para acelerar la maduración tanto sexual como cerebral en el pollo. Se ha estudiado la relación de andrógenos y estrógenos en el hipotálamo de canarios macho, concluyeron que la mencionada relación induce cambios en la neurotransmisión noradrenérgica, necesaria para la modulación de las conductas sociales en este tipo de aves. En nuestro estudio encontramos que esta influencia hormonal trófica, induce un incremento de los patrones neuronales de crecimiento en el tectum óptico, valorada por el aumento en el grosor del mismo, en los animales íntegros y a los que se les administró los estrógenos (grupo HXES). Este efecto se evidencia mejor en los cerebros de los machos.

Ha sido demostrado que los estrógenos pueden actuar como factores neurotróficos en diferentes especies durante el desarrollo del tejido nervioso (Barclay 1990; Kathog-Semba, et al., 1990; Konishi y Akutagawa, 1988). Por ejemplo Matsumoto (1991a y b) mostró que los esteroides modulan la sinaptogénesis en el hipotálamo y en el sistema límbico durante el periodo perinatal. Propone que la pubertad se establece por la estimulación de la formación sináptica en el hipotálamo, por la influencia de los estrógenos. En el adulto los estrógenos presentan un efecto facilitador sobre la formación de sinápsis en el septum, hipotálamo y en el mesencéfalo. Se concluye de estos estudios que los estrógenos son factores críticos durante el desarrollo hasta el periodo adulto para llevar a cabo la organización y reorganización de los circuitos neuronales dirigiendo las funciones conductuales y neuroendócrinas. El tectum óptico de los pollos no es la excepción, ya que como se observó, éste presenta aumento del grosor debido quizá al aumento de células nerviosas, fibras y glía afectados tróficamente por la administración de estrógenos durante el desarrollo.

Un último grupo de animales en los que además de la hipofisectomía se les administraron los estrógenos, se observó que el desarrollo del tectum óptico puede ser de algún modo compensado por la acción trófica de los estrógenos como se pudo observar al no encontrar diferencias entre los animales control y los hipofisectomizados pero a los que se les administró estrógenos tanto hembras como en machos. La pregunta que surge en este modelo es hasta donde los patrones

morfogénicos de la distribución laminar neuronal son adecuados para el establecimiento de la sinaptogénesis en las capas celulares correspondientes con las fibras provenientes de los lóbulos oculares y que en estos animales no existen debido a la falta del desarrollo del receptor fótico (globo ocular). Faltarían más estudios en los que se requeriría observar si por ejemplo, las poblaciones de células gangliónicas (específicas para dichas conexiones) sufren cambios importantes en sus patrones de migración, rotación y organización topográfica en las capas correspondientes (Mollá, 1979; La Vail et al., 1971).

Por otra parte, se observó que el tectum óptico de los machos mostró mayor aumento en el grosor total de las capas que lo forman (cuadro 5) en relación a las hembras. Así, los estrógenos influyen más en el tectum óptico de los machos debido a que en las hembras existirían zonas menos receptivas a los esteroides en el tectum óptico. La explicación a esto es quizá según Adcock y Greenstein (1968) y Stanley y Fink (1986) la cantidad de ARN mensajero que codifica para la tubulina en el sistema límbico neonatal y en el área preóptica hipotalámica es mayor en los machos que en las hembras, esta observación se comprueba al efectuar los experimentos en hembras expuestas a andrógenos (Stanley y Fink, 1986), sugiriendo que los andrógenos pueden estar involucrados en la regulación del ARN mensajero de la tubulina en cerebros neonatos, afectando la organización del neurópilo (axones en diferenciación) tanto como en el crecimiento dendrítico para la formación de sinápsis. Además, en el hipotálamo se ha encontrado a los andrógenos relacionados con la glía radial (Tobet y Fox, 1989), en los procesos de migración neuronal. En este estudio la capa del tectum óptico que mostró mayores aumentos fue el SGFS en las hembras, y en los machos el SGC, sitios en los que se encuentra la mayor proporción celular del tectum óptico.

Como se sabe, por los estudios del desarrollo diferencial entre las distintas porciones del tectum óptico de las regiones rostro-caudal y dorso-ventral hechos por Cowan et al. (1968), fue necesario estudiar el grosor del tectum óptico en las tres regiones (rostral, medial y caudal). Los datos mostraron que existe mayor sensibilidad de crecimiento en las porciones rostral y medial en comparación con la caudal, este hallazgo, concuerda en general con la idea de la forma de crecimiento del tectum óptico en sus porciones rostral medial, que son más avanzadas en relación a sus porciones caudales. Además, se encontró que dicho gradiente de

desarrollo tectal rostro-caudal es mayor en los machos que en las hembras de 16 días de incubación, en donde se advierte un gradiente de desarrollo tectal el cual ha sido reportado con anterioridad en cerebros de pollo, desde estadios tempranos del desarrollo hasta poco antes de la eclosión. Estos efectos, probablemente también se deban a factores tróficos (hormonales) que determinan la asincronía sexual durante los procesos de maduración del tectum óptico en las aves. Por otra parte los estudios de la filogenia, no sólo de las aves, sino en cerebros de mamíferos, indican cierta refractariedad morfológica durante el desarrollo del cerebro posterior, a las influencias ambientales.

Finalmente, los datos comparativos de la organización citológica y mieloarquitectónica de las distintas especies de vertebrados, desde los agnatos hasta los mamíferos roedores como el hamster, rata y ratón, permite observar por un lado que, el tectum óptico forma parte del sentido de la vista, el cual presenta similitudes en la distribución de la arquitectura en los distintos tipos celulares que se pueden apreciar a través de algunos representantes de los vertebrados en la escala filogenética, y por otro la organización de conexiones específicas de los diferentes estratos, los que se siguen presentando a lo largo de la escala, por ejemplo el tectum óptico de los elasmobranchios, que está formado por cuatro estratos, seguido de los teleosteos con seis capas de células, el de los agnatos, reptiles y mamíferos con 7 y los anfibios que presentan 9 estratos.

En los mamíferos la subdivisión de las capas es mayor, con separación entre las láminas superficiales de las profundas, esta distribución anatómica se debe a la especialización en la vía visual que se encuentra en especies preferentemente visuales como el gato y el hombre. Esta distribución anatómica obedece a la mayor integración funcional que ocurre en estas especies de vertebrados terrestres. Por ejemplo, las células de las láminas más profundas en el SC pueden ser activadas de forma transináptica por la estimulación del quiasma óptico ó la corteza visual y por axones retinofugales que llegan directamente a la capa gris intermedia. En la rata, como en muchos otros mamíferos, las células profundas de la capa óptica pueden ser activadas por estímulos visuales, somatosensorios y en menor grado, auditivos. En otros roedores las células que responden a estímulos visuales son registrados principalmente en la capa gris intermedia, y las células que reaccionan a estímulos auditivos y somatosensorios se localizan más abajo.

La estimulación eléctrica del SC en la rata produce movimientos sacádicos oculares más ó menos horizontales. La dirección y magnitud varia con la localización del electrodo de estimulación a través del SC, la dirección permanece constante a diferentes profundidades del SC; Los movimientos sacádicos generados de manera rostral en el SC son menores (donde están representados los campos nasales visuales). En la porción medial (sobre el campo visual) la estimulación genera sacudidas contralaterales con un componente ascendente; de manera lateral (campo visual inferior), la estimulación genera movimientos sacádicos con un componente descendente. La estimulación en la capa gris intermedia y más abajo de ésta provoca movimientos, no solamente de los ojos, sino también de las pinas y vibrisas

Anatómicamente, la vía visual de los mamíferos presenta mayor número de conexiones contralaterales, lo que repercute en la especialización laminar celular en los colículos superiores y los relevos en el tálamo. Así, en tanto que las células del tectum óptico de las aves y de las de los colículos en los mamíferos representan a blancos visuales por campos receptivos, la diferencia entre especies visuales de mamíferos y las aves está dada por la integración anatómica distinta de esta vía visual.

## V. CONCLUSIONES.

1. La hipofisectomía hecha a través de la encefalectomía parcial en los periodos iniciales del desarrollo embrionario de *Gallus domesticus*, provoca alteraciones en la estructura laminar, reflejada en la disminución del grosor tectal.

2. El implante del primordio hipofisiario en animales hipofisectomizados, tiene un efecto inhibitorio en el desarrollo de las capas tectales.

3. Los embriones macho presentan un mayor número de grupos que reaccionan a los procedimientos experimentales en general.

4. En animales hipofisectomizados no es determinante la acción del estradiol en cuanto a la capacidad de restablecer las condiciones de desarrollo del tectum óptico.

5. Es mayor el efecto trófico de los estrógenos en el desarrollo del tectum óptico en animales intactos, sobre todo machos.

6. El *stratum griseum et fibrosum superficiale* (SGFS) es el estrato que más cambios significativos presenta en los animales que recibieron trasplante hipofisiario y con hipofisectomía, así como en los animales control con estrógenos.

7. El *stratum griseum et fibrosum periventriculare* (SGFP) es la capa que muestra menos cambios.

8. Los planos rostral y medial del tectum óptico presentan más cambios a los manejos experimentales.

9. La región caudal del tectum óptico se mantiene sin cambios por efecto de los procedimientos experimentales.

## VI. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.

Adcock, I. M., Greenstein, B. D., 1968, Sexual dimorphism of messenger RNA isolated from neonatal rat brain, *J. Neuroendocrinol.* 109:23-28.

Aghajanian, G. K., Haigler, H. J., and Bennet, J. L., 1975, Amine receptors in CNS. III. 5-hydroxytryptamine in brain, in: *Handbook of Psychopharmacology* (L. L. Iversen, S. D. Iversen and S. H. Snyder, eds.), pp. 63-96. Plenum Press, New York.

Alvarez-Buylla, A., and Nottebohm, F., 1988, Migration of young neurons in adult avian brain, *Nature.* 335:353-354.

Alvarez-Buylla, A., Theelen, M. and Nottebohm, F., 1988, Mapping of radial glia and of a new cell type in adult canary brain. *J. Neurosci.* 8:2708-2712.

Alvarez-Buylla, A., 1991, Neurogénesis en el cerebro adulto: mecanismos de una forma extrema de plasticidad, en: *Aspectos Comparativos y Mecanismos de Regulación de la Ontogenia Neural*, (M. Salas, ed.), pp. 59-72, México.

Bellonci, J., 1883, Les lobes optiques des oiseaux, *Arch. Ital. Biol.* 4:21-28.

Binggeli, L., and Paule, W. J., 1969, The pigeon retina: Quantitative aspect of the optic nerve and ganglion cell layer, *J. Comp. Neurol.* 137:1-4.

Bruesch, S. R., and Arey, L. B., 1942, The number of myelinated and unmyelinated fibers in the optic nerve of vertebrates, *J. Comp. Neurol.* 77:631-635.

Butler, A. B., and Ebbesson, S. O. E. 1975, A Golgy study of optic tectum of the tegu lizard, *Tupinambis nigropunctatus*, *J. Morphol.* 146:215-221.

Cotter, J. R., (1976), Visual and nonvisual units recorded from the optic tectum of Gallus domesticus, *Brain Behav. Evol.* 13:1-9.



Cowan, W. M., Adamson, L., and Powell, T. P. S., 1961, An experimental study of the avian visual system, *J. Anat.* 95:545-562.

Cowan, W. M., Matrin, A. H., and Wenger, E., 1968, Mitotic patterns in the optic tectum of the chick during normal development and after early removal of the optic vesicle. *J. Exp. Zool.* 169:71-92.

Cragg, B. G., Evans, D. H. L., and Hamlyn, L. H., 1954, The optic tectum of *Gallus domesticus*. A correlation of the electrical responses with the histological structure, *J. Anat.* 88:292-312.

Chan-Palay, V., 1978, Quantitative visualization of  $\gamma$ -aminobutyric acid receptors in hippocampus and area dentata demonstrated by (3H)muscimol autoradiography, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 75:7516-7523.

Daniel, W. W., 1979, *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud*, Editorial Limusa, México.

Davydova, T. V., and Goncharova, N. V., 1970, Cytoarchitectonics and neuronal composition of midbrain tectum in the turtle (*Emis orbicularis*), *Cytologia.* 15:150-160.

Fugita, S., 1964, Analysis of neuron differentiation in the central nervous system by tritiated thymidine autoradiography, *J. Comp. Neurol.* 122:311-328.

Gaupp, E., 1899, *A. Ecker's and R. Wiedersheim's "Anatomie des Frosches", Zweite Abteilung. Lehre vom Nervensystem*, E. Vieweg, Braunschweig.

Goldman, S. A., and Nottebohm, F., 1983, Neuronal production, migration and differentiation in a vocal control nucleus of the female canary brain, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 80:2390-2394.

Hamburger, V., and Hamilton, H.L., 1951, A series of normal stages in the development of the chick embryo, *J. Morph.* 88:49-92.

Hayes, B. P., and Webster, K. E., 1975, An electron microscope study of the retino-receptive layers of the pigeon optic tectum, *J. Comp. Neurol.* 162:447-451.

Hökfelt, T., and Ljungdahl, A., 1975, Uptake mechanisms as a basis for the histological identification and tracing of transmitter-specific neuron populations, in: *The Use of Axonal Transport for Studies of Neuronal Connectivity* (W. M. Cowan and N. Cuénod, eds.), pp. 249-289, Elsevier, Amsterdam.

Huber, C. G., and Crosby, E. C., 1929, The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon, with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centers and connections, *J. Comp. Neurol.* 48:1-5.

Huber, C. G., and Crosby, E. C., 1933, The reptilian optic tectum, *J. Comp. Neurol.* 57:57-61.

Hughes, C. P., and Pearlman, A. L., 1974, Single unit receptive fields and the cellular layers of the pigeon optic tectum, *Brain Res.* 80:365-371.

Hunt, S. P., and Künzle, H., 1976a, Observations on the projections and intrinsic organization of the pigeon optic tectum: An autoradiographic study based on anterograde and retrograde, axonal and dendritic flow, *J. Comp. Neurol.* 170:153-158.

Hunt, S. P., and Künzle, H., 1976b, Selective uptake and transport of label within three identified neuronal systems after injection of 3H-GABA into the pigeon optic tectum: An autoradiographic study, *J. Comp. Neurol.* 170:173-179.

Hunt, S. P., Streit, P., Künzle, H., and Cuénod, M., 1977, Characterization of the pigeon isthmotectal pathway by selective uptake and retrograde movement of radioactive compounds and by Golgi-like horseradish peroxidase labeling, *Brain Res.* 129:197-205.

Hunt, S. P., and Brecha, N., 1984, The avian optic tectum: A synthesis of morphology and Biochemistry, in: *Comparative Neurology of the Optic Tectum*. (H. Venegas Ed.), pp. 619-620, Plenum Press, New York.

Iversen, L. L., and Schon, F., 1973, The use of autoradiographic techniques for the identification and mapping of transmitter-specific neurons in CNS, in: *New Concepts in Transmitter Regulation* (A. Mandel and D. Segal, eds.), pp. 153-193, Plenum Press, New York.

Jungherr, E., 1945, Certain nuclear groups of the avian mesencephalon, *J. Comp. Neurol.* 82:55-62.

Karten, H. J. and Revzin, A. M., 1966, The afferent connections of the nucleus rotundus in the pigeon, *Brain Res.* 2:368-376.

Karten, H. J., Hodos, W., Nauta, W. J. H., and Revzin, A. M., 1973, Neural connections of the "visual Wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*), *J. Comp. Neurol.* 150:253-258.

Kupfer, C., Chumbley, L., and Downer, J. De C., 1967, Quantitative histology of optic nerve, optic tract and lateral geniculate nucleus of man. *J. Anat.* 101:393-405.

La Vail, J. H., and Cowan, W. M., 1971, The development of the chick optic tectum. I. Normal morphology and cytoarchitectonic development, *Brain Res.* 28:391-399.

Leghissa, S., 1962, L'evoluzione del tetto ottico nei bassi vertebrati, *Arch. Ital. Anat. Embriol.* 67:344-348.

Matsumoto, A., 1991, Synaptogenic action of sex steroids in developing and adult neuroendocrine brain, *Psychoneuroendocrinol.* 16:25-40.

Matsumoto, A., 1991b, Synaptic plasticity in the sex steroid-sensitive brain, *Kaibogaku-Zasshi.* 66:81-98.

Mollà i Pellejà, R., 1985, Histogénesis del córtex cerebral de *Gallus domesticus*. Estudio con los métodos de Golgi. *Publicaciones de la Universidad Autónoma de Barcelona Bellaterra*. Facultad de Ciencias. pp. 1-46.

Nordeen, K. W. and Nordeen, E. J., 1988, Projection neurons within a vocal motor pathway are born during song learning in zebra finches, *Nature*. 334:149-151.

Nottebohm, F., 1981, A brain for all seasons: Cyclical anatomical changes in song control nuclei of the canary brain, *Science*. 214:1368-1370.

Nottebohm, F., 1985, Neuronal replacement in adulthood, in: *Hope for New Neurology* (F. Nottebohm, ed.), pp. 143-161, New York Academy of Sciences, New York.

Nottebohm, F., 1987, Birdsong, in: *Encyclopedia of Neuroscience*, vol. 1 (G. Adelman, ed.), pp. 133-136, Birkhauser, Boston.

Nottebohm, F., 1989, From bird song to neurogenesis, *Sci. Am.* 260:74-79.

Paton, J. A. and Nottebohm, F., 1984, Neurons generated in the adult brain are recruited into functional circuits, *Science*. 225:1046-1048.

Potter, H. D., 1969, Structural characteristics of cell and fiber populations in the optic tectum of the frog (*Rana catesbiana*), *J. Comp. Neurol.* 136:203-207.

Quiroga, J. C., 1978, The tectum opticum of *Pantodactylus schreiberii*, Wiegmann (Teiidae, Lacertilia, Reptilia), *J. Hirnforsch.* 19:109-115.

Ramón, P., 1896, Estructura del encéfalo del camaleón, *Rev. Trimest. Micrograf.* 1:46-49.

Ramón y Cajal, S. 1891, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle de nerfs optiques, *Inst. Mschr. Anat. Physiol.* 8:337-342.

Ramón y Cajal, S., 1911, *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*, Vol. 2, Maloine, Paris.

Repérant, J., 1973. Nouvelles données sur les projections visuelles chez le pigeon (*Columba livia*), *J. Hirnforsch.* 14:151-154.

Revzin, A. M., 1969, A specific visual projection area in the hyperstriatum of the pigeon (*Columba livia*), *Brain Res.* 15:246-250.

Ris, F., 1899, Über den Bau des Lobus opticus der Vögel, *Arch. Mikroskop. Anat.* 53:106-110.

Rubinson, K., and Kennedy, M. C., 1979, The organization of the optic tectum in larval, transforming and adult sea lamprey, *Petromyzon marinus*, in: *Developmental Neurobiology of Vision* (R. D. Freeman, ed.), pp. 359-369, Plenum Press, New York.

Sauer, F. C., 1935, Mitosis in the neural tube, *J. Comp. Neurol.* 62:377-406.

Schroeder, D. M., and Ebbesson, S. O. E., 1975, Cytoarchitecture of the optic tectum in the nurse shark, *J. Comp. Neurol.* 160:443-451.

Silver, A., 1967, Cholinesterases of the central nervous system with special reference to the cerebellum, *Int. Rev. Neurobiol.* 10:57-62.

Stanley, H. F. and Fink, G., 1986, Synthesis of specific brain protein is influenced by testosterone at mRNA level in the neonatal rat, *Brain Res.* 370:223-231.

Van Gehuchten, A., La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet, *La Cellule.* 8:1-46.

Venegas, H., Laufer, M., and Amat, J., 1974, The optic tectum of a perciform teleost. I. General configuration and cytoarchitecture, *J. Comp. Neurol.* 154:43-47.