

JOSÉ MANUEL RODRÍGUEZ FERRER

*Catedrático de Fisiología
Facultad de Medicina
Universidad de Granada*

NEUROFISIOLOGÍA ESENCIAL

Granada, 2021

COLECCIÓN MANUALES / MAJOR

Ciencias de la Salud

Ilustraciones: ANA ISABEL RODRÍGUEZ AGUILERA

Primera edición, 2018

Segunda edición, 2021

© JOSÉ MANUEL RODRÍGUEZ FERRER

© UNIVERSIDAD DE GRANADA

Campus Universitario de Cartuja

Colegio Máximo, s.n., 18071, Granada

Tel.: 958 243930-246220

Web: editorial.ugr.es

ISBN: 978-84-338-6919-7

Depósito legal: Gr./1339-2021

Edita: Editorial Universidad de Granada

Campus Universitario de Cartuja. Granada

Fotocomposición: María José García Sanchis. Granada

Diseño de cubierta: Josemaría Medina Alvea. Granada

Imprime: Gráficas La Madraza. Albolote. Granada

Printed in Spain

Impreso en España

Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra sólo puede ser realizada con la autorización de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley.

*Dedicado a Francisca
y a lo que más amamos los dos en este mundo:
Alejandro,
Ana
y José*

ÍNDICE

PREFACIO.....	13
1. ORGANIZACIÓN FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO.....	15
EL SISTEMA NERVIOSO SE DIVIDE EN UN COMPONENTE CENTRAL Y OTRO PERIFÉRICO.....	15
LA NEURONA ES LA UNIDAD CELULAR FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO.....	18
LAS FUNCIONES CEREBRALES DEPENDEN DE INTERACCIONES SINÁPTICAS COMPLEJAS Y DEL FLUJO DE INFORMACIÓN EN VÍAS Y CIRCUITOS NERVIOSOS.....	20
LAS VÍAS NERVIOSAS TRANSPORTAN LA INFORMACIÓN DE MANERA ORDENADA.....	24
LAS VÍAS NERVIOSAS ESTÁN ORGANIZADAS EN SERIE Y EN PARALELO.....	27
EN LA CORTEZA CEREBRAL EXISTE UNA LOCALIZACIÓN FUNCIONAL CON DISTINTOS GRADOS DE COMPLEJIDAD.....	28
EXISTE UNA ASIMETRÍA Y ESPECIALIZACIÓN HEMISFÉRICA CEREBRAL.....	31
2. SEÑALES ELÉCTRICAS DE LAS NEURONAS.....	35
LAS NEURONAS EN REPOSO TIENEN UN POTENCIAL ELÉCTRICO.....	35
LAS NEURONAS GENERAN DOS TIPOS DE SEÑALES ELÉCTRICAS.....	38
LOS POTENCIALES LOCALES SON SEÑALES GRADUADAS, DE CORTO ALCANCE Y QUE PERMITEN LA INTEGRACIÓN NEURONAL.....	39
EL POTENCIAL DE ACCIÓN ES UNA SEÑAL NO GRADUADA Y DE LARGO ALCANCE.....	43
LA VELOCIDAD DE PROPAGACIÓN DEL POTENCIAL DE ACCIÓN DEPENDE DEL DIÁMETRO DEL AXÓN Y DE LA MIELINIZACIÓN DEL MISMO.....	46
LAS NEURONAS INTEGRAN LA INFORMACIÓN RECIBIDA.....	47
3. TRANSMISIÓN SINÁPTICA.....	53
LAS NEURONAS TRANSMITEN INFORMACIÓN UNAS A OTRAS MEDIANTE SINAPSIS.....	53
SINAPSIS ELÉCTRICA.....	53
SINAPSIS QUÍMICA.....	55
SECUENCIA DE EVENTOS Y MECANISMOS DE LA TRANSMISIÓN SINÁPTICA QUÍMICA.....	56
LAS SINAPSIS PUEDEN SER EXCITADORAS E INHIBIDORAS.....	58

LOS RECEPTORES SINÁPTICOS PUEDEN SER IONOTRÓPICOS O METABOTRÓPICOS	59
EXISTE UN GRAN NÚMERO Y VARIEDAD DE NEUROTRANSMISORES	62
4. DETECCIÓN DE ESTÍMULOS Y PROCESAMIENTO SENSORIAL	67
EL SISTEMA NERVIOSO DETECTA LOS ESTÍMULOS MEDIANTE RECEPTORES SENSORIALES . . .	67
LOS RECEPTORES SENSORIALES LLEVAN A CABO LA TRANSDUCCIÓN SENSORIAL Y GENE- RAN EL POTENCIAL DE RECEPTOR.	67
LOS RECEPTORES SENSORIALES SE ADAPTAN	70
LOS RECEPTORES SENSORIALES CODIFICAN DIVERSAS PROPIEDADES DEL ESTÍMULO . .	71
LA INFORMACIÓN SENSORIAL ES PROCESADA EN LAS VÍAS SENSORIALES Y EN LA CORTEZA CEREBRAL.	73
LOS SISTEMAS SENSORIALES NOS PERMITEN DETECTAR, PROCESAR Y PERCIBIR LOS ES- TÍMULOS DEL MUNDO EXTERIOR Y LOS ORIGINADOS EN ESTRUCTURAS CORPORALES Y ÓRGANOS	76
5. SOMESTESIA	79
LA SOMESTESIA INCLUYE LOS SENTIDOS DE TACTO, PROPIOCEPCIÓN, DOLOR Y TEMPE- RATURA	79
EN EL TACTO DISCRIMINATIVO PARTICIPAN MECANORRECEPTORES TÓNICOS Y FÁSICOS QUE APORTAN INFORMACIÓN DE TAMAÑO, FORMA Y TEXTURA DE LOS OBJETOS.	83
LA PROPIOCEPCIÓN ES UN SENTIDO COMPLEJO EN EL QUE INTERVIENEN MECANORRE- CEPTORES MUSCULARES, ARTICULARES Y TÁCTILES	87
EL DOLOR ES LA INTERPRETACIÓN CONSCIENTE QUE HACE EL CEREBRO DE LA INFOR- MACIÓN APORTADA POR LOS NOCICEPTORES	90
LA TEMPERATURA ES DETECTADA POR TERMORRECEPTORES PARA EL FRÍO Y EL CALOR ..	96
LA INFORMACIÓN SENSORIAL VISCERAL QUE PERCIBIMOS ES LIMITADA Y PEOR LOCALI- ZADA QUE LA SOMESTÉSICA.	96
6. AUDICIÓN	103
LA AUDICIÓN DEPENDE DE MECANORRECEPTORES SITUADOS EN EL OÍDO INTERNO . .	103
LA DETECCIÓN DEL TONO DEL SONIDO DEPENDE DE TRES MECANISMOS	108
LA VÍA AUDITIVA ESTÁ ORGANIZADA TONOTÓPICAMENTE	111
LA LOCALIZACIÓN ESPACIAL DEL SONIDO DEPENDE DE NEURONAS BIAURALES DEL COM- PLEJO OLIVAR SUPERIOR Y DE LA FORMA DEL PABELLÓN AURICULAR	116
EL PROCESAMIENTO CORTICAL AUDITIVO IMPLICA TAMBIÉN EL CONTROL DE LAS ES- TRUCTURAS AUDITIVAS SUBCORTICALES Y COCLEARES.	120
7. VISIÓN	123
LA VISIÓN DEPENDE DE FOTORRECEPTORES SITUADOS EN LA RETINA	123
HAY DOS TIPOS DE FOTORRECEPTORES: LOS BASTONES PARA LA VISIÓN NOCTURNA Y LOS CONOS PARA LA VISIÓN DIURNA Y DE LOS COLORES	127

LA RETINA PROCESA LA INFORMACIÓN GENERADA POR LOS FOTORRECEPTORES Y ANALIZA EL CONTRASTE DE LUMINANCIA DE LOS ESTÍMULOS	128
EN LA RETINA SE INICIA LA VÍA VISUAL EN LA QUE SE DISTINGUE UNA SUBVÍA PARVOCELULAR O P Y UNA MAGNOCELULAR O M	135
EN EL PROCESAMIENTO DE LA FORMA INTERVIENEN NEURONAS CORTICALES CON SELECTIVIDAD DE ORIENTACIÓN	139
EN EL PROCESAMIENTO DEL COLOR INTERVIENEN NEURONAS RETINIANAS Y CENTRALES CON OPONENCIA DE COLOR EN SU CAMPO RECEPTOR	144
EN EL PROCESAMIENTO DEL MOVIMIENTO INTERVIENEN NEURONAS CORTICALES CON SELECTIVIDAD DE DIRECCIÓN	146
LA VISIÓN BINOCULAR PERMITE LA ESTEREOPSIS, EN LA QUE PARTICIPAN NEURONAS CORTICALES ESPECIALES QUE RESPONDEN A LA DISPARIDAD RETINIANA	148
8. QUIMIORRECEPCIÓN.	157
EL SISTEMA NERVIOSO RESPONDE A ESTÍMULOS QUÍMICOS INTERNOS Y EXTERNOS	157
EL GUSTO NOS PROPORCIONA EL SABOR DE LOS ALIMENTOS Y DISTINGUE CINCO SABORES PRINCIPALES.	158
EL PROCESAMIENTO CENTRAL DEL GUSTO IMPLICA DIVERSOS MECANISMOS	161
EL OLFATO NOS PROPORCIONA INFORMACIÓN SOBRE GRAN CANTIDAD DE ODORANTES	162
EN LA DISTINCIÓN DE LOS DIFERENTES OLORES ES FUNDAMENTAL LA ORGANIZACIÓN GLOMERULAR DEL BULBO OLFATORIO	164
EL SISTEMA QUIMIORRECEPTOR TRIGEMINAL DETECTA SUSTANCIAS IRRITANTES	167
9. MOVIMIENTO.	173
I. SISTEMA MOTOR SOMÁTICO	173
EL SISTEMA MOTOR SOMÁTICO ACTÚA SOBRE EL MÚSCULO ESQUELÉTICO PARA PRODUCIR SU CONTRACCIÓN Y ASÍ EL MOVIMIENTO DEL CUERPO	173
LAS MOTONEURONAS α REALIZAN UNA SINAPSI ESPECIAL SOBRE EL MÚSCULO, DENOMINADA PLACA MOTORA, QUE AL ACTIVARSE PRODUCE LA CONTRACCIÓN MUSCULAR	175
LAS MOTONEURONAS α FORMAN TRES TIPOS DE UNIDADES MOTORAS ADECUADAS PARA DISTINTOS MOVIMIENTOS	180
LOS REFLEJOS ESPINALES SON LOS ACTOS MOTORES MÁS SIMPLES	183
ANDAR ES UN MOVIMIENTO AUTOMÁTICO Y RÍTMICO EN EL QUE ESTÁN IMPLICADOS CIRCUITOS MEDULARES.	187
EL MANTENIMIENTO DE LA POSTURA Y DEL EQUILIBRIO ES UN PROCESO MOTOR COMPLEJO EN EL QUE INTERVIENEN MECANISMOS MEDULARES, TRONCOENCEFÁLICOS, VESTIBULARES Y CEREBELOSOS	189
EL MOVIMIENTO VOLUNTARIO REQUIERE DE LA ACTIVIDAD DE LA CORTEZA MOTORA.	198
LOS NÚCLEOS BASALES FACILITAN EL INICIO DEL ACTO MOTOR VOLUNTARIO Y SELECCIONAN LOS PROGRAMAS MOTORES ADECUADOS	204
EL CEREBELO REGULA LA FUERZA, DIRECCIÓN Y RITMO DEL MOVIMIENTO PARA CONSEGUIR UNA REALIZACIÓN ADECUADA DEL MISMO	208

II. SISTEMA MOTOR VISCERAL	216
EL SISTEMA MOTOR VISCERAL ACTÚA SOBRE LOS ÓRGANOS Y GLÁNDULAS PARA MANTENER LA HOMEOSTASIS	216
LOS SISTEMAS SIMPÁTICO Y PARASIMPÁTICO TIENEN DISTINTA LOCALIZACIÓN EN EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL.	218
LOS SISTEMAS SIMPÁTICO Y PARASIMPÁTICO TIENEN DISTINTOS NEUROTRANSMISORES	220
LAS FUNCIONES DE LOS SISTEMAS SIMPÁTICO Y PARASIMPÁTICO SON OPUESTAS. EL SISTEMA SIMPÁTICO PREPARA EL CUERPO PARA LA ACCIÓN Y EL SISTEMA PARASIMPÁTICO TRATA DE CONSERVAR LA ENERGÍA FAVORECIENDO LA INCORPORACIÓN DE NUTRIENTES	223
LOS SISTEMAS SIMPÁTICO Y PARASIMPÁTICO ACTÚAN MEDIANTE REFLEJOS Y SON REGULADOS POR ESTRUCTURAS TRONCOENCEFÁLICAS Y POR EL HIPOTÁLAMO	224
EL SISTEMA ENTÉRICO REGULA DE MANERA AUTOSUFICIENTE EL TUBO DIGESTIVO	230
10. COGNICIÓN	243
LOS PROCESOS COGNITIVOS DEPENDEN DE LA ACTIVIDAD DE CIRCUITOS CEREBRALES EN LOS QUE PARTICIPAN LAS ÁREAS CORTICALES DE ASOCIACIÓN	243
LA CORTEZA ASOCIATIVA PARIETAL ES UNA ESTRUCTURA CLAVE EN LOS CIRCUITOS CORTICALES RESPONSABLES DE LA ATENCIÓN Y COGNICIÓN ESPACIAL VISUAL	245
LA CORTEZA ASOCIATIVA TEMPORAL ES UNA ESTRUCTURA CLAVE EN LOS CIRCUITOS CORTICALES RESPONSABLES DE LA IDENTIFICACIÓN Y RECONOCIMIENTO VISUAL.	248
LA CORTEZA PREFRONTAL ES UNA ESTRUCTURA CLAVE EN LOS CIRCUITOS CORTICALES RESPONSABLES DEL CONTROL COGNITIVO	250
LA CORTEZA ASOCIATIVA LÍMBICA PARTICIPA EN LOS CIRCUITOS CEREBRALES RESPONSABLES DE LA CONDUCTA EMOCIONAL	254
EL LENGUAJE DEPENDE DE CIRCUITOS ESPECÍFICOS QUE ESTABLECEN MÚLTIPLES ÁREAS DISTRIBUIDAS EN EL HEMISFERIO IZQUIERDO	256
EXISTEN VARIOS TIPOS DE MEMORIA QUE IMPLICAN DIVERSOS MECANISMOS NEURALES Y MOLECULARES Y MÚLTIPLES ESTRUCTURAS CEREBRALES	260
BIBLIOGRAFÍA.	271

PREFACIO

Es común la experiencia de haber admirado objetos excepcionales por su valor o su belleza expuestos en algún museo. Muchos seríamos realmente felices si pudiéramos tener uno de esos objetos y así disfrutar continuamente de su presencia. Esto que puede parecer una quimera no lo es. Todos y cada uno de los seres humanos tenemos el objeto más valioso del universo conocido, el cerebro humano.

El objetivo del presente texto es explicar, en diez breves capítulos, los aspectos básicos de cómo funciona nuestro cerebro y el resto del sistema nervioso. Dar a conocer cómo el cerebro recoge y procesa información, elabora las respuestas motoras adecuadas, y origina las actividades cognitivas que en conjunto denominamos mente. Aun cuando el presente texto se centra en la Neurofisiología del cerebro y del sistema nervioso, es decir en su funcionamiento, es necesario conocer la arquitectura celular, química y estructural del mismo. Por ello, se explican también aspectos básicos de la neurohistología, de la neuroquímica y de la neuroanatomía cerebrales.

Este texto está dirigido a estudiantes de grado. Aquéllos que deseen conocer más sobre cualquier aspecto del cerebro necesitarán acudir a fuentes más extensas. Animo a todos a que lo hagan, será fascinante. A quienes inicien con este libro un estudio profundo sobre el cerebro les deseo un viaje largo y rico en experiencias y conocimiento.

1. ORGANIZACIÓN FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO

EL SISTEMA NERVIOSO SE DIVIDE EN UN COMPONENTE CENTRAL Y OTRO PERIFÉRICO

El sistema nervioso se divide anatómicamente en un sistema central y otro periférico (Fig. 1.1). El **sistema nervioso central** (SNC) está formado por el encéfalo y la médula espinal, situados dentro del cráneo y de la columna vertebral, respectivamente. El encéfalo lo componen seis estructuras principales que son los hemisferios cerebrales, el diencefalo, el mesencefalo, la protuberancia, el bulbo y el cerebelo. Mesencefalo, protuberancia y bulbo constituyen el denominado tronco del encéfalo. La palabra cerebro, que se utiliza ampliamente, se refiere a la parte del SNC contenida en el cráneo, con exclusión del tronco del encéfalo y del cerebelo. Por su parte, la médula espinal está formada por 31 segmentos transversales denominados de arriba a abajo: cervicales (8), torácicos (12), lumbares (5), sacros (5) y cóccigeo (1).

En el encéfalo y en la médula espinal, los cuerpos de las neuronas forman la denominada sustancia gris y sus axones la sustancia blanca. En la médula espinal los axones se agrupan en haces o tractos ascendentes y descendentes que la comunican con el encéfalo (Fig.1.2). El cerebro analiza y procesa la información sensorial, organiza y planifica las órdenes motoras y en él radican las funciones cerebrales complejas como la memoria, la atención o el lenguaje entre otras y que en conjunto se denominan funciones cognitivas. El **sistema nervioso periférico** (SNP) está constituido por los nervios y sus ganglios. Los nervios son conjuntos de axones o fibras nerviosas y los ganglios son abultamientos de los nervios formados por los cuerpos neuronales de parte de dichas fibras. Los nervios que salen del encéfalo se denominan nervios o pares craneales¹ y los que salen de la médula espinal se denominan nervios espinales o raquídeos² (Fig. 1.2). Los nervios conectan el encéfalo y la médula espinal con las diversas estructuras y órganos del cuerpo. El SNP se divide a su vez en un componente **sensorial** y otro **motor** (Fig.1.3). El componente sensorial del SNP está formado por los receptores sensoriales, que recogen la información del medio interno y externo, por los ganglios sensoriales y por los nervios sensoriales que llevan toda la información sensitiva al SNC. El componente motor del SNP se divide en una parte **somática** y otra **visceral**. El SNP motor somático está formado por los nervios motores que llevan las órdenes del SNC a la musculatura esquelética o estriada. El SNP motor visceral, también denominado autónomo³ o vegetativo, se

divide en **simpático**, **parasimpático** y **entérico** y está formado por los ganglios y nervios autónomos. Los nervios que salen de los ganglios autónomos inervan el músculo liso de las vísceras, el corazón y los vasos sanguíneos y las células secretoras de las glándulas.

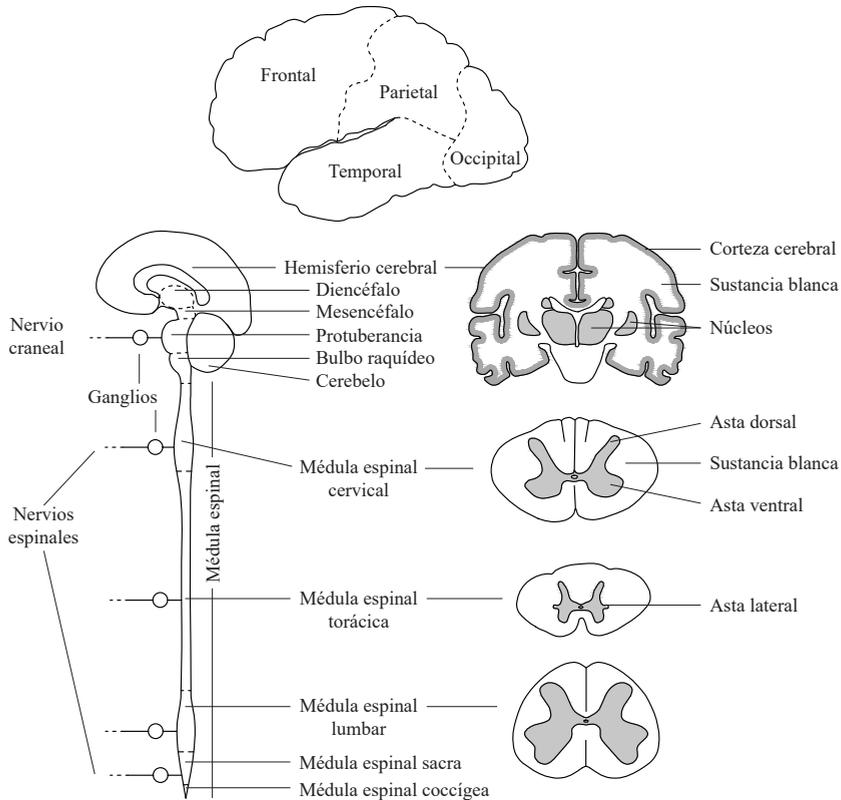


Figura 1.1. Componentes del sistema nervioso. A la izquierda se muestran los componentes del sistema nervioso central y periférico. El sistema nervioso central está compuesto por el encéfalo y la médula espinal. En el encéfalo se distinguen seis estructuras principales: hemisferios cerebrales, diencefalo, mesencéfalo, protuberancia, bulbo raquídeo y cerebelo. Cada hemisferio cerebral se divide en cuatro lóbulos denominados frontal, parietal, temporal y occipital, debido al hueso craneal que los cubre. La médula espinal es una estructura segmentada y en ella se distinguen cinco partes denominadas: médula cervical, torácica, lumbar, sacra y coccígea. El sistema nervioso periférico está compuesto por los nervios craneales y espinales y sus ganglios, de los que se han representado unos ejemplos. A la derecha se muestra una sección coronal de los hemisferios cerebrales y tres secciones transversales de la médula, que evidencian su ensanchamiento en la porción cervical y lumbosacra de la misma. Se puede observar cómo los hemisferios cerebrales tienen un manto externo de sustancia gris denominado corteza cerebral, que rodea a la sustancia blanca. En el centro de los hemisferios se encuentran masas de sustancia gris formando diversos núcleos. En las secciones medulares se observa cómo la sustancia gris se localiza en el interior de la médula y tiene una forma similar a las alas de una mariposa con un asta dorsal y una ventral. En la médula torácica existe una tercera asta denominada asta lateral. En la médula, la sustancia blanca se sitúa en la parte externa, rodeando la gris.

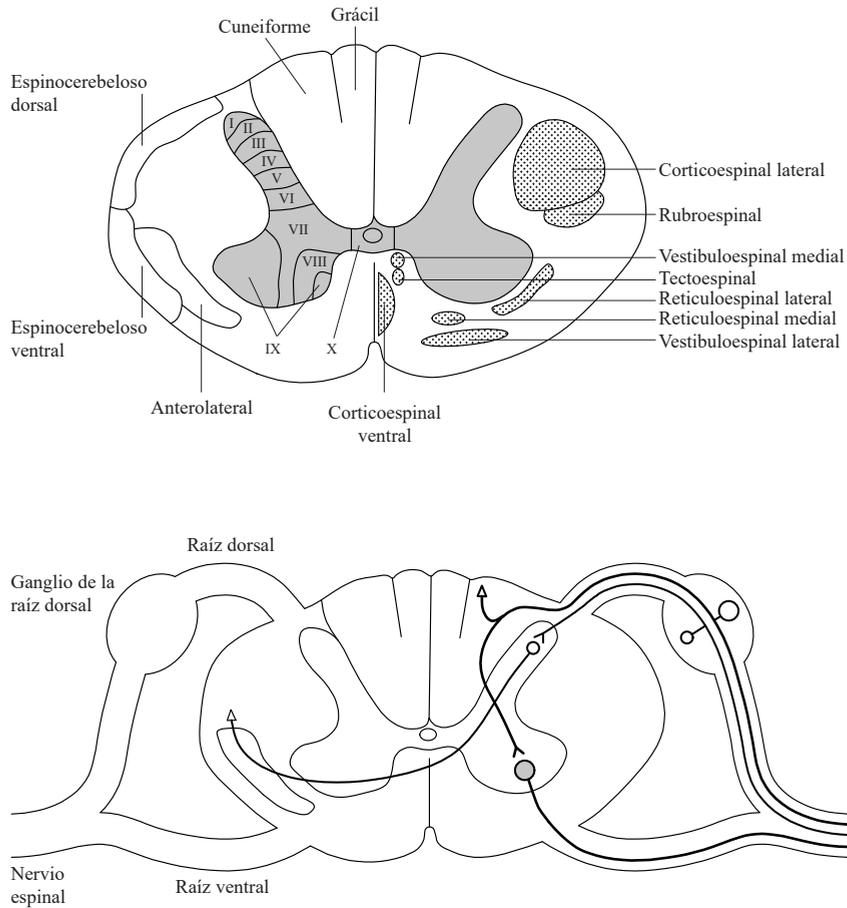


Figura 1.2. Médula espinal. En la parte superior de la figura se muestran distintas estructuras de la médula espinal. En la mitad izquierda de la médula espinal se detallan las diez capas en las que se divide la sustancia gris de la médula espinal, así como los principales haces o tractos ascendentes por donde suben los axones que llevan la información sensorial, originada en los distintos receptores sensitivos, al encéfalo. En la mitad derecha se muestran los haces descendentes por donde bajan los axones que llevan las órdenes motoras desde diversas partes del encéfalo a la médula. En la parte inferior de la figura se muestra cómo de cada lado de la médula sale un nervio espinal formado por la unión de su raíz dorsal y ventral. Por la raíz dorsal entran las fibras sensitivas gruesas y finas procedentes de receptores sensoriales de piel y tejidos profundos. Los cuerpos neuronales de estas fibras se localizan en un engrosamiento de la raíz dorsal denominado ganglio de la raíz dorsal. Este ganglio es sensorial. Por la raíz ventral salen los axones de las neuronas motoras localizadas en el asta anterior de la médula espinal que van a inervar a los músculos esqueléticos.

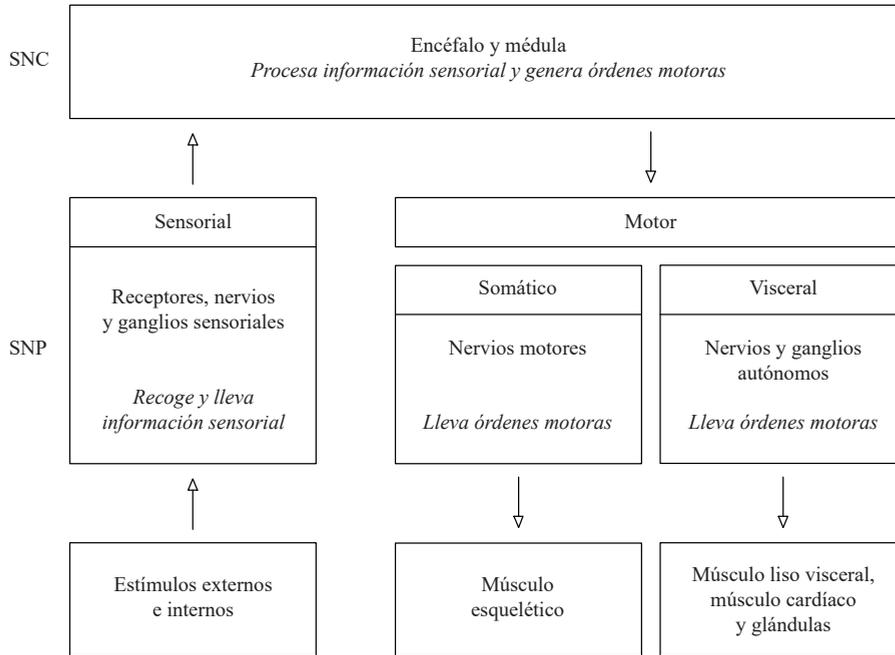


Figura 1.3. Organización funcional del sistema nervioso. El sistema nervioso periférico (SNP) tiene dos componentes: uno sensorial y otro motor. El componente sensorial capta los estímulos externos e internos y lleva la información obtenida al sistema nervioso central (SNC). En el SNC dicha información es procesada, y parte de ella se hace consciente. En el SNC se originan las órdenes motoras adecuadas que llegan a su destino a través de los componentes motores del SNP. Estos componentes motores son dos: el sistema motor somático, que actúa sobre los músculos esqueléticos produciendo el movimiento y el sistema motor visceral o autónomo, que actúa sobre los músculos de las vísceras, el corazón y las glándulas, regulando su función.

LA NEURONA ES LA UNIDAD CELULAR FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO

La **neurona**⁴ o célula nerviosa es la unidad celular y funcional del sistema nervioso⁵. La neurona recibe, procesa, elabora y distribuye la información en el mismo. Aun cuando las neuronas presentan formas y tamaños diferentes, se distinguen en ellas cuatro regiones: las dendritas, el soma, el axón y la terminal axónica (Fig. 1.4). Estas cuatro partes realizan funciones diferentes relacionadas con el flujo de información en el sistema nervioso. Así, las **dendritas**⁶ se encargan de recibir la información a través de las conexiones o sinapsis que reciben de otras neuronas. El **soma**, o cuerpo de la neurona, procesa dicha información y elabora la suya propia. La información elaborada en el soma viaja por el **axón** hasta su parte final denominada **terminal axónica**. La terminal axónica se suele ramificar de manera que puede establecer sinapsis con varias neuronas y así la información se transmite a éstas.

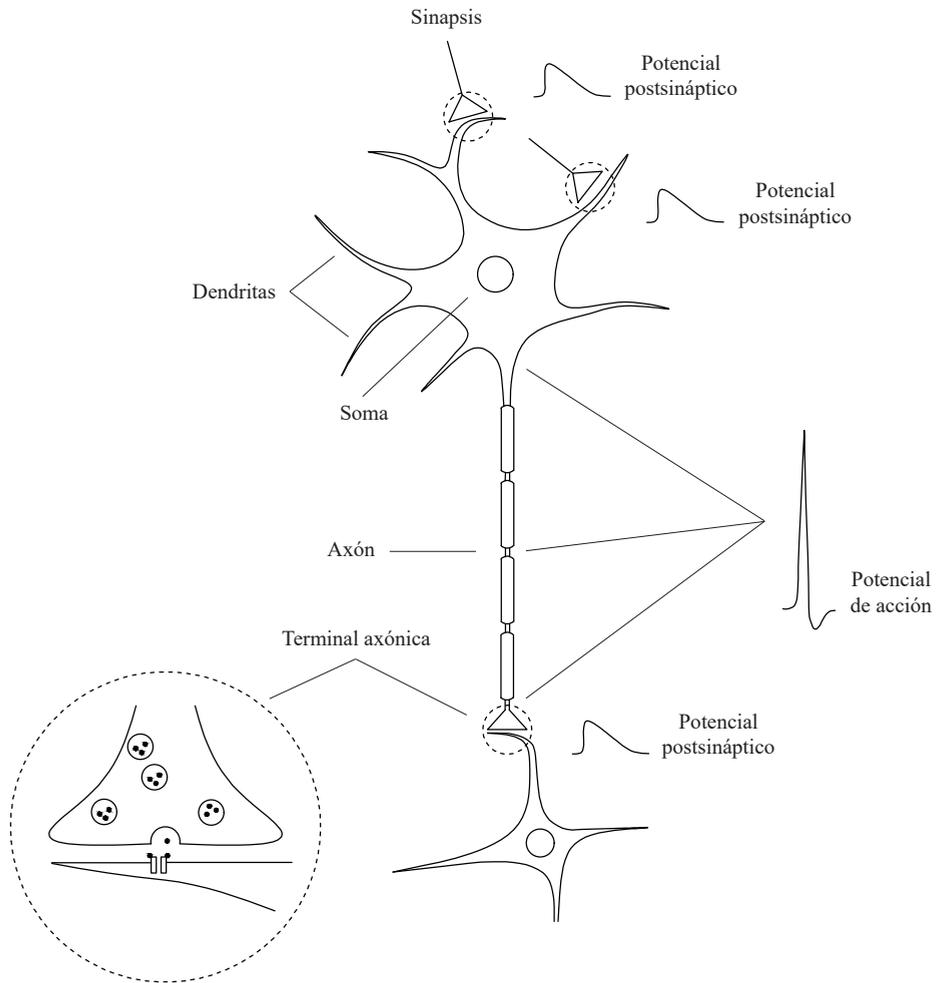


Figura 1.4. La neurona. La neurona recibe, integra y emite información. En una neurona se distinguen cuatro partes: las dendritas, el soma o cuerpo neuronal, el axón y la terminal axónica. Las dendritas reciben información de otras neuronas a través de las sinapsis que en ellas se establecen. Estas sinapsis generan en las dendritas unas señales denominadas potenciales postsinápticos. En el soma, los potenciales postsinápticos son integrados y, como consecuencia, en el inicio del axón se genera otro tipo de señal denominado potencial de acción. El axón propaga el potencial de acción hasta su terminal axónica, que establece sinapsis con la siguiente neurona. El potencial de acción produce en la terminal axónica la liberación del neurotransmisor que está almacenado en vesículas. El neurotransmisor liberado se une a receptores situados en la membrana de la dendrita de la siguiente neurona, modificando la permeabilidad iónica de éstos, lo que origina un potencial postsináptico y así se transmite información a la siguiente neurona. La neurona representada es un ejemplo de neurona multipolar.

En las neuronas, las prolongaciones que salen del soma se llaman neuritas y son de dos tipos: dendritas y axones. Según estas neuritas podemos clasificar las neuronas en tres grupos principales: unipolares, bipolares y multipolares. Las neuronas **unipolares**, tienen una única neurita que se divide al final en varias ramas, una que actúa como axón y las otras como dendritas. Este tipo de neuronas, son las más simples y son características de los invertebrados. En los vertebrados sólo se encuentran en el sistema nervioso motor visceral o autónomo. Las neuronas **bipolares**⁷ tienen dos neuritas que salen del soma en direcciones opuestas, una haría de dendrita y la otra de axón. Ejemplos de ellas son la neurona bipolar de la retina, la neurona receptora olfativa y las neuronas del ganglio espiral y vestibular perteneciente al VIII par craneal o nervio vestibulococlear. Las neuronas **multipolares**, que son las más abundantes en el SNC, tienen múltiples neuritas que forman lo que se denomina árbol dendrítico, y un único axón. Hay dos grandes tipos de neuronas multipolares las de proyección y las interneuronas. Las neuronas multipolares de **proyección** tienen el cuerpo y la terminal axónica en estructuras distintas del sistema nervioso, por lo que sirven principalmente para conectar estructuras diferentes del mismo y pasar la información de unas regiones a otras. En cambio, las **interneuronas**, también denominadas como neuronas intrínsecas, se caracterizan porque todos sus componentes están contenidos en una misma estructura del sistema nervioso. La función principal de las interneuronas es la de participar en la integración de la información que se recibe en la estructura en donde se localizan.

LAS FUNCIONES CEREBRALES DEPENDEN DE INTERACCIONES SINÁPTICAS COMPLEJAS Y DEL FLUJO DE INFORMACIÓN EN VÍAS Y CIRCUITOS NERVIOSOS

En el cerebro humano, se estima que existen cien mil millones de neuronas. Estas neuronas reciben y establecen entre mil y diez mil sinapsis cada una, lo que da un número de entre cien y mil billones de conexiones sinápticas cerebrales. Teniendo en cuenta la morfología de las neuronas, sus neurotransmisores y características funcionales, se ha estimado que hay al menos mil tipos diferentes de neuronas. No hay ninguna estructura biológica capaz de competir con estos números. El número de sinapsis cerebrales supera de sobra al número estimado de estrellas en nuestra galaxia, la vía láctea.

En las diversas regiones del sistema nervioso, las neuronas habitualmente **reciben diferentes informaciones** mediante las múltiples sinapsis de sus dendritas. Estas sinapsis pueden actuar al mismo tiempo o en secuencias de milisegundos, por lo que sus informaciones deben ser **integradas y procesadas** en el soma. Tras ello, la neurona elabora su propia información y genera en la porción inicial del axón, denominada como axónico, una **respuesta codificada en potenciales de acción** (Fig.1.4). Los potenciales de acción que componen la respuesta, o información de salida de una neurona varían en la frecuencia y en el patrón temporal con el que se generan. Así, se pueden generar potenciales de acción de alta o baja frecuencia, o producirse de manera regular con intervalos de tiempo iguales entre cada potencial de acción o en ráfagas, en donde la

neurona alterna periodos con potenciales de acción seguidos de periodos sin ellos. Los potenciales de acción generados son transmitidos por el axón y en la terminal axónica liberan de manera adecuada el neurotransmisor de forma que la información pasa a las distintas neuronas con las que hace sinapsis dicho axón.

En el sistema nervioso la información fluye continuamente. Considerando por ejemplo la parte sensorial del sistema nervioso, cuando un estímulo es captado por el receptor sensorial correspondiente, la información sobre dicho estímulo es transmitida al SNC por una **vía nerviosa específica** hasta un área concreta de la corteza cerebral. Tanto en la vía nerviosa, formada por varias neuronas que establecen sinapsis de manera secuencial, como en la corteza cerebral en donde ésta termina, se lleva a cabo un análisis e interpretación inicial de dicha información sensorial que se completará posteriormente en otras áreas corticales conectadas con la anterior. De esta manera, se establecen además **circuitos específicos** entre neuronas de diversas áreas corticales donde la información fluye en varias direcciones y en ambos sentidos. En estas vías y circuitos la información sensorial diverge, converge y se retroalimenta. La actividad de estos circuitos corticales específicos nos permite, en última instancia, ser conscientes de los estímulos y de sus características y nos posibilita la percepción del objeto que los ha originado.

Por ejemplo, cuando tocamos una tiza con la mano, los receptores de tacto de la misma generan señales nerviosas que transmitidas por la vía táctil llevan información sobre la forma, tamaño y textura de la misma al área 3b de Brodmann de la corteza somestésica primaria (Fig. 1.5). En la corteza cerebral esta información será procesada por otras áreas como la 1 y la 2 de la corteza somestésica y por otras cortezas adyacentes como las áreas 5 y 7 de Brodmann y nos permitirá, al final, reconocer que estamos tocando una tiza. En este proceso de percepción y reconocimiento táctil de objetos, es esencial la participación además de otras áreas corticales que guardan la memoria y la experiencia previa del objeto que estamos tocando.

Las órdenes motoras que salen del SNC lo hacen también mediante vías nerviosas motoras que llegan hasta los músculos implicados en el movimiento a realizar. Las vías motoras también están formadas por varias neuronas. Las órdenes motoras que llevan estas vías son también el resultado de la activación de circuitos cerebrales motores específicos que planifican y preparan las órdenes transmitidas por dichas vías (Fig. 1.6).

En resumen, las propiedades funcionales cerebrales son el resultado de las **interacciones sinápticas múltiples y complejas** que las neuronas establecen entre sí mediante circuitos específicos y vías nerviosas por donde fluye la información generada.

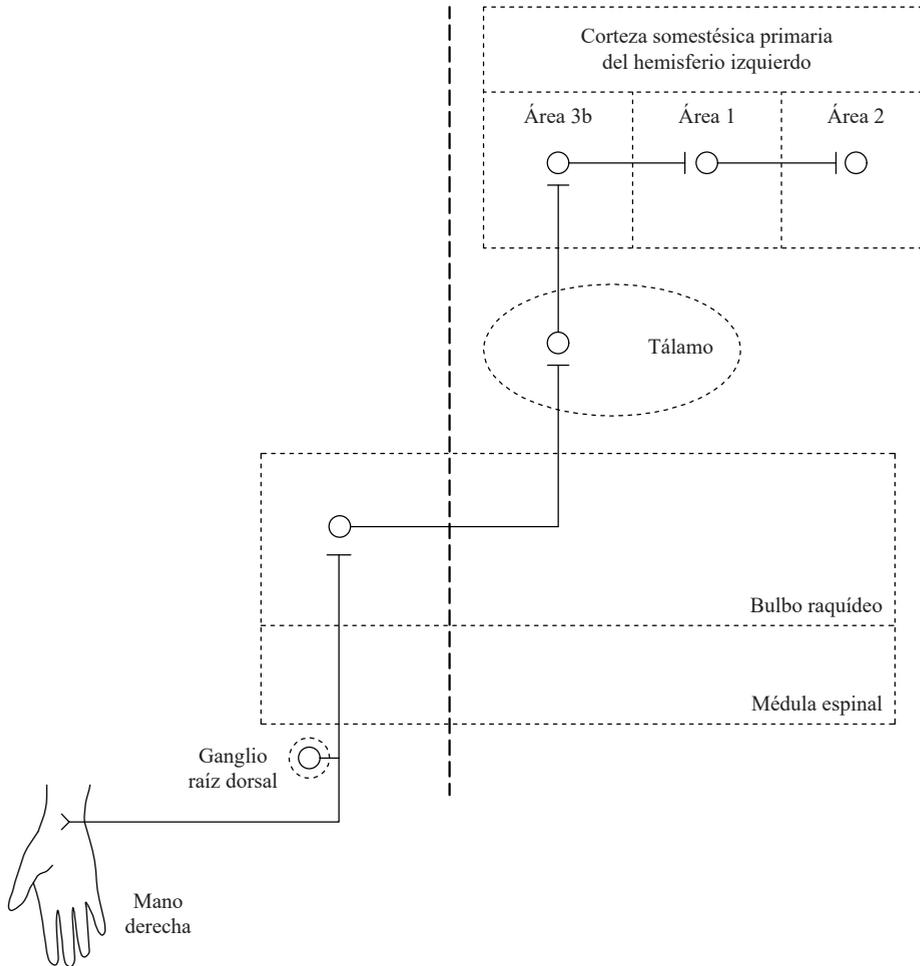


Figura 1.5. Vía nerviosa sensorial. En la figura se muestra, como ejemplo, la vía sensorial que lleva la información táctil de la piel de la mano derecha a la corteza cerebral somestésica izquierda. Esta vía la componen tres neuronas de proyección organizadas en serie. La primera es una neurona pseudounipolar denominada neurona sensorial primaria, que en la piel forma un receptor para el tacto. La siguiente neurona, denominada sensorial secundaria, está situada en el bulbo y la siguiente está situada en el tálamo y se denomina neurona sensorial terciaria. Esta tercera neurona lleva su información a la corteza somestésica primaria. En la corteza somestésica, la información de tacto procedente del tálamo llega al área 3b, que la pasa al área 1 y ésta a la 2. La mayoría de las vías sensoriales cruzan en algún nivel del sistema nervioso central la línea media. En este caso, es el axón de la neurona sensorial secundaria el que cruza la línea media, indicada por la línea vertical discontinua gruesa, en el bulbo raquídeo. De esta manera la información táctil de la mano derecha es analizada por la corteza cerebral somestésica primaria izquierda.

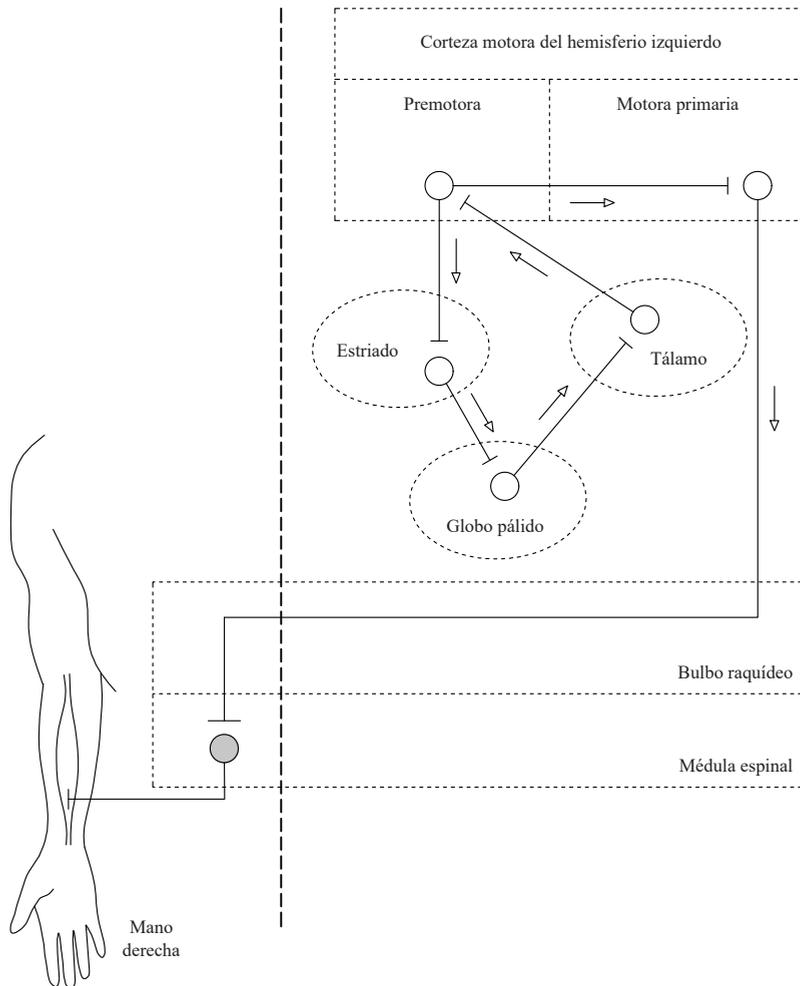


Figura 1.6. Vía y circuito motor. Se muestran los componentes de la vía motora corticoespinal que lleva órdenes motoras directamente desde la corteza motora primaria hasta la médula. De la corteza motora primaria parten axones de neuronas denominadas corticoespinales que hacen sinapsis con neuronas medulares que llevan la orden motora a la musculatura esquelética. La actividad de las neuronas corticoespinales está influida por circuitos motores en los que participan otras áreas corticales y diversas estructuras subcorticales. En la figura se ha representado un circuito motor en el que intervienen la corteza premotora, los núcleos estriado y globo pálido y el tálamo. Como se muestra, en su camino descendente, el axón de la neurona corticoespinal cruza la línea media, indicada por la línea vertical discontinua gruesa, en el bulbo raquídeo.

LAS VÍAS NERVIOSAS TRANSPORTAN LA INFORMACIÓN DE MANERA ORDENADA

Las vías nerviosas sensoriales y motoras llevan la información de manera ordenada. En el caso de las vías sensoriales la información llega a su área cortical correspondiente siguiendo un orden topográfico concreto. En el caso del tacto, la información recogida en cada zona de la piel es llevada por la vía táctil a zonas correspondientes de la corteza somestésica primaria, en donde la vía termina. De manera que zonas contiguas de la piel son analizadas por neuronas contiguas de la corteza (Fig. 1.7). A este ordenamiento se le denomina **organización somatotópica**. En la vía visual el orden topográfico, en donde a cada zona de la retina le corresponde una zona de la corteza visual primaria, se le denomina **organización retinotópica**. Un caso más complicado en cuanto a su terminología es el sistema auditivo, donde se habla de **organización tonotópica**. Esto se debe a que los distintos tonos de los sonidos activan distintas zonas de la cóclea, que es la región del oído interno donde se localizan los receptores auditivos. En este caso, la vía auditiva lleva la información recogida en distintas zonas de la cóclea a distintas zonas de la corteza auditiva primaria.

Este tipo de organización de las vías sensoriales permite que en la corteza cerebral se generen **mapas**⁸ de representación de la superficie corporal, del campo visual o del espectro de tonos que somos capaces de detectar (Fig. 1.8). Estos mapas no son únicos ya que los hay en cada una de las distintas áreas corticales dedicadas a la misma modalidad sensorial. Por ejemplo, hoy se conocen más de 30 áreas corticales visuales y cada una tiene su mapa del campo visual o mapa retinotópico. Dentro de esta organización topográfica, se mantiene el principio de que a aquella zona de la piel (manos) o de la retina (fóvea) con mayor densidad de receptores, y por lo tanto con mayor sensibilidad y discriminación, le corresponde en la corteza cerebral una zona proporcionalmente mayor que a otras áreas que aun siendo más grandes (espalda o retina parafoveal) tienen una menor densidad de receptores y por lo tanto una peor sensibilidad y discriminación.

En las áreas motoras corticales existen también mapas somatotópicos que se corresponden con la musculatura de las distintas partes del cuerpo. De estas áreas parten vías motoras organizadas que transmiten sus órdenes a los diferentes músculos. En el caso de los mapas motores, la representación de aquellas partes del cuerpo que llevan a cabo movimientos de gran precisión, como son las manos y sus dedos, está aún más magnificada que en los mapas sensoriales⁹.

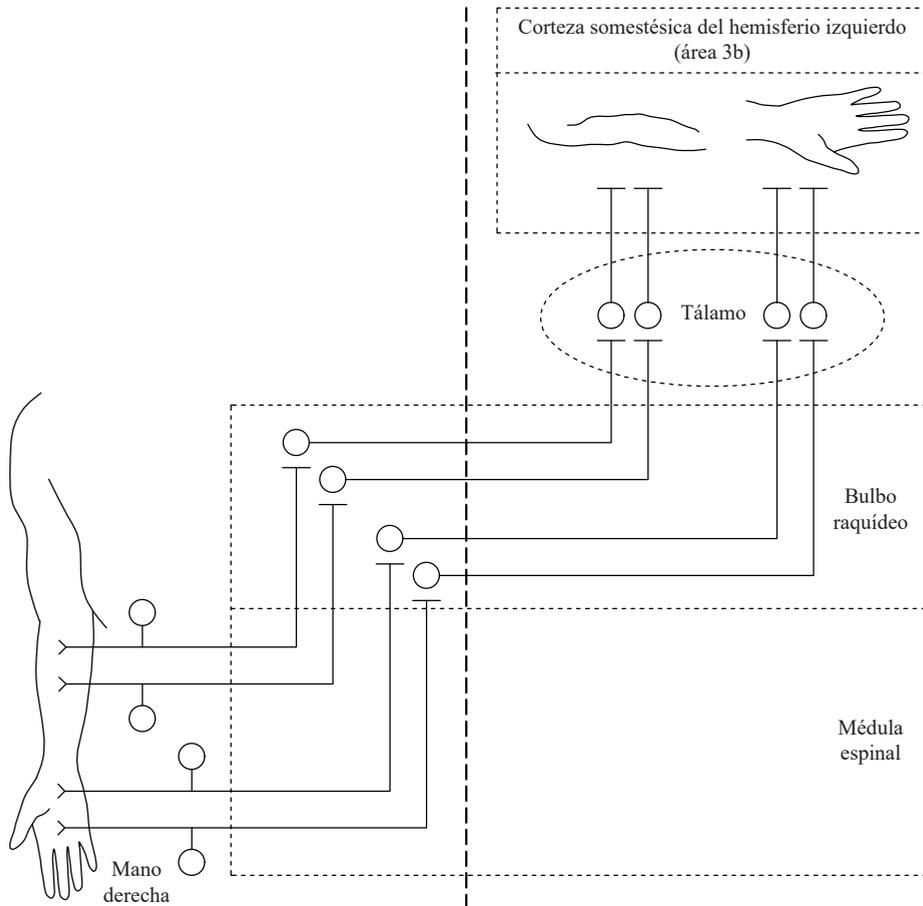


Figura 1.7. Somatotopía. Las vías sensoriales están organizadas somatotópicamente de manera que receptores sensoriales que recogen información cercana mandan su información a neuronas corticales situadas en zonas cercanas. De esta manera se generan mapas sensoriales del cuerpo en la corteza cerebral. En la figura se representa el mapa cortical de la piel de la extremidad superior derecha. Se puede observar que aquellas partes de la piel con mayor sensibilidad y discriminación táctil, como la mano, tienen en la corteza áreas proporcionalmente más grandes que las de otras partes de dicha extremidad, como el brazo y el antebrazo. La línea vertical discontinua gruesa indica la línea media.

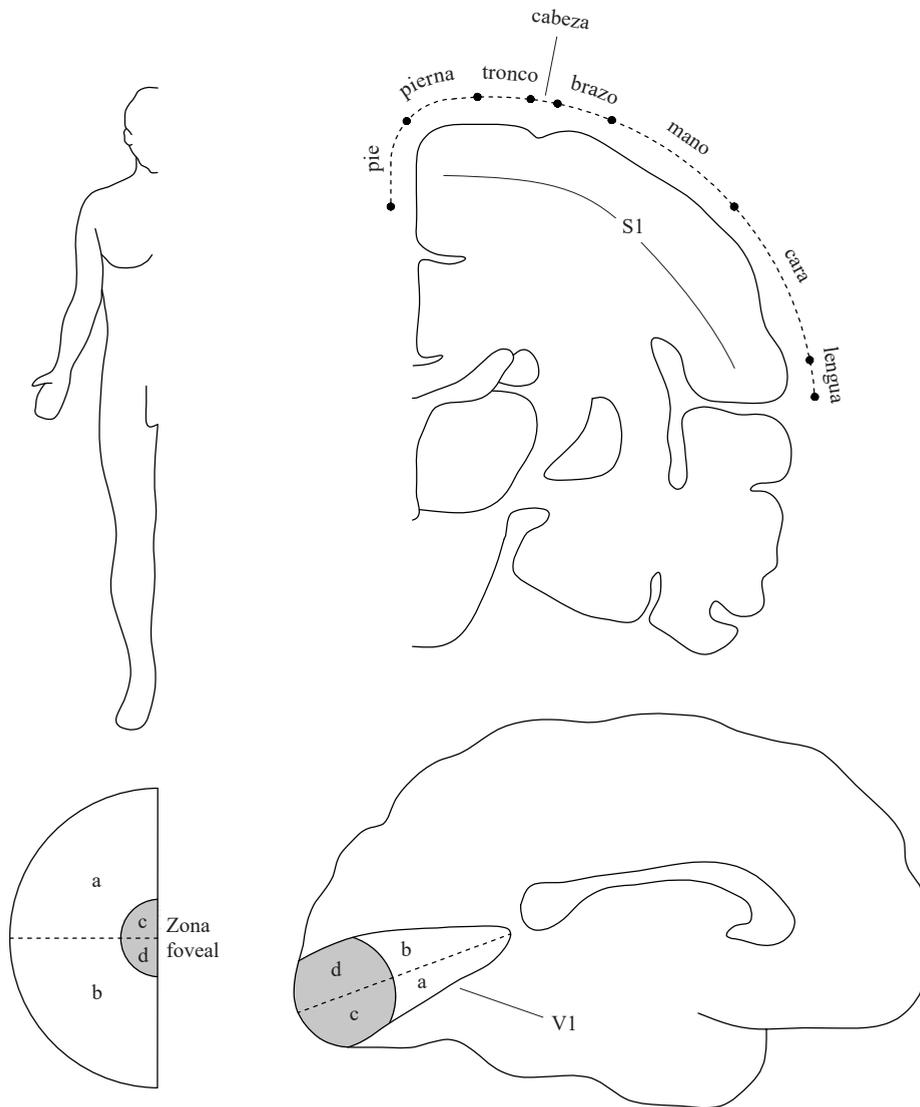


Figura 1.8. Mapas corticales. Se representa en la parte superior de la figura el mapa somatotópico que produce la vía táctil en el área 3b de la corteza somestésica primaria (S1) y en la inferior el mapa retinotópico producido por la vía visual en la corteza visual primaria (V1). En ambos casos se muestran los mapas del hemisferio izquierdo. En el área S1 izquierda está el mapa correspondiente a la piel de la mitad derecha del cuerpo y en V1 izquierda está el mapa del hemicampo visual derecho. En ambos casos, la mayor representación cortical corresponde a las zonas más sensibles y discriminativas. En la piel serían la mano y la cara y en la retina su parte central o fovea que recoge información del centro del campo visual o zona foveal del mismo, sombreada en el dibujo.

LAS VÍAS NERVIOSAS ESTÁN ORGANIZADAS EN SERIE Y EN PARALELO

Las vías sensoriales que llevan la información de la periferia a la corteza cerebral están formadas por varias neuronas, al menos tres, de manera que la información va pasando, mediante sinapsis, de una a otra. A esto se le llama **organización en serie** (Fig. 1.5).

Así, por ejemplo, en la vía táctil la primera neurona tiene su soma en el ganglio de la raíz dorsal de un nervio raquídeo. Esta neurona es un tipo especial de neurona bipolar denominada pseudounipolar y que emite una prolongación que se divide en dos ramas. Una es una dendrita que llega a la piel y que actúa como receptor y la otra es un axón que se dirige en dirección opuesta y entra en la médula y asciende hasta el bulbo raquídeo donde hace sinapsis con una segunda neurona. El axón de esta neurona llega al tálamo¹⁰ y hace sinapsis con una tercera neurona que envía su axón a la corteza somestésica primaria, situada en el lóbulo parietal. Así pues, con tres neuronas en serie, la información de tacto recogida en la piel ha llegado a la corteza cerebral, donde será procesada e interpretada. Estas tres neuronas se denominan **neuronas sensoriales primaria, secundaria y terciaria**, respectivamente (Fig. 1.5).

Dado que la información de neurona a neurona se hace mediante sinapsis químicas, que implican la liberación de neurotransmisores, en cada relevo sináptico se produce un retraso de unos 0,5 milisegundos. Si la vía táctil sólo estuviera formada por una neurona que llevara la información de la piel directamente a la corteza, tendría la ventaja de que dicha información llegaría 1 milisegundo antes. De acuerdo con esto, la organización en serie de las vías nerviosas puede parecer a primera vista una organización inadecuada o poco eficaz. En cambio es todo lo contrario, ya que la organización en serie permite a una vía nerviosa no sólo transportar la información sino también procesarla conforme viaja por ella, lo que tiene enormes ventajas.

Nosotros somos capaces de detectar diversos aspectos de los objetos que tocamos o vemos. Así, al tocar un objeto reconocemos sin verlo su forma y textura y con la vista también somos capaces de detectar su forma y color y si está quieto o en movimiento en el espacio. La capacidad de un sistema sensorial concreto de detectar diversas características de los objetos se debe a que en cada vía sensorial existen neuronas que se dedican, con distintos grados de especialización, a la detección, transporte y procesamiento de diferentes características de los estímulos. Así, las vías sensoriales están compuestas por subvías por donde llevan a la corteza cerebral la información de las diferentes características de los estímulos. A esto se le llama **organización en paralelo**. La organización en paralelo de las vías nerviosas, que continúa en la corteza cerebral mediante múltiples redes neuronales, otorga al cerebro una gran potencia y velocidad de análisis de la información que le llega, así como un mayor grado de seguridad y fiabilidad en el manejo de dicha información.

Así pues, cuando hablamos de la vía táctil o de la vía visual, en realidad nos estamos refiriendo a varias vías táctiles y visuales que, organizadas en serie cada una, llevan en paralelo a la corteza cerebral las distintas características que somos capaces de percibir de aquello que tocamos o vemos. En el cerebro, las informaciones parciales de los objetos

aportadas en paralelo al mismo por las vías sensoriales son analizadas por redes neuronales corticales interconectadas entre sí y que nos permiten la percepción completa y unificada de dichos objetos.

EN LA CORTEZA CEREBRAL EXISTE UNA LOCALIZACIÓN FUNCIONAL CON DISTINTOS GRADOS DE COMPLEJIDAD

La **corteza cerebral** es el manto de sustancia gris que cubre los hemisferios cerebrales. Se divide en cuatro lóbulos: frontal, parietal, temporal y occipital, que reciben su nombre del hueso craneal que los recubre (Fig. 1.1). La corteza cerebral está muy plegada, lo que le permite tener una gran superficie, estimada en unos 800 cm², dentro del espacio limitado que supone el cráneo. Por ello, no más de un tercio de la corteza cerebral está expuesta a la superficie. En la corteza cerebral, los plegamientos elevados se denominan **giros** o **circunvoluciones** y están separados por los denominados **surcos** y **cisuras**, siendo éstas más profundas. Las tres cisuras más relevantes son las de Rolando que delimita los lóbulos frontal y parietal, la de Silvio que separa el lóbulo temporal de los lóbulos frontal y parietal y la cisura sagital que separa ambos hemisferios. La corteza cerebral que está en el fondo de la cisura de Silvio se denomina lóbulo de la ínsula, o simplemente ínsula. Para acceder a ella, hay que retirar las partes de los lóbulos frontal, parietal y temporal, llamados opérculos, que la tapan.

La corteza cerebral es una estructura muy compleja formada por seis capas¹¹ de neuronas, ampliamente interconectadas entre sí tanto vertical como horizontalmente (Fig. 1.9). La corteza cerebral no es una estructura homogénea en su arquitectura celular. El grosor¹² relativo de las distintas capas que la forman no es igual en toda su extensión. Se observan también diferencias en el tipo morfológico de sus neuronas y en su proporción y densidad. Estas diferencias citoarquitecturales son la base de la clasificación por áreas de la corteza cerebral que realizó **Brodmann**¹³ a principios del siglo XX (Fig. 1.10).

La corteza cerebral también se puede dividir en áreas funcionalmente diferentes. En primer lugar, tendríamos las denominadas como **áreas sensoriales** y **motora primarias**. Las áreas sensoriales primarias son las zonas de la corteza donde llega la información sensorial proveniente del tálamo. Cada modalidad sensorial tiene su área sensorial primaria. Así, las denominadas como V1 y A1 son las áreas visual y auditiva primarias, respectivamente, y reciben los axones de los núcleos talámicos geniculado lateral y medial, respectivamente. El área motora primaria, o M1, sería la encargada de llevar las órdenes motoras directamente al tronco del encéfalo y a la médula espinal. Las áreas sensoriales primarias y la motora primaria ocupan en el ser humano un 25% de la superficie cortical y pertenecen a un primer nivel de procesamiento funcional cortical.

En segundo lugar, y con un grado mayor de complejidad funcional, estarían las **áreas sensoriales no primarias** y el **área premotora**. Las áreas sensoriales no primarias continúan el análisis de la información sensorial correspondiente mediante un procesamiento en serie y paralelo de la información elaborada en las áreas primarias. Serían por ejemplo

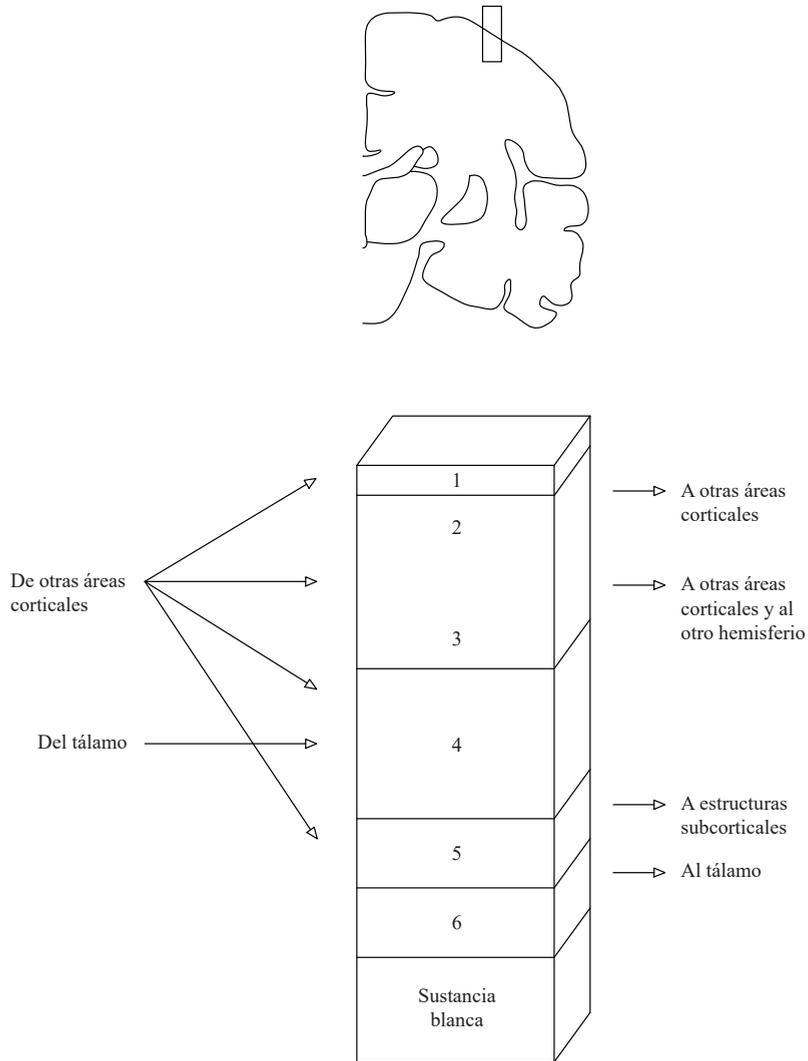


Figura 1.9. Organización laminar de la corteza cerebral. La corteza cerebral predominante es el neocortex, formado por seis capas o láminas de neuronas. Esta organización en capas permite a la corteza cerebral organizar de manera muy eficiente la entrada de información, mediante las aferencias que le llegan, y la salida de la misma mediante las eferencias que emite. En la figura se muestra el caso de la corteza somestésica primaria.

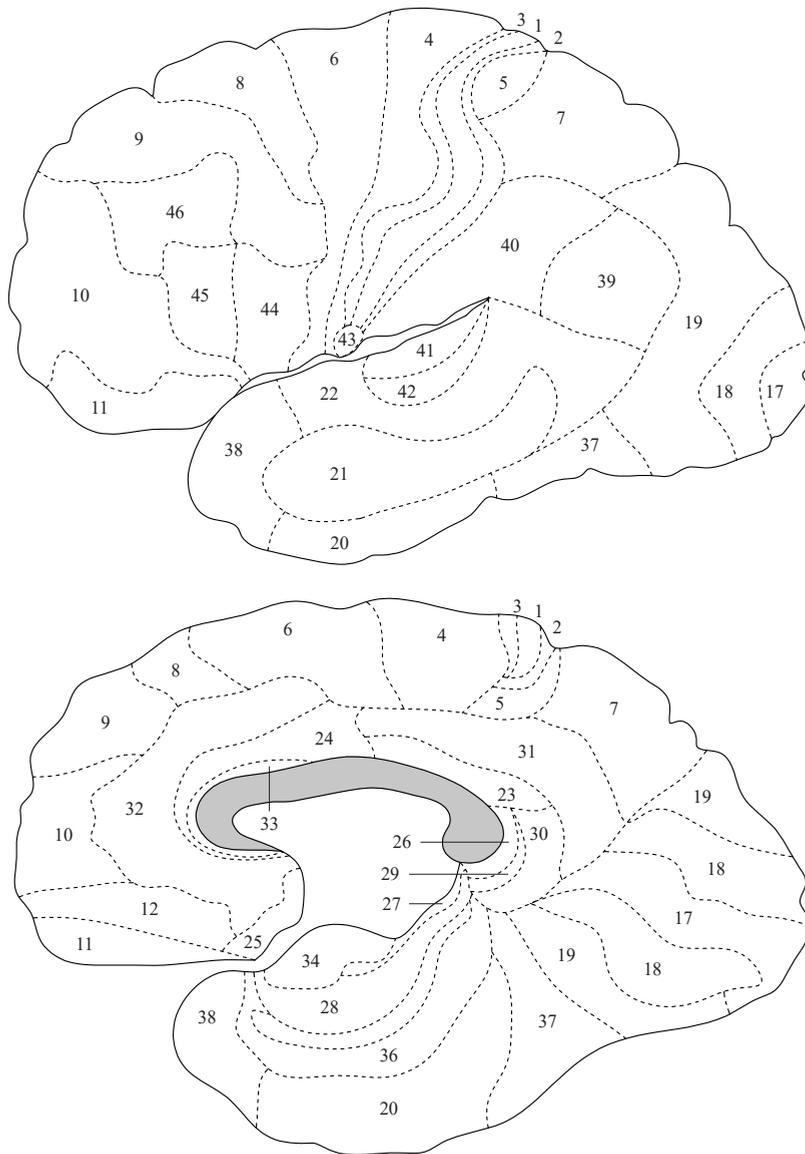


Figura 1.10. Áreas corticales de Brodmann. En la parte superior se muestra la cara lateral del hemisferio izquierdo y en la parte inferior la cara medial del hemisferio derecho. Se identifican numéricamente las áreas de Brodmann. En gris se muestra el cuerpo calloso.

las áreas visuales V2 y V3 y la auditiva A2. Por su parte, el área premotora se encarga de preparar actos motores complejos que luego ejecutará el área motora primaria.

En tercer lugar tenemos las denominadas como **áreas de asociación**, localizadas en los lóbulos frontal, parietal y temporal que participan en las funciones cerebrales más complejas. De manera más específica, aunque reduccionista, el área asociativa parietal nos permite la atención a estímulos, la temporal su identificación y la frontal la planificación de respuestas conductuales adecuadas a los mismos. Por último, la corteza asociativa límbica, distribuida por la parte medial de los lóbulos frontal, parietal y temporal, participa en los aspectos emocionales de nuestra conducta.

En resumen, existe una localización funcional en la corteza cerebral, aun cuando con diversos grados de selectividad. En algunos casos, áreas funcionales concretas se corresponden con áreas citoarquitecturales de Brodmann. Ejemplos serían el área visual primaria o V1 que se corresponde con el área 17 de Brodmann, el área auditiva primaria o A1 con el área 41 y la motora primaria o M1 con la 4. Por el contrario, las funciones cerebrales o mentales¹⁴ de mayor complejidad como la memoria, el lenguaje, el aprendizaje o la atención, dependen de la actividad de circuitos específicos que conectan diversas áreas de la corteza cerebral entre sí, incluyendo las áreas de asociación. En estos circuitos también participan estructuras subcorticales específicas.

EXISTE UNA ASIMETRÍA Y ESPECIALIZACIÓN HEMISFÉRICA CEREBRAL

Los **hemisferios cerebrales** son la estructura cerebral más grande y compleja. Están compuestos por la corteza cerebral, el hipocampo, la amígdala y los núcleos basales. La corteza cerebral, como ya hemos visto, se encarga especialmente de funciones sensoriales, motoras y cognitivas; el hipocampo de la memoria y orientación espacial; la amígdala de aspectos emocionales de los estímulos y los núcleos basales del aprendizaje motor y de diversos aspectos cognitivos.

Los hemisferios cerebrales, aunque muy parecidos, no son iguales ni estructural ni funcionalmente. La diferencia anatómica más significativa está en la superficie superior del lóbulo temporal, en una región denominada **planum temporale**, que es más grande en el hemisferio izquierdo en el 65% de las personas. No obstante, las asimetrías hemisféricas más evidentes son las funcionales. De ellas, el caso más obvio es la destreza manual que en el 90% de las personas radica en la mano derecha, lo que indica que el hemisferio izquierdo, que controla la actividad motora de la musculatura derecha del cuerpo, se ha especializado más en la realización de los movimientos finos. Igualmente, se observa asimetría de manera evidente en el lenguaje. Cuando hablamos o leemos se activan las áreas de Broca y Wernicke situadas en el hemisferio izquierdo, y que son las principales áreas corticales del lenguaje. El área de Wernicke se localiza en el planum temporale, lo que refuerza la asimetría hemisférica del lenguaje.

Otro aspecto relevante sobre las diferencias de ambos hemisferios radica en que cada uno se dedica al lado contrario del cuerpo. Esto se debe a que la mayoría de las vías

sensitivas y motoras se cruzan en la línea media de manera que cada hemisferio recibe y analiza las informaciones sensoriales y controla la actividad motora del lado contrario del cuerpo (Figs. 1.5-1.7).

Esta asimetría hemisférica refleja una especialización de los hemisferios en el procesamiento cerebral de la información. No obstante, es fundamental que el cerebro funcione como una unidad, para ello ambos hemisferios se comunican entre sí mediante fibras que cruzan de uno a otro, principalmente por el denominado cuerpo calloso¹⁵ que une los dos hemisferios en la línea media.

NOTAS

1. Los nervios craneales son doce pares y se numeran del I al XII. Los nervios craneales I (olfatorio), II (óptico) y VIII (vestibulococlear) sólo tienen fibras sensitivas. Los nervios III (oculomotor), IV (troclear), VI (abducens), XI (espinal accesorio) y XII (hipogloso) sólo motoras, y los nervios V (trigémino), VII (facial), IX (glosofaríngeo) y X (vago) ambas, sensitivas y motoras. Los nervios craneales I y II son en realidad parte del SNC y pertenecen al sistema olfativo y visual, respectivamente. Los nervios craneales con fibras motoras tienen núcleos asociados en el tronco del encéfalo.
2. Los nervios espinales son 31 parejas: 8 parejas de nervios cervicales, 12 torácicos, 5 lumbares, 5 sacros y 1 coccígeo. Cada nervio espinal está formado por la unión de una raíz posterior o dorsal, donde se encuentran las fibras sensitivas, y una raíz anterior o ventral en donde están las fibras motoras. En la raíz dorsal están los cuerpos neuronales de las fibras sensoriales, formando un abultamiento denominado ganglio de la raíz dorsal. Los nervios craneales tienen una sola raíz.
3. El sistema motor visceral también se denomina autónomo porque funciona sin control voluntario, mediante actos motores reflejos.
4. La palabra neurona procede del francés *neurone* y ésta del griego *neuron* que significa nervio y fue acuñada en 1891 por el anatomista alemán Heinrich Wilhelm Gottfried Waldeyer (1836-1921).
5. El anatómico e histólogo español Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) fue el gran defensor de la teoría neuronal del sistema nervioso, que propugnaba que éste está formado por unidades celulares denominadas neuronas. Recibió, junto con Bartolomé Camilo Golgi, el premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1906.
6. La palabra dendrita, propuesta por el histólogo italiano Bartolomé Camilo Golgi (1843-1926), proviene del griego *dendron* que significa árbol y refleja el hecho de que las dendritas parecen las ramas de un árbol. El término axón proviene del griego *axon* que significa eje. La palabra soma deriva del término griego homónimo y significa cuerpo.
7. Un tipo especial de neurona bipolar es la denominada pseudounipolar. En este tipo de neurona del soma sale una única prolongación que se divide en *T* dando

lugar a dos prolongaciones en direcciones opuestas y que actúan como dendrita y axón respectivamente. Un ejemplo de ello serían las neuronas situadas en el ganglio de la raíz dorsal de los nervios espinales que recogen y llevan información de la piel, músculos y articulaciones a la médula espinal.

8. Wilder Graves Penfield (1891-1976) fue un neurocirujano estadounidense que obtuvo relevancia internacional al describir los mapas corticales sensoriales y motores obtenidos mediante estimulación eléctrica de la corteza cerebral de sus pacientes, conocidos como homúnculos sensorial y motor de Penfield.
9. Hoy sabemos que los mapas corticales pueden variar a lo largo de la vida y son un ejemplo del proceso denominado plasticidad. Ésta consiste en los cambios que se producen en el cerebro como resultado de la experiencia y del aprendizaje, así como de lesiones o de procesos degenerativos. Estos cambios pueden afectar a la densidad y dinámica de los canales iónicos de membrana y al número de sinapsis (plasticidad sináptica) y a la proliferación de nuevas dendritas (plasticidad dendrítica) y axones (plasticidad neural).
10. El tálamo es un conjunto de núcleos situados en el diencefalo que llevan a cabo gran variedad de funciones. Los núcleos que se sitúan en la parte dorsal, y que conforman el denominado tálamo dorsal, se encargan de transmitir la información sensorial a la corteza cerebral mediante neuronas de proyección. Hay núcleos específicos que proyectan a áreas corticales correspondientes a la misma modalidad sensorial y núcleos de proyección no específicos, que proyectan a toda la corteza cerebral.
11. Las capas de la corteza cerebral se visualizan histológicamente mediante la tinción de Nissl, introducida por el neurólogo alemán Franz Nissl (1860-1919), que colorea de azul-violeta el núcleo de las neuronas y la zona del soma que lo rodea. Según el número de capas, la corteza cerebral o córtex se divide en neocorteza o isocorteza que tiene seis capas y en allocorteza, con menos de seis. La neocorteza es la mayoritaria del manto cortical humano ocupando casi el 95% y sus capas se denominan numéricamente, siendo la primera la más superficial. El 5% restante se denomina allocorteza y está situada en la parte ventral y en la profundidad del lóbulo temporal. La allocorteza está formada por la paleocorteza (corteza piriforme, corteza entorrinal y región periamigdalal) y la arquicorteza (hipocampo, fascia dentata, cuerno de Ammon y subiculum). La neocorteza es la parte filogenéticamente más moderna de la corteza cerebral y la arquicorteza la más antigua. En general, cuando se habla de corteza cerebral en el ser humano, se suele referir a la neocorteza.
12. Las diferencias en grosor de las capas de las áreas de la neocorteza tienen que ver con sus conexiones. Así, el área visual primaria o V1 tiene una capa cuarta de gran grosor debido a que esta capa está dedicada a recibir una gran cantidad de axones de neuronas talámicas que le llevan información visual. En cambio,

el área motora primaria o M1, con una capa cuarta fina, tiene una capa quinta de gran grosor. Esto se debe a que en ella están las neuronas piramidales grandes cuyos axones forman la vía corticoespinal, que lleva órdenes motoras al tronco y a la médula espinal.

13. Korbinian Brodmann (1868-1918) fue un neurólogo y neuroanatomista alemán que en 1909 publicó una serie de mapas en los que dividió la corteza cerebral en 52 áreas en base a sus características citoarquitecturales.
14. La mente podría definirse como la capacidad de interpretar nuestra conducta y la de otros en base a deseos, intenciones y creencias. También, puede definirse como el conjunto de propiedades cerebrales que nos permiten pensar, sentir y tener la consciencia del yo.
15. Los dos hemisferios están conectados entre sí mediante tres comisuras o bandas de fibras denominadas comisura anterior, comisura posterior y cuerpo calloso. La principal comisura es el cuerpo calloso formado por unos 200 millones de axones que conectan, en la línea media, amplias regiones de los cuatro lóbulos de la corteza cerebral de ambos hemisferios. Las otras dos comisuras, bastante más pequeñas, conectan estructuras muy limitadas. La comisura anterior conecta las partes rostrales de los lóbulos temporales y la comisura posterior distintas zonas del mesencéfalo.