

# ACTUALIZACION POR TEMAS

## Relaciones tálamo corticales\*

Miguel Condés-Lara\*\*

### Summary

The aim of the present paper is to emphasize some characteristics of the cortico-thalamic relations. A way to approach their study is to detail their participation in the different sensory systems. Therefore, reference is made to the cortical regions intimately related to the various thalamic nuclei. As an example, the cortical and thalamic areas corresponding to the visual, auditory and somatosensory systems are pointed out. Furthermore, a heterosensory thalamic system is depicted and a detailed description of the cortical regions related to it is given, for these are among the research objectives in our laboratory.

To simplify this topic, some properties shared by the thalamic structures such as the cytoarchitectonic subdivisions are described.

The thalamic functions are illustrated starting from a basic circuit deduced from the anatomic and electrophysiological findings. This circuit is meant to render evident the interconnections which take place in the thalamus itself. In order to establish the possibility of an anatomical substratum responsible for the rhythmic activity that can be registered in certain thalamic nuclei and cortical areas, the thalamic and cortical interconnections are reviewed.

An anatomical analysis of the brain cortex is made and its layers with their different classifications are described.

As in the case of the thalamic nuclei, the cortical functions are equally illustrated by means of a basic circuit.

The results summarized in this paper, particularly those referring to the basic circuits, aim to emphasize the characteristics from which the rhythmic activity emanates. This activity can be registered spontaneously and produced by both brain cortex or thalamic cortex stimulation. Similarly, caudate nucleus stimulation produces it and, as experimental evidence demonstrates, it acts as a suppressor of the sensory responses registered at a thalamic level. In this way, a conclusion of an inhibitory role of this rhythmic activity is allowed.

### Resumen

El objetivo de este trabajo es enfatizar algunas características de las relaciones tálamo-corticales. Una forma de estudiar estas relaciones es detallar su participación en los diferentes sistemas sensoriales, haciendo referencia a las regiones corticales que tienen una estrecha relación con los diferentes núcleos talámicos. Por ejemplo, para los sistemas visual, auditivo y somatosensitivo se señalan las regiones talámicas y corticales correspondientes. Asimismo, se describe un sistema talámico heterosensorial y las zonas corticales con las que se relaciona, ya que forman parte de los objetivos de estudio de nuestro laboratorio.

\* Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el CONACYT a través del proyecto PCSABNA 022618.

\*\* Departamento de Neurofisiología, División de Investigaciones en Neurociencias, INSTITUTO MEXICANO DE PSYQUIATRIA, Calz. México-Xochimilco 101, Tlalpan 14370 México, D.F.

Con la finalidad de simplificar el tema, se describen algunas propiedades que comparten las estructuras talámicas, como es la citoarquitectura.

El funcionamiento talámico se ilustra a partir de un circuito básico, deducido de los hallazgos anatómicos y electrofisiológicos. El estudio de este circuito pretende hacer evidentes las interconexiones que se suceden en el tálamo mismo, con la posibilidad de que a partir de éstas y las llevadas a cabo con la corteza cerebral, se establezca el sustrato anatómico responsable de la actividad rítmica, que puede ser registrada en algunos núcleos talámicos y en regiones corticales.

La corteza cerebral se analiza desde el punto de vista anatómico, describiendo las capas que la constituyen y sus diferentes clasificaciones. De la misma forma que para los núcleos talámicos, se ejemplificará el funcionamiento cortical a partir de un circuito básico.

Los resultados que en este trabajo se resumen, particularmente los referentes a los circuitos básicos, pretenden resaltar las características que dan origen a la actividad rítmica. Esta actividad rítmica puede ser registrada de manera espontánea y se puede producir tanto por la estimulación de la corteza cerebral como por la talámica. De la misma forma, la estimulación del núcleo caudado produce dicha actividad, y a partir de las evidencias experimentales tiene el efecto de suprimir las respuestas sensoriales que se registran a nivel talámico.

### Introducción

El tálamo es una estación central de relevo de la información sensorial y tiene una complicada intercomunicación con la neocorteza. La relación que tiene con la corteza cerebral se establece por medio de regiones especializadas en la transmisión de impulsos nerviosos para cada modalidad sensorial. Las vías nerviosas provenientes de todos los sistemas sensoriales, con excepción del olfativo, llegan a las células talámicas, las que a su vez envían esta información sensorial a la corteza cerebral. Cada región talámica, de la misma forma, recibe fibras del área cortical correspondiente.

Las interacciones entre la corteza cerebral y los diferentes núcleos talámicos representan, en el campo de la percepción, el procesamiento final de los sistemas sensoriales sobre la información aferente. Esta es la estación final a donde llegan los impulsos sensoriales que son captados del medio ambiente por medio de los receptores y conducidos por las vías específicas, con la función de informar sobre los eventos que nos rodean. A estas estructuras llegan tales impulsos que nos mantienen en un contacto constante con el medio físico que nos rodea y, posiblemente, es a este nivel en donde las variaciones medio-ambientales son transfor-

*Salud Mental V.10 No. 2 junio de 1987*

madras a la esfera de la conciencia. Es indudable que para que un estímulo cualquiera sea percibido en la esfera de la conciencia, se necesita de una cierta integridad en la organización del sistema nervioso, así como de un adecuado estado en su funcionamiento.

En este trabajo se encontrará una descripción detallada de las diferentes estructuras que forman el tálamo, así como de la organización de la corteza cerebral, de tal suerte que se esquematiza lo que he llamado "circuito básico" que es un posible modelo del funcionamiento de estas estructuras a la luz de los hallazgos anatómicos y electrofisiológicos de los últimos años. De tal forma, este trabajo tiene la intención de adentrar al lector en la estructura básica y el funcionamiento de las áreas talámicas y corticales que reciben de manera selectiva la información sensorial.

El tálamo es una estructura neuronal simétrica en ambos hemisferios y está dividido en tres masas nucleares de cada lado: anterior, medial y lateral. Estas masas se reconocen porque están separadas por una lámina longitudinal de sustancia blanca llamada lámina medular interna (Fig. 1). Las fibras que constituyen esta lámina separan los grupos de núcleos mediales y laterales. En la parte anterior y superior esta lámina se bifurca (lámina medular externa) delimitando al grupo anterior. En la porción posterior e inferior otra bifurcación menos clara separa el núcleo dorsal medial de los núcleos centro mediano y parafascicular (CM-Pf).

En la lámina medular interna se encuentran los grupos celulares que se han denominado núcleos intralaminares, que comprenden el núcleo central lateral (CL), el *paracentralis* (nPc) y el núcleo *centralis medialis* (nCmed) (6, 54).

Los núcleos talámicos, a los que se les ha denominado inespecíficos, son la continuación rostral de la formación reticular del tallo cerebral, la cual emite proyecciones a la corteza cerebral (aunque no exclusivamente a través de los núcleos talámicos). El sistema de proyección de los núcleos talámicos inespecíficos está compuesto por los núcleos de la lámina medular interna, los núcleos de la línea media y el núcleo reticular talámico (18).

Estos núcleos talámicos han sido objeto de exploraciones electrofisiológicas en el gato (22) y en el mono (1). En estos trabajos se han encontrado respuestas heterosensoriales y heterotópicas en el complejo centro mediano-parafascicular (CM-Pf), así como en los núcleos central lateral (CL) y *centralis medialis* (nCmed). Además, otros núcleos talámicos también presentan estas respuestas: el lateral posterior (LP), una parte del dorsal medial (DM) (13), el núcleo reticular (nR), el ventral lateral (VL) y el ventral anterior (VA) (28).

Además de que los núcleos talámicos son relevos de las vías sensoriales, también llevan a la corteza cerebral información que proviene del cerebelo, del hipotálamo y de los ganglios basales. Los núcleos sensoriales de relevo talámico y las áreas corticales se señalan en el Cuadro I.

En la literatura hay una gran discrepancia en la nomenclatura y localización de dos núcleos talámicos: el núcleo centro mediano (CM) y el ventral lateral (VL). El núcleo centro mediano es una estructura que mani-

#### INTERACCIONES TALAMO-CORTICALES

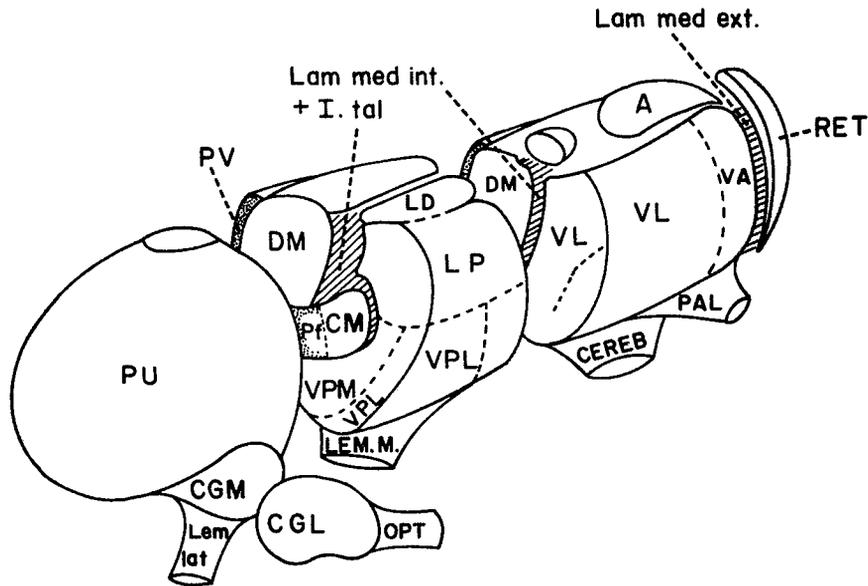
SISTEMAS SENSORIALES	NUCLEO TALAMICO	AREA CORTICAL DE PROYECCION
AUDICIÓN	CGM CUERPO GENICULADO MEDIO	Cx TEMPORAL AREA 41
VISIÓN	CGL CUERPO GENICULADO LATERAL	Cx OCCIPITAL AREA 17, 18, 19
SEMATOSENSORIAL	CVB COMPLEJO VENTRO BASAL	Cx SENSITIVA POSTCENTRAL
GUSTO	VPM VENTRAL POSTERO MEDIAL	Cx PARIETAL, INSULA, AREA 2
HETEROSENSORIAL	I TAL INTRALAMINARES TALAMICAS	Cx FRONTAL MEDIAL, AREA 6 Y 8
0		
CEREBELO	VL VENTRAL LATERAL	Cx MOTORA Y FRONTAL, AREA 4 Y 6

**CUADRO I.** Principales relaciones tálamo-corticales en relación con los sistemas sensoriales.

fiesta un notable desarrollo en la escala filogenética, casi inexistente en los roedores, pequeño en los carnívoros y grande en los primates. En estos últimos tiene dos porciones, una ventral y lateral, que contiene células pequeñas, y otra dorsal medial, con células grandes (29). La región de células grandes está bien desarrollada en el hombre; son células que provienen del núcleo parafascicular (Pf) y cambian poco a lo largo de la escala filogenética. En la parte experimental de este trabajo nos referimos a las grandes células, como el complejo CM-Pf, aceptando que la porción de células de tamaño pequeño, que constituyen el verdadero núcleo centro mediano (29, 34), no está incluida en este grupo (CM-Pf), además de que estas células están poco desarrolladas en la rata (29).

El núcleo ventral lateral (VL) no es una estructura homogénea en el mono (54) ni en el gato (19). En el hombre se reconocen varias regiones en el VL: la *ventral oralis posterior* (Vop), la *ventral oralis anterior* (Voa) y la *ventral intermedia* (Vin), que separa a la Vop de la Voa (17, 51), siendo la nomenclatura similar en el mono (32). En nuestro esquema de la figura 1 se muestran reagrupadas todas estas subdivisiones como núcleo ventral lateral (VL).

Como se señaló, todas las vías sensoriales tienen un núcleo talámico específico. El cuerpo geniculado lateral (CGL) es el relevo de la información visual proveniente de la retina. El cuerpo geniculado medial (CGM) es el relevo de los impulsos auditivos, que se transmiten a través de vías multisinápticas originadas en la cóclea del oído interno. El complejo ventro basal (CVB) es el centro de relevo de los impulsos somáticos que se



**FIGURA 1.** Esquema de los núcleos talámicos. A: núcleo anterior. CEREB: fibras del cerebelo. CGL: cuerpo geniculado lateral. CGM: cuerpo geniculado medio. CM: núcleo centro mediano. DM: núcleo dorsal medial. I.Tal: núcleos intralaminares. Lam.med.ext: lámina medular externa. Lam.med.int: lámina medular interna. LD: núcleo lateral dorsal. Lem.lat: lemnisco lateral. Lem.Med: lemnisco medio. LP: núcleo lateral posterior. OPT: fibras del tracto óptico. Pr: núcleo parafascicular. PAL: aferentes del palidum. PU: núcleo pulvinar. PV: núcleo paraventricular. RET: núcleo reticular. VA: núcleo ventral anterior. VL: núcleo ventral lateral. VPL: núcleo ventral postero-lateral y. VPM: núcleo ventral postero-medial.

originan en la piel, en los tejidos profundos y en los músculos del cuerpo, los cuales ya han hecho relevos a nivel de la médula espinal y de los núcleos de las columnas dorsales en el tallo cerebral.

Los núcleos talámicos inespecíficos (I.Tal) reciben impulsos de diversas partes de la formación reticular, de diferentes modalidades sensoriales y también emiten proyecciones sobre la corteza cerebral (8, 9, 11, 13, 22, 26, 27, 41, 42). Su nombre (I. Tal) se debe a esta inespecificidad sensorial.

Es evidente que, además de estos comentarios, el tálamo es, en efecto, un grupo complicado de centros de relevo sensorial, el cual tiene conexiones regionales recíprocas con la corteza cerebral.

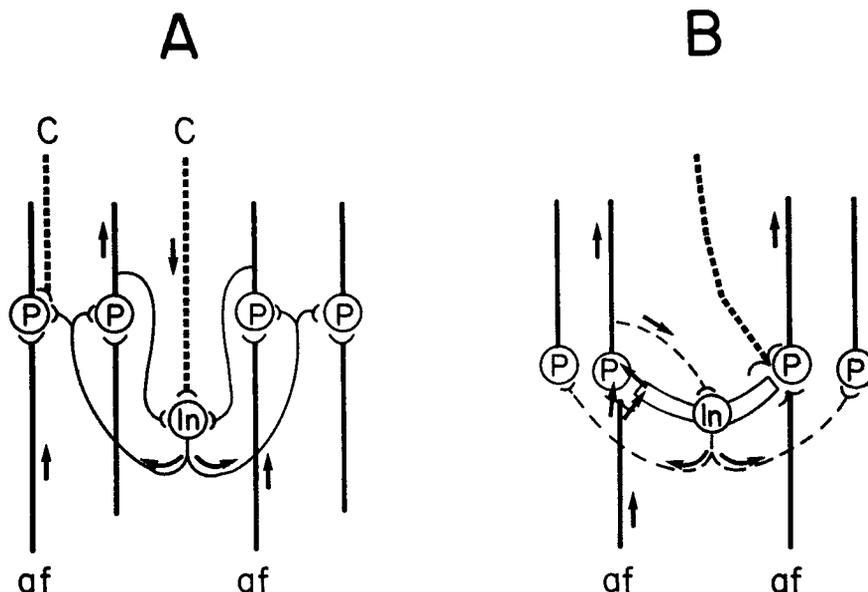
#### *Elementos neuronales del tálamo*

La información neuronal que llega al tálamo puede hacer relevo en dos tipos de neuronas: principales e intrínsecas. Las neuronas principales son aquellas células que envían sus axones fuera de los núcleos talámicos a los que pertenecen; éstas son células tálamo-corticales o de relevo talámico. En general, son neuronas multipolares con 4-8 arborizaciones dendríticas (40), aunque varían de núcleo a núcleo. Sus axones pueden dar o no fibras colaterales, siendo éste un punto de discusión (15). Las fibras colaterales o recurrentes son un concepto de la organización funcional del tálamo y su papel será analizado en el circuito básico. Las fibras recurrentes axónicas de las neuronas principales no parecen estar muy desarrolladas (45); además, se ha reportado que no existen en el CGL del mono

(24). Otra característica de estas neuronas tálamo-corticales es que sus axones parecen estar mielinizados (46). Nuestro grupo, utilizando la técnica de activación antidrómica, ha identificado estas células talámicas principales reportando una velocidad de conducción de 0.5 a 3.5 m/seg para las células de los I. Tal que emite proyecciones a la corteza. Por otro lado, las neuronas del ventral posterior (VP) tienen una velocidad ligeramente superior, que es de 3 a 4.5 m/seg (2, 43). Como podrá apreciarse, esta diferencia en las velocidades de conducción hace del sistema inespecífico de los I. Tal un sistema más lento que la vía específica representada por el VP. No obstante, estas velocidades de conducción corresponden a fibras amielínicas, o con una delgada capa de mielina.

Las neuronas intrínsecas son células de axón corto o neuronas Golgi tipo II (15, 16, 52). También hay neuronas intrínsecas de forma alargada que en algunas especies de ratones se han descrito como bipolares (38).

En el CGL del mono se han descrito neuronas intrínsecas sin axón (24), que pueden ser similares a las células amacrinas de la retina o a las células granulares del bulbo olfatorio. Este hallazgo es importante en el contexto de las conexiones sinápticas en el tálamo mismo. Las diferencias entre los diversos núcleos talámicos en relación con las neuronas intrínsecas se resumen en los diferentes patrones dendríticos y en los arborizaciones axónicas. Se recomienda consultar a Morest (30) para obtener una mejor descripción del CGL, y a Ralston y Herman (39) y a Scheibel y Scheibel (44) respecto al complejo ventro basal (CVB).



**FIGURA 2.** Circuito básico del tálamo, en el que se ejemplifican las posibles conexiones de las aferencias sensoriales (af) y las aferencias corticofugas (C). P: célula principal del tálamo. In: interneurona. Si llega un impulso sensorial (af) a la célula P, ésta mandaría la información a la corteza y de aquí a la célula In, la que a su vez informaría a P. Esto es, se formaría un circuito de retroalimentación entre P e In. En A se muestra un circuito clásico. En B, el circuito en donde In sería una célula sin axón. Asimismo, en B se muestran las recurrentes con líneas delgadas interrumpidas.

### Circuito básico

Un requisito fundamental que tiene que cumplir la hipótesis de un circuito básico, es el de poder modelar o simular las características funcionales de la estructura nerviosa de que se trate. Una característica importante en la electrofisiología del tálamo es la actividad rítmica que se puede generar por su estimulación (12) y que se registra espontáneamente en algunos de sus núcleos. En general, la actividad rítmica se puede registrar y generar a partir de los núcleos llamados inespecíficos. Cuando esta actividad se genera por estimulación eléctrica, se puede registrar a nivel de la corteza cerebral y se denomina respuesta de reclutamiento (12). Esta respuesta tiene características similares a los husos de sueño y, como veremos más adelante, involucra un mecanismo tálamo-cortical que actúa durante el sueño.

En la figura 2A se muestra el esquema de un circuito talámico neuronal básico, el cual tiene representadas las neuronas principales (P) y las neuronas intrínsecas (In). Asimismo, se esquematizan los impulsos sensoriales aferentes (af) y los provenientes de la corteza (C). En esta figura (2A y 2B) se muestran los diagramas de las vías involucradas en las actividades rítmicas que se generan en el tálamo. En 2A se muestra la participación de las neuronas intrínsecas, o interneuronas, con el axón. En 2B se esquematizan las células sin axón y se señala con líneas punteadas la posibilidad de que el axón exista (esquemas modificados de Andersen y Eccles [5]; Andersen y Andersson [3]). En este esquema la participación de las interneuronas sin axón

consiste en realizar contactos sinápticos \* con las fibras sensoriales aferentes y con las neuronas principales. Es de notar que el papel de estas células es desconocido.

Andersen y col (4) registraron neuronas talámicas, supuestamente intrínsecas, que presentaban potenciales de acción durante el curso de las hiperpolarizaciones que se presentan en las células talámicas principales. Este mecanismo posiblemente sea el responsable o esté involucrado en las respuestas rítmicas que presentan algunos núcleos talámicos. Esta actividad rítmica ha sido objeto de numerosos trabajos (8, 36, 47, 48, 49). Recientemente (8) hemos mostrado la desaparición de las respuestas sensoriales registradas en los I. Tal al estimular el núcleo caudado y producir la actividad rítmica, confirmando los resultados de otros trabajos en el sentido de producir la actividad rítmica (7, 21).

### Elementos neuronales de la corteza cerebral

La neocorteza es una estructura que muestra una gran evolución en la escala filogenética, la cual es más evidente en los mamíferos, en los que es específica y bien diferenciada. Como el cerebelo, la corteza cerebral ha incrementado su volumen desarrollando circunvoluciones que aumentan su superficie.

La corteza cerebral es una estructura que se encuentra separada por la línea media, formando los hemisferios cerebrales. La parte anterior de cada hemisferio cerebral forma el lóbulo frontal y la posterior el occipi-

\* Se plantea la interrogante de efectuar contactos sinápticos en células carentes de axón.

tal. A lo largo de la superficie lateral de los hemisferios se localiza una fisura profunda, que se llama fisura de Silvio, que marca los límites entre los lóbulos frontales, parietales (por arriba de la fisura) y temporales (por debajo de la misma).

Es generalmente aceptado que las capacidades que distinguen al hombre del resto de los mamíferos, y a éstos de otros vertebrados, están basadas en la gran población de neuronas corticales.

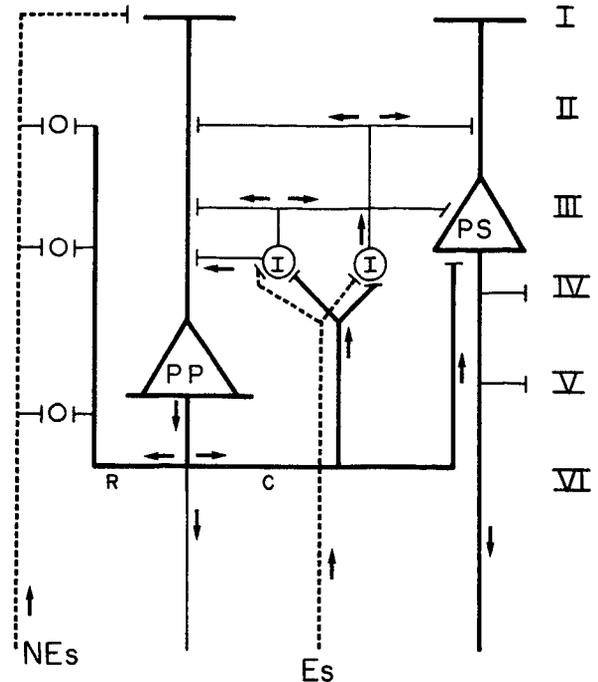
Las células corticales interaccionan con otras regiones del cerebro y con la corteza cerebral misma. Se estima que la corteza cerebral del ser humano tiene 10,000,000,000 de neuronas, lo cual es índice del grado de evolución y complejidad alcanzado. Ahora bien, se estima que en el cerebro existen de 20 a 40,000,000,000 de neuronas, o sea de 2 a 4 veces más que en la corteza cerebral; esto indica que no es sólo la magnitud de la población celular la que da capacidades especiales a la corteza cerebral. Esta comparación tiene por único objeto destacar las características cuantitativas de estas estructuras nerviosas. Así, el estudio de las funciones de la corteza cerebral invita al análisis de las interacciones sinápticas en la misma y en otras estructuras del sistema nervioso central.

Los impulsos aferentes a la corteza sensorial primaria son, por definición, los que viajan por los axones de las células principales de los núcleos específicos talámicos. Las fibras llegan a través de las capas profundas de la corteza y terminan en una amplia arborización (Fig 3). Además de las fibras que transmiten los impulsos sensoriales específicos, otras fibras llegan a la corteza dando colaterales a varios niveles, incluyendo los más superficiales (Fig 3). Estas fibras son de diferente origen: algunas llegan de los núcleos talámicos inespecíficos, y llevan los impulsos de la formación reticular activadora ascendente del tallo cerebral; otras llegan directamente de los núcleos del tallo cerebral y de los ganglios basales; otra fuente importante es la de los impulsos que llegan a través de fibras que tienen su origen en células de la misma corteza cerebral, ya sean de áreas cercanas o tan distantes como el hemisferio contralateral, a través del cuerpo calloso.

Las neuronas principales de la corteza cerebral son las células piramidales. Se distinguen dos grupos de estas células: las piramidales superficiales, que se encuentran localizadas en las láminas II y III, y el otro grupo, menos numeroso, situado en la lámina V, y que son las células piramidales profundas. Ambos grupos de células tienen únicamente una dendrita apical que llega a la capa más superficial (lámina molecular o lámina I). Las células piramidales también presentan varias dendritas basales. Los axones de estas neuronas presentan dos tipos de prolongaciones: las colaterales (C), que se ramifican a diferentes profundidades a lo largo del axón, internándose en las láminas de la corteza cerebral, y las que son verdaderas recurrentes (R) y que, como se muestra en la figura 3, pueden alcanzar las láminas más superficiales.

La citoarquitectura de la corteza cerebral puede ser clasificada de dos maneras:

**LAMINAR**, que se refiere a las células que se encuentran en la corteza cerebral desde la superficie hasta la



**FIGURA 3.** Circuito básico de la corteza cerebral. En este esquema se ejemplifica cómo pueden llegar los impulsos no específicos (NEs) a diferentes láminas de la corteza cerebral. Los impulsos específicos (Es), o provenientes de los núcleos talámicos de relevo de las vías sensoriales, llegan preferencialmente a una sola lámina cortical (lámina IV o lámina granular interna). PP: células piramidales profundas, PS: células piramidales superficiales, R: recurrentes axónicas, C: colaterales, I: interneuronas. Un impulso NEs alcanza diferentes niveles de la corteza cerebral, donde hace contactos sinápticos con "O" y con la porción distal de las dendritas de PP. A través de la recurrente (R) se establece un circuito reverberante o de retroalimentación. Los números I, II, III, IV, V y VI corresponden a las láminas de la corteza cerebral.

profundidad. Esta clasificación incluye 6 láminas: I. Lámina molecular, que contiene células gliales, pocas neuronas y muchas dendritas y ramificaciones axónicas. II. Lámina granular externa, que contiene neuronas pequeñas, células piramidales pequeñas y células granulosas de axón corto. III. Lámina piramidal externa, que contiene neuronas piramidales grandes y pequeñas. IV. Lámina granular interna, que contiene células estrelladas, granulosas y algunas piramidales pequeñas. V. Lámina piramidal interna, que contiene células piramidales grandes y de mediano tamaño. VI. Lámina polimorfa, que contiene células fusiformes. El espesor de estas capas no es uniforme en la corteza cerebral, por lo que es difícil diferenciar perfectamente las 6 láminas.

**REGIONAL**, que se refiere a la densidad de las láminas descritas, existiendo 5 regiones: agranular o motora, frontal, parietal, polar y granular o sensorial. Otra clasificación de tipo funcional sería la de Brodmann (1909), la cual ha sido actualizada con el advenimiento de los datos experimentales.

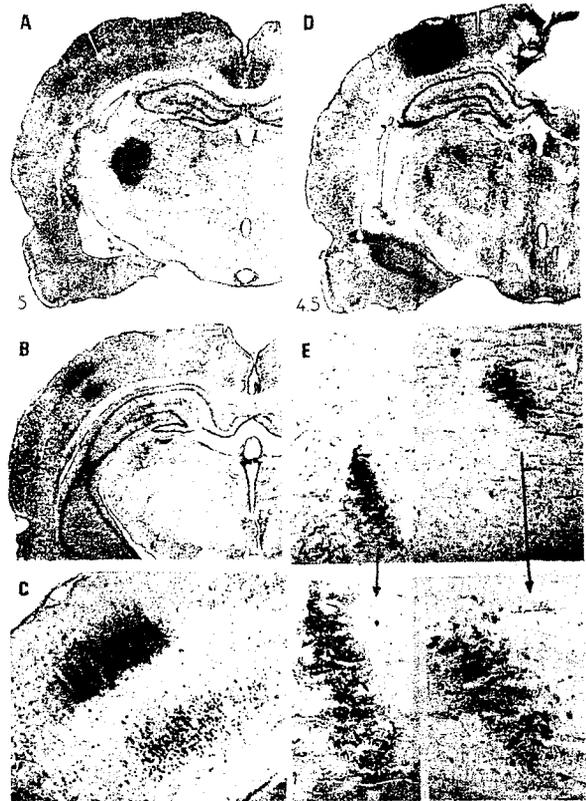
Utilizando marcadores o trazadores de las vías del sistema nervioso, nuestro grupo inyectó peroxidasa de rábano, acoplada a la lectina (HRP-WG), con la finali-

dad de marcar las vías tálamo-corticales de forma anterógrada y retrógrada. En la figura 4 se muestra cómo al inyectar HRP-WG en el núcleo VP, se observan terminaciones (transporte anterógrado) en las capas superficiales de la corteza cerebral, así como en cuerpos celulares (transporte retrógrado), pero en capas más profundas. De la misma forma, cuando se inyecta HRP-WG en la corteza, se obtienen los dos tipos de marcados en el núcleo VP, el retrógrado y el anterógrado. Por el contrario, al inyectar la misma sustancia en los núcleos intralaminares talámicos (ICL), la corteza medial anterior, en la rata, o la correspondiente área 6 según Brodmann (1909), en el hombre, presentan cuerpos celulares y fibras (transporte retrógrado y anterógrado, respectivamente), los cuales se hallan dispersos a juzgar por el tipo de marcado que se obtiene por las inyecciones en el VP (figura 4).

Para obtener una información mas detallada de la citoarquitectura cortical, ver Cajal (9, 10), Lorente de Nó (23), y los trabajos de Garey (14), Valverde (53) y Lund (25) acerca de la corteza visual, así como los trabajos de Szentágothai (50), Jones y Powel (20) y Scheibel y Scheibel (44) sobre las áreas sensitivas, motoras y otras.

#### *Circuito básico de la corteza cerebral*

Para ilustrar el circuito básico haremos referencia a la figura 3, ya que es un ejemplo basado en los hallazgos anatómicos y electrofisiológicos. El primer resultado a considerar es el que los impulsos aferentes de las vías específicas (Es) llegan a la lámina IV, en donde pueden hacer contacto con la porción o dendrita apical de las neuronas principales (células piramidales profundas, ver esquema). Esta lámina IV está poblada por neuronas intrínsecas, principalmente en la corteza sensitiva, a donde llegan los impulsos específicos, mientras que los impulsos inespecíficos (NEs, en la figura 3) pueden llegar a varias láminas y, por lo tanto, hacer contactos sinápticos con neuronas principales y/o intrínsecas. En vista de los hallazgos anatómicos descritos y de los electrofisiológicos (33, 35, 37), las recurrentes axónicas de las células piramidales profundas y la disposición de las neuronas intrínsecas, pueden crear secuencias en la actividad neuronal. Esto es, neuronas principales profundas-superficiales o viceversa, o entre las intrínsecas. En particular me estoy refiriendo a la posible interconexión cortical local. Cajal (10) la suponía y la llamaba conducción en avalancha, Lorente de Nó (23) la llamó cadenas múltiples que producían la auto-excitación o circuitos reverberantes (31).



**FIGURA 4.** Cortes histológicas del cerebro de la rata. En A se muestra el sitio de inyección de HRP-WG en el núcleo ventral posterior del tálamo, a una anterioridad de 5. En B y C se aprecian, por medio de diferentes ampliificaciones, las regiones corticales marcadas anterógradamente y retrógradamente. En D se muestra el sitio de inyección de HRP-WG en la corteza cerebral, que corresponde con el marcado de los cortes en B y C. En E se muestran dos regiones talámicas marcadas. En ambos casos (A y D), las inyecciones fueron de 15-20 nl. de HRP-WG.

El resultado de estas conexiones recíprocas, particularmente en los I. Tal, es la actividad rítmica susceptible de registrarse en áreas corticales. Asimismo, esta actividad puede ser producida por la estimulación de los núcleos intralaminares talámicos, efecto que se relaciona directamente con las interconexiones tálamo-corticales; además, esta actividad rítmica (12, 48, 49) aparece espontáneamente durante el sueño de ondas lentas. Nosotros hemos señalado que esta actividad rítmica en los I. Tal y la corteza medial anterior puede, por las conexiones de éstas con los sistemas motores extrapiramidales (núcleo caudado), modificar las respuestas motoras a partir de la información sensorial aferente (8).

#### **BIBLIOGRAFIA**

1. ALBE-FESSARD D, BOWCHER D: Responses of monkey thalamus to somatic stimuli under chloralose anesthesia. *Electroenceph Clin Neurophysiol*, 19: 1-15, 1965.
2. ALBE -FESSARD D, CONDES-LARA M, SAN-

DERSON P, LEVANTE A: Tentative explanation of the special role played by the areas of paleospinothalamic projection in patients with deafferentiation pain syndromes. En: Kruger L., Liebeskind J C (Eds). *Advances in Pain Research and Therapy*,

- Vol. 6, Raven Press, Nueva York, 167-182, 1984.
3. ANDERSEN P, ANDERSSON S A: *Physiological Basis of the Alpha Rhythm*. New York Appleton-Century-Crofts, Nueva York. 1968.
  4. ANDERSEN P, ECCLES J C, SEARS T A: The ventro-basal complex of the thalamus: type of cells, their responses and their functional organization. *J Physiol* (Londres) 174: 370-399, 1964.
  5. ANDERSEN P, ECCLES J C: Inhibition phasing of neuronal discharge. *Nature* 196, 645-647, 1962.
  6. BRODAL A: *Neurological Anatomy in Relation to Clinical Medicine*. Segunda Edición. University Press, Oxford, 1969.
  7. BUCHWALD N A, WYERS E J, OKUMA T, HEUSER G: The caudate spindle I. Electrophysiological properties. *Electroenceph Clin Neurophysiol* 13: 509-518, 1961.
  8. CONDES-LARA M, GUTIERREZ AGUILAR R: La neurofisiología del dolor. *Salud Mental*, 9: 78-84, 1986.
  9. CAJAL S R: *Studies on the Cerebral Cortex*. Lloyd Luke, Londres, 1955.
  10. CAJAL S R: *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*. Maloine, París, 1911.
  11. CRANDALL J E, CAVINESS V S: Thalamo-cortical connections in newborn mice. *J Comp Neurol*, 228: 542-556, 1984.
  12. DEMPSEY E W, MORISON R S: The production of rhythmically recurrent cortical potentials after localized thalamic stimulation. *Amer J Physiol* 135: 293-300, 1942a.
  13. FELTZ P, KRAUTHMER G, ALBE-FESSARD D: Neurons of the medial diencephalon I. Somatosensory responses and caudate inhibition. *J Neurophysiol*, 30: 55-80, 1967.
  14. GAREY L J: A light and microscopic study of the visual cortex of the cat and monkey. *Proc Roy Soc B* 179: 21-40, 1971.
  15. GROSSMAN A, LIEBERMAN A R, WEBSTER K E: A golgi study of the rat dorsal lateral geniculate nucleus. *J Comp Neurol* 150: 441-466, 1973.
  16. GUILLERY R W: Patterns of synaptic interconnections in the dorsal lateral geniculate nucleus of cat and monkey: A brief review. *Union Res Suppl* 3: 211-227, 1971.
  17. HASSLER R: Anatomy of the thalamus. En: G Schaltenbrandt, P Bailey (Eds), *Introduction to the Stereotaxis with an Atlas of the Human Brain*. Georg Thieme, Stuttgart, 230-290, 1959.
  18. HANBERY J, JASPER H H: Independence of the diffuse thalamo-cortical projection systems shown by specific nuclear destruction. *J Neurophysiol* 16: 252-269, 1953.
  19. JASPER H H, AJMONE-MARSAN C: *A Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat*. University Toronto Press, Toronto, 1954.
  20. JONES E G, POWELL T P S: Electron microscopy of the somatic sensory cortex of the cat. I. Cell types and synaptic organization. *Phil Trans Roy Soc B* 257: 1-11, 1970.
  21. KITSIKIS A, HORVARTH F E, ROUGEUL A: Synchronized spindle activity elicited in the cortex of the monkey by basal ganglia stimulation. *Electroenceph Clin Neurophysiol* 25: 160-169, 1968.
  22. KRUGER L, ALBE-FESSARD D: Distribution of responses to somatic afferent stimuli in the diencephalon of the cat under chloralose anesthesia. *Exp Neurol* 2: 442-467, 1960.
  23. LORENTE DE NO R: The cerebral cortex: Architecture, intracortical connections and motor projections. En: J F Fulton (eds). *Physiology of the Nervous System*. Oxford Univ Press. Londres, 291-325, 1938.
  24. LE VAY S: On the neurons and synapses of the lateral geniculate nucleus of the monkey, and the effects of eye enucleation. *Z Zellforsch* 113: 396-419, 1971.
  25. LUND J S: Organization of neurons in the visual cortex area 17 of the monkey. *J Comp Neurol* 147: 455-496, 1973.
  26. MACCHI G, ANGELERI F, GUAZZI G: Thalamo-cortical connections of the first and second somatic sensory areas in the cat. *J Comp Neurol*, 111: 387-405, 1959.
  27. MACCHI G, BENTIVOGIO M: The use of axonal transport in the neuroanatomical study of the subcortical projections to the neocortex. *Arch Ital Anat Embriol* 88: 35-83, 1979.
  28. MASSION J, ANGAUT P, ALBE-FESSARD D: Activities évoquées chez le chat dans la région du nucleus ventralis lateralis par diverses stimulations sensorielles. I. Etude macrophysiologique. *Electroenceph Clin Neurophysiol* 19: 433-451, 1965.
  29. MELHER W R: Further notes on the centre median, nucleus of Luys. En: D P Purpura, M D Yahr (eds). *The Thalamus*. Columbia Univ. Press, Nueva York. 109-127, 1966.
  30. MOREST D K: Dendrodendritic synapses of cells that have axons: The fine structure of the golgi type II cell in the medial geniculate body of the cat. *Z Anat Entwickl Gesch* 133: 216-246, 1971.
  31. MOUNTCASTLE V B, DARIEN-SMITH I: Neural mechanisms in somesthesia. En: V B Mountcastle (ed). *Medical Physiology*. 1372-1423, 1968.
  32. OLSZEWSKI S: *The Thalamus of Macaca Mulatta, an Atlas for use with the Stereotaxic Instrument*. Karger, Basel, 1952.
  33. OSCARSSON O, ROSEN I, SULG I: Organization of neurones in the cat cerebral cortex that are influenced from group I muscle afferents. *J Physiol* (Londres). 183: 189-210, 1966.
  34. PERCHERON P: Etude anatomique du thalamus de l'homme adulte et de sa vascularisation artérielle. Tesis de Medicina. París, 1966.
  35. PHILIPS C G: Actions of antidromic pyramidal volleys on single Betz cells in the cat. *Quart J Exp Physiol* 44: 1-25, 1959.
  36. PURPURA D P, COHEN B: Intracellular recording from thalamic neurons during recruiting responses. *J Neurophysiol* 25: 621-635, 1962.
  37. PURPURA D P, SHOFRER R J, MUSGRAVE F S: Cortical intracellular potentials during augmenting

- and recruiting responses. II. Patterns of synaptic activities in pyramidal and nonpyramidal tract neurones. *J Neurophysiol* 27: 133-151, 1964.
38. RAFOLS J A, VALVERDE F: The structure of the dorsal lateral geniculate nucleus in the mouse. A golgi and microscopic study. *J Comp Neurol* 150: 303-332, 1973.
  39. RALSTON H J III, HERMAN M M: The fine structure of neurons and synapses in the ventro-basal thalamus of the cat. *Brain Res* 14: 77-97, 1969.
  40. RAMON-MOLINER E: An attempt at classifying nerve cells on the basis of their dendritic patterns. *J Comp Neurol* 119: 211-227, 1962.
  41. REEP R L, CORWIN J V, HASHIMOTO A, WATSON R T: Afferent connections of medial precentral cortex in the rat. *Neuroscience Letters* 44: 247-252, 1984.
  42. RINVIK E: The corticothalamic projection from the pericruciate and coronal gyri in the cat. An experimental study with silver-impregnation methods. *Brain Res* 10: 79-119, 1968.
  43. SANDERSON P: Controles exerces par le cortex sur afferences somatiques dans les relais des systemes de projection primaire et convergent. Tesis de Doctorado. París, Francia. 1984.
  44. SCHEIBEL M E, SCHEIBEL A B: Elementary processes in selected thalamic and cortical subsystems, the structural substrates. En: F O Schmitt (ed). *The Neurosciences, Second Study Program*. Rockefeller, Nueva York, 443-457, 1970.
  45. SCHEIBEL M E, SCHEIBEL A B, DAVIS T H: Some substrates for centrifugal control over thalamic cell ensembles. En: Frigyesi T L, Rinvik E, Yahr M D (Eds) *Corticothalamic Projections and Sensorimotor Activities*. Raven Press, Nueva York 131-160, 1972.
  46. SHEPHERD G: *The Synaptic Organization of the Brain*. Oxford Univ Press, Londres 1974, 364p.
  47. STERIADE M: Mechanisms underlying cortical activation: Neuronal organization and properties of the midbrain reticular core and intralaminar thalamic nuclei. En: O. Pompeiano, C. Ajmone Marsan (Eds) *Brain Mechanisms of Perceptual Awareness*, Raven Press, Nueva York, 327-377, 1981.
  48. STERIADE M, OAKSON G, ROPERT N: Firing rates and patterns of midbrain reticular neurons during steady and transitional states of the sleep-waking cycle. *Exp Brain Res* 46: 37-51, 1982.
  49. STERIADE M, DESCHENES M: The thalamus as a neuronal oscillator. *Brain Res Rev* 8: 1-63, 1984.
  50. SZENTAGOTHAJ J: Architecture of the cerebral cortex. En: H H Jasper, A A Ward, A Pope (eds). *Basic Mechanisms of the epilepsies*. Little Brown, Boston, 13-28, 1969.
  51. TASKER R R, ORGAN L W, HAWRYLYSKYN P A: *The Thalamus and Midbrain of Man. A Physiological Atlas Using Electrical Stimulation*. Charles C. Thomas, Springfield, Illinois, 1982.
  52. TÖMBÖL T: Short neurons and their synaptic relations in the specific thalamic nuclei. *Brain Res* 3: 307-326, 1967.
  53. VALVERDE F: Short axon neuronal subsystems in the visual cortex of the monkey. *Int J Neurosci* 1: 181-197, 1971.
  54. WALKER A E: *The Primate Thalamus*. University of Chicago Press, Chicago, 1938.