

Capítulo 49. Integración y control IV: el cerebro de los vertebrados

Una de las principales tendencias evolutivas que se observa en la organización del sistema nervioso de los vertebrados es la creciente centralización del control en un centro de procesamiento dominante, el cerebro, que alcanza su mayor complejidad en *Homo sapiens*. El cerebro de los vertebrados se desarrolla a partir de tres protuberancias del extremo anterior del tubo neural dorsal hueco. Éstas dan lugar al prosencéfalo, el mesencéfalo y el romboencéfalo. El primero incluye al bulbo raquídeo, la protuberancia, y el cerebelo, asociado con la coordinación de los movimientos de ajuste fino. El bulbo, la protuberancia y el mesencéfalo constituyen el tallo cerebral, que controla funciones vitales y sirve como estación de relevo entre la médula espinal y el resto del cerebro.

La parte posterior del prosencéfalo, el diencéfalo, comprende el tálamo -principal centro de comunicación entre el tallo cerebral y los centros cerebrales superiores- y el hipotálamo, que contiene núcleos asociados con los impulsos y emociones básicas, y es el centro de la integración de los sistemas nervioso y endocrino. La parte anterior del prosencéfalo, el telencéfalo, está formado en los seres humanos por los dos hemisferios cerebrales, conectados por el cuerpo caloso y cubiertos por la corteza cerebral, que posee muchas circunvoluciones.

La coordinación de las actividades que ocurren en diferentes partes del cerebro depende del intercambio de información entre redes locales de neuronas. Dos circuitos cerebrales importantes relacionados con estos intercambios son el sistema activador reticular y el sistema límbico.

La corteza cerebral es una capa delgada de materia gris que cubre la superficie de los hemisferios cerebrales. La corteza cerebral incluye la corteza motora, la corteza sensorial y partes de la corteza vinculadas con la visión, la audición y el habla.

La memoria y el aprendizaje implican el procesamiento de información a través de circuitos anatómicos específicos así como modificaciones de la actividad sináptica. Uno de los tipos básicos de aprendizaje es el condicionamiento clásico o pavloviano, en el que se asocian dos estímulos para producir una respuesta condicionada.

La memoria se puede clasificar por su duración (corto o largo plazo), por su dirección temporal (retrógrada o anterógrada) y por su contenido (declarativa o de procedimiento).

Estudios con sistemas modelos de invertebrados y vertebrados indican que, a nivel celular, la memoria y el aprendizaje implican cambios de las sinapsis, incluyendo alteraciones en la liberación de neurotransmisores por las células presinápticas y la respuesta subsiguiente por las células postsinápticas.

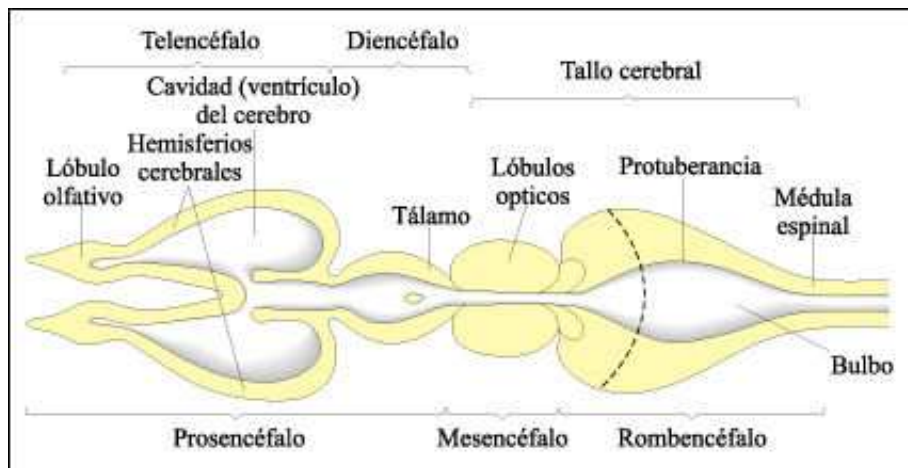
La organización estructural del cerebro: una perspectiva evolutiva

El cerebro de los vertebrados tuvo su comienzo evolutivo como una serie de tres protuberancias en el extremo anterior del tubo neural dorsal hueco. Esta historia se repite en el desarrollo embrionario humano cuando, en la superficie dorsal del embrión joven, se cierra un surco que origina una estructura tubular. A partir de esa estructura se desarrolla el sistema nervioso central: el cerebro y la médula espinal. Las cavidades, conocidas como ventrículos, persisten en el cerebro maduro y están llenas con el mismo fluido cerebroespinal que se encuentra dentro de la médula espinal.

En los vertebrados inferiores, las tres protuberancias anteriores conservan su disposición lineal, formando el rombencéfalo, el mesencéfalo y el prosencéfalo, o bien, cerebro posterior, medio y anterior, respectivamente.

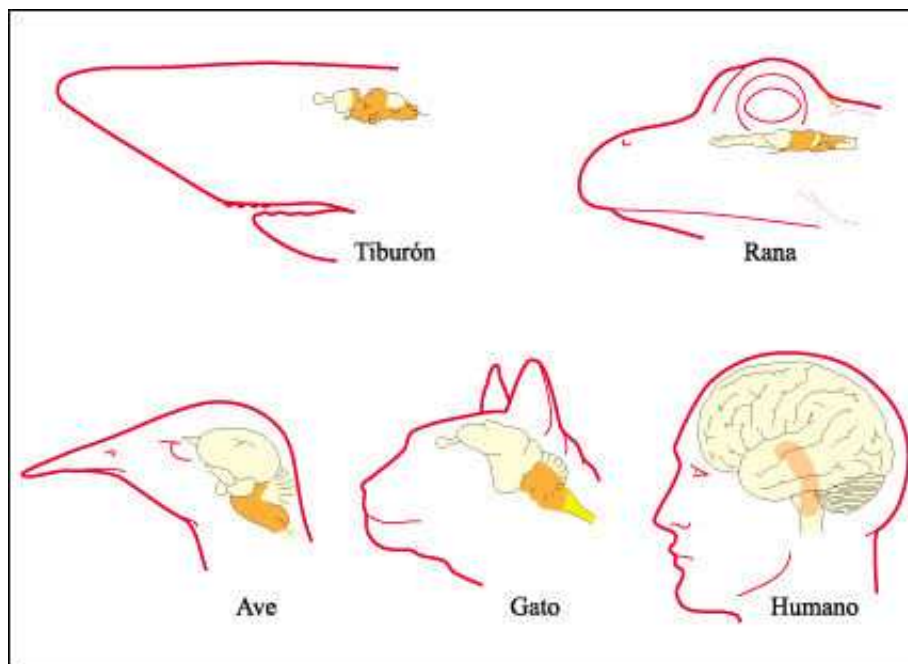
El cerebro de la figura siguiente se ha cortado horizontalmente para mostrar los ventrículos (cavidades cerebrales) que se continúan con el interior de la médula espinal. Al igual que el canal central de la médula espinal, los ventrículos están llenos de fluido. La localización del cerebelo, una proyección dorsal del prosencéfalo, se indica con línea punteada. El bulbo otra estructura

principal del prosencéfalo, se localiza ventralmente y no es visible desde esta perspectiva.



Diseño general del cerebro de los vertebrados, con su organización primariamente lineal.

En aves y mamíferos, estos "cerebros" se pliegan uno sobre otro en el curso del desarrollo, pero pueden aún ser identificados como regiones distintas. Así, los términos rombencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo se utilizan para describir las principales regiones del cerebro de todos los vertebrados, incluyendo el del ser humano.



Los cerebros de cinco grupos de vertebrados.

Los tallos cerebrales (en anaranjado) incluyen a la protuberancia, al bulbo y al mesencéfalo, que son similares en los diferentes grupos. Sin embargo, el cerebro se ha vuelto más grande en el curso de la evolución, y sus dos segmentos se han plegado hacia arriba, formando los dos hemisferios cerebrales. La corteza cerebral, la superficie externa de los hemisferios, alcanza su mayor desarrollo en los primates, particularmente en *Homo sapiens*. El lóbulo olfatorio se encuentra oculto en el cerebro humano por los hemisferios cerebrales, que están mucho más desarrollados.

El rombencéfalo y el mesencéfalo, en aves y mamíferos forman el tallo cerebral y el cerebelo. El tallo cerebral es el "cerebro viejo". Al igual que la médula espinal, contiene núcleos involucrados en los reflejos. Los centros de la protuberancia y el bulbo -porciones del tallo cerebral- controlan el latido cardíaco y la respiración, entre otras funciones. El tallo cerebral contiene también neuronas sensoriales y motoras que inervan a la piel, los músculos y otras estructuras de la cabeza, así como contiene todas las fibras nerviosas que pasan entre la médula espinal y los centros superiores del cerebro. Muchos de estos tractos de fibras se cruzan en el tallo cerebral.

El cerebelo está relacionado con la ejecución y el ajuste fino de patrones complejos del movimiento muscular. Un agrandamiento ventral del rombencéfalo, el pons ("puente"), contiene fibras que permiten una comunicación entre las porciones izquierda y derecha del cerebelo, así como tractos fibrosos ascendentes y descendentes. La información auditiva también pasa a través del puente.

En los vertebrados inferiores, una parte central del mesencéfalo está constituida por los lóbulos ópticos, que reciben fibras de los nervios ópticos. En los mamíferos, el análisis de la información visual es una función del prosencéfalo, y el mesencéfalo actúa principalmente como un centro de relevo y de reflejos.

El prosencéfalo primitivo se divide en dos partes principales: el diencefalo y telencefalo. El diencefalo, que contiene el tálamo y el hipotálamo, es un centro coordinador principal del cerebro.

El tálamo constituye el principal centro de comunicación entre el tallo cerebral y los centros superiores del cerebro. Sus núcleos procesan y clasifican la información sensorial. El hipotálamo, que se encuentra exactamente debajo del tálamo, coordina las actividades asociadas con el sexo, el hambre, la sed, el placer, el dolor y la ira, entre otras. Contiene el termostato de los mamíferos y es la fuente de las hormonas ADH y oxitocina, que se almacenan en las hipófisis y se liberan desde su lóbulo posterior. El hipotálamo es también el centro principal para la integración de los sistemas nervioso y endocrino, y actúa mediante la liberación de hormonas peptídicas que regulan la secreción de hormonas tróficas por la hipófisis anterior.

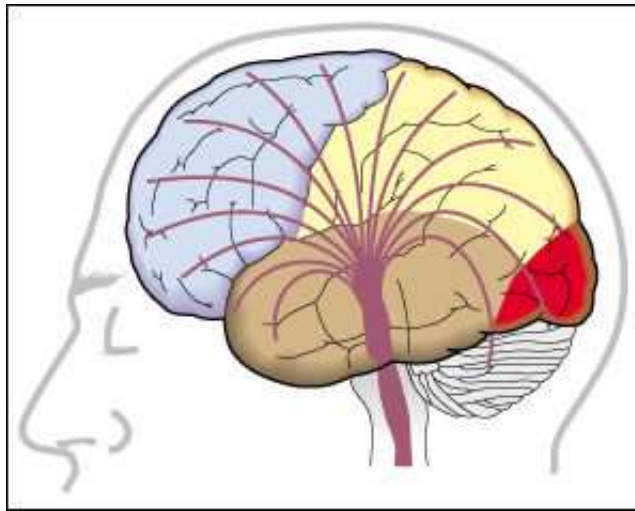
El telencefalo ha experimentado más cambios en el curso de la evolución de los vertebrados. En los vertebrados más primitivos, los peces, está relacionado casi exclusivamente con la información olfatoria y se lo llama rinencefalo. En los reptiles y, especialmente en las aves, la estructura más prominente del telencefalo es el cuerpo estriado, que está relacionado con el control de comportamientos estereotipados complejos. En los mamíferos, el cerebro, la porción central del telencefalo, está desdoblado en los dos hemisferios cerebrales y su tamaño es muy grande con respecto a otras partes del encéfalo. Este incremento alcanza su máxima extensión (hasta el momento) en el cerebro humano, en el cual los muchos pliegues y circunvoluciones de su superficie, la corteza cerebral, aumentan notablemente su área superficial. Los hemisferios cerebrales se conectan entre sí por una masa de fibras muy compacta y relativamente grande, llamada cuerpo calloso.

Circuitos cerebrales

La integración y el control de la multitud de procesos que ocurren en el cuerpo de un animal dependen de la coordinación de todas las actividades que ocurren en las diferentes partes del cerebro. La información se intercambia entre diferentes regiones del cerebro por medio de tractos difusos de fascículos de axones. De este modo, la actividad de una red local de neuronas en una región del cerebro puede ser modificada por redes de neuronas localizadas en otra zona del cerebro, las cuales, a su vez, pueden ser modificadas en su actividad por aquella.

Dos ejemplos de este tipo de integración se relacionan con el sistema activador reticular y el sistema límbico.

El sistema activador reticular está constituido por la formación reticular, que corre a través del tallo cerebral y por neuronas del tálamo que funcionan como una extensión de este sistema.



La formación reticular.

La formación reticular, en violeta, es una red difusa de neuronas procedentes del tallo cerebral. En ella, los estímulos sensoriales de todo tipo son registrados y analizados y esto modula la actividad de otras áreas del cerebro. El sistema activador reticular incluye la formación reticular y su extensión talámica. Está vinculado con el estado de alerta general y con la dirección de la atención.

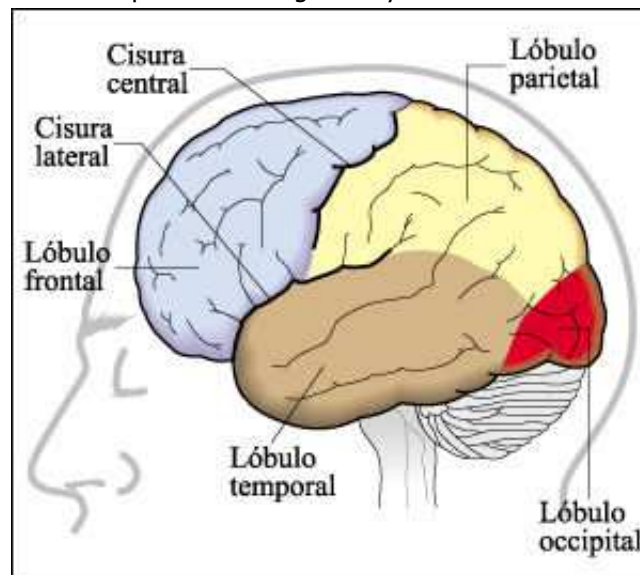
Está relacionado con el despertar y con el estado, tan difícil de definir, que conocemos como conciencia. Todos los sistemas sensoriales tienen fibras que alimentan este sistema, que aparentemente filtra los estímulos entrantes y discrimina lo importante de lo que no lo es. Por otra parte, este sistema actúa como "despertador" del sistema nervioso, manteniendo el estado de vigilia.

El sistema límbico consiste en una red de neuronas que conectan el hipotálamo con la corteza cerebral y también con otras estructuras. Se piensa que el sistema límbico es el circuito por el cual los impulsos y las emociones, como el hambre, la sed y el deseo de placer, se traducen en acciones complejas, como la búsqueda de alimento, el beber agua, o el cortejar a una pareja. Es también un circuito principal en la consolidación de la memoria. Las estructuras del sistema límbico son filogenéticamente primitivas y corresponden al telencéfalo (rinencéfalo) de los reptiles.

La corteza cerebral

La corteza cerebral es una capa delgada de materia gris de que cubre la superficie de los hemisferios cerebrales. Es el desarrollo "más reciente" en la evolución del cerebro de los vertebrados. Los peces y los anfibios no tienen corteza cerebral, y los reptiles y las aves sólo tienen un rudimento. Los mamíferos más primitivos, como las ratas, tienen una corteza relativamente lisa. Sin embargo, entre los primates, la corteza se hace crecientemente compleja. En *Homo sapiens* y otros primates, cada uno de los hemisferios cerebrales está dividido en lóbulos por dos cisuras o surcos profundos en la superficie.

La corteza cerebral incluye la corteza motora, la corteza sensorial y partes de la corteza vinculadas con la visión, la audición y el habla. En las cortezas motora y sensorial, los dos hemisferios cerebrales son imágenes especulares uno del otro: el hemisferio derecho controla y recibe información del lado izquierdo del cuerpo, y viceversa. Sin embargo, los centros del habla se encuentran sólo en un hemisferio, casi siempre el izquierdo, y otras facultades, tales como la orientación espacial y la capacidad musical, parecen estar asociadas con el hemisferio derecho. Habitualmente, las funciones de los dos hemisferios se integran, pero los estudios de pacientes cuyo cuerpo calloso ha sido seccionado, indican que los dos hemisferios pueden funcionar independientemente y confirman que difieren en sus capacidades.

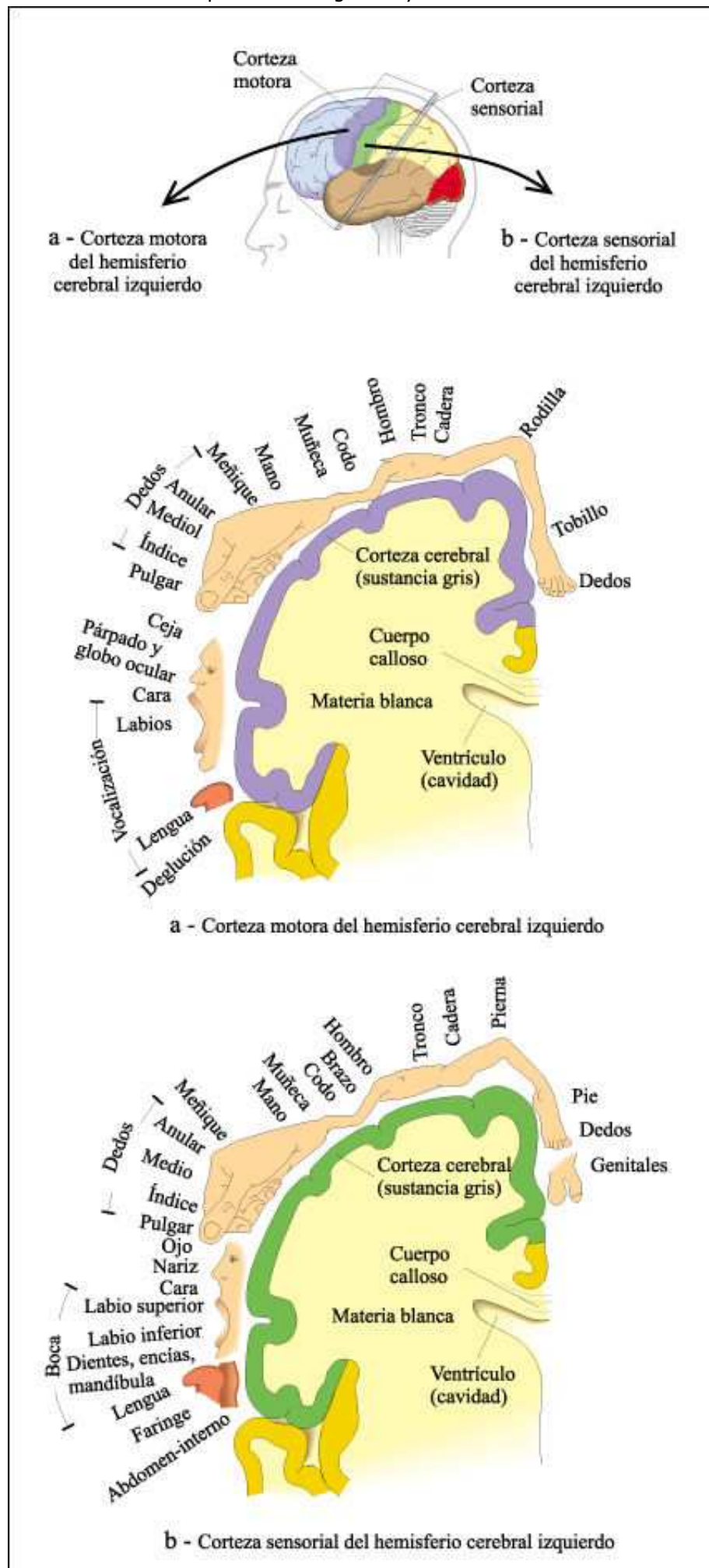


Los surcos principales y los lóbulos de la corteza cerebral humana.

La mayor parte de la corteza humana no tiene una función sensorial o motora directa y consiste en áreas que reciben señales desde -y transmiten señales hacia- las neuronas de otras áreas del cerebro. Parte de estas áreas, llamadas de asociación, participan en el procesamiento ulterior de la información transmitida desde las cortezas visual, auditiva y sensorial primarias.

Se han construido mapas de ciertas áreas de la corteza cerebral en lo que concierne a las funciones que desempeñan. Parte de la información proviene de pacientes en los que áreas particulares fueron destruidas por una enfermedad o un accidente, y parte de ella deriva de procedimientos quirúrgicos llevados a cabo en animales de experimentación. Otros estudios se relacionan con la estimulación de áreas particulares de la corteza y la observación de lo que ocurre en varias partes del cuerpo, o en la estimulación de varios receptores sensoriales y el registro de descargas eléctricas en ciertas partes de la corteza.

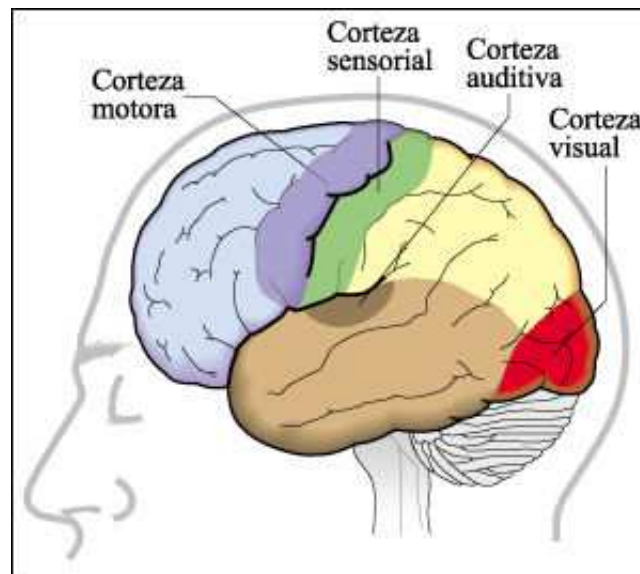
Actualmente, es posible construir mapas de la corteza cerebral basados en metodologías no invasivas. El área del lóbulo frontal inmediatamente anterior al surco central contiene las neuronas relacionadas con la integración de actividades llevadas a cabo por los músculos estriados esqueléticos: la corteza motora.



Representación funcional de la corteza motora (a) y la corteza sensorial (b) de un hemisferio cerebral humano.

Inmediatamente detrás del surco central, en el lóbulo parietal, se encuentra la denominada corteza sensorial. Está relacionada con la recepción de estímulos táctiles (tacto), así como de estímulos vinculados al gusto, la temperatura y el dolor.

En el lóbulo temporal, parcialmente enterrado en el surco lateral, se encuentra la corteza auditiva que constituye el centro de procesamiento de las señales enviadas por las neuronas sensoriales del oído.



La corteza cerebral humana.

En la figura de la corteza cerebral humana, se muestra la localización de las áreas motora y sensorial a ambos lados del surco central, y las zonas auditiva y visual. Las cortezas motora y sensorial rodean al cerebro como auriculares. Funcionalmente, las cortezas izquierda y derecha motora y sensorial son imágenes especulares: la corteza izquierda recibe y envía señales del y al lado derecho del cuerpo, y viceversa.

La corteza visual ocupa el lóbulo occipital. Cada región de la retina está representada por varias regiones correspondientes, pero de mayor tamaño, en la corteza visual. La fovea, que representa aproximadamente el 1% del área de la retina humana, se proyecta en casi el 50% de la corteza visual. Este enorme exceso de representación, combinado con las porciones muy sustanciales de las cortezas motora y sensorial dedicadas a las manos, suministra una evidencia de la importancia de la coordinación ojo-mano en la evolución de los primates.

Desde hace más de 100 años se sabe que una lesión en la parte izquierda del cerebro suele resultar en una disminución o pérdida del habla (afasia), mientras que una lesión correspondiente en el lado derecho habitualmente no provoca este daño.

Existen dos áreas del hemisferio cerebral izquierdo vinculadas con el habla: el área de Broca y el área de Wernicke.

La lesión del área de Broca, que está localizada justo por delante de la región de la corteza motora que controla los movimientos de los músculos de los labios, la lengua, el maxilar y las cuerdas vocales, da como resultado un habla lenta y laboriosa -en el caso de que el habla sea posible-, pero no afecta a la comprensión. La lesión del área de Wernicke da como resultado un habla fluida pero frecuentemente carente de sentido, y una disminución de la comprensión de las palabras.

Como mencionamos previamente, los dos hemisferios cerebrales están conectados por el cuerpo calloso. En algunos casos de epilepsia, la sección del cuerpo calloso disminuye la gravedad de los ataques. Esto se debe a que, siendo el cuerpo calloso la única comunicación entre ambos hemisferios cerebrales, su sección impide que se propague el foco epiléptico.

El estudio de la conciencia y sus correlatos cerebrales sólo ha comenzado a ser considerado digno

de investigaciones "científicas" en años recientes. Las diferentes escuelas de neurociencias y ciencias cognitivas están tratando de definir un tema de estudio que posee numerosas facetas, no sólo neurológicas sino también psicológicas y filosóficas.

Aprendizaje y memoria

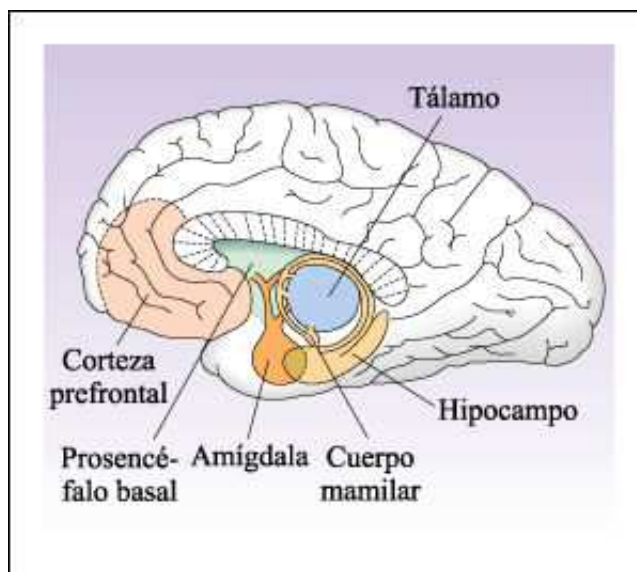
Una de las formas más sencillas de aprendizaje es el llamado "aprendizaje asociativo" o "condicionamiento clásico", estudiado por primera vez por el científico ruso Iván Pavlov a principios de este siglo. En sus estudios, Pavlov observó que un perro, luego de la presentación casi conjunta y repetida diariamente de un sonido de campanas anunciando el trozo de carne para el almuerzo (que produce salivación), podía asociar ambos estímulos y responder, salivando, sólo a la campana, un estímulo que normalmente no produce respuesta por sí solo.

Otro tipo de aprendizaje es el llamado "condicionamiento operante", según el cual se exige al animal que realice alguna acción para establecer el circuito de aprendizaje.

Todos estos aprendizajes traen aparejados el establecimiento de memorias, cuya posible localización ha sido objeto de numerosas investigaciones.

En cuanto a su duración, hay dos tipos diferentes de memoria: la memoria de largo plazo y la memoria de corto plazo.

La memoria también puede ser clasificada de acuerdo a si los recuerdos corresponden a hechos ya ocurridos (memoria retrógrada) o bien a la capacidad de establecer nuevas memorias a partir de un momento dado (memoria anterógrada).



Estructuras del cerebro humano relacionadas con la consolidación y el almacenamiento de la memoria, mostradas en un corte longitudinal.

El daño infligido a cualquiera de las estructuras de la figura da como resultado la pérdida de la memoria, y los detalles varían de acuerdo con la estructura afectada.

Existen varias regiones involucradas en la memoria. Éstas incluyen al hipocampo y a la amígdala, ambos localizados en la superficie interna del lóbulo temporal; al tálamo y otra estructura del diencefalo -el cuerpo mamilar-; al prosencéfalo basal -una de las partes antiguas del telencéfalo-, y a una porción del lóbulo frontal conocida como corteza prefrontal.

De acuerdo con las hipótesis actuales, la información se transmite a lo largo de vías independientes desde las distintas áreas corticales sensoriales al hipocampo y a la amígdala, y desde aquí, vías independientes llevan la información al tálamo y al cuerpo mamilar. A su vez, las neuronas del tálamo y del cuerpo mamilar conducen la información al prosencéfalo basal y a la corteza prefrontal. Circuitos paralelos transmiten la información procesada en la dirección opuesta, al parecer, en un proceso de retroalimentación positiva.

Existen también estudios que indican algunas de las bases neuroquímicas de la memoria. El prosencéfalo basal es la fuente principal de acetilcolina en el cerebro, un neurotransmisor que es aparentemente vital para los procesos que ocurren en otras partes del circuito, particularmente en la amígdala y el hipocampo.

La evidencia actual indica que, para consolidar la memoria a largo plazo, es necesario atravesar todas estas vías, incluyendo las vías de retroalimentación. Aunque las memorias sensoriales específicas parecen estar almacenadas en las cortezas sensoriales, las memorias más complejas pueden almacenarse en cualquier otro lugar.

Aunque el trabajo con pacientes humanos y animales de experimentación está dilucidando lentamente las vías a través de las cuales viaja la información para establecer la memoria, deja sin respuesta la cuestión acerca de los cambios que se producen a nivel molecular y celular, los cuales constituyen la "sustancia de la memoria".

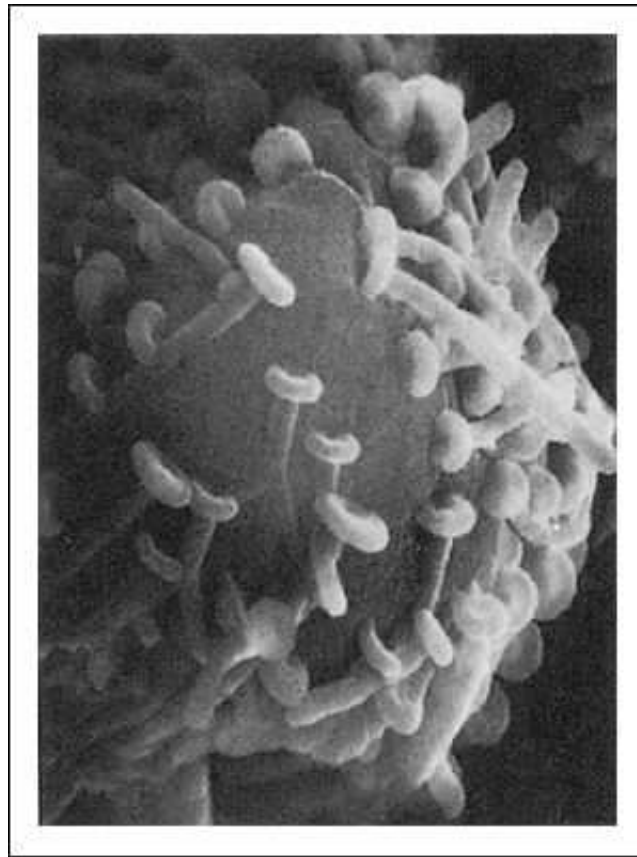
Los indicios existentes proponen que el establecimiento de memorias se debe a cambios en los circuitos sinápticos y en las respuestas de las neuronas a la estimulación.

Numerosos estudios apoyan la hipótesis de que las alteraciones en la transmisión sináptica son críticas en la memoria y en el aprendizaje. Se piensa que estas alteraciones dependen de cambios en las células presinápticas y postsinápticas. Un elemento importante puede ser la apertura o el bloqueo de los canales iónicos que influyen en la liberación del neurotransmisor por la célula presináptica y el grado de despolarización o hiperpolarización de la célula postsináptica en su estado de reposo.



a) La babosa de mar Aplysia.

a) La babosa de mar Aplysia está arrojando nueva luz sobre el proceso de aprendizaje. Las neuronas de Aplysia son muy grandes y sus axones son amielínicos y su cantidad es mucho menor que el sistema nervioso de los vertebrados. Esto hace que puedan identificarse neuronas individuales, trazarse un mapa de su patrón de organización e insertarse en ellas microelectrodos. Así, se puede rastrear los caminos seguidos por los impulsos nerviosos en respuesta a estímulos particulares y registrar las modificaciones en la transmisión asociadas con el aprendizaje.



a) Botones sinápticos de Aplysia.

b) Botones sinápticos de Aplysia. Estos botones, que son terminales axónicas de varias neuronas presinápticas diferentes, convergen sobre el cuerpo celular de una sola neurona postsináptica. La investigación con Aplysia ha demostrado que los cambios en la transmisión sináptica desempeñan un papel central en el aprendizaje

Aunque los problemas de la memoria y del aprendizaje son aún tan intrincados (y fascinantes) como lo eran los de la herencia humana hace 50 años, los neurobiólogos parecen encontrarse en el umbral de nuevos niveles de comprensión. Algunos científicos creen que las respuestas vendrán a través de un modelo simple, el equivalente de la Drosophila o del bacteriófago T4. Otros replican que la enorme complejidad del cerebro de los vertebrados nunca se entenderán en términos de modelos simples como los invertebrados y las células aisladas, sino que los secretos residen en la propia extensa red de comunicaciones. Permanezca atento.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web