

Conexiones aferentes corticales a los núcleos inespecíficos del tálamo: Distribución del origen por áreas y por láminas. Estudio experimental en el gato

R. de César Puig *

J. M. Giménez-Amaya **

RESUMEN

Se inyectó HRP en los núcleos inespecíficos del tálamo en 82 gatos, con el fin de estudiar la distribución por láminas y por áreas corticales de las conexiones aferentes corticotalámicas.

Estos núcleos reciben la mayoría de sus conexiones aferentes, de manera bilateral, desde las cortezas prefrontal y cingular. Las cortezas premotora y motora proyectan fundamentalmente a los núcleos laterales. Las proyecciones corticotalámicas se originan en todos los casos en las capas V y VI de la corteza cerebral.

Las proyecciones corticotalámicas a estos núcleos están organizadas según una distribución topográfica de sus láminas y de sus áreas de origen. El origen laminar de estas conexiones se sitúa preferentemente en la capa VI a nivel de las zonas corticales rostroventrales, mientras que, en áreas más dorsales y caudales, se igualan ambas láminas, V y VI. Los núcleos más mediales reciben conexiones más rostrales y ventrales que los laterales.

En conclusión, podemos decir que los núcleos inespecíficos del tálamo integran información de carácter límbico. Esto es especialmente característico para el caso de los núcleos mediales, mientras que en los núcleos laterales se produce además una importante integración de información procedente del sistema motor.

SUMMARY

Cortical projections on non-specific Thalamic nuclei. Their origins and different area and layer procedence. Experimental study in the cat

82 cats received Horse-Radish Peroxidase intra-thalamic (non-specific nuclei) injections. Afferent corrections of these nuclei proceed from bilateral prefrontal and cingular cortices.

Motor and premotor areas project mainly on lateral nuclei. Layer origin can be traced in all cases to layers 5 and 6.

Cortico-thalamic projections show a topographic organisation. Rostroventral cortical areas mainly projected from layer 5, and ended on medialmost nuclei. Dorsocaudal cortical areas projected from both layer 5 and layer 6 and mostly on lateral nuclei.

The authors conclude that non-specific thalamic nuclei integrate limbic information, being this a peculiar character of medial nuclei, while the lateral ones integrate motor system information in addition.

INTRODUCCION

Clásicamente se definen en el tálamo dos clases de núcleos según su modo peculiar de interrelacionar con

la corteza cerebral: los inespecíficos y los específicos o de relevo.

Desde los estudios neurofisiológicos de Morrison y Dempsey (1942) acerca de la respuesta de reclutamiento cortical cerebral, se considera a los núcleos intralaminares y a los de la línea

media como pertenecientes al grupo de los inespecíficos.

Los núcleos intralaminares se encuentran ubicados en la porción rostral de la lámina medular interna y en el gato forman parte de este grupo los núcleos central medial, paracentral y

Este trabajo ha sido galardonado con el Premio «HOSPITAL GOMEZ ULLA» en la IV Reunión de Investigación en el Hospital Militar Central Gómez Ulla.

* Cap. Méd.

Clinica de Traumatología
Hospital Naval Zona Marítima del Cantábrico

** Departamento de Morfología

Facultad de Medicina

Universidad Autónoma de Madrid

Conexiones aferentes corticales a los núcleos inespecíficos del tálamo: distribución del origen por áreas y por láminas. Estudio experimental en el gato

central lateral. El complejo centromediano-parafascicular es considerado también como parte de los mismos (Berman y Jones, 1982), aunque se sitúan más caudalmente que los anteriores.

Se han descrito conexiones cortico-talámicas desde múltiples áreas, como corresponde en reciprocidad a su proyección talamocortical difusa: desde corteza prefrontal (Stratford, 1954; Rinvik, 1968; Jones y Powell, 1971; Edinger y cols., 1975; Beckstead y cols., 1979), áreas motoras (Lanoir y cols., 1980; Royce, 1983), corteza singular (Jones y Powell, 1971; Kaitz y Robertson, 1981), giro suprasilviano (Graybiel y Berson, 1980; Robertson y Cunningham, 1981), giros ectosilviano y lateral (Berman y Payne, 1982), giro retrosplenial (Kaitz y Robertson, 1981).

El conjunto nuclear de la línea media, situado en la proximidad del tercer ventrículo, está constituido en el gato por la porción medial del núcleo dorsomedial y los núcleos paraventricular, paratenial, romboidal, reuniens e interanteromedial. Tienen en común un significado funcional en relación con el sistema límbico por sus proyecciones desde estructuras corticales límbicas (Beckstead y cols., 1979; Kaitz y Robertson, 1981; Room y cols., 1985).

Por lo que respecta al origen laminar de las conexiones corticosubcorticales, ya desde estudios de degeneración celular de principio de siglo de Campbell (1905) y Nissl (1908), existe unanimidad en situarlo en las neuronas infragranulares (láminas V y VI). También lo han corroborado posteriores estudios mediante métodos electrofisiológicos, en concreto de activación antidrómica (Gordon y Miller, 1969; Gilbert, 1977). Sin embargo, cuando se pretende localizar las neuronas de origen de una determinada proyección, el método del transporte axonal retrógrado de la HRP es uno de los más precisos y adecuados. De la revisión bibliográfica que hemos hecho de los estudios realizados por este último método, hemos visto que si se refiere a las conexiones corticotalámicas, las neuronas de la lámina VI ori-

ginan la proyección al núcleo de relevo principal (Gilbert y Kelly, 1975; Jacobson y Trajanowski, 1975; Jones y Wise, 1977) y los axones que nacen de neuronas de la lámina V proyectan a los núcleos talámicos inespecíficos, asociados con esas áreas corticales (Gilbert y Kelly, 1975; Lund y cols., 1975; Catsman-Berrevoets y Kuypers, 1978; Royce, 1983).

El objetivo de nuestro trabajo consiste en *determinar la distribución topográfica diferencial, en extensión y en profundidad, de las conexiones corticales hacia los núcleos talámicos mediales e intralaminares, con vistas a dilucidar qué secuencia, si existe, presentan tales conexiones, y en consecuencia determinar el significado funcional que tendría cada uno de los núcleos considerados.*

MATERIAL Y METODOS

Se utilizaron 82 gatos adultos de un peso aproximado de 2.500 gramos. La mayor parte de los animales recibieron una inyección de 10-40 nl. de una solución acuosa al 20-50 por 100 de horseradise peroxidase (HRP, Sigma tipo VI) y el resto, inyecciones masivas de 100 nl.; en los primeros casos se utilizó micropipeta de vidrio, unida a un dispositivo de gas a presión, y en los otros casos, con ayuda de una jeringuilla Hamilton de 1 µl. Los animales fueron anestesiados previamente con Nembutal, en la proporción de 33 mgrs./kg., intraperitonealmente.

El abordaje se hizo por métodos estereotáxicos siguiendo el atlas de Reinoso-Suárez (1961). La mayoría de los animales recibieron una inyección vertical. Algunos animales fueron inyectados en dirección oblicua, desde el lado homolateral, y en otros casos, desde el contralateral. En los casos de inyecciones con jeringuilla Hamilton, se trató de evitar la contaminación subsiguiente seccionando o bien succionando las estructuras corticales suprayacentes a la zona a inyectar.

Con el fin de descartar el marcaje resultante de la difusión de la enzima a estructuras vecinas, se completó el estudio realizando inyecciones de HRP a nivel del núcleo lateral anterior del tálamo, en núcleos anteriores y en complejo habenular, y en algunos casos se realizó la inyección exclusivamente en las formaciones suprayacentes al tálamo.

Después de una supervivencia de 40-48 horas, los animales fueron anestesiados con Nembutal, en la misma

proporción que para la intervención, y perfundidos por vía transcardiaca con suero salino, un fijador a base de paraformaldehído y un tampón. Algunos cerebros fueron procesados de acuerdo con la técnica de la diaminobencidina (DAB) de Graham y Karnowski (1966) con las modificaciones introducidas por Llamas y Martínez-Moreno (1974) y la mayor parte de los cerebros fueron procesados según la técnica de la tetrametilbencidina (TMB) de Mesulam (1978). Para el estudio de las áreas corticales hemos seguido la denominación de Reinoso-Suárez (1984), y con respecto a la laminación cortical hemos adoptado el patrón básico laminar de Brodmann (1903) y Vogt y Vogt (1919).

RESULTADOS

Los resultados se dividen en relación a tres grupos: *inyecciones en los núcleos mediales del tálamo, en los núcleos de la lámina medular interna y en el complejo centromediano-parafascicular* (Figuras 1 a 9).

1. Inyecciones en los núcleos mediales del tálamo

En líneas generales, puede decirse que estos núcleos reciben pocas conexiones corticales.

En cuanto a la *porción medial del núcleo dorsomedial del tálamo* (Figura 10), se observan células marcadas en el área infralímbica, porción posterior de la superficie ventral de la corteza prefrontal, porción posterior del tercio ventral de la cara medial de la corteza prefrontal y zona ventral del área prelímbica. También se observan neuronas marcadas situadas más rostralmente: en la superficie ventral de la corteza prefrontal, en el labio medial del surco presilviano (sobre todo en su zona ventrocaudal), y en la zona vecina del gyrus proreus. Se observan pocas neuronas marcadas en otras áreas de la corteza frontal. En algunos casos se encontraron neuronas marcadas, aunque en poca cuantía, en el giro orbitario y en la corteza del surco rínico anterior. También se observan neuronas marcadas en el hemisferio contralateral, con una localización similar. Las neuronas marcadas se localizaron exclusivamente en las capas V y VI, existiendo una moderada mayor cuantía en la capa VI. Se observó una distribución topográfica del marcaje

neuronal por capas y zonas: en las zonas rostroventrales predomina el marcaje en la capa VI; y a medida que nos desplazamos dorsocaudalmente esta primacia de la capa VI va desapareciendo en beneficio de la capa V.

Cuando las inyecciones se realizaron a nivel del *núcleo paraventricular*, el marcaje fue muy escaso, situándose las neuronas marcadas homolateralmente a la inyección, y fundamentalmente en la corteza infralímbica y en

la corteza prefrontal, en sus porciones más ventrales. Las neuronas marcadas se localizaron en la lámina VI.

En cuanto al *núcleo romboidal* (Figura 11), el marcaje fue bilateral, aunque más abundante en el lado ipsilateral. Las células marcadas se encontraron en las caras medial y lateral de la corteza prefrontal (en sus porciones ventrales), algunas neuronas en la porción ventral y anterior de la corteza infralímbica y muy escasas en la corteza del labio inferior del surco cruciatus. Todas las neuronas HRP positivas estaban situadas en las capas V y VI, en ligero mayor número en la capa V. En las zonas ventrales existía igualdad de marcaje entre ambas láminas; sin embargo, en dirección caudal y sobre todo dorsal, predominaba el marcaje en la capa V.

En cuanto al *núcleo reuniens* (Figura

12), la valoración de los resultados resulta difícil, ya que se encuentra atravesado sagitalmente por fibras del sistema periventricular y del pedúnculo talámico inferior, que al ser destruidas por el paso de la micropipeta y, en consecuencia, captar HRP, dan lugar a interpretaciones erróneas. De todas formas, en los casos estudiados se observan neuronas HRP positivas en corteza prefrontal medial y lateral (sobre todo homolateralmente y en sus zonas ventrales). Hemos observado también marcaje, aunque más escaso, en área límbica anterior y en áreas prelímbica e infralímbica (siendo más escaso el número de neuronas marcadas en estas dos últimas áreas). Es de cierto interés el hallazgo de neuronas marcadas en el presubículo. La mayoría de las neuronas marcadas se encontraban en la capa V, y las esca-

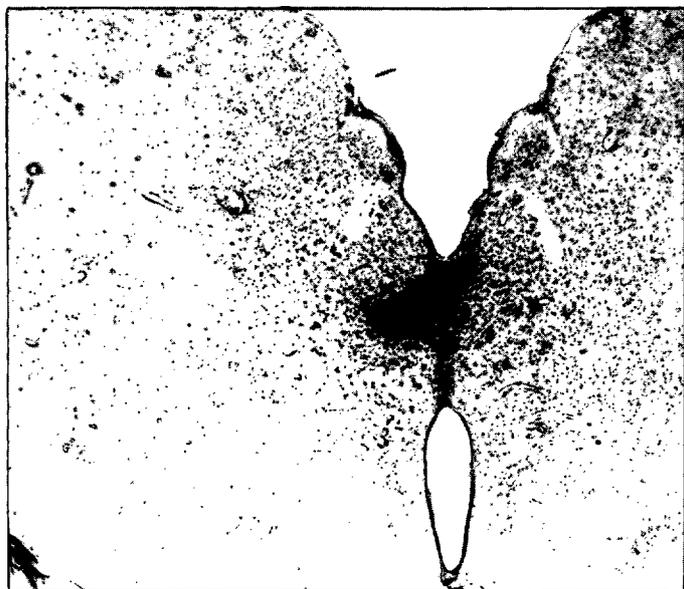


Figura 1. Ejemplo de inyección de HRP en la porción medial del núcleo dorsomedial.

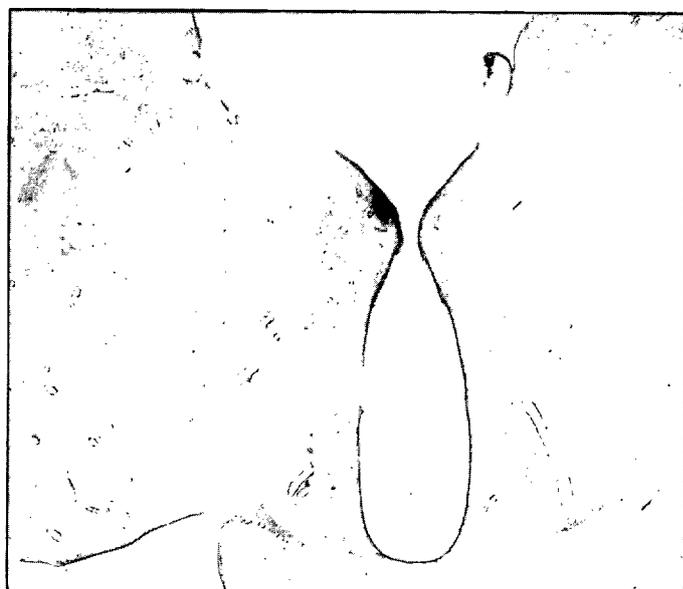


Figura 2. Ejemplo de inyección de HRP en el núcleo paraventricular.

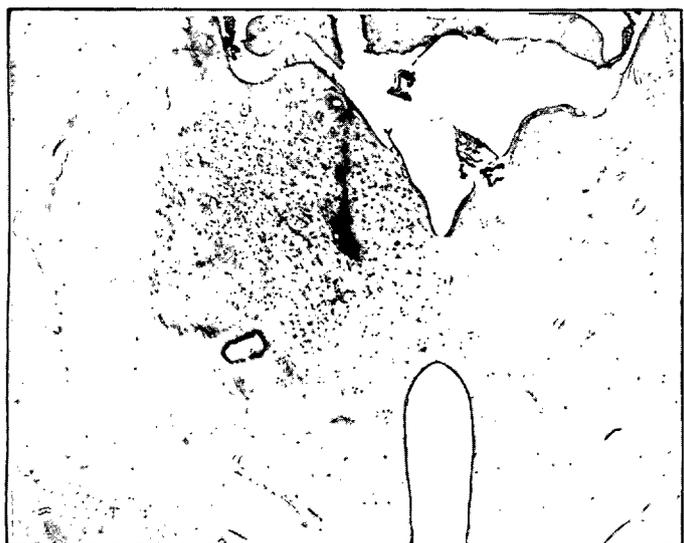


Figura 3. Ejemplo de inyección de HRP en el núcleo central lateral.

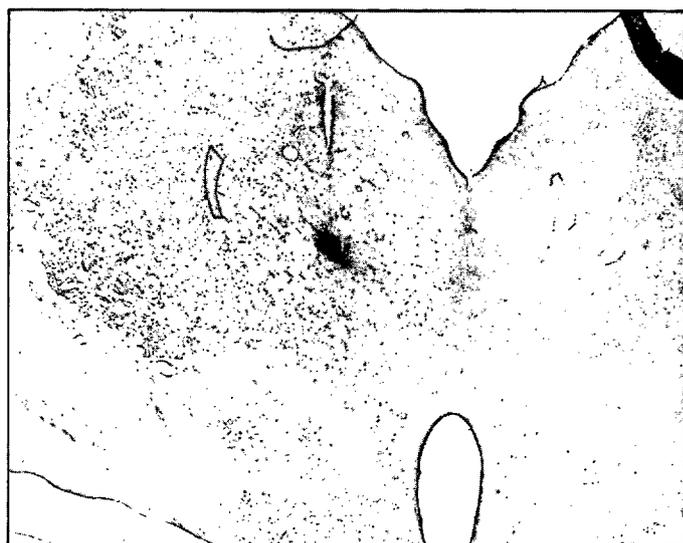


Figura 4. Ejemplo de inyección de HRP en el núcleo paracentral.

Conexiones aferentes corticales a los núcleos inespecíficos del tálamo: distribución del origen por áreas y por láminas. Estudio experimental en el gato

sas situadas en la VI ocupaban posiciones rostroventrales.

También puede considerarse como núcleo medial el *núcleo central medial* del grupo de núcleos de la lámina medular interna.

2. Inyecciones en los núcleos de la lámina medular interna

Cuando las inyecciones afectan al *núcleo central lateral* (Figura 13), se

observan neuronas marcadas en las capas profundas de la corteza prefrontal, tanto en su cara lateral como en la medial (sobre todo cuando las inyecciones son más rostrales dentro del núcleo), así como en el labio inferior del surco cruciatus, corteza cingular y cortezas paraesplenial y retroesplenial; también se observan neuronas HRP positivas en la parte anterior del giro suprasilviano y en las partes anterior y media del giro lateral, así como en la corteza insular granular. Las neuronas marcadas se localizaron en las capas profundas, con ligero predominio en la capa VI, que era más llamativo en las áreas rostrales y ventrales (cara medial de corteza prefrontal y girus proreus).

Cuando las inyecciones se practicaron en el *núcleo paracentral* (Figu-

ra 14), se observaron neuronas marcadas en las caras medial y lateral de corteza prefrontal, un poco más ventralmente situadas que para los casos de inyecciones en el núcleo central lateral, en corteza cingular, giros suprasilviano medio y sigmoideos anterior y posterior. Las proyecciones desde áreas motoras y somatosensoriales parecen privativas de la zona caudal del núcleo paracentral, mientras que las procedentes de zonas prefrontales y giro suprasilviano corresponden a la parte rostral del núcleo; en cuanto al resto de conexiones corticales, son más abundantes para el núcleo central lateral que para el paracentral. El marcaje cortical correspondiente al núcleo paracentral es en general más rostral y ventral que para el núcleo central

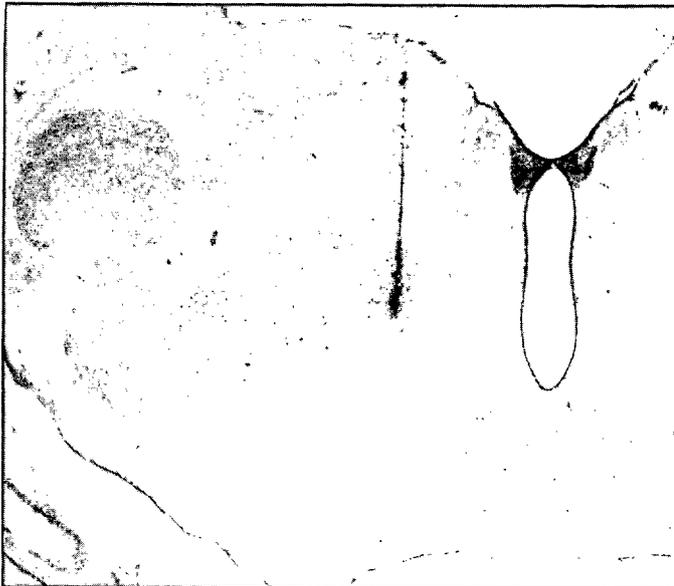


Figura 5. Ejemplo de inyección de HRP en el núcleo centromediano.

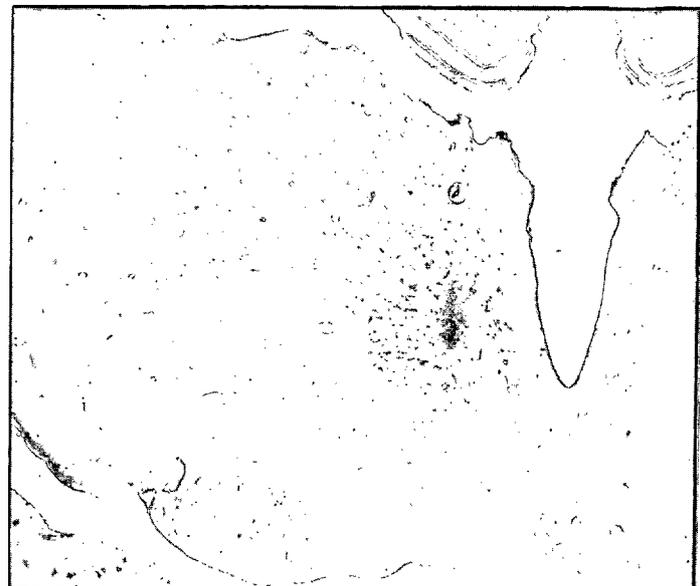


Figura 6. Ejemplo de inyección de HRP en el núcleo parafascicular.



Figura 7. Neurona marcada con HRP situada en la capa V de la corteza cerebral. Surco cruciatus (barra: 20 um).



Figura 8. Neurona marcada con HRP en la capa V profunda de la corteza cerebral. Surco presilviano (barra: 20 um.)

Conexiones aferentes corticales a los núcleos inespecíficos del tálamo: distribución del origen por áreas y por láminas. Estudio experimental en el gato

observa marcaje celular en la corteza prefrontal, tanto en su cara lateral como medial, con predominio hacia las zonas dorsales; en ambos labios del surco cruciatus; en la porción dorsal de cortezas prelímbica y límbica anterior, en giros coronal y sigmoideo anterior; y en giros suprasilviano, ectosilvianos anterior y posterior y silviano anterior, así como en corteza insular granular.

Se observan algunas neuronas marcadas en las cortezas cingular y retroesplénica. A excepción de las escasas neuronas de la capa VI situadas en corteza insular y en cara medial de corteza prefrontal, las demás, muy superiores en número, estaban localizadas en la lámina V.

En cuanto a las inyecciones del núcleo parafascicular (Figura 17), el nú-

mero de neuronas marcadas es menos abundante que para el núcleo centromediano, y limitadas a zonas rostrales; hay además como un desplazamiento ventral y caudal del marcaje con respecto al núcleo centromediano. Siguen observándose neuronas marcadas en gyrus proreus, en las zonas caudales del surco presilviano; y en el labio inferior de surco cruciatus, más que en el labio superior. Todas las neuronas marcadas estaban situadas en las láminas corticales V y VI. En la VI eran escasas y estaban localizadas en corteza insular y en la cara medial de corteza prefrontal; el resto quedó situado en la capa V del córtex.

DISCUSION

Vamos a centrar a continuación la discusión con vistas a un estudio comparativo del marcaje oficial, en extensión y en profundidad, con la intención de demostrar las posibles relaciones topográficas de las conexiones corticotálamicas en relación con las estructuras nucleares estudiadas.

I. Extensión cortical de las proyecciones corticotálamicas

En conjunto, se puede decir que las principales conexiones corticales a estos núcleos proceden de la corteza prefrontal y del giro cingular. También llama la atención que existe una cierta topografía de modo que las zonas talámicas mediales reciben menos conexiones que las laterales, y hay un desplazamiento dorsal y caudal del marcaje a medida que las inyecciones son más laterales.

Dentro de la corteza prefrontal, los sectores dorsomedial y dorsolateral son las áreas que más proyecciones envían. Nuestros resultados confirman hallazgos de otros autores que describen conexiones de la corteza prefrontal con el núcleo dorsomedial (Mizuno y cols., 1969; Edinger y cols., 1975; Sotnichenko, 1976; Velayos y Reinoso-Suárez, 1985), con los núcleos de la lámina medular interna (Stratford, 1954; Rinvik, 1968; Leonard, 1969; Jones y Powell, 1971; Orem y Schlag, 1971; Edinger y cols., 1975; Martínez-Bermejo, 1983), con el complejo centromediano-parafascicular (Stratford,

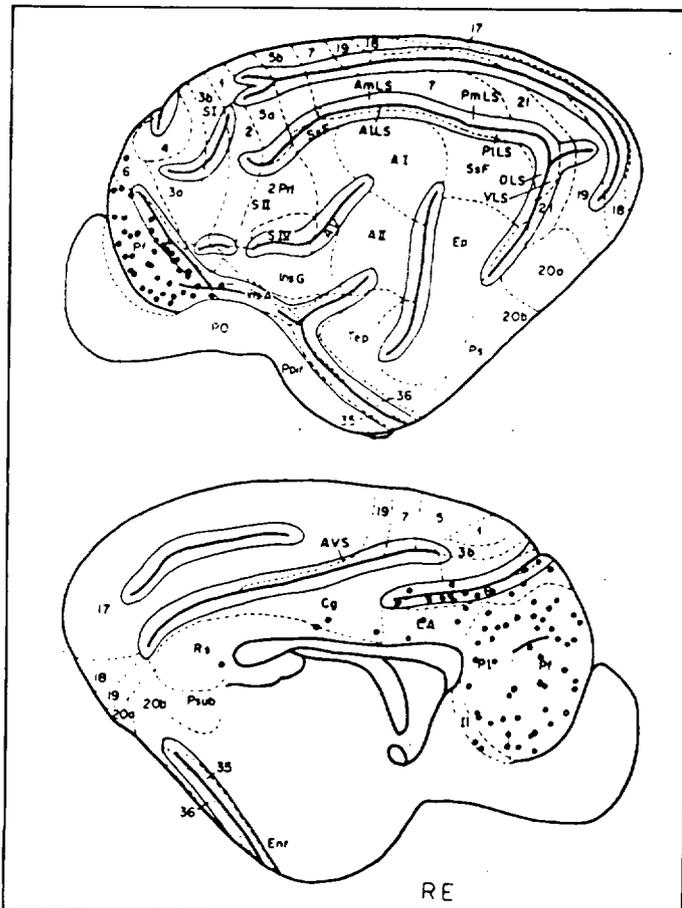


Figura 12. Hallazgos generales tras inyecciones de HRP en el núcleo reuniens. Corteza homolateral (capa V en rojo, capa VI en azul).

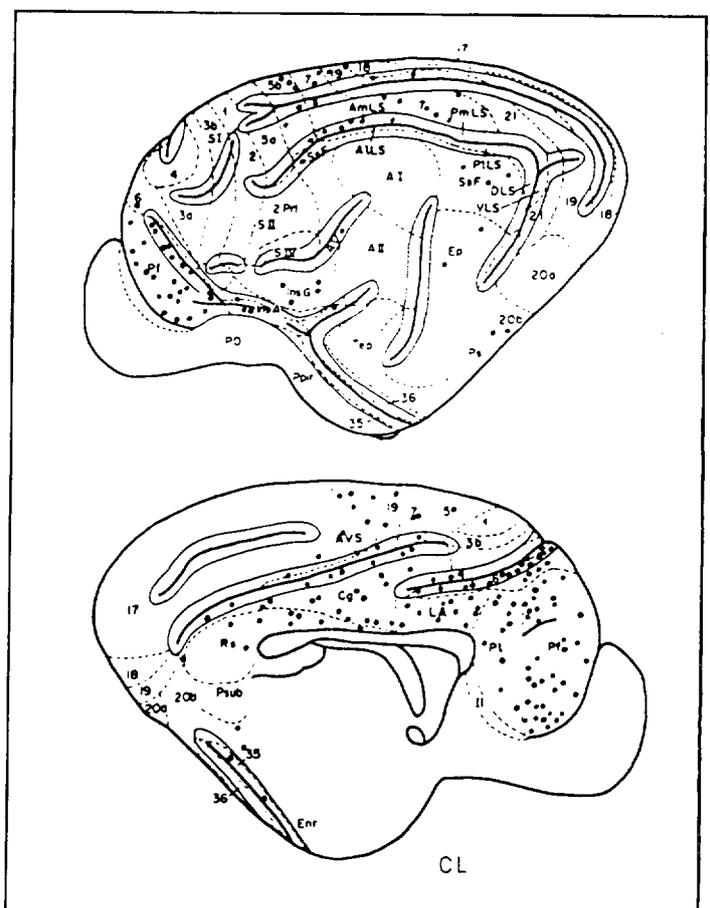


Figura 13. Hallazgos generales tras inyecciones de HRP en el núcleo central lateral. Corteza homolateral (capa V en rojo, capa VI en azul).

1954; Kunzle y Akert, 1977; Gómez Ullate, 1984), y con los núcleos de la línea media (Leichnetz y Astruc, 1976; Beckstead, 1979; Dalsass y cols., 1981; Varela, 1985).

Estas proyecciones desde corteza prefrontal presentan una distribución topográfica. Así, las estructuras mediales reciben pocas conexiones corticales, que proceden en su mayor parte de la porción ventral de la corteza prefrontal, como es el caso del núcleo central medial, de la banda medial del núcleo dorsomedial y de los núcleos de la línea media, reuniens y romboidal. Si consideramos estructuras talámicas situadas más lateralmente, el marcaje neuronal aumenta y se va desplazando dorsocaudalmente. Así, en el caso de los núcleos intralaminares, vemos cómo las zonas de la corteza

prefrontal marcadas tras inyecciones del núcleo paracentral se sitúan más dorsalmente que para las inyecciones más mediales, es decir, a nivel del núcleo central medial, aunque con un cierto solapamiento; y existe igualmente un solapamiento con el marcaje correspondiente a las inyecciones del núcleo central lateral, estando las células marcadas situadas aún más dorsal y caudalmente, y en mayor extensión en este último caso. Finalmente, en cuanto al complejo centromediano-parafascicular, el marcaje es más escaso y situado más ventralmente y rostralmente para las inyecciones en el núcleo parafascicular que para los casos de inyecciones en el núcleo centromediano.

A medida que las inyecciones se hacen más laterales, el marcaje cortical se va extendiendo en dirección dorso-caudal. En concreto, en relación con las *cortezas premotora y motora* comienza a aparecer un marcaje celular cada vez más intenso de tal manera que los núcleos intralaminares reciben proyecciones desde labio inferior del surco cruciatus (área 6). En el caso del núcleo central medial éstas son esca-

sas, confirmando los hallazgos de Rin-vik (1968) y de Hendry y cols. (1979). El núcleo paracentral presenta abundantes conexiones desde las áreas 4 y 6 (Leonard, 1969; Hendry y cols., 1979), y también recibe desde las áreas somáticas I y II, lo que será objeto de comentario posterior. En cuanto al núcleo central lateral, existe marcaje en el área 6 y en la parte caudal del área 4 (De Vito, 1969; Jones y Burton, 1974; Lanoir y cols., 1980). Respecto al complejo centromediano-parafascicular, observamos como el núcleo centromediano recibe mayor número de conexiones, sobre todo del área 6, que el núcleo parafascicular (McGuinness y Krauthamer, 1980; Royce, 1983).

De acuerdo con nuestros resultados, la *corteza del sistema límbico* (en la cara medial del hemisferio) envía abundantes proyecciones a este conjunto nuclear. La corteza prelímbica presenta marcaje en todos los casos, pero éste se va haciendo más abundante y más dorsal cuanto más laterales son las inyecciones; así sucede en el caso del núcleo central lateral con respecto a los núcleos intralaminares

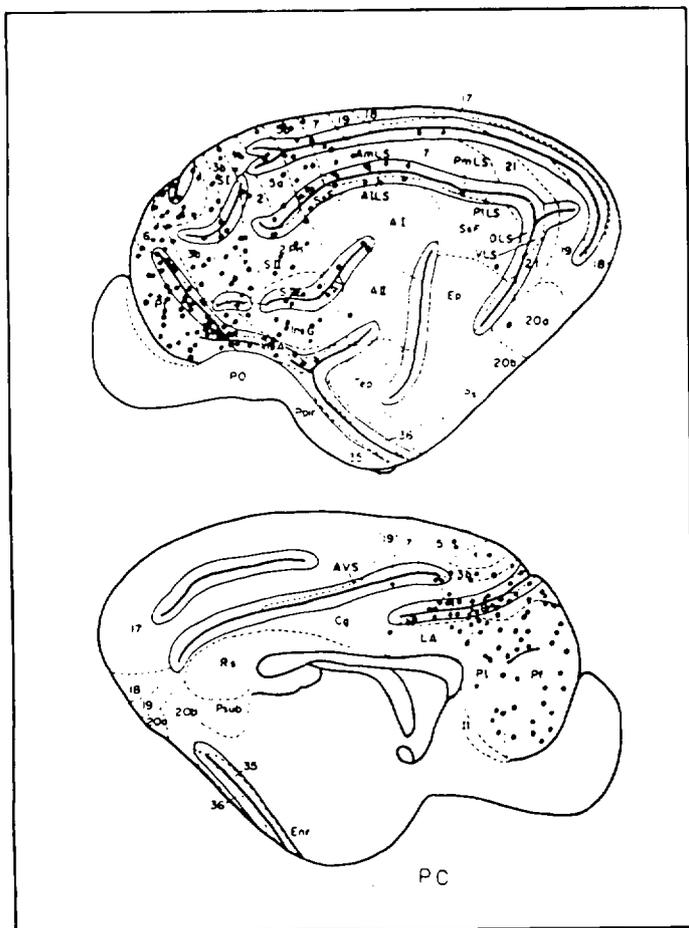


Figura 16. Hallazgos generales tras inyecciones de HRP en el núcleo centromediano. Corteza homolateral (capa V en rojo, capa VI en azul).

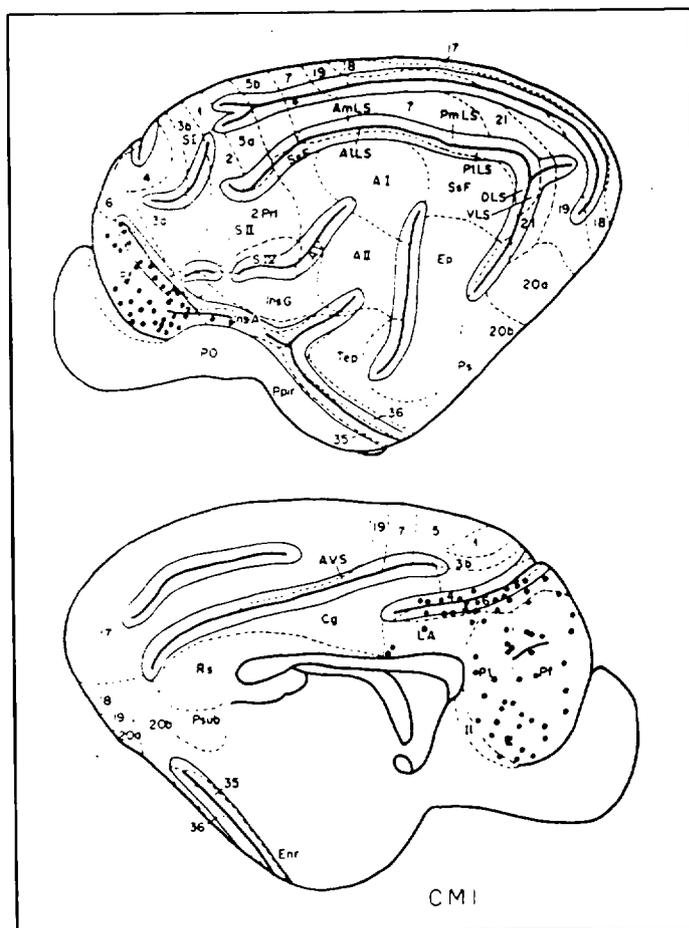


Figura 17. Hallazgos generales tras inyecciones de HRP en el núcleo parafascicular. Corteza homolateral (capa V en rojo, capa VI en azul).

Conexiones aferentes corticales a los núcleos inespecíficos del tálamo: distribución del origen por áreas y por láminas. Estudio experimental en el gato

más mediales. Las zonas más caudales de la corteza de la cara medial del hemisferio, tales como la región cingular, el córtex retrosplenial y el postsubículo, proyectan al núcleo central lateral. Llama la atención que el núcleo reuniens está conectado con todas las porciones de la corteza de significado límbico aquí consideradas. Nuestros hallazgos concuerdan con los de Kaitz y Robertson (1981) también en el gato.

Por lo que se refiere a las *cortezas insulares*, el marcaje de la corteza insular agranular es igualmente más acusado para los casos de inyecciones mediales, como ocurre por ejemplo con el núcleo central medial y el parafascicular; en cambio, hay un mayor marcaje de la corteza insular granular en los casos de inyección lateral de HRP,

es decir, en los núcleos paracentral, central lateral y centromediano, no marcándose prácticamente dicha corteza en las inyecciones de HRP en el núcleo parafascicular.

Si consideramos el *resto de la corteza cerebral*, las formaciones talámicas mediales no reciben proyecciones, mientras que la corteza parietal conecta abundantemente con los núcleos paracentral y central lateral. En relación con el núcleo paracentral, nosotros hemos encontrado marcaje neuronal en las áreas 5a, 5b y 7 (Hendry y cols., 1979) y en giros coronal y sigmoideo posterior (Rinvik, 1978). En el caso del núcleo central lateral, el marcaje neuronal observado a nivel de la corteza insular agranular se continúa con el que aparece en el denominado «suprasylvian fringe», y después, aunque hay un solapamiento en el área 5 y parte del área 7 respecto a lo que ocurre con el núcleo paracentral, se observa un avance caudal hacia las áreas 7, 19 y 20 (Jones y Powell, 1971; Graybiel y Berson, 1980; Robertson y Cunningham, 1981). En cuanto al complejo centromediano parafascicular, observamos un marcaje más ex-

tenso y abundante para el núcleo centromediano.

El núcleo centromediano se asemeja al núcleo paracentral en cuanto al marcaje en las áreas somestésicas y las somáticas I y II, lo que unido a que ambos son los dos únicos núcleos intralaminares que reciben aferencias de los núcleos del cordón posterior (Martínez-Bermejo, 1983), sugiere que han de tener un significado funcional análogo en cuanto a integración somatosensorial se refiere. En cuanto al núcleo central lateral, el hecho que el marcaje neuronal aparezca en áreas visuales (área 19) y en áreas asociativas del giro suprasilviano, sugiere que este núcleo podría estar ligado al control de los movimientos oculares (Schlag y Schlag-Rey, 1971; Guitton y Mandl, 1978).

En conclusión, las conexiones corticales fundamentales son las procedentes de las zonas relacionadas con el sistema límbico y con los sistemas motores y somatosensoriales. Las primeras tienen que ver más con los núcleos más medialmente situados, y las segundas, con los más laterales, no existiendo de todas formas una segrega-

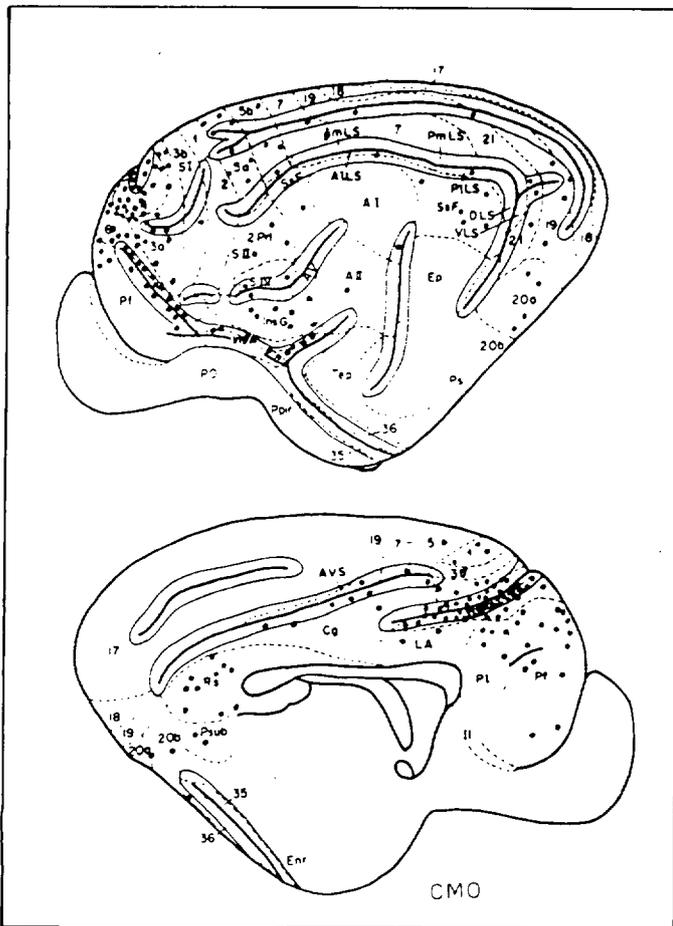


Figura 14. Hallazgos generales tras inyecciones de HRP en el núcleo paracentral. Corteza homolateral (capa V en rojo, capa VI en azul).

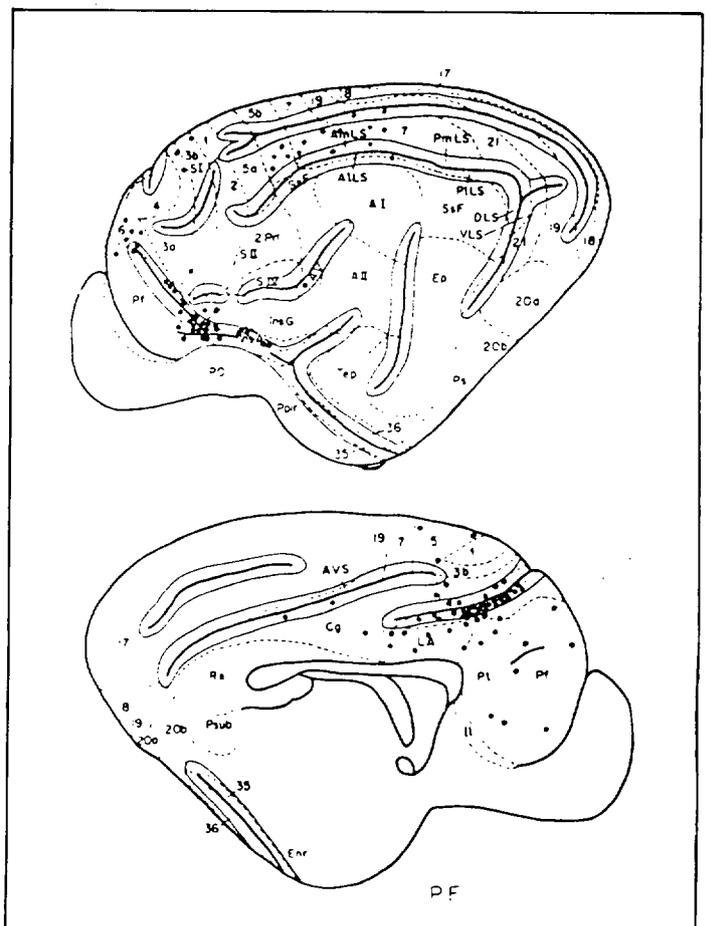


Figura 15. Hallazgos generales tras inyecciones de HRP en el núcleo central medial. Corteza homolateral (capa V en rojo, capa VI en azul).

ción absoluta de las estructuras que proyectan a los diversos núcleos talámicos considerados. Por todo ello, se puede decir que, en conjunto, los núcleos en cuestión constituyen una zona talámica de convergencia de gran cantidad de impulsos, lo que hace sospechar que han de tener un papel importante en la integración de procesos complejos, no sólo en lo que se refiere al funcionalismo emocional (zonas más mediales), motor (núcleos central lateral, parafascicular y centromediano) y somatosensorial (núcleos paracentral, centromediano y central lateral), y en concreto en cuanto a la regulación de los movimientos oculares (núcleos central lateral y centromediano), sino también en la participación en complejos procesos con importante componente límbico, tales como los mecanismos de la memoria, a los que en la actualidad se les da gran relevancia (Schott y cols., 1980; Mahut y cols., 1983).

II. Origen laminar de las proyecciones corticotalámicas

La situación en profundidad de las neuronas que originan las conexiones corticotalámicas de estos núcleos fue en todos los casos en las láminas profundas: V y VI. Estos hallazgos están de acuerdo, entre otros, con los trabajos de Kaitz y Robertson (1981) en el gato, de Jones y Wise (1977) en el mono, de Kosmal y cols. (1983) en el perro, y de Siegel y cols. (1977) en la rata.

Nuestros resultados abogan a favor de una distribución topográfica, según la cual en las zonas corticales rostro-ventrales predomina el marcaje en la lámina VI, por contraposición con áreas progresivamente más dorsales y caudales en las que este predominio de la capa VI va igualándose e incluso es superado por la capa V.

En este sentido, las estructuras talámicas mediales muestran esta tendencia al predominio del marcaje en la lámina VI en las zonas ventrales (parte más ventral de corteza prefrontal y de las áreas prelímbica e infra-límbica), y del marcaje en la lámina V en las zonas dorsales (giro frontal y área VI); sin embargo, en el caso de los núcleos de la línea media, existe un discreto predominio global de la capa V, en contraposición al núcleo central medial y a la porción medial del núcleo dorsomedial en que prevalece la capa VI.

A medida que las inyecciones de HRP se localizan más lateralmente, el marcaje cortical aumenta extendiéndose dorsocaudalmente; pues bien, tanto en el núcleo paracentral como en el central lateral se sigue observando este tropismo del marcaje en la capa VI, más rostral y ventral que para la capa V. El complejo centromediano parafascicular no entra dentro de esta relación topográfica, puesto que las neuronas marcadas se localizan casi en su totalidad en la lámina V. Estos resultados concuerdan con McGuiness y Krauthmer (1980) y Royce (1983), ambos con la técnica de la HRP.

Gilbert y Kelly (1975), Lund y cols. (1975) y Catsman-Berrevoets y Kuypers (1978), en base a sus investigaciones en rata, gato y mono, sugirieron un patrón básico de conectividad corticotalámica según el cual la proyec-

ción a los núcleos de relevo («relay») nacería sólo de la lámina VI, mientras que la dirigida a los núcleos intralaminares u otros inespecíficos se originaría exclusivamente de la lámina V. Nuestros resultados, sin embargo, indican que la organización no es tan clara. En el caso de los núcleos intralaminares y los núcleos de la línea media, reuniens y romboidal, todos ellos son de tipo inespecífico y reciben conexiones corticales originadas en ambas láminas (V y VI). Pero, además, llama la atención cómo el predominio laminar global es distinto en ambos casos: la capa VI respecto de los núcleos intralaminares, y la capa V respecto de los núcleos de la línea media.

No pensamos que sea correcto atribuir un significado funcional de carácter motor, asociativo, sensitivo, etcétera, al origen preferente en una u otra capa de las conexiones corticales a un determinado núcleo. No existen bases neurocientíficas que sostengan la teoría que una proyección corticotalámica que nace en la capa V lleva implícito un componente motor, por ejemplo, y otra que lo hace de la capa VI conlleva un significado asociativo u otro.

Así pues, la aportación original de este estudio al conocimiento del origen laminar de las proyecciones corticotalámicas consiste en describir la topografía específica para cada uno de los núcleos estudiados y las distribuciones topográficas generales. Señalemos también que el origen es siempre profundo, en las capas V y VI, y que resulta incorrecto correlacionar el origen laminar tanto con la clase de núcleo que se trate (inespecífico o de relevo), como con el significado funcional de la proyección corticotalámica en cuestión.

ABREVIATURAS

AILS	Area visualis suprasylviana lateralis, pars antero-lateralis.	II	Area infralímbica.	SCor	Sulcus coronalis.
AmLS	Area visualis suprasylviana lateralis, pars antero-medialis.	InsA	Area insularis agranularis.	SCr	Sulcus cruciatus.
AV	Area visualis SEcA.	InsG	Area insularis granularis.	SEsP	Sulcus ectosylvius posterior.
AVS	Area visualis splenialis.	LA	Area límbica anterior.	SI	Area somática I.
AI	Area auditiva I.	Pf	Córtex prefrontalis.	SII	Area somática II.
AII	Area auditiva II.	PI	Area praelímbica.	SIV	Area somática IV.
CG	Area cingularis.	PILS	Area visualis suprasylviana lateralis, pars postero-lateralis.	SL	Sulcus lateralis.
DLS	Area visualis suprasylviana lateralis, pars dorsalis.	PmLS	Area visualis suprasylviana lateralis, pars postero-medialis.	SPs	Sulcus praesylvius.
Enr	Córtex entorhinalis.	PO	Pedunculus olfactorius.	SRP	Sulcus rhinicus posterior.
Ep	Area auditiva ectosylviana posterior.	Ppir	Córtex praepiriformis.	SS	Sulcus sylvius.
HRP	Horseradish peroxidase (peroxidasa de rabanilla).	Psub	Postsubiculum.	SsF	Suprasylvian fringe.
		Rs	Córtex retrosplenialis.	SSs	Sulcus suprasylvius.
				Tep	Córtex temporalis.
				VLS	Area visualis suprasylviana lateralis, pars ventralis.

BIBLIOGRAFIA

- BECKSTEAD, R. M.; DOMESICK, V. B., y NAUTA, W. J. H.: «Efferent connections of the substantia nigra and ventral tegmental area in the cat». *Brain Res.*, 175, pp. 191-217. 1979.
- BERNAM, N., y PAYNE, B. R.: «Contralateral corticofugal projections from the lateral, suprasylvian and ectosylvian gyri in the cat». *Exp. Brain Res.*, 47, pp. 234-238. 1982.
- BROADMAN, K.: «Beiträge zur histologischen Lokalisation der Grosshirnrinde. Erste Mitteilung. Die Regio Rolandica». *J. Psychol. Neurol.*, 2, pp. 79-132. 1903.
- CAMPBELL, A. W.: «Histological studies on the localization of cerebral function». Cambridge University Press, London, 1905.
- CATSMAN-BERREVOETS, C., y KUYPERS, H. G. C. M.: «Diferential laminar distribution of corticothalamic neurons projecting to the VL and the intermedian. An HRP study in cynomolgus monkey». *Brain Res.*, 154, pp. 359-365. 1978.
- DALSASS, M.; KISSER, S.; MENDERHAUSEN, M., y GERMAN, D. C.: «Medial prefrontal cortical projections to the region of the dorsal periventricular catecholamine system». *Neuroscience*, 6, pp. 657-665. 1981.
- EDINGER, H. M.; SIEGEL, A., y TROIANO, R.: «Effect of stimulation of prefrontal cortex and amygdala on diencephalic neurons». *Brain Res.*, 97, pp. 17-31. 1975.
- EDWARDS, S. B.: «Diencephalic projections of the midbrain reticular formation of the cat: an autoradiographic study». 10 th. Int. Cong. Anat. Tokyo, 1975, p. 186. 1975.
- GILBERT, C. D.: «Laminar differences in receptive fields properties of cells in cat primary visual cortex». *J. Physiol. (Lond.)* 268, pp. 391-421. 1977.
- GILBERT, C. D., y KELLY, J. P.: «The projections of cells in different layers of the cat's visual cortex». *J. Comp. Neurol.*, 163, pp. 81-106. 1975.
- GOMEZ-ULLATE, J.: «Conexiones aferentes del complejo centromediano-parafascicular en el gato, estudiadas por el método del transporte axonal retrógrado de peroxidasa». Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. 1984.
- GORDON, G., y MILLER, R.: «Identification of cortical cells projecting to the dorsal column nuclei of the cat». *Exp. Physiol.*, 54, pp. 85-98. 1969.
- GRAHAM, R. C., y KARNOWSKY, M. J.: «The early stages of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney: Ultrastructural cytochemistry by a new technique». *J. Histochem. Cytochem.*, 14, pp. 291-302. 1966.
- GRAYBIEL, A. M., y BERSON, D. M.: «Histochemical identification and afferent connections of subdivisions in the lateral posterior pulvinar complex and related thalamic nuclei in the cat». *Neuroscience*, 5, pp. 1.175-1.238. 1980.
- GUITTON, D., y MANDL, G.: «Frontal oculomotor area in alert cat. Eye movements and neck activity evoked by stimulation». *Brain Res.*, 149, pp. 295-312. 1978.
- HENDRY, S. H. C.; JONES, E. G., y GRAHAM, J.: «Thalamic relay nuclei for cerebellar and certain related fiber systems in the cat». *J. Comp. Neurol.*, 185, pp. 679-714. 1979.
- JACOBSON, S., y TROJANOWSKI, J. Q.: «Corticothalamic neurons and thalamocortical terminal fields: an investigation in rat using horseradish peroxidase and autoradiography». *Brain Res.*, 85, pp. 385-401. 1975.
- JONES, E. G., y POWELL, T. P. S.: «An analysis of the posterior group of thalamic nuclei on the basis of its afferent connections». *J. Comp. Neurol.*, 143, pp. 185-216. 1971.
- JONES, E. G., y BURTON, H.: «Cytoarchitecture and somatic sensory connectivity of thalamic nuclei other than the ventrobasal complex in the cat». *J. Comp. Neurol.*, 154, pp. 395-432. 1974.
- JONES, E. G., y WISE, S. P.: «Size, laminar and columnar distribution of efferent cells in the sensorymotor cortex of the monkey». *J. Comp. Neurol.*, 175, pp. 391-438. 1977.
- KAITZ, S. S., y ROBERTSON, R. T.: «Thalamic connections with limbic cortex. II. Corticothalamic projections». *J. Comp. Neurol.*, 195, pp. 525-545. 1981.
- KOSMAL, A.; SEPNIIEWSKA, I., y MARKOW, G.: «Laminar organization of efferent connections of the prefrontal cortex in the dog». *Acta Neurobiol. Exp.*, 43, pp. 115-127. 1983.
- KUNZLE, H., y AKERT, K.: «Efferent connections of the cortical area 8 (frontal eye field) in macaca fascicularis. A reinvestigation using the autoradiographic technique». *J. Comp. Neurol.*, 173, pp. 147-164. 1977.
- LANOIR, J.; MAGNIN, M.; PONS, C., y CHRISTOLOME, A.: «The principal afferent systems of the thalamic intralaminar nucleus centralis lateralis (CL) as revealed by the retrograde axonal transport of HRP in the cat». *Neurosc. Lett., Suppl.*, 5, S. 184. 1980.
- LEICHNETZ, G. R., y ASTRUC, J.: «The efferent projections of the medial prefrontal cortex in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*)». *Brain Res.*, 109, pp. 455-472. 1976.
- LEONARD, C. M.: «The prefrontal cortex of the rat. I. Cortical projection of the mediodorsal nucleus. II Efferent connections». *Brain Res.*, 12, pp. 321-343. 1969.
- LUND, J.; LUND, R.; BUNT, A., y FUCHS, A.: «The origin of efferent pathways from the primary visual cortex (area 17) of the macaque monkey as shown by retrograde transport of horseradish peroxidase». *J. Comp. Neurol.*, 164, pp. 287-304. 1975.
- LLAMAS, A., y MARTINEZ-MORENO, E.: «Modificaciones al método del transporte axonal retrógrado de la horseradish peroxidase en el sistema nervioso central del gato adulto». *An. Anat.*, 23, pp. 431-443. 1974.
- MARTINEZ-BERMEJO, M. A.: «Proyecciones aferentes a los núcleos intralaminares del tálamo. Un estudio en el gato con el método del transporte axonal retrógrado de la HRP». Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- MCGUINNESS, C. M., y KRAUTHAMER, G.: «The afferent projections to the centrum medianum of the cat as demonstrated by retrograde transport of horseradish peroxidase». *Brain Res.*, 184, pp. 255-269. 1980.
- MESULAM, M. M.: «Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: a non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents». *J. Histochem. Cytochem.*, 26, pp. 106-117. 1978.
- MAHUT, H.; REHABEIN, L., y MOSS, M.: «Recognition memory deficit in monkeys exacerbated by addition of a medial thalamic lesion to a pre-existing hippocampal lesion». *Neurosci. Abst.*, pp. 9-28. 1983.
- MIZUNO, N.; CLEMENTE, C. D., y SAUERLAND, E. K.: «Projections from the orbital gyrus in the cat. (II)». *J. Comp. Neurol.*, 136, pp. 127-142. 1969.
- NISSL, F.: «Experimental Ergebnisse zur Frage der Hirnrindenschichtung». *Monatsschr. Psychiat. Neurol.*, 23, pp. 186-188. 1908.
- OREM, J., y SCHLAG, J.: «Direct projection from cat frontal eye field to internal medullary lamina of the thalamus». *Exp. Neurol.*, 33, pp. 509-517. 1971.
- OREM, J.; SCHLAG-REY, M., y SCHLAG, J.: «Unilateral visual neglect and thalamic intralaminar lesions in cat». *Exp. Neurol.*, 40, pp. 784-797. 1973.
- REINOSO-SUAREZ, F.: «Topographisches Hirnatlas der Katze für experimental-physiologische Untersuchungen». E. Merck, A. G. Darmstadt. 1961.
- REINOSO-SUAREZ, F.: «Connectional pattern in parietotemporooccipital association cortex of the feline cerebral cortex». En F. Reinoso-Suárez y C. Ajmone-Marsan (Eds.): *Cortical Integration, IBRO Symposia*, Vol. 11, New York, Raven Press, pp. 255-278. 1984.
- RINVIK, E.: «The corticothalamic projection from the precruciate and coronal gyri in the cat. An experimental study with silver-impregnation methods». *Brain Res.*, 10, pp. 79-119. 1968.
- ROBERTSON, R. T., y CUNNINGHAM, T. J.: «Organization of corticothalamic projections from parietal cortex in cat». *J. Comp. Neurol.*, 199, pp. 569-585. 1981.
- ROOM, P.; RUSSCHEN, F. T.; GROENEWEGEN, H. J., y LOHMAN, A. H. M.: «Efferent connections of the prelimbic (area 32) and the infralimbic (area 25) cortices: an anterograde tracing study in the cat». *J. Comp. Neurol.*, 242, pp. 40-55. 1985.
- ROYCE, G. J.: «Cortical neurons with collateral projections to both the caudate nucleus and the centromedian-parafascicular thalamic complex: a fluorescent retrograde double labeling study in the cat». *Exp. Brain Res.*, 50, pp. 157-165. 1983.
- SCHLAG, J., y SCHLAG-REY, M.: «Induction of oculomotor responses from thalamic internal medullary lamina in the cat». *Exp. Neurol.*, 33, pp. 498-508. 1971.
- SCHOTT, B.; MAGUIERE, F.; LAURENT, B.; SERCLERAT, O., y FISCHER, C.: «L'amnésie thalamique». *Rev. Neurol. (Paris)*, 136, pp. 117-132. 1980.
- SIEGEL, A.; FUKUSHIMA, T.; MEIBACH, R.; BURKE, L.; EDINGER, H., y WEINER, S.: «The origin of the afferent supply to the mediodorsal thalamic nucleus: enhancement of HRP transport by selective lesions». *Brain Res.*, 135, pp. 11-23. 1977.
- SOTNICHENKO, T. S.: «Convergence of the descending pathways of motor, visual and limbic cortex in the cat di- and mesencephalon». *Brain Res.*, 116, pp. 401-415. 1976.
- STRATFORD, J.: «Cortico-thalamic connections from gyrus prorsus and first and second somatic sensory areas of the cat». *J. Comp. Neurol.*, 100, pp. 1-14. 1954.
- VARELA, G.: «Conexiones aferentes de los núcleos mediales del tálamo y de la habénula del gato, estudiadas por el método del transporte axonal retrógrado de la peroxidasa». Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. 1985.
- VELAYOS, J. L., y REINOSO-SUAREZ, F.: «Prosencephalic afferents to the mediodorsal thalamic nucleus». *J. Comp. Neurol.*, 242, pp. 161-181. 1985.
- DE VITO, J. L.: «Projections from the cerebral cortex to intralaminar nuclei in the monkey». *J. Comp. Neurol.*, 136, pp. 193-202. 1969.
- VOGT, C., y VOGT, O.: «Allgemeinere Ergebnisse unserer Hirnforschung». *J. Psychol. Neurol.*, 25, pp. 279-462. 1919.