

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE MEDICINA
Departamento de Oftalmología



TESIS DOCTORAL

**Proyecciones aferentes desde tronco del encéfalo y cerebelo a
colículo superior : un estudio topográfico con la técnica del
HRP en el gato adulto**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Manuela Roldán Pallarés

Madrid, 2015

Manuela Roldán Pallarés

TF
1982
105



X-53-0035-2-8

PROYECCIONES AFERENTES DESDE TRONCO DEL ENCEFALO Y CEREBELO
A COLICULO SUPERIOR. UN ESTUDIO TOPOGRAFICO CON LA TECNICA
DE LA HRP EN EL GATO ADULTO

Departamento de Oftalmología
Facultad de Medicina
Universidad Complutense de Madrid
1982



BIBLIOTECA

Colección Tesis Doctorales. Nº 105/82

© Manuela Roldán Pallarés
Edita e imprime la Editorial de la Universidad
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía
Noviciado, 3 Madrid-8
Madrid, 1981
Xerox 9200 XB 480
Depósito Legal: M-6256-1982

I

MANUELA ROLDAN PALLARES

PROYECCIONES AFERENTES DESDE TRONCO DEL ENCEFALO Y CEREBELO A COLICULO SUPERIOR. UN ESTUDIO TOPOGRAFICO CON LA TECNICA DE LA HRP EN EL GATO ADULTO.

Dirigida por los Profesores:

DR. D. FERNANDO REINOSO-SUAREZ, Catedrático y Director del Departamento de Morfología de la Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Madrid

Y

DR. D. JULIAN GARCIA SANCHEZ, Catedrático y Director del Departamento de Oftalmología de la Facultad de Medicina de la Universidad Complutense de Madrid.

Universidad Complutense de Madrid.

Departamento de Oftalmología.

Facultad de Medicina

II

FERNANDO REINOSO SUAREZ, Catedrático de Anatomía y Director del Departamento de Morfología de la Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Madrid

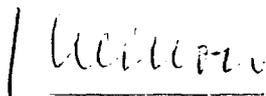
y

JULIAN GARCIA SANCHEZ, Catedrático de Oftalmología y Director del Departamento de Oftalmología de la Facultad de Medicina de la Universidad Complutense de Madrid

CERTIFICAN: Que Dña. MANUELA ROLDAN PALLARES ha realizado bajo su dirección los trabajos de investigación correspondientes a su Tesis Doctoral "PROYECCIONES AFERENTES DESDE TRONCO DEL ENCEFALO Y CEREBELO A COLICULO SUPERIOR. UN ESTUDIO TOPOGRAFICO CON LA TECNICA DE LA HRP EN EL GATO ADULTO", que ha terminado con el mayor aprovechamiento.

Revisado el presente trabajo, quedan conformes con su presentación para ser juzgado.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firman el presente en Madrid a veinte de Mayo de mil novecientos ochenta y uno.



Fdo.: Prof. Reinoso Suárez



Fdo.: Prof. García Sánchez

III

A mi familia.

A mis amigos.

IV

Toda obra grande es el fruto de la
paciencia y de la perseverancia.

Santiago Ramón y Cajal

Mi agradecimiento al Profesor Reinoso-Suárez no puede expresarse con palabras. Si en lo científico ha sido para mí un maestro, ha sido un padre en lo humano. Su dedicación constante y abnegada y su trato familiar han contribuido a enriquecer y hacer feliz esta época de mi vida.

Agradezco al Profesor García Sánchez todo lo que ha hecho por mí, desde que era estudiante y entré como alumno interno en su cátedra, hasta la actualidad. Su estímulo constante y la labor formativa contribuyen a fomentar en nosotros el amor a la ciencia como fundamento básico de todo diagnóstico.

La realización de esta tesis doctoral ha sido posible gracias a la ayuda constante y diaria de todos los miembros del Departamento de Morfología de la Universidad Autónoma, donde siempre me he encontrado como uno más de ellos.

El Dr. Alfonso Llamas, con su amistad, paciencia y rigor científico, vertió siempre sabios consejos sobre nuestro trabajo. También los doctores Carlos Avendaño, José Luis Velayos y Enrique Martínez Moreno, nos ayudaron en diferentes facetas del mismo.

Al Dr. Aloisio Tortelly tengo que dedicar un recuerdo transatlántico. Con él realicé la preparación del material de esta tesis. Trabajamos juntos y de él aprendí las técnicas qu

VI

rúrgicas que aquí expongo.

La ayuda de la Dra. Carmen Cavada ha sido esencial, sobre todo, en la etapa final, aunque ha sido constante durante toda mi estancia en ese departamento, sirviéndome de ejemplo permanente de dedicación e interés científico.

La Dra. Margarita Rodrigo Angulo también ha dedicado gran parte de su tiempo a ayudarme en esta etapa final, contribuyendo con su alegría a levantar nuestro ánimo caído.

A Dña. Inmaculada Benítez Quevedo las muchas horas que sacrificó altruistamente a mecanografiar esta tesis, haciéndome con ello un favor inolvidable.

A Dña. Josefina Hernández Claumarchirant, siempre fraternal, y a Dña. Hortensia Fernández Lomana, la brillante ejecución del trabajo del laboratorio.

A Dña. María Teresa Fernández Yuste, su contribución a la realización de la iconografía.

A D. Agapito García Sanz y a D. Bautista García Sanz, su trato cordial y su labor en el animalario.

Ya que he llevado a cabo este trabajo paralelamente a mi formación clínica quiero agradecer el apoyo y estímulo que me brindó siempre el Dr. Pablo Zaragoza, comprendiendo y resolviendo mis problemas, y al Profesor Barahona Hortelano el haber pen-

VII

sado en la posibilidad de mi integración en el Departamento de Morfología.

Finalmente, tengo que agradecer a mi familia su sacrificio y ayuda constantes.

VIII

INDICE

1. INTRODUCCION	1
2. PLANTEAMIENTO	9
3. MATERIAL Y METODOS	29
3.1. CASUISTICA	30
3.2. TECNICA QUIRURGICA	31
3.2.1. Tipos de abordaje a colículo superior	31
3.2.2. Acto quirúrgico	32
3.3. SACRIFICIO DE LOS ANIMALES	36
3.4. PROCESAMIENTO HISTOQUIMICO	39
3.5. ESTUDIO DEL MATERIAL. VALORACION DE LAS REAC- CIONES HISTOQUIMICAS	45
4. HALLAZGOS	59
4.1. DESCRIPCION DE LOS HALLAZGOS	60
4.2. FIGURAS	122
5. DISCUSION	205
6. CONCLUSIONES	265
7. ABREVIATURAS	272
8. BIBLIOGRAFIA	276

1. INTRODUCCION

Junto a la vía óptica "principal" o "primaria" clásica o vía retino-geniculado-cortical, está cobrando vida, en la actualidad, gracias al esfuerzo continuo de muchos investigadores (SPRAGUE, 1966; GRAYBIEL, 1972b; KAWAMURA, 1974; SPRAGUE, 1975; GRAYBIEL, 1975; GRAYBIEL, 1977), otra vía óptica. Esta, recibe el nombre de "accesoria" ó "secundaria", en contraposición al nombre de "principal" otorgado a la primaria y no por su función que es realmente importante y compleja, aunque no bien conocida todavía. Todo ello ha llevado a que hoy día se llame a esta otra vía "extrageniculada", pues en su camino hacia corteza cerebral no usa el núcleo geniculado lateral que es el núcleo talámico de la vía principal o "geniculada". Forman parte de esa vía "extrageniculada" multitud de estructuras del sistema nervioso. Pequeños pasos en el conocimiento de cada una de ellas y de sus conexiones permiten sugerir las funciones del conjunto. Como decía LE GROS CLARK las funciones de un determinado "centro" dependen de sus conexiones anatómicas (1948).

Los colículos superiores son una de esas estructuras. Conocidos clásicamente como tubérculos cuadrigéminos anteriores o nates, son las dos eminencias anteriores de las cuatro que componen la lámina tectal mesencefálica. En las aves y vertebrados no mamíferos son muy voluminosos, se conocen como "lóbulos ópticos" y coordinan la conducta de esos animales ya que son importantes centros primarios auditivos y visuales. Al ascender en la escala

filogenética, va aumentando el desarrollo de la corteza cerebral que adquiere funciones propias, en principio, del colículo. Hay una verdadera semejanza histológica entre colículo y corteza, patente en el patrón laminar de ambos (RAMON Y CAJAL, 1895; KANASEKI y SPRAGUE, 1974; GOLDBERG y ROBINSON, 1978).

Son muchas las funciones atribuidas al colículo superior. En las aves se considera centro visual primario, acústico primario y centro de vías sensitivas medulares y de nervios craneales. JASSIK-GERSCHENFELD (1966); STEIN y ARIGBEDE (1972); CYNADER y BERGMAN (1972); GORDON (1973) y UPDYKE (1974), demostraron que las capas intermedias del colículo superior del gato respondían a estímulos acústicos y visuales. STEIN y cols. (1975) estudiaron la correspondencia de respuestas visuales y táctiles en colículo superior, concluyendo que las neuronas coliculares con representación trigeminal se ubicaban en la zona colicular de representación visual central, y las correspondientes a los miembros en áreas coliculares de representación visual periférica. Provocando excitaciones propioceptivas por movimientos de la musculatura extrínseca del ojo, ABRAHAMS y ROSE (1975a) detectaban estimulación en neuronas coliculares sensibles a estímulos visuales.

BISTI y cols. (1974) investigaron los efectos de los cambios posturales sobre las neuronas superficiales del colículo. Fue APTER (1945) quién estudió la organización retinotópica del colículo superior provocando respuestas evocadas, en colículo a un estímulo visual contralateral.

Se admite clásicamente que las conexiones aferentes a colículo desde retina y corteza (RAMON Y CAJAL, 1904; ALTMAN, 1962; KUYPERS, 1962; SPRAGUE, 1963; MYERS, 1963b; KUYPERS y LAWRENCE, 1967; GAREY y cols., 1968; SPATZ y cols., 1970; WYLSOY y TOYNE, 1970; ASTRUC, 1971; STERLING, 1971; PAULA-BARBOSA y SOUSA-PINTO, 1973; KAWAMURA y cols., 1974b) terminan en las capas superficiales del colículo superior y dan consistencia a la función visual colicular.

Las respuestas coliculares, en monos, secundarias a un estímulo visual se incrementan como consecuencia de movimientos de sacudida ocular (GOLDBERG y WURTZ, 1972) y ese incremento no parecía regulado por la corteza estriada (MOHLER y WURTZ, 1976).

ADAMUK (1980) obtenía movimientos oculares hacia el lado contralateral al colículo estimulado.

PRECHT y cols. (1974) recogían potenciales excitatorios bi y polisinápticos en motoneuronas del núcleo abducente contralateral al colículo estimulado, y potenciales inhibitorios recíprocos en el ipsilateral.

GOLDBERG y WURTZ (1970) y WURTZ y GOLDBERG (1971) detectaron neuronas en capas intermedias del colículo superior del mono, que descargaban antes de iniciarse un movimiento ocular "neuronas de pre-movimiento ocular". MOHLER y WURTZ (1976), abortando el movimiento ocular del animal por un cambio en la posición del estímulo comprobaron que las neuronas seguían descargando como si el movimiento se hubiera realizado.

Esas funciones se sustentan en las conexiones aferentes a colículo desde los "Frontal Eye Field" o corteza de movimientos oculares (LIVINGSTONE, 1950; BERKOWITZ y SILVERTONE, 1956; ASTRUC, 1971; CAMARDA y RIZZOLATTI, 1976 y TORTELLY y cols., 1980) y en sus eferentes a núcleos reticulares del puente oral y caudal, que están relacionados con los movimientos de sacudida y de seguimiento lento, respectivamente (NAUTA y JUYPERS, 1958; RAPHAN y COHEN, 1978).

En 1972, SCHILLER y ROBINSON propusieron la llamada "Foreation hypothesis" considerando al colículo, pieza fundamental en la maquinaria de base neural de los movimientos oculares. Según ellos, programaba previamente, las coordenadas del objeto que iba a ser fijado por la fovea, iniciando el programa de motilidad ocular necesario para ello. Afirmaron que existía correspondencia entre el mapa visual colicular y el de movimientos oculares, ya que obtenían movimientos oculares estimulando el colículo según una distribución ordenada retinotópicamente.

También en 1972 apareció la "Attention hypothesis" de WURTZ y GOLDBERG. Para ellos el colículo tenía como misión seleccionar el objeto más importante del campo visual digno de ser fijado, generando un área celular de respuesta incrementada en colículo que correspondería a un área determinada del campo visual y a una zona del mapa de motilidad ocular en colículo.

Han aparecido también agrupaciones estructurales funcionales que incluyen al colículo. Para GOEBEL y cols. (1971) colículo

superior, núcleos pretectales y núcleo gigantocelular del puente constituían el llamado "centro de mirada horizontal". El "centro de mirada vertical y rotatoria" había sido descrito anteriormente por COHEN y cols. (1965) como formado por los núcleos de DARKSCHEWITZ y de CAJAL.

El colículo superior tiene pues una función visual y oculomotora clásicamente admitidas.

Como otras muchas estructuras troncoencefálicas y cerebelosas interviene en la organización premotora encargada de la coordinación final de la información que llega a las neuronas motoras oculares.

Los trabajos fisiológicos de DELGADO-GARCIA y LOPEZ-BARNEO (1979) sobre la organización troncoencefálica de los movimientos oculares señalan al colículo superior y a algunas zonas cerebelosas como fundamentales en el control y organización de esos movimientos, concepto ya propuesto por RON y ROBINSON, 1973; LLINAS y WOLFE, 1977; LLINAS y WALTON, 1977; GRANTYN y BARTHOZ, 1977; ITOH, 1977 a y b; GRANTYN y cols., 1977 y 1979; y proponen al núcleo prepósito del hipogloso, tradicionalmente implicado en los movimientos de la lengua (BRODAL, 1952; SOUSSA-PINTO, 1970) como el principal núcleo precerebeloso, con respuesta a movimientos horizontales, verticales y rotatorios. Ese núcleo se encarga, según ellos, de enviar una copia eferente del estado funcional de todo el sistema oculomotor troncoencefálico hacia cerebelo, coordinando, así, esos dos sistemas de

control.

El tectum opticum, lóbulo óptico o colículo superior, como hemos visto a lo largo de esta introducción se puede estudiar como estructura aislada con importantes funciones visuales, auditivas, táctiles, vestibulares y oculomotoras; pero, también, como centro motor perteneciente a la compleja vía de control supranuclear de los movimientos oculares; o bien, como centro sensorial de la vía óptica extrageniculada, aún poco conocida.

Desde que CASAGRANDE y cols. (1972) en base a resultados morfológicos y funcionales propusieran una subdivisión en el colículo superior en capas superficiales de naturaleza principalmente sensorial y capas profundas asimilables al tegmento mesencefálico subyacente, hallazgos antiguos y recientes parecen indicar cada vez más señaladamente esta doble función (RAMON Y CAJAL, 1904; AMASSIAN y DEVITO, 1954; BELL y cols. 1964; VICTOROV, 1966; SPRAGUE y cols., 1968; STRASCHILL y HOFFMANN, 1969; STEIN y ARIGLADE, 1972; STEIN y cols., 1976; EDWARDS y cols., 1980; RODRIGO-ANGULO y REINOSO-SUAREZ, 1980; TORTELLY, 1981; entre otros muchos). Todos estos hallazgos señalan cada vez más una participación de las capas superficiales (hasta stratum opticum) en el sistema visual extrageniculado y de las capas profundas, principalmente strata grisea intermedium y profundum como un componente más de la formación reticular troncoencefálica.

En cualquiera de los casos sus funciones siempre estarían condicionadas por sus conexiones anatómicas.

2. PLANTEAMIENTO

Las conexiones entre diferentes estructuras del sistema nervioso se han ido matizando siguiendo el ritmo de aparición de nuevas técnicas de investigación en el campo neurobiológico.

CAMILO GOLGI y SANTIAGO RAMON Y CAJAL fueron pioneros en esa línea, trabajando con técnica de GOLGI. En 1950 NAUTA introdujo la técnica de su nombre. En nuestros días dominan las técnicas de transporte anterógrado de aminoácidos marcados: leucina y lisina (COWAN y CUENOD, 1975) y las técnicas de transporte retrógrado axonal con la peroxidasa de rábano (HRP).

La prueba definitiva del transporte intraaxonal retrógrado sería aportada por KRISTENSSON (1970,1971) al demostrar que la seroalbúmina bovina y una peroxidasa vegetal, la peroxidasa de rábano, eran transportadas desde la unión neuromuscular hasta las motoneuronas espinales. Esta va a ser la técnica utilizada por mí en esta tesis doctoral para estudiar las conexiones aferentes al colículo superior desde el tronco del encéfalo.

En literatura aparecen multitud de trabajos dedicados a conexiones aferentes a colículo superior de los que mencionaremos los más importantes.

SPRAGUE (1963) con degeneración anterógrada, en gatos, describió proyecciones a colículo superior desde gyrus lateralis, giri suprasilvio superior y medio, giri sigmoideo posterior y

lateral y gyrus ectosylvius anterior.

ASTRUC (1971), utilizando técnicas argénticas, estudió las proyecciones a colículo desde corteza premotora, en *Macaca mulatta*.

Combinando degeneración anterógrada y transporte axonal retrógrado de HRP, HOLLANDER (1974), en gatos, describió proyecciones a colículo desde área de CLARE-BISHOP 17, 18 y 19; gyrus splenialis, supraesplénialis, lateralis y suprasylvio.

KAWAMURA y KONNO (1979) inyectando HRP, en gatos, encontraron neuronas marcadas en sulcus cruciatus y sugirieron que toda la corteza cerebral proyecta a colículo superior.

UPDYKE (1978), con autorradiografía, en gatos describió una proyección retinotópica desde áreas 17, 18 y 19 a colículo superior.

PAULA BARBOSA y SOUSSA-PINTO (1973) encontraron proyecciones desde corteza auditiva a ambos colículos superiores. Desde corteza somatosensorial a colículo describieron conexiones con transporte anterógrado, en ratas WISE y JONES (1977).

Proyecciones desde áreas corticales no visuales han sido descritas por TORTELLY y cols. (1979) citando sobre todo la cara medial de la corteza prefrontal y corteza límbica anterior, girus suprasilviano, ectosilviano anterior y posterior, girus silvius anterior y sulcus rhinicus; enfatizando la hipótesis del

posible papel del colículo superior en la transferencia de comportamiento e información de localización al sistema oculomotor.

EDWARDS y cols. (1979) estudiaron las aferentes diencefálicas a colículo superior en gatos, citando subtálamo, zona incerta, núcleo reticular del tálamo y núcleo geniculado lateral ventral. Esas estructuras, junto con área hipotalámica dorsal, provienen de la misma matriz embrionaria, como fue demostrado en el hombre por REINOSO-SUAREZ (1966). También encontraron células HRP positivas en núcleo ventromedial hipotalámico, área hipotalámica lateral y núcleo mamilar lateral. Esas mismas estructuras fueron descritas por GROFOVA y cols. (1978) inyectando HRP en colículo superior en gatos. Utilizando la misma técnica, en gatos, TORTELLY y REINOSO-SUAREZ (1980) han encontrado neuronas marcadas en área hipotalámica dorsal, hipotálamo lateral, zona incerta, núcleo reticular del tálamo, geniculado lateral ventral y globo pálido, ellos agrupan gran parte de esas estructuras como derivados subtalámicos de origen común embrionario.

TORTELLY (1981) ha precisado la topografía de las terminales prosencefálicas en colículo superior, resumiendo que la proyección a colículo superior desde sulcus cruciatus, sulcus splenialis, sulcus suprasplenialis, gyrus parasplenialis, gyrus suprasplenialis, sulcus presylvius, sulcus coronalis, gyrus sigmoideus posterior, sulcus ectosylvius anterior, gyrus ecto-

sylvius anterior, medio y posterior, sulcus y gyrus suprasylvius, sulcus y gyrus lateralis, sulcus sylvius, sulcus rhinicus anterior, se realiza de forma marcada y constante. Las proyecciones ipsilaterales a la parte lateral de colículo son superiores con relación a los surcos splenialis y suprasylvius; las proyecciones a la mitad medial son inferiores con relación a estos mismos surcos; las proyecciones a la mitad posterior son más rostrales y a la mitad anterior son más caudales. La topografía de las proyecciones corticales contralaterales, a cualquier cuadrante del colículo superior, es similar a la de las proyecciones corticales ipsilaterales a la porción central del colículo superior. Las proyecciones corticales más importantes al colículo superior son las procedentes de áreas de asociación próxima (GRAYBIEL, 1972). Hay proyecciones desde áreas corticales funcionales: visual, auditiva, somestésica, asociativa, vestibular y de movimientos oculares. La corteza visual envía la gran mayoría de sus proyecciones a la mitad lateral del colículo superior y la corteza de los movimientos oculares al cuadrante posteromedial del colículo superior. Desde diencéfalo proyectan a colículo superior el núcleo reticular del tálamo; núcleo geniculado lateral ventral; zona incerta; áreas hipotalámicas dorsal, anterior, posterior, lateral, ventromedial; núcleo entopeduncular y globus pallidus. En diencéfalo la topografía más definida se encuentra en las estructuras subtálamicas. Entre éstas, la zona incerta, el núcleo reticular del tálamo y el núcleo geniculado lateral ventral proyectan desde sus partes más

laterales a la mitad medial del colículo superior y desde sus partes más mediales a la mitad lateral del colículo superior. El globus pallidus proyecta solamente a la mitad lateral del colículo superior.

El pretectum o región pretectal, se consideraba clásicamente como centro óptico primario para el reflejo pupilar (RANSON y MAGOUN, 1933; MAGOUN y RANSON, 1935). Hoy se cree que está integrado en el sistema subcortical de comportamiento visual (THOMPSON y MASSOPUST, 1960; THOMPSON, 1963; SPRAGUE, 1966, 1972; BERLUCCHI, 1972). GRAYBIEL (1972 y 1974) estudió las vías aferentes de esa región en el gato, citando al colículo superior como zona terminal.

CARPENTER y PIERSON (1973) demostraron que lesiones en núcleo de comisura posterior y sustancia gris central impedían los reflejos directo o consensual a la luz en gatos, cosa que no ocurría al lesionar otros núcleos de región pretectal; se pensaba, por eso, que era el más relacionado con impulsos oculomotores. GRAHAM (1976) apoya esa teoría demostrando que capas intermedias de colículo superior proyectan a ese núcleo en gatos.

RINVIK y cols. (1976) encontraron, en gatos, células marcadas en núcleo de comisura posterior, secundarias a inyección de HRP en colículo superior.

BERMAN (1977) combinó autorradiografía y HRP para estudiar

las conexiones del complejo pretectal, demostrando, en el gato, la proyección a capas superficiales de colículo superior ipsilateral.

ITOH (1977) estudió las proyecciones eferentes del pretectum en el gato por los métodos de FINK-HEIMER y de NAUTA-GYGAX, tratando de buscar un sustrato morfológico a los mecanismos de comportamiento visual y reflejos. Observó fibras terminando ipsilateralmente en colículo superior, en sus láminas I, III y IV. Las fibras de pretectum anterior terminaban en láminas II y III.

GROFOVA y cols. (1978), describieron proyecciones a colículo superior desde región pretectal, con HRP en gatos, citando núcleo de comisura posterior y núcleos pretectales, en general. EDWARDS y cols. (1979) estaban de acuerdo con las proyecciones desde esas estructuras, que especificaron como núcleos pretectal anterior, posterior y núcleo del tractum opticum.

TORTELLY (1981) señaló que enviaban proyecciones al colículo superior diferentes estructuras de la unión mesodiencefálica: núcleos pretectales medial, anterior y posterior; núcleo de la comisura posterior; núcleo del tractum opticum; sustancia gris central; formación reticular y sustancia negra. Encontraba una topografía ordenada en las proyecciones a colículo desde núcleo pretectal medial, anterior y posterior, núcleo de la comisura posterior y núcleo del tractum opticum.

Las proyecciones desde sustancia negra a colículo superior fueron descritas, por vez primera, por LLAMAS (1966) y luego, por LLAMAS y REINOSO-SUAREZ (1969), usando métodos de degeneración anterógrado en gatos.

GRAYBIEL (1978), haciendo un trabajo combinado de autorradiografía y HRP, en gatos, estudió de forma detallada, las proyecciones nigrotectales, afirmando que son más densas desde la parte reticular del mismo lado. Expuso el concepto de que la vía nigrotectal representaría la transferencia de información desde cortezas visuales a colículo superior, a través, de un escalón trans-estriado, haciendo analogía con lo que ocurre con lo que ocurre con las proyecciones visuales trans-pontinas o trans-olivares a cerebelo. Sugirió que la distribución columnar de esa proyección correspondía a registros verticales en colículo superior, según una organización retinotópicamente ordenada y trataba de dar consistencia por ese sistema de integración funcional en la motilidad ocular a los hallazgos clínicos de alteración oculomotora en enfermedad de Parkinson por DE JONG y cols. (1971) y por CORIN y cols. (1972).

Utilizando experimentos de ablación electrolítica REAVILL y cols. (1979) sugirieron que la vía nigrotectal no se encontraba bajo la influencia dopamínica a diferencia de lo que ocurría con el circuito nigroestriado.

EDWARDS y cols. (1979) han estudiado de forma global las aferentes subcorticales a colículo superior, con el método de

HRP, coincidiendo con GROFOVA y cols. (1978) en que las estructuras mesencefálicas que más densamente proyectan a colículo superior son sustancia negra reticular y núcleo parabigeminal.

En la actualidad, CHEVALIER y cols. (1981) han evidenciado la naturaleza gabaérgica de la proyección inhibitoria desde zona reticular de sustancia negra a colículo superior utilizando registros extracelulares y microiontoforesis. Concluyendo que el GABA es el transmisor inhibitorio de la proyección nigrotectal.

Las aferencias tectales provenientes de diferentes zonas de sustancia gris periacueductal, sobre todo de zonas perinucleares de núcleos de Cajal, Darkschewitsh, abducente, fueron estudiadas por métodos de degeneración (MACIEWICZ, 1975).

EDWARDS (1977), con HRP en gatos, describió aferencias al tectum desde sustancia gris periacueductal, sobre todo, de sus áreas perinucleares, dándoles un significado de control oculomotor.

Fibras comisurales interconectando ambos colículos superiores fueron descritas en el tectum opticum de diferentes vertebrados por KAPPERS y cols. (1936) con técnicas de degeneración. Seccionando la comisura tectal en gatos, SPRAGUE (1966) demostraba una alteración en el comportamiento visual, sugiriendo que la hemianopsia funcional completa causada por lesiones corticales unilaterales se debían parcialmente a inhibición del

colículo ipsilateral por el contralateral; inhibición normalmente regulada por la influencia facilitadora cortical. Descubrió el llamado "efecto Sprague" como una interacción entre corteza y colículo superior en el comportamiento de "guía" visual que ha sido confirmado por KIRVEL y cols. (1974) en ratas a las que hacían ablación de colículo superior; por SARAIRA y cols. (1976) en el opossum; por SHERMAN (1977) que describió las alteraciones en el campo visual secundarias a la ablación de colículo superior en gatos decorticados.

Sobre la naturaleza de esas conexiones son clásicos los trabajos de HOFFMANN y STRASCHILL (1970) que utilizando choques eléctricos en gatos demostraron la influencia predominantemente inhibitoria de las aferencias corticotectales sobre la descarga de neuronas en el tectum. La principal influencia del colículo superior contralateral sobre las respuestas visuales de las células tectales era, según ellos, también inhibitoria.

Se ha demostrado fisiológicamente (SCHILLER y KOESNER, 1971; SCHILLER y STRYKER, 1972; WURTZ y GOLDBERG, 1972; ROBINSON y JARVIS, 1974; SPARKS y cols, 1976; MOHLER y WURTZ, 1976) que hay descargas celulares selectivas en las capas profundas coliculares antes de movimientos de la sacudida ocular, siendo las capas superficiales de colículo las que reciben las aferencias retinianas corticales y de vía talámica. Concluían que la función de esa conexión podía ser la de mediar un efecto mutuamente supresivo entre los colículos, similar al mecanismo de inhi-

bición espinal recíproca que previene la acción del músculo antagonista.

GRAHAM (1977), con métodos de autorradiografía, describió la conexión intertectal en gatos. EDWARDS (1977) ha sido quien ha estudiado más detalladamente el origen, curso y terminación de esas fibras combinando las técnicas de HRP y autorradiografía en el gato. La localización de esas fibras coincidía según él, con la zona de representación de la cara y de la visión central en un área pequeña que afectaba, fundamentalmente a capas intermedias y profundas de colículo, donde se registraban respuestas a estímulos somáticos y visuales.

Anatómicamente, esa proyección ha sido confirmada en mamíferos por RAFOLS (1970), con autorradiografía en el oposum; por HARTING y cols. (1977) en macaca mulatta también con autorradiografía; por MAGALHAES-CASTRO (1978) y TORTELLY (1981) en gatos mediante HRP.

En el golden hamster la demostración anatomofisiológica de la vía tectotectal ha sido realizada por RHOADES y cols. (1981) que relacionaron el grado de conectividad intertectal con el de binocularidad en diferentes especies. Según ellos a más binocularidad en el colículo, más grado de conexión intertectal.

Todos estos hallazgos sugieren que las proyecciones comisurales pueden intervenir en la regulación de los movimientos de los ojos y de la cabeza.

La proyección parabigeminotectal fue descrita originalmente en tupaia glis por HARTING y cols. (1973), por métodos de degeneración anterógrada y confirmada en el gato mediante autorradiografía por GRAHAM y cols. (1976).

GRAYBIEL (1978) combinando las técnicas de autorradiografía y HRP, en gatos, encontró una organización topográfica en ese sistema de fibras, que relacionaba con los mapeos fisiológicos coliculares (LARRE y cols., 1974), sugiriendo una verdadera visuotopía en ese núcleo. La organización parabigeminotectal desde el punto de vista retinotópico ha sido estudiada en el oposum por MENDEZ OTERO y cols. (1980).

SHERK (1978, 79a y 79b) confirmó esa organización visuotópica fisiológicamente en gatos, viendo que diferentes células parabigeminales respondían a diferentes estímulos visuales; concluyó que el campo visual ipsilateral estaba representado en la parte rostral del núcleo, mientras que la representación del campo visual contralateral ocupaba las zonas central y caudal del núcleo. Todo eso sugiere la existencia de una retinotopía clara en núcleo parabigeminol y de una importante misión de ese núcleo en el procesamiento de los movimientos oculares a nivel colicular.

Los hallazgos de EDWARDS (1975) con autorradiografía de una proyección reticular a núcleo parabigeminol justificarían el papel de este último en los movimientos relacionados con atención-fijación. En cuanto a la naturaleza de esa vía los estudios

de esa vía los estudios de REUBI y CUENOD (1976), en pájaros, demuestran que se trata de una vía inhibitoria glicinérgica que podría ser muy importante en el procesamiento visual tectal.

POWELL y HATTON (1969) describieron una proyección densa desde colículo inferior a capas profundas del superior en gatos.

TARLOV y MOORE (1973) aportaron hallazgos similares similares especificando que la proyección terminaba principalmente en la parte lateral de las capas profundas de colículo superior.

EDWARDS y cols. (1979) concluyeron que en general las conexiones auditivas terminan en la parte caudal del colículo superior y su principal origen estaba en el sector rostral del núcleo externo del colículo inferior y en menos cantidad, en el pericentral. Ellos son los únicos que han descrito proyecciones aferentes desde otras estructuras auditivas: núcleo sagulum, del braquium del colículo inferior, periolivar y del cuerpo trapecoide. También son ellos los únicos que han descrito proyecciones desde núcleos catecolamínicos: locus coeruleus, rafe dorsal y núcleos parabraquiales; así como desde núcleos de formación reticular: gigantocelular, del puente oral y caudal: núcleo vestibular medial y núcleo prepósito del hipogloso.

KAWAMURA y cols. (1974) y EDWARDS (1977) describen, con HRP, en gatos la existencia de una conexión recíproca entre colículo y formación reticular.

Fisiológicamente, BAKER y cols. (1976) encontraron células

visuales en los núcleos del puente del gato.

BUETTNER-ENNEVES y cols. (1977) describieron fisiológicamente la actividad de formación reticular mesencefálica rostral en la motilidad ocular vertical.

GRAYBIEL (1977) estudió la formación reticular del puente en el gato autorradiográficamente y sugirió que era un centro de influencia sobre la coordinación de movimientos de los ojos y de la cabeza.

EDWARDS y cols. (1979) destacan la gran similitud histológica, anatómica y fisiológica que existe entre capas profundas de colículo superior y la formación reticular adyacente en él, pero no señalan neuronas marcadas en ellas después de inyectar HRP en colículo. Con el mismo método GROFOVA y cols. (1978) describieron esa proyección.

Mediante técnicas anterógradas (LASEK y cols., 1968; COWAN y cols., 1972) y retrógradas (KRISTENSSON y OLSSON, 1971). LA VAIL y LA VAIL (1972) y GRAYBIEL y HARTWIEG (1974) estudiaron las conexiones aferentes al complejo oculomotor. Son múltiples los trabajos sobre aferentes, pero no de eferentes.

DARIAN SMITH y cols. (1962) investigaron con registros fisiológicos la organización somatotópica existente en núcleo sensorial principal, núcleo oral del tracto espinal, núcleo interporal y del tracto espinal caudal, también estudiada por GORDON y cols. (1961).

BALAYDIER y MAUGUIERE (1978) inyectando HRP en colículo superior de gato describieron neuronas marcadas en complejo trigeminal (núcleo sensorial principal, sub-núcleo caudal y oral) contralaterales a la inyección y estudiaron además las restantes vías ascendentes somestésicas a colículo superior, encontrando también neuronas marcadas en núcleos de columna dorsal contralateral, sobre todo, en núcleo cuneatus.

WICKELGREEN (1971), DRAGER y HUBEL (1975) con experimentos neurofisiológicos en ratones y STEIN (1976) en gatos, han descrito, en las capas intermedias de colículo superior una organización somatotópica que registraban sobre la visuotópica.

Hoy, la función de esa vía somestésica a colículo superior no está clara, se piensa que el colículo superior puede generar respuestas motoras de cabeza y ojos secundarias a estímulos sensoriales. Informaciones somestésicas de receptores periféricos de cara y extremidad anterior pueden jugar un papel importante en la programación de esas respuestas.

Según el clásico esquema de GRAYBIEL (1973) el colículo superior puede ser una estación a lo largo de la vía somestésica a corteza. TASHIRO y cols. (1980) demostraron con autorradiografía aferencias tectales desde el núcleo sensorial del trigémino en el gato, con una distribución laminar.

También EDWARDS y cols. (1979) inyectando HRP en colículo superior describen neuronas marcadas en complejo trigeminal

(división magnocelular del núcleo trigeminal espinal alaminar) contralateral a la inyección. Describen células marcadas en núcleo principal y en el resto del complejo sensorial del trigémino, sugiriendo que la presencia de una organización somatotópica en capas intermedias de colículo superior es necesaria para la orientación somática y el comportamiento, de la misma forma que es necesaria una organización visuotópica en las capas superficiales para la orientación visual y el comportamiento consiguiente (STEIN y cols., 1976). Muchas células del colículo parecen capaces de captar información sobre la localización del estímulo, su velocidad y la dirección de su movimiento según experimentos fisiológicos (STEIN y cols., 1976). Esas células quizá son las que coordinan los movimientos de los ojos y de la cabeza.

HUERTA (1980) estudia la vía trigémino-colicular en el gato con autorradiografía y HRP. Inyectando Prolina-H₃ en subdivisión alaminar magnocelular de núcleo espinal del trigémino encuentra tinción contralateralmente en el centro de la división dorsoventral del estrato gris intermedio en un número más discreto en estrato gris profundo y no afecta al polo caudal de colículo superior. Encuentra la asociación más íntima entre transporte anterógrado y retrógrado a nivel de estrato gris intermedio.

La existencia de una vía espinotectal fue demostrada en el mono por POIRIER y BERTRAND (1955) y MEHLER y cols. (1960) y en

el gato por ANDERSON y BERRY (1959).

Mediante técnicas de degeneración, han descrito proyecciones desde núcleo cuneatus a colículo superior: en rata, LUND y WEBSTER (1967); en mono, KUYPERS y LAWRENCE (1967); en gato, KUYPERS y TUERK (1964).

ABRAHAMS y ROSE (1974) demostraron fisiológicamente que aferentes desde los músculos del cuello llegaban a colículo superior, donde junto con aferentes de músculos extraoculares y de retina, terminaban sobre células de origen del tracto tectoespinal; vía que justificaría en parte porqué el colículo superior puede participar en el control de los movimientos de la cabeza.

BALAYDIER y MANGUIERE (1978) tras inyectar HRP en colículo superior encontraban neuronas marcadas en las láminas intermedias IV y VII de REXED contralaterales a la inyección. En cuanto a núcleos de columna dorsal, describían neuronas a diferentes niveles de núcleos gracilis y cuneatus.

HENKEL y EDWARDS (1978) asociando técnicas de autorradiografía y HRP en gatos sugieren unas posibles zonas de conexión anatómica entre colículo superior y núcleo del nervio facial, a nivel de zona paralemniscal de cerebro medio, núcleo cuneiforme región perinuclear del III par, formación reticular dorsal y oliva superior. SPRAGUE y MEIKLE (1965) demostraron que lesiones en colículo causaban un marcado déficit en la orientación de la cola del gato.

BERKLEY y cols. (1980) utilizando técnicas de doble tinción en gatos, demostraron la existencia de proyecciones desde núcleos de columna dorsal y cervical lateral a tectum.

JANSEN y BRODAL (1954) utilizando método de Marchi, en gatos, estudiaron las proyecciones desde núcleos cerebelosos profundos, para ellos las de fastigio eran diferentes a las de dentado e interpósito, y solo las de los dos últimos llegaban a mesencéfalo.

JANSEN y JANSEN (1955) con método de degeneración concluyeron que los tres núcleos enviaban fibras a mesencéfalo y que unos 2/3 de ellas provenían del núcleo lateral.

RAND (1954) usando método de Marchi en monos, tras lesionar los núcleos cerebelosos profundos encontraba degeneración tectal. THOMAS (1956) confirmó esos hallazgos con método de Nauta.

THOMAS y cols. (1956) con métodos de degeneración argéntica detectaron en gatos conexiones, sólo desde el 1/3 caudal de fastigio a colículo superior.

COHEN y cols. (1958) con métodos de Marchi y Nauta, en gatos, concluyeron que los campos de proyección de fastigio, interpósito y dentado se sobreponían a diferentes niveles, entre ellos, en colículo superior.

WOOGD (1964) también con técnicas de degeneración en

gatos describió una superposición de las fibras de terminación de los núcleos cerebelosos en colículo superior.

ANGAUT (1970) usando métodos de degeneración argéntica en gatos señaló al núcleo interpósito posterior como uno de los núcleos cerebelosos que proyectaba a colículo superior. ANGAUT y BOWSHER (1970), con la misma técnica especificaron que la proyección fastigio-tectal sólo se realizaba desde la mitad caudal de fastigio. LAGO (1977), deducía, lesionando braquium conjuntivo en gatos que las fibras que llegaban a estrato gris intermedio de colículo superior lo hacían desde interpósito anterior y lateral.

EDWARDS y cols. (1979) con HRP, en gatos, encontraban neuronas en los tres núcleos cerebelosos profundos, bilateralmente en fastigio y sólo ipsilateralmente en dentado e interpósito posterior.

Como se puede observar, han sido muchos y contradictorios los trabajos publicados sobre las conexiones aferentes a colículo superior, en distintas especies y utilizando técnicas diversas. En algunos se ha utilizado el método de transporte axonal retrógrado de HRP, pero siempre para estudiar aspectos parciales de las conexiones aferentes a colículo superior. No se ha usado, en ningún caso, un método sistemático que permitiera estudiar todas las aferentes a colículo superior, detallando su topografía exacta tanto en el lugar de origen como en el de terminación.

Motivados por la creciente atribución de funciones a colículo superior (tanto como componente de la vía visual extrageniculada como en su papel en la organización de los movimientos de los ojos y cabeza), pensamos que era preciso un conocimiento lo más perfecto posible de sus conexiones aferentes desde prosencéfalo, tronco del encéfalo y retina, precisando la organización topográfica de estas proyecciones y las posibles interrelaciones de las procedentes de las diferentes estructuras. Exponemos en esta tesis las troncoencefálicas y cerebelosas.

Dada la gran sensibilidad del método del transporte axonal retrógrado de HRP, sobre todo, después de la introducción de las modificaciones de MESULAM (1978), hemos planteado nuestro trabajo con el uso de esa técnica en el gato, realizando inyecciones masivas y pequeñas y localizadas en los distintos cuadrantes del colículo superior y a diferentes profundidades.

Nos proponemos, de ese modo, detallar el origen de las aferentes troncoencefálicas y cerebelosas y su terminación en diferentes zonas y capas del colículo superior, precisando su distribución topográfica.

3. MATERIAL Y METODOS

3.1. CASUISTICA

Hemos operado 40 gatos adultos de ambos sexos, de peso oscilante entre 2,5 y 4 Kg., de los que hemos podido utilizar 30, los restantes o no han resultado positivos en cuanto a marcaje celular o la inyección no se encontraba en cóliculo superior. Inyectamos dos de esos animales en gyrus retrosplenialis, uno en hipotálamo y otro en geniculado, que nos sirvieron como control.

En tres animales, de los cuales uno recibió una inyección de 0,1 μ l. y los otros dos de 0,08 μ l. de solución de HRP, resultó impregnada la mayor parte del colículo superior. La máxima concentración de HRP quedó localizada en el sitio de la inyección. En uno de estos casos en que inyectamos en la parte posterior de colículo superior, la HRP difundió, discretamente, a colículo superior inferior. En otro caso, de inyección en zona anterior de colículo, la HRP se propagó a región pretectal. En el resto de los gatos, la cantidad de HRP inyectada fue de 0,04 μ l. y la inyección quedó limitada a colículo superior, excepto en un caso, en que la inyección, localizada medial y posteriormente, se extendió a sustancia gris periacueductal.

Usamos HRP (horseradish peroxidase, Sigma tipo VI) alta-

mente purificada, en toda nuestra casuística, diluida en agua destilada a una concentración del 50%.

3.2. TECNICA QUIRURGICA

3.2.1. Tipos de abordaje a colículo superior

Hemos utilizado tres tipos de abordaje a colículo superior. La vía de acceso ha sido siempre supra-tentorial y sub-occipital.

El primer tipo de abordaje (Técnica A) consistió en exponer el colículo correspondiente al lado de acceso e inyectar, en él, la HRP. Este abordaje solía conllevar la producción de necrosis y hemorragias de intensidad variable, sobre todo en el polo occipital, y aunque realizásemos su desplazamiento lo más delicadamente posible. Dada la estricta relación de corteza occipital con sistema visual e intentando mantenerla lo más íntegra posible, intentamos un segundo tipo de abordaje (Técnica B) que consistía en inyectar HRP en el colículo superior contralateral a la vía de acceso, pasando por debajo de la hoz del cerebro. Con esa técnica conseguimos integridad cortical en el gato 154, pero solamente conseguimos hacer inyecciones mediales en colículo, ya que no podíamos desplazar, lo necesario para hacer inyecciones laterales, la corteza medial contralateral.

Con ese último fin, pusimos en práctica la tercera técnica (Técnica C), que consistía en abordar el colículo superior, contralateral a la vía de acceso, por estereotaxia, incidiendo en

forma de cruz y pasando a través de la hoz del cerebro. El área afectada por el trayecto de la aguja quedaba restringida a corteza retrosplenial y la extensión de corteza lesionada en ese caso era mucho menor que con la técnica estereotáxica clásica. Al conseguir una zona de contaminación más pequeña, lográbamos disminuir la posibilidad de enmascarar los hallazgos.

Esta técnica planteaba problemas de contaminación con la HRP y de inyección en una zona colicular previamente establecida.

Comparando las tres técnicas descritas, concluimos que la mejor era la primera (Técnica A), ya que nos permitía una visión completa del colículo, pudiendo así inyectar la HRP a cielo abierto y en el lugar idóneo en cada uno de los casos, para conseguir fotografiarlo. Esta técnica, por las razones expuestas, es la que utilizamos en casi todos los gatos de nuestro material.

3.2.2. Acto quirúrgico

Utilizamos anestesia general en todos los gatos, administrada intraperitonealmente. El anestésico de elección fue el pentobarbital sódico (Nembutal Abbot), en solución al 3%, de la que inyectábamos 1 ml. por Kg. de peso. Esperábamos siempre que el animal se encontrase en el plano anestésico ideal, que valorábamos por la miosis de sus pupilas, antes de colocarlo en el aparato estereotáxico.

Rasurada la cabeza, practicábamos con bisturí, una incisión cutánea y aponeurótica longitudinal, desde el nivel de la sutura coronaria hasta la nuca. Aplicábamos, después, un separador auto-estático de Weitlaner para separar los dos bordes de la herida operatoria, procediendo entonces a incidir la inserción superior del músculo temporal y a separarlo de la calota, rebatiéndolo lateralmente. Tras desperiostizar la línea media, hacíamos una craniectomía parieto-occipital, mediante fresa de dentista y pinzas gubias de Olivecrona y de Leksell. La craniectomía se extendía desde la sutura coronaria hasta la unión de la calota con el tentorium que, en el gato, es osificado. Al mismo tiempo que realizábamos la craniectomía hacíamos hemostasia del diploe utilizando cera de hueso (Cera de Horsley). Incidíamos la duramadre en forma de H abatida (), rebatiendo la mitad anterior de la misma hacia adelante y, hacia atrás, su mitad posterior. Al rebatir la mitad posterior teníamos que seccionar una vena emisaria constante, usando los recursos disponibles para hacer hemostasia.

Usábamos el disector de Olivecrona para desplazar el lóbulo occipital, separándolo del tentorium. Para proteger la corteza occipital, en ese acto, colocábamos una capa delgada de algodón mojado entre el separador y la corteza.

Simultáneamente a la separación del lóbulo occipital, aspirábamos el líquido cefalorraquídeo que se expulsaba por la compresión. El terminal de aspirador lo fabricábamos nosotros

doblando al fuego una pipeta Pasteur de fino calibre, en ángulo de 120°, a 3 cm. de la punta.

A partir de ese momento comenzábamos a utilizar microscópio quirúrgico (Carl Zeiss), para ver, con más perfección, las estructuras profundas. La primera estructura que nos aparecía era colículo inferior y, separando un poco más, cisterna ambiens y colículo superior. Hasta ese momento la actuación quirúrgica era idéntica para los tres tipos de técnica de abordaje descritos, variando nuestra actuación en las etapas siguientes de acuerdo a la técnica empleada.

Técnica A

Para conseguir una visión completa del colículo superior, abríamos la cisterna ambiens con una aguja de inyección de fino calibre, con la punta doblada en ángulo recto. Colocábamos una pequeña bolita de algodón humedecido en el campo operatorio procurando, así, mantener desplazado el lóbulo occipital, conservando el acceso quirúrgico mientras preparábamos la solución de HRP en agua destilada al 50%.

La peroxidasa había sido pesada, antes de iniciar el acto quirúrgico, en balanza electrónica Mettler H-51.

Preparada la solución de HRP en un pocillo de cristal, la aspirábamos mediante una jeringuilla Hamilton de 1 ul., la misma que usábamos, para inyectar, en todos los casos. La inyección la realizábamos, después de quitar del campo la bolita de

algodón, en el sitio del colículo superior previamente establecido.

Técnica B

Visualizados los colículos inferior y superior homotópicos a la vía de acceso, levantábamos la corteza medial contralateral por debajo de la hoz del cerebro, descubriendo así el tercio medio del colículo superior contralateral, donde inyectábamos.

Técnica C

Expuestos los colículos inferior y superior ipsilaterales a la vía de acceso, hacíamos una incisión en cruz en la hoz del cerebro, abordando estereotáxicamente, a su través, el colículo superior contralateral, atravesando la corteza límbica del otro lado.

En el caso en que utilizamos la técnica B, en los dos casos de técnica C y en algunos casos de técnica A, sujetamos la jeringuilla al cabezal del aparato estereotáxico para inyectar. En los restantes casos en que seguimos la técnica A, efectuamos la inyección manualmente.

Para disminuir al máximo la efusión del marcador al espacio sub-aracnoideo esperábamos 2 ó 3 minutos, ya realizada la inyección, antes de sacar la aguja.

Terminábamos el acto operatorio haciendo la hemostasia necesaria y cerrando la herida operatoria, aunque la duramadre quedaba abierta. Dábamos unos puntos en músculo temporal y cerrábamos la piel en un plano, con sutura continua, utilizando Certix de algodón número "0".

Utilizamos abordaje directo en los casos de inyección en gyrus retrosplenialis y estereotáxico para las inyecciones en hipotálamo y en geniculado.

3.3. SACRIFICIO DE LOS ANIMALES

Tras un periodo de supervivencia variable, que osciló entre 43 y 50 horas, perfundíamos los animales bajo anestesia barbitúrica profunda, administrada por vía intraperitoneal.

Después de hacer una incisión tóraco-abdominal mediana y disecar la piel a ambos lados de ella, abríamos peritoneo y diafragma, cortando la parrilla costal por la línea axilar anterior para proceder luego a levantar el colgajo esterno-costal. Abríamos, después, el pericardio; separábamos aorta ascendente de arteria pulmonar pasando un hilo de lino alrededor de la primera. Pinzábamos la punta del corazón, seccionábamos el vértice del ventrículo izquierdo e introducíamos por la cánula rígida del sistema de perfusión, llegando en su introducción hasta aorta ascendente. Fijábamos la cánula a ese nivel anudando el hilo que habíamos colocado anteriormente alrededor de la aorta, al separarla de la pulmonar, dejando así fijo el sistema de

perfusión. Abríamos aurícula derecha para facilitar la salida de los líquidos de perfusión. Consegufamos limitar la perfusión a cabeza y miembros anteriores del animal, siendo así más rápida, pinzando la aorta descendente.

En los tres primeros gatos (142, 144 y 146), usamos el método de KARNOVSKI (1965), con las modificaciones introducidas por LLAMAS y MARTINEZ-MORENO (1974).

La técnica consistía en realizar primero un lavado del tejido cerebral con 400 ml. de suero salino, para eliminar la mayor cantidad posible de eritrocitos. Hacíamos pasar después, utilizando siempre el mismo sistema de perfusión, 400 ml. de una solución diluida de fijadores, compuesta de paraformaldehído (Trioximetileno, Carlo Erba) y glutaraldehído (Glutardialdehído, Merck), en una solución de buffer-fosfato (Dihidrogeno fosfato sódico hidratado - Fosfato bipotásico) 0,2 M. Las concentraciones de los fijadores eran de 2 y 2,5%, respectivamente.

Después, introducíamos 300 ml. de una solución de doble concentración, conteniendo los mismos fijadores, al 4 y 5%. En ambas soluciones el buffer era similar, con un pH de 7,2.

La duración del paso de esos líquidos era de unas dos horas. Procedíamos, luego, a decapitar el animal y a exponer los hemisferios cerebrales, en su totalidad, ampliando la craniectomía mediante pinzas gubias.

Colocábamos la cabeza del gato en el aparato estereotáxico, tallando el cerebro en dos bloques con un bisturí de doble filo colocado en el cabezal del aparato estereotáxico. Efectuábamos la talla del cerebro por delante del plano 4, límite anterior del colículo superior, situándose normalmente entre los planos 7 y 10.

Conseguidos los dos bloques, procedíamos a sacarlos del cráneo para continuar luego su procesamiento.

Utilizamos, en todos los demás gatos, la técnica de MESULAM (1978), que se diferenciaba de la anterior fundamentalmente en los líquidos de perfusión. El primer paso de líquido por el sistema de perfusión tenía como fin limpiar bien de eritrocitos el sistema vascular del encéfalo y consistía en pasar 150 ml. de suero salino. Introducíamos después en el sistema 2000 ml. de una solución única de fijador, que 1,25% de glutaraldehído y 1,00% de paraformaldehído en solución de fosfato buffer 0,1 M.

Cuidando, siempre, la perfección de la perfusión, vigilábamos que no entrase aire en el sistema entre uno y otro líquido.

Después de pasar el fijador, comenzaba el paso del último líquido de perfusión, una solución buffer de sacarosa, guardaba a 4°C, que contenía 10% de sacarosa en fosfato buffer 0,1 M.

El tiempo de perfusión de estos líquidos fue alrededor de 2 horas para el fijador y 1 hora para el buffer.

La sistemática usada para sacar el cerebro fue la misma del método anterior.

3.4. PROCESAMIENTO HISTOQUIMICO

Las reacciones histoquímicas tienen una relación trascendental con la mayor o menor capacidad de la HRP de catalizar una reacción de óxido-reducción entre un peróxido y un sustrato oxidable. Por tanto, muchas han sido las variantes de técnicas empleadas en este sentido.

En nuestro trabajo, usamos la técnica de GRAHAM-KARNOVSKI (1966) y la de MESULAM (1978), cuyas diferencias en el sistema de perfusión ya hemos expuesto, revisando ahora el sistema de procesamiento histológico en cada una de ellas.

Técnica de GRAHAM-KARNOVSKI

Los dos bloques obtenidos tras el tallado del cerebro se mantenían introducidos en una solución tampón de Imidazol, de 12 a 18 horas, siempre que no se pudieran cortar inmediatamente.

Para el proceso de corte, usábamos un microtomo de congelación graduado a 40 μ .

Recogíamos los cortes en cuatro pocillos. El primero contenía Imidazol con sacarosa al 20%; el segundo, Formol al 10%; el tercero, Imidazol con sacarosa al 20%, y el cuarto, Formol

al 10%.

El primer corte era recogido en Imidazol, el segundo en Formol, el tercero se despreciaba, el cuarto en Imidazol, el quinto en Formol, el sexto se despreciaba y, a partir del Séptimo, se iniciaba una nueva serie. Solamente cuando se alcanzaba la zona de inyección, se recogían todos los cortes sin despreciar ninguno y cuando aquélla terminaba, se retornaba al primer sistema de recogida.

Terminada la fase de corte, disponíamos de dos series de pocillos, pero solo usábamos para la reacción histoquímica el contenido de los pocillos de Imidazol (Nº. 1) que seguía las siguientes etapas:

a) Pre-incubación en Imidazol (sin sacarosa) y DAB (3.3, diamino-benzidina, Sigma) durante una hora y media.

b) Incubación en nuevo Imidazol con DAB y agua oxigenada al 30% (Perhydrol, Merck) en proporción de 30-50 ul/50 ml., durante media hora.

c) Lavado en Imidazol con sacarosa, permaneciendo ahí hasta la hora de montar.

Los cortes recogidos en Formol (2º pocillo) se montaban directamente para someterlos a una tinción de Nissl. Hacíamos esta tinción para identificar mejor las diferentes estructuras encefálicas, sobre todo en el momento de dibujar sus

contornos, ya que la primera serie quedaba muy ténuamente teñida.

Los cortes de los pocillos 3º y 4º se guardaban para utilizarlos en caso de que fallase el procesamiento de los dos primeros pocillos.

El montaje se efectuaba sobre portas previamente albuminizados, que después se guardaban en estufa hasta el día siguiente, a 37º C de temperatura.

Utilizábamos una variante rápida del método de Nissl para teñir los cortes del primer pocillo, con el objetivo de que las preparaciones quedaran más claras.

Finalmente, fijábamos los cubre-objetos sobre los portaobjetos con DPX.

Técnica de MESULAM

Obtenidos los dos bloques de cerebro, procedíamos a dejarlos en una solución de KARNOVSKI (si la perfusión no había conseguido la suficiente fijación del tejido) o en buffer (si ya tenía la consistencia deseada), a una temperatura de 4º C, hasta el momento de cortarlo.

Era cortado, normalmente, dentro de las 24 horas siguientes, en microtomo de congelación graduado a 50 u.

Recogíamos las secciones en una solución que se preparaba,

para obtener 1000 ml., de la siguiente forma:

- 300 gr. de sacarosa.
- 300 ml. de etileno-glicol.
- 500 ml. de fosfato-buffer 0,05 M (hecho por la disolución de 250 ml. de fosfato-buffer 0,1 M en 250 ml. de agua destilada).

Los cortes de cada bloque se recogían en cajas de plástico, conteniendo cada una dieciseis pocillos perforados en el fondo. El sistema de recogida consistía en guardar las dos primeras secciones en los dos primeros pocillos, despreciando los dos siguientes; volver a guardar otras dos en el tercero y cuarto pocillo, despreciando las dos próximas; continuábamos así hasta el décimosexto pocillo, en que empezábamos de nuevo la serie, hasta terminar el proceso de corte de cada bloque. Mientras cortábamos, manteníamos las cajas sobre hielo picado.

Recogíamos, sistemáticamente, todos los cortes afectados por la lesión, sin despreciar ninguno, en un pocillo aparte. Las secciones de ese pocillo se procesaban con DAB para la fiel evaluación de los límites de la inyección.

El contenido de los pocillos impares de cada caja se sometía a la técnica histoquímica. Las secciones de los pocillos pares se reservaban por si había un deterioro accidental de los primeros o para poder explorar, más a fondo, una zona de espe

cial interés.

Terminada la fase de corte, colocábamos los pocillos impares de ambas cajas en una bandeja metálica cuadrada con dieciseis agujeros. Encajábamos los pocillos en esos agujeros, teniendo dos series, casi idénticas, de secciones.

A continuación, la bandeja con los pocillos era sometida a tres baños de un minuto cada uno, en recipientes de vidrio-pirex, conteniendo solución de lavado. Esta consistía en una mezcla de 50 ml. de acetato-buffer pH 3,3 con 950 ml. de agua destilada.

Terminado el lavado, trasladábamos la bandeja con los pocillos a un recipiente con solución de incubación, colocado sobre un agitador. La solución de incubación consistía, básicamente, en alcohol etílico al 99%, acetato-buffer 0,2 M a pH 3,3, nitroferricianato sódico y TMB (tetrametil benzidina).

Manteníamos los cortes 20 minutos agitándose en esa solución, añadiendo, después, 7,5 ml. de agua oxigenada al 0,3%, agitándolos otros 20 minutos. Esta etapa del proceso tiene como finalidad reducir al máximo la formación de cristales artefactuales.

A continuación, pasábamos los pocillos por tres baños en solución de lavado de un minuto cada uno.

El montaje de las secciones se realizaba en porta-objetos,

previamente sometidos a un baño de gelatina al 2,5% y cromaluminio al 25%, en solución. Para montar, dividíamos los pocillos en dos series, de las que una se teñía y la otra solo se deshidratava. Dejábamos, luego, secar los cortes ya montados unas dos horas.

Las secciones que no iban a ser teñidas eran sometidas al proceso de deshidratación, que consistía en pasarlas sucesivamente por:

- a) Alcohol etílico al 99%, durante 15 minutos.
- b) Alcohol etílico al 99%, durante 15 minutos.
- c) Xilol, durante 5 minutos.
- d) Xilol, durante 5 minutos.

Los cortes destinados a tinción pasaban por las siguientes soluciones:

- a) Solución roja neutra durante 3,5 minutos.
- b) Agua destilada durante 15 segundos.
- c) Alcohol etílico al 70%, durante 15 segundos.
- d) Alcohol etílico al 95%, durante 15 segundos.
- e) Alcohol etílico al 99%, durante 15 segundos.
- f) Alcohol etílico al 99%, durante 15 segundos.
- g) Xilol, durante 1 minuto.
- h) Xilol, durante 10 minutos.

A continuación de esos procesos, colocábamos los cubreobjetos, utilizando DPX como adhesivo.

3.5. ESTUDIO DEL MATERIAL. VALORACION DE LAS REACCIONES HISTO- QUIMICAS.

Para el estudio de nuestro material, hemos seguido la sig-
temática que exponemos a continuación, variando pequeños deta-
lles según el método histoquímico utilizado en cada caso.

Primero, antes de iniciar el estudio propiamente dicho de
un animal, confirmábamos que el procesamiento fuese positivo.
Para ello, identificábamos la zona de inyección comparándola
con el sitio previamente establecido y, buscábamos células mar-
cadas con peroxidasa en sitios "claves", considerando como ta-
les los que sabíamos que proyectaban a la zona de inyección.

Estudiábamos al microscopio uno o más cortes de la estruc-
turasupuestamente inyectada, observando, a pequeños aumentos,
si había inyección y, a mayores aumentos, si había peroxidasa
a su alrededor.

Confirmada la existencia de inyección, buscábamos aquellos
cortes de estructuras "claves en que deberían existir neuronas
HRP positivas.

La estructura que solíamos tomar como referencia era sus-
tancia negra por ser una de las que envía mayor número de pro-
yecciones a colículo superior, como se puede constatat en los
hallazgos.

Si considerábamos "válido" el animal, pasábamos a estudiar

todos sus cortes, con minuciosidad. Recorríamos el corte, sistemáticamente, con el objetivo de 20 aumentos. Cuando encontramos una neurona marcada, la poníamos en el centro del campo y apuntábamos sus coordenadas microscópicas. Si encontrábamos más de una célula en el mismo campo, anotábamos también su cantidad. Examinada, al microscopio, toda una sección, llevábamos el portaobjetos a un proyector de mesa y la dibujábamos. El dibujo era lo más fiel posible, en lo que se refiere a detalles y accidentes (orificios vasculares, agujeros y arrugas del tejido, tractos de fibras, núcleos, etc.). Con ésto, lograríamos, posteriormente, una correcta localización de las neuronas positivas.

Terminado el dibujo, volvíamos a colocar la preparación en el microscopio y, usando el objetivo panorámico de 4X, nos orientábamos por las coordenadas apuntadas y señalábamos, con puntos rojos, las células en sus sitios correspondientes.

Tras usar las técnicas de GRAHAM-KARNOVSKI y la de MESULAM, pudimos observar diferencias importantes entre ellas.

Con la técnica de GRAHAM-KARNOVSKI, las células marcadas con HRP se tiñen de color marrón claro, ofreciendo, a veces, dudas en su identificación. Por esa razón, en muchas ocasiones, teníamos que utilizar campo oscuro para confirmar la presencia de una célula contrastada. Este método solía ser definitivo en su identificación, en virtud de la birrefringencia de los granulos del producto de reacción de la HRP.

Con la técnica de MESULAM, las células marcadas adoptaban un color azul oscuro, casi negro, contrastando con el fondo, azul o rojo, según la tinción. Además, eran menores las posibles dudas entre células marcadas y artefactos, haciendo innecesarios los recursos extras. Los artefactos que encontrábamos más frecuentemente eran hematíes fragmentados o cristales de ferricianuro, que se distinguían perfectamente de las células marcadas.

La técnica de MESULAM nos ofrecía, entre otras ventajas, una superior sensibilidad, marcando un número mayor de neuronas. Además, permitía ver, con mucho más detalle, las terminaciones axónicas y dendríticas y la forma del soma celular.

Los gatos en que usamos la técnica de MESULAM, aún con inyecciones muy pequeñas, tenían un número mayor de neuronas marcadas que los gatos en que usamos la técnica de GRAHAM-KARNOVSKI, a pesar de poseer estos últimos inyecciones más grandes.

Con la primera técnica (G-K), usábamos, sistemáticamente, el objetivo de 20X para estudiar las preparaciones, mientras que, con la segunda (MESULAM), podíamos estudiarlas con el objetivo de 10X y, en algunos sitios, incluso con el de 4X.

El estudio de los animales en los que usamos técnica de MESULAM fue mucho más cómodo y rápido que con la técnica de GRAHAM-KARNOVSKI.

La técnica de MESULAM permite, no solo el estudio del transporte retrógrado, sino también del anterógrado de la HRP. Nosotros no hemos valorado este último por limitarnos a estudiar proyecciones aferentes a colículo superior.

T A B L A I

PESO	SEXO	PESO	TIEMPO DE SU- PERVIVENCIA	HRP INYECTA- DA AL 50%	TOPOGRAFIA	ZONAS A ESTUDIAR
G-96	♂	4,0 Kg.	48 horas	0,04 µl.	Comisura intercolicu- lar inferior.	Tronco del encéfalo y cerebelo.
G-139	♀	2,6 Kg.	46 horas	0,04 µl.	NO INYECTADO	-----
G-142	♀	2,5 Kg.	48 horas	0,08 µl.	SGM-SGP Interm. (A+4)	Tronco del encéfalo y cerebelo.
G-143	♂	2,8 Kg.	48 horas	0,08 µl.	NO INYECTADO	-----
G-144	♂	2,8 Kg.	47 horas	0,1 µl.	SGM Interm. (A+4)	Tronco del encéfalo y cerebelo.
G-146	♂	3,0 Kg.	45 horas	0,04 µl.	SGM-SGP Lat. (A+3)	Tronco del encéfalo y cerebelo.
G-147	♀	2,8 Kg.	48 horas	0,06 µl.	NO INYECTADO	-----
G-149	♂	3,0 Kg.	48 horas	0,06 µl.	SGM Interm. (A+3)	Tronco del encéfalo y cerebelo.

(continúa)

T A B L A I (continuación)

CASO	SEXO	PESO	TIEMPO DE SUPERVIVENCIA	HRP INYECTADA AL 50%	TOPOGRAFIA	ZONAS A ESTUDIAR
G-153	♀	2,5 Kg.	46 horas	0,04 µl.	NO INYECTADO	-----
G-154	♂	2,9 Kg.	48 horas	0,04 µl.	SGM Medial (A+1)	Tronco del encéfalo, cerebelo, médula cervical, torácica y lumbar.
G-156	♀	2,6 Kg.	48 horas	0,06 µl.	SGM Medial (A+1)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-161	♂	2,9 Kg.	48 horas	0,06 µl.	SGS-SGM Medial (A+4)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-166	♂	2,0 Kg.	48 horas	0,04 µl.	SGM lat. (A+4)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-173	♀	2,6 Kg.	45 horas	0,04 µl.	SGM Interm. (A+3)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-174	♂	2,9 Kg.	45 horas	0,04 µl.	SGM Medial (A+1)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.

(continúa)

T A B L A I (continuación)

CASO	SEXO	PESO	TIEMPO DE SUPERVIVENCIA	HRP INYECTADA AL 50%	TOPOGRAFIA	ZONAS A ESTUDIAR
G-181	♂	2,8 Kg.	48 horas	0,04 µl.	SGM-SGP (llega a colículo inferior)	-----
G-191	♂	3,0 Kg.	45 horas	0,04 µl.	SGM lat. (A+4)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-193	♂	2,8 Kg.	46 horas	0,04 µl.	NO INYECTADO	-----
G-196	♂	2,6 Kg.	45 horas	0,02 µl.	NO INYECTADO	-----
G-207	♀	2,5 Kg.	49 horas	0,04 µl.	NO INYECTADO	-----
G-215	♀	2,5 Kg.	43 horas	0,1 µl.	Hipotálamo dorsal izquierdo.	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-218	♂	3,0 Kg.	47 horas	0,1 µl.	Núcleo geniculado lateral dorsal.	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-221	♂	2,8 Kg.	48 horas	0,04 µl.	NO INYECTADO (HRP en cristales)	-----

(continúa)

T A B L A I (continuación)

CASO	SEXO	PESO	TIEMPO DE SUPERVIVENCIA	HRP INYECTADA AL 50 %	TOPOGRAFIA	ZONAS A ESTUDIAR
G-226	♂	2,8 Kg.	48 horas	0,04 µl.	SGM Medial (A+1)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-228	♀	2,5 Kg.	44 horas	0,04 µl.	SGM Medial (A+1)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-236	♂	2,8 Kg.	46 horas	0,04 µl.	SGS (A+4) (A+1)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-242	♂	3,0 Kg.	48 horas	0,06 µl.	SGM Medial (A+4)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-245	♀	2,5 Kg.	42 horas	0,04 µl.	SGM Lateral (A+4)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-249	♂	2,8 Kg	46 horas	5 inyec. de 0,04 µl.	SGS (A+4) (A+1)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.

(continúa)

T A B L A I (continuación)

CASO	SEXO	PESO	TIEMPO DE SUPERVIVENCIA	HRP INYECTADA AL 50%	TOPOGRAFIA	ZONAS A ESTUDIAR
G-253	♀	2,5 Kg.	48 horas	0,06 µl.	NO HAY TRANSPORTE	-----
G-259	♂	2,8 Kg.	46 horas	0,06 µl.	SGM Interm. y Lat. (A+2)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-261	♀	3,0 Kg.	43 horas	0,06 µl. (0,04 - 0,02)	SGM Interm. (A+2)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-319	♀	2,5 Kg.	46 horas	0,04 µl.	SGM Interm. (A+2)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-321	♂	2,8 Kg.	48 horas	0,04 µl.	SGM Interm. y Lat. (A+2)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-322	♂	3,0 Kg.	47 horas	0,04 µl.	SGM Lateral (A+3)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.

(continúa)

T A B L A I (continuación)

CASO	SEXO	PESO	TIEMPO DE SUPERVIVENCIA	HRP INYECTADA AL 50%	TOPOGRAFIA	ZONAS A ESTUDIAR
G-324	♂	3,5 Kg.	46 horas	0,04 µl.	SGM Interm.anterior (A+3)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-325	♂	3,0 Kg.	46 horas	0,04 µl.	SGM Medial (A+3)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-328	♀	2,5 Kg.	47 horas	0,04 µl.	SGM Lateral (A+3)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-333	♂	3,0 Kg.	48 horas	0,04 µl.	SGM Interm. y Medial (A+2)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.
G-342	♂	3,0 Kg.	48 horas	0,04 µl.	SGM Interm. y Medial (A+2)	Tronco del encéfalo, cerebelo y médula cervical.

(continúa)

T A B L A II

CASO	TECNICA QUIRURGICA			TECNICA HISTOQUIMICA
G-96	Abordaje directo ipsilateral			Llamas - Martínez Moreno
G-139	Id.	id.	id.	Llamas - Martínez Moreno
G-142	Id.	id.	id.	Llamas - Martínez Moreno
G-143	Id.	id.	id.	Llamas - Martínez Moreno
G-144	Id.	id.	id.	Llamas - Martínez Moreno
G-146	Id.	id.	id.	Llamas - Martínez Moreno
G-147	Id.	id.	id.	Mesulam
G-149	Id.	id.	id.	Mesulam
G-153	Id.	id.	id.	Mesulam
G-154	Id.	id.	contralateral	Mesulam
G-156	Id.	id.	id.	Mesulam

(continúa)

T A B L A I I (continuación)

CASO	TECNICA QUIRURGICA			TECNICA HISTOQUIMICA
G-161	Abordaje estereotáxico contralateral			Mesulam
G-166	Id.	id.	id.	Id.
G-173	Id.	directo	ipsilateral	Id.
G-174	Id.	id.	id.	Id.
G-181	Id.	id.	id.	Id.
G-191	Id.	id.	id.	Id.
G-193	Id.	id.	id.	Id.
G-196	Id.	id.	id.	Id.
G-207	Id.	id.	id.	Id.
G-215	Id.	id.	id.	Id.
G-218	Id.	id.	id.	Id.

(continúa)

T A B L A II (continuación)

CASO	TECNICA QUIRURGICA	TECNICA HISTOQUIMICA
G-221	Abordaje directo ipsilateral	Mesulam
G-226	Id. id. id.	Id.
G-228	Id. id. id.	Id.
G-236	Id. id. id.	Id.
G-242	Id. id. id.	Id.
G-245	Id. id. id.	Id.
G-249	Id. id. id.	Id.
G-253	Id. id. id.	Id.
G-259	Id. id. id.	Id.
G-261	Id. id. id.	Id.
G-319	Id. id. id.	Id.

(continúa)

T A B L A I I (continuación)

CASO	TECNICA QUIRURGICA	TECNICA HISTOQUIMICA
G-321	Abordaje directo ipsilateral	Mesulam
G-322	Id. id. id.	Id.
G-324	Id. id. id.	Id.
G-325	Id. id. id.	Id.
G-328	Id. id. id.	Id.
G-333	Id. id. id.	Id.
G-342	Id. id. id.	Id.

4. H A L L A Z G O S

4. 1. DESCRIPCION DE LOS HALLAZGOS

Inyectando peroxidasa de rábano en colículo superior hemos observado la aparición de neuronas marcadas en diferentes estructuras troncoencefálicas, cerebelosas y de médula cervical.

Las estructuras marcadas son siempre las mismas para todos los tipos de inyección colicular, salvo pequeñas variaciones que describiremos a lo largo de este capítulo, lo que varía es la localización de las neuronas en cada una de esas estructuras.

Estudiaremos la posición de esas células marcadas en cada una de las estructuras, siguiendo una ordenación rostrocaudal, según su aparición en los planos correspondientes del atlas de REINOSO-SUAREZ (1961), y para cada una de esas secciones daremos preferencia a las estructuras dorsalmente situadas.

En cada estructura analizaremos la posición de las neuronas marcadas en relación a los tipos de inyección realizados en colículo.

Agrupando los gatos correspondientes a la misma zona de inyección en colículo y teniendo en cuenta que hemos hecho inyecciones a diferentes niveles en profundidad, podemos clasificar nuestro material de la siguiente forma:

	G-142
- Inyecciones masivas	G-144
	G-149

Nuestra valoración será de carácter cuantitativo global, relacionando primero las estructuras, unas con otras, para agruparlas según estén más o menos densamente teñidas. Así, podemos dividir las en:

1) Estructuras muy fuertemente marcadas (tienen más de 34 células teñidas. Hemos efectuado ese conteo neuronal sumando las neuronas marcadas de los planos del atlas de REINOSO-SUAREZ (1961) que comprende cada núcleo. Considerando, para ello, los cortes que más se parecían a esos planos tipo; en una secuencia aproximada de un corte por milímetro):

- Formación reticular mesencefálica.
- Colículo superior.
- Núcleos del Braquium del colículo inferior.
- Núcleo Parabigeminal.

2) Estructuras fuertemente marcadas (con un total comprendido entre 17 y 34 neuronas marcadas):

- Sustancia negra lateral.
- Núcleo Pretectal posterior.
- Sustancia gris central ipsilateral.
- Núcleo del tracto óptico accesorio dorsal.
- Núcleo central del colículo inferior
- Núcleo Sagulum.

3) Estructuras medianamente marcadas (entre 8 y 16 células marcadas):

- Núcleo de la comisura posterior dorsal.
- Núcleo pretectal anterior (pars compacta).
- Núcleo pretectal anterior (pars reticular).
- Sustancia negra reticular.
- Núcleo del tracto óptico lateral.
- Formación reticular del puente oral.
- Núcleo pericentral del colículo inferior.
- Núcleo externo del colículo inferior.
- Núcleo vestibular medial.
- Porción magnocelular del núcleo espinal del trigémino, alaminar.
- Formación reticular gigantocelular.
- Formación reticular magnocelular.
- Núcleo cuneatus medial.
- Núcleo gracilis.

4) Estructuras débilmente marcadas (tienen de 3 a 7 neuronas teñidas):

- Núcleo pretectal medial.
- Núcleo de la comisura posterior lateral.
- Sustancia negra compacta.
- Núcleo del tracto óptico medial.
- Sustancia gris central dorsal.
- Núcleo de la comisura del colículo inferior.

- Núcleos parabraquiales.
- Núcleo cuneiforme.
- Locus coeruleus.
- Núcleo reticular del puente caudal.
- Núcleo vestibular inferior.
- Comisura del colículo superior.
- Núcleo del tracto óptico accesorio lateral.
- Porción parvocelular del núcleo trigeminal espinal alaminar.
- Núcleo prepósito del hipogloso.

5) Estructuras muy débilmente marcadas (entre 1 y 2 neuronas marcadas):

- Sustancia gris central medial.
- Núcleo de Darkschewitsch.
- Núcleo IV par (patético).
- Núcleo intercalatus.
- Núcleo tegmentario dorsal.
- Núcleo marginal del braquium conjuntivo.
- División ventral del núcleo sensorial principal del trigémino.
- Núcleo central superior.
- Núcleo del rafe magno.
- Núcleos del cuerpo trapezoide.
- Núcleo del III par (motor ocular común).
- Núcleo del VI par (motor ocular externo).

- Núcleo dorsal del rafe medio.
- Núcleo reticular parvocelular.
- Núcleo del VII par (facial).
- Núcleo del rafe pálido.
- Núcleo reticular lateral.
- Núcleo cuneatus lateral.
- Núcleo del tracto solitario.
- Núcleo paramediano.
- Núcleo reticular ventral.
- Núcleo espinal laminar del trigémino.

En este último grupo queremos aclarar que la mayoría de las pocas neuronas que incluimos en los núcleos de los pares craneales se encuentran realmente en el espacio perinuclear, cosa ya demostrada en el gato en relación a la sinapsis de otras vías.

En la descripción individual de cada estructura, nuestra valoración cuantitativa se atiene a la posición de la inyección de HRP en cada cuadrante del colículo y en su centro (Fig. 1 y 2), comparando la zona en que aparecen las células marcadas y la cantidad en que lo hacen. Así, según los hallazgos, hemos dividido, en esta fase, nuestras inyecciones en:

- Inyecciones rostralaterales (Fig. 4).
- Id. rostromediales.
- Id. caudomediales.

- Inyecciones caudomediales (Fig. 3).
- Id. centrales.

Con respecto a las estructuras marcadas, suelen ser globalmente las mismas en todos los casos (Fig. 5-29), como ya hemos dicho, salvo en los casos en que la inyección quedó en capas superficiales del colículo, en que solamente aparecen neuronas marcadas en núcleos parabigeminales y núcleos del tracto óptico, y no aparecen en ninguna otra estructura.

En algún caso había variaciones individuales, que expondre mos en su momento.

Haciendo las agrupaciones pertinentes, pasamos a describir las características de nuestros hallazgos en cada una de las estructuras mencionadas.

REGION PRETECTAL

Como características generales, encontramos un claro predominio de proyección contralateral al área de inyección, en esa región, en los casos en que ésta se había realizado rostralmente en colículo. La proyección ipsilateral es más densa secundariamente a inyecciones caudalmente situadas.

Las neuronas secundarias a inyecciones laterales se sitúan en los núcleos más laterales de esa región, predominando en los núcleos más mediales las neuronas secundarias a inyecciones mediales.

En general, la bilateralidad de la proyección es más marcada en los casos de inyecciones mediales y en los de inyecciones centrales en colículo.

Analizaremos, ahora, por separado, los núcleos que componen esa región:

Núcleo pretectal medial

La proyección desde ese núcleo a colículo no es muy marcada. Es unilateral, del mismo lado de la inyección para las inyecciones caudales (Fig. 104 y 146), y del lado contrario para las inyecciones rostrales (Fig. 31 y 60). Solo observamos bilateralidad en los casos de inyección central (Fig. 179). No se observa una topografía especial en sentido mediolateral.

Núcleos de la comisura posterior dorsal

Tienen una proyección bilateral en todos los casos.

La mayor densidad de neuronas marcadas suele corresponder a casos de inyecciones caudales en colículo (Fig. 104, 105, 146, 147 y 148) y el mayor índice de bilateralidad a los de inyecciones caudomediales (Fig. 146, 147 y 148).

La proyección es preferente del mismo lado de la inyección cuando la inyección es caudal (Fig. 104, 146, 147 y 148) y del otro lado, cuando se trata de una inyección situada rostralmente en colículo (Fig. 31 y 60).

Las neuronas se sitúan más lateralmente en el núcleo en los casos de inyecciones laterales (Fig. 31, 104) que en los de inyecciones mediales (Fig. 60, 146 y 147).

En todos los casos las neuronas se sitúan, con preferencia, en los niveles más rostrales del núcleo (Fig. 30, 60, 104, 146, 179).

Las inyecciones centrales marcan neuronas bilateralmente en esos núcleos, sobre todo a niveles rostrales y con un claro predominio en el mismo lado de la inyección (Fig. 179, 180, 181, 182).

Núcleo de la comisura posterior lateral

La proyección de esos núcleos es también bilateral, siendo más densa para las inyecciones medialmente situadas (Fig. 60, 61, 62, 146, 147, 148), sobre todo para las mediocaudales (Fig. 146).

Las neuronas que encontramos después de inyecciones rostrales en colículo aparecen, preferentemente, en el núcleo contra lateral (Fig. 30, 31, 60 y 62). Después de inyecciones caudales las neuronas teñidas se encuentran más densamente en el núcleo ipsilateral, a nivel del polo caudal y siguiendo el borde medial del núcleo (Fig. 104, 105, 146, 147 y 148). Las neuronas del contralateral se sitúan bordeando su límite externo (Fig. 104, 146).

Secundariamente a inyecciones centralmente situadas la bi lateralidad es la regla, con algo de predominio ipsilateral y en el polo caudomedial y ventral del núcleo (Fig. 179-182).

Núcleo pretectal anterior

Incluye una parte reticular y una compacta.

Parte compacta

En sus niveles más rostrales, encontramos gran cantidad de neuronas que corresponden a inyecciones caudolaterales de situación en colículo ipsilateral (Fig. 104, 105 y 133). También a ese nivel tostral y en el núcleo contralateral a la inyección se encuentran las células secundarias a inyecciones rostrolaterales en colículo (Fig. 31).

Con algo de menor densidad aparecen neuronas lateralmente situadas en el núcleo ipsilateral a inyecciones rostromediales en colículo (Fig. 60).

No se observa bilateralidad en estos hallazgos y no aparecen células en esos núcleos secundarias a inyecciones caudomediales ni a inyecciones centrales.

Parte reticular

Tiene una proyección bilateral. Las neuronas secundarias a inyecciones rostrales en colículo se sitúan, de preferencia, en el núcleo contralateral, y a niveles caudales del mismo.

Llegando algo más rostralmente las de inyecciones mediales (Fig. 60-62) que las de inyecciones laterales (Fig. 31 y 32).

En el núcleo ipsilateral a la inyección aparecen, predominantemente, las neuronas de inyecciones caudales (Fig. 132), siendo en este caso más rostrales las correspondientes a inyecciones laterales (Fig. 104) que las correspondientes a inyecciones mediales (Fig. 147).

La mayor densidad neuronal ipsilateral corresponde a inyecciones caudolaterales (Fig. 104 y 105) y el mayor índice de bilateralidad lo encontramos en los casos de inyecciones rostrales (Fig. 31, 61 y 62), siendo más rostrales esas neuronas bilaterales (las menos numerosas) en las inyecciones laterales (Fig. 31) que en las mediales (Fig. 61 y 62).

RESUMEN

En núcleos pretectales anteriores, llegan a zonas más rostrales las neuronas secundarias a inyecciones laterales en colículo (Fig. 31 y 104).

Ocupando las de inyección caudolateral una posición más lateral (Fig. 104) que las de inyección caudomedial que se sitúan siguiendo el borde medial de esos núcleos (Fig. 147). La proyección contralateral, que es poco significativa, va a favor en esos niveles de las inyecciones rostrolaterales (Fig. 31).

Las neuronas de inyección rostromedial en los núcleos ipsilaterales adoptan una distribución difusa y bastante lateral (Fig. 60 y 61) y no se encuentran contralateralmente. No aparecen a ese nivel neuronas de inyección caudomedial.

A niveles caudales encontramos predominio de neuronas secundarias a inyecciones caudales, ipsilateralmente (Fig. 105 y 147), y de inyecciones mediales, contralateralmente (Fig. 62 y 148). Las correspondientes a inyecciones caudales se sitúan a niveles ventromediales (Fig. 105, 147 y 148) estando más dorso lateralmente situadas las correspondientes a inyecciones rostrales (Fig. 32, 61 y 62).

En la parte compacta contralateral solo encontramos neuronas secundarias a inyecciones rostrolaterales tanto a niveles rostrales (Fig. 31) como caudales (Fig. 32). No aparecen a niveles caudales del núcleo ipsilateral (Fig. 32) y sí a niveles rostrales del mismo (Fig. 31).

Las neuronas correspondientes a inyecciones centrales no aparecen en zonas rostrales de esos núcleos, solo hay alguna neurona caudalmente situada en parte compacta ipsilateral (Fig. 181).

En zonas caudales de la parte reticular en casos de inyecciones centrales hay una distribución de neuronas bilateralmente y de una forma bastante limitada a los polos ventromediales de los núcleos de ambos lados (Fig. 180-182).

Núcleo pretectal posterior

La mayor densidad de su proyección se encuentra en el núcleo ipsilateral y corresponde a inyecciones caudomediales (Fig. 147 y 148). También son abundantes ipsilateralmente las neuronas de inyecciones centrales (Fig. 180-182) y escasas las inyecciones rostrales (Fig. 32, 61 y 62) que son las que se sitúan más dorsolateralmente en el núcleo.

Contralateralmente a la inyección, la densidad neuronal sigue estando a favor de las inyecciones caudomediales (Fig. 147 y 148) que se sitúan bordeando ventromedialmente el núcleo.

Difusas entre ellas se sitúan neuronas secundarias a los restantes tipos de inyección, siendo las más escasas las de inyección caudolateral (Fig. 105) y adoptando, en general, las neuronas de inyecciones rostrales la posición más medial en el núcleo (Fig. 32 y 61).

Núcleos del tracto óptico

La proyección desde el núcleo medial es bilateral para todos los tipos de inyección, situándose más medialmente las neuronas secundarias a inyecciones mediales (Fig. 61, 147 y 148) y más lateralmente las de inyecciones laterales (Fig. 32). Lateralmente se ve aumentar en ambos lados la densidad de las neuronas correspondientes a inyecciones centrales, que constituirán la proyección más abundante desde el núcleo del tracto

óptico lateral (Fig. 180). Observamos en este núcleo una gradación topográfica de neuronas mediolateralmente. Se sitúan en el borde medial del núcleo las de inyección medial (Fig. 61, 62, 94 y 148) y en el borde lateral, las de inyección lateral (Fig. 32), situándose dispersas entre ellas las correspondientes a inyecciones anteriores (Fig. 61 y 62) e inyecciones centrales (Fig. 180), aunque se sitúan más dorsalmente las de inyecciones rostrales (Fig. 62) y más ventralmente las de inyecciones caudales (Fig. 148).

Aunque hay bilateralidad en todos los casos, la densidad es mayor en el mismo lado de la inyección en los casos en los que ésta es medial en colículo (Fig. 61 y 148), siendo mayor la densidad contralateralmente en los casos en los que ésta es lateral en colículo (Fig. 32).

Para las inyecciones centrales la bilateralidad demuestra claro predominio a favor del lado contralateral (Fig. 180).

FORMACION RETICULAR MESENCEFALICA

Las neuronas de inyecciones laterales en colículo se sitúan más rostralmente en ella, siendo, de preferencia, ipsilaterales las de inyecciones caudales (Fig. 104 y 105), y contralaterales, las de inyecciones mediales (Fig. 31).

La densidad neuronal ipsilateralmente está claramente a favor de las inyecciones caudolaterales a niveles rostrales

(Fig. 104-106), aumentando la proyección caudomedial a niveles inferiores aunque se encuentra siempre en menor cantidad (Fig. 152-154).

La proyección contralateral corresponde a inyecciones laterales y de preferencia rostralaterales (Fig. 31-33), en sus niveles más rostrales, aumentando la cantidad de neuronas secundarias a inyecciones mediales a niveles caudales (Fig. 64-68).

La densidad celular que en los cortes rostrales tiene un claro predominio ipsilateral (Fig. 61 y 104), se iguala a niveles medios y caudales (Fig. 66-68). A esos niveles se encuentra el fuerte de la proyección debida a inyecciones centrales, cuya densidad es muy parecida ipsi y contralateralmente (Fig. 184 y 185).

En los casos de inyección lateral (caudolateral) las neuronas se extienden en el núcleo ipsilateral, ventrolateral y dorsolateralmente, siendo masiva su densidad, sobre todo, en el polo más dorsal del núcleo, a sus niveles rostrales (Fig. 106).

Las neuronas secundarias a inyecciones caudomediales aumentan en número caudalmente y se extienden en dirección mediolateral dorsoventralmente (Fig. 151-154).

Las neuronas correspondientes a inyecciones rostrales se sitúan dispersas en la zona central del núcleo extendiéndose

lateromedialmente en dirección dorsoventral, situándose más laterales las de inyección lateral (Fig. 33-35) y más medioventrales las de inyección medial (Fig. 63-66).

Las de inyecciones centrales ocupan una posición dorsomedial en el núcleo en las zonas más rostrales (Fig. 183), extendiéndose lateralmente en las zonas caudales en que la proyección es más densa (Fig. 184 y 185).

Las neuronas que se sitúan en la zona más caudal del núcleo corresponden a inyecciones centrales (Fig. 186) y caudales en colículo (Fig. 158).

En el núcleo contralateral, dominan en los niveles más rostrales las neuronas de inyecciones rostromediales, que se sitúan mediolateralmente en dirección ventrodorsal (Fig. 61 y 63). A niveles más caudales, en que aparecen neuronas de otros tipos de inyección, adoptan la posición más lateral en el núcleo (Fig. 65-68). Por dentro de esas neuronas se sitúan las de inyecciones caudolaterales (Fig. 106) y centrales (Fig. 183-185), siendo las más mediales las correspondientes a inyecciones caudomediales (Fig. 151, 152 y 155). Las de inyección rostromedial siguen una distribución difusa lateromedialmente en la zona más ventral del núcleo (Fig. 64-68).

La proyección central es la que se encuentra en la zona más caudal del núcleo (Fig. 185 y 186) junto a alguna neurona de inyección rostral en colículo (Fig. 36 y 69).

SUSTANCIA NEGRA

Hemos considerado sus tres divisiones: compacta, reticular y lateral.

Las aferentes a colículo desde esta estructura son bilaterales para todos los tipos de inyección, aunque su mayor densidad corresponde a inyecciones rostrales y más aún a las rostromediales (Fig. 62). En general, la proyección es siempre mucho más abundante en el lado de la inyección.

Las inyecciones rostrales en colículo marcan neuronas en sustancia negra del mismo lado (Fig. 30 y 60) a niveles más anteriores que las inyecciones caudales (Fig. 104 y 147). Solo en aquéllas aparecen neuronas en la división central de sustancia negra, en el lado ipsilateral (Fig. 60); no aparece ninguna neurona contralateralmente. La proyección más clara desde esa porción de sustancia negra es secundaria a inyección rostromedial en colículo (Fig. 60).

Contralateralmente

Las células secundarias a inyecciones rostrolaterales y centrales se sitúan en la porción reticular de sustancia negra, en su zona más rostral (Fig. 30 y 179). Situándose más caudalmente las correspondientes a inyecciones rostromediales que se colocan preferentemente en la porción lateral de sustancia negra (Fig. 61, 62, 96, 97 y 98).

Ipsilateralmente

La densidad de proyección es mucho mayor. Las inyecciones rostrales en colículo marcan neuronas en las zonas más anteriores de sustancia negra. A nivel de parte compacta la proyección más densa corresponde a inyecciones rostromediales (Fig. 60). Predominan las células correspondientes a inyecciones laterales en los niveles más anteriores de sustancia negra (Fig. 30 y 104) y van aumentando las secundarias a inyecciones mediales a niveles caudales (Fig. 61, 62, 147 y 151). Observamos una topografía más difusa en sentido rostrocaudal para las células de inyecciones centrales (Fig. 179-184). En cuanto a la topografía mediolateral, encontramos neuronas marcadas tanto en parte reticular como en parte lateral en todos los casos. En las inyecciones laterales hay una distribución de neuronas de forma difusa en los niveles más anteriores de ambas partes (reticular y lateral) de sustancia negra (Fig. 30, 104, 105, 134 y 135), quedando concentradas las neuronas más lateralmente en los cortes más caudales (Fig. 32 y 106).

Para las inyecciones mediales y caudales la zona de distribución neuronal no llega tan rostralmente como en el resto y corresponde fundamentalmente a porción reticular; aunque también hay neuronas en porción lateral, son menos abundantes (Fig. 146 y 147).

Esas inyecciones caudomediales son las que tienen neuronas de forma más abundante, sobre todo en sustancia negra reticular

y también en sustancia negra lateral (Fig. 147-151).

El patrón de tinción celular consecutivo a inyecciones centrales es difuso tanto en sentido rostrocaudal como mediolateral (Fig. 179-184).

RESUMEN

En el lado ipsilateral dominan células de inyección lateral rostralmente (Fig. 30 y 104) y de inyección medial, caudalmente (Fig. 151 y 63). Son más rostrales en sustancia negra las neuronas secundarias a inyecciones más rostrales en colículo (Fig. 30 y 60) y, más caudales, las caudales en colículo (Fig. 106, 151 y 152).

Hay más cantidad de neuronas teñidas en las inyecciones mediales (Fig. 147.-151 y 61-64) que en las laterales (Fig. 30-32 y 104-106).

Solo tienen células en la parte compacta las inyecciones rostrales (sobre todo rostromediales) (Fig. 60).

Hay más densidad neuronal en parte reticular en inyecciones mediales (Fig. 62 y 147-151) y más en porción lateral en inyecciones laterales (Fig. 30, 31 y 104-106).

La mayor cantidad de neuronas corresponde a inyecciones mediales y más a las caudomediales (Fig. 147-151) y la menor a las laterales (rostrolaterales) (Fig. 30-32).

En el lado contralateral encontramos neuronas correspondientes a todos los tipos de inyección pero en muy poca cantidad. Son más rostrales las secundarias a inyecciones rostrales (Fig. 30 y 61) que las caudales (Fig. 150 y 151). Corresponden fundamentalmente a zona lateral de sustancia negra, siendo las más abundantes las de inyecciones rostromediales (Fig. 61-64) seguidas por las de inyecciones rostrolaterales (Fig. 30 y 33).

Las células secundarias a inyecciones centrales siguen un patrón difuso rostrocaudalmente (Fig. 179, 181, 182 y 184).

SUSTANCIA GRIS PERIACUEDUCTAL

Ipsilateral:

La podríamos clasificar para sistematizar sus proyecciones en 3/3 considerando su extensión rostrocaudal. En el polo más rostral del tercio superior, considerando éste entre los planos -6 y -3 del atlas de REINOSO-SUAREZ (1961), encontramos neuronas correspondientes a inyecciones rostrolaterales en la parte dorsal de sustancia gris (Fig. 30 y 31), en la parte lateral son mediales y se sitúan más dorsales las de inyección caudomedial (Fig. 146) que las de inyección rostromedial que se sitúan más ventrales (Fig. 60).

En la zona medial de sustancia gris encontramos, sobre todo, neuronas de inyección rostrolateral (Fig. 32 y 33) y

alguna de inyección caudomedial (Fig. 149 y 150).

A niveles más caudales de ese tercio superior se ven aumentar el número de neuronas secundarias a inyecciones laterales, fundamentalmente, en la zona lateral de sustancia gris, situándose más rostralmente en ella las secundarias a inyección caudolateral (Fig. 106), que las de inyección rostralateral (Fig. 34 y 35) que junto a las de inyecciones centrales se sitúan en la zona más caudal del núcleo (Fig. 183 y 184).

En el tercio medio del núcleo (entre -3 y 0 del atlas) en la parte rostral, aparecen neuronas secundarias a inyecciones rostromediales, sobre todo, en la zona dorsal y lateroventral (Fig. 68 y 69) ocupando el centro de esa zona lateral las neuronas de inyecciones centrales (Fig. 185 y 186) y aumentando las secundarias a inyecciones caudolaterales en la zona ventrolateral (Fig. 108 y 109) y de las rostralaterales en la zona dorsolateral a medida que nos desplazamos caudalmente (Fig. 35-37).

En el tercio inferior del núcleo (entre 0 y -3 del atlas) se sitúan más rostralmente en el borde lateral las neuronas secundarias a inyecciones centrales (Fig. 187) ocupando a niveles más caudales el borde lateral las secundarias a inyecciones caudales (Fig. 111 y 158), situándose las de inyecciones rostrales en la zona dorsal y ventral de núcleo (Fig. 38 y 39).

Contralateral

En el tercio superior dominan las neuronas secundarias a inyecciones mediales en el polo más rostral (Fig. 73) apareciendo en mayor número neuronas de inyección caudomedial a niveles más caudales y aumentan en número, las células de inyecciones rostrales al acercarnos al tercio medio del núcleo en que dominan claramente las neuronas de inyección rostromedial que adoptan una situación dorsolateral y ventrolateral dejando libre la zona lateral central (Fig. 99).

A niveles rostrales del tercio inferior del núcleo aparecen con la misma distribución neuronas de inyecciones caudales y centrales (Fig. 190) siendo las más caudales en el borde ventrolateral del núcleo las neuronas de inyección rostral (tanto medial como lateral) (Fig. 42).

NUCLEO DE DARKSCHEWITSCH

Consideramos como pertenecientes al núcleo las neuronas marcadas perinuclearmente.

La proyección de esta estructura es débil, más marcada ipsilateralmente y se localiza sobre todo en su zona caudolateral secundariamente a inyecciones rostromediales (Fig. 31-33) y caudolaterales (Fig. 136).

COLICULO SUPERIOR

Su proyección es más densa ipsi que contralateralmente.

Las neuronas de inyecciones centrales se distribuyen de manera bastante uniforme bilateralmente en colículo (Fig. 183-187). A niveles rostrales predominan contralateralmente en la zona lateral del estrato superficial (Fig. 183). A niveles más caudales el predominio es ipsilateral de preferencia en estado gris intermedio y profundo (Fig. 185 y 186). También en la zona lateral del colículo, con esa misma localización aparecen neuronas a nivel medial contralateral que parecen continuarse con las de sustancia gris central en su parte dorsal (Fig. 186).

La proyección más densa ipsilateralmente corresponde a neuronas de inyección caudomedial, que ocupan una posición central y medial en colículo en sus zonas rostrales (Fig. 150 y 151) y se hacen centrales y laterales en cortes caudales (Fig. 153-156). Se sitúan superficialmente en las zonas más anteriores del colículo (Fig. 149 y 150), solo profundizan a estrato gris intermedio en la zona medial del mismo, a ese nivel (Fig. 151). Más caudalmente esas neuronas se lateralizan profundizando hasta estrato gris intermedio y profundo (Fig. 153-156).

Contralateralmente esas neuronas se encuentran, de preferencia, en la zona medial del colículo y sobre todo a nivel

del estrato gris intermedio (Fig. 149-151), aunque aparece también alguna neurona aislada en zonas laterales del colículo a nivel intermedio y profundo (Fig. 150 y 151).

Las neuronas de inyección caudolateral se sitúan centrales y mediales en colículo ipsilateral (Fig. 106-110); en el extremo caudal del colículo, lateralmente, y solo a ese nivel, alcanzan los estratos intermedio y profundo (Fig. 108-110) del mismo quedando más superficiales en los cortes más rostrales (Fig. 107).

Estas neuronas son escasas contralateralmente donde se sitúan en la parte lateral del colículo, ocupando el estrato gris superficial y, fundamentalmente, el intermedio (Fig. 106 y 109). No observamos neuronas de ese tipo en profundidad.

Las neuronas de inyección rostromedial ocupan los dos tercios rostrales del colículo ipsilateral (Fig. 65-68), situándose más laterales en sus zonas más anteriores (Fig. 65-66) y difundiéndose medialmente en sus cortes más posteriores (Fig. 67 y 68). La densidad de proyección superficial es la que domina anteriormente (Fig. 65) haciéndolo en estrato gris intermedio y profundo, caudalmente (Fig. 67 y 68).

La proyección correspondiente a inyecciones rostromediales es la dominante en el núcleo contralateral (Fig. 63-69). Se extiende a todos los niveles del colículo rostrocaudalmente, siendo más densa a niveles rostrales en que predomina en

la zona medial y superficial del colículo (Fig. 63), la proyección se hace dominante en estrato gris intermedio, lateralizándose a niveles más caudales del colículo (Fig. 65-69).

Encontramos neuronas de inyección rostralateral en las zonas más caudal del colículo ipsilateral (Fig. 37-39), ocupando estrato gris superficial y extendiéndose a los estratos profundos en las áreas más medial y lateral de esa zona del colículo, habiendo escasas neuronas en cortes rostrales, que se sitúan lateralmente y se extienden a estrato gris intermedio y profundo (Fig. 34-36).

En colículo contralateral esas neuronas se encuentran centralmente situadas en estrato superficial en los cortes muy rostrales (Fig. 33), extendiéndose mediolateralmente en estrato gris intermedio (Fig. 34-36), a ese nivel solo aparece alguna neurona a niveles profundos (Fig. 34 y 35).

Se sitúan esas células, lateralmente en estrato gris intermedio a niveles caudales del colículo (Fig. 36) y se colocan en el extremo medial del mismo en el polo caudal del colículo (Fig. 39).

COMISURA DEL COLICULO SUPERIOR

Encontramos neuronas secundarias a inyecciones mediales, estando, de ellas, las laterales (Fig. 64) más rostrales que las caudales (Fig. 153) y son las neuronas de inyecciones

centrales las que se sitúan en los niveles más caudales (Fig. 187).

NUCLEOS DEL TRACTO OPTICO ACCESORIO

División dorsal

La cantidad de neuronas es mucho mayor en estos núcleos en el mismo lado de la inyección.

La mayor cantidad de neuronas marcadas se observa secundariamente a inyecciones mediales, ocupando las de inyecciones rostrales una posición más rostral (Fig. 62) que las caudales (Fig. 152).

Hay una cierta topografía mediolateral. De inyecciones mediales en colículo resultan células teñidas más medialmente en núcleos del tracto óptico (Fig. 62-64 y 151 y 152) que de las inyecciones laterales (Fig. 33, 34 y 109). Limitando, así, los lados medial y lateral del núcleo las neuronas de inyección caudal. Las correspondientes a inyecciones rostrome-diales se sitúan más dorsalmente en el núcleo (Fig. 62 y 63) que las de inyecciones rostrolaterales (Fig. 33 y 34), que lo hacen más ventralmente. Difundidas entre ellas encontramos células secundarias a inyecciones centrales (Fig. 183-185).

Se observa predominio de tinción ipsilateral en todos los casos, salvo en los correspondientes a inyecciones rostro laterales en que parece haber más neuronas marcadas contrala-

teralmente (Fig. 33). El predominio en el lado contralateral de neuronas secundarias a inyecciones caudales en colículo es claro (Fig. 151 y 106) y es más abundante el número de neuronas en los niveles nucleares más rostrales. Parecen estar situadas, a ese nivel, más lateralmente, las neuronas correspondientes a inyecciones laterales en colículo (Fig. 106), estando las secundarias a inyecciones mediales más medialmente (Fig. 151) y adoptando las de inyecciones centrales posiciones dispersas entre ellas (Fig. 184).

División lateral

Es solo ipsilateral en los casos de inyecciones laterales (Fig. 33), con muy escasas neuronas teñidas en los casos de inyección caudolateral (Fig. 106). Esas neuronas son las que se sitúan más laterodorsalmente en el núcleo. Se colocan más medioventralmente las neuronas secundarias a inyecciones mediales en colículo, aparecen bilateralmente, aunque de forma más densa en el núcleo ipsilateral (Fig. 64, 65 y 152). Aparecen algo más rostralmente situadas las neuronas de inyecciones rostrales (Fig. 33 y 64) que las de inyecciones caudales, que lo hacen más caudalmente (Fig. 152).

RESUMEN

Las inyecciones mediales en colículo se siguen de pocas neuronas en esos núcleos que se sitúan solo ipsilateralmente

(Fig. 63 , 64 y 152).

Las inyecciones laterales se siguen de tinción bilateral aunque más densa en el lado de la inyección (Fig. 33 y 106).

Se sitúan más rostralmente en el núcleo las neuronas de inyecciones rostrales (Fig. 33 y 62), siendo más laterales las secundarias a inyecciones lateralmente situadas (Fig. 33 y 106).

Las inyecciones centrales tienen neuronas bilateralmente en el núcleo, aunque en poca cantidad y situadas en el tercio caudal del mismo (Fig. 184).

NUCLEO DEL TERCER PAR

Consideramos en él las neuronas perinuclearmente distribuidas. Su tinción es muy débil, encontrándose, sobre todo, alguna neurona de inyección central en su polo caudolateral (Fig. 184) ipsilateral. Aparece también alguna neurona de preferencia ipsilateral y localización perinuclear en el resto de los tipos de inyección (Fig. 34, 35, 65, 66, 100, 107, 108, 137, 152 y 153).

NUCLEO BRAQUIUM DEL COLICULO SUPERIOR

Ipsilateralmente predominan neuronas de inyecciones caudolateral a niveles rostrales y caudales (Fig. 107 y 110), quedando la zona central para las neuronas de inyección caudo

medial (Fig. 155). Las neuronas correspondientes a inyecciones rostrales tienen un predominio rostral cuando son rostrolaterales (Fig. 34) y caudal cuando son rostromediales (Fig. 68 y 69).

Las neuronas de inyección central tienen una posición central en el braquium de forma bilateral, muy limitada y que se extiende dorsoventralmente (Fig. 186).

Contralateralmente la proyección es mucho menos densa. Aunque todos los tipos de inyección tienen una distribución bilateral, la proyección más marcada corresponde a niveles medios del núcleo tras inyecciones rostromediales en colículo (Fig. 65-68).

Las neuronas de inyecciones mediales se sitúan más lateralmente en braquium (Fig. 66, 154 y 155) que las de inyecciones laterales (Fig. 34, 35 y 108) y es mayor también su extensión caudalmente (Fig. 69 y 156).

NUCLEO PARABIGEMINAL

Se observa una topografía clara en ese núcleo en relación a las inyecciones situadas medial o lateralmente en colículo. En todas ellas encontramos bilateralidad en la proyección (Fig. 138 y 139). Pero en las inyecciones mediales el predominio neuronal se halla en núcleo parabigeminal ipsilateral (Fig. 66-69 y 153-156), estando en el núcleo contralateral en

el caso de inyecciones laterales en colículo (Fig. 35, 36, 55, 107, 108 y 109).

La mayor densidad de neuronas corresponde a inyecciones situadas rostralmente, tanto mediales como laterales (Fig. 35, 36, 66-69). Las neuronas en esos casos están a niveles más rostrales del núcleo (Fig. 35, 36, 66 y 67) que las neuronas secundarias a inyecciones caudales en colículo, que además, están en mucho menor número (Fig. 110 y 156).

Las neuronas que encontramos después de inyecciones centrales en colículo, adoptan una topografía más difusa bilateralmente en los núcleos parabigeminales (Fig. 185 y 186).

RESUMEN

La mayor cantidad de neuronas marcadas corresponde a inyecciones situadas rostralmente en colículo (Fig. 35, 36, 66-69).

La mayor bilateralidad corresponde a inyecciones situadas centralmente en colículo (Fig. 185 y 186).

La proyección es fundamentalmente contralateral para las inyecciones situadas lateralmente en colículo (Fig. 35, 36, 107-109) e ipsilateral para las situadas medialmente (Fig. 66-69 y 153-156).

Las inyecciones rostrales muestran una proyección más

densa en cuanto a número de neuronas y más extensa topográficamente en sentido rostral (Fig. 35 y 36). Las neuronas de inyecciones caudales dan neuronas situadas en el núcleo más caudalmente (Fig. 110 y 157). Siguiendo las pautas expuestas, la proyección más significativa es la correspondiente a inyecciones rostrolaterales (Fig. 35 y 36) y la más débil la de inyecciones caudolaterales (Fig. 107-19).

La proyección de las inyecciones centrales guarda una bilateralidad uniforme, sin predominio a favor de ninguno de los núcleos y se sitúa en sus niveles mediocaudales (Fig. 185, 186 y 205).

NUCLEOS DEL RAPE

En el dorsal medial encontramos alguna neurona de inyección caudolateral (Fig. 110) y de inyección central a niveles rostrales e ipsilateralmente (Fig. 190).

NUCLEO DEL CUARTO PAR

Encontramos solamente alguna neurona correspondiente a inyección rostrolateral en colículo, ipsilateralmente (Fig. 36).

NUCLEO RETICULAR ORAL DEL PUENTE

Las neuronas teñidas siguen una distribución ventrolateral

y dorsolateral en los núcleos de ambos lados. Está claro el predominio de las neuronas de inyecciones laterales en el núcleo contralateral (Fig. 37-41 y 109-115) y de inyecciones mediales en el ipsilateral (Fig. 69-75 y 156-161).

Núcleo ipsilateral

En el polo rostral del núcleo solo aparecen neuronas de inyección medial, ocupando las de inyección caudomedial una posición dorsolateral (Fig. 157) y las de inyección rostrome-dial el límite ventromedial del núcleo (Fig. 70). A niveles más caudales aparece alguna neurona de inyección lateral que se sitúa en el límite dorsal del núcleo ocupando una posición más lateral en él las neuronas de inyección lateral (Fig. 40) que las de inyección medial (Fig. 70 y 73).

En el borde más ventral del núcleo las neuronas se sitúan lateromedialmente de forma ordenada: neuronas de inyección caudomedial (Fig. 159), de inyección central (Fig. 189 y 190) y de inyección rostral, respectivamente, ocupando estas últimas el polo más caudomedial y ventral del núcleo en que son más mediales las rostromediales (Fig. 70) que las rostrolaterales (Fig. 40).

Núcleo contralateral

En su zona más rostral aparecen solo neuronas de inyecciones laterales, que se sitúan siguiendo el borde lateral del núcleo ventrodorsalmente, siendo más ventrales las neuronas

de inyección rostralateral (Fig. 37-39) que las de inyección rostromedial (Fig. 69), que son más dorsales. La proyección de las inyecciones caudolaterales se hace muy densa en las zonas caudales del núcleo, sobre todo, en su zona dorsolateral (Fig. 113). Aparece en esos niveles también alguna neurona de inyección caudomedial y central, que se sitúan lateralmente a las neuronas rostromediales en el borde ventrolateral del núcleo (Fig. 159 y 189).

COLICULO INFERIOR

Contralateral

Hay en él muy poca cantidad de neuronas marcadas. La proyección dominante en el núcleo central es la correspondiente a inyecciones caudomediales (Fig. 159-161) y a inyecciones centrales (Fig. 188 y 206), que se sitúan preferentemente en el extremo dorsomedial y en el ventrolateral del núcleo.

En el núcleo externo la proyección más densa corresponde a inyección rostromedial (Fig. 73-75).

En el núcleo pericentral a niveles caudales encontramos neuronas de inyección medial y rostralateral (Fig. 41, 73 y 159).

Ipsilateral

El núcleo pericentral tiene una proyección densa que

corresponde, predominantemente, a inyección rostralateral (Fig. 37-40), pero también, aunque en menos cantidad al resto de inyecciones, adoptando una distribución difusa (Fig. 113, 159 y 160).

En el núcleo externo la proyección más densa es secundaria a inyección caudomedial (Fig. 157 y 158), seguida de la de inyecciones centrales (Fig. 187), distribuyéndose el resto de forma difusa.

El núcleo central tiene una proyección densa en sus niveles rostrales, que corresponde a inyecciones caudomediales (Fig. 157) y centrales (Fig. 187). Encontramos a esos niveles células de inyecciones caudolaterales distribuidas por el borde ventral del colículo en una banda que se extiende en él, lateralmente (Fig. 111). Las inyecciones rostralaterales tiñen neuronas en la zona vecina al núcleo pericentral que es donde son más abundantes, es decir, siguiendo la zona dorsolateral del colículo. Hay también alguna neurona en la zona dorsomedial del mismo (Fig. 37-39).

El centro del núcleo central queda libre de células marcadas, salvo en sus niveles más rostrales en que se encuentra un conglomerado de células que corresponden a inyección rostromedial (Fig. 70).

COMISURA DE COLICULO INFERIOR

Aparecen neuronas de inyección central (Fig. 188 y 189) y rostralateral (Fig. 38) fundamentalmente y alguna neurona de inyección caudomedial (Fig. 159).

NUCLEO SAGULUM

La proyección más densa de este núcleo se obtiene tras inyecciones mediocaudales en colículo (Fig. 157-159, 176 y 177). También corresponde a ellas la mayor bilateralidad y la mayor extensión de las neuronas caudalmente.

En todos los casos el predominio neuronal se encuentra en los niveles rostrales del sagulum, extendiéndose más en dirección caudal las neuronas secundarias a inyecciones situadas medialmente (Fig. 71 y 159). Las de inyecciones laterales quedan confinadas al polo más rostral del núcleo (Fig. 37 y 111).

La mayor bilateralidad y mayor densidad neuronal se observa secundaria a inyecciones medialmente situadas, siendo más manifiesta en las caudomediales (Fig. 157 y 158). En todas las inyecciones mediales domina la proyección de los núcleos ipsilaterales (Fig. 70, 71 y 157), dominando la de los contralaterales (aunque con mucha menor densidad neuronal) en los casos de inyecciones laterales (Fig. 111).

En los casos de inyecciones centrales la bilateralidad de la proyección es muy clara, llegando hasta los polos más

caudales en ambos lados. El número de neuronas que encontramos en ambos lados es mayor que en los casos de inyecciones laterales y se observa un ligero predominio neuronal en la zona rostral del núcleo ipsilateral a la inyección (Fig. 187).

NUCLEOS PARABRAQUIALES

Ipsilaterales

Dominan las neuronas marcadas tras inyecciones caudomediales en el lado ipsilateral, sobre todo, a niveles rostrales (Fig. 158 y 159), con predominio de las marcadas tras inyecciones laterales a niveles caudales; donde se sitúan las de inyecciones mediales más medialmente (Fig. 159) y más lateralmente las marcadas tras inyecciones laterales (Fig. 37, 39, 40 y 114).

Contralaterales

A niveles rostrales dominan claramente las neuronas marcadas tras inyecciones caudales (Fig. 112, 115, 140, 158 y 160) y centrales (Fig. 188 y 189), aumentando estas últimas a niveles más caudales, con las de inyección rostrolateral (Fig. 38).

NUCLEO CUNEIFORME

Ipsilateral

En la zona más rostral y en el polo dorsomedial del núcleo

aparecen neuronas marcadas tras inyección caudomedial (Fig. 159). A niveles más caudales esas neuronas se distribuyen mediolateralmente y constituyen la proyección más densa. Aparecen también neuronas de inyección central (Fig. 188) y caudolateral que se distribuyen por el borde lateral del núcleo (Fig. 112).

Las neuronas que llegan a niveles más caudales corresponden a inyecciones centrales (Fig. 190) y caudolaterales (Fig. 112).

Contralateral

Solo aparecen en él neuronas en su tercio medio, limitando el borde lateral del núcleo, corresponden a inyección rostralateral (estando éstas últimas en una posición medial) (Fig. 40 y 42).

NUCLEO INCERTO

Aparece alguna neurona de inyección central contralateral mente (Fig. 188) y alguna de inyección rostralateral ipsilateralmente (Fig. 41).

LOCUS COERULEUS

Aparecen neuronas tras todos los tipos de inyección a nivel ipsilateral, que a niveles caudales corresponden, sobre

todo, a inyecciones rostrales (Fig. 41 y 42).

Contralateralmente predominan las neuronas de inyección caudolateral (Fig. 114-116) y de inyección rostral (Fig. 40, 41, 73 y 74). Son más abundantes a niveles caudales del núcleo.

NUCLEOS TEGMENTALES

En tegmental ventral ipsilateral hay alguna neurona tras inyección caudomedial (Fig. 160). Encontramos alguna neurona tras inyección caudolateral en el núcleo tegmental dorsal ipsilateral (Fig. 112).

NUCLEO RETICULAR CAUDAL DEL PUENTE

En su extremo rostral solo aparece alguna neurona tras inyección caudolateral en el núcleo contralateral (Fig. 114 y 116) y tras inyección caudomedial y rostrolateral en el ipsilateral (Fig. 161-164 y 42-44). La situación de las neuronas es muy lateral ipsilateralmente y algo más central, contralateralmente.

En general, a diferencia de lo que ocurre, por ejemplo, en el complejo trigeminal en que hay un gran predominio de células correspondientes a inyecciones contralaterales en colículo, en los núcleos reticulares hay un claro predominio de proyecciones ipsilaterales.

En los cortes rostrales del núcleo reticular del puente caudal encontramos neuronas de inyección caudomedial que se sitúan en la zona más ventral del núcleo, tanto ipsi como contralateralmente (Fig. 161-163).

Ipsilateralmente, en los niveles más rostrales del núcleo, se encuentran células correspondientes a inyección rostralateral (Fig. 44), estando situadas más lateralmente, a ese nivel, las de inyecciones mediales (Fig. 77).

Hay predominio ipsilateral de células de inyecciones caudolaterales, tanto en el ángulo rostromedioventral del núcleo (Fig. 116), como en una zona algo más laterodorsal (Fig. 118). Las inyecciones centrales tiñen neuronas también ipsilateralmente y son las que se sitúan más ventrales y caudales (Fig. 195).

A niveles caudales del núcleo las células de inyecciones mediales se mantienen en una posición muy ventral tanto ipsi como contralateralmente. En el núcleo ipsilateral se localizan en el ángulo ventromedial las neuronas de inyecciones rostromediales (Fig. 78), teniendo gran predominio ipsilateral las correspondientes a inyecciones caudomediales que se sitúan medial, central y lateralmente (Fig. 164). Observamos que a medida que los cortes se hacen más caudales las células de inyecciones laterales que en los niveles más rostrales se situaban más ventralmente, se van colocando en zonas más dorsales (Fig. 118), dejando la primacía en situación ventral a

las de inyecciones mediales (Fig. 78). De las células teñidas por inyecciones laterales, ocupan niveles más dorsales y laterales en el núcleo las de inyección laterocaudal (Fig. 118) que las de inyección latero-rostral (Fig. 44'). Las inyecciones centrales y rostrolaterales tiñen neuronas que ocupan la porción más laterodorsal del núcleo contralateral (Fig. 193 y 44' y 56), estando situadas más ventral y medialmente en el núcleo ipsilateral (Fig. 44', 194 y 195).

En los niveles caudales del núcleo solo encontramos células de inyecciones centrales en la zona más ventral ipsilateralmente (Fig. 195) y contralateralmente alguna célula de inyección rostromedial en la zona lateroventral (Fig. 78) y alguna de inyección rostrolateral a niveles más mediodorsales.

NUCLEO MARGINAL DEL BRAQUIUM CONJUNTIVO

En él se observa alguna neurona correspondiente a inyección caudomedial (Fig. 159 y 160) y caudolateral (Fig. 114) ipsilateralmente. No hay células teñidas contralateralmente.

COMPLEJO TRIGEMINAL

División ventral del núcleo trigeminal sensorial principal

En el núcleo contralateral las inyecciones centrales tiñen neuronas lateral y posteriormente (Fig. 192), más medial y anteriormente a ellas se encuentran las correspondientes a

inyecciones laterales (Fig. 43, 44, 117 y 141), siendo las consecutivas a inyecciones mediales las más mediales, ventrales y anteriores (Fig. 76). A ese nivel no se encuentran neuronas correspondientes a inyecciones caudomediales.

Ipsilateralmente se observa alguna neurona secundaria a inyección laterocaudal en colículo en la zona más dorsal del núcleo.

En cortes algo más caudales encontramos contralateralmente células secundarias a inyecciones centrales (Fig. 207) y rostralaterales en colículo, colocándose las correspondientes a inyecciones centrales más laterodorsalmente. En el núcleo ipsilateral, a ese nivel, encontramos alguna neurona consecutiva a inyección caudolateral en colículo.

División magnocelular del núcleo trigeminal espinal alantinar.

En ella hay un gran predominio de células contralateralmente, siendo más rostrales las secundarias a inyecciones rostralaterales (Fig. 44), ocupan la zona central del núcleo las células correspondientes a inyecciones caudales, tanto mediales (Fig. 165) como laterales (Fig. 118).

Las células correspondientes a inyecciones centrales ocupan la porción más ventral del núcleo. En el borde más medial del núcleo encontramos alguna célula secundaria a inyección rostromedial (Fig. 78).

Ipsilateralmente encontramos un claro predominio de células secundarias a inyecciones centrales (Fig. 193). También encontramos alguna neurona consecutiva a inyección rostromedial en el borde más medial del núcleo (Fig. 77).

A niveles más caudales de esa zona magnocelular del núcleo contralateral las neuronas de inyecciones caudolaterales ocupan la porción más lateral del núcleo (Fig. 119 y 142), de limitándolo en ese borde y llegando en extensión hasta las zonas más ventral y más dorsal.

Las células de inyecciones caudomediales ocupan el polo ventromedial del núcleo (Fig. 165). Encontramos algunas células de inyección rostromedial en el límite interno de ese polo nuclear (Fig. 78).

Ipsilateralmente aparecen, a esos niveles, células secundarias a inyecciones caudomediales (Fig. 165), pero en mucha menos cantidad que las proyecciones contralaterales.

División parvocelular del núcleo

En sus niveles más rostrales contralateralmente sigue habiendo alguna célula de inyección caudomedial (Fig. 166). En el núcleo contralateral las células de inyecciones caudolaterales se sitúan en el borde externo del núcleo, limitándolo (Fig. 121), dejando el polo ventromedial para las células de inyección caudomedial (Fig. 166) y su límite medial para las

células de inyecciones centrales aunque solo en su borde más ventral (Fig. 197 y 198).

A niveles más caudales de esa porción parvocelular y en su polo dorsal aparece alguna neurona secundaria a inyección rostralateral y situada contralateralmente (Fig. 47).

Ipsilateralmente aparecen muy escasas neuronas en la zona centromedial del núcleo y que son secundarias a inyecciones coliculares laterales, tanto rostrales (Fig. 50), como caudales (Fig. 128).

En la parte más caudal del núcleo parvocelular se hace muy patente el predominio de las células consecutivas a inyecciones mediales, rostrales (Fig. 82 y 84) y caudales, quedando las caudales también más caudales en el núcleo y delimitando los bordes externo y ventral del mismo (Fig. 168, 171, 172 y 173). A esos niveles se pierden las neuronas situadas en el núcleo ipsilateral.

En la zona contralateral el número de neuronas disminuye también de forma marcada.

Núcleo trigeminal espinal laminar

Es difícil delimitar el principio de dicho núcleo. Considerando en éste la nomenclatura de CAJAL (1909), de OLSZEWSKI (1950) y de REXED en el gato (1952, 54), podemos decir que aparecen algunas neuronas de inyección rostromedial en el polo

dorsolateral de ese núcleo, a nivel de su zona intersticial (Fig. 88), y ya en la porción propiamente laminar (niveles más caudales) sigue apareciendo alguna neurona en la lámina gelatinosa siempre contralateral a inyecciones situadas caudomedialmente (Fig. 174 y 175).

A niveles ya medulares (muy inferiores), posible asta dorsal, se encuentran neuronas en la capa marginal que son secundarias a inyecciones mediales (Fig. 92 y 93) y se sitúan todas lateralmente, siendo más laterales las caudales. También se encuentra alguna neurona secundaria a inyección central en esa misma lámina, pero situada más medialmente (Fig. 204).

RESUMEN

Todos los tipos de inyección tienen neuronas a nivel trigeminal.

Hay un claro predominio de proyecciones contralateralmente.

La más densa proyección es a la porción magnocelular del núcleo trigeminal espinal alaminar.

Solo llegan a núcleo trigeminal espinal laminar (muy caudalmente) las proyecciones secundarias a inyecciones mediales en colículo y algunas de inyecciones centrales.

La topografía es clara a todos los niveles.

En el núcleo trigeminal sensorial principal ya hemos visto que la proyección ipsilateral es muy escasa y solo secundaria a inyecciones caudomediales en colículo.

En el núcleo contralateral se sitúan las proyecciones secundarias a inyecciones mediales más medialmente (Fig. 76), centrales las secundarias a inyecciones laterales (Fig. 43) y lateralmente las centrales (Fig. 192).

La topografía más clara es a nivel de la porción magnocefalular del núcleo trigeminal espinal alaminar.

En los cortes más rostrales las células secundarias a inyecciones laterales se sitúan en el centro y polo dorsal del núcleo (Fig. 118), siendo también centrales las consecutivas a inyecciones caudomediales (Fig. 163) y ocupan la zona ventromedial las centrales.

A medida que los cortes se hacen más caudales las células consecutivas a inyecciones laterocaudales van situándose en el límite lateral del núcleo, contorneándolo (Fig. 119) y las de inyecciones caudomediales se condensan en el polo ventromedial del núcleo (Fig. 165) estando limitadas medialmente en esa zona ventral por neuronas de inyecciones latero-rostrales y quedando libre de todo tipo de proyección el polo dorsomedial del núcleo.

En el núcleo ipsilateral las proyecciones son mucho menos densas, ocupando las de inyecciones centrales la zona central

del núcleo en los cortes más rostrales (Fig. 193) y las de inyecciones mediales, y más de las caudomediales, los cortes más caudales del núcleo, sobre todo, en su límite medial y en el polo ventral del mismo (Fig. 165).

En la porción parvocelular hay también muy pocas proyecciones ipsilateralmente, situándose las células de inyecciones mediocaudales en su polo ventral en los cortes más rostrales del núcleo. Las inyecciones laterales anteriores y posteriores tienen neuronas en la zona central del núcleo y en sus niveles caudales (Fig. 50, 124 y 125).

Contralateralmente aparecen neuronas preferentemente en las zonas caudales del núcleo, situándose en sus polos ventral y dorsal las células secundarias a inyecciones rostrolaterales (Fig. 47, 50 y 51) y ocupando la porción del borde externo del núcleo las células secundarias a inyecciones situadas mediales en colículo (Fig. 82 y 84).

A nivel de la zona laminar del núcleo no aparecen proyecciones ipsilaterales.

En la zona contralateral aparecen neuronas correspondientes a inyecciones mediales (Fig. 88). Las células secundarias a inyecciones caudomediales se sitúan en la porción intersticial del núcleo (cortes más rostrales), y en su borde dorsolateral (Fig. 174 y 175).

Aparece alguna neurona de inyección rostromedial en la

lámina gelatinosa del núcleo (Fig. 88), y a niveles ya medulares, en la zona del área marginal, encontramos una distribución topográfica, situándose las células de inyecciones caudomediales, lateralmente (Fig. 175), centrales las de inyecciones rostromediales (Fig. 93) y medialmente las centrales (Fig. 204).

NUCLEO CENTRAL SUPERIOR

Aparecen células de inyecciones laterocaudales ipsi y contralateralmente (Fig. 118).

NUCLEO DEL RAJE MAGNO

Las inyecciones caudomediales tiñen neuronas más dorsalmente que las caudolaterales (Fig. 117), que lo hacen más ventralmente, en la zona rostral del núcleo. A niveles más caudales aparecen células de inyecciones rostromediales y centrales, siendo las centrales más ventrales (Fig. 196-198) que las rostromediales (Fig. 82) y quedando sólo las neuronas correspondientes a inyecciones centrales en las zonas más caudales del núcleo (Fig. 198).

NUCLEO DEL RAJE PALIDO

Del mismo tipo de las del rafe magno son las neuronas que se encuentran en la zona más rostral de este núcleo. En general, no aparece ningún tipo celular en los niveles

caudales de ambos núcleos, salvo una neurona de inyección rostromedial que se encuentra a nivel del núcleo del rafe pálido, en su parte dorsal.

NUCLEO VESTIBULAR MEDIAL

En el núcleo contralateral se observa alguna neurona secundaria a inyección central a niveles rostrales (Fig. 198).

Las neuronas correspondientes a inyección caudomedial se sitúan en el borde ventromedial del núcleo contralateral, dorsales a la rodilla del facial (Fig. 166).

Las inyecciones rostrolaterales tienen neuronas bilateralmente a niveles más caudales (Fig. 47 y 48). En esa zona hay también alguna neurona de inyección central (Fig. 198 y 200).

Podríamos concluir que a niveles rostrales contralaterales aparecen neuronas de inyección central (Fig. 198) y caudomedial (Fig. 166), ocupando las de inyecciones rostrolaterales un nivel algo inferior y situándose, sobre todo, dorsomedial y bilateralmente (Fig. 47). Las inyecciones centrales tienen neuronas que se sitúan en la zona más caudodorsal del núcleo contralateral (Fig. 201).

Ipsilateralmente las proyecciones son mucho menos densas. En los cortes rostrales aparecen alguna neurona de inyección caudomedial, situándose por debajo de ellas las neuronas de inyección rostrolateral que ocupan el borde dorsal del núcleo

mediolateralmente (Fig. 47), encontramos también en la zona más dorsal alguna neurona de inyección rostromedial (Fig. 81). No aparecen neuronas en los niveles más caudales del núcleo a diferencia de lo que ocurría contralateralmente.

Es importante destacar que las proyecciones rostrolaterales se encuentran bilateralmente y que las caudomediales son solo contralaterales.

NUCLEO VESTIBULAR INFERIOR

El estudio de este núcleo revela que solo se encuentran neuronas de inyección caudomedial en el polo caudal del núcleo (Fig. 169 y 171) y que se sitúan dorsales y mediales a aquellas secundarias a inyección rostrolateral que ocupan el límite ventrolateral del núcleo (Fig. 52). En la zona más caudal contralateral aparece alguna neurona de inyección rostrolateral.

No se observa ninguna neurona ipsilateralmente ni a otros niveles del núcleo.

NUCLEO DEL CUERPO TRAPEZOIDE

Solo tienen neuronas contralateralmente las inyecciones caudolaterales. A niveles algo más caudales aparece alguna célula secundaria a inyección rostromedial en la zona dorsal y medial del núcleo ipsilateral.

NUCLEO ABDUCENTE

Hay alguna neurona en su zona dorsomedial contralateral a inyección rostromedial en colículo (Fig. 78).

NUCLEO RETICULAR PARVOCELULAR

A este nivel solo hay alguna neurona ipsilateralmente en la parte más rostral del núcleo, siendo las de inyección caudolateral más dorsomediales (Fig. 124) y las de inyección central ventrolaterales (Fig. 198).

Contralateralmente aparece alguna neurona de inyección central en los cortes rostrales, tanto dorsolateral como ventromedialmente (Fig. 198 y 200). A niveles caudales del núcleo se encuentra alguna neurona de inyección caudolateral dorsomedialmente (Fig. 125 y 126), estando más ventrolateralmente las de inyecciones rostromediales (Fig. 84 y 85), rostromediales (Fig. 49) y caudomediales.

NUCLEO RETICULAR GIGANTOCELULAR

Predominan también las células marcadas ipsilateralmente, que a su vez, dominan en el polo rostral del núcleo, situándose más dorsalmente en él las secundarias a inyecciones centrales (Fig. 197 y 198), ocupan una situación central y lateral las secundarias a inyecciones laterales rostrales (Fig. 46 y 47) y caudales (Fig. 79, 80 y 81), y se sitúan en la zona más

ventral del núcleo las de inyecciones caudomediales (Fig. 166 y 167).

En su localización, a medida que las neuronas se hacen más ventrales, se van desplazando también lateralmente, ocupando las neuronas más dorsales una posición más medial.

A niveles más caudales queda una proyección menos densa de células secundarias a inyecciones situadas anteriores laterales y mediales, estando situadas más medial y dorsalmente las de inyección rostromedial (Fig. 80 y 81). En la zona más caudal del núcleo quedan células secundarias a inyecciones laterales que se sitúan en la zona más dorsal del mismo (Fig. 48 y 142).

RESUMEN

Las inyecciones centrales tienen neuronas en la zona más dorsal y medial del núcleo ipsilateral y a niveles rostrales del mismo (Fig. 197).

Las inyecciones anteriores en colículo ocupan una posición central en el núcleo y se desplazan lateralmente al hacerse más ventrales (Fig. 46, 47, 79, 80 y 81).

Es curioso que, en el polo rostral del núcleo se sitúan más ventral y lateralmente las neuronas de inyecciones rostromediales (Fig. 78), ocupando una posición intermedia entre



ellas las de inyecciones rostralaterales (Fig. 45 y 46) y las de inyecciones centrales (Fig. 197).

En cortes más caudales hay una especie de intercambio y se hacen más dorsomediales las neuronas de inyección rostromedial (Fig. 81 y 102) quedando las de rostralateral más ventrolateralmente (Fig. 47).

Las células secundarias a inyecciones caudales ocupan los niveles caudales también en el núcleo y están situadas ventrolateralmente y más rostralmente las correspondientes a inyección caudomedial (Fig. 166), siendo más caudales dorsolateralmente las de inyección caudolateral (Fig. 124); junto a estas últimas encontramos también alguna neurona secundaria a inyección rostralateral (Fig. 48).

Las proyecciones contralaterales son mucho menos densas que las ipsilaterales y su colocación sigue también una cierta sistemática, siendo más rostrales las neuronas secundarias a inyecciones anteriores (Fig. 46 y 47) y más caudales las de inyecciones posteriores (laterocaudal) (Fig. 124), y todas se hallan situadas en la zona dorsal del núcleo.

No obstante, en los cortes rostrales del núcleo hay alguna neurona de inyección central y caudomedial ocupando la porción ventromedial (Fig. 166). En los cortes más caudales hay también algunas células secundarias a inyecciones rostromediales y rostralaterales que se sitúan ventrolateralmente (Fig.

48 y 81).

NUCLEO MAGNOCELULAR

En este núcleo la proyección es más densa contralateralmente y a niveles rostrales. Son más rostromediales las células de inyecciones centrales (Fig. 196). Las de inyecciones rostromediales ocupan la zona lateral del núcleo a ese nivel (Fig. 79 y 80) y llegan hasta los niveles más caudales mediolateralmente (Fig. 81 y 82). Hay alguna neurona de inyección rostralateral en la zona rostromedial del núcleo (Fig. 47).

Ipsilateralmente las proyecciones son menos densas y parecen entrelazarse. A niveles rostrales se sitúan mediolateralmente las células de inyecciones rostromediales (Fig. 79), rostralaterales (Fig. 46) y caudolaterales (Fig. 122), y a niveles más caudales se invierten, situándose mediolateralmente las correspondientes a inyecciones caudolaterales, rostromediales y rostralaterales.

NUCLEO DEL SEPTIMO PAR

Hay una neurona en su zona más ventral contralateralmente secundaria a inyección rostralateral en colículo (Fig. 47).

NUCLEO RETICULAR LATERAL

Las inyecciones rostromediales tienen neuronas en los cor-

tes más rostrales del núcleo ipsilateralmente, tanto ventromedialmente, como dorsolateralmente (Fig. 81). Las inyecciones laterales quedan en la zona dorsolateral del núcleo, siendo las inyecciones caudomediales las más caudoventromediales en el mismo (Fig. 167).

Las inyecciones laterales tienen neuronas rostralmente en el núcleo contralateral, a nivel de su borde ventromedial (Fig. 48 y 128). Caudalmente, en el polo dorsolateral aparece alguna neurona secundaria a inyecciones caudomediales (Fig. 171).

NUCLEO CUNEATUS LATERAL

Aparecen neuronas de inyección caudomedial contorneando su límite dorsal a niveles rostrales contralateralmente (Fig. 168 y 171). No aparecen neuronas a niveles más caudales.

NUCLEO CUNEATUS MEDIAL

A niveles rostrales aparecen neuronas de inyecciones caudomediales y caudolaterales en el borde dorsal del núcleo contralateral (Fig. 168, 170, 172, 127 y 145), dejando el borde ventromedial para células de inyecciones rostromediales (Fig. 85, 86, 87, 90 y 91) y rostralaterales (Fig. 49, 53, 54 y 59), situándose las de rostromediales más ventrales (PGL). Solo llegan a niveles caudales las células secundarias

a inyecciones rostralaterales en la zona del ángulo ventromedial del núcleo (Fig. 54).

Ya a nivel medular siguen apareciendo neuronas de inyección rostral en el límite dorsal del núcleo, así como alguna neurona de inyección caudolateral, tipo éste que también se encuentra en lo que será el asta intermediolateral de la médula contralateral (Fig. 131).

Solo las proyecciones correspondientes a inyecciones rostralaterales son bastante significativas ipsilateralmente (Fig. 53). Hay alguna neurona en el límite ventromedial del núcleo, a niveles algo más caudales, correspondiente a inyecciones rostromediales (Fig. 86) y no se observa ningún tipo neuronal a niveles muy inferiores ni medulares.

NUCLEOS DEL TRACTO SOLITARIO

La proyección de estos núcleos se lleva a cabo bilateralmente desde inyecciones situadas rostralmente en colículo. Las inyecciones rostralaterales tienen neuronas en zonas más rostrales del núcleo y dorsolateralmente (Fig. 51). Siendo las de inyecciones rostromediales más caudales y ventromediales en el núcleo.

NUCLEO PARAMEDIANO

En este núcleo aparece alguna neurona de inyección cen-

tral contralateralmente (Fig. 203).

NUCLEO RETICULAR VENTRAL

Encontramos neuronas de inyecciones rostrales en la zona central del núcleo contralateralmente. En el núcleo ipsilateral aparecen solo neuronas secundarias a inyecciones caudomediales en colículo (Fig. 170). Esas inyecciones también tienen neuronas a ese nivel contralateralmente (Fig. 172).

NUCLEO GRACILIS

Solo presenta neuronas marcadas en sus niveles rostrales, correspondientes a inyecciones rostrolaterales contralaterales (Fig. 53) siendo más abundantes las de inyecciones rostromediales contralateralmente (Fig. 89, 91, 96 y 103), aunque también aparecen ipsilateralmente (Fig. 96).

NUCLEO PREPOSITO DEL HIPOGLOSO

Las proyecciones de este núcleo son más densas contralateralmente y en la zona más caudal del mismo. A niveles rostrales aparecen de forma salteada neuronas correspondientes a todos los tipos de inyección pero en poca densidad (Fig. 101). En los cortes caudales del núcleo es masiva la proyección correspondiente a inyección caudomedial (Fig. 167 y 178), habiendo también neuronas de inyección caudolateral en su borde ventral (Fig. 123 y 143). Esas neuronas se sitúan algo más

rostralmente que las correspondientes a inyecciones centrales que ocupan el polo más caudal del núcleo (Fig. 203).

La proyección ipsilateral es mucho menos marcada y corresponde también a inyecciones centrales en esa zona más caudal del núcleo (Fig. 203), siendo, pues, esa proyección bilateral. En ese núcleo ipsilateral aparecen neuronas de inyecciones rostrales mediales (Fig. 58) y laterales en forma dispersa rostrocaudalmente. Se encuentra también alguna neurona correspondiente a inyección central, pero no se observan proyecciones de inyecciones caudales.

La topografía como vemos, no guarda una sistemática global de acuerdo a los sitios de inyección, sino que es variable en cada una de las estructuras. Pero sí se pueden extraer algunas conclusiones de este material.

Las proyecciones desde trigémino, sobre todo, contralaterales (Fig. 15-29).

Las de formación reticular son de predominio ipsilateral (Fig. 5-24) a excepción de los magnocelulares que son más abun-

dantes contralateralmente (Fig. 18 y 19). Las de prepósito lo son también contralateralmente (Fig. 18-23).

Las inyecciones caudales son de gran densidad a nivel trigeminal y de prepósito (Fig. 119, 120, 130, 165 y 167).

Las inyecciones mediales en colículo, y sobre todo, las caudomediales son las que llegan a zonas más caudales de tronco y médula y lo hacen además de forma más densa.

Las inyecciones laterales tiñen neuronas, en general, de formación reticular, siendo densas y bilaterales las de inyección rostralateral a nivel de núcleos vestibulares, contralateralmente son siempre más patentes (Fig. 47 y 48).

Las inyecciones centrales parecen ser las que tiñen neuronas de forma más densa a nivel de núcleos del rafe y también más abundantemente junto a las inyecciones caudomediales, en núcleo trigeminal ipsilateral (Fig. 190, 193, 196, 198 y 165).

NUCLEOS CEREBELOSOS PROFUNDOS

En los animales en que la inyección había quedado superficial al estrato óptico, no aparecían neuronas marcadas en núcleos cerebelosos profundos. En los animales inyectados a nivel de estrato gris intermedio, encontrábamos células marcadas en todos los núcleos cerebelosos. El núcleo con más neuronas y más fuertemente marcadas era en todos los casos el

núcleo lateral contralateral (Fig. 19-22). En general, la tinción era constante en los núcleos contralaterales a la inyección y también en medial y lateral ipsilateralmente (Fig. 208 A, B, C, D y 209) y (Fig. 20, 21 y 23).

Las neuronas marcadas eran, en general de tamaño grande y mediano (22-34 u), aunque también encontramos también alguna neurona de pequeño tamaño (15-18 u) principalmente en la superficie ventrolateral del núcleo lateral.

Las inyecciones de 40 ul, con excepción de las rostrales en colículo, teñían las neuronas débilmente.

En las Inyecciones centrales en colículo, solamente la tercera parte de las células marcadas lo estaban fuertemente. La mayoría de las neuronas teñidas aparecían en núcleo lateral contralateral, sobre todo en su zona ventral, aunque también había alguna dorsalmente en su parte caudal. Solamente encontramos alguna neurona en núcleo interpósito anterior en dos animales. También encontramos neuronas marcadas en el polo caudal del núcleo fastigio, con una distribución bilateral. Las células teñidas en el núcleo fastigio ipsilateral se situaban, con preferencia, medialmente (Fig. 209).

Las inyecciones rostrales en colículo superior dan un mayor número de neuronas teñidas en los núcleos cerebelosos.

Las inyecciones rostrolaterales tienen neuronas fuerte-

mente en la parte ventrolateral del núcleo lateral contralateral (Fig. 210 B), son neuronas más rostralmente situadas que las de inyecciones centrales. También hay alguna a niveles más caudales y en una posición más dorsal (Fig. 208 A). Encontramos pocas neuronas marcadas en los núcleos interpósito anterior (Fig. 210 D), posterior (Fig. 210 C) y alguna en núcleo lateral ipsilateral (Fig. 210 E).

En el polo caudal del núcleo medial aparecen pocas neuronas débilmente teñidas, bilateralmente, con una situación predominantemente lateral en el núcleo.

Las neuronas en fastigio eran más abundantes en los casos en que la inyección se extendía a *stratum griseum profundum*.

Las inyecciones rostromediales en colículo tienen neuronas fuertemente, que se localizan ventrolaterorostralmente en núcleo lateral contralateral. Encontrábamos alguna neurona HRP positiva en la zona caudal y dorsal del núcleo. La topografía e intensidad de tinción en el núcleo lateral contralateral es muy similar al patrón consecutivo a inyecciones rostrales y laterales.

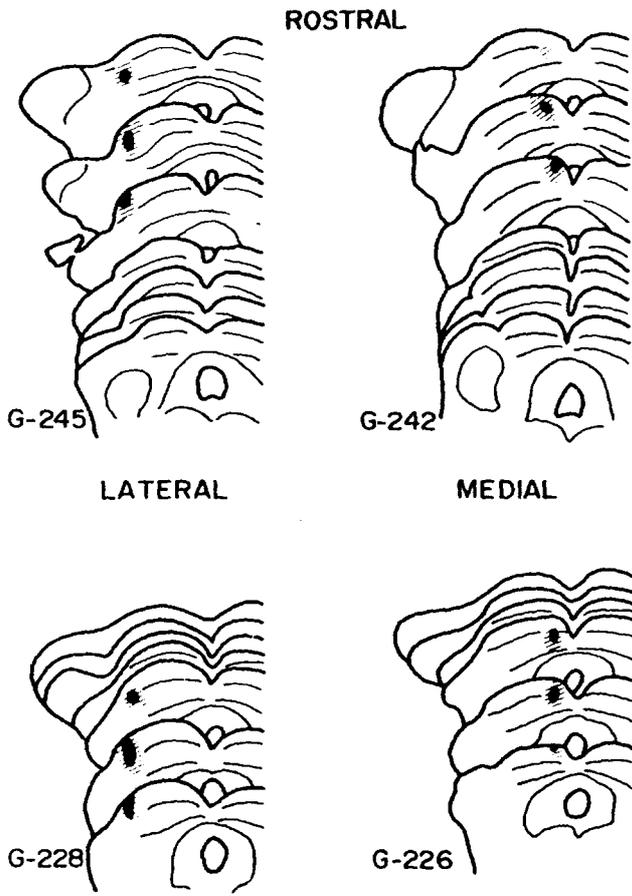
Encontrábamos alguna neurona marcada lateralmente en núcleo interpósito anterior contralateral y en menor número en la zona rostral y dorsolateral del núcleo interpósito posterior. Las neuronas teñidas bilateralmente en el núcleo medial están débilmente marcadas y se sitúan mediales en el polo

caudal de los núcleos (Fig. 208 B).

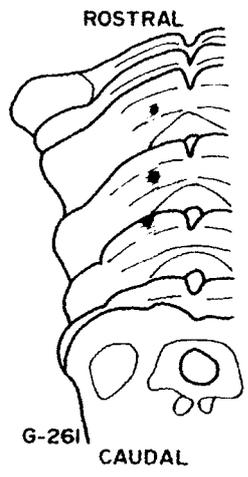
La mayoría se sitúan en núcleos medial y lateral contralaterales, principalmente en su mitad caudal. Encontrábamos pocas neuronas en la zona caudal del núcleo interpósito anterior contralateral y en el medial ipsilateral. Las neuronas bilateralmente teñidas en el polo caudal de los núcleos mediales se situaban lateralmente en ellos (Fig. 208 C).

Las neuronas teñidas secundariamente a inyecciones caudo-mediales (Fig. 210 A) en colículo superior aparecían caudal y ventralmente en núcleo cerebeloso lateral contralateral (débilmente marcadas) y en núcleo cerebeloso medial contralateral (Fig. 210 G). Observábamos alguna neurona medialmente en el polo caudal del núcleo medial ipsilateral (Fig. 210 F). Las neuronas fuertemente marcadas eran menos de 1/3 de las neuronas HRP positivas.

4. 2. FIGURAS



CAUDAL



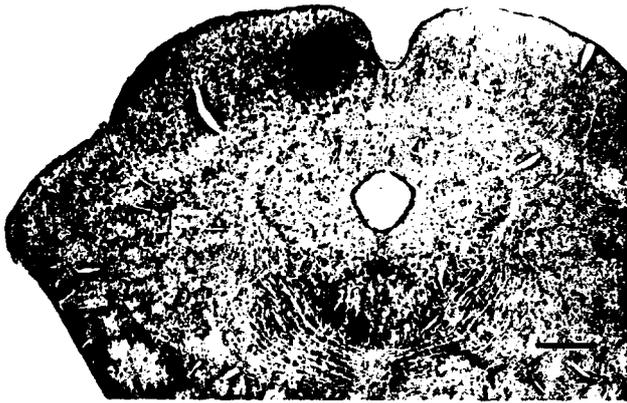
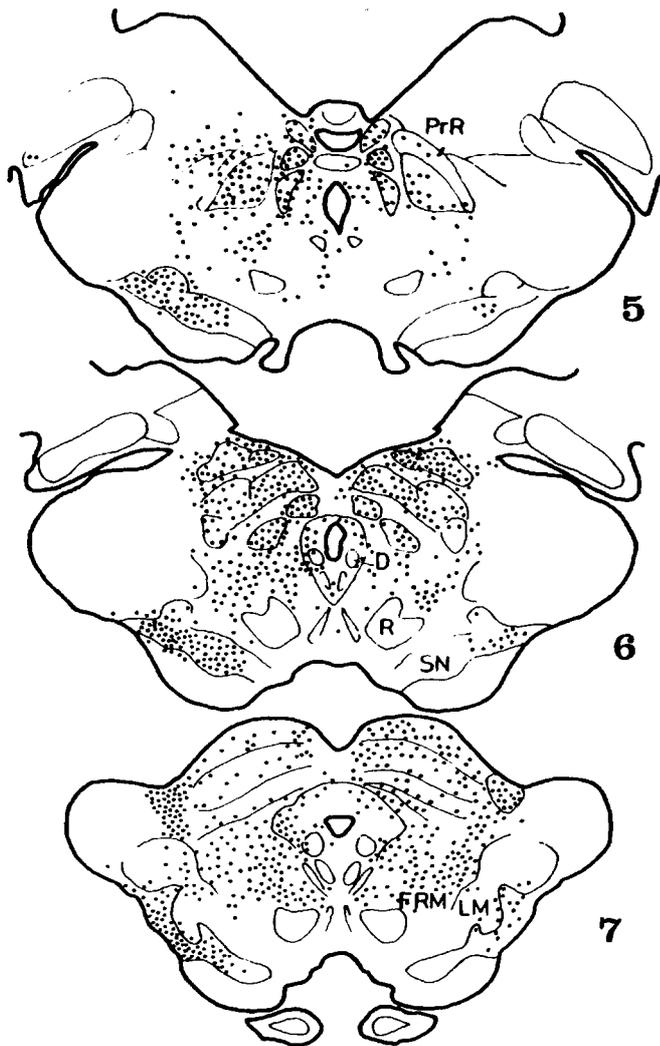
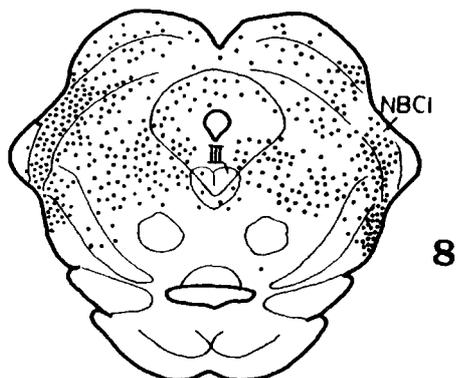


Fig. 3. Fotografía de inyección caudomedial en colículo superior. Caso 226.

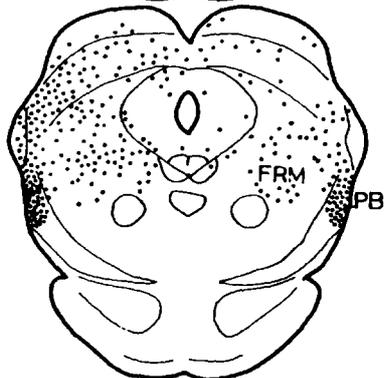


Fig. 4. Fotografía de inyección rostralateral en colículo superior. Caso 245.

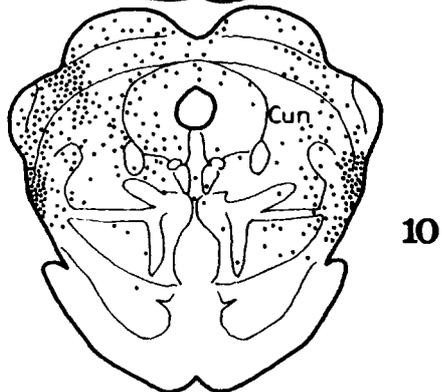




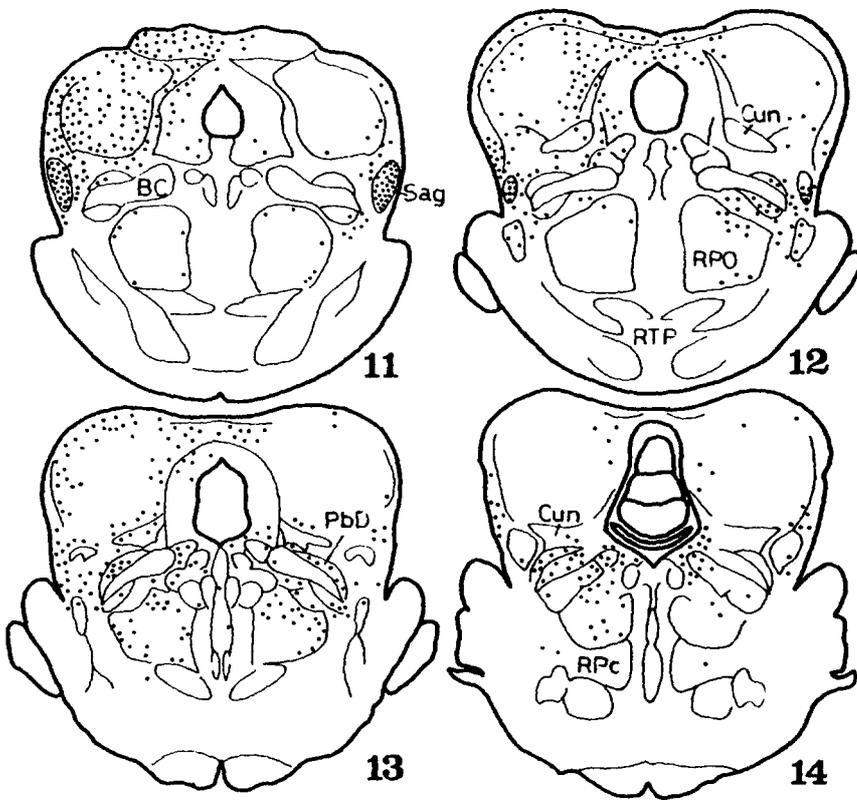
8

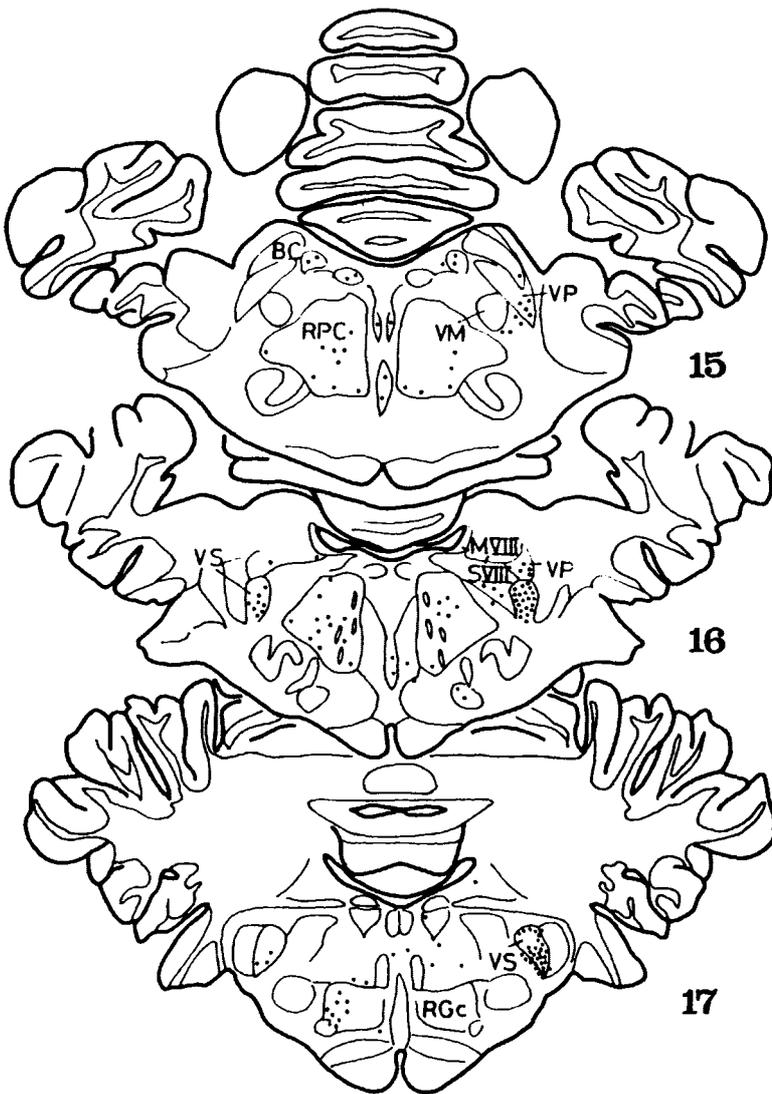


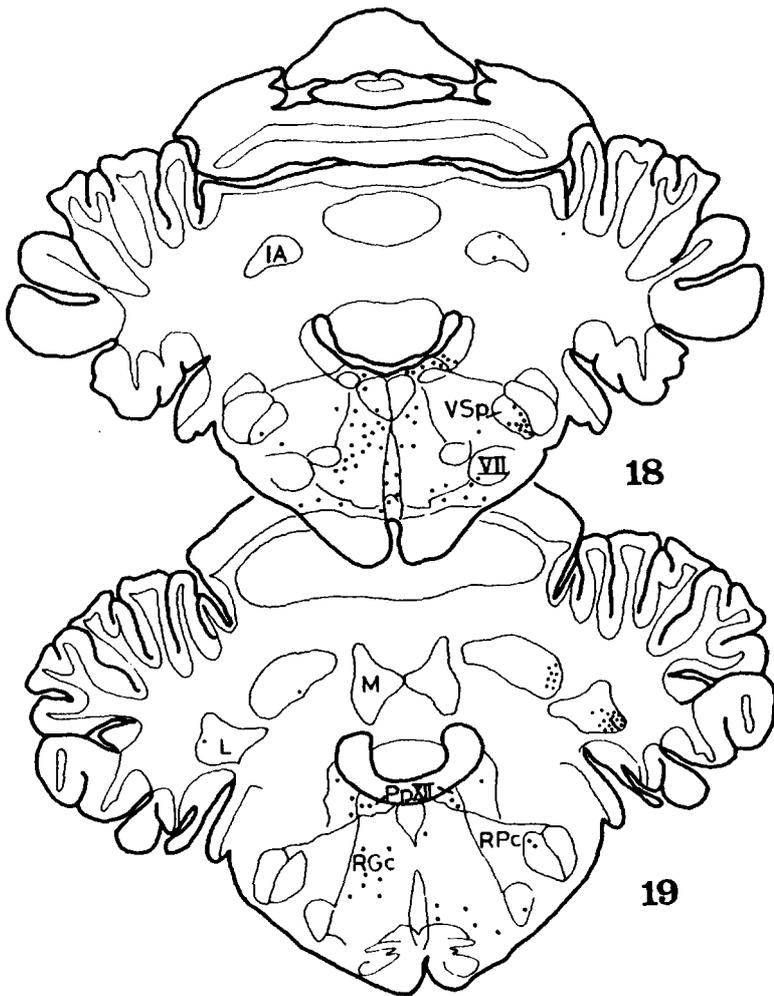
9

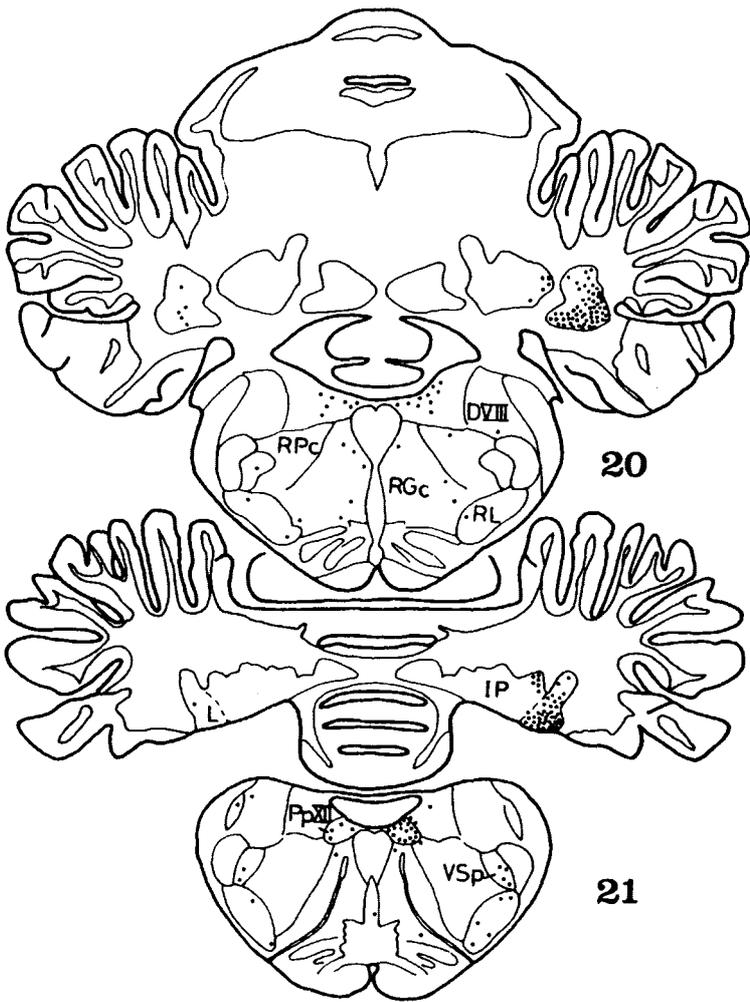


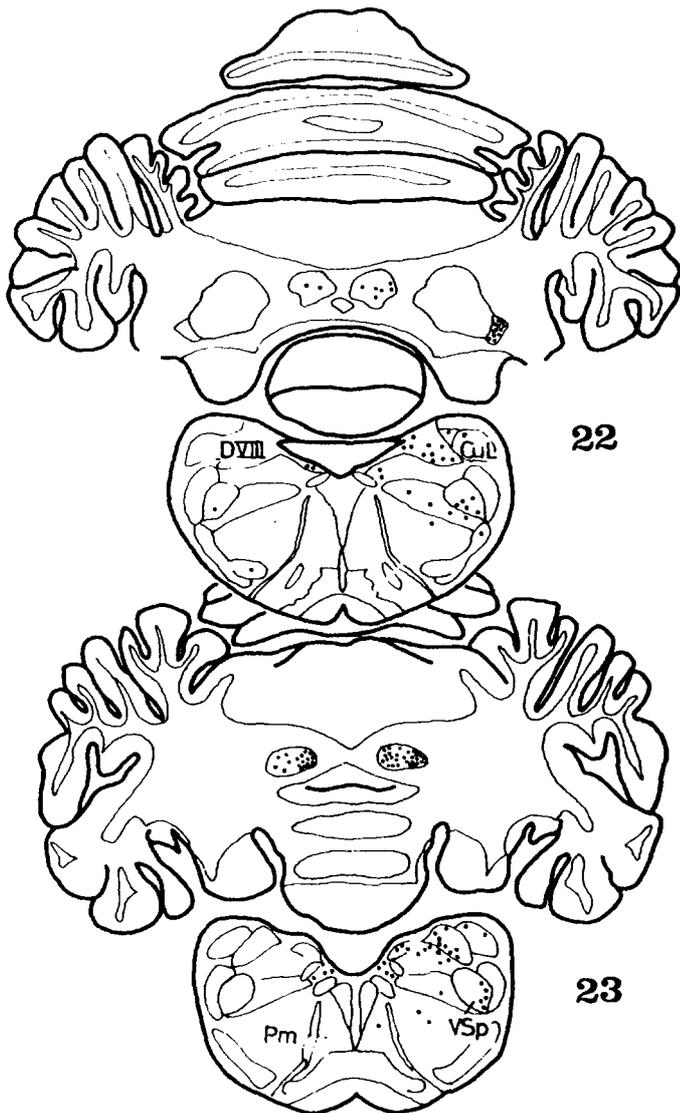
10





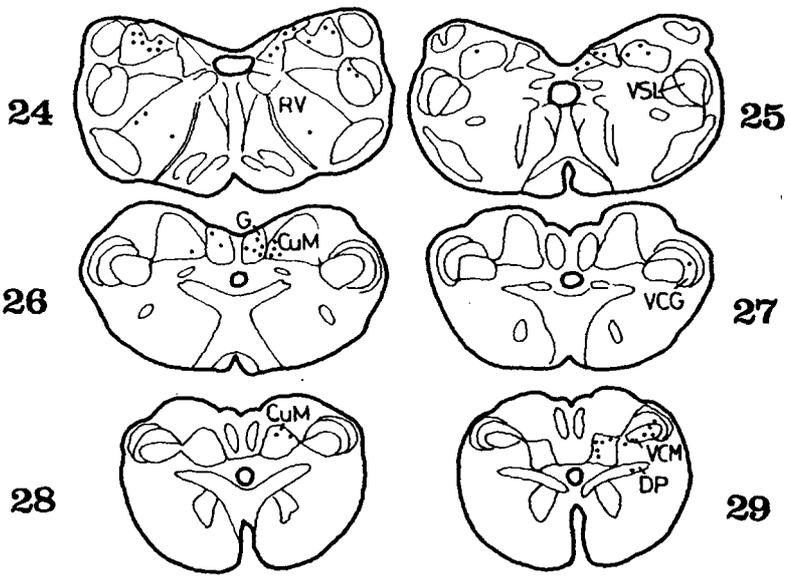




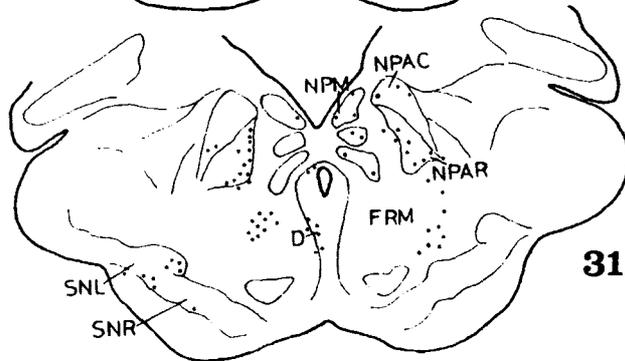
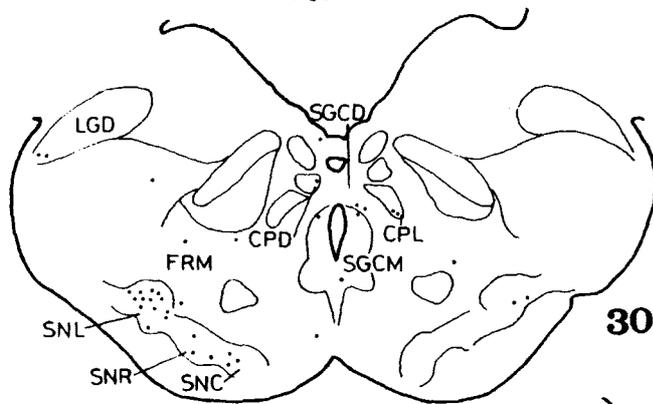


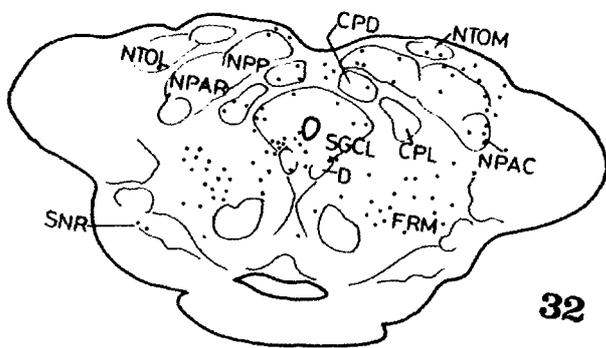
22

23

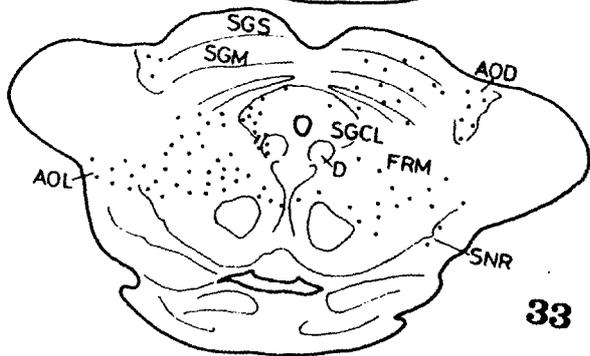


G-245
ROSTRAL

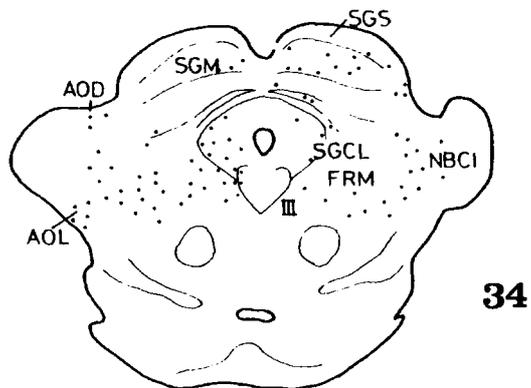




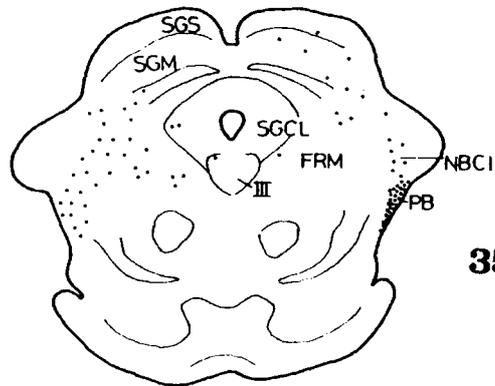
32



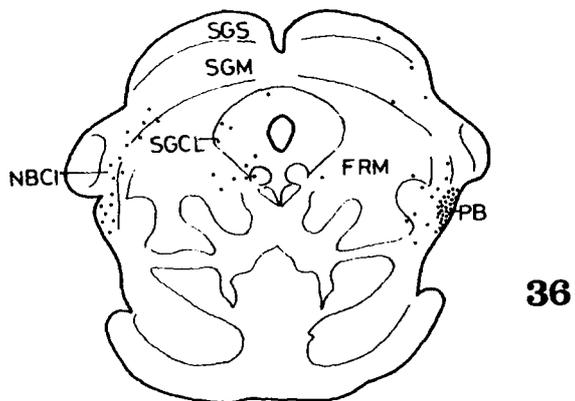
33



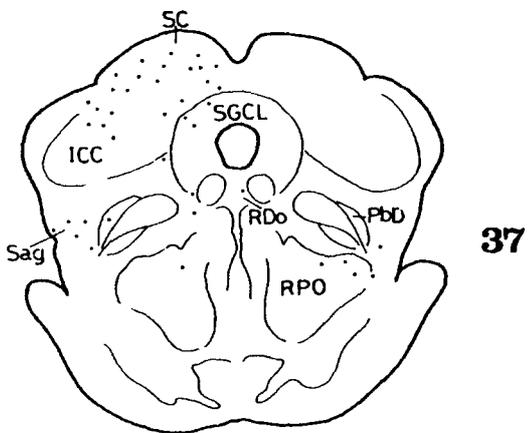
34



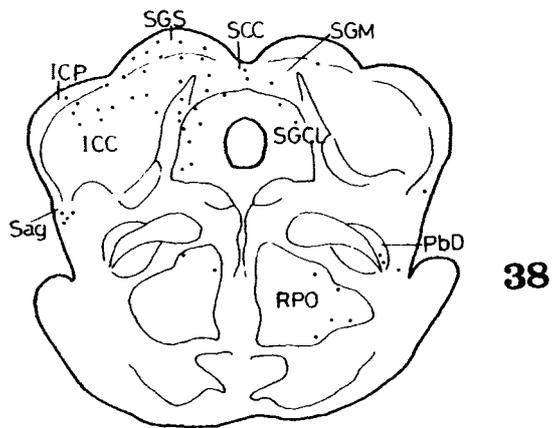
35



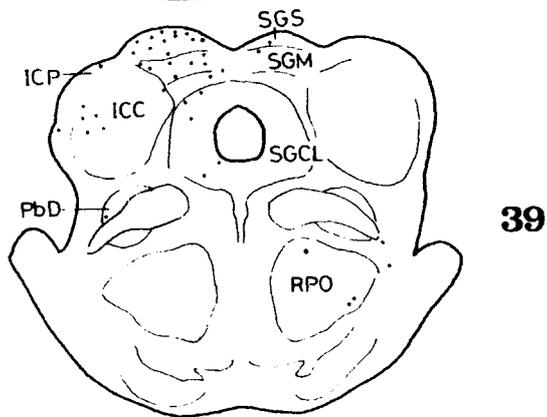
36



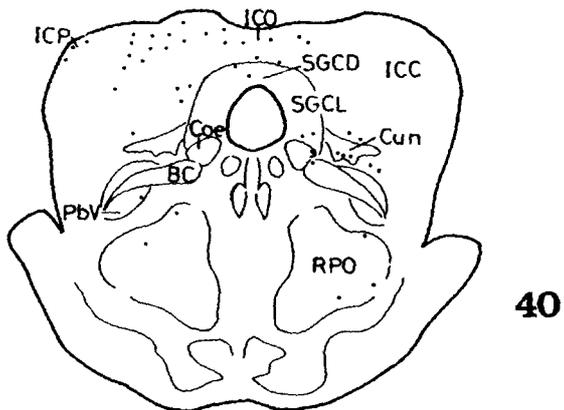
37



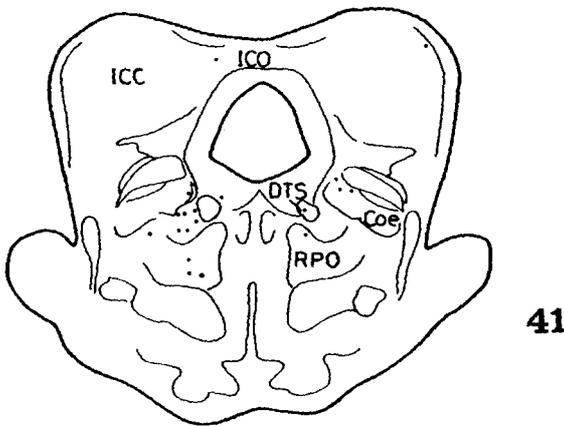
38



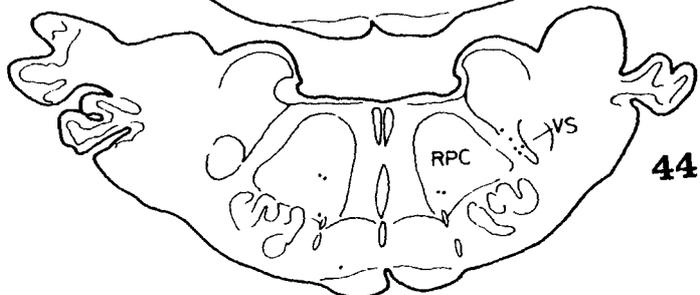
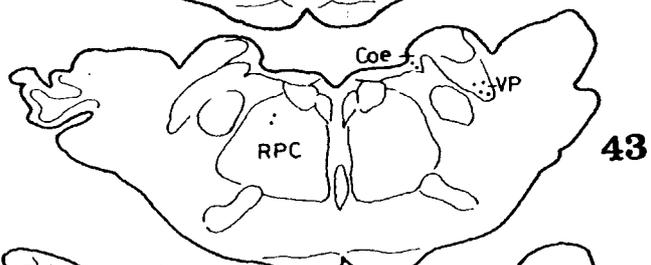
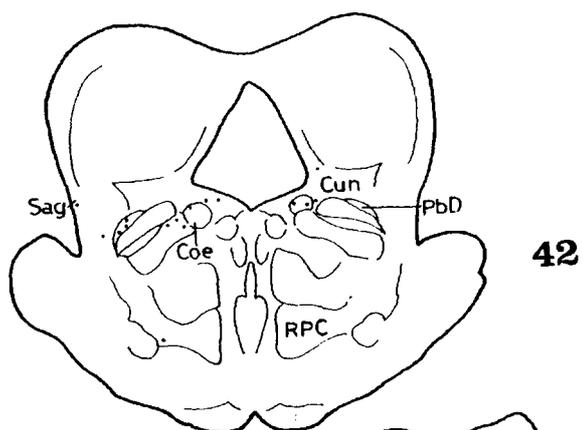
39

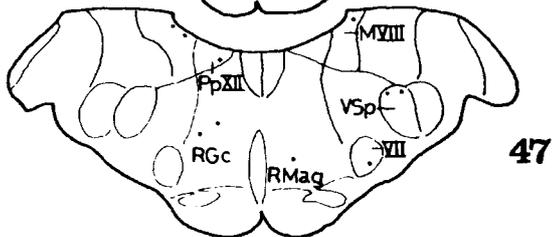
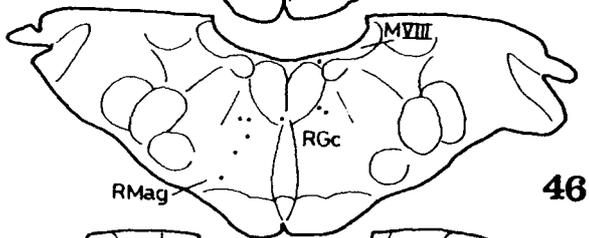
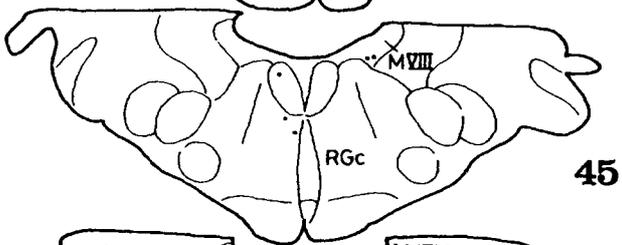
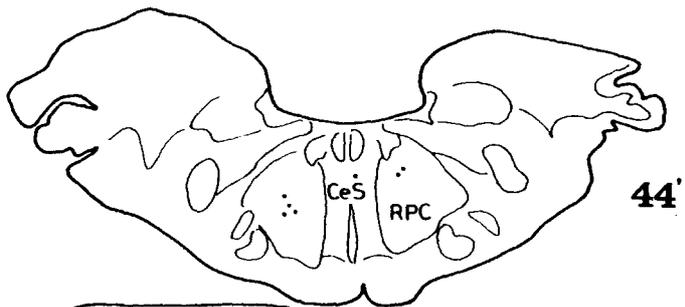


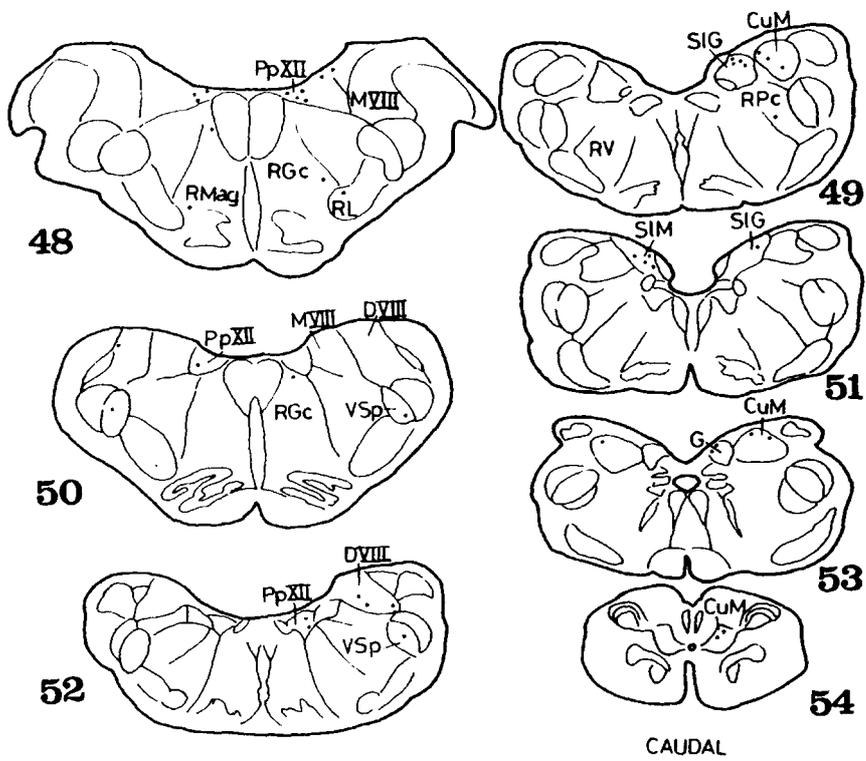
40



41







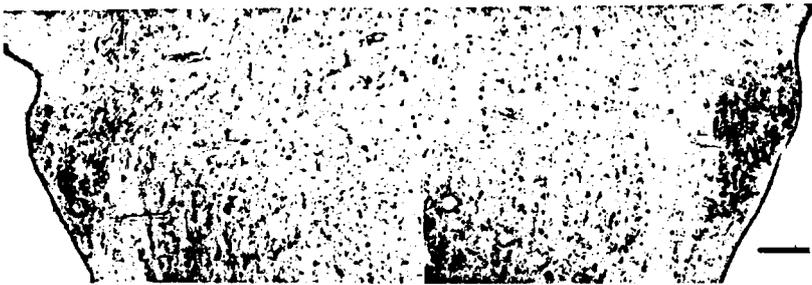


Fig. 55. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo parabigeminal ipsi y contralateral. Caso 245. TMB. Barra de calibración: 150 u.



Fig. 56. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo reticular del puente caudal contralateral. Caso 245. TMB. Barra de calibración: 20 u.



Fig. 57. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo prepósito del hipogloso ipsilateral. Caso 245. TMB. Barra de calibración: 250 u.



Fig. 58. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo prepósito del hipogloso contralateral. Caso 245. TMB. Barra de calibración: 250 u.

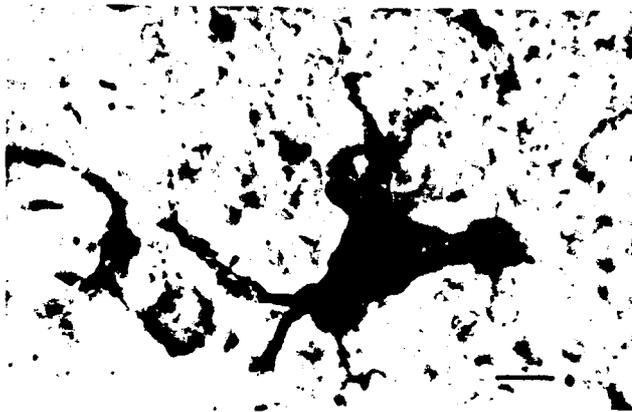
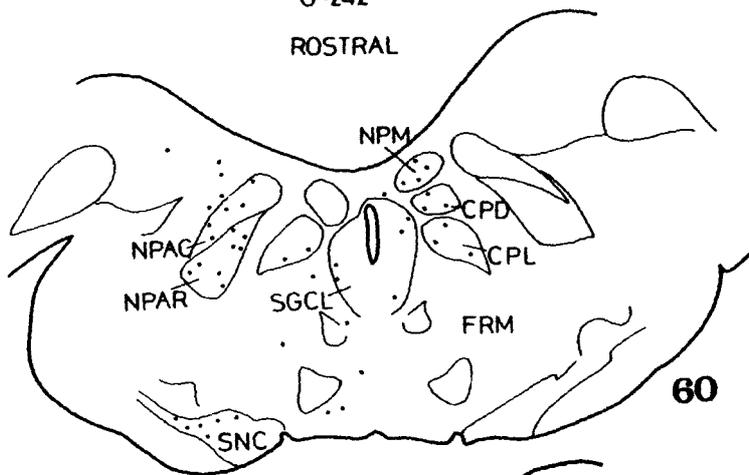
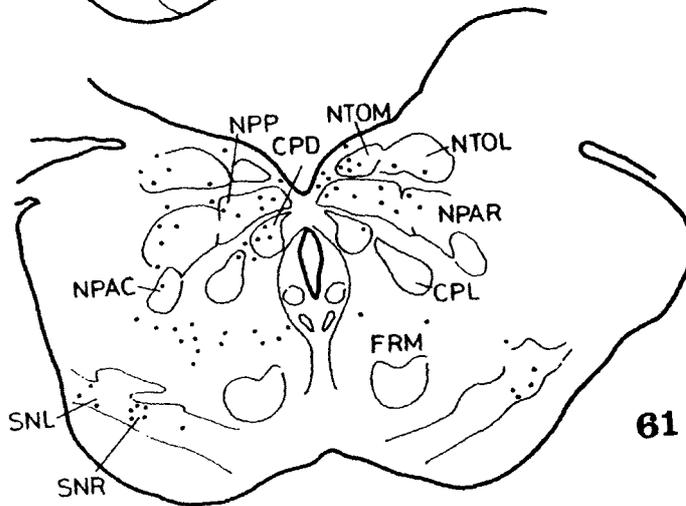


Fig. 59. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo cuneatus medial contralateral. Caso 245. TMB. Barra de calibración: 20 u.

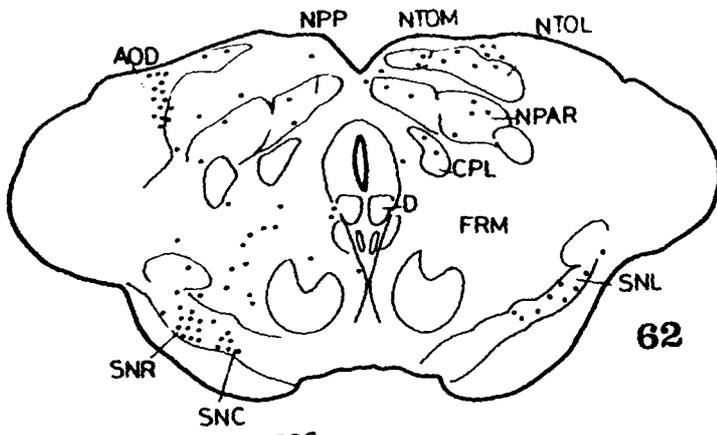
G-242
ROSTRAL



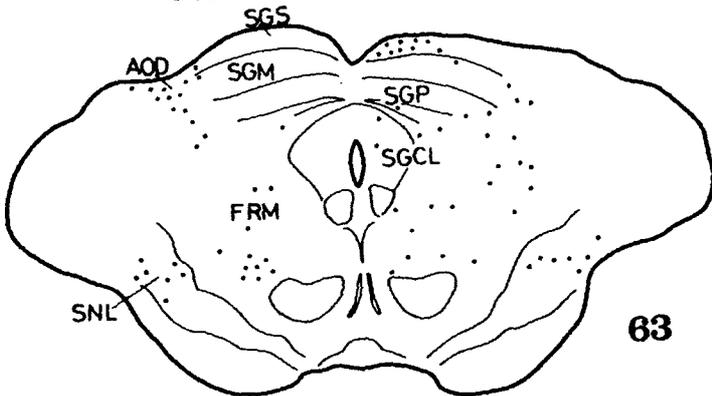
60



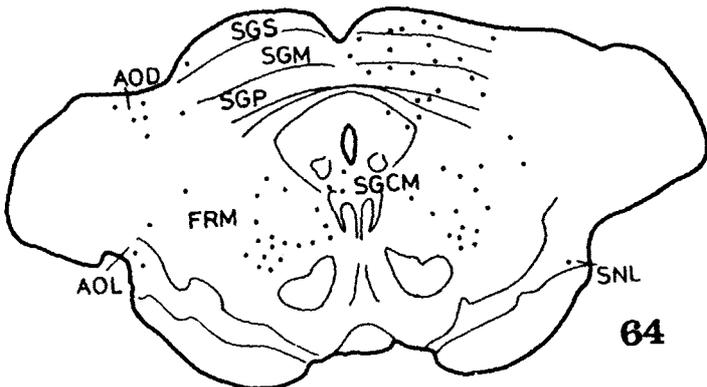
61



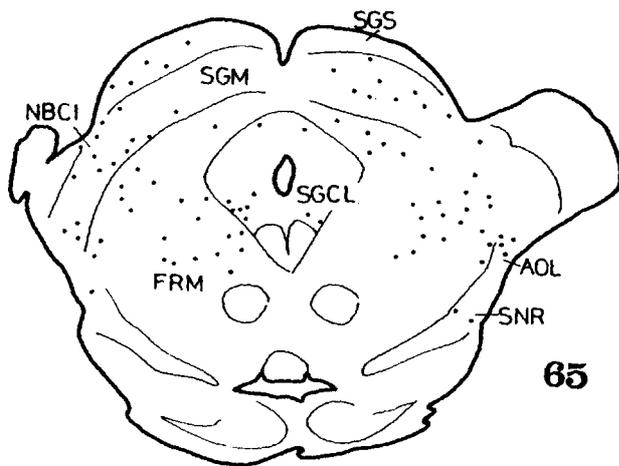
62



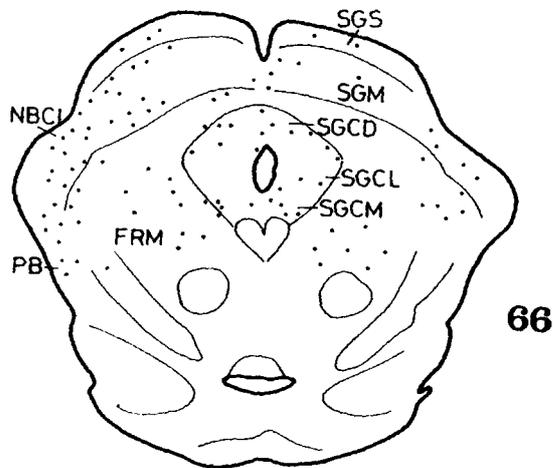
63



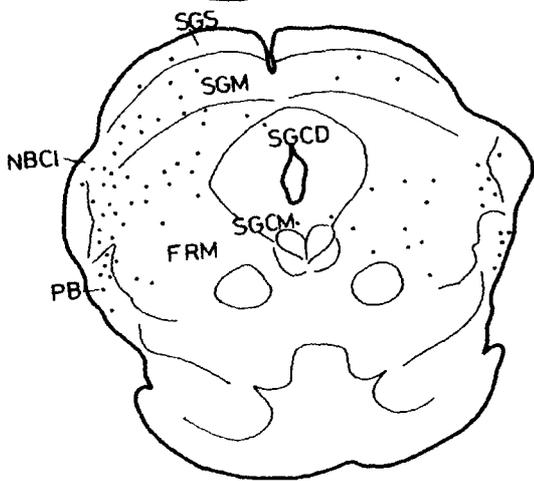
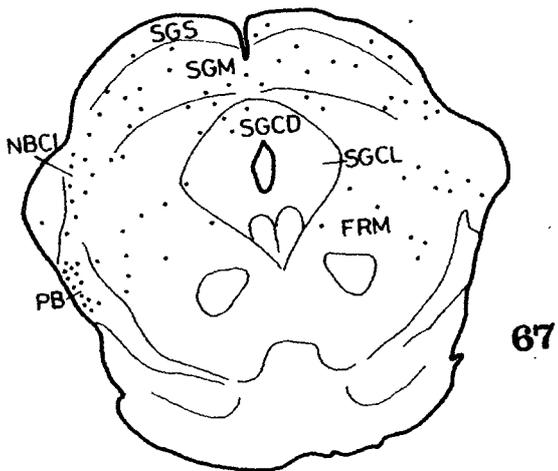
64

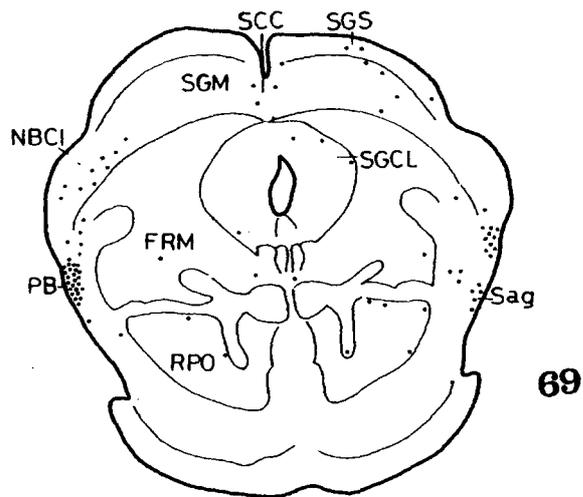


65

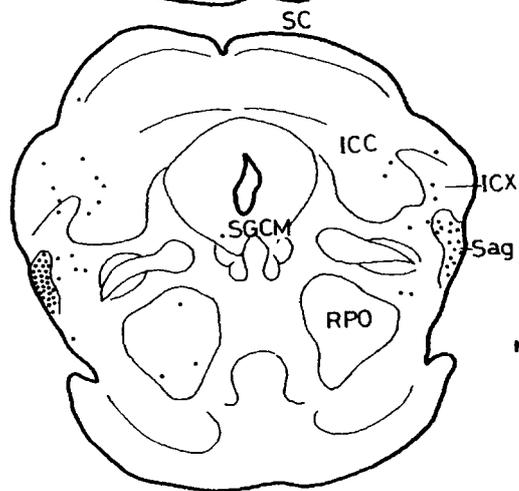


66

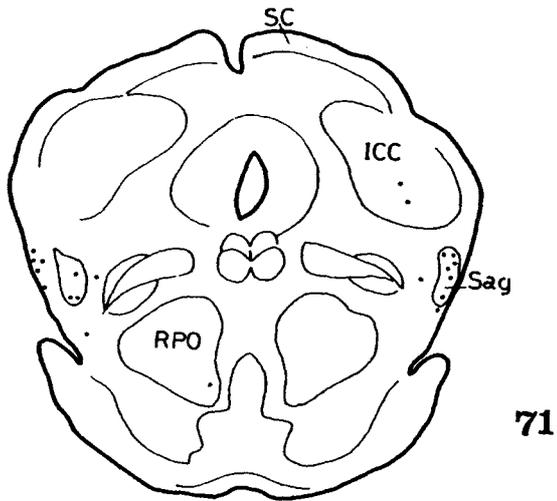




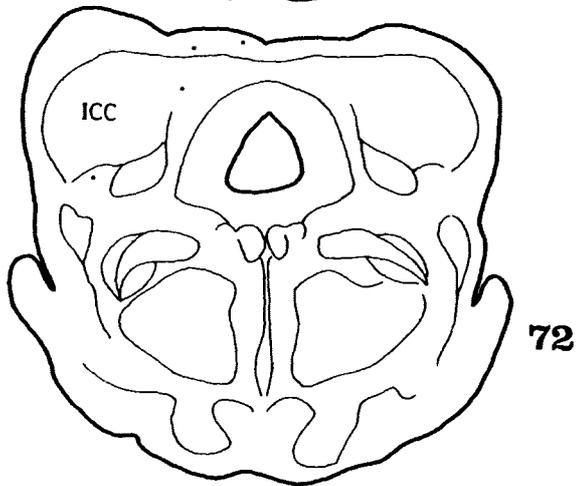
69



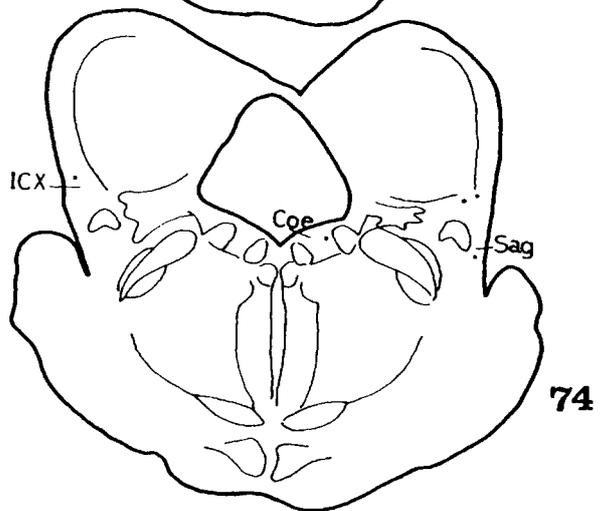
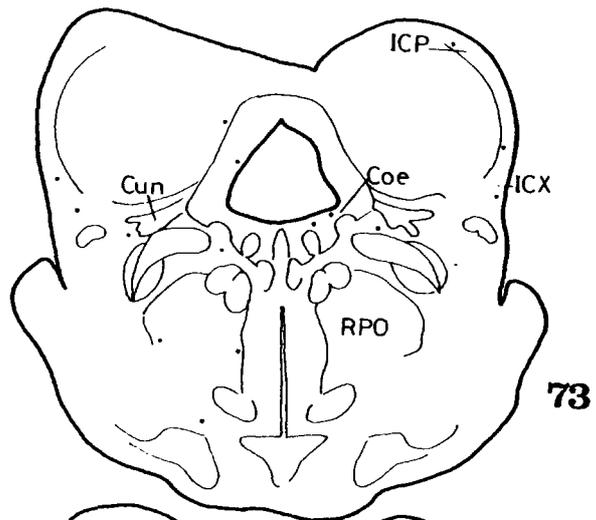
70

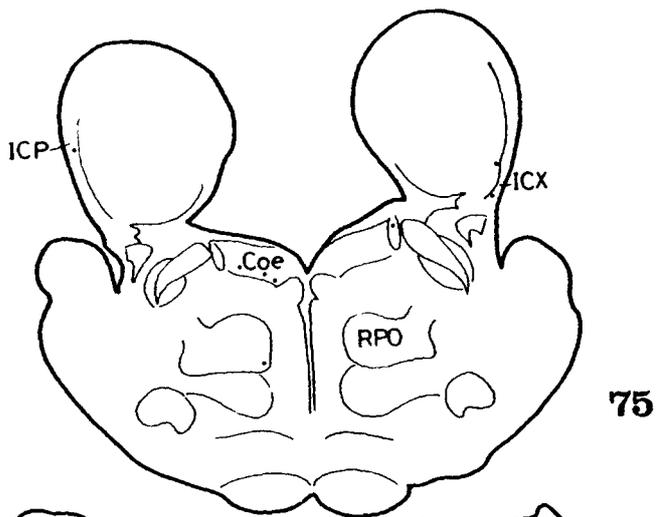


71

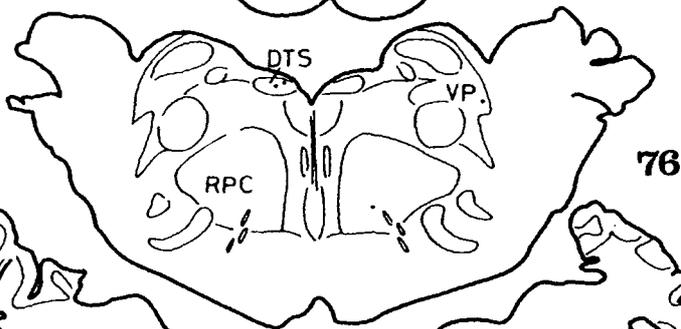


72

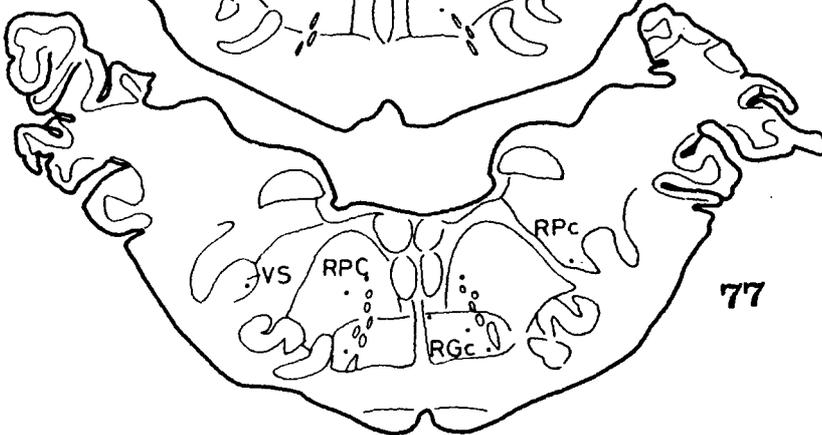




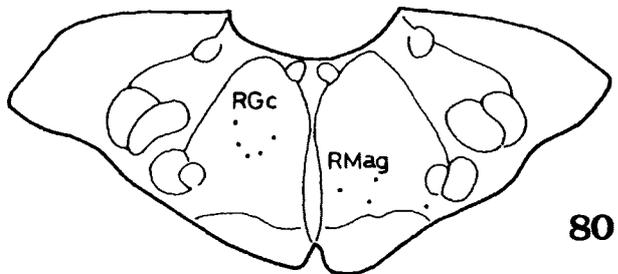
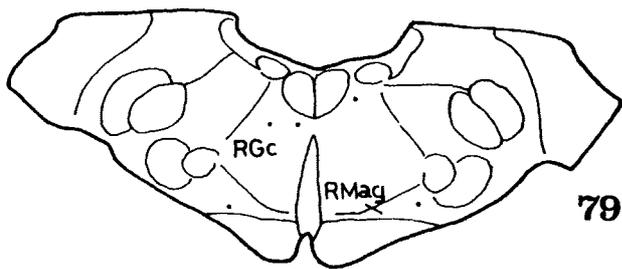
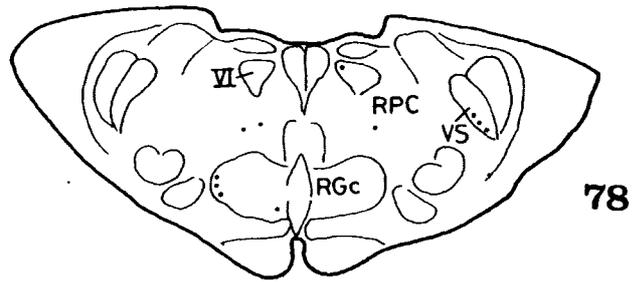
75

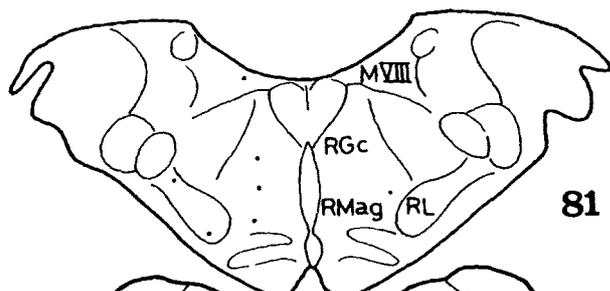


76

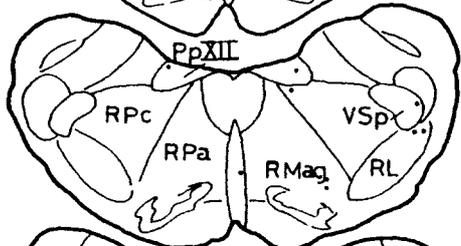


77

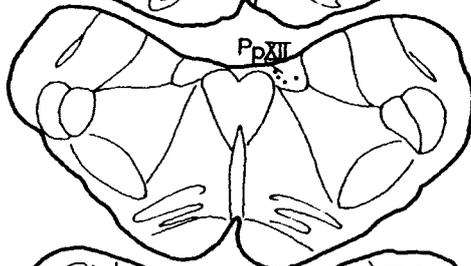




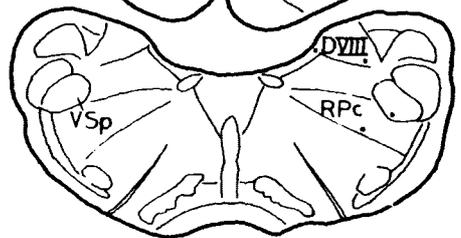
81



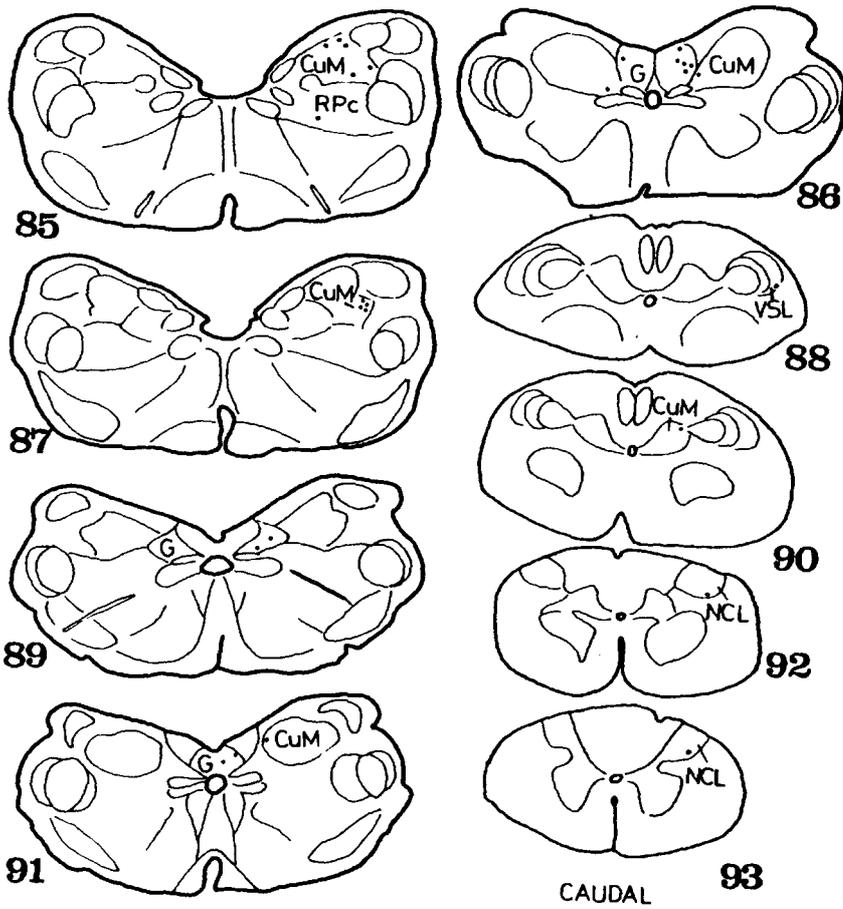
82



83



84



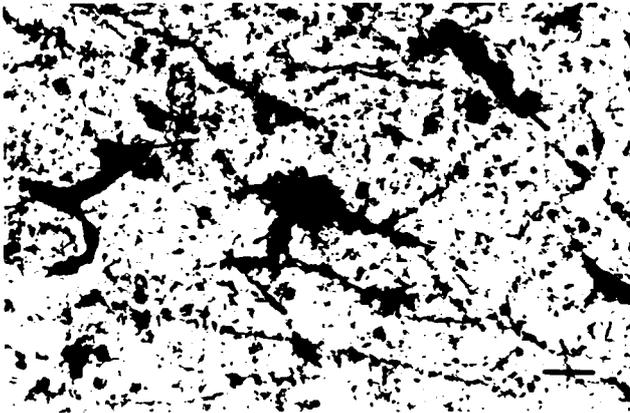


Fig. 94. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo del tractum opticum lateral ipsilateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 20 u.

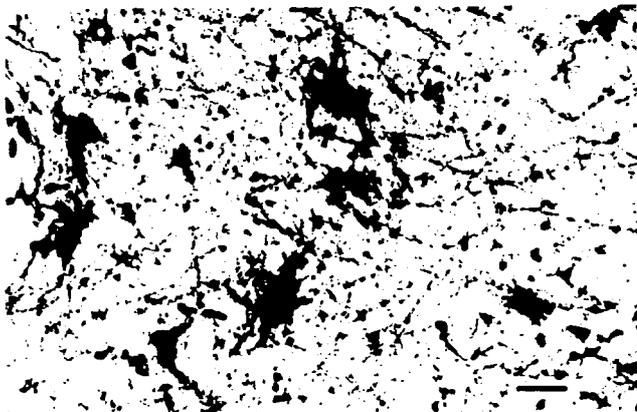


Fig. 95. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo del tractum opticum accesorio ipsilateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 30 u.

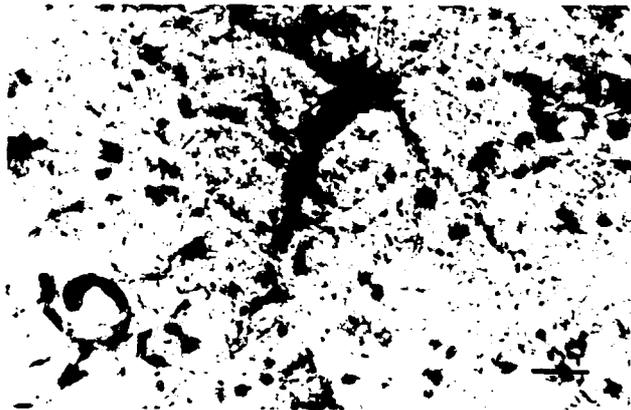


Fig. 96. Microfotografía de neurona marcada con HRP en sustancia negra lateral contralateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 20 u.

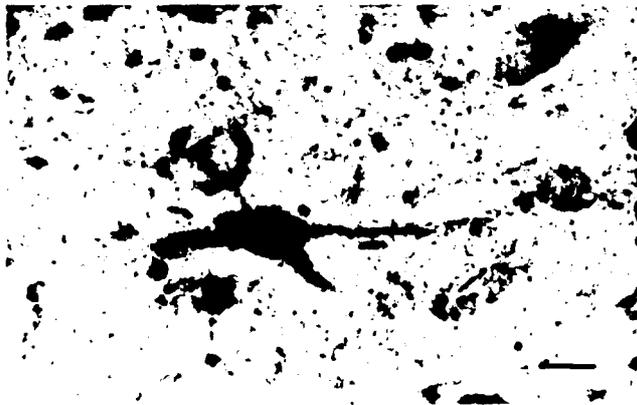


Fig. 97. Microfotografía de neurona marcada con HRP en sustancia negra reticular contralateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 20 u.

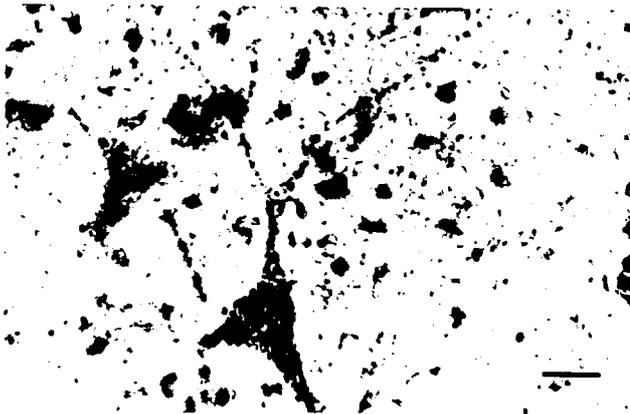


Fig. 98. Microfotografía de neurona marcada con HRP en sustancia negra reticular contralateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 20 u.

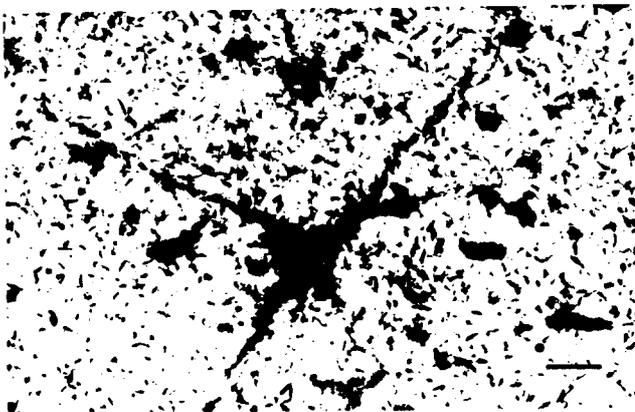


Fig. 99. Microfotografía de neurona marcada con HRP en sustancia gris central ventrolateral contralateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 20 u.



Fig. 100. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP perinucleares al núcleo del tercer par, bilateralmente. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 250 u.

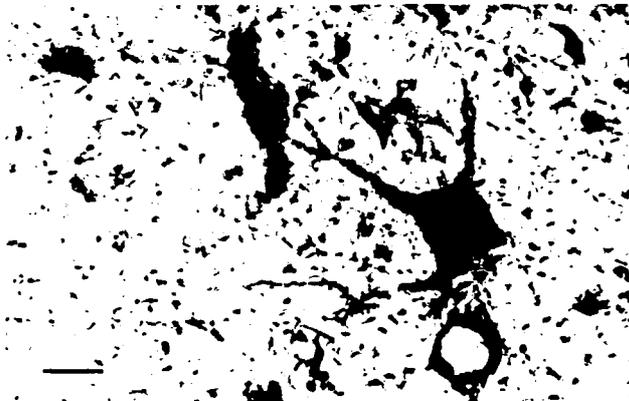


Fig. 101. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo prepósito del hipogloso contralateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 20 u.

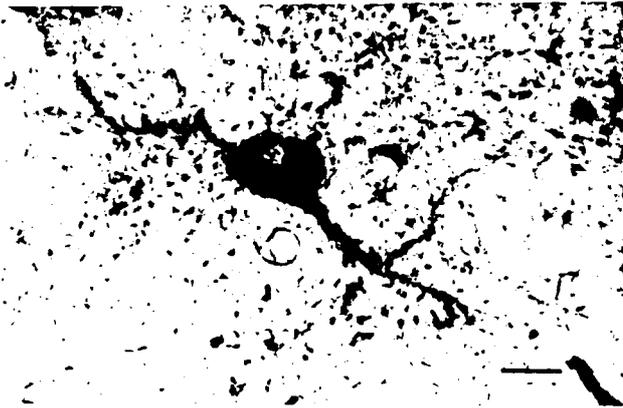


Fig. 102. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo reticular gigantocelular ipsilateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 20 u.

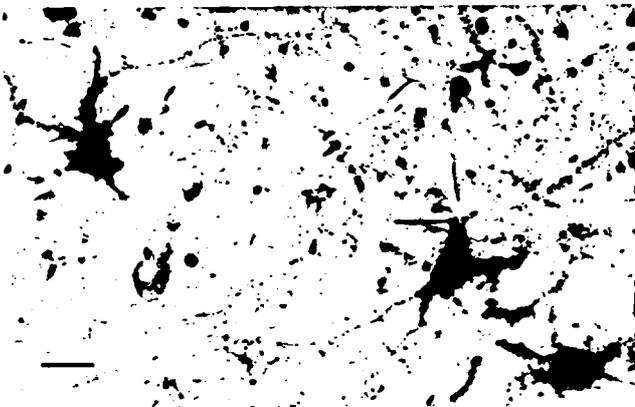
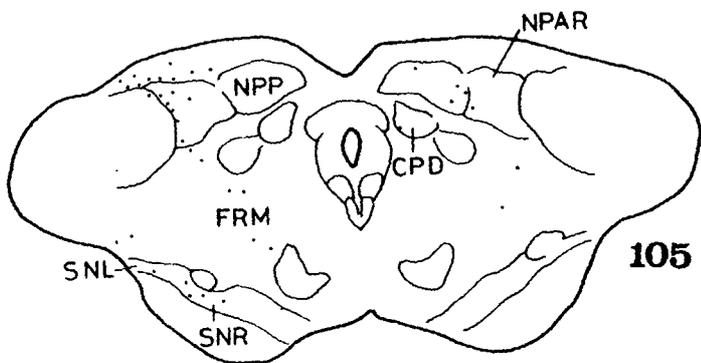
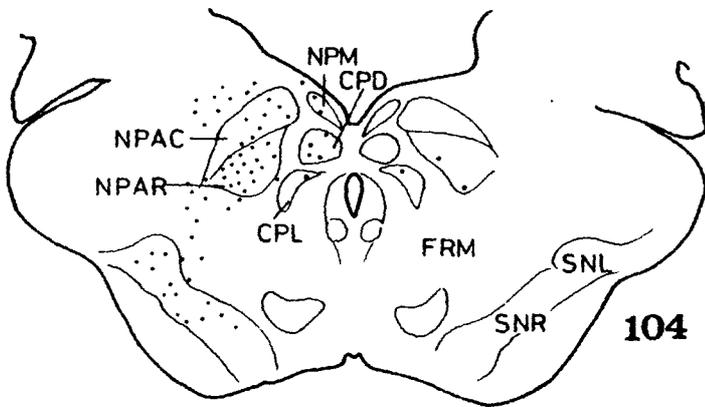
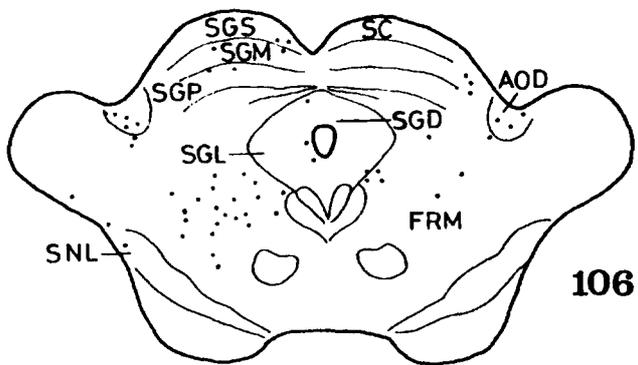


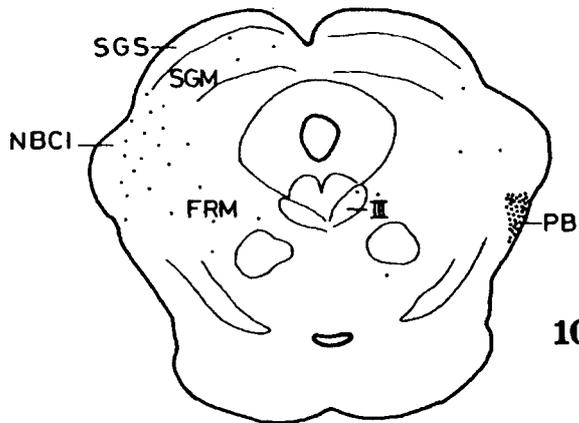
Fig. 103. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en el núcleo gracilis contralateral. Caso 242. TMB. Barra de calibración: 30 u.

G-228
ROSTRAL

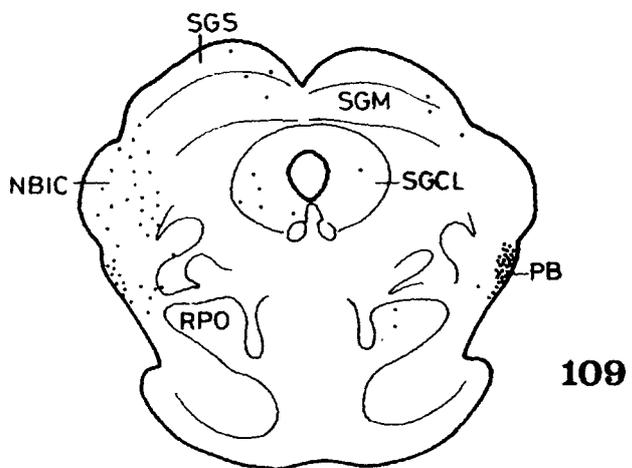
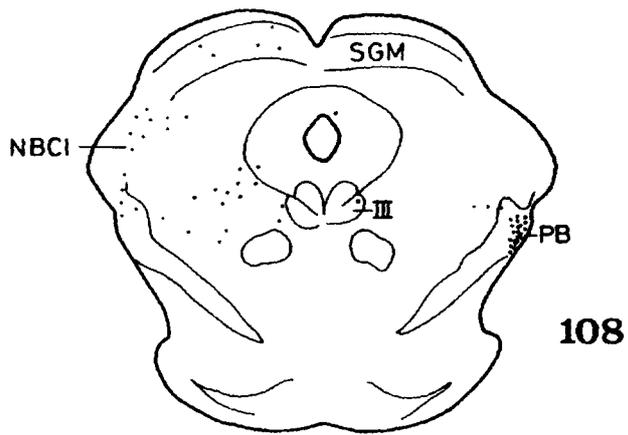


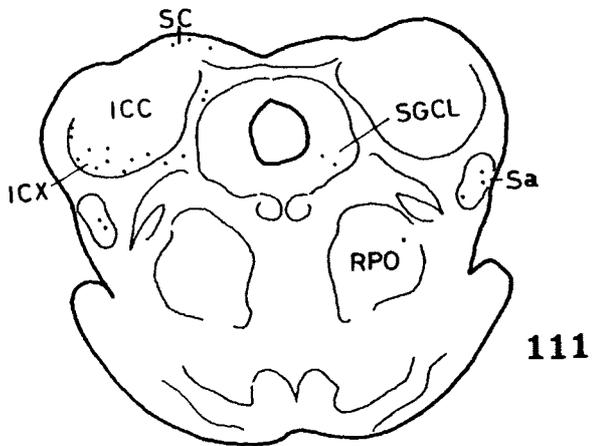
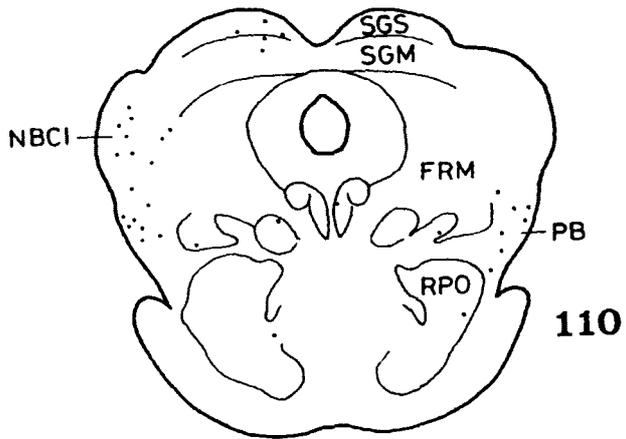


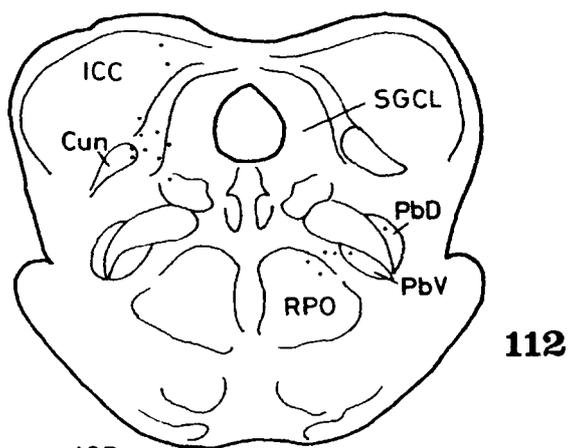
106



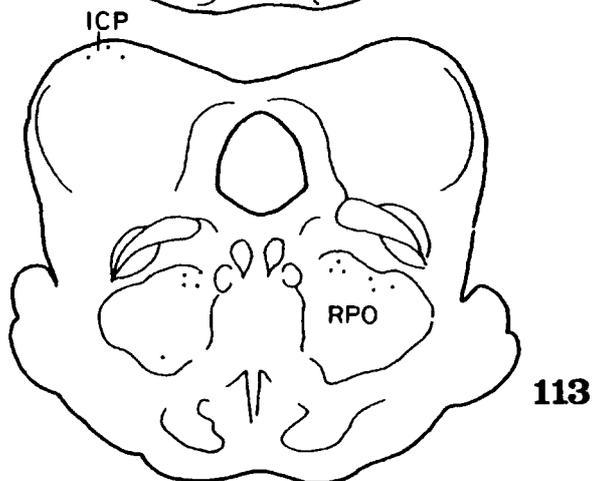
107





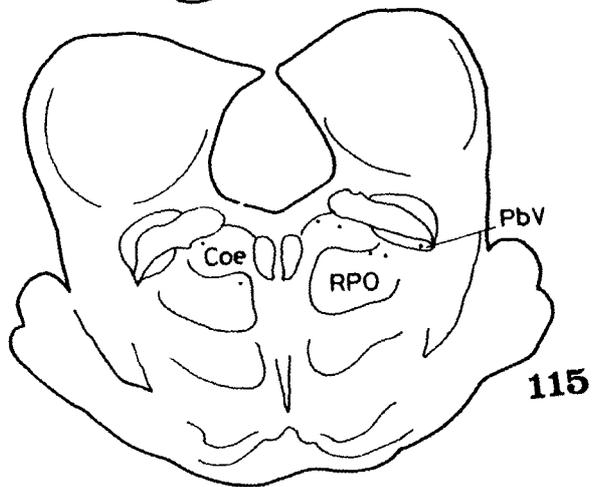
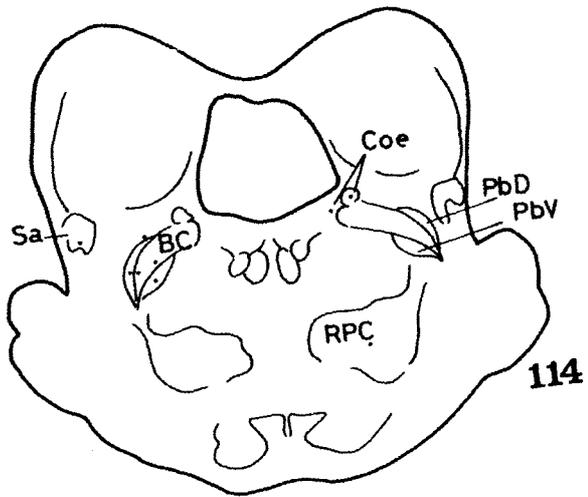


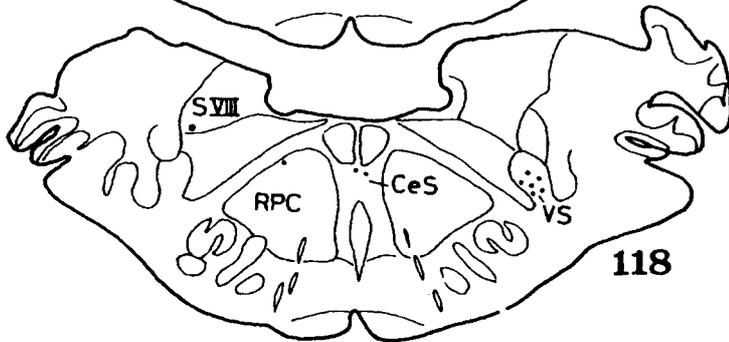
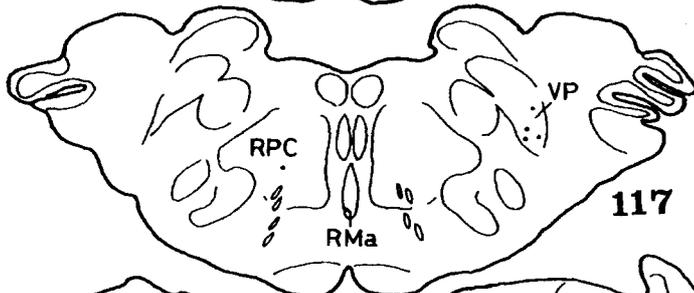
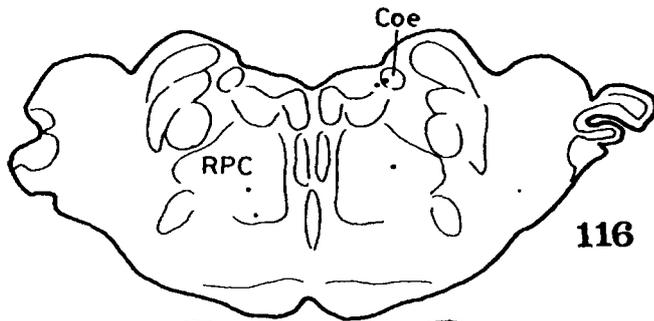
112

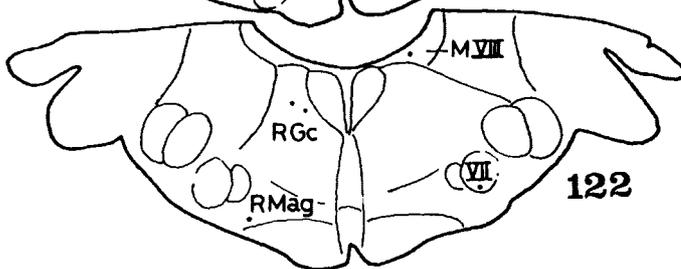
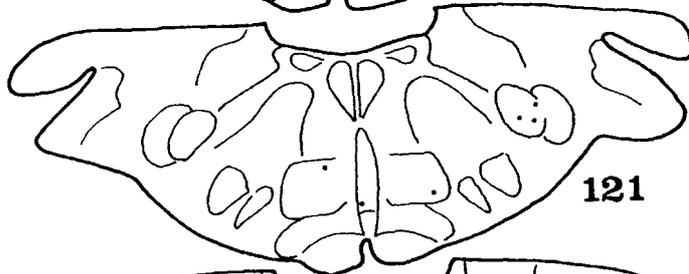
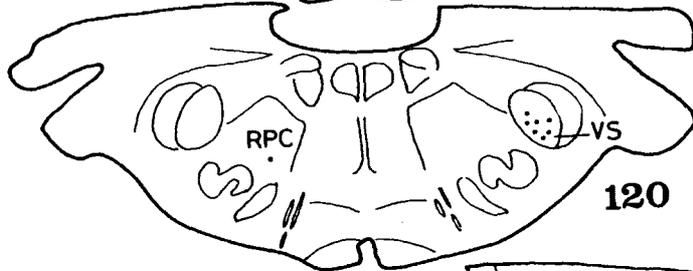
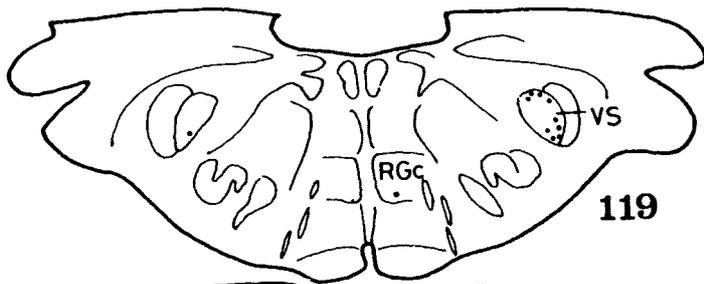


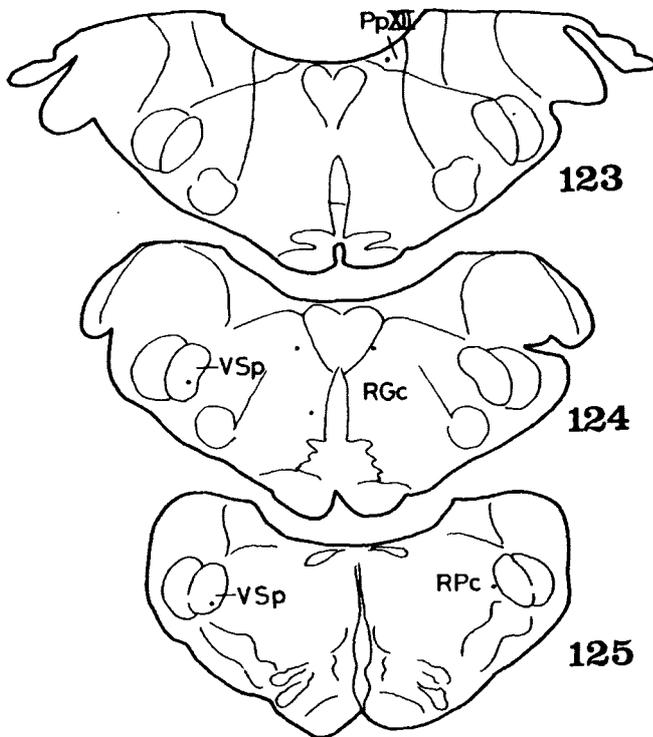
113

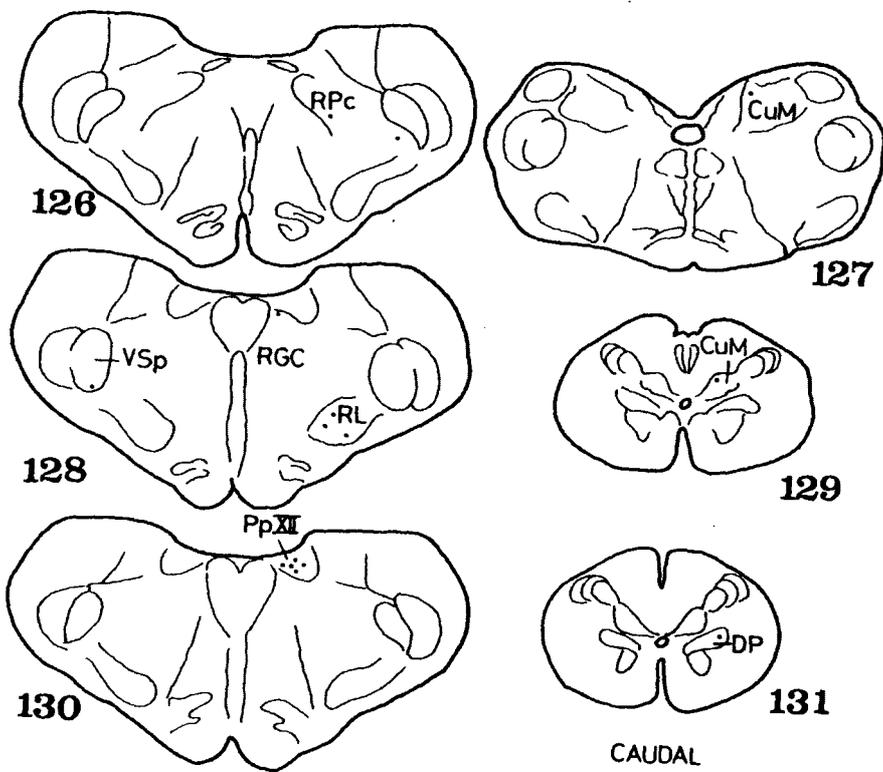
167











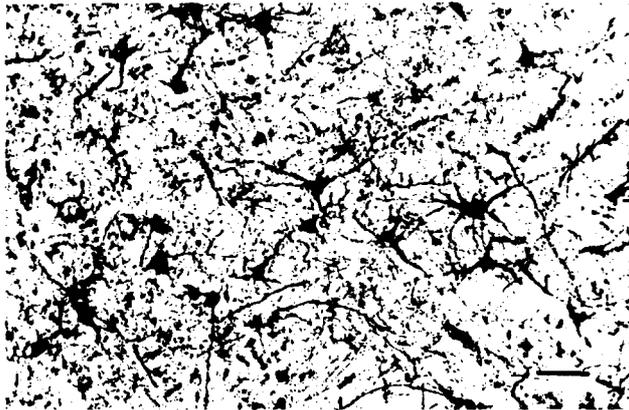


Fig. 132. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo pretecal anterior reticular ipsilateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 60 u.

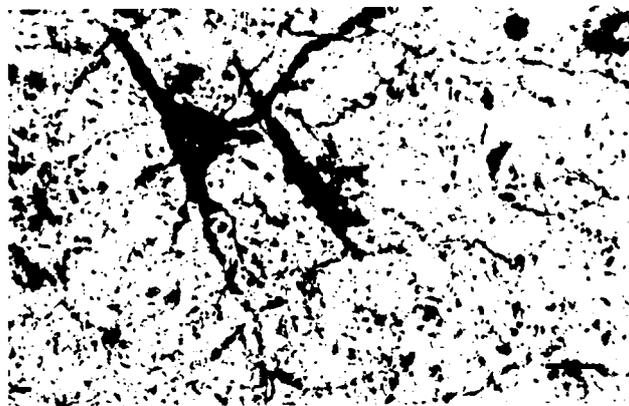


Fig. 133. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo pretecal anterior compacto ipsilateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 20 u.

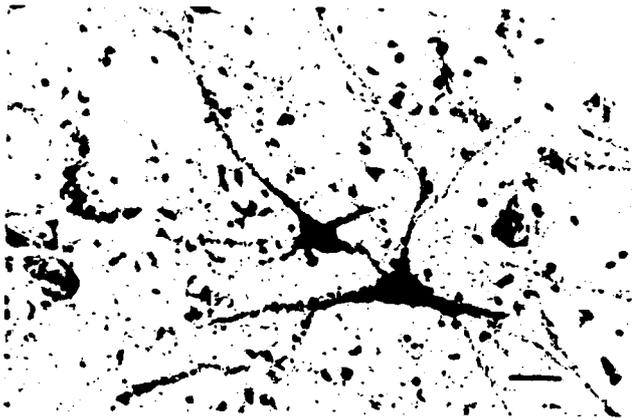


Fig. 134. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en sustancia negra reticular ipsilateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 30 u.

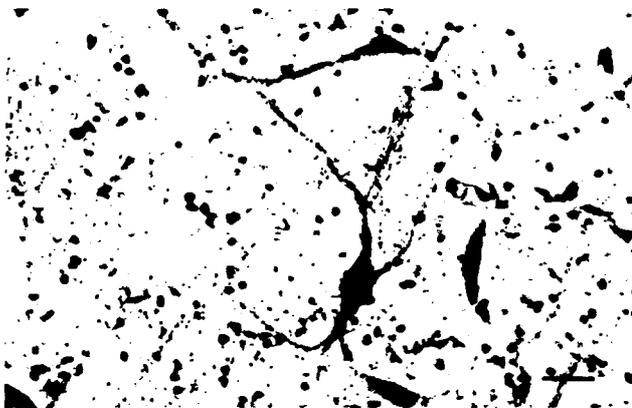


Fig. 135. Microfotografía de neurona marcada con HRP en sustancia negra lateral ipsilateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración 30 u.

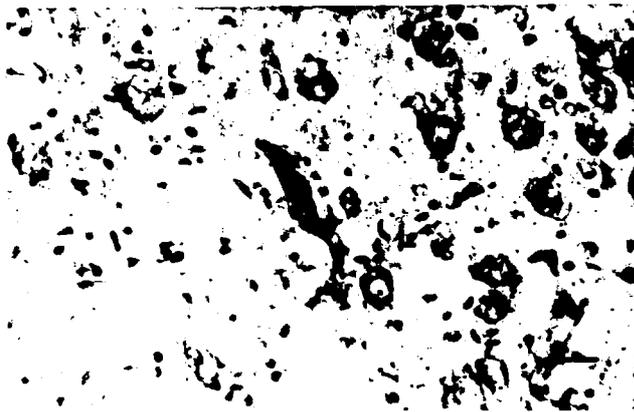


Fig. 136. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo de Darkschewitsh ipsilateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 30 u.

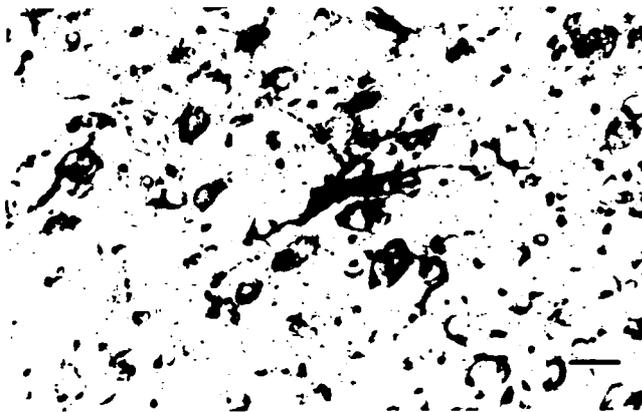


Fig. 137. Microfotografía de neurona marcada con HRP en sustancia gris central perinuclear al núcleo del tercer par. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 30 u.



Fig. 138. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo parabrachial ipsilateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 60 u.



Fig. 139. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo parabrachial contralateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 60 u.

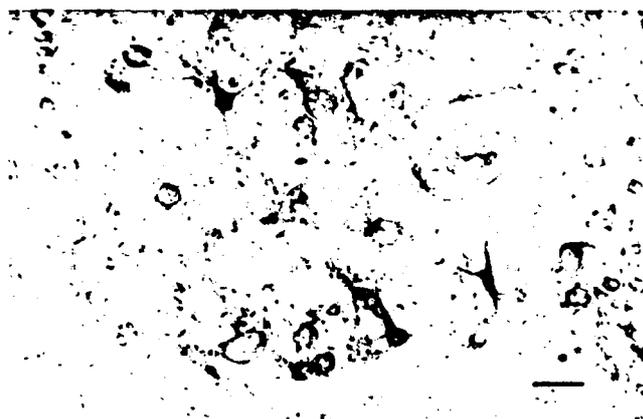


Fig. 140. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo parabraquial dorsal contralateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 30 u.

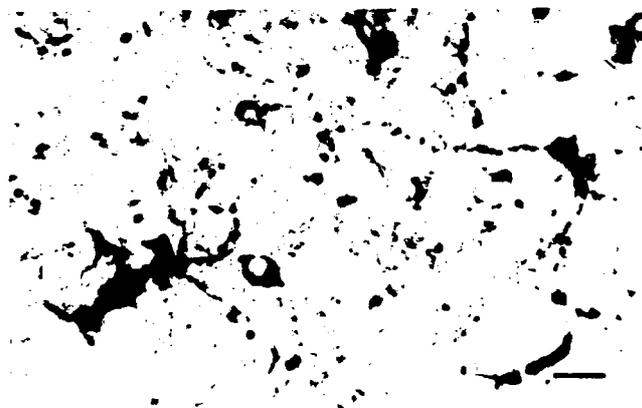


Fig. 141. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo sensorial principal del trigémino contralateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 60 u.



Fig. 142. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en porción magnocelular del núcleo espinal del trigémino alaminar. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 60 u.

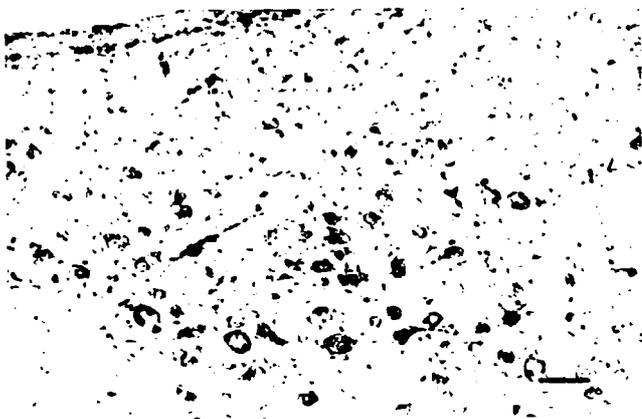


Fig. 143: Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo prepósito del hipogloso contralateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 60 u.

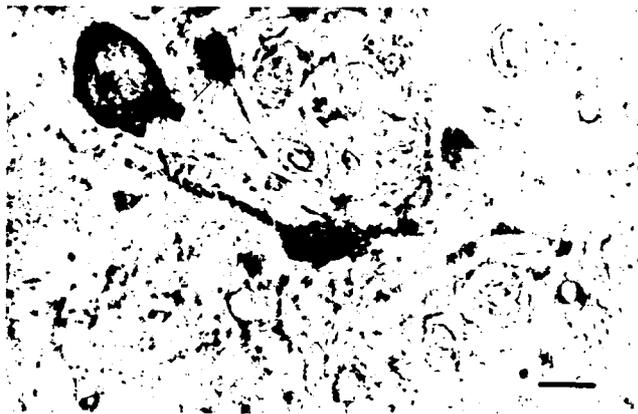


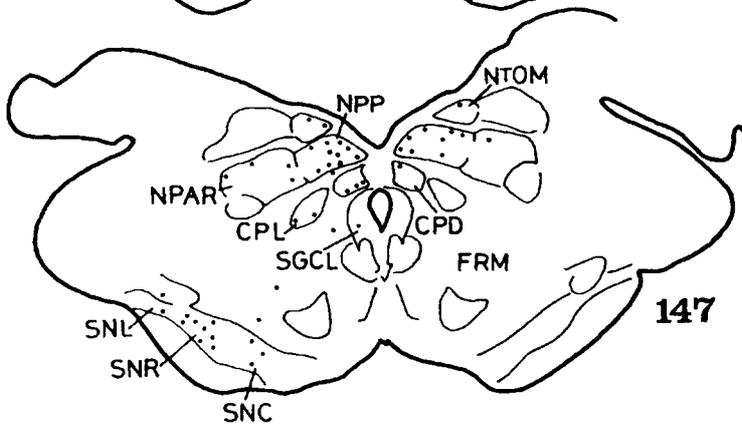
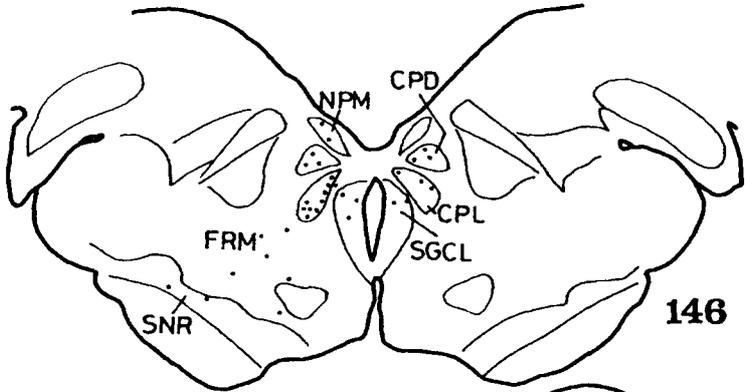
Fig. 144. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo reticular parvocelular contralateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 20 u.

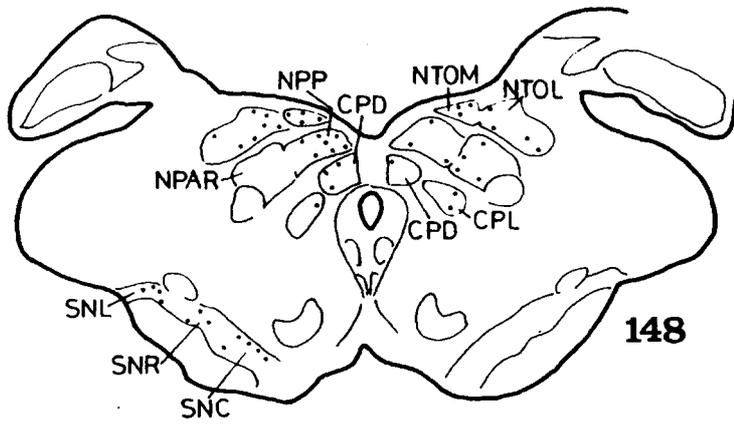


Fig. 145. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo cuneatus medial contralateral. Caso 228. TMB. Barra de calibración: 20 u.

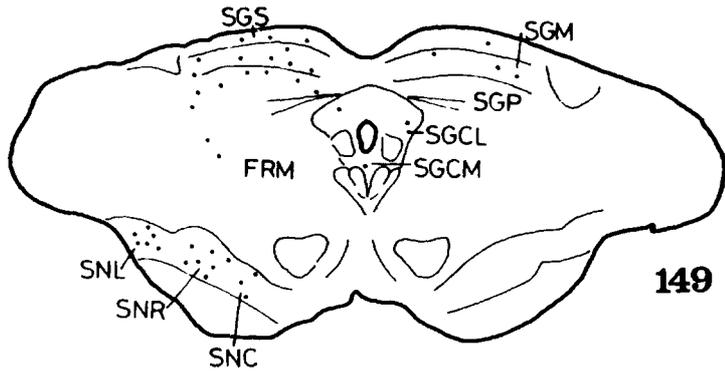
G-226

ROSTRAL

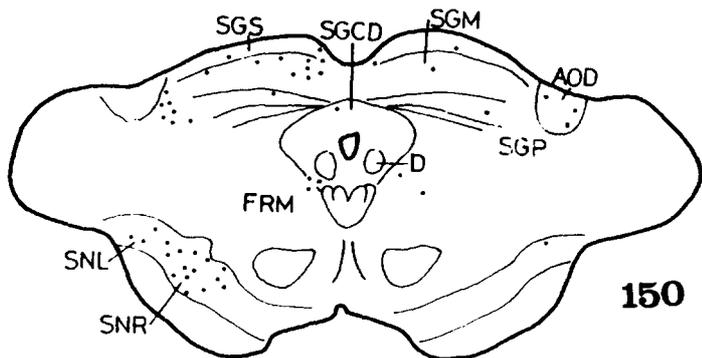




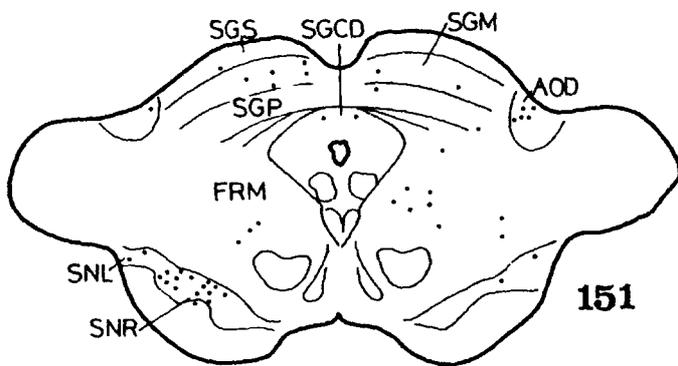
148



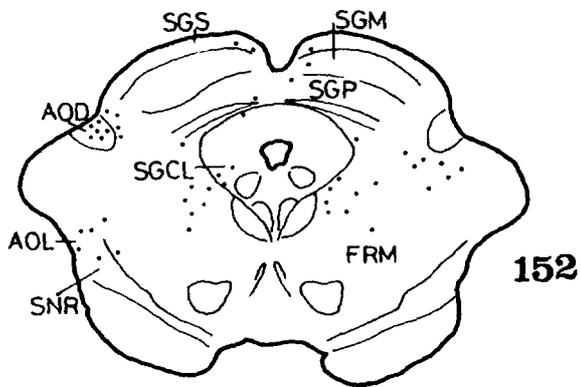
149



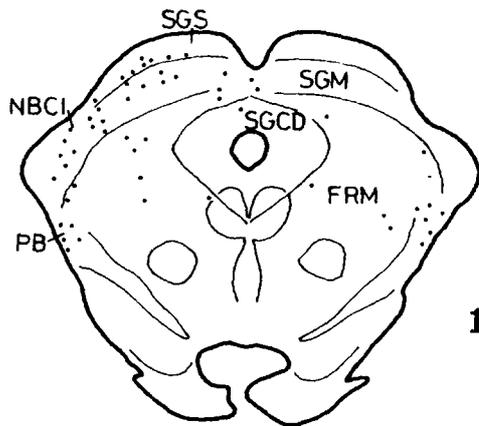
150



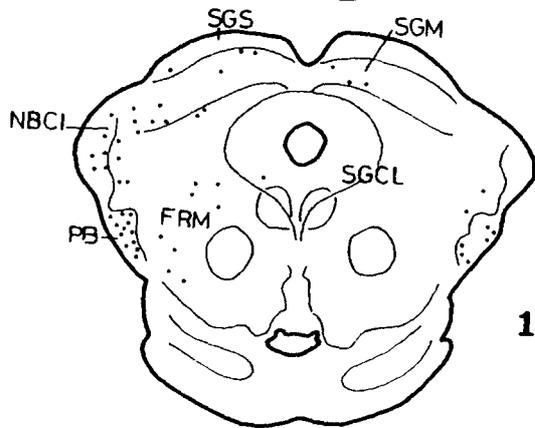
151



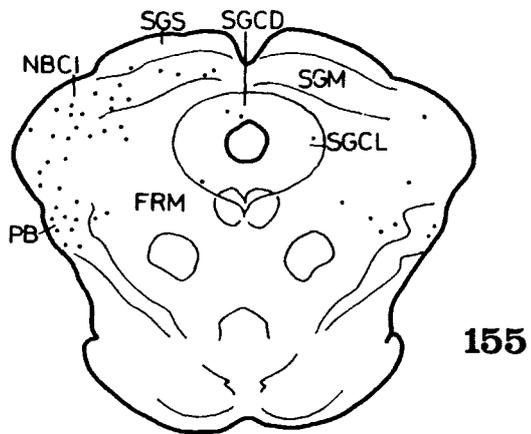
152



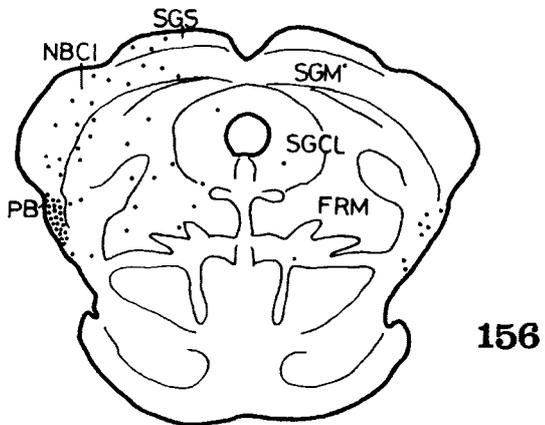
153



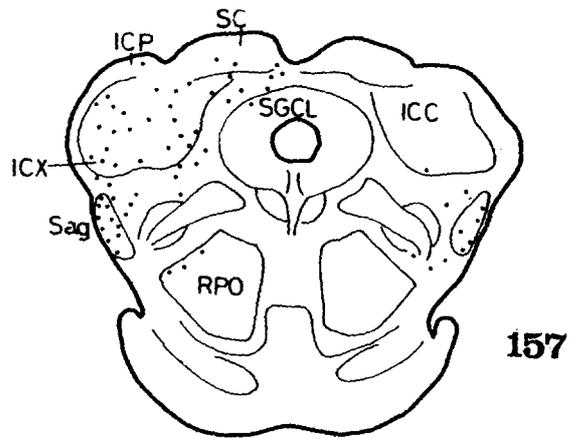
154



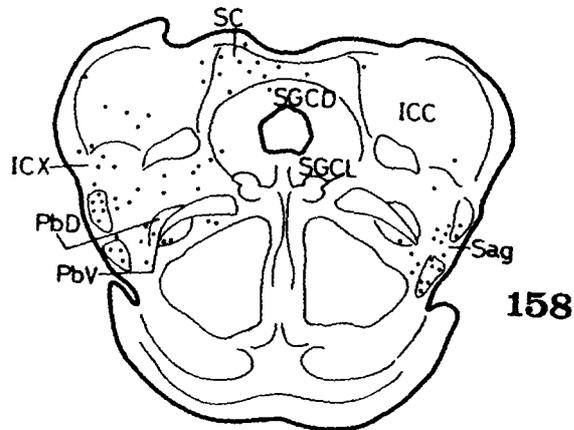
155



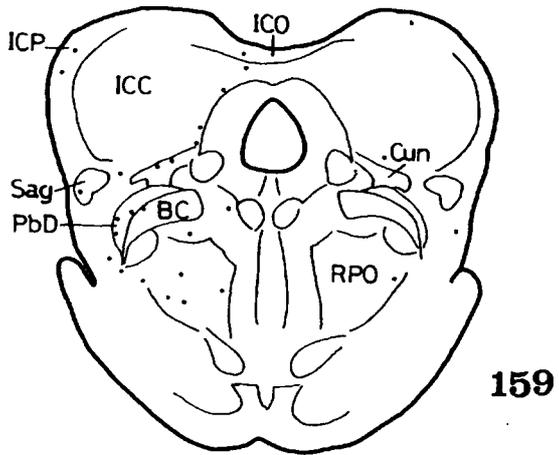
156



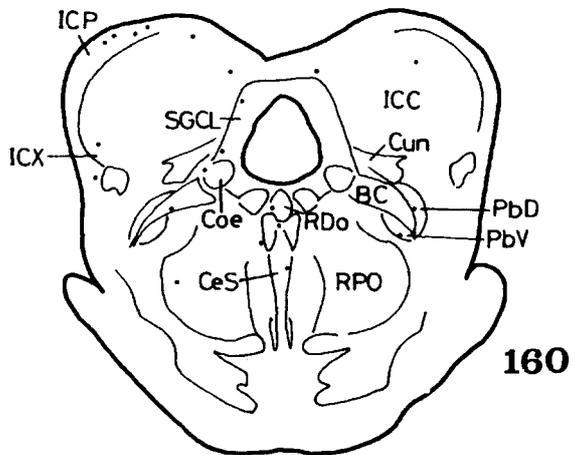
157



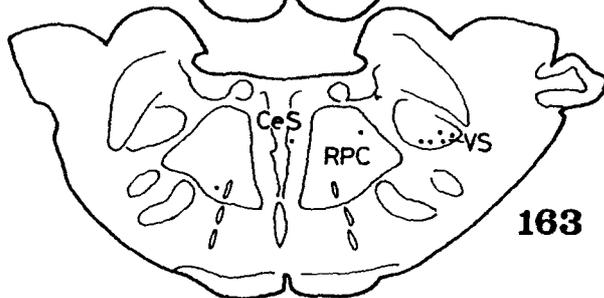
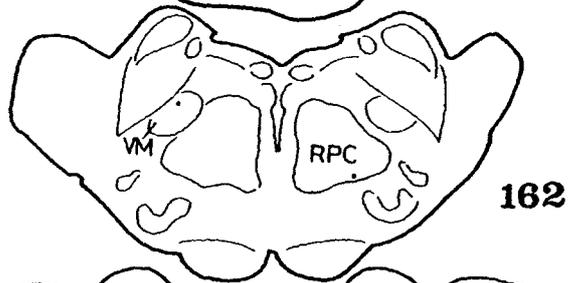
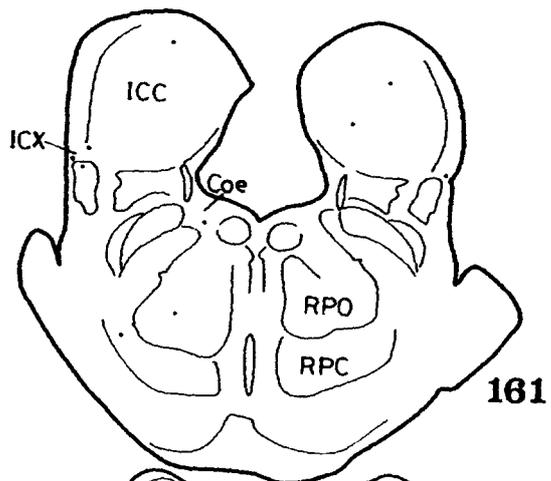
158

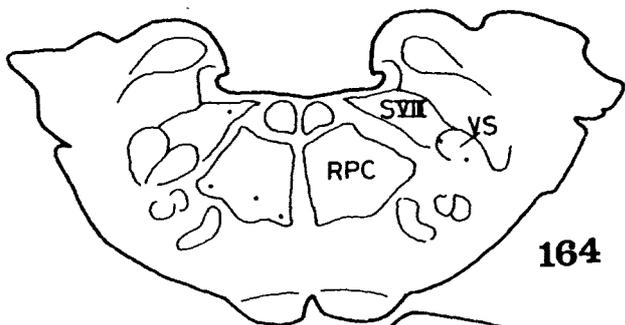


159

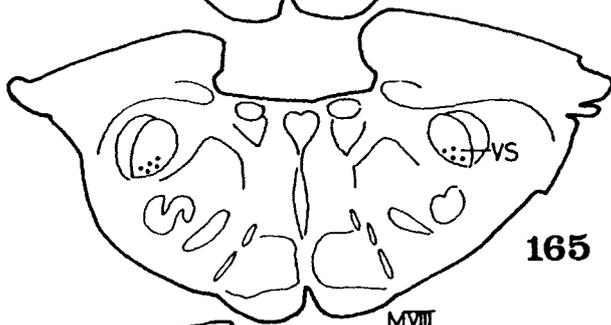


160

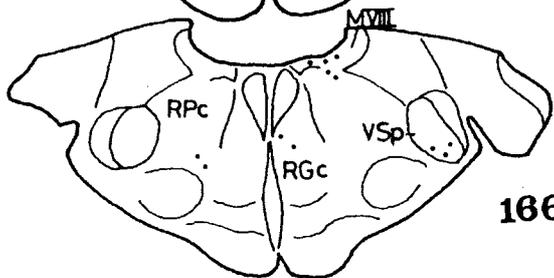




164



165



166

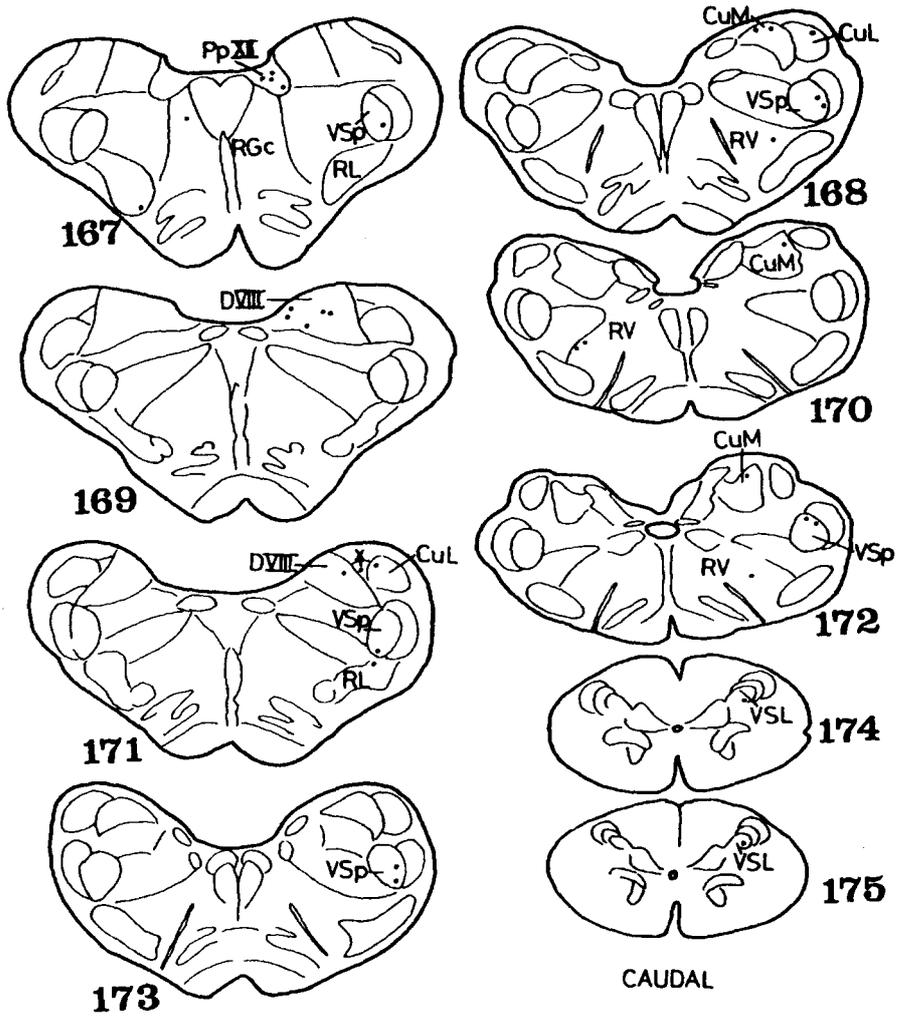




Fig. 176. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo sagulum ipsilateral. Caso 226. TMB. Barra de calibración: 20 u.

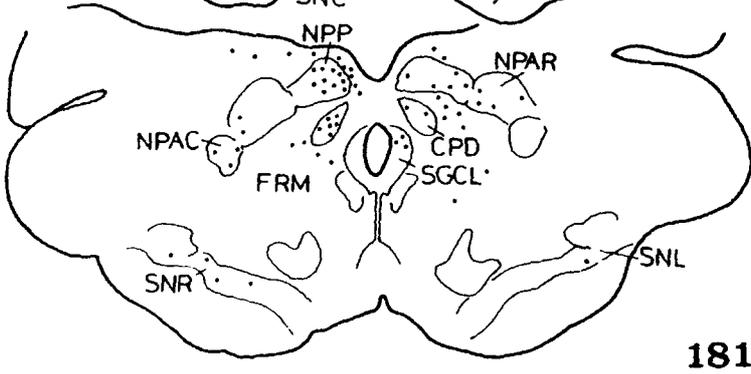
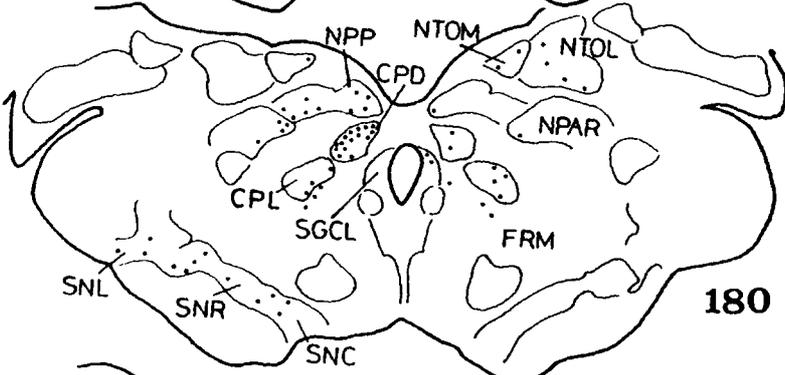
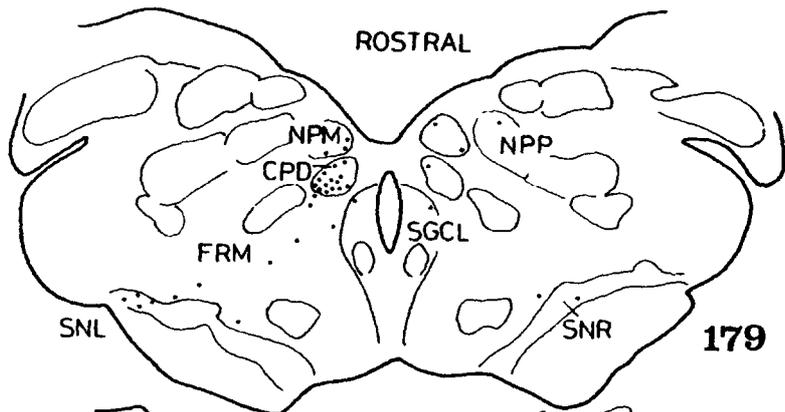


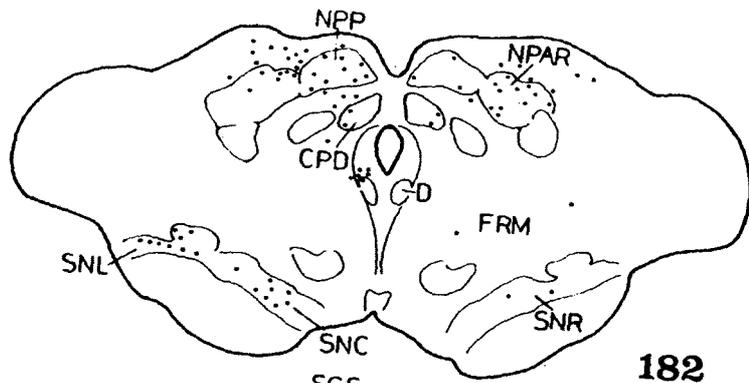
Fig. 177. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo sagulum contralateral. Caso 226. TMB. Barra de calibración: 30 u.



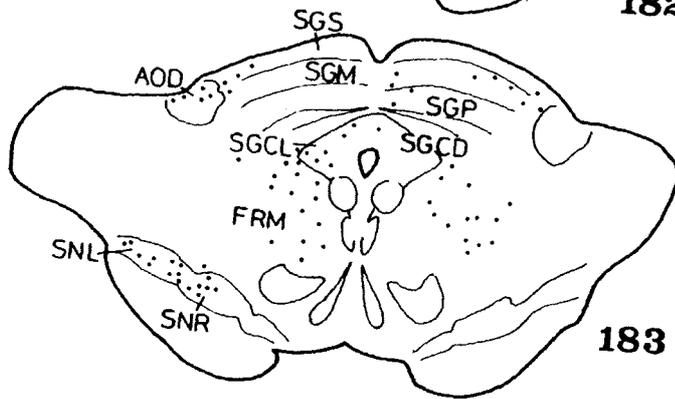
Fig. 178. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo prepósito del hipogloso contralateral. Caso 226. TMB. Barra de calibración: 60 u.

G-261

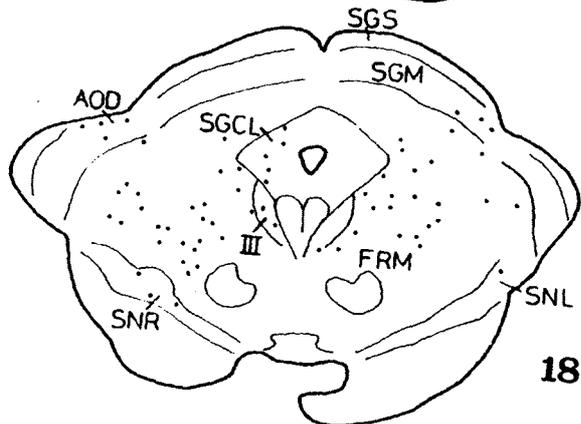




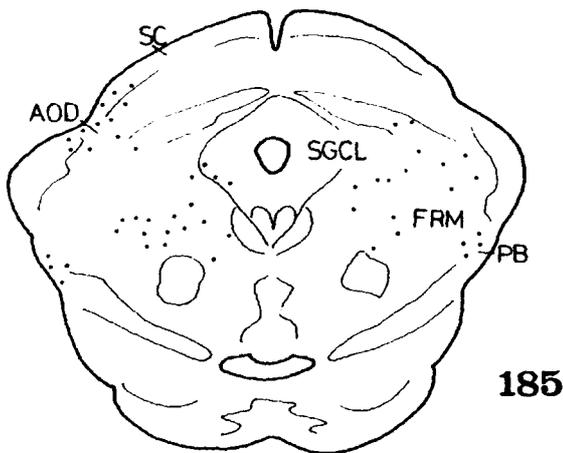
182



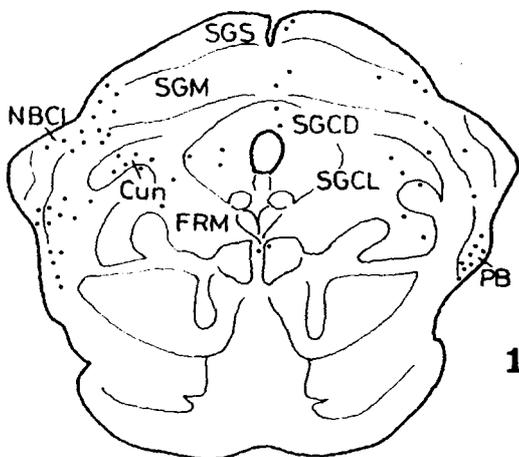
183



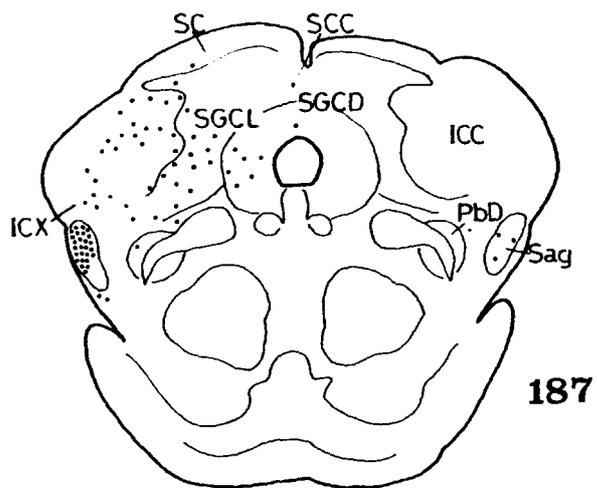
184



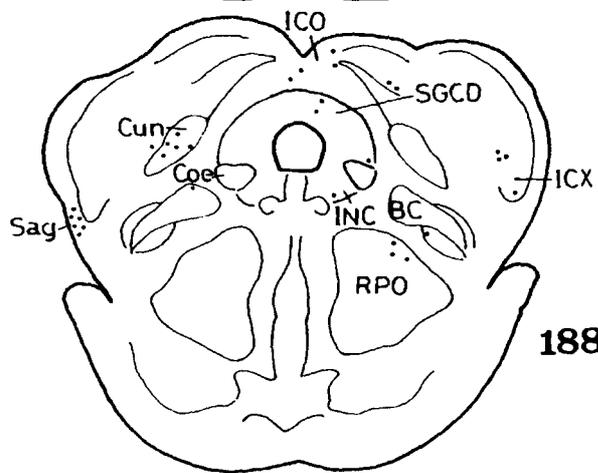
185



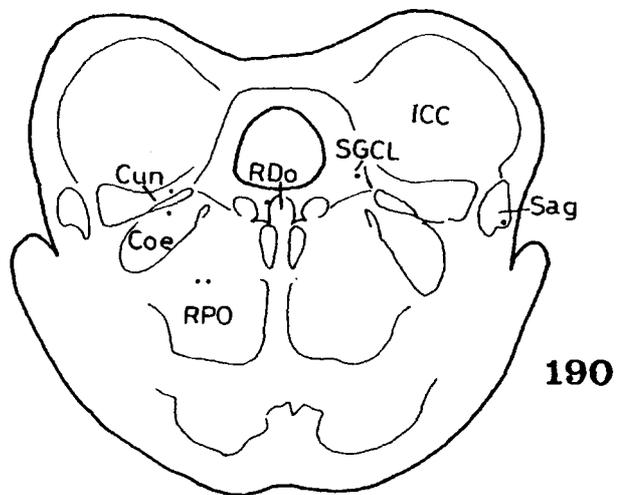
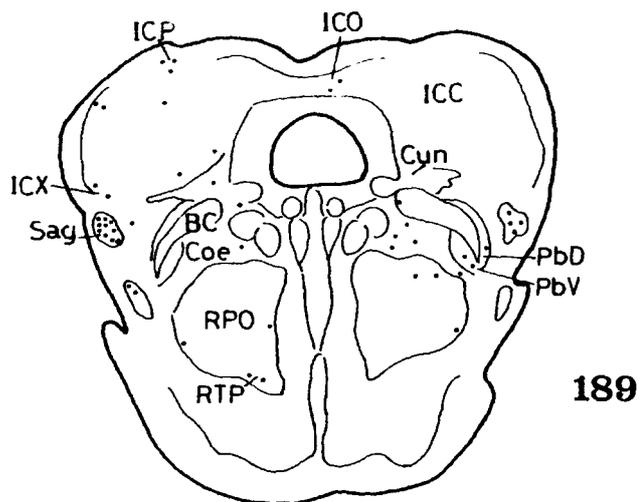
186

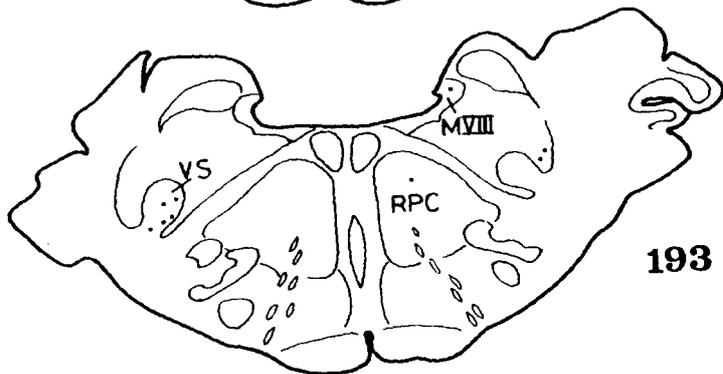
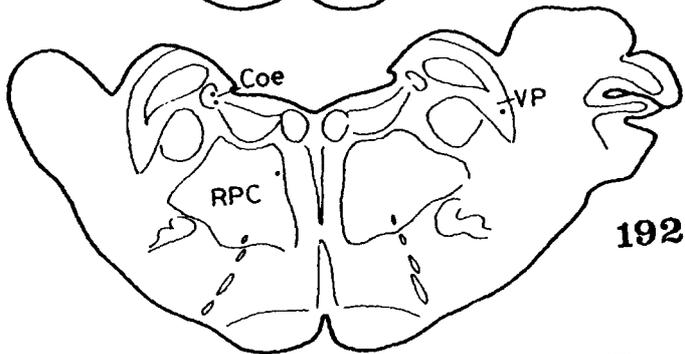
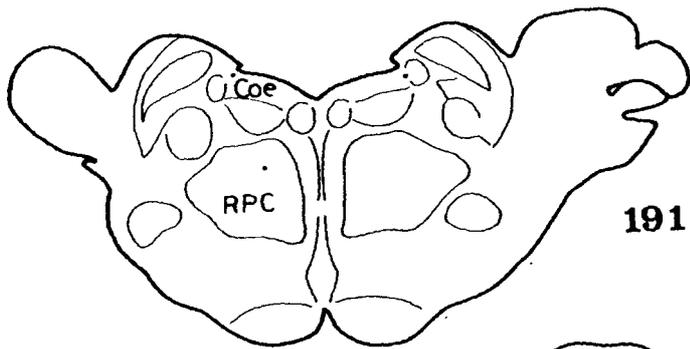


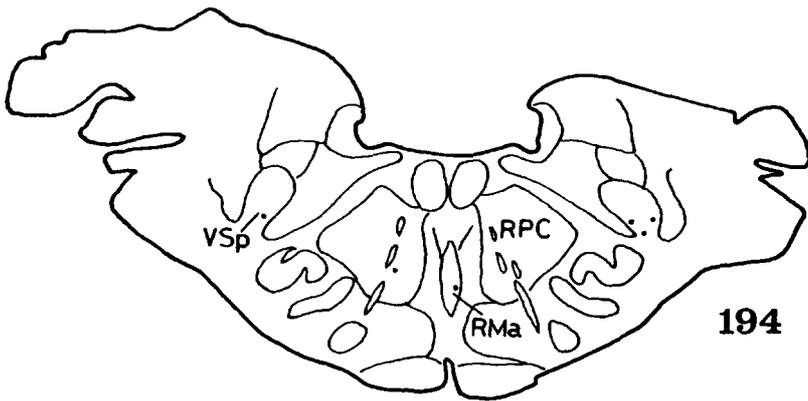
187



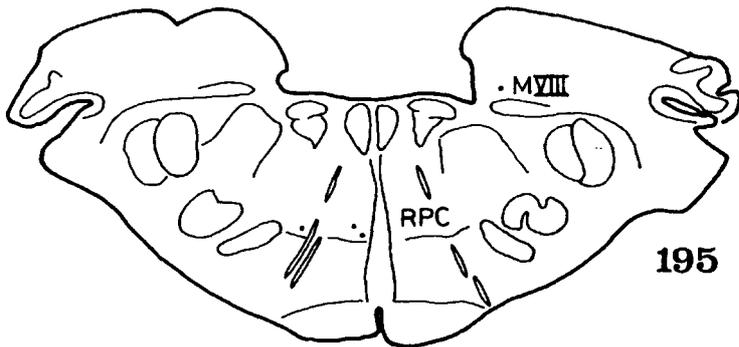
188



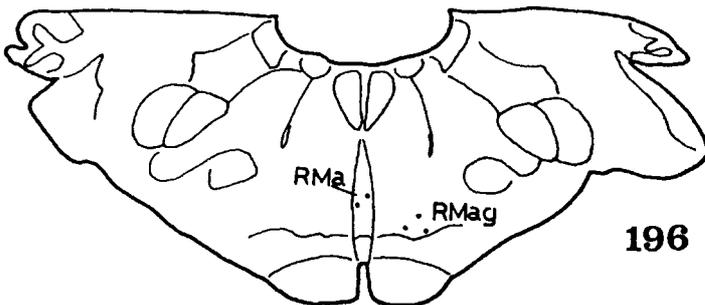




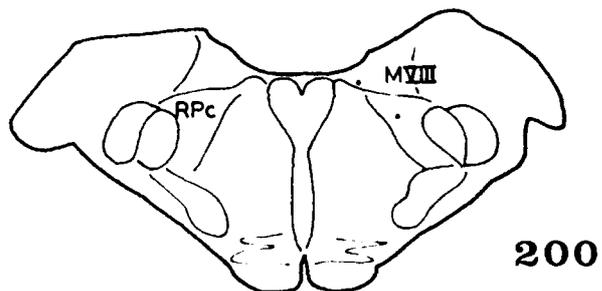
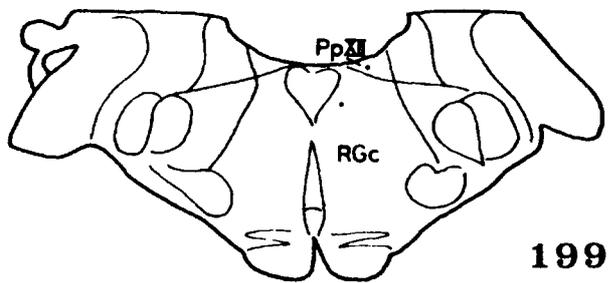
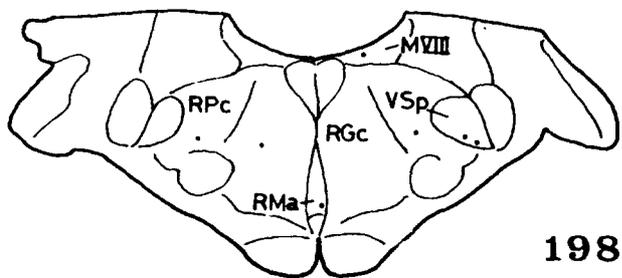
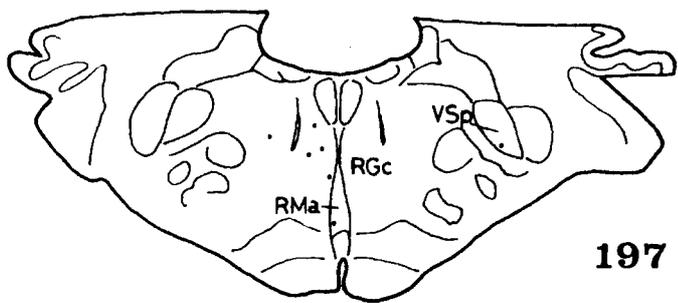
194



195



196



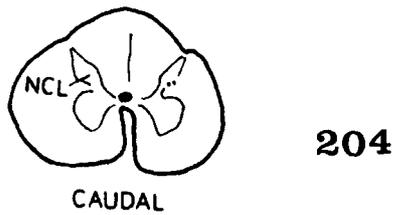
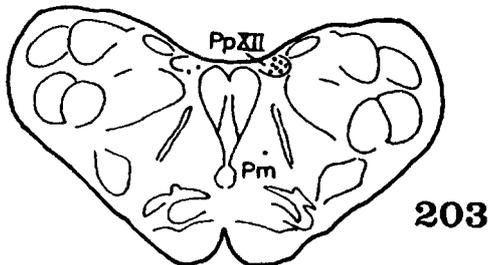
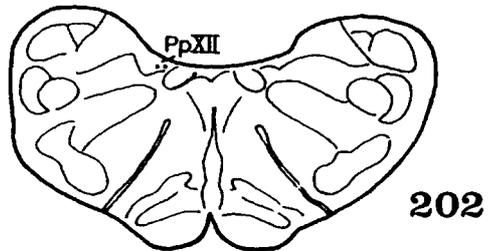
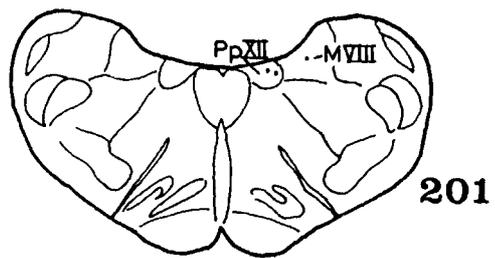




Fig. 205. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo parabigeminal ipsilateral. Caso 261. TMB. Barra de calibración: 60 u.

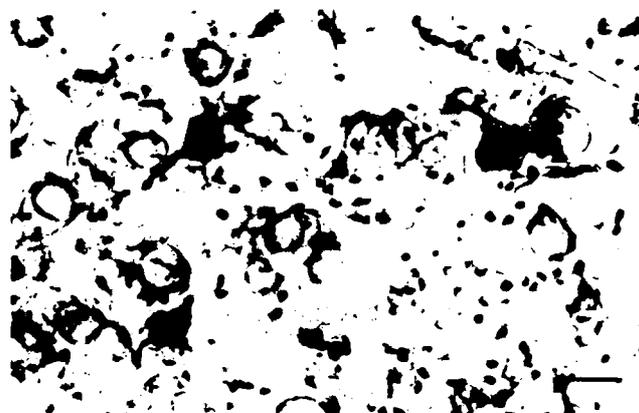


Fig. 206. Microfotografía de neuronas marcadas con HRP en núcleo central del colículo inferior contralateral. Caso 261. TMB. Barra de calibración: 30 u.

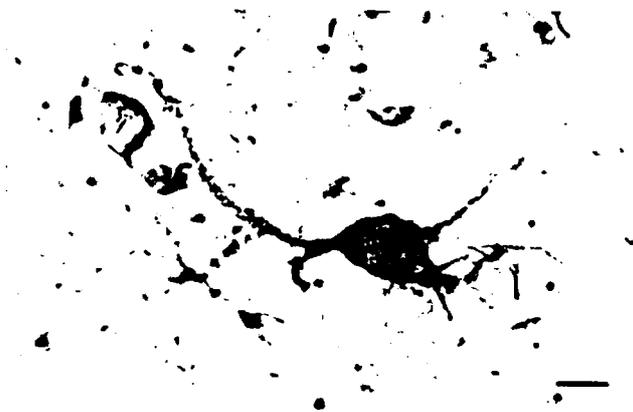
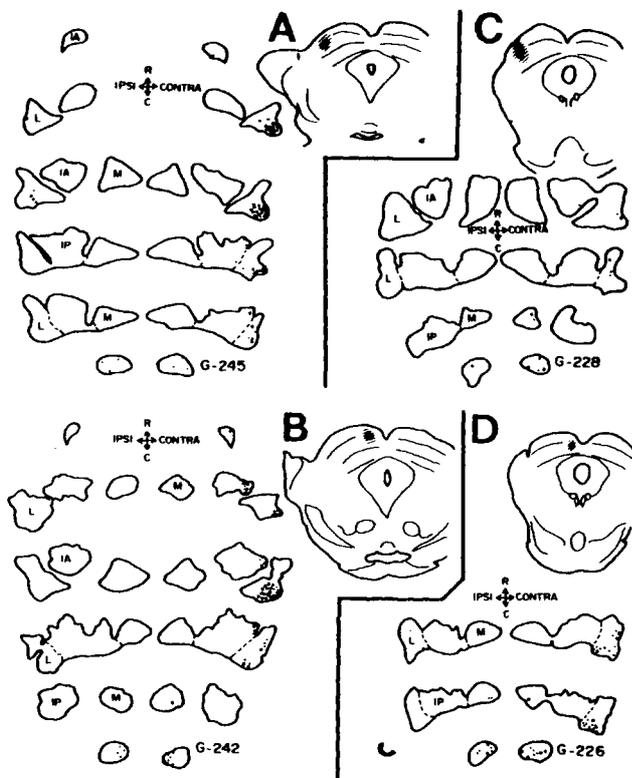
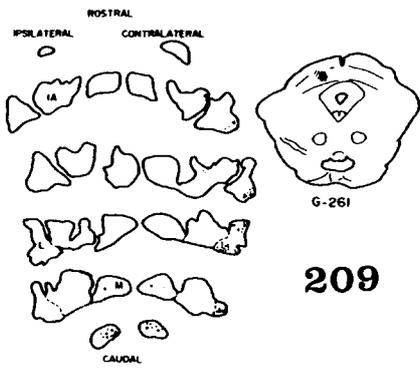
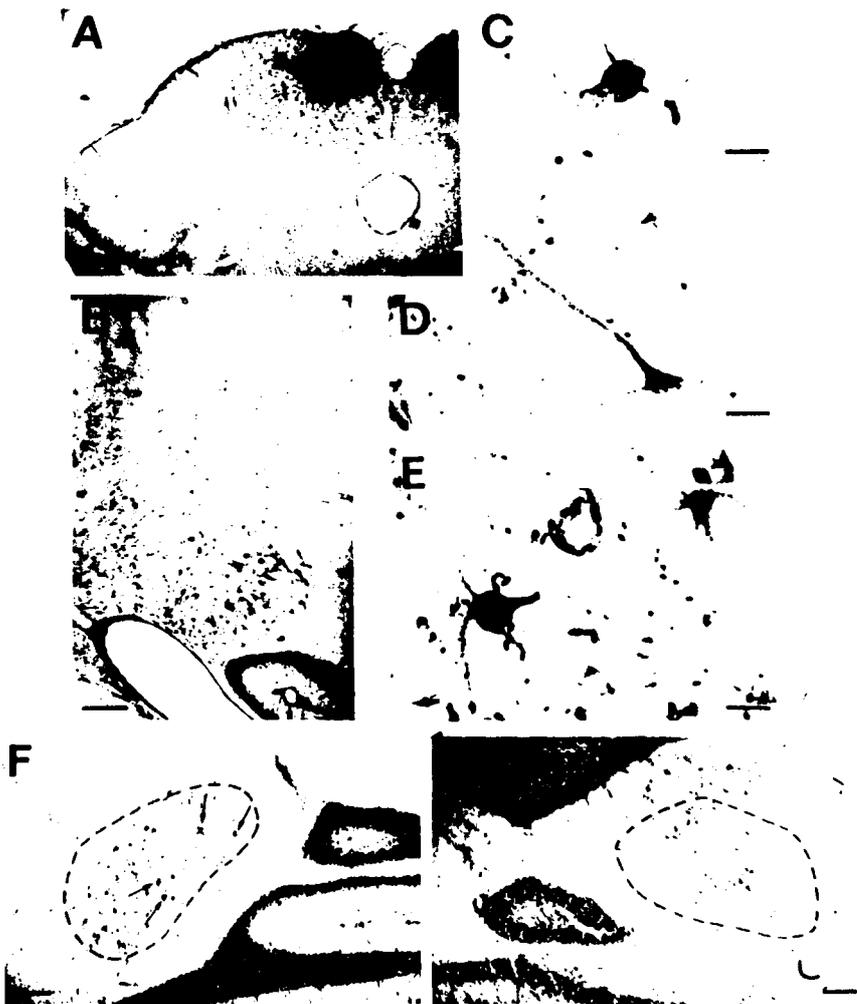


Fig. 207. Microfotografía de neurona marcada con HRP en núcleo sensorial principal del trigémino contralateral. Caso 261. TMB. Barra de calibración: 20 u.







201

5. DISCUSSION

Nuestros hallazgos señalan que son un gran número de estructuras troncoencefálicas y cerebelosas las que envían conexiones al colículo superior. Desde algunas de ellas han sido descritas con anterioridad conexiones a colículo (GROFOVA y cols., 1977; BALAYDIER y MAUGUIERE, 1978; EDWARDS y cols., 1979). Desde otras, como sustancia negra compacta ipsilateral; núcleos reticular parvocelular, magnocelular, lateral y ventral; núcleo magnocelular espinal alaminar ipsilateral del trigémino; núcleo cerebeloso lateral ipsilateral; núcleo interpósito anterior ipsi y contralateral, se describen estas por primera vez. Desde todas ellas es la primera descripción que señala una topografía al colículo.

En algún caso hemos descrito neuronas más intensamente marcadas o en mayor número en algún núcleo troncoencefálico o cerebeloso que en otro, a pesar de haber inyectado la misma cantidad de enzima. En ello hemos fundamentado la existencia y cantidad de las proyecciones desde esos núcleos a colículo. Sin embargo, hay que considerar la existencia de variaciones en el transporte retrógrado de HRP debidas a factores condicionantes de la captación axónica del enzima en la zona de inyección (NAUTA y cols., 1974; COWAN y CUENOD, 1975; COOKE y cols., 1975). Esos factores, desafortunadamente, son incontrolables.

Por otra parte debemos considerar la posibilidad de resultados falsos como consecuencia de la inyección de fibras de paso en el colículo en vez de terminales. Efectivamente hay evidencia de que fibras de paso afectadas por el procedimiento de inyección, captan y transportan HRP retrógradamente (HALPERIN y LA VAIL, 1975; HERKENHAM y NAUTA, 1977). Hemos discutido esta cuestión para las fibras cerebelo-coliculares. Puede ser realmente importante en los experimentos en que las inyecciones alcanzan stratum griseum profundum, ya que en esa región se han descrito fibras procedentes de los núcleos cerebelosos (ANGAUT, 1970), que penetran lateralmente y pasan al lado opuesto cruzando la comisura del colículo superior (ANGAUT y BOWSER, 1970). Sin embargo, la topografía observada después de nuestras inyecciones hace pensar que las células teñidas en los núcleos cerebelosos después de inyecciones coliculares deben corresponder a fibras cerebelo-coliculares que terminan en o cerca del sitio de inyección, más que a fibras de paso a otros territorios coliculares. La topografía de la proyección cerebelotectal solo se obtiene con inyecciones en capas coliculares profundas y no en las de inyecciones superficiales. Sin embargo, se han descrito fibras cerebelosas cruzadas en casos de inyecciones de este tipo (ANGAUT y BOWSER, 1970). Si esas fibras cruzasen efectivamente a través de las capas coliculares superficiales, las inyecciones laterales en colículo tendrían que dar un número mayor de células positivas en los núcleos cerebelosos contralaterales que las inyecciones mediales,

cosa que no ocurre. Pensamos pues, que nuestros resultados se deben, al menos en su mayor parte al lugar del colículo en que inyectamos la peroxidasa y obtenemos así una topografía clara en cada una de las estructuras en que aparecen células marcadas.

Seguiremos aquí igual que en la descripción de los hallazgos, una ordenación rostrocaudal y dorsoventral, en la discusión de las distintas estructuras que envían proyecciones al colículo desde tronco del encéfalo y cerebelo; si bien, en algún caso preferiremos hacer una agrupación de otro tipo para facilitar la comprensión funcional del conjunto.

REGION PRETECTAL

Para identificar los núcleos que la componen hemos seguido los atlas de REINOSO-SUAREZ (1961) y BERMAN (1968), como en resto del tronco del encéfalo y cerebelo, y los específicos de KANASEKI y SPRAGUE (1974) y AVENDAÑO y JURETSCHKE (1980).

KANASEKI y SPRAGUE (1974) y AVENDAÑO y JURETSCHKE (1980) siguen la misma denominación para los núcleos que componen esa región situada en el límite meso-diencefálico. Los primeros, los ordenaban según su posición rostrocaudal; los segundos, los clasificaban en tres grupos obedeciendo a una topografía lateromedial.

KANASEKI y SPRAGUE (1974) describían: núcleo pretectal an

terior, con sus partes reticular y compacta: núcleo pretectal medial; núcleo pretectal olivar; núcleo pretectal posterior; núcleo del tractum opticum y núcleo pretectal subóptico.

AVENDAÑO y JURETSCHKE (1980) individualizaban tres grupos: 1) núcleos de la comisura posterior con sus divisiones dorsal, lateral y ventral; 2) un grupo dorsolateral, que se componía de los núcleos del tractum opticum lateral y medial y los núcleos olivares; 3) un grupo intermediario, representado por el núcleo pretectal posterior, núcleo subóptico, núcleo pretectal anterior con sus divisiones compacta y reticular, y núcleo pretectal medial.

Nuestros hallazgos de neuronas marcadas en esa región confirmaban la proyección pretecto-tectal descrita previamente por métodos de degeneración anterógrados y retrógrados (RINVIK y cols., 1976; GRAHAM, 1976; BERMAN, 1977; ITOH, 1977; GROFOVA y cols., 1978; EDWARDS y cols., 1979 y TORTELLY, 1981).

No existe una descripción topográfica precisa de las aferencias desde esa región a colículo superior y gran discordancia en el nivel de terminación de esas fibras en las capas del colículo.

Nosotros, inyectando HRP en capas superficiales de colículo, solo hemos encontrado neuronas en núcleo del tracto óptico, y no hemos encontrado neuronas marcadas en otros núcleos de región pretectal. BERMAN (1977) demostraba proyección

pretectal ipsilateral a colículo, utilizando autorradiografía y HRP. Para GRAHAM (1976) la terminación se realizaba en capas intermedias de colículo, cosa que nosotros apoyamos, ya que casi todas nuestras inyecciones se encuentran a ese nivel. GRAYBIEL (1972 y 74) y EDWARDS y cols. (1979) estaban de acuerdo en ese patrón terminal.

ITOH (1977) fue el primero en tratar de hacer una topografía de esa proyección. Decía que la porción rostral del pretecto proyectaba a la zona medial del colículo y la mitad caudal del pretecto a la zona lateral del colículo. Nosotros coincidimos con él en la existencia de una topografía global (TORTELLY, 1981, decía que no existía), pero no en la topografía que él describe. Esta podría ser válida, en parte, para núcleo pretectal anterior, pero en absoluto para el resto. En casos de inyección rostral en colículo había un claro predominio de proyección contralateral, siendo más densa la ipsilateral secundariamente a inyecciones caudales en colículo. Hemos encontrado también una topografía mediolateral, siendo más abundante la tinción en núcleos situados lateralmente, en los casos de inyecciones laterales en colículo, y más abundante en los mediales, en los casos de inyecciones mediales en colículo. La bilateralidad es más clara en los casos de inyecciones mediales y de inyecciones centrales. Quizá los hallazgos de ITOH (1977) se debían en parte a lesión de fibras retinotectales y corticotectales, tópicamente ordenadas y que pasarían por el pretectum en dirección al colículo superior.

Hemos encontrado proyecciones a colículo, topográficamente ordenadas, como hemos descrito en los hallazgos, desde núcleo pretectal medial; núcleo de comisura posterior dorsal y lateral; núcleo pretectal anterior compacto y reticular, y núcleos del tracto óptico medial y lateral.

CARPENTER y PIERSON (1973) demostraron que lesiones en núcleo de comisura posterior y sustancia gris central impedían los reflejos directo o consensual a la luz, cosa que no comprobaban al lesionar otros núcleos de región pretectal, por lo que pensaban que el núcleo de la comisura posterior era el más relacionado con impulsos oculomotores. Confirmaron esa proyección desde núcleo de comisura posterior RINVIK y cols. (1976) con HRP, aunque sin observar una clara topografía; también GROFOVA y cols. (1978). EDWARDS y cols. (1979) fueron los primeros en especificar esa proyección desde diferentes núcleos. Encontraban la mayor cantidad de células marcadas en núcleos de comisura posterior ipsilateralmente y en parte reticular de núcleo pretectal anterior. El resto de células marcadas, a nivel del núcleo pretectal posterior y núcleos del tracto óptico.

Nosotros hemos encontrado proyecciones desde todos los núcleos de la región pretectal a colículo superior, si bien estas proyecciones guardan una topografía general y particular de cada núcleo. Estas proyecciones son bilaterales.

El núcleo del tracto óptico y el núcleo parabigeminal eran, en nuestro material, las dos únicas estructuras que aparecían

marcadas secundariamente a inyecciones superficiales. Esas células estaban débilmente teñidas, a diferencia de las de EDWARDS y cols. (1979) que lo estaban fuertemente, pareciéndose más a las que nosotros encontramos secundariamente a inyecciones en estrato gris intermedio. Pensamos que podía deberse a que la inyección que ellos consideraban superficial podía haber afectado a stratum opticum que, según la revisión de GOLDBERG y ROBINSON (1978), es la capa de mayor contingencia de fibras aferentes y eferentes del colículo superior.

Nosotros hemos descrito una topografía clara en cada uno de esos núcleos según el área de inyección colicular. La proyección desde núcleo pretectal medial es unilateral, del mismo lado de la inyección para las inyecciones caudales (Fig. 104 y 146) y del lado contrario para las rostrales (Fig. 31 y 60). Solo observamos bilateralidad en los casos de inyección central (Fig. 179). No hay topografía en sentido mediolateral.

Los núcleos de la comisura posterior dorsal tienen una proyección bilateral en todos los casos. Es preferente del mismo lado de la inyección, cuando esta es caudal (Fig. 104, 146, 147 y 148) y del otro lado, cuando se trata de una inyección situada rostralmente en colículo (Fig. 31 y 60).

Las neuronas se sitúan más lateralmente en el núcleo en los casos de inyecciones laterales (Fig. 31 y 104) que en los de inyecciones mediales (Fig. 60, 146 y 147). Las inyecciones centrales marcan neuronas bilateralmente en esos núcleos, sobre

todo a niveles rostrales y con un claro predominio en el mismo lado de la inyección (Fig. 179, 180, 181 y 182).

La proyección desde los núcleos de la comisura posterior lateral es también bilateral, siendo más densa para las inyecciones medialmente situadas (Fig. 60, 61, 62, 146, 147 y 148), sobre todo para las mediocaudales (Fig. 146). Las neuronas que encontramos después de inyecciones rostrales en colículo aparecen, preferentemente en el núcleo contralateral (Fig. 30, 31, 60 y 62). Después de inyecciones caudales las neuronas se encuentran más densamente en el núcleo ipsilateral (Fig. 104, 105, 146-148). Secundariamente a inyecciones centralmente situadas la bilateralidad es la regla, con algo de predominio ipsilateral y en el polo caudomedial y ventral del núcleo (Fig. 179-182).

El núcleo pretectal anterior compacto envía proyecciones ipsilaterales a colículo correspondientes a inyecciones caudolaterales (Fig. 104, 105 y 133). A nivel rostral y en el núcleo contralateral a la inyección se encuentran las células secundarias a inyecciones rostrolaterales en colículo (Fig. 31). Con menos densidad aparecen neuronas lateralmente situadas en el núcleo ipsilateral a inyecciones rostromediales en colículo (Fig. 60). No observamos bilateralidad ni células secundarias a inyecciones caudomediales ni centrales.

La parte reticular de ese núcleo tiene una proyección bilateral. Las neuronas secundarias a inyecciones rostrales en

colículo se sitúan, de preferencia en el núcleo contralateral, y a niveles caudales del mismo, llegando algo más rostralmente las de inyecciones mediales (Fig. 60, 61 y 62) que las de inyecciones laterales (Fig. 31 y 32).

En el núcleo ipsilateral a la inyección aparecen predominantemente, las neuronas de inyecciones caudales (Fig. 132), siendo en este caso más rostrales las correspondientes a inyecciones laterales (Fig. 104) que las correspondientes a inyecciones mediales (Fig. 147).

La mayor densidad de proyección desde el núcleo pretectal posterior se encuentra en el núcleo ipsilateral y corresponde a inyecciones caudomediales (Fig. 147 y 148). También son abundantes ipsilateralmente las neuronas de inyecciones centrales (Fig. 180, 181 y 182) y escasas las de inyecciones rostrales (Fig. 32, 61 y 62) que son las que se sitúan más dorsolateralmente en el núcleo.

Contralateralmente a la inyección la densidad neuronal si que estando a favor de las inyecciones caudomediales (Fig. 147 y 148) que se sitúan bordeando ventromedialmente el núcleo. Las neuronas de los restantes tipos de inyección se sitúan también a ese nivel, siendo las más escasas las de inyección caudolateral (Fig. 105) y adoptando en general, las neuronas de inyecciones rostrales la posición más medial en el núcleo (Fig. 32 y 61).

En núcleo del tracto óptico también hemos encontrado una clara topografía. La proyección desde núcleo del tracto óptico medial es bilateral para todos los tipos de inyección, situándose más medialmente las neuronas secundarias a inyecciones mediales (Fig. 61, 147 y 148) y más lateralmente las de inyecciones laterales (Fig. 32). Lateralmente se ve aumentar a ambos lados la densidad de las neuronas correspondientes a inyecciones centrales, que constituyen la proyección más abundante desde el núcleo del tracto óptico lateral (Fig. 180). Observamos en este núcleo una gradación topográfica de neuronas mediolateralmente. Se sitúan en el borde medial del núcleo las de inyección medial (Fig. 61, 62, 94 y 148) y en el borde lateral, las de inyección lateral (Fig. 32), situándose dispersas entre ellas las correspondientes a inyecciones anteriores (Fig. 61 y 62) e inyecciones centrales (Fig. 180), aunque se sitúan más dorsalmente las de inyecciones rostrales (Fig. 62) y más ventralmente las de inyecciones centrales (Fig. 148). Aunque hay bilateralidad en todos los casos, la densidad es mayor en el mismo lado de la inyección en los casos en que ésta es medial en colículo (Fig. 61 y 148), siendo mayor la densidad contralateralmente en los casos en que ésta es lateral en colículo (Fig. 32). Para las inyecciones centrales la bilateralidad demuestra claro predominio a favor del lado contralateral (Fig. 180). JONES y POWELL (1971) describieron proyecciones desde corteza visual a núcleo del tractum opticum. Sugirieron que ese núcleo sería para la corteza visual equivalente a lo que son los grupos talámicos pos-

terior e intralaminar para las cortezas auditiva y somatosensorial. Estos autores encontraban fibras degeneradas secundarias a enucleación ocular en núcleo del tracto óptico, obteniendo el mismo resultado secundariamente a lesiones en corteza visual.

UPDYKE (1977), en un estudio con autorradiografía en gatos, afirmaba que el núcleo del tracto óptico recibía fibras aferentes desde las áreas visuales estriada y preestriada.

GIOLLI y cols. (1978), negaban las proyecciones desde área visual I en un trabajo con autorradiografía en conejos. Ellos atribuían la discrepancia de sus opiniones a una posible diferencia entre las vías anatómicas de las dos especies.

EDWARDS y cols. (1974), GRAYBIEL (1972,1975), KAWAMURA y cols. (1974) afirmaban utilizando diferentes métodos que retina y corteza visual proyectaban a capas superficiales de colículo superior.

Esas terminaciones se situaban a diferentes niveles de stratum griseum superficiale (GAREY y cols., 1968; KAWAMURA y cols., 1974; GRAYBIEL, 1975).

HARTING y cols. (1973) y SPRAGUE (1975) estudiaron la organización sináptica de estrato gris superficial, quizá se deba a la posición axonal profunda en esa capa el que en nuestras inyecciones superficiales no encontremos neuronas en retina (estamos aún en periodo de estudio) ni en corteza visual (TORTELLI, 1981).

Todos esos hechos nos permiten estar de acuerdo con TORTELLY (1981) en que las proyecciones desde corteza visual y retina a las capas superficiales de colículo superior pueden ser bisinápticas, a través de núcleo del tracto óptico y núcleo parabisgeminal.

Lesionando zonas pretectales vecinas a núcleos del tracto óptico aparecían fibras degeneradas en oliva inferior de conejo (MIZUNO y cols., 1974). Esa vía pretecto-olivar y la terminación de la proyección pretecto-tectal en capas intermedio-profundas de colículo pueden ser las responsables de respuestas de orientación visual. CASAGRANDE y cols. (1972) justifican la influencia de región pretectal no solo en la vía sensorial visual (núcleo del tracto óptico) sino también en el control oculomotor. La vía pretecto-olivar sería uno de los sustratos morfológicos de conducción de estímulos visuales a cerebro. Según MAEKAWA y SIMPSON (1972,1973) respuestas evocadas en flóculo y nódulo por estimulación del nervio óptico eran conducidas por el complejo pretectal lateral y la oliva inferior en su zona rostromedial. Según BRODAL (1940) la proyección pretectal a la zona dorsal de la oliva conduciría impulsos visuales a núcleos vestibulares y fastigios.

NUCLEO PARABIGEMINAL

Discutimos este núcleo, aunque no corresponde a la ordenación previamente establecida para comprender mejor su asociación

funcional con el núcleo del tracto óptico. Son estos dos núcleos como ya hemos dicho, las dos únicas estructuras en que encontramos neuronas marcadas secundarias a inyecciones superficiales en colículo.

El núcleo parabigeminal es ovoideo, está formado por un grupo compacto de células en la parte lateral del mesencéfalo, por debajo del braquium del colículo inferior y lateralmente al tracto tecto-pontino. Forma parte de un sistema satélite del colículo superior, junto con el tegmento lateral mesencefálico, llamado "complejo tegmental parabigemino-lateral" por GRAYBIEL (1978).

Encontrábamos proyecciones bilaterales a colículo desde ese núcleo, que terminaban en capas superficiales e intermedio-profundas. GROFOVA y cols. (1978) encontraron proyecciones a esas capas de colículo pero no decían si eran o no bilaterales ni si seguían una distribución topográfica. Según ellos aumentaba la cantidad e intensidad de neuronas marcadas si la inyección profundizaba a stratum griseum intermedium, de acuerdo con nuestros resultados. GRAYBIEL (1978) encontraba las terminales de esas proyecciones a nivel de stratum opticum. Según EDWARDS y cols. (1979), el núcleo parabigeminal proyectaba primaria y exclusivamente a capas superficiales de colículo superior, y justificaban la aparición de neuronas secundarias a la inyección de HRP en stratum griseum intermedium por la contaminación de las capas superficiales.

Nuestros hallazgos no coinciden en absoluto con los de GRAYBIEL (1978), EDWARDS y cols. (1979) y TORTELLY (1981), que observaban una distribución de neuronas caudalmente en el núcleo ipsilateral y rostralmente en el contralateral, eso puede ser cierto en algún caso, pero no en general.

Después de hacer inyecciones muy localizadas en colículo superior encontramos que las inyecciones rostrales son las que dan una tinción neuronal más densa, y las centrales la mayor bilateralidad.

La proyección es fundamentalmente contralateral para las inyecciones situadas lateralmente en colículo e ipsilateral para las medialmente situadas. La proyección más significativa es la correspondiente a inyecciones rostrolaterales y la más débil la de inyecciones caudolaterales. Las inyecciones centrales guardan una bilateralidad uniforme a niveles mediocaudales del núcleo.

Las inyecciones rostrales demuestran una proyección más densa en cuanto a número de neuronas y más extensa topográficamente en sentido rostral. Las inyecciones caudales, una proyección con un origen más caudalmente situado en el núcleo.

GRAYBIEL (1978), utilizando autorradiografía estudió la topografía del sistema de fibras retinoparabigeminales, encontró una retinopatía comparable con los mapeos fisiológicos coliculares (LANE y cols., 1974) sugiriendo una verdadera visuo

topía en ese núcleo.

La organización parabigeminotectal ha sido estudiada desde el punto de vista retinotópico en el oposum por MENDEZ OTERO y cols. (1980). SHERK (1978, 1979a y 1979b) confirmó, en gatos, esa organización visuotópica, fisiológica, viendo que diferentes células parabigeminales respondían a diferentes estímulos visuales, concluyó que el campo visual ipsilateral estaba representado en la parte rostral del núcleo, mientras que la representación del campo visual contralateral ocupaba las zonas central y caudal del núcleo. Todo eso sugiere la existencia en núcleo parabigeminal de una retinotopía clara y de una importante misión en el procesamiento de los movimientos oculares a nivel colicular. Ha hemos discutido la importancia que puede tener este núcleo y el del tracto óptico como estación a capas superficiales de colículo de los impulsos que llegan desde retina y corteza visual.

SUSTANCIA NEGRA

Las proyecciones a colículo desde ese núcleo mesencefálico, de situación contigua y dorsal al haz piramidal, habían sido propuestas por RIOCH (1929), CARPENTER y McMASTER (1964), siendo descritas por LLAMAS (1966) y LLAMAS y REINOSO-SUAREZ (1968) en gatos, utilizando el método de NAUTA.

No hemos encontrado neuronas marcadas en ese núcleo secundariamente a inyecciones superficiales en colículo, hallándolas

de forma constante siempre que la inyección se encontraba por debajo del stratum opticum, en stratum griseum intermedium y stratum griseum profundum. Para GRAYBIEL (1978) las proyecciones nigrotectales terminaban en capas intermedias del colículo. HOPKINS y NIESEN (1976), habían afirmado que la sustancia negra proyectaba a capas profundas de colículo superior y que algunas fibras que van de sustancia negra a sustancia gris central lo hacían a través de estratos profundos de colículo superior.

Nuestros hallazgos demuestran que una proyección de carácter bilateral desde sustancia negra a colículo, siendo más densa ipsilateralmente. En ese aspecto global estamos de acuerdo con GROFOVA y cols. (1978) y GRAYBIEL (1978), pero ellos solo consideraban la porción reticular de sustancia negra. EDWARDS y cols. (1979) y TORTELLY (1981), sin embargo, han descrito neuronas marcadas en ambas zonas reticular y lateral de sustancia negra, denominación dada por REINOSO-SUAREZ (1961) y BERMAN (1968). EDWARDS y cols. (1979) describían aumentos de células marcadas a niveles más rostrales.

En nuestro material hay un claro dominio de células de inyecciones laterales rostralmente y de inyecciones mediales caudalmente.

Son más rostrales las neuronas de inyecciones rostrales en colículo y más caudales las de inyecciones caudales. Hay más cantidad de neuronas en las inyecciones mediales que en

las laterales. Solo tienen células en parte compacta las inyecciones rostrales. Hay más densidad neuronal en parte reticular en inyecciones mediales y más en porción lateral en inyecciones laterales. Contralateralmente encontramos neuronas secundarias a todos los tipos de inyección pero en muy poca cantidad. Siendo más rostrales las de inyecciones rostrales que las de inyecciones caudales.

Con respecto a tamaño y forma celular estamos de acuerdo con GROFOVA y cols. (1978).

GROFOVA y cols. (1980) son los únicos autores que sugirieron una proyección a porción compacta reticular al ver, en un estudio morfológico efectuado marcando neuronas de sustancia negra con HRP después de registrarlas intracelularmente, en respuesta a estímulos talámicos o tectales, arborizaciones terminales de algunas colaterales en la vecindad de la porción compacta.

GRAYBIEL (1978), basada en la posibilidad de que la proyección nigro-tectal mantenga una ordenación retinotópica, como la mantienen los campos motores en las unidades coliculares, sugirió, que esa vía nigrotectal representaría la transferencia de información desde corteza visual, a través de un puente trans-estriado a sustancia negra y, de ella al colículo superior. Esta vía sería así, análoga a las proyecciones visuales trans-pontinas o trans-olivares a cerebelo. Sugieren que la distribución columnar de esa proyección correspondía a registros

verticales en colículo superior, según una organización retinotópicamente ordenada y trató de dar consistencia por ese sistema de integración funcional en la motilidad ocular a los hallazgos clínicos de alteración oculomotora en enfermedad de Parkinson estudiados por DE JONG y cols. (1971) y CORIN y cols. (1972).

MOHLER y WURTZ (1976), registraron respuestas neuronales en monos, en sustancia negra, antes de un movimiento ocular, que interpretaron como una señal de "permiso" al sistema efector visual suomotor. Eso justificaría los desórdenes en la iniciación de los movimientos oculares que ocurren en enfermedades que afectan a sustancia negra o núcleos de la base. Se explicarían de la misma forma la bradicinesia, hipocinesia oculomotora y efecto de la atención secundarios a lesiones en colículo superior.

Si bien para REAVILL y cols. (1979) la vía nigrotectal no se encuentra bajo la influencia dopamínica, a diferencia del circuito nigroestriado, CHEVALIER y cols. (1981) han evidenciado la naturaleza gabaérgica inhibitoria de la proyección nigrotectal.

ANDERSON y YOSHIDA (1980), estimulaban antidrómicamente tálamo y colículo superior, registrando en sustancia negra. Propusieron que ramas del mismo axón de sustancia negra se dirigen a tálamo ventromedial y al colículo superior. Basándose en las capas coliculares profundas a las que llegaban los axones nigricos estaban implicadas en el control de la musculatura ocular y del cuello y que las áreas talámicas a las que proyec-

taban los axones nigricos, a su vez, proyectaban, en el mono, a áreas corticales rostrales, al gyrus pretectal, especialmente a áreas corticales laterales en la región del sulcus arcuatus; sugirieron que los ramos coliculares y talámicos de los axones de la sustancia negra, desempeñaban algún papel en el control de la actividad de neuronas corticales y coliculares que, a su vez, estaban implicadas en el control de los movimientos oculares y cefálicos.

FORMACION RETICULAR MESENCEFALICA

Hemos encontrado también topografía en la proyección reticulo-tectal. Las neuronas marcadas tras inyecciones laterales en colículo se situaban más rostralmente en FRM, siendo de preferencia ipsilaterales las neuronas marcadas tras inyecciones caudales en colículo, y contralaterales las de inyecciones mediales. La importancia de la interrelación reticulo-tectal había sido descrita ya por KAWAMURA y cols. (1974). RAFOLS y MATZKE (1970) describieron de forma minuciosa las conexiones eferentes de colículo superior a formación reticular mesencefálica. Según ellos los centros tegmentales reticulares ipsilaterales recibían las fibras del colículo superior, a través de un haz directo tecto-reticular que terminaba, fundamentalmente, en la parte lateral del tegmento mesencefálico y parte superior del puente. Esos hallazgos podían estar de acuerdo con los de ALTMAN y CARPENTER (1961), que sugerían que las largas proyecciones desde colículo superior a los centros reticulares ofre-

cían un sustrato anatómico para la activación reticular en respuesta a estímulos luminosos. BELL y cols. (1964), estudiaron los efectos de estímulos plurisensoriales naturales sobre formación reticular mesencefálica, concluyendo que su porción central tenía la mayoría de unidades reaccionantes a estímulos somáticos y el menor número de ellas reaccionantes a estímulos visuales. Esa afirmación concordaría con la de RAFOLS y MATZKE (1970) en que era la parte lateral del tegmento mesencefálico donde terminaban la mayoría de fibras directas que llegaban de colículo superior. En la formación reticular mesencefálica parece estar localizada el área supranuclear inmediata a las motoneuronas del sistema motor ocular en el plano vertical. Esta área comprende los llamados núcleos accesorios del núcleo motor ocular común (sobre todo el núcleo intersticial de CAJAL) y a la formación reticular vecina.

La lesión de estas zonas da lugar a una abolición completa de los movimientos oculares en el plano vertical (CHRISTOFF, 1974; PASIK y cols., 1969). Asimismo, son conocidas las relaciones de estas estructuras con los núcleos motores oculares tanto desde el punto de vista anatómico (CARPENTER y cols., 1970) como electrofisiológico (SCHWINDT y col., 1974).

Mediante el registro extracelular en animales despiertos se ha observado que en la formación reticular mesencefálica existen neuronas que producen un brote de actividad durante movimientos sacádicos voluntarios o durante las fases rápidas

del nistagmo vestibular y optocinético (BUTTNER y cols., 1977; KING y FUCHS, 1977). En la actividad unitaria de dichas neuronas parecen ir codificados los parámetros necesarios para la realización y mantenimiento de los movimientos oculares (HENN y COHEN, 1976; BUTTNER y cols., 1977).

EDWARDS y cols. (1980) siguiendo a CASAGRANDE y cols. (1972) destacan la gran similitud histológica, anatómica y fisiológica que existe entre las capas profundas de colículo superior y la formación reticular adyacente a él. EDWARDS y cols. (1979) no detectaban neuronas marcadas secundariamente a la inyección de HRP en colículo superior más que en núcleo cuneiforme contralateral en muy pequeña proporción y núcleo subcuneiforme de forma bilateral aunque principalmente contralateral. En nuestro caso hemos encontrado proyecciones bilaterales desde estas estructuras y más ampliamente ipsilaterales, atribuyendo los hallazgos de EDWARDS y cols. (1979) a que inyectaron solo zonas limitadas de colículo y a que sus afirmaciones se refieren a un caso con inyección rostral que profundizó a tegmento mesencefálico subyacente.

GROFOVA y cols. (1978) describieron la proyección a colículo superior, también TORTELLY (1981), aunque sin estudiarla cualitativa ni cuantitativamente, cosa que nosotros hemos realizado pudiendo resumir de nuestros hallazgos que las neuronas de inyecciones laterales en colículo se sitúan más rostralmente en ella, siendo, de preferencia, ipsilaterales las de inyec

ciones caudales (Fig. 104 y 105) y contralaterales, las de inyecciones mediales (Fig. 31). En los casos de inyección caudolateral, las neuronas se extienden ventrolateral y dorsolateralmente, siendo masiva su densidad, sobre todo, en el polo más dorsal del núcleo, a sus niveles rostrales (Fig. 106). Las neuronas de inyecciones caudomediales aumentan en número caudalmente y se extienden en dirección mediolateral dorsoventralmente (Fig. 151-154). Las neuronas correspondientes a inyecciones rostrales se dispersan en la zona central del núcleo lateromedialmente en dirección dorsoventral, situándose más laterales las de inyección lateral (Fig. 33-35) y más medioventrales las de inyección medial (Fig. 63-66). Las de inyección central ocupan una posición dorsomedial en el núcleo en las zonas más rostrales (Fig. 183), extendiéndose lateralmente en las zonas caudales en que la proyección es más densa (Fig. 184 y 185). Las neuronas de la zona más caudal del núcleo corresponden a inyecciones centrales (Fig. 186) y caudales en colículo (Fig. 158).

En el núcleo contralateral dominan en los niveles más rostrales las neuronas de inyecciones rostromediales, que se sitúan mediolateralmente en dirección ventrodorsal (Fig. 61 y 63). A niveles más caudales, en que aparecen neuronas de otros tipos de inyección, adoptan la posición más lateral en el núcleo (Fig. 65-68). Por dentro de esas neuronas se sitúan las de inyecciones caudolaterales (Fig. 106) y centrales (Fig. 183-185), siendo las más mediales las correspondientes

a inyecciones caudomediales (Fig. 151, 152 y 155). Las de inyección rostromedial siguen una distribución difusa lateromedialmente en la zona más ventral del núcleo (Fig. 64-68). La proyección central se encuentra en la zona más caudal del núcleo (Fig. 185 y 186) junto a alguna neurona de inyección rostral en colículo (Fig. 36 y 69).

SUSTANCIA GRIS PERIACUEDUCTAL

En nuestro material esta estructura demostró proyectar abundante y bilateralmente a colículo superior, aunque a mayor cantidad desde el mismo lado.

EDWARDS (1977), utilizando técnicas combinadas de transporte axonal retrógrado de HRP y de autorradiografía, encontró proyecciones desde colículo superior a sustancia gris periacueductal, sugiriendo que esa proyección formaba parte de un gran mecanismo de control tectal-oculomotor. CAJAL (1911) clasificaba las dendritas de las motoneuronas oculomotoras en posteriores, ramificándose en la sustancia gris periacueductal y dendritas anteriores y antero-externas ramificándose en la formación reticular vecina del fascículo longitudinal medial. Igualmente GRAYBIEL (1977) encontró también una intensa comunicación entre formación reticular paramediana del puente y sustancia gris periacueductal. Nuestros hallazgos además de señalar una proyección desde esta formación a colículo, pueden suponer un circuito de retro-alimentación a estas

proyecciones.

EDWARDS y cols. (1979) no encontraron neuronas marcadas en SGP. Sí, GROFOVA y cols. (1978) y TORTELLY (1981) con la misma técnica y en el mismo tipo de animal. No hay ninguna descripción topográfica de las proyecciones desde esta formación a colículo anterior a la nuestra que señala una proyección sistemática al colículo superior. En el polo más rostral del tercio superior, considerando éste entre los planos -6 y -3 del atlas de REINOSO-SUAREZ (1961), encontramos neuronas correspondientes a inyecciones rostralaterales en la parte dorsal de sustancia gris (Fig. 30 y 31), en la parte lateral son mediales y se sitúan más dorsales las de inyección caudomedial (Fig. 146) que las de inyección rostromedial que se sitúan más ventrales (Fig. 60).

En la zona medial de sustancia gris encontramos, sobre todo, neuronas de inyección rostralateral (Fig. 32 y 33) y alguna de inyección caudomedial (Fig. 149 y 150).

A niveles más caudales de ese tercio superior se ven aumentar el número de neuronas secundarias a inyecciones laterales, fundamentalmente, en la zona lateral de sustancia gris, situándose más rostralmente en ella las secundarias a inyección caudolateral (Fig. 106), que las de inyección rostralateral (Fig. 34 y 35) que junto a las de inyecciones centrales se sitúan en la zona más caudal del núcleo (Fig. 183 y 184).

En el tercio medio del núcleo (entre -3 y 0 del atlas) en la parte rostral, aparecen neuronas secundarias a inyecciones rostromediales, sobre todo, en la zona dorsal y lateroventral (Fig. 68 y 69) ocupando el centro de esa zona lateral las neuronas de inyecciones centrales (Fig. 185 y 186) y aumentando las secundarias a inyecciones caudolaterales en la zona ventrolateral (Fig. 108 y 109) y de las rostralaterales en la zona dorsolateral a medida que nos desplazamos caudalmente (Fig. 35-37).

En el tercio inferior del núcleo (entre 0 y -3 del atlas) se sitúan más rostralmente en el borde lateral las neuronas secundarias a inyecciones centrales (Fig. 187) ocupando a niveles más caudales el borde lateral las secundarias a inyecciones caudales (Fig. 111 y 158), situándose las de inyecciones rostrales en la zona dorsal y ventral de núcleo (Fig. 38 y 39).

Contralateralmente, en el tercio superior dominan las neuronas secundarias a inyecciones mediales en el polo más rostral (Fig. 73) apareciendo en mayor número neuronas de inyección caudomedial a niveles más caudales y aumentan en número, las células de inyecciones rostrales al acercarnos al tercio medio del núcleo en que dominan claramente las neuronas de inyección rostromedial que adoptan una situación dorsolateral y ventrolateral dejando libre la zona lateral central (Fig. 99).

A niveles rostrales del tercio inferior del núcleo apare-

cen con la misma distribución neuronas de inyecciones caudales y centrales (Fig. 190) siendo las más caudales en el borde ventrolateral del núcleo las neuronas de inyección rostral (tanto medial como lateral) (Fig. 42).

FORMACION RETICULAR DEL PUENTE

Esa porción de formación reticular interviene según RAPHAN y COHEN (1978) en los movimientos oculares. Los rápidos, dependían del núcleo reticularis pontis oralis y los movimientos lentos del núcleo reticularis pontis caudalis.

Esos núcleos reciben proyecciones desde colículo superior (KAWAMURA y cols., 1974) y envían fibras directas al núcleo abducente (GRAYBIEL, 1977). Para esta autora esos núcleos representarían una estación de relevo para la información desde colículo superior a núcleo abducente contralateral.

Ese núcleo es el que inicia el movimiento de sacudida ocular, enviando impulsos al nervio oculomotor contralateral a través del fascículo longitudinal medial.

Experimentos recientes han demostrado que los movimientos de sacudida y las fases rápidas del nistagmo vestibular y optocinético en el plano horizontal se generaban en la zona paramediana de la formación reticular bulbo-protuberancial. La estimulación eléctrica de esa zona producía movimientos oculares en el plano horizontal de características idénticas a los movi-

mientos espontáneos (COHEN y KOTMATSUZAKI, 1972; KELLER, 1974); en cambio, la lesión abolía los movimientos conjugados horizontales (COHEN y cols., 1968). Los registros unitarios realizados en esta zona mostraban la existencia de unidades fásicas, las cuales producían un brote de actividad durante el movimiento y de otras unidades, cuyo disparo tónico se hacía silente durante movimientos de sacudida voluntarios o durante las fases rápidas del nistagmo vestibular u optocinético (KELLER, 1974; COHEN y HENN, 1972; HENN y COHEN, 1976; LUSCHEY y FUCHS, 1972).

Aunque COHEN y HENN (1972) identificaron el área supranuclear con el núcleo reticular gigantocelular, aún no conocemos con precisión la localización de las neuronas supranucleares que representan la vía final de proyección sobre las motoneuronas oculares. Tampoco se conocen sus conexiones (BAKER y BERTHOZ, 1977; RAPHAN y COHEN, 1978).

HIGHSTEIM y cols. (1976), estimulando los núcleos reticulares del puente oral y caudal registraba potenciales postsinápticos excitadores de tipo monosináptico en las motoneuronas de los núcleos motor ocular externo homolateral y motor ocular común contralateral.

Esos resultados contrastan con la dificultad observada en estudios con peroxidasa para encontrar conexiones entre estos núcleos de formación reticular y los núcleos oculomotores (BUTTNER-ENNEVER y HENN, 1976; GRAYBIEL y HARTWIEG, 1974).

en núcleo reticular oral del puente siguen una distribución ventrolateral y dorsolateral en los núcleos de ambos lados. Está claro el predominio de las neuronas de inyecciones laterales en el núcleo contralateral (Fig. 37-41 y 109-115) y de inyecciones mediales en el ipsilateral (Fig. 69-75 y 156-161).

Ipsilateralmente en el polo rostral del núcleo sólo aparecen neuronas de inyección medial, ocupando las de inyección caudomedial una posición dorsolateral (Fig. 157) y las de inyección rostromedial el límite ventromedial del núcleo (Fig. 70). A niveles más caudales aparece alguna neurona de inyección lateral que se sitúa en el límite dorsal del núcleo ocupando una posición más lateral en él las neuronas de inyección lateral (Fig. 40) que las de inyección medial (Fig. 70 y 73).

En el borde más ventral del núcleo las neuronas se sitúan lateromedialmente de forma ordenada: neuronas de inyección caudomedial (Fig. 159), de inyección central (Fig. 189 y 190) y de inyección rostral, respectivamente, ocupando estas últimas el polo más caudomedial y ventral del núcleo en que son más mediales las rostromediales (Fig. 70) que las rostromediales (Fig. 40).

Contralateralmente en su zona más rostral aparecen solo neuronas de inyecciones laterales, que se sitúan siguiendo el borde lateral del núcleo ventrodorsalmente, siendo más ventrales las neuronas de inyección rostromedial (Fig. 37-39) que las de inyección rostromedial (Fig. 69), que son más dorsales.

Estas zonas de formación reticular del puente (núcleos reticular, gigantocelular y reticular del puente oral y caudal) reciben proyecciones desde núcleos vestibulares (LADPLI y BRODAL, 1968) y colículo superior (KAWAMURA y cols., 1974). A las capas profundas de este último ellos también envían proyecciones como nosotros hemos topografiado.

PETERSON y cols. (1974) demostraron convergencia de estímulos cutáneos, de la corteza cerebral, de los pedúnculos cerebelosos y de los colículos superiores en algunas células reticulares.

UDO y MANO (1970) demostraron, a su vez que muchas células reticulares proyectan a la médula espinal. Todo eso justificaría que esos núcleos puedan participar en el control de los movimientos coordinados de los ojos y de la cabeza (GRAYBIEL, 1977).

Nosotros hemos encontrado proyecciones aferentes a colículo desde núcleos reticulares gigantocelular, parvocelular, magnocelular, núcleos del puente oral y caudal, núcleo reticular paramediano y núcleo reticular ventral.

EDWARDS y cols. (1979) describían esa proyección desde núcleos reticulares, puente oral, caudal y gigantocelular coincidiendo con nosotros en que terminaba en capas profundas de colículo, pero no hacían la topografía de la proyección. En nuestro caso nosotros hemos comprobado que las neuronas teñidas en

HOLCOMBE y cols. (1980), todas las capas del colículo proyectan a núcleos del puente y a tegmento pontino lateral, originándose en mayor grado en stratum griseum superficial la de núcleos del puente dorsolaterales y en estrato gris profundo la del tegmento pontino lateral.

Experimentos fisiológicos han ido complicando el papel de cada estructura en los movimientos oculares. El colículo superior participaría en movimientos de sacudida inducidos visualmente (SCHILLER, 1970; SCHILLER y STRYKER, 1972; WURTZ y GOLDBERG, 1972); el núcleo del tracto óptico en nystagmus optocinético (COLLEWING, 1975; HOFFMAN y SCHOPPMANN, 1975); la división floccular del vestibulo-cerebelo en movimientos de percusión (WESTHEINER, 1954; MILES y FULLER, 1975). Para BENDER y SHANZER (1964) la formación reticular del puente parece ser un punto esencial en el sistema de conducción, pequeñas lesiones en su zona paramediana pueden producir una parálisis completa de la mirada conjugada horizontal.

Aunque los movimientos oculares verticales pueden estar relacionados con región pretectal (PASIK y cols., 1969), movimientos conjugados verticales y horizontales pueden quedar paralizados secundariamente a lesiones en tegmento pontino.

GOEBEL y cols. (1971) sugirieron que la formación paramediana del puente y la zona reticular magnocelular (sitios desde los cuales nosotros describimos aferencias a colículo, en sus capas profundas), eran esenciales en la producción de parálisis

La proyección de las inyecciones caudolaterales se hace muy densa en las zonas caudales del núcleo, sobre todo, en su zona dorsolateral (Fig. 113). Aparece en esos niveles también alguna neurona de inyección caudomedial y central, que se sitúan lateralmente a las neuronas rostromediales en el borde ventrolateral del núcleo (Fig. 159 y 189).

Hay múltiples estudios de eferentes de colículo superior a núcleos del puente, con técnicas de degeneración (KAWAMURA y BRODAL, 1973; KAWAMURA, BORDAL y HODDEVIK, 1974; CASAGRANDE y HARTING, 1975). Encontraban tinción en núcleos del puente dorsolaterales después de inyecciones intraoculares de aminoácidos tritiados. Las capas superficiales de colículo superior aparecían también marcadas en esos casos, sugiriendo que la tinción pontina se había producido transneuronalmente desde capas coliculares superficiales.

GRAHAM (1977) encontraba el origen de esa proyección pontina en stratum griseum profundum de colículo. HARTING (1977) la encontraba secundariamente a inyecciones superficiales y profundas de aminoácidos en colículo. El transporte anterógrado de HRP reveló que eran las capas intermedias y profundas de colículo las que envían una mayor proporción a los núcleos del puente dorsolaterales (HASHIKAWA y KAWAMURA, 1977; MOWER, GIBBSON y GLICKSTEIN, 1979). Esas capas coliculares son en nuestro material las que reciben las aferencias desde el tegmento pontino y bulbar con una organización topográfica. Según

inducida de la mirada.

GRAYBIEL y HARTWIEG (1974) demostraron neuronas marcadas en núcleo abducente y perihipogloso tras inyecciones de HRP en esa zona reticular. Postulando que la vía colículo superior - FR puente - N abducente sería la vía de control, de movimientos en sentido horizontal, sugirieron que esa zona de FR podría actuar, no está nada claro, en movimientos verticales por vía prepósito o bien por la zona de unión mesodiencefálica. Según ellos la zona más caudal de formación reticular intervenía en coordinar información visual (colicular) y de cabeza y ojos (vestibulo espinal) y la zona rostral en un mecanismo más específico visual en relación al mapa visual colicular. Comprobando que la vía tectopontina (a formación reticular medular) está codificada visualmente (SCHILLER, 1972; WURTZ y GOLDBERG, 1972) encontraron una organización retinotópica en las células de origen tectoreticular en capas profundas de colículo superior (STRASCHILL y RIEGER, 1972; ABRAHAMS y ROSE, 1975).

Clínicamente se puede localizar a ese nivel la disociación clínica de movimientos de ojos y de cabeza (BENDER y cols. 1964) estudiada experimentalmente por HOYT y DAROFF (1971) que lesionando la parte rostral del tegmento pontino veían alterarse los movimientos oculares inducidos (respuesta oculocefálica) cosa que no ocurría al lesionar la zona caudal.

ROBINSON (1975) postulaba la existencia de un mecanismo

de "pulso generador" iniciador de movimientos de sacudida ocular en la zona rostral y un mecanismo integrador para mantener la posición de los ojos en la zona caudal de formación reticular.

KOTCHABHAKDI y cols. (1980) demostraron que excepto el paraflocculo todas las áreas corticales cerebelosas y todos los núcleos cerebelosos recibían aferencias desde uno o más núcleos de formación reticular (con excepción de formación reticular mesencefálica); proyección demostrada por HODDERIK (1975) al lóbulo paramediano, que demuestra una topografía pontina columnar secundaria a la llegada de impulsos somatotópicos a ese nivel desde corteza somatosensorial y que seguían esa vía hacia lóbulo paramediano. Según él, el puente puede ser una estación mediadora de influencias desde corteza (somatosensorial, visual y acústica), núcleos cerebelosos y colículos a lóbulo paramediano.

BRODAL (1975) demostraba que la parte lateral de núcleo reticular lateral proyectaba a zona rostral de lóbulo anterior y parte caudal del lóbulo paramediano (ambos representantes de la extremidad posterior) mientras que la parte medial del NRL (magnocelular) proyectaba a zonas caudales de lóbulo anterior y zonas rostrales de lóbulo paramediano (representante de la extremidad anterior). Nosotros hemos descrito la proyección a colículo superior topográficamente ordenada desde ese núcleo, reticular gigantocelular, parvo-celular, del puente oral, del

punte caudal, magno celular, reticular lateral, reticular paramediano, reticular ventral y núcleo cuneiforme.

PROYECCIONES COMISURALES

Hemos demostrado la existencia de la vía tectotectal, confirmando los hallazgos anatómicos de KAPPERS y cols. (1936); RAFOLS y MATZKE (1970); HARTING y cols. (1973).

En nuestros gatos las fibras terminan a nivel intermedio profundo de colículo superior, estando de acuerdo con RAFOLS y MATZKE (1970) y EDWARDS (1977). Este cita también el stratum opticum como lugar de terminación. En nuestro material aparecían neuronas en colículo superior secundariamente a todos los tipos de inyección colicular con predominio ipsilateral. Predominaban neuronas de inyección central rostralmente en colículo contralateral en la zona lateral de strato gris superficial, haciéndose más profundas a niveles más caudales. Las de inyección caudomedial se sitúan, de preferencia, en la zona medial de colículo contralateral, en strato gris intermedio y profundo. Situándose en la parte lateral de colículo contralateral, las de inyección caudolateral, a niveles superficial e intermedio. La proyección correspondiente a inyección rostromedial era más densa rostralmente en colículo contralateral, predominando en la zona medial y superficial y lateralizándose en strato gris intermedio en cortes más caudales de colículo contralateral. Las neuronas de inyección rostrolateral se situaban en el centro del

colículo contralateral superficialmente, en sus niveles rostrales, lateralizándose en strato gris intermedio a niveles más caudales.

EDWARDS y cols. (1977) afirmaban que esa vía solo terminaba en la mitad rostral contralateral del colículo, considerando la existencia de una relación punto a punto y simétrica entre los dos colículos, que nosotros no compartimos y tampoco TORTELLY (1981).

Para SPRAGUE (1966) las fibras comisurales tenían un efecto supresivo. Trataba de explicar por qué la sección de la comisura restauraba las respuestas visuales orientadas a objetos en un hemicampo visual ciego secundariamente a la ablación unilateral extensa de la corteza occipito-temporal, de la que el colículo superior recibía densas proyecciones (TORTELLY, 1981).

EDWARDS (1977) supuso un efecto supresivo de un colículo a otro, ya que cada colículo orienta al animal al campo visual opuesto. Ese efecto prevendría la respuesta competitiva a la dirección contraria, mecanismo comparable al de inhibición recíproca medular, impidiendo la acción de la musculatura antagonista.

HOFFMAN y STRASCHILL (1971) suponían que la influencia del colículo contralateral sobre respuestas visuales tectales era de carácter inhibitorio, pero algunas conexiones intertectales monosinápticas evocaban excitación inicial después de estímulo

ción eléctrica del tractum opticum contralateral.

EDWARDS (1977) suponía que debido a la terminación en capas profundas coliculares (nosotros estamos de acuerdo con él, ya que no hemos encontrado neuronas marcadas secundariamente a inyecciones superficiales en colículo), la función de esa conexión debería estar más en relación con funciones motoras que con funciones sensoriales. Sustentaba esa teoría el que la mayoría de las conexiones troncoencefálicas se originaban en capas coliculares profundas; que los movimientos de cabeza y ojos se obtienen con estimulación de esas mismas láminas; y que las neuronas coliculares que descargaban selectivamente, antes de un movimiento de sacudida, predominaban igualmente en estas capas. También llegaban a esas capas proyecciones desde corteza de movimientos oculares (TORTELLY, 1981). Mientras que las hojas superficiales de colículo recibían proyecciones solamente de núcleo parabigeminal y núcleo del tractum opticum que están relacionados con función visual, sensorial.

RHOADES y cols. (1981) relacionaron el grado de conectividad intertectal con el de binocularidad, en diferentes especies. Según ellos a más binocularidad en colículo, más grado de conexión intertectal.

Todos los resultados confirman que las proyecciones comisurales pueden intervenir en la regulación de los movimientos de los ojos y de la cabeza.

ESTRUCTURAS AUDITIVAS Y VESTIBULARES

De las estructuras auditivas hemos encontrado neuronas marcadas en colículo inferior, sagulum, núcleo del braquium del colículo inferior.

Aferencias a colículo superior desde colículo inferior habían sido citadas por GROFOVA y cols. (1978) y desde los demás, incluido el núcleo vestibular medial, por EDWARDS y cols. (1979). Nosotros hemos encontrado también neuronas en este núcleo y en el vestibular inferior, secundariamente a inyecciones en stratum intermedio de colículo, haciendo la topografía en ellos, como describimos en hallazgos.

Coincidimos con POWELL y HATTON (1969) en que la proyección del colículo inferior se dirige a capas intermedioprofundas de colículo superior. No concordamos con TARLOV y MOORE (1973), en que su terminación quedase limitada a la zona lateral de las capas profundas del colículo superior, ya que nosotros encontramos un dominio claro de proyección ipsilateral a la inyección siempre siendo más densa secundariamente a inyecciones caudales y rostrales en colículo y algo más densa en el núcleo central que en el externo y pericentral.

EDWARDS y cols. (1979) concluían que, en general, las conexiones auditivas terminaban en la parte caudal del colículo superior y que su principal origen estaba en el sector rostral del núcleo externo de colículo inferior y en menor cantidad, en

el pericentral.

Según EDWARDS y cols. (1978), informaciones de niveles superiores llegarían al núcleo central y pasarían, por intermedio del núcleo externo, a las hojas más profundas del colículo superior, para producir respuestas motoras. Decían que era posible que el núcleo externo del colículo inferior transmitiese información somatosensorial al colículo superior, ya que hay descripciones de conexiones desde núcleos de columna dorsal y médula al núcleo externo del colículo inferior.

Desde antiguo se conoce la importancia de los núcleos vestibulares en el llamado "reflejo vestibulo-ocular". Básicamente consiste en un arco de tres neuronas: órgano vestibular-núcleos vestibulares-núcleos oculomotores. Su finalidad es conservar las imágenes en la retina durante los movimientos de la cabeza. Al rotar la cabeza en una dirección ese reflejo se encarga de que los ojos se dirijan con la misma velocidad en dirección opuesta (TAKAMORI y COHEN, 1974; ROBINSON, 1974,1976).

EDWARDS y cols. (1979) encontraron aferencias desde núcleo vestibular medial a colículo superior que nosotros confirmamos. También las hemos encontrado aunque en menor cantidad desde núcleo vestibular inferior.

Esos núcleos están conectados con formación reticular, así GRAYBIEL (1977) demostró una vía reticulo-vestibular. HODDERIK y cols. (1975) encontraron degeneración en esos núcleos secun-

daria a lesión en los núcleos del puente. GRAYBIEL (1977) postuló la relación de esos núcleos con la vía tegmento-abducente a nivel del origen de esta última en el tegmento reticular.

Por otra parte, se han observado fisiológicamente en esos núcleos respuestas generadas por movimientos oculares (MILES, 1974; FUCHS y KIMM, 1975; KELLER y DANIELS, 1975). Funcionalmente esos núcleos deben jugar un papel definido en la generación de nystagmus.

NUCLEOS MONOAMINERGICOS

EDWARDS y cols. (1979) describieron proyecciones a capas intermedio-profundas de colículo superior desde locus coeruleus, rafe dorsal y núcleos parabraquiales dorsales, que nosotros confirmamos. Esos núcleos parece que tienen una función neurohumoral, interviniendo en funciones de comportamiento, memoria, aprendizaje, etc. (CHAN-PALAY, 1977). Nosotros añadimos proyecciones desde núcleo central superior, raphe magnus, raphe pallidus y núcleo parabraquial ventral. Además describimos una organización topográfica a estas proyecciones. En núcleo central superior aparecen células de inyecciones laterocaudales ipsi y contralateralmente. Las inyecciones caudomediales en núcleo del raphe magno tienen neuronas más dorsalmente que las caudolaterales (Fig. 117), que lo hacen más ventralmente, en la zona rostral del núcleo. A niveles más caudales aparecen células de inyecciones rostromediales y centrales, siendo las centrales

más ventrales (Fig. 196-198) que las rostromediales (Fig. 82) y quedando solo las neuronas correspondientes a inyecciones centrales en las zonas más caudales del núcleo (Fig. 198). En núcleo del rafe pálido las neuronas que se encuentran en la zona más rostral de este núcleo son del mismo tipo que las del rafe magno. En general, no aparece ningún tipo celular en los niveles caudales de ambos núcleos, salvo una neurona de inyección rostromedial que se encuentra a nivel del núcleo del rafe pálido, en su parte dorsal. En los núcleos barabraquiales, ipsilateralmente dominan las neuronas marcadas tras inyecciones caudomediales en el lado ipsilateral, sobre todo, a niveles rostrales (Fig. 158 y 159), con predominio de las marcadas tras inyecciones laterales a niveles caudales; donde se sitúan las de inyecciones mediales más medialmente (Fig. 159) y más lateralmente las marcadas tras inyecciones laterales (Fig. 37, 39, 40 y 114). Contralateralmente a niveles rostrales dominan claramente las neuronas marcadas tras inyecciones caudales (Fig. 112, 115, 140, 158 y 160) y centrales (Fig. 188 y 189), aumentando estas últimas a niveles más caudales, con las de inyección rostrolateral (Fig. 38).

Por otra parte nosotros encontramos muchas menos neuronas marcadas en núcleo dorsal del rafe que EDWARDS y cols. (1979), lo que atribuimos a que la inyección que sirve a estos autores para describir estas proyecciones se extienden a sustancia gris periacueductal, estructura que recibe mayor número de fibras procedentes de este núcleo.

NUCLEOS MOTORES DE LOS PARES CRANEALES Y NUCLEOS OCULOMOTORES
ACCESORIOS.

Hemos encontrado alguna neurona marcada en núcleo del nervio facial. EDWARDS y HENKEL (1978) sugirieron unas posibles zonas de conexión anatómica entre esas dos estructuras que ellos situaban en zona paralemniscal de cerebro medio, núcleo cuneiforme, región perinuclear del III par y formación reticular dorsal a oliva superior.

En la actualidad no se conoce bien como actúan las neuronas de la llamada área supranuclear de formación reticular del puente sobre las neuronas motoras oculares. Al parecer actuaría por medio de interneuronas situadas en las proximidades de los núcleos del motor ocular común y motor ocular externo (BAKER Y Mc CREA, 1979; POLA y ROBINSON, 1978). La localización perinuclear de esas interneuronas de conexión iría a favor de nuestros hallazgos de neuronas en región perinucleares de los pares craneales III, IV y VI proyectando a capas profundas de colículo superior.

Se ha descrito una población de neuronas en el núcleo del motor ocular común que se consideran interneuronas, que proyectan bilateralmente a ambos núcleos motores oculares externos (MACIEWICZ y SPENCER, 1977) a través del fascículo longitudinal medial y al núcleo reticular tegmentario del puente (MACIEWICZ y SPENCER, 1977). Este último es un núcleo precerebeloso con una proyección muy potente al vermis posterior del

cerebelo. BAKER y HIGHSTEIN (1977), pensaban que el núcleo tegmentario podía hacer un papel transferidor de una copia eferente desde el núcleo del III par al vermis cerebeloso. Está, por otra parte, demostrado que el vermis cerebeloso interviene en el control de los movimientos oculares rápidos (LLINAS y WOLFE, 1977). Mc CREA y BAKER (1978) y Mc CREA y col. (1979), han descrito un nuevo grupo de interneuronas dentro del núcleo del motor ocular común que envían sus axones hasta el núcleo prepósito del hipogloso.

Mc CREA y BAKER (1978) han descrito también una población neuronal en núcleo troclear que proyecta caudalmente a núcleos parahipoglosicos.

GRAYBIEL y HARTWIEG (1974) encontraron neuronas marcadas en núcleo motor ocular externo contralateral a la inyección de peroxidasa en motor ocular común. Recientemente se han descrito otras interneuronas en ese núcleo que proyectan hacia cerebelo (BAKER, 1977) y sobre todo al flóculo (GRAYBIEL, 1977). Otros llegan al núcleo prepósito del hipogloso homo y contralateral (BAKER y Mc.CREA, 1979; Mc.CREA y BAKER, 1978).

Esos hallazgos ayudan a comprender la importancia de la organización premotora de la motilidad ocular en el procesamiento de información hacia núcleos motores oculares y dan consistencia a las conexiones tectales que nosotros hemos descrito.

Hemos encontrado neuronas marcadas en núcleo de Darkschewitsch

ipsilateralmente a inyecciones caudomediales y rostralaterales. Ese núcleo recibe proyecciones del núcleo de la comisura posterior (BERMAN, 1977) y de la formación reticular paramediana del puente (BRAYBIEL, 1977), habiendo sido incluido por esta última autora, en el grupo de los núcleos oculomotores accesorios. El núcleo de Darkschewitsch envía proyecciones a corteza vestibular (AVENDAÑO, 1977); RAMIREZ-CAMACHO (1980) y a corteza motora (AVENDAÑO, 1977). No hemos encontrado ninguna descripción de proyecciones desde ese núcleo a colículo superior.

El papel de esos núcleos accesorios (núcleo de Darkschewitsch y de la comisura blanca posterior) en la organización de los movimientos oculares y en las relaciones morfológicas y electrofisiológicas existentes entre las neuronas supranucleares de los planos horizontal y vertical para la relación de los movimientos oculares oblicuos son cuestiones aún no aclaradas (BAKER y BERTHOZ, 1977).

Para COHEN y cols. (1965) los núcleos de Darkschewitsch y de Cajal y la formación reticular adyacente intervenían en los movimientos de mirada vertical y rotatoria. Para GOEBEL y cols. (1971) los núcleos pretectales, colículo superior y núcleo gigante-celular del puente intervenían en los movimientos de mirada horizontal. Las proyecciones organizadas topográficamente de todas estas formaciones oculomotoras, pre-oculomotoras y accesorias de los movimientos oculares señalan lo sofisticado y complejo de la participación de las capas profundas

del colículo superior en la regulación de los movimientos de los ojos y cabeza.

COMPLEJO TRIGEMINAL Y NUCLEOS DE COLUMNA DORSAL

Encontramos neuronas en complejo trigeminal y núcleos de columna dorsal solamente en los casos de inyección intermedio profunda en colículo confirmando los hallazgos de BALAYDIER y MANGUIERE (1978) en la descripción de neuronas marcadas contralateralmente a la inyección, así como en núcleos de columna dorsal contralaterales a la inyección. No obstante, nosotros también encontramos neuronas marcadas ipsilateralmente, aunque en menor cantidad. Ellos hacían una división del complejo trigeminal en núcleo sensorial principal, subnúcleo caudal y subnúcleo oral.

EDWARDS y cols. (1979) siguieron una pauta más parecida a la nuestra dividiendo el núcleo del trigémino en principal sensorial; trigeminal espinal alaminar con sus porciones magnocelular y parvocelular, y trigeminal espinal laminar. Encontraban neuronas marcadas contralateralmente pero no ipsilateralmente, a diferencia de nosotros. Coincidíamos con ellos en que la zona de proyección más densa es la porción magnocelular del núcleo trigeminal espinal alaminar. En los núcleos gracilis y cuneatus nosotros también hemos observado bilateralmente aunque la proyección ipsilateral es muy débil pero existe. En los núcleos trigeminales hemos descrito una clara

organización topográfica. Todos los tipos de inyección tienen neuronas a nivel trigeminal. Hay un claro predominio de proyecciones contralateralmente. La más densa proyección es a la porción magnocelular del núcleo trigeminal espinal laminar. Solo llegan a núcleo trigeminal espinal laminar (muy caudalmente) las proyecciones secundarias a inyecciones mediales en colículo y algunas de inyecciones centrales. La topografía es clara a todos los niveles.

En el núcleo trigeminal sensorial principal ya hemos visto que la proyección ipsilateral es muy escasa y solo secundaria a inyecciones caudomediales en colículo.

En el núcleo contralateral se sitúan las proyecciones secundarias a inyecciones mediales más medialmente (Fig. 76), centrales las secundarias a inyecciones laterales (Fig. 43) y lateralmente las centrales (Fig. 192).

La topografía más clara es a nivel de la porción magnocelular del núcleo trigeminal espinal laminar.

En los cortes más rostrales las células secundarias a inyecciones laterales se sitúan en el centro y polo dorsal del núcleo (Fig. 118), siendo también centrales las consecutivas a inyecciones caudomediales (Fig. 163) y ocupan la zona ventromedial las centrales.

A medida que los cortes se hacen más caudales las células consecutivas a inyecciones laterocaudales van situándose en el

límite lateral del núcleo, contorneándolo (Fig. 119) y las de inyecciones caudomediales se condensan en el polo ventromedial del núcleo (Fig. 165) estando limitadas medialmente en esa zona ventral por neuronas de inyecciones latero-rostrales y quedando libre de todo tipo de proyección el polo dorsomedial del núcleo.

En el núcleo ipsilateral las proyecciones son mucho menos densas, ocupando las de inyecciones centrales la zona central del núcleo en los cortes más rostrales (Fig. 193) y las de inyecciones mediales, y más de las caudomediales, los cortes más caudales del núcleo, sobre todo, en su límite medial y en el polo ventral del mismo (Fig. 165).

En la porción parvocelular hay también muy pocas proyecciones ipsilateralmente, situándose las células de inyecciones mediocaudales en su polo ventral en los cortes más rostrales del núcleo. Las inyecciones laterales anteriores y posteriores tienen neuronas en la zona central del núcleo y en sus niveles caudales (Fig. 50, 124 y 125).

Contralateralmente aparecen neuronas preferentemente en las zonas caudales del núcleo, situándose en sus polos ventral y dorsal las células secundarias a inyecciones rostralaterales (Fig. 47, 50 y 51) y ocupando la porción del borde externo del núcleo las células secundarias a inyecciones situadas mediales en colículo (Fig. 82 y 84).

A nivel de la zona laminar del núcleo no aparecen proyecciones ipsilaterales.

En la zona contralateral aparecen neuronas correspondientes a inyecciones mediales (Fig. 88). Las células secundarias a inyecciones caudomediales se sitúan en la porción intersticial del núcleo (cortes más rostrales), y en su borde dorsolateral (Fig. 174 y 175).

Aparece alguna neurona de inyección rostromedial en la lámina gelatinosa del núcleo (Fig. 88), y a niveles ya medulares, en la zona del área marginal, encontramos una distribución topográfica, situándose las células de inyecciones caudomediales, lateralmente (Fig. 175), centrales las de inyecciones rostromediales (Fig. 93) y medialmente las centrales (Fig. 204).

HUERTA (1980) estudió la vía trigeminocolicular inyectando prolina H₃ en la subdivisión laminar magnocelular del núcleo espinal del trigémino, demostrando que fibalizaba en el centro de la división dorsoventral del estrato gris intermedio del colículo. También para nosotros la zona más densa de proyección terminal de ese núcleo en colículo es la caudal tanto medial como lateral.

SMITH y cols. (1962) investigaron con registros fisiológicos la organización somatotópica existente en núcleo sensorial principal, núcleo del tracto espinal oral, núcleo interpolar y del tracto espinal caudal, descrita también por GORDON y cols.

(1961).

EDWARDS y cols. (1979) sugerían que la organización somatotópica en capas intermedias de colículo superior es necesaria para la orientación somática y el comportamiento, de igual forma que es necesaria una organización visuotópica en las capas superficiales para la orientación visual y el comportamiento consiguiente (STEIN y cols. 1976). Muchas células coliculares parecen capaces de captar información sobre la localización del estímulo, su velocidad y la dirección de su movimiento según experimentos fisiológicos (STEIN y cols., 1976; ABRAHAM y ROSE, 1975).

Quizá esas células sean las que coordinen los movimientos de ojos y cabeza. STEIN y cols. (1975) comprobaron la existencia de respuestas coliculares a estímulos táctiles, mapeando el colículo. El interés de esa vía trigémino-colicular y la vía trigémino-cerebelosa se centraría en coordinar los movimientos de ojos, cabeza y mano.

DRAGER y HUBEL (1975) y STEIN (1976), han descrito una organización somatotópica en capas intermedias de colículo superior que registraban según una organización visuotópica. La cabeza estaba representada rostralmente, la extremidad anterior posterolateralmente y el cuerpo posteromedialmente. Hoy, la función de esa vía somestésica a colículo superior no está clara; se piensa que este último puede generar respuestas motoras de cabeza y ojos a estímulos sensoriales. Informaciones someg

tésicas de receptores periféricos de cara y extremidad anterior pueden jugar un papel importante en la programación de esas respuestas según el esquema clásico de GRAYBIEL el colículo superior puede ser una estación a lo largo de la vía somestésica, hacia la corteza.

ABRAHAMS y ROSE (1975) demostraron fisiológicamente que aferencias desde los músculos del cuello llegan a colículo superior, donde junto con aferencias de músculos extraoculares y de retina, terminan sobre células de origen del tracto tectoespinal, vía que justificaría en parte por qué el colículo puede participar en el control de los movimientos de la cabeza.

Hemos encontrado neuronas en asta intermedia de médula cervical contralateral, confirmando la existencia de la vía espingtectal demostrada en el mono por POIRIER y BERTRAND (1955) y MEHLER y cols. (1960) y en el gato por ANDERSON y BERRY (1959). BALAYDIER y MAUGUIERE (1978) tras inyectar HRP en colículo superior encontraban neuronas marcadas en las láminas intermedias IV y VII de REXED contralaterales a la inyección.

NUCLEO PREPOSITO DEL HIPOGLOSO

La proyección desde ese núcleo se realiza a capas intermediprofundas de colículo contralateral, siendo bilateral en los casos de inyecciones rostrales y centrales. Coincidimos con los hallazgos de EDWARDS y cols. (1979), pero ellos no hacían

la topografía de esa proyección. Nosotros encontramos una proyección más densa contralateralmente y en los cortes caudales del núcleo, sobre todo, secundariamente a inyección caudomedial, también aparecen neuronas de inyección caudolateral en su borde ventral. La proyección bilateral corresponde a inyecciones centrales y se sitúa en el polo caudal del núcleo. No se observan neuronas de inyecciones caudales en el lado ipsilateral. Describimos ampliamente la topografía de ese núcleo en hallazgos.

En un estudio reciente (FOOTE y cols., 1978) se ha demostrado una proyección directa desde retina a núcleos del rafe, núcleos parahipoglósicos, y formación reticular del puente. Esas conexiones posiblemente supongan una vía de información rápida desde el sistema visual al oculomotor.

Esos datos concuerdan con los resultados obtenidos por EVINGER y cols. (1978) en relación con la existencia de campos visuales receptores en las neuronas.

La participación del núcleo prepósito del hipogloso en el control de los movimientos oculares es una adquisición reciente. Se consideraba clásicamente implicado en los movimientos de la lengua (BRODAL, 1952; SOUSSA-PINTO, 1970). Con técnicas de de generación retrógrada se comprobó que dichos núcleos proyectan al cerebelo, por lo que se les incluyó en el grupo de núcleos reticularis precerebelosos. Mediante estudios anatómicos GRAYBIEL y HARTWIEG (1974) demostraron la existencia de cone-

xiones entre el núcleo prepósito del hipogloso y el núcleo del motor ocular común. MABUCHI y KUSAMA (1970) demostraron la proyección de ese núcleo al núcleo intersticial de Cajal. Esos resultados anatómicos demostraban que el núcleo prepósito podrá intervenir en los movimientos oculares. GRETTY y BAKER (1976); LOPEZ BARNEO y cols. (1979) han demostrado la existencia de campo visual receptivo en algunas de las neuronas de núcleo prepósito del hipogloso. Hoy se conoce bastante bien que ese núcleo recibe aferencias de núcleos vestibulares, formación reticular mesencefálica, complejo oculomotor y cerebelo (ANGAUT y BRODAL, 1967; ALLEY, 1977; WALBERG, 1961) y envía aferencias a cerebelo (vermis, nódulo, flóculo) (ALLEY, 1975); a núcleos vestibulares (POMPEIANO y cols., 1978); núcleos motores oculares, formación reticular pontina, núcleo intersticial, núcleo parabigeminal (BALAYDIER y MAGNIN, 1978) y colículo superior (EDWARDS y cols., 1979 y nosotros).

El núcleo prepósito recibe proyecciones directas de la retina (FOOTE y cols., 1978) y del núcleo parabigeminal (BALAYDIER y MAGNIN, 1978), que a su vez está retinotópicamente ordenado y envía conexiones a colículo superior, que también lo está. También el prepósito envía fibras directamente a colículo, como nosotros hemos demostrado, con una clara ordenación.

LISBERGER y FUCHS (1977) propusieron a ese núcleo como el encargado de enviar una "copia eferente" del estado funcional del sistema oculomotor hacia el cerebelo, sobre todo en lo re-

ferente a la posición y velocidad de los ojos en un momento dado. Dicha información podría ser utilizada por el cerebelo en su función reguladora durante movimientos de origen vestibular u optocinético.

Según Mc CREA y cols. (1979) intervendría no solo en el control de la mirada y de las fijaciones, sino también como zona de transferencia de señales oculomotoras a otras estructuras del tronco cerebral y del cerebelo.

NUCLEOS CEREBELOSOS PROFUNDOS

Nuestros hallazgos confirman las descripciones previas, utilizando métodos de impregnación argéntica y técnicas de transporte retrógrado en gatos (COHEN y cols., 1958; VOOGS, 1964; ANGAUT y BOWSHER, 1970; LAGO, 1975; EDWARDS y cols., 1979) de proyecciones desde núcleos cerebelosos a colículo superior. Pensamos que son los estratos gris intermedio y profundo del colículo superior los que reciben las proyecciones cerebelosas ya que en ningún caso de inyección superficial al stratum opticum hemos encontrado células marcadas en núcleos cerebelosos profundos.

Las inyecciones que alcanzaban el stratum griseum profundum daban más cantidad de neuronas y más intensamente marcadas en los núcleos fastigios que las inyecciones que en el mismo lugar quedaban en stratum griseum intermedium. Eso confirmaba

los hallazgos de ANGAUT (1970) de que proyecciones desde el núcleo fastigio terminaban en stratum griseum profundum y más densamente en la zona caudal del núcleo. Las inyecciones situadas caudalmente en colículo teñían neuronas en los núcleos fastigios más intensamente que las inyecciones situadas en la parte rostral del colículo. Después de inyecciones en la zona rostral del colículo encontramos las neuronas más marcadas si la inyección era medial, confirmando los hallazgos de ANGAUT y BOWSHER (1970) de que la degeneración terminal era más densa en la región más medial del colículo superior después de lesiones en el polo caudal del núcleo fastigio. También encontramos gran cantidad de neuronas marcadas en el núcleo medial ipsilateral después de inyecciones mediales. ANGAUT y BOWSHER (1970) mostraban también fibras terminando a ese nivel en stratum griseum profundum después de haber re-cruzado la línea media por la comisura del colículo superior. Aunque ellos solo describían fibras en stratum griseum profundum, nosotros hemos encontrado neuronas teñidas en el polo caudal del núcleo medial en animales con inyección limitada a stratum griseum intermedium, sin embargo, aumentaba el número de células marcadas al profundizar la inyección algo más. Nuestros hallazgos confirman que es la mitad posterior del núcleo cerebeloso medio la que proyecta a colículo superior (COHEN y cols., 1958; VOOGD, 1964; ANGAUT, 1970; ANGAUT y BOWSHER, 1970) y no su parte rostral como suponían EDWARDS y cols. (1979). En todos nuestros casos las neuronas marcadas se encontraban en el polo nuclear caudal y solo

aparecían unas pocas neuronas aisladas a niveles más rostrales, aunque siempre en el tercio caudal del núcleo. Nuestros resultados no confirman la afirmación de ANGAUT y BOWSER (1970) sobre el origen de la proyección a colículo superior en la parte más rostral de la mitad caudal del núcleo. Existe, además, una cierta topografía en las proyecciones desde fastigio a colículo superior, ya que las inyecciones mediales en colículo tendrían a marcar neuronas fundamentalmente en la zona medial del núcleo, colocándose lateralmente las neuronas secundarias a inyecciones intermedias o laterales en colículo.

Encontrábamos la mayoría de las neuronas marcadas en núcleo interpósito, en su porción anterior y siempre en casos de inyecciones medialmente situadas.

El número e intensidad de tinción de las neuronas era el mismo si la inyección quedaba en estrato gris intermedio que si profundizaba algo más. Eso demostraba que las proyecciones del núcleo interpósito anterior terminaban predominantemente en la zona rostromedial del estrato gris intermedio del colículo contralateral. Solamente encontramos alguna neurona marcada en la zona laterorostral del núcleo interpósito posterior después de inyecciones en la parte rostral del colículo, pero nunca después de inyecciones caudalmente situadas. Esos hallazgos explicaban los resultados negativos sobre la proyección desde ese núcleo a colículo obtenidos usando métodos de degeneración anterógrada (ANGAUT, 1970).

Era el núcleo cerebeloso lateral el que enviaba el mayor número de proyecciones al colículo superior. Casi siempre, esas proyecciones terminaban en estrato gris intermedio de la mitad anterior del colículo, ya que inyecciones situadas superficialmente a este estrato no teñían neuronas en núcleos cerebelosos, y aquéllas que se extendían a stratum griseum profundum no producían ningún incremento en el número o intensidad de neuronas marcadas en núcleo lateral. Nuestros resultados demuestran que el núcleo lateral y en menor grado el núcleo interpósito anterior son el origen de las fibras que encontró LAGO (1977) terminando en estrato gris intermedio del colículo superior después de lesiones del braquium conjuntivo del gato.

Siempre es el área ventral (ventrolateral en su mitad anterior) del núcleo lateral y en menor extensión la zona dorso-caudal la que proyecta a colículo superior. Esas proyecciones guardaban una topografía anteroposterior, ya que las inyecciones rostrales teñían más neuronas, más marcadas y más anteriormente situadas en el núcleo lateral, aunque en poca cantidad. Las inyecciones intermedias marcaban bastantes neuronas en una situación intermedia en el núcleo lateral contralateral, en menor número que las inyecciones rostrales. Las inyecciones caudales en colículo teñían débilmente neuronas, aún en menor número que las demás, en una posición más caudal en el núcleo lateral.

No todos los núcleos cerebelosos contribuyen, pues, de la

misma forma a las proyecciones cerebello-coliculares (EDWARDS y cols., 1979). Sin embargo y al menos en colículo superior los campos terminales de fastigio, interpósito y dentado son bastante similares y se superponen como afirmaba COHEN y cols. (1958). Nosotros demostramos que es el núcleo lateral (con me nos colaboración del interpósito anterior), el núcleo no medial que proyecta más ampliamente a colículo y nó el interpósito pos terior como suponía VOOGD (1964).

Finalmente estos hallazgos demuestran una topografía en el origen de las proyecciones, en los núcleos cerebelosos y en su terminación en colículo superior.

Dado el papel complejo atribuido al colículo superior en la organización de los movimientos de los ojos y de otras partes del cuerpo (GOLDBERG y ROBINSON, 1978) es importante que esa organización cuente con la modulación cerebelosa ya que el cerebello es un órgano no tan necesario para hacer los movimien tos, como para hacerlos correctamente, como propuso ROBINSON (1976).

Los colículos superiores reciben sus proyecciones desde el polo caudal de los núcleos fastigios, de forma bilateral, y se trata de proyecciones destinadas a estrato gris intermedio y profundo, principalmente al último. Esa área de fastigio recibe aferentes desde los lóbulos VI y VII de Larsell, porción del vermis cerebeloso que recibe impulsos visuales y que está conec tada con estructuras romboencefálicas que participan en la regu

lación de los movimientos de los ojos (SNIDER y STOWELL, 1942; GRAYBIEL, 1974; LLINAS, 1974; BATINI y cols., 1978; DONALDSON y HAWTHORNE, 1979).

Sin embargo, el colículo superior recibe sus principales conexiones de la parte ventrolateral del núcleo lateral, el cual proyecta esencialmente al estrato gris intermedio. Se ha demostrado, en el gato, que ese núcleo recibe sus proyecciones aferentes desde la parte más lateral del lóbulo anterior, desde el lóbulo paramediano, Crus I y Crus II, paraflóculo y flóculo (VOOGD, 1964; WALBERG y JANSEN, 1964; BRODAL y COURVILLE, 1972; COURVILLE y cols., 1973; DIETRICHS y WALBERG, 1980). La zona de núcleo lateral que proyecta a colículo superior parece corresponder a la región de la cara y en una menor proporción de las extremidades posterior y anterior (VOOGD, 1964; BRODAL y COURVILLE, 1972; COURVILLE y cols., 1973). Esa región ventrolateral del núcleo lateral recibe proyecciones principalmente desde paraflóculo y flóculo (VOOGD, 1964; ANGAUT y BRODAL, 1967; YAMAMOTO, 1978) formaciones que, a su vez, reciben aferencias desde núcleo reticular del tegmento pontino, sustancia gris del puente (VOOGD, 1964; HODDEVICK, 1978; GENITS y VOOGD, 1980) y oliva inferior (TAKEDA y MAEKAWA, 1976). Esas estructuras forman el circuito mediador de impulsos visuales desde tecto y núcleos del tracto óptico al área ventrolateral de núcleo cerebeloso lateral, que, a su vez, proyecta sobre el colículo.

Las proyecciones cerebelosas a colículo superior terminan en las capas profundas, estrato gris intermedio y profundo, capas que proyectan a formación reticular, núcleos oculomotores y/o periculomotores y formaciones precerebelosas (formación reticular del puente, sustancia gris del puente y oliva inferior) y son las estructuras coliculares responsables de las respuestas de orientación visual (CASAGRANDE y cols., 1972). Todo eso nos hace pensar en una compleja regulación cerebelosa de la organización de los movimientos de los ojos y de la cabeza, intervinendo sobre los núcleos directamente implicados en la ejecución, pero especialmente sobre aquellas estructuras como el colículo superior que llevan a cabo el control más sofisticado de esos movimientos.

Las funciones del colículo superior se han hecho extremadamente sofisticadas al ascender en la escala filogenética. Si inicialmente intervenía en un circuito nervioso, de nuestro material deducimos que en el gato debe ejercer una función integradora de muchos de esos circuitos. Pensamos que su misión debe ser coordinadora de todos esos circuitos, para conseguir que la posición de los ojos se mantenga de forma adecuada a la de la cabeza y el cuerpo y sea una respuesta orientada a estímulos sensoriales, visuales, táctiles, auditivos, etc.. Así se ha descrito en colículo una interacción visuovestibular (BISTI y cols., 1973); visuo-somatosensorial (FINLAY y cols., 1977); visuo-táctil (STEIN y cols., 1975); visuo-auditivo-somatosensorial (DRÄGER y HUBEL, 1974). Esa función integradora tiene que

hacerse enormemente fina y compleja para soportar el alto grado de expresión facial, exquisitos movimientos de ojos y cabeza y discriminación sensorial en todos los aspectos que tienen los primates y el hombre.

265

6. CONCLUSIONES

Hemos estudiado las proyecciones aferentes al colículo superior del gato desde tronco del encéfalo y cerebelo utilizando la técnica del transporte axonal retrógrado de la HRP. Para ello hemos realizado inyecciones de una solución acuosa de HRP a distintas profundidades y localizadas en los distintos cuadrantes del colículo superior.

Los resultados obtenidos nos han permitido llegar a las siguientes conclusiones:

1. Todas las estructuras troncoencefálicas y cerebelosas que proyectan a colículo superior, con la excepción del núcleo parabigeminal y el núcleo del tracto óptico que proyectan también a capas coliculares superficiales, lo hacen a las capas profundas del colículo: estratos grises, intermedio y profundo.

2. Por primera vez hemos descrito conexiones a colículo superior desde: sustancia negra compacta ipsilateral, núcleo reticular parvocelular, núcleo reticular magnocelular, núcleo reticular lateral y núcleo reticular ventral de la médula oblongada, núcleo espinal alaminar magnocelular ipsilateral del trigémino, núcleos motores de los pares craneales, núcleos cerebelos lateral ipsilateral e interpósito anterior contralateral.

3. Hacemos una topografía de las proyecciones del tronco del encéfalo y cerebelo a colículo superior, de la que destacamos a continuación los detalles más sobresalientes.

En mesencéfalo e istmo mesencéfalo-diencefálico: en región pretectal, en el caso de inyecciones situadas rostrales en colículo superior, el mayor número de neuronas marcadas se encuentra en el lado opuesto a la inyección. Cuando la inyección está situada caudal en colículo superior, la mayoría de neuronas marcadas se encuentran ipsilaterales al colículo inyectado. Si la inyección es lateral en colículo las neuronas marcadas se sitúan en los núcleos más laterales de esta región, predominando en los mediales las neuronas secundarias a inyecciones situadas medialmente en colículo. En general, la bilateralidad de la proyección, es más marcada a las regiones mediales y centrales del colículo superior.

Desde sustancia negra las proyecciones son fundamentalmente ipsilaterales al colículo y guardan una topografía bien definida en relación a la zona del colículo en que se realiza la inyección. Ocurre lo mismo con el resto de estructuras que componen esta región.

4. En las estructuras bulbotuberanciales la topografía no guarda una sistemática global, sino que es variable en cada una de las estructuras en relación a los sitios de inyección. Las proyecciones de formación reticular son de predominio ipsilateral, a excepción de las de formación reticular

magnocelular que son más abundantes al colículo contralateral.

El mayor número de neuronas marcadas en formación reticular se debe a inyecciones laterales en colículo superior. Las neuronas marcadas en formación reticular están situadas bilateralmente cuando las inyecciones se realizan rostralateralmente en colículo.

La proyección desde núcleos vestibulares a colículo es principalmente contralateral, siendo más abundantes bilateralmente las neuronas marcadas de inyección rostralateral en colículo. Son las inyecciones lateralmente situadas las que dan mayor cantidad de neuronas marcadas en núcleos vestibulares contralaterales.

Las inyecciones situadas medialmente en colículo, y sobre todo las caudomediales son las que marcan neuronas a niveles más caudales del tronco del encéfalo y además esas neuronas están más densamente teñidas.

Las inyecciones centrales en colículo son las que tienen más neuronas en núcleos del rafe.

La proyección desde el núcleo prepósito del hipogloso es también predominantemente contralateral al colículo. Es más abundante a la región caudomedial del colículo. La proyección ipsilateral es menos marcada y se dirige en su mayor parte a regiones centrales del colículo.

5) Las neuronas marcadas en el complejo trigeminal son más abundantes en el lado opuesto a la inyección colicular. La porción del complejo trigeminal que tiene una proyección más significativa es la parte magnocelular del núcleo espinal laminar. Las neuronas secundarias a inyecciones situadas caudolateralmente en el colículo contralateral, se sitúan lateralmente en este núcleo, mientras que lo hacen ventromedialmente las neuronas marcadas por inyecciones caudomediales en colículo. La proyección ipsilateral se hace fundamentalmente a la porción caudomedial del colículo. Contralateralmente encontramos neuronas marcadas en núcleo sensorial principal y en núcleo espinal laminar. El núcleo espinal parvocelular alaminar tiene una proyección más densa contralateral, aunque también proyecta al colículo ipsilateral, con una distribución neuronal definida por la localización de la inyección en colículo.

Las inyecciones rostromedialmente situadas en colículo son las que tienen neuronas más abundantemente en el núcleo gracilis contralateral y solo ellas lo hacen en el núcleo ipsilateral al colículo inyectado.

La proyección desde núcleo cuneatus medial y lateral es fundamentalmente contralateral y solo se marcan significativamente neuronas en los núcleos ipsilaterales cuando la inyección se sitúa rostralateralmente.

6. Las proyecciones desde los núcleos cerebelosos se realizan a las capas profundas del colículo superior, especialmente

te al colículo contralateral. El núcleo lateral es el que envía una proyección más densa al colículo superior. Esta proyección está organizada topográficamente en sentido rostrocaudal y termina fundamentalmente en las capas intermedias, siendo más densa en la mitad rostral del colículo superior contralateral. El núcleo lateral proyecta también a la parte rostral del colículo superior ipsilateral. El núcleo interpósito anterior proyecta a la parte rostromedial del estrato gris intermedio del colículo contralateral. El polo caudal de los núcleos fastigios proyecta a los estratos grises intermedio y profundo, principalmente al último y especialmente a la mitad caudal de ambos colículos superiores.

7. Estos hallazgos demuestran que la mayor parte de las proyecciones troncoencefálicas terminan en las capas profundas del colículo. Se ha demostrado que estas capas son las que regulan los movimientos de orientación visual, que envuelven a la cabeza y el cuerpo, además de los ojos (WURTZ y ALBANO, 1981). Para ello, el colículo proyecta principalmente sobre la formación reticular, sobre los núcleos oculomotores y periculomotores y sobre las formaciones precerebelares. Formaciones todas ellas que, a su vez, como hemos visto, proyectan directa o indirectamente sobre las capas profundas del colículo, que reciben también, aferentes de las vías sensoriales somáticas y especiales para regular los movimientos de orientación. A título de ejemplo es interesante pensar en la compleja regulación que debe hacer el cerebelo para organizar los movimien-

tos de los ojos y cabeza, ya que si bien por una parte puede actuar directamente sobre los núcleos implicados en la ejecución de estos movimientos, como es el complejo oculomotor, el cerebelo actúa también simultáneamente sobre el colículo superior que a su vez ejerce un control más sofisticado sobre aspectos especiales de esos movimientos.

7. ABREVIATURAS

AOD - Núcleo del tracto óptico accesorio dorsal.
AOL - Núcleo del tracto óptico accesorio lateral.
CeS - Núcleo central superior.
Coe - Locus coeruleus.
CPD - Núcleo de la comisura posterior dorsal.
CPL - Núcleo de la comisura posterior lateral.
CuL - Núcleo cuneatus lateral.
CuM - Núcleo cuneatus medial.
Cun - Núcleo cuneiforme.
D- Núcleo de Darschewitsch.
DTS - Núcleo tegmental dorsal.
DVIII - Núcleo vestibular inferior.
FRM - Formación reticular mesencefálica.
G - Núcleo gracilis.
IA - Núcleo interpósito anterior.
IG - Núcleo intercalatus.
IGG - Núcleo central del colículo inferior.
IGO - Comisura del colículo inferior.
ICP - Núcleo pericentral del colículo inferior.
ICX - Núcleo externo del colículo inferior.
IP - Núcleo interpósito posterior.
L - Núcleo lateral del cerebelo.
M - Núcleo medial del cerebelo.
MVIII - Núcleo vestibular medial.

NBCI - Núcleo del braquium del colículo inferior.
NCL - Núcleo cervical lateral.
NPAC - Núcleo pretectal anterior, parte compacta.
NPAR - Núcleo pretectal anterior, parte reticular.
NPP - Núcleo pretectal posterior.
NPR - Núcleo pretectal medial.
NTOL - Núcleo del tracto óptico lateral.
NTOM - Núcleo del tracto óptico medial.
NTR - Núcleo del cuerpo trapezoide.
PB - Núcleo parabigeminal.
Pb - Núcleos parabraquiales.
PbD - Núcleo parabraquial dorsal.
PbV - Núcleo parabraquial ventral.
Pm - Núcleo paramediano.
PpXII - Núcleo prepósito del hipogloso.
PrR - Región pretectal.
RDo - Núcleo dorsal del rafe medio.
RGC - Núcleo reticular gigantocelular.
RL - Núcleo reticular lateral.
RMa - Núcleo del rafe magno.
RMag - Núcleo reticular magnocelular.
RPa - Núcleo del rafe pálido.
RPC - Núcleo reticular caudal del puente.
RPa - Núcleo reticular parvocelular.
RPO - Formación reticular oral del puente.
RV - Núcleo reticular ventral.

- S - Núcleo del tracto solitario.
- Slm - Núcleo del tracto solitario medial.
- Sag - Núcleo sagulum.
- SG - Colículo superior.
- SCC - Comisura del colículo superior.
- SGCD - Sustancia gris central dorsal.
- SGCL - Sustancia gris central lateral.
- SGCM - Sustancia gris central medial.
- SNC - Sustancia negra compacta.
- SNL - Sustancia negra lateral.
- SNR - Sustancia negra reticular.
- VP - División ventral del núcleo sensorial principal del trigémino.
- VS - Porción magnocelular del núcleo espinal alaminar del trigémino.
- VSL - Núcleo espinal laminar del trigémino.
- VSp - Porción parvocelular del núcleo espinal alaminar del trigémino.
- III - Núcleo del III par.
- IV - Núcleo del IV par.
- VI - Núcleo del VI par.
- VII - Núcleo del VII par.

8. BIBLIOGRAFIA

- ABRAHAMS, V.G. and P.L. ROSE (1975) Projections of extraocular, neck muscle, and retinal afferents to the superior colliculus in the cat: their connections to the cells of origin of the tectospinal tract. *J. Neurophysiol.* 38: 10-18.
- ADAMUK, E. (1870) Über die innervation der Augenbewegungen. *Zentr. Med. Wiss.* 8: 65.
- ALLEY, K. (1977) Anatomical basis for interaction between cerebellar flocculus and brain stem. In: Control of gaze by brain stem neurons. R. Baker and A. Berthoz (eds.) Elsevier North. Holland. Amsterdam. pp. 109-117.
- ALLEY, K., R. BAKER and J.I. SIMPSON (1975) Afferents to the vestibulo cerebellum and the origin of the visual climbing fibers in the rabbit. *Brain Res.* 98: 582-589.
- ALTMAN, J. (1962) Some fiber projections to the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 119: 77-95.
- ALTMAN, J. and M.B. CARPENTER (1961) Fibers projections of the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 116: 157-177.
- AMASSIAN, V.E. and R.D. DEVITO (1954) Unit activity in reticular formation and nearby systems in the cat brainstem. *J. Comp. Neurol.* 3: 195-229.
- ANDERSON, F.D. and C.M. BERRY (1959) Degeneration studies of long ascending fiber systems in the cat brainstem. *J. Comp.*

- Neurol. 111: 195-229.
- ANDERSON, M.E. and M.YOSHIDA (1980) Axonal branching patterns and location of nigrothalamic and nigrocollicular neurons in the cat. *J. Neurophysiol.* 43 (4): 883-895.
- ANGAUT, P. (1970) The ascending projections of the nucleus interpositus posterior of the cat cerebellum: an experimental anatomical study using silver impregnation methods. *Brain Res.* 24: 377-394.
- ANGAUT, P. and A.BRODAL (1967) The projection of the "vestibulo-cerebellum" onto the vestibular nuclei in the cat. *Arch. Ital. Biol.* 105: 441-479.
- ANGAUT, P. and D.BOWSER (1970) Ascending projections of the medial cerebellar (fastigial) nucleus: an experimental study in the cat. *Brain Res.* 24: 49-68.
- APTER, J.T. (1945) Eye movements following strychninization of the superior colliculus of cats. *J. Neurophysiol.* 9: 73-86.
- ASTRUC, J. (1971) Corticofugal connections of area 8 (frontal eye field) in *Macaca mulatta*. *Brain Res.* 33: 241-256.
- AVENDAÑO, C. (1977) Conexiones aferentes de la corteza motora en el gato con el método del transporte axonal retrógrado de la HRP. Tesis doctoral. Madrid. Universidad Autónoma.
- AVENDAÑO, C. and M.A.JURETSCHKE (1980) The pretectal region of

the cat: a structural and topographical study with stereotaxic coordinates. *J. Comp. Neurol.*, 193: (1): 69-88.

BAKER, R., M. GRESTY and A. BERTHOZ (1976) Neuronal activity in the prepositus hypoglossi nucleus correlated with vertical and horizontal eye movement in the cat. *Brain Res.* 101: 336-371.

BAKER, R. and A. BERTHOZ (1977) Control and Gaze by brain stem neurons. *Developments in Neurosciences*. Elsevier North. Holland. Amsterdam. Vol. I.

BAKER, R. and S. M. HIGHSTEIN (1977) Vestibular projections to medial rectus motoneurons in the cat. *Neurosci. Soc. Abstr.* 6: 226.

BAKER, R. and R. Mc CREA (1979) The paraabducens nucleus In: integration in the nervous system. Wilson and Asanuma (eds.). New York.

BALEYDIER, G. and M. MAGNIN (1978) Afferent and efferent connections of the parabigeminal nucleus in the cat revealed by retrograde axonal transport of HRP. *Brain Res.* (submitted).

BALEYDIER, G. and F. MAUGUIERE (1978) Projections of the ascending somesthetic pathways to the cat superior colliculus visualized by the horseradish peroxidase technique. *Exp. Brain Res.* 31: 43-50.

- BATINI,C., C.BUISSERET-DELMAS, J.CORVISIER, O.HARDY and D.JASSIK
-GERSCHENFELD (1978) Brain stem nuclei giving fibres to
lobules VI and VII of the cerebellar vermis. *Brain Res.* 153:
241-261.
- BELL,C., G.SIERRA, N.BUENDIA and J.P.SEGUNDO (1964) Sensory
properties of neurons in the mesencephalic reticular forma-
tion. *J. Neurophysiol.* 27: 961-987.
- BENDER,M.B. and S.SHANZER (1964) Oculomotor pathways defined
by electric stimulation and lesions in the brain stem of the
monkey. In the *Oculomotor System*. M.B.BENDER (eds.) New
York: Harper and Row. pp. 81-140.
- BENDER,M.B., S.SHANZER and I.H.WAGMAN (1964) On the physiolo-
gic decussation concerned with head turning. *Confin. Neurol.*
24: 169-181.
- BERKLEY,K.J., A.BLOMQUIST, A.PELT and R.FLINK (1980) Dif-
ferences in the collateralization of neuronal projections
from the dorsal column nuclei and lateral cervical nucleus
to the thalamus and tectum in the cat: an anatomical study
using two different double-labeling techniques. *Brain Res.*
202: 273-290.
- BERKOWITZ,E. and T.SILVERTONE (1956) Studies of the cortical
eye motor fields of the cat. *Fed. Proc.* 15: 16.
- BERLUCCHI,G., J.M.SPRAGUE, J.LEVY and A.C.DIBERARDINO (1972)

- Pretectum and superior colliculus in visually guided behavior and in flux and form discrimination in the cat. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 78: 123,
- BERMAN, L.A. (1968) The brainstem of the cat. A cytoarchitectonic atlas with stereotaxic coordinates. The University of Wisconsin Press. Madison.
- BERMAN, N. (1977) Connections of the pretectum in the cat. *J. Comp. Neurol.* 174: 227-254.
- BISTI, S., L. MAFFEI and M. PICCOLINO (1974) Visuovestibular interactions in the cat superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 37: 146-155.
- BRODAL, A. (1940) Experimentelle Untersuchungen über die olivocerebellare Lokalisation, *Z. ges. Neurol. Psychiat.* 169: 1-153.
- BRODAL, A. (1952) Experimental demonstration of cerebellar connections from the perihypoglossal nuclei (nucleus intercalatus, nucleus praepositus hypoglossi and nucleus of Roller) in the cat. *J. Anat. (Lond.)*. 86: 110-120.
- BRODAL, P. (1975) Demonstration of a somatotopically organized projection onto the paramedian lobule and the anterior lobe from the lateral reticular nucleus: an experimental study with the HRP method. *Brain Res.* 95: 221-239.

- BRODAL, A. and J. COURVILLE (1972) Cerebellar corticonuclear projection in the cat. Crus II. An experimental study with silver methods. *Brain Res.* 50: 1-23.
- BUTTNER, V., K. HEPP and V. HENN (1977) Neurons in the rostral mesencephalic and paramedian pontine reticular formation generating fast eye movements. In: *Control of Gaze by Brain Stem Neurons*. R. Baker and A. Berthoz. (eds.). Elsevier. North. Holland. Amsterdam. pp. 309-318.
- BUTTNER-ENNEVER, J. A. and V. HENN (1977) An autoradiographic study of the pathways from the pontine reticular formation involved in horizontal eye movements. *Brain Res.* 108: 155-164.
- CAMARDA, R. and G. RIZZOLATTI (1976) Visual receptive fields in the lateral suprasylvian area (Clare-Bishop area) of the cat. *Brain Res.* 101: 427-443.
- CARPENTER, M. B. and R. E. McMASTERS (1964) Lesions of the substantia nigra in the rhesus monkey. Efferent fiber degeneration and behavioral observations. *Amer. J. Anat.* 114: 293-320.
- CARPENTER, M. B., J. W. HARBISON and P. PETER (1970) Accessory oculo-motor nuclei in the monkey. Projections and effects of discrete lesions. *J. Comp. Neurol.* 140: 131-154.
- CARPENTER, M. B. and R. J. PIERSON (1973) Pretectal region and

the pupillary light reflex. An anatomical analysis in the monkey. *J. Comp. Neurol.*, 149: 271-300.

CASAGRANDE, V.A., J.K.HARTING, W.C.HALL, I.T.DIAMOND and G.F. MARTIN (1972) Superior colliculus of the tree shrew: A structural and functional subdivision into superficial and deep layers. *Science*. 177: 444-447.

CASAGRANDE, V.A. and J.K.HARTING (1975) Transneuronal transport of tritiated fucose and proline in the visual pathways of tree shrew *tupaia glis*. *Brain Res.* 96: 367-372.

CHRISTOFF, N. (1974) A clinico-pathological study of vertical eye movements. *Arch. Neurol.* 31: 1-8.

CLARK, W.E.LeGros (1948) The connections of the frontal lobes of the brain. *Lancet* 1: 354-356.

COHEN, D., W.CHAMBERS and J.M.SPRAGUE (1958) Experimental study of the efferent projections from the cerebellar nuclei to the brainstem of the cat. *J. Comp. Neurol.* 109: 233-259.

COHEN, B., K.GOTO, S.SHANZER and A.WEISS (1965) Eye movements induced by electric stimulation of the cerebellum in the alert cat. *Exp. Neurol.* 13: 145-162.

COHEN, B., A.KOMATSUZAKI and M.B.BENDER (1968) Electrooculographic syndrome in monkeys after pontine reticular formation lesions. *Arch. Neurol.* 18: 78-92.

- COHEN, B. and V. HENN (1972) Unit activity in the pontine reticular formation associated with eye movements. *Brain Res.* 46: 403-410.
- COHEN, B. and A. KOMATSUZAKI (1972) Eye movements induced by stimulation of the pontine reticular formation: Evidence for integration in oculomotor pathways. *Exp. Neurol.* 36: 101-117.
- COLLEWIJN, H. (1975) Direction-selective units in the rabbit's nucleus of the optic tract. *Brain Res.* 100: 489-508.
- COOKE, C.T., P.V. CAMERON and D.G. JONES (1935) Stimulation induced uptake of horseradish peroxidase by rat cortical synapses. *Neurosci. Lett.* 1: 15-18.
- CORIN, M.S., T.S. ELIZAN and M.B. BENDER (1972) Oculomotor function in patients with Parkinson's disease. *J. Neurol. Sci.* 15: 251-265.
- COURVILLE, J., N. DIAKIW and A. BRODAL (1973) Cerebellar cortico nuclear projection in the cat. The paramedian lobule. An experimental study with silver methods. *Brain Res.* 50: 25-45.
- COWAN, W.M., D.I. GOTTLIEB, A. HENDRICKSON, J.L. PRICE and T.A. WOOLSEY (1972) The autoradiographic demonstration of axonal connections in the central nervous system. *Brain Res.* 37: 21-51.

- COWAN, W.M. and M. CUENOD (1975) The use of axonal transport for the study of neural connections; a retrospective survey. In: The use of axonal transport for studies of neuronal connectivity. W.M. Cowan and M. Cuenod. (eds.). Elsevier. Amsterdam. pp. 1-24.
- CYNADER, M. and N. BERMAN (1972) Receptive-field organization of monkey superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 35: 187-201.
- CHAN-PALAY, V. (1977) Cerebellar dentate nucleus: organization, cytology and transmitters. Springer, Berlin. pp. 548.
- CHEVALIER, G., A.M. THIERRY, T. SHIBAZAKI and J. FEGER (1981) Evidence for a gabaergic inhibitory nigrotectal pathway in the rat. *Neurosci. Lett.* 21: 67-69.
- DARIAN-SMITH, I., G. PHILLIPS, R.D. RYAN (1963) Functional organization in the trigeminal main sensory and rostral spinal nuclei of the cat. *J. Physiol. (Lond.)*. 168: 129-146.
- DeJONG, J.D. and G. MELVILL JONES (1971) Akinesia, hypokinesia and bradykinesia in the oculomotor system of patients with Parkinson's disease. *Exp. Neurol.* 32: 58-68.
- DELGADO-GARCIA, J.M. y J. LOPEZ BARNEO (1979) Organización troncoencefálica de los movimientos oculares. Premio de la Fundación Luis Manuel. pp. 1-81.

- DIETRICH, E. and F. WALBERG (1980) The cerebellar corticonuclear and nucleocortical projections of the Crus I and Crus II. *Neurosci. Lett. Suppl.* 5: 439.
- DONALDSON, I.M.L. and M.E. HAWTHORNE (1979) Coding of visual organization by units in the cat cerebellar vermis. *Exp. Brain Res.* 34: 27-48.
- DRÄGER, V.G. and D.H. HUBEL (1975) Responses to visual stimulation and relationship between visual, auditory and somatosensory inputs in mouse superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 3: 690-713.
- EDWARDS, S.B. (1975) Autoradiographic studies of the projections of the midbrain reticular formation: descending projections of nucleus cuneiformis. *J. Comp. Neurol.* 161: 341-358.
- EDWARDS, S.B. (1977) The commissural projection of the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 173: 23-40.
- EDWARDS, S.B., A.G. ROSENQUIST and L.A. PALMER (1974) An autoradiographic study of ventral lateral geniculate projections in the cat. *Brain Res.* 72: 282-287.
- EDWARDS, S.B. and C.K. HENKEL (1977) Tectal connections with the extraoculomotor nuclei. *Neurosci. Abstr.* 3: 154.
- EDWARDS, S.B. and C.K. HENKEL (1978) Superior colliculus connections with the extraocular motor nuclei in the cat. *J.*

Comp. Neurol. 179: 451-468.

EDWARDS, S.B., C.L.GINSBURGH, C.K.HENKEL and B.E.STEIN (1979)

Sources of subcortical projections to the superior colliculus in the cat. J. Comp. Neurol. 184: 309-330.

EDWARDS, S.B., C.K.HENKEL and K.S.KERSEY (1980) Structural

characteristics of superior colliculus neurons governing head and pinna movements in the cat. Neurosci. Lett. Suppl. 5: 337.

EVINGER, C.L., C.R.S.KANEKO, G.W.JOHANSON and A.F.FUCHS (1977)

In: Control of Gaze by brain stem neurons. R.Baker and A. Berthoz. (eds.) Elsevier. North. Holland. Amsterdam. pp. 337-340.

EVINGER, C.L., C.R.S.KANEKO and A.F.FUCHS (1978) Visual

responses of omnipause neurons in the awake cat. Neurosci.

FINLAY, B.L., S.E.SCHNEPS, K.G.WILSON and G.E.SCHNEIDER (1978)

Topography of visual and somatosensory projections to the superior colliculus of the Golden Hamster. Brain Res. 112: 223-235.

FLOOD, S. and J.JANSEN (1961) On the cerebellar nuclei in the

cat. Acta Anat (Basel). 46: 52-72.

FOOTE, W., E.TABER-PIERCE and L.EDWARDS (1978) Evidence for a

retinal projection to the midbrain raphe of the cat. Brain Res. 156: 135-140.

- FUCHS, A.F. and J.O.KIMM (1975) Vestibular unit activity related to eye movements in the monkey. *J. Neurophysiol.* 38: 1140-1161.
- GAREY, L.J., E.G.JONES and T.P.S.POWELL (1968) Interrelationship of striate and extrastriate cortex with the primary relay sites of the visual pathway. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* 31: 135-157.
- GERRITS, N.M. and J.VOOGD (1980) The pontine mossy fibre projections to the cerebellar flocculus in the cat. *Neurosci. Lett. Suppl.* 5: 440
- GIOLLI, R.A., L.G.TOWNS, T.T.TAKAHASHI, A.N.KARAMANDILIS and D.D.WILLIAMS (1978) An auto-radiographic study of the projections of visual cortical area 1 to the thalamus, pretectum and superior colliculus of the rabbit. *J. Comp. Neurol.* 180: 743-752.
- GOEBEL, H., A.KOMATSUZAKI, M.BENDER y B.COHEN (1971) Lesions of the pontine tegmentum and conjugate gaze paralysis. *Arch. Neurol.* 24: 431-440.
- GOLDBERG, M.E. and R.H.WURTZ (1970) Effects of the eye movement and visual stimulus on units in monkey superior colliculus. *Fed. Proc.* 29: 453.
- GOLDBERG, M.E. and R.H.WURTZ (1972) Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields

of single neurons. J. Neurophysiol. 35: 542-559.

GOLDBERG, M.E. and D.L. ROBINSON (1978) Visual System: superior colliculus. In Handbook of Behavioral Neurobiology. Masterton, R.B. (eds.). Plenum Publishing Corporation, New York. 1: 119-164.

GORDON, B. (1973) Receptive fields in deep layers of cat superior colliculus. J. Neurophysiol. 36: 157-178.

GORDON, G., S. LANDGREN and W.A. SEED (1961) The functional characteristics of single cells in the caudal part of the spinal nucleus of the trigeminal nerve of the cat. J. Physiol. 158: 544-559.

GRAHAM, J. (1976) An autoradiographic study of the efferent projections of the superior colliculus in the cat. Anat. Rec. 184: 415.

GRAHAM, J. (1977) An autoradiographic study of the efferent connections of the superior colliculus in the cat. J. Comp. Neurol. 173: 629-654.

GRAHAM, R.G. and M.J. KARNOVSKY (1966) The early stages of absorption of injected HRP in the proximal tubules of mouse kidney: ultrastructural cytochemistry by a new technique. J. Histochem. Cytochem. 14: 291-302.

GRANTYN, A. and A. BERTHOZ (1977) Synaptic actions of the superior colliculus on medial rectus motoneurons in the rat.

Neurosci. 2: 945-951.

GRANTYN, A., R. GRANTYN and K. P. RONINE (1977) Neuronal organization of the tecto-oculomotor pathways. In: Control of Gaze by Brain Stem Neurons. R. Baker and A. Berthoz. (Eds.). Elsevier. North. Holland. Amsterdam. pp. 197-206.

GRANTYN, A., R. GRANTYN, K. P. ROBINE and A. BERTHOZ (1979) electroanatomy of tectal efferent connections related to eye movements in the horizontal plane. Exp. Brain Res. (submitted).

GRAYBIEL, A. M. (1972) Some ascending connections of the pulvinar and nucleus lateralis posterior of the thalamus in the cat. Brain Res. 44: 99-125.

GRAYBIEL, A. M. (1972a) Some fiber pathways related to the posterior thalamic region in the cat. Brain Behav. Evol. 6: 363-393.

GRAYBIEL, A. M. (1972b) Some extrageniculate visual pathways in the cat. Invest. Ophthalmol. 11: 322-332.

GRAYBIEL, A. M. (1974) Visuocerebellar and cerebello-visual connections involving the ventral lateral geniculate nucleus. Exp. Brain Res. 20: 303-306.

GRAYBIEL, A. M. (1974a) Some efferents of the pretectal region in the cat. Anat. Rec. 178: 365.

GRAYBIEL,A.M. (1975) Anatomical pathways in the brain stem oculomotor system. In Eye Movements and Movement Perception. Ninth. Symposium of the Center for Visual Science. Rochester. New York. pp. 37-38.

GRAYBIEL,A.M. (1977) Direct and indirect preoculomotor pathways of the brainstem: an autoradiographic study of the pontine reticular formation in the cat. J. Comp. Neurol. 175: 37-78.

GRAYBIEL,A.M. (1978) A satellite system of the superior colliculus: The parabigeminal nucleus and its projections to the superficial collicular layers. Brain Res. 145: 365-374.

GRAYBIEL,A.M. (1978a) Organization of the nigrotectal connection: an experimental tracer study in the cat. Brain Res. 143: 339-348.

GRAYBIEL,A.M. (1978b) A satellite system of the superior colliculus: the parabigeminal nucleus and its projections to the superficial collicular layers. Brain Res. 145: 365-374.

GRAYBIEL,A.M. and A.HARTWIEG (1974) Some afferent connections of the oculomotor complex in the cat: an experimental study with tracer techniques. Brain Res. 81: 543-551.

GRETTY,M. and R.BAKER (1976) Neurons with visual receptive

field eye movement and neck displacement sensitivity within and around the prepositus nucleus in the alert cat. *Exp. Brain Res.* 24: 429-433.

GROFOVA, I., O. OTTERSEN and E. RINVIK (1978) Mesencephalic and diencephalic afferents to the superior colliculus and periaqueductal gray substance demonstrated by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase in the cat. *Brain Res.* 146: 205-220.

GROFOVA, I., J. M. DENIAU and S. T. KITAI (1980) Morphology of the rat substantia nigra (SN) neurons intracellularly labeled with HRP. *Neurosci. Lett. Suppl.* 5: 38.

HALPERIN, J. J. and J. H. LA VAIL (1975) A study of the dynamics of retrograde transport and accumulation of HRP in injured axons. *Brain Res.* 100: 253-269.

HARTING, J. K. (1977) Descending pathways from the superior colliculus: an autoradiographic analysis in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *J. Comp. Neurol.* 173: 583-612.

HARTING, J. K., W. C. HALL, I. T. DIAMOND and G. F. MARTIN (1973) Anterograde degeneration study of the superior colliculus in the tupaia glis: evidence for a subdivision between superficial and deep layers. *J. Comp. Neurol.* 148: 361-386.

HASHIKAWA, T. and K. KAWAMURA (1977) Identification of cells of origin of tectopontine fibers in the cat superior colliculus

an experimental study with the HRP method. Brain Res. 130: 65-79.

HENKEL, C.K. and S.B. EDWARDS (1976) Laminar differences in some uncrossed projections of the superior colliculus to the midbrain. Neurosci. Lett. 2: 117.

HENKEL, C.K. and S.B. EDWARDS (1978) The superior colliculus control of pinna movements in the cat: possible anatomical connections. J. Comp. Neurol., 182: 763-776.

HENN, V. and B. COHEN (1976) Coding of information about rapid eye movements in the pontine reticular formation of alert monkeys. Brain Res. 108: 307-325.

HENKHAM, M. and W.J.H. NAUTA (1977) Afferent connections of the habenular nuclei in the rat. A horseradish peroxidase study, with a note on the fibre -of- passage problem. J. Comp. Neurol. 173: 123-146.

HIGHSTEIN, S.M., K. MAEKAWA, A. STEINACKER and B. COHEN (1976) Synaptic input from the pontine reticular nuclei to abducens motoneurons and internuclear neurons. Brain Res. 112: 162-167.

HODDEVIK, G.H. (1975) The pontocerebellar projection onto the paramedian lobule in the cat: an experimental study with the use of HRP as a tracer. Brain Res. 95: 291-307.

- HODDEVIK, G.H. (1978) The projection from the nucleus reticularis tegmenti pontis onto the cerebellum in the cat. A study using the methods of anterograde degeneration and retrograde axonal transport of HRP. *Anat. Embryol.* 153: 227-242.
- HOFFMANN, K.P. and M.STRASCHILL (1971) Influences of corticotectal and intertectal connections on visual responses in the cat's superior colliculus. *Exp. Brain Res.* 12: 120-131.
- HOFFMANN, K.P. and A.SCHOPPMANN (1975) Retinal input to direction selective cells in the nucleus tractus opticus of the cat. *Brain Res.* 99: 359-366.
- HOLCOMBE, V. and W.C.HALL (1981) Laminar origin of ipsilateral tectopontine pathways. *Neurosci.* 6: 255-260.
- HOLLANDER, H. (1974) On the origin of the corticotectal projections in the cat. *Exp. Brain Res.* 21: 433-439.
- HOPKINS, D.A. and L.W.NIESEN (1976) Substantia nigra projections to the reticular superior colliculus and central gray in the rat, cat and monkeys. *Neurosci. Lett.* 2: 253-259.
- HUERTA, M.F. (1980) The trigeminocollicular pathway in the cat. Patch-like terminations. *X Neurosci. Abstract.* pp. 750.
- ITO, M. (1977a) Functional specialization of flocculus

Purkinje cells and their differential localization determined in connection with the vestibulo-ocular reflex. In: Control of Gaze by Brain Stem Neurons. R.Baker and A. Berthoz. (eds.) Elsevier. North. Holland. Amsterdam. pp. 177-186.

ITO,M. (1977b) Neuronal events in the cerebellar flocculus associated with an adaptive modification of the vestibulo-ocular reflex of the rabbit. In: Control of Gaze by Brain Stem Neurons. R.Baker and A.Berthoz. (eds.). Elsevier. North. Holland. Amsterdam. pp. 391-398.

ITOH,K. (1977) Efferent projections of the pretectum in the cat. Exp. Brain Res. 36: 89-105.

JANSEN,J. and A.BRODAL (1954) Aspects of cerebellar anatomy Tanum. Oslo. pp. 423.

JANSEN,J. and J.JANSEN,Jr. (1955) On the efferent fibers of the cerebellar nuclei in the cat. J. Comp. Neur. 102: 607-632.

JASSIK-GERSCHENFELD,D. (1966) Activity of somatic origin evoked in the superior colliculus of the cat. Exp. Neur. 16: 104-118.

JONES,E.G. and T.P.S.POWELL (1971) An analysis of the posterior group of thalamic nuclei on the basis of its afferent connections. J. Comp. Neurol. 143: 185-216.

- KANASEKI, T. and J.M.SPRAGUE (1974) Anatomical organization of the pretectal nuclei and tectal laminae in the rat. *J. Comp. Neurol.* 158: 319-338.
- KAPPERS, C.V.A., G.C.HUBER and E.G.CROSBY (1936) The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. Haffner. New York. Vol. I.
- KARNOVSKY, M.J. (1965) A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 27: 137A-138A.
- KAWAMURA, K. and A.BRODAL (1973) The tectopontine projection in the cat: An experimental anatomical study with comments on pathways for teleceptive impulses to the cerebellum. *J. Comp. Neurol.* 149: 371-390.
- KAWAMURA, K., J.M.SPRAGUE and K.NIIMI (1974) Corticofugal projections from the visual cortices to the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 158: 339-362.
- KAWAMURA, K., A.BRODAL and G.HODDEVIK (1974a) The projection of the superior colliculus onto the reticular formation of the brain stem. An experimental anatomical study in the cat. *Exp. Brain Res.* 19: 1-19.
- KAWAMURA, K. and T.KONNO (1979) Various types of cortico-tectal neurons of cats as demonstrated by means of

retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Exp. Brain Res.* 35: 161-175.

KAWAMURA, S. (1974) Topocal organization of the extrageniculate visual system in the cat. *Exp. Neurol.* 45: 451-161.

KELLER, E.L. (1974) Participation of the medial pontine reticular formation in eye movements generation in monkeys. *J. Neurophysiol.* 37: 316-332.

KELLER, E.L. and P.D.DANIELS (1975) Oculomotor related interaction of vestibular and visual stimulation in vestibular nucleus cells in alert monkey. *Exp. Neurol.* 46: 187-198.

KING, W.M. and A.F.FUCHS (1977) Neuronal activity in the mesencephalon related to vertical eye movement. In: *Control of Gaze by brain stem neurons*. R.Baker and A.Berthoz. (eds.). Elsevier. North. Holland. Amsterdam. pp. 319-326.

KIRVEL, R.D., R.A.GREENFIELD and D.R.MEYER (1974) Multimodal sensory neglect in rats with radical unilateral posterior isocortical and superior colliculus ablations. *J. Comp. Phsyiol. Psychol.* 87: 156-162.

KOTCHABHARDI, N., G.H.HODDEVIK and I.WALBERG (1980) The reticulocerebellar projection in the cat as studied with retrograde transport of HRP. *Anat. Embryol.* 160: 341-359.

- KRISTENSSON, K. (1970) Transport of fluorescent protein tracer in peripheral nerves. *Acta Neuropath. (Berl.)*. 16: 293-300.
- KRISTENSSON, K. and Y. OLSSON (1971) Retrograde axonal transport of protein. *Brain Res.* 29: 363-365.
- KUYPERS, H.G.J.M. (1962) Discussion. In: *Cerebral dominance and interhemispheric relations*. Mountcastle, V.B. (eds.). Johns Hopkins Press. Baltimore. pp. 114-116.
- KUYPERS, H.G.J.M. and J.D. TUERK (1964) The distribution of cortical fibers within the nuclei cuneatus and gracilis in the cat. *J. Anat. (Lond.)*. 98: 143-162.
- KUYPERS, H.G.J.M. and D.G. LAWRENCE (1967) Cortical projections to the red nucleus and the brain stem in the rhesus monkey. *Brain Res.* 4: 151-188.
- LADPLI, R. and A. BRODAL (1969) Experimental studies on commissural and reticular formation projections of the vestibular nuclei in the cat. *Brain Res.* 8: 56-96.
- LAGO, J.P. (1975) Proyecciones del cerebelo a través del pedúnculo cerebeloso superior. *Trab. Inst. Cajal. Inv. Biol.* 67: 1-52.
- LANE, R.H., J.H. KAAS and J.M. ALLMAN (1974) Visuotopic organization of the superior colliculus in normal and Siamese cats. *Brain Res.* 70: 413-430.

- LASEK, R., B.S. JOSEPH and D.G. WHITLOCK (1968) Evaluation of a radiographic neuroanatomical tracing method. *Brain Res.* 8: 319-336
- LA VAIL, J.H. and M.M. LA VAIL (1972) Retrograde axonal transport in the central nervous system. *Science* 176: 1416-1417.
- LISBERGER, S.G. and A.F. FUCHS (1977) Role of the primate flogculus in smooth pursuit eye movements and rapid behavioral modification of the vestibulo-ocular reflex. In: *Control of Gaze by brain stem neurons.* R. Baker and A. Berthoz. (eds.). Elsevier. North. Holland. Amsterdam. pp. 381-390.
- LIVINGSTONE, R.B. (1950) Localization of frontal oculomotor cortex in the cat. *Fed. Proc.* 9: 395-396.
- LOPEZ-BARNEO, J., G. DARLOT and A. BERTHOZ (1979) Functional role of the prepositus hypoglossi nucleus in the control of gaze. Reflex control of posture and movements. Pompeiano. (eds.). Elsevier. Amsterdam. (submitted).
- LUND, R.D. and K.E. WEBSTER (1967) Thalamic afferents from the dorsal column nuclei. *J. Comp. Neurol.* 130: 301-312.
- LUSCHEI, E.S. and A.F. FUCHS (1972) Activity of brain stem neurons during eye movements of alert monkeys. *J. Neurophysiol.* 35: 445-461.
- LLAMAS, A. (1966) Conexiones aferentes de la sustancia negra

y del área tegmental ventral de TSAI. Tesis doctoral. Facultad de Medicina de Navarra.

LLAMAS, A. and F. REINOSO-SUAREZ (1969) Projections of the substantia nigra and ventral tegmental mesencephalic area. In Gillingham, F.J. and Donaldson, I.M.L. (eds.). Third Symposium on Parkinson's disease. Edimburg. Livingstone. pp. 82-87.

LLAMAS, A. y E. MARTINEZ-MORENO (1974) Modificaciones al método del transporte axonal retrógrado de la HRP en el sistema nervioso central del gato adulto. An. Anat. 23: 431-443.

LLINAS, R. (1974) Motor aspects of cerebellar control. Physiologist. 17: 19-46.

LLINAS, R. and J.W. WOLFE (1972) Single cell responses from the cerebellum of the mouse preceding voluntary, vestibular and optokinetic saccadic eye movements. Prog. Soc. Neurosci. 2: 201.

LLINAS, R. and J.W. WOLFE (1977) Functional linkage between the electrical activity in the vermal cerebellar cortex and saccadic eye movements. Exp. Brain Res. 29: 144-153.

LLINAS, R. and K. WALTON (1977) Significance of olivo-cerebellar system in compensation of ocular position following unilateral labyrinthectomy. In: Control of Gaze by Brain

Stem Neurons. R.Baker and A.BERTHOZ. (eds.). Elsevier.
North. Holland. Amsterdam. pp. 339-408.

MABUCHI, M. and T.KUSAMA (1970) Mesodiencephalic projections
to the inferior olive and the vestibular and perihypoglossal
nuclei. Brain Res. 17: 133-136.

Mc CREA, R. and R.BAKER (1978) Neurons in the oculomotor,
troclear and abducens nuclei project caudally in the MLF to
the prepositus nucleus. Neurosci. Suppl. 4: 166.

Mc CREA, R., P.BAKER and J.DELGADO-GARCIA (1979) Afferent and
efferent organization of the prepositus hypoglossi nucleus
In: Reflex Control of posture and movements. O. Pompeiano
(eds.) (submitted).

MACIEWICZ, R.J., C.R.S.KANEKO, S.M.HIGHSTEIN and R.BAKER (1975)
Morphophysiological identification of interneurons in the
oculomotor nucleus that project to the abducens nucleus in
the cat. Brain Res. 96: 60-65.

MACIEWICZ, R.J. and R.F.SPENCER (1977) Oculomotor and abducens
internuclear pathways in the cat. In: Control of Gaze by
Brain Stem Neurons. Baker and Berthoz. (eds.); Elsevier.
North. Holland. Amsterdam. pp. 99-108.

MAEKAWA, K. and J.I.SIMPSON (1972) Climbing fiber activation
of Purkinje cells in the flocculus by impulses transferred
through the visual pathway. Brain Res. 39: 245-251

- MAEKAWA, K. and J. I. SIMPSON (1973) Climbing fiber responses evoked in vestibulo-cerebellum of rabbit from visual system. *J. Neurophysiol.* 36: 649-666.
- MAGALHAES-CASTRO, H., A. D. DE LIMA, P. E. S. SARAIVA and B. MAGALHAES-CASTRO (1978) Horseradish peroxidase labelling of cat tectal cells. *Brain Res.* 148: 1-13.
- MAGOUN, H. W. and S. W. RANSON (1935) The afferent path of the light reflex. A review of the literature. *Arch. Ophth.* 13: 862-874.
- MEHLER, W. R., M. E. FEFERMAN and W. J. H. NAUTA (1960) Ascending axon degeneration following anterolateral cordotomy. An experimental study in the monkey. *Brain* 83: 718-750.
- MENDEZ-OTERO, R., C. E. ROCHA-MIRANDA and V. H. PERRY (1980) The organization of the parabigemino-tectal projections in the opossum. *Brain Res.* 198: 183-189.
- MESULAM, M. M. (1978) Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: a non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualising neural afferent and afferents. *J. Histochem. Cytochem.* 26: 106-117.
- MILES, I. A. (1974) Single unit firing patterns in the vestibular nuclei related to voluntary eye movements and passive body rotation in conscious monkeys. *Brain Res.* 71: 215-224.

- MILES, F.A. and J.H.FULLER (1975) Visual tracking and the primate flocculus. *Science*. 189: 1000-1002.
- MIZUNO, N., N.YASUHISA and I.NOBOHARU (1974) An electron microscope study of the dorsal cap of the inferior olive in the rabbit, with special reference to the pretecto-olivary fibers. *Brain Res.*, 77: 385-395.
- MOHLER, C.W. and R.H.WURTZ (1976) Organization of monkey superior colliculus: intermediated layer cells discharging before eye movements. *J. Comp. Neurol.*, 39: 722-744.
- MOHLER, C.W. and R.H.WURTZ (1976a) Role of striate cortex and superior colliculus in the visual guidance of saccadic eye movements in the monkey. *J. Neurophysiol.* 40: 74-94.
- MOWER, G., A.GIBBSON and M.GLICKSTEIN (1979) Tectopontine pathway in the cat. Laminar distribution of cells of origin and visual properties of target cells in dorsolateral pontine nucleus. *J. Neurophysiol.* 42: 1-15.
- MYERS, R.E. (1963) Cortical projections to midbrain in monkey. *Anat. Rec.* 145: 337-338.
- NAUTA, W.J.H. and H.G.J.M.KUYPERS (1958) Some ascending pathways in the brainstem reticular formation. In *Reticular Formation of the Brain*. Jasper, H.H. et alii. (eds.). Boston, Little Brown. pp. 3-30.

- NAUTA, H.J.M., M.B. PRITZ and R.J. LASEK (1974) Afferents to the rat caudoputamen studied with horseradish peroxidase. An evaluation of a retrograde neuroanatomical research method. *Brain Res.* 67: 219-238.
- PASIK, P., T. PASIK and M.B. BENDER (1969) The pretectal syndrome in monkeys. I. Disturbances of gaze and body posture. *Brain* 92: 521-534.
- PAULA-BARBOSA, M.M. and A. SOUZA-PINTO (1973) Auditory cortical projections to the superior colliculus in the cat. *Brain Res.* 50: 47-61.
- PETERSON, B.W., M.E. ANDERSON and M. FILION (1974) Responses of pontomedullary reticular neurons to cortical, tectal and cutaneous stimuli. *Exp. Brain Res.* 21: 19-44.
- POIRIER, L.J. and G. BERTRAND (1955) Experimental and anatomical investigation of the lateral spino-thalamic and spino-tectal tracts. *J. Comp. Neurol.* 102: 745-757.
- POLA, J. and D.A. ROBINSON (1978) Oculomotor signals in medial longitudinal fasciculus of the monkey. *J. Neurophysiol.* 41: 245-259.
- POMPEIANO, O., T. MERGNER and N. CORVAJA (1978) Commissural, perihypoglossal and reticular afferent projection to the vestibular nuclei in the cat. An experimental anatomical study with the method of the retrograde transport of HRP.

Arch. Ital. Biol. 116: 130-172.

POWELL, E.W. and J.B. HATTON (1969) Projections of the inferior colliculus in the cat. J. Comp. Neurol. 136: 183-192.

PRECHT, W., P.C. SCHWINDT and P.C. MAGHERINI (1974) Tectal influences on cat ocular motoneurons. Brain Res. 82: 27-40.

RAFOLS, J.A. and H. MATZKE (1970) Efferent projections of the superior colliculus in the opossum. J. Comp. Neurol. 138: 147-160.

RAMIREZ-CAMACHO, R.A. (1980) Conexiones aferentes a la corteza cerebral de proyección vestibular. Un estudio en el gato con el método de transporte axonal retrógrado de HRP. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

RAMON Y CAJAL, S. (1895) Ganglions cerebelleux. Bibliog. Anat. 3: 33-42.

RAMON Y CAJAL, S. (1904) Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Moya. Madrid.

RAMON Y CAJAL (1911) Histologie du système nerveux de l'homme et des vertèbres. A. Maloine. Paris. Vol.2.

RAND, R.W. (1954) Anatomical and experimental study of the cerebellar nuclei and their efferent pathways in the monkey. J. Comp. Neurol. 101: 116-224.

RANSON, S.W. and H.W. MAGOUN (1933) The central path of the pupillo-constrictor reflex in response to light. Arch. Neurol. Psychiat. 30: 1193-1204.

RAPHAN, T. and B. COHEN (1978) Brainstem mechanisms for rapid and slow eye movements. Ann. Rev. Physiol. 40: 527-552.

REAVILL, C., N. LEIGH, P. JENNER and C.D. MARSDEN (1979) Dopamine-mediated circling behavior does not involve the nigro-tectal pathway. Exp. Brain Res. 37: 309-316.

REINOSO-SUAREZ, F. (1961) Topographischer Hirnatlas der Katze für experimental-physiologische Untersuchungen. E. Merck. A.G. Darmstadt.

REINOSO-SUAREZ, F. (1966) Development of the human diencephalon. In Evolution of the forebrain. Phylogenesis and ontogenesis of the brain. Hassler, R. and H. Stephan. (eds.). Georg. Thieme. Verlag. Stuttgart. pp. 296-304.

REUBI, J.G. and M. CUENOD (1976) Release of exogenous glycine in the pigeon optic tectum during stimulation of a midbrain nucleus. Brain Res. 112: 347-361.

RHOADES, L.E. and D.E. FLEMING (1971) Sensory restriction in the albino rat: photically evoked after-discharge correlates. Electroenceph. clin. neurophysiol. 29/5: 488-495.

RHOADES, R.W. and D.D. DELLACROCE (1980) The cells of origin of tectospinal tract in the golden hamster: an anatomical

and electrophysiological investigation. *Exp. Neurol.* 67: 163-180.

RINVIK, E., I. GROFOVA and O. P. OTRESEN (1976) The cortico-thalamic projections from parietal regions of the cerebral cortex. Experimental degeneration studies in the cat. *Brain Res.* 51: 61-79.

RIOCH, D. McK. (1929) Studies on the diencephalon of carnivora. Part II. Certain nuclear configurations and fiber connections of the subthalamus and midbrain of the dog and cat. *J. Comp. Neurol.* 49: 121-153.

ROBINSON, D. A. (1972) Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res.* 12: 1795-1808.

ROBINSON, D. A. (1974) Cerebellar adaptation of the vestibulo-ocular reflex to modified visual input. (Abstract). *Soc. Neurosci.* 4: 397.

ROBINSON, D. A. (1975) Oculomotor control signals. In: *Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications* G. Lennerstrand, and P. Bach-y-Rita. (eds.). Oxford. Pergamon. pp. 337-374.

ROBINSON, D. A. (1976) Adaptive gain control of the vestibular ocular reflex by the cerebellum. *J. Neurophysiol.* 39: 954-969.

- ROBINSON, D.L. and C.D. JARVIS (1974) Superior colliculus neurons studied during head and eye movements of the behaving monkey. *J. Neurophysiol.* 37: 533-540.
- RODRIGO-ANGULO, M. and F. REINOSO-SUAREZ (1980) Brainstem projections to the cat's lateral posterior pulvinar thalamic complex. *Neuroscience. Abstract.*
- RON, S. and D.A. ROBINSON (1973) Eye movements evoked by cerebellar stimulation in the alert monkey. *J. Neurophysiol.* 36: 1004-1022.
- SARAIVA, P.E.S., A.S. ARAGAO and B. MAGALHAES-CASTRO (1976) Recovery of depressed superior colliculus activity in neocorticate opossum through the destruction of the contralateral superior colliculus. *Brain Res.* 112: 168-175.
- SCHILLER, P.H. (1970) The discharge characteristics of single units in the oculomotor and abducens nuclei of the unanesthetized monkey. *Exp. Brain Res.* 10: 347-362.
- SCHILLER, P.H. (1972) The role of the monkey superior colliculus in eye movements and vision. *Invest. Ophthalmol.* 11: 451-460.
- SCHILLER, P.H. and F. KOERNER (1971) Discharge characteristics of single units in superior colliculus of the alert rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 34: 920-936.

- SCHILLER, P.H. and M.P. STRYKER (1972) Single-unit recording and stimulation in the superior colliculus of the alert rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 35: 915-924.
- SCHWINDT, P.G., W. PRECHT and A. RITCHER (1974) Monosynaptic excitatory and inhibitory pathways from medial midbrain nuclei to trochlear motoneurons. *Exp. Brain Res.* 20: 223-238.
- SHERK, H. (1978) Visual response properties and visual field topography in the cat's parabrachial nucleus. *Brain Res.* 145: 375-379.
- SHERK, H. (1979a) A comparison of visual response properties in cat's parabrachial nucleus and superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 42: 1640-1655.
- SHERK, H. (1979b) Connections and visual-field mapping in cat's tectoparabrachial circuit. *J. Neurophysiol.* 42: 1656-1668.
- SHERMAN, S.M. (1977) The effect of superior colliculus lesions upon the visual fields of cats with cortical ablations. *J. Comp. Neurol.* 172: 211-230.
- SMITH, R.L. (1972) Fiber projections from the principal sensory trigeminal nucleus in the monkey. *Anat. Rec.* 172: 409.
- SNIDER, R.S. and A. STOWELL (1942) Evidence of a projection of the optic system to the cerebellum. *Anat. Rec.* 82: 448-449.

- SOUSSA-PINTO, A. (1970) The cortical projection onto the paramedian reticular and perihypoglossal nuclei (nucleus prepositus hypoglossi, nucleus of Roller and nucleus intercalatus) of the medulla oblongata of the cat. An experimental anatomical study. *Brain Res.* 18: 77-91.
- SPARKS, D.L., R. HOLLAND and B.L. GUTHRIE (1976) Size and distribution of movement fields in the monkey superior colliculus. *Brain Res.* 113: 21-24.
- SPATZ, W.B., J. TIGGES and M. TIGGES (1970) Subcortical projections, cortical association and some intrinsic interlaminar connections of the striate cortex in the squirrel monkey (*Saimiri*). *J. Comp. Neurol.* 140: 155-174.
- SPRAGUE, J.M. (1963) Corticofugal projections to the superior colliculus in the cat. *Anat Rec.* 145: 288.
- SPRAGUE, J.M. (1966) Interaction of cortex and superior colliculus in mediation of visually guided behavior in the cat. *Science* 153: 1544-1547.
- SPRAGUE, J.M. (1972) The superior colliculus and pretectum in visual behavior. *Invest. Ophthalmol.* 11: 473-482.
- SPRAGUE, J.M. (1975) Mammalian tectum: intrinsic organization, afferent inputs and integrative mechanisms. Anatomical substrate. In *Sensorimotor Function. The Midbrain Tectum*. *Neurosci. Res. Progr.* 13: 204-213.

- SPRAGUE, J.M. and T.H. MEIKLE (1965) The role of the superior colliculus in visually-guided behavior. *Exp. Neurol.* 11: 115-146.
- SPRAGUE, J.M., P.L. MARCHIAFAVA and G. RIZZOLATTI (1968) Unit responses to visual stimuli in the superior colliculus of the unanesthetized, mid-pontine cat. *Arch. Ital. Biol.* 106: 169-193.
- SPRAGUE, J.M., G. BERLUCCHI and G. RIZOLATTI (1973) The role of the superior colliculus and pretectum in vision and visually guided behavior. In: *Handbook of sensory physiology*. H. Antrum, R. Jung, V.R. Lowenstein, D.M. McKay and H.L. Teuber (Eds.). Springer-Verlag. New York. pp. 27-101.
- STEIN, B.E. and M.O. ARIGBEDE (1972) Unimodal and multimodal response properties of neurons in the cat's superior colliculus. *Exp. Neurol.* 36: 179-196.
- STEIN, B.E., B. MAGALHAES-CASTRO and L. KRUGER (1975) Superior colliculus: visuotopic-somatotopic overlap. *Science* 189: 224-226.
- STEIN, B.E., B. MAGALHAES-CASTRO and L. KRUGER (1976) Relationship between visual and tactile representations in cat superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 39: 401-419.
- STERLING, P. (1971) Receptive fields and synaptic organization of the superficial gray layer of the cat superior colliculus

Vision Res. Suppl. 3: 309-328.

STRASCHILL, M. and K.P.HOFFMANN (1969) Functional aspects of localization in the cat's tectum opticum. Brain Res. 13: 274-283.

STRASCHILL, M. and P.RIEGER (1972) Optomotor integration in the colliculus superior of the cat. In: Cerebral Control of eye movements and motion perception. J. Dichgans and E.Bizzi. (eds.). S.Karger. Basel. pp. 130-138.

TAKEDA, T. and K.MAEKAWA (1976) The origin of the pretectolivary tract. A study using the HRP method. Brain Res. 117: 319-325.

TAKEMORI, S. and B.COHEN (1974) Visual suppression of vestibular nystagmus in rhesus monkeys. Brain Res. 72: 203-212.

TARLOV, E.G. and R.Y.MOORE (1973) The tecto-thalamic connections in the brain of the rabbit. J. Comp. Neurol. 126: 403-422.

TASHIRO, T., K.MOTOI and S.KAWAMURA (1980) Discontinuous spatial distribution of the tectal afferents from the trigeminal nucleus in the cat. Neurosci. Lett. 20: 249-252.

THOMAS, D.M., R.P.KAUFFMAN, J.M.SPRAGUE and W.W.CHAMBERS (1956) Experimental studies of the vermal cerebellar projections in the brainstem of the cat (fastigiobulbar tract). J. Anat. 90: 371-385.

THOMPSON,R. (1963) Thalamic structures critical for retention of an avoidance conditioned response in rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 56: 261-267.

THOMPSON,R. and L.G.MASSOPUST (1960) The effect of subcortical lesions on retention of a brightness discrimination in rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 53: 488-496.

TORTELLY,A. (1981) Proyecciones aferentes desde el prosencéfalo y el mesencéfalo al colículo superior. Un estudio topográfico con la técnica de la HRP en el gato adulto. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

TORTELLY,A. and F.REINOSO-SUAREZ (1980) Projections to the superior colliculus from the dorsal hypothalamic area and other prosencephalic structures derived from the embryonic subthalamic longitudinal band of the diencephalon. Neurosci. Lett. 18: 257-260.

TORTELLY,A., F.REINOSO-SUAREZ and A.LLAMAS (1980) Projections from non-visual cortical areas to the superior colliculus demonstrated by retrograde transport of HRP in the cat. Brain Res. 188: 543-549.

UDO,M. and N.MANO (1970) Discrimination of different spinal monosynaptic pathway converning onto reticular neurons. J. Neurophysiol. 33/2: 227-239.

UPDYKE,B.V. (1977) Topographic organization of the projections

- from cortical areas 17, 18 and 19 onto the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 173: 81-122.
- VIKTOROV, I.V. (1966) Neuronal structure of anterior corpora bigemina insectivora and rodents. *Arkh. Anat. Gistol. Embryol.* 51: 82-89.
- VOOGD, J. (1964) The cerebellum of the cat. Structure and fibre connections. Van Gorcum & Co. Assen. Netherlands.
- WALBERG, F. (1961) Fastigiofugal fibers to the perihypoglossal nuclei in the cat. *Exp. Neurol.* 3: 525-541.
- WALBERG, I. and J. JANSEN (1964) Cerebellar corticonuclear projection studied experimentally with silver impregnation methods. *J. Hirnforsch.* 6: 338-354.
- WESTHEIMER, G. (1954) Mechanisms of saccadic eye movement. *AMA. Arch. Ophthalmol.* 52: 710-724.
- WICKELGREEN, B.G. (1971) Superior colliculus: some receptive field properties of bimodally responsive cells. *Science* 173: 69-72.
- WILSON, M.E. and M.J. TOYNE (1970) Retino-tectal and cortico-tectal projections in *Macaca mulatta*. *Brain Res.* 24: 395-406.
- WISE, S.P. and E.G. JONES (1977) Somatotopic and columnar

organization in the corticotectal projections of the rat somatic sensory cortex. *Brain Res.* 133: 223-235.

WURTZ, R.H. and M.E.GOLDBERG (1971) Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science* 171: 82-84.

WURTZ, R.H. and M.E.GOLDBERG (1972) Activity of superior colliculus in behaving monkey. III. Cells discharging before eye movements. *J. Neurophysiol.* 35: 575-586.

WURTZ, R.H. and M.E.GOLDBERG (1972a) The primate superior colliculus and the shift of visual attention. *Invest. Ophthalmol.* 11: 441-450.

WURTZ, R.H. and J.E.ALBANO (1981) Visual-motor function of the primate superior colliculus. *Ann. Rev. Neurosci.* 3: 189-226.

YAMAMOTO, M. (1978) Localization of rabbit's flocculus Purkinje cells projecting to the cerebellar lateral nucleus and the nucleus prepositus hypoglossi investigated by means of the horseradish peroxidase retrograde axonal transport. *Neurosci. Lett.* 7: 197-202.

