



Facultad de Estudios Superiores
IZTACALA



102. Introducción a las Neurociencias del
Comportamiento
Ontogénesis del Sistema Nervioso

D.R. © Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Iztacala
Av. de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala
C.P. 54090, Tlalnepantla, Edo. de México

Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Iztacala
Coordinación de Educación a Distancia

Coordinadora:

Anabel de la Rosa Gómez

Responsable del proyecto:

Alejandra Pamela Saldaña Badillo

Colaboradores:

María Elisa Vaca Ortega

Rodrigo Daniel Medrano Figueroa

Carolina Baron Monjaraz

Edición y Diseño:

María Fernanda Vela Corona

Carmen Alicia Piña Ortega



Reconocimiento-NoComercial-Compartirigual 4.0 Internacional

Guías de estudio es de acceso abierto distribuida bajo los términos de la licencia Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartirigual 4.0 Internacional. Se autoriza la reproducción total o parcial de los textos aquí publicados siempre que se cite la fuente con referencia a la Guía y a sus autores. No se puede usar con fines comerciales y los términos legales de cualquier trabajo derivado deben ser los mismos que se expresan en la presente declaración.

Módulo

102. Introducción a las Neurociencias del Comportamiento

Objetivo del módulo

Proporcionar al alumno los conocimientos y las habilidades que le permitan explicar y comprender la anatomía y el funcionamiento del sistema nervioso, así como también que comprenda la relación entre el sistema nervioso y la conducta, analizando aspectos básicos de la morfología y funcionamiento del sistema nervioso a los niveles celular y de los sistemas sensoriales, motores y reguladores que lo componen.

Unidad

Unidad 2. Ontogénesis del Sistema Nervioso

Objetivo de la Unidad

- Presentar los conceptos generales de la ontogénesis del sistema nervioso.
- Presentar una descripción general del sistema nervioso central.

Temario

1. Ontogénesis del Sistema Nervioso
2. Descripción del Sistema Nervioso central
3. Médula Espinal
4. Tronco del Encéfalo
5. Cerebelo
6. Tálamo
7. Estructura Subcortical

Autora

Tulia Gertrudis Castro Albarrán

CONTENIDO

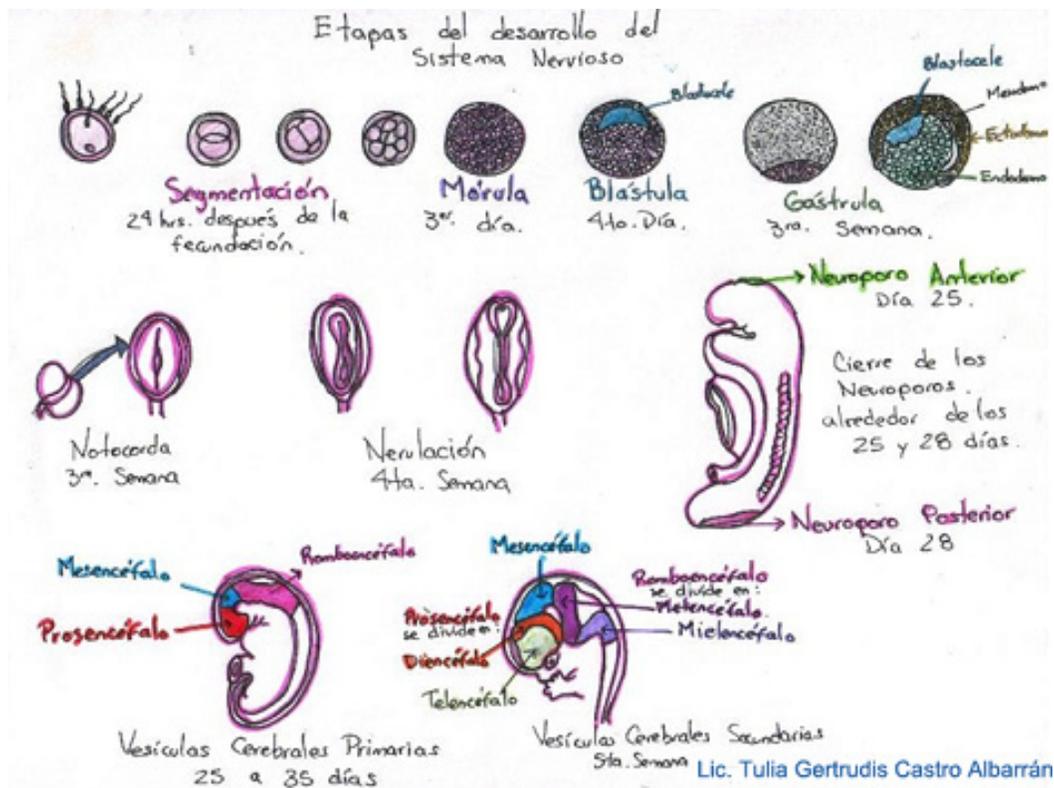
5	Ontogénesis del Sistema Nervioso
12	Descripción del Sistema Nervioso central
21	Médula Espinal
23	Tronco del Encéfalo
26	Cerebelo
27	Tálamo
29	Estructura Subcortical
32	Referencias

El desarrollo del Sistema Nervioso es un proceso en el que se involucran distintas etapas. Se lleva a cabo durante la gestación e inicia desde el momento en que sucede la fecundación; a partir de este momento suceden una serie de divisiones celulares del cigoto (célula única formada por la unión del espermatozoide y el óvulo), hasta la formación del tubo neural, considerado como una fase clave en la formación de las vesículas primarias y secundarias, a partir de las cuales se desarrollará el encéfalo.

A nivel celular, el Sistema Nervioso se encuentra constituido por dos tipos de células: 1) neuronas y 2) células glías; cada una de ellas con características y componentes específicos y encargadas de desempeñar una función particular.

Ontogénesis del Sistema Nervioso

Entendemos como Ontogénesis del Sistema Nervioso, al proceso que se lleva a cabo durante su desarrollo desde la fecundación hasta la edad adulta. Para comprender dicho proceso, es necesario identificar las principales etapas que se llevan a cabo:

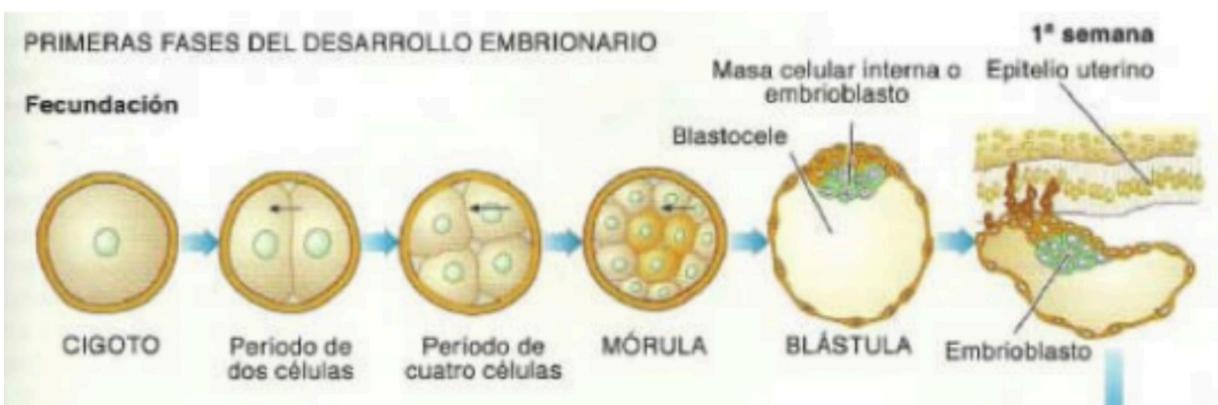


Primera semana (Moore, Persaud y Torchia, 2013).

Luego de la fecundación, el espermatozoide y el óvulo se fusionan dando origen al cigoto; el cual, conforme se dirige hacia el útero, experimenta una sucesión de divisiones celulares mitóticas, a partir de las que se forman los blastómeros (células más pequeñas).

A los tres días de la fecundación, ingresa al útero una masa celular compacta, redondeada con forma de mora, conformada por alrededor de 16 células. A esta masa compacta se le denomina **mórula**. La mórula consiste en un grupo de células de localización central (masa celular interna), que dará origen a los tejidos del embrión, y una masa de células externas de donde deriva el trofoblasto, uno de los precursores de la placenta. Durante esta fase del desarrollo, denominada blastogénesis, el producto de la concepción se denomina **blastocisto** compuesto por el trofoblasto (que a su vez contiene el embrioblasto y el blastocele) y que más adelante formará estructuras extraembrionarias y la parte embrionaria de la placenta.

Continuando con el proceso, el trofoblasto se compone por dos capas más: el citotrofoblasto y el sincitiotrofoblasto. El citotrofoblasto forma columnas celulares que penetran en el sincitio, mientras que el sincitiotrofoblasto produce enzimas que erosionan los tejidos maternos estableciendo una circulación útero placentaria y permitiendo al blastocisto preparar el endometrio para su implantación, fase que comienza a finales de la primera semana.

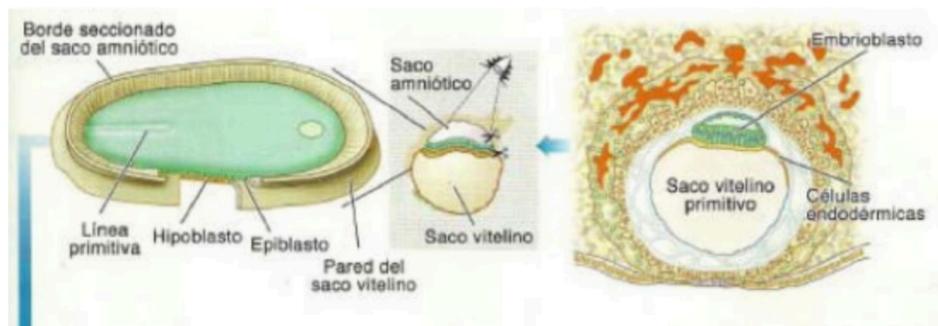


Segunda semana (Moore, et al., 2013).

Durante la segunda semana ocurren una serie de cambios importantes a nivel celular; en ella, se implanta por completo el blastocisto en el endometrio, mientras que el embrioblasto originará el disco embrionario bilaminar.

En la masa interna del blastocisto se distinguen dos capas: a) una capa de células cúbicas pequeñas, conocida como hipoblasto y una capa de células cilíndricas largas denominada epiblasto. Ambas capas forman un disco plano, denominado **disco embrionario bilaminar** el cual dará lugar más adelante a las capas germinales que formarán todos los tejidos y órganos del embrión.

Así mismo en este período, dentro del epiblasto, se encuentra una pequeña depresión que dará paso a la cavidad amniótica, mientras que las células del epiblasto, contiguas al citotrofoblasto (amnioblastos), constituyen el amnios y las células del hipoblasto recubren el interior del blastocele, originando el saco vitelino primitivo.



Tercera semana

Uno de los principales eventos que ocurren durante la tercera semana de gestación es la **gastrulación**; la cual sucede entre los 15 y 18 días. En esta fase, el embrión se denomina **gástrula** y pasa de ser una estructura bilaminar organizada por el epiblasto e hipoblasto, a una estructura trilaminar conformada por tres capas germinativas que se revisarán más adelante. También en esta etapa es cuando se presenta el primer indicio de la formación del sistema nervioso con el establecimiento de la placa neural (Bayona, 2012).

Es importante recalcar que, en esta fase suceden cambios importantes a nivel celular, que dan paso a la formación del encéfalo, por lo que el embrión es muy susceptible a malformaciones congénitas.

La gastrulación inicia con la formación de la línea primitiva en la superficie del epiblasto. Resulta de la proliferación y migración celular de este, hasta el plano medial del disco bilaminar y, conforme la línea primitiva incrementa su longitud, se va formando el nodo primitivo. Por otro lado, el surgimiento de la línea primitiva permite establecer un punto de referencia y fijar un eje cráneo-caudal, extremos cefálico y caudal, superficies dorsal y ventral y lados derecho e izquierdo (Moore, et al., 2013). Cuando las células del epiblasto llegan a la región de la línea primitiva, adquieren una forma redondeada, se desprenden y se deslizan hacia abajo del epiblasto (invaginación). Durante este proceso se puede observar que el epiblasto se divide en ectodermo (capa externa), mesodermo (capa intermedia) y endodermo (capa interna).

Siguiendo con Moore, et al. (2013), entre la tercera y octava semanas, las células de cada una de las capas germinativas experimentan procesos de división, migración, agregación y diferenciación; a partir de patrones muy precisos y conforme se van originando los diferentes tejidos y órganos específicos. Los derivados principales de las capas germinativas son los siguientes:

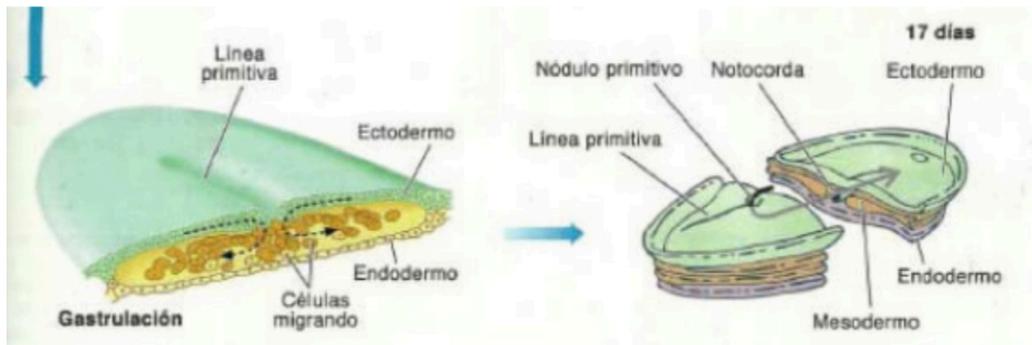
Ectodermo: da lugar a la epidermis, sistemas nerviosos central y periférico, ojos, oídos internos, nariz; así como la formación de las células de la cresta neural y tejidos conjuntivos de la cabeza, nervios craneales y ganglios del sistema nervioso autónomo.

Mesodermo: conformará los músculos esqueléticos, células sanguíneas, y revestimientos de los vasos sanguíneos. Así mismo, originará el músculo liso visceral, los revestimientos serosos de las cavidades corporales, conductos y órganos de los sistemas reproductor y excretor y la mayor parte del sistema cardiovascular. También da lugar a todos los tejidos conjuntivos, cartílagos, huesos, tendones, ligamentos y dermis de los órganos internos.

Endodermo: origina los revestimientos epiteliales de los tractos respiratorio y digestivo; así como las células glandulares de otros órganos asociados. Conforme se va desarrollando el mesodermo, la línea primitiva disminuye en tamaño hasta convertirse en una estructura muy pequeña, ubicada en la región sacrococcígea del embrión, hasta que, a finales de la cuarta semana, se va perdiendo y desaparece (Moore, et al., 2013).

Otro suceso importante que ocurre durante la tercera semana, es la **neurulación**, donde se forma la **notocorda**; estructura que ejerce un papel fundamental en la formación del SNC al representar el eje primordial del embrión en torno al que se formará la columna vertebral.

El nódulo primitivo, localizado en el extremo rostral de la línea primitiva, es el origen de las células que constituyen la **notocorda** y el sistema nervioso. Conforme la notocorda se desarrolla estimula (junto con el mesodermo adyacente) al ectodermo que está encima. Este complejo proceso de inducción notocordal hace que tejido ectodérmico se engrose, originando así la **placa neural**, compuesta por grandes células epiteliales. Alrededor del día 18, se presenta una invaginación a lo largo de todo su eje central, generando que los bordes laterales de la placa neural se eleven y se genere el **surco neural**, formando así los **pliegues neurales**, los cuales representan los primeros signos del desarrollo del encéfalo. A finales de la tercera semana, los pliegues neurales se desplazan y fusionan de manera conjunta dando paso al **tubo neural** (Moore, et al., 2013).



Cuarta semana

Durante la cuarta semana continúa el proceso de **neurulación**; iniciado en la tercera semana en el cual se forman la placa y el tubo neural (este último, a partir del cierre de los pliegues neurales), y concluye al final, cuando el neuroporo caudal se cierra.

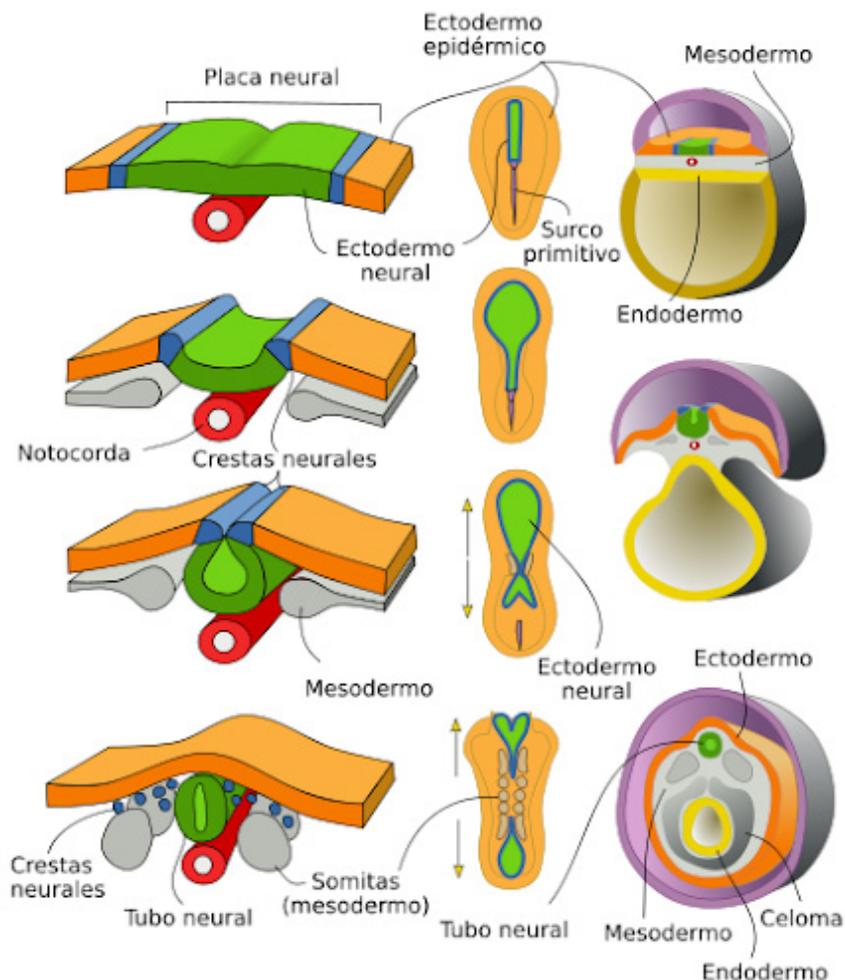
La **neurulación** se presenta de dos formas (Bayona, 2012):

- Neurulación primaria. Sucede en la parte anterior de la placa; consiste en la dispersión y elevación de las células de la placa neural hasta convertirse en los pliegues neurales, los cuales al fusionarse formarán el tubo neural.
- Neurulación secundaria. Se sitúa en la parte más extrema de la placa; sucede cuando el tubo neural que inicialmente es una barra densa, se ahueca y forma el tubo neural secundario.

Durante la cuarta semana (alrededor de los 22-23 días) se forma la placa neural. El ectodermo que se encuentra por encima de la notocorda se espesa para formar una placa o lámina neural. Pocos días después, la lámina neural, se invagina y forma un surco neural de poca profundidad, flanqueado por dos bordes elevados llamados **pliegues neurales**, a medida que las primitivas células ectodérmicas salientes continúan proliferando, los pliegues neurales se hacen más salientes, se aproximan unos a otros a la línea media y se fusionan hasta formar el tubo neural.

En esta etapa, dos tercios craneales de la placa y tubo neurales representan el cerebro futuro, mientras que el tercio caudal de la placa y tubo neurales representan la futura médula espinal.

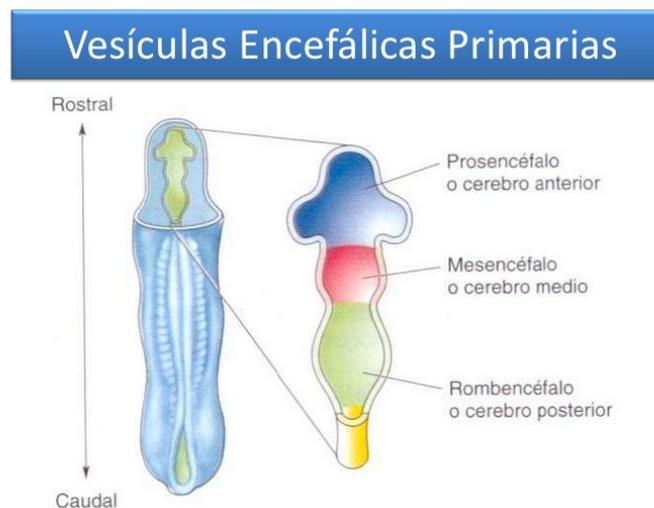
De acuerdo con Moore, et al. (2013), los pliegues neurales se fusionan en direcciones craneal y caudal para dar paso al tubo neural; hasta que solamente quedan pequeñas aberturas en sus dos extremos. La abertura craneal, denominada **neuroporo rostral**, se cierra aproximadamente el día 25, mientras que el **neuroporo caudal** se cierra alrededor del día 27. El cierre de los neuroporos concuerda con el establecimiento de la circulación vascular, propia del tubo neural; así mismo, las paredes del tubo neural aumentan de grosor para formar el cerebro y la médula espinal, mientras que el canal neural origina el sistema ventricular cerebral y al canal central de la médula espinal.



Formación de las vesículas primarias

Como se ha señalado, el encéfalo comienza a desarrollarse a partir de la tercera semana de gestación; cuando la placa y el tubo neurales se están desarrollando. La fusión de los pliegues neurales en la región craneal y rostral dará origen a las tres **vesículas encefálicas primarias** a partir de las cuales se desarrolla el encéfalo:

- prosencefalo o cerebro anterior**, ubicado en la región anterior del encéfalo el cual, alrededor de la quinta semana, sufrirá una modificación en su organización dado que a partir de éste se desarrollarán otras estructuras.
- mesencefalo o cerebro medio**, localizado en la parte central del encéfalo y cuya principal función es llevar los impulsos sensitivos y reflejos motores desde las zonas superiores del cerebro a las inferiores.
- rombencefalo o cerebro posterior** (Moore, et al., 2013).



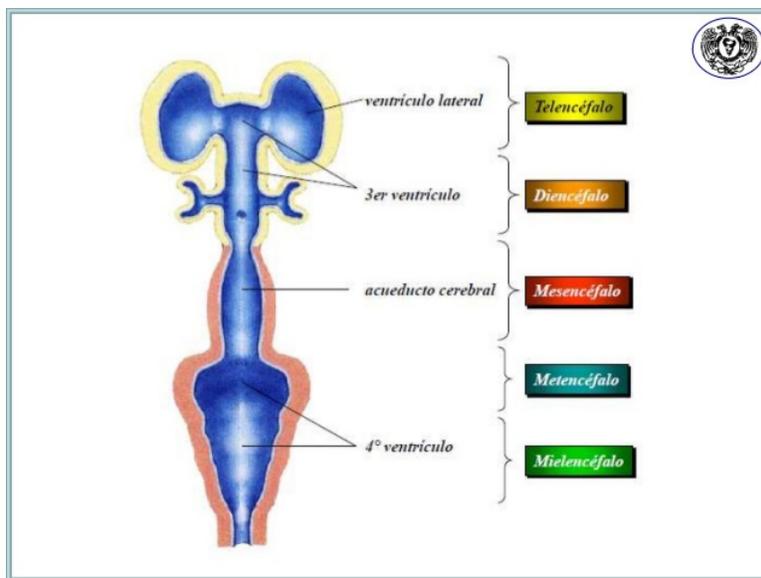
Quinta semana

Siguiendo con Moore, et al. (2013), durante la quinta semana, el encéfalo embrionario crece con rapidez y, los principales cambios se dan en dos de las tres vesículas primarias, dando lugar a las **vesículas encefálicas secundarias**:

El prosencefalo se divide parcialmente en el **telencefalo** (cerebro terminal), el cual dará origen a los hemisferios cerebrales y ventrículos laterales y **diencefalo**, el cual se ubica entre el telencefalo y el mesencefalo, rodeado por el tercer ventrículo.

El mesencéfalo no se divide y experimenta menos cambios excepto en lo que se refiere a la parte caudal. El canal central presenta un estrechamiento y se convierte en el acueducto cerebral (acueducto de Silvio), que conecta el tercer y cuarto ventrículo.

El rombencéfalo se divide parcialmente en **metencéfalo**; cuyas paredes forman la protuberancia anular (o Puente de Varolio) y el cerebelo, al tiempo que la cavidad del metencéfalo forma la parte superior del cuarto ventrículo; y **mielencéfalo** (encéfalo medular), el cual se convertirá en el bulbo raquídeo (también conocida como médula oblonga). La cavidad del rombencéfalo da lugar al cuarto ventrículo y el canal central del bulbo raquídeo.



Descripción del Sistema Nervioso central

División microscópica del Sistema Nervioso

El Sistema Nervioso favorece la comunicación y coordinación de millones de células denominadas **neuronas**, lo que permite controlar las respuestas y conductas sensitivas, motoras, cognitivas y comportamentales debido a su capacidad para recibir, procesar y transmitir información. En palabras de Portellano (2005), "todas las actividades que realiza el organismo están reguladas y supervisadas por un mecanismo de integración y control denominado sistema nervioso" (p.73).

En el Sistema Nervioso se distingue la sustancia gris y la sustancia blanca. La primera, se encuentra compuesta por los cuerpos neuronales; mientras que la segunda, se forma de prolongaciones, relativamente largas, de neuronas (carente de cuerpos neuronales) y rodeadas por mielina. Ambas sustancias contienen una gran cantidad de células gliales y un retículo de capilares sanguíneos.

La neurona

La neurona se define como “la unidad funcional básica del Sistema Nervioso (...) son células especializadas en recibir, conducir y transmitir señales electroquímicas” (Pinel, 2007, p.60); son células excitables, caracterizadas por recibir y procesar estímulos de otras neuronas formando redes que son la base para el funcionamiento del sistema.

Componentes principales

De acuerdo con Pinel (2007, p.60), los principales componentes externos de la neurona son:

Cuerpo celular o soma: constituye el centro metabólico de la neurona

Membrana celular: se trata de una membrana semipermeable que rodea la neurona y es el límite externo del soma y sus prolongaciones.

Dendritas: se trata de prolongaciones cortas que surgen del cuerpo celular. Son las responsables de recibir información a partir del contacto sináptico de otras neuronas y forman la mayor parte del área receptora de la neurona debido a sus ramificaciones abundantes e intrincadas.

Cono axónico: corresponde con la región de unión del axón y el cuerpo celular; es de forma triangular.

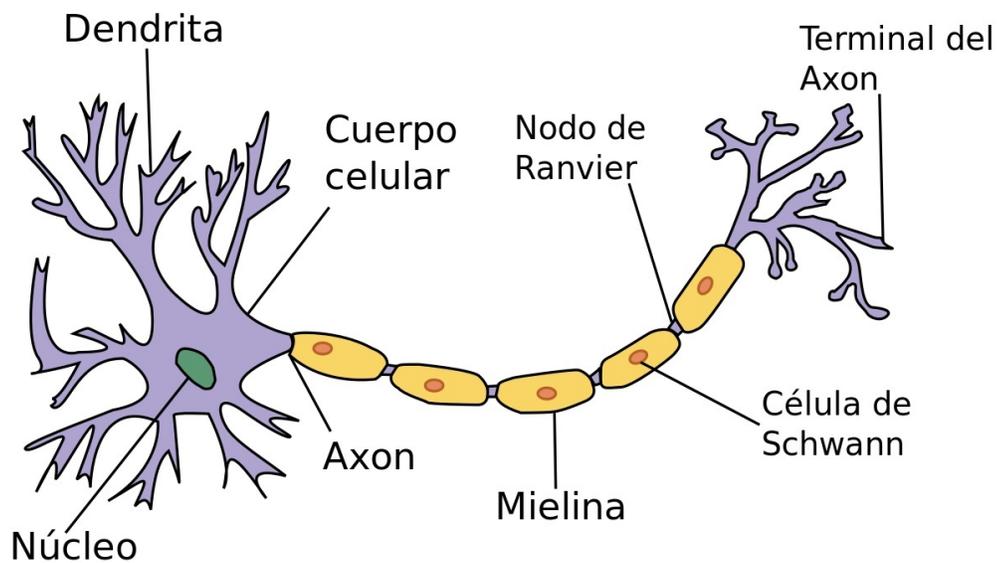
Axón: es la prolongación más larga y estrecha, que surge del cuerpo celular. Conduce los impulsos, que se alejan del cuerpo celular, hacia otras neuronas; tiene una forma cilíndrica y con diámetro uniforme.

Mielina: es un aislamiento graso, que se encuentra alrededor de los axones y que aumenta su velocidad de conducción nerviosa.

Nódulos de Ranvier: son los puntos de unión entre los segmentos de mielina, dado que esta no recubre al axón con una capa continua.

Botones terminales: son las terminaciones de las ramas de los axones, que liberan sustancias químicas en la sinapsis.

Sinapsis: puntos de contacto entre neuronas adyacentes a través de los que se transmiten las señales químicas.



Componentes internos:

Siguiendo con Pinel (2007, p. 61), los principales componentes internos de la neurona son:

Núcleo: estructura esférica, ubicada en el soma neuronal, que contiene el ADN de la célula.

Mitocondrias: son los centros de liberación y transporte de energía.

Retículo endoplasmático: se refiere al sistema de membranas plegadas en el soma neuronal. Incluye porciones rugosas que contienen ribosomas e intervienen en la síntesis de proteínas; y las porciones lisas, las cuales carecen de ribosomas y participan en las síntesis grasas.

Citoplasma: de acuerdo con Carlson (2006), constituye la mayor parte de la célula. Se caracteriza por ser una sustancia gelatinosa, semilíquida; ocupa el espacio delimitado por la membrana plasmática y abarca estructuras especializadas denominadas orgánulos.

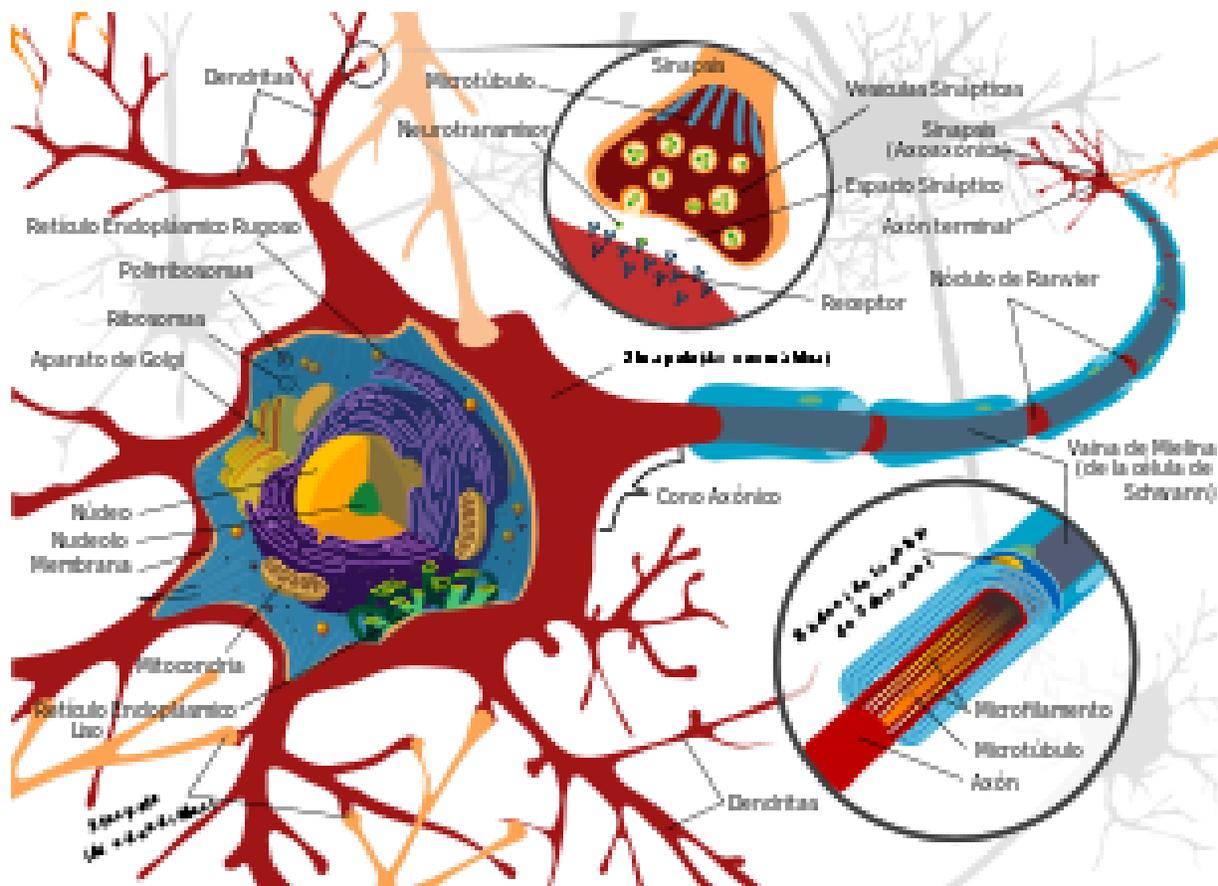
Ribosomas: estructuras celulares internas, en las que se sintetizan las proteínas; se localizan en el retículo endoplasmático.

Aparato de Golgi: constituye un sistema de membranas que empaqueta las moléculas en vesículas.

Microtúbulos: son filamentos, encargados del transporte rápido del material por toda la neurona.

Vesículas sinápticas: paquetes membranosos esféricos que almacenan moléculas de neurotransmisores; listas para ser liberadas. Se localizan cerca de las sinapsis.

Neurotransmisores: moléculas que liberan las neuronas activas e influyen en la actividad de otras células.



Clasificación de los distintos tipos de neuronas

Hay una variedad de neuronas, las cuales se diferencian en su forma y tamaño; estas diferencias tienen implicaciones en la manera en la que procesan y transmiten la información. La “típica neurona” recoge señales procedentes de varias fuentes, integra la información, la transforma, la convierte en señales complejas de output, y las distribuye entre otras células (Rosenzweig, Leiman y Breedlove, 2001).

Las neuronas se pueden clasificar de varias formas:

- De acuerdo con su tamaño: las de Golgi tipo 1 y las de Golgi tipo 2.
- Por el número de ramificaciones de las neuritas: unipolares, bipolares y multipolares.
- Considerando la forma en la que transmiten los impulsos: presináptica o postsináptica.
- Por la función que desempeñan: motoras, sensoriales e interneuronas.
- De acuerdo con la dirección del impulso: aferentes y eferentes.
- Dependiendo del tipo de neurotransmisor que liberan y tipo de sinapsis que realizan: excitatorias o inhibitorias.

Células gliales

Otro tipo de células que existen en el sistema nervioso son las células gliales (o neurogliocitos); superan en número a las neuronas y se producen a lo largo de la vida. Si bien las células gliales no son excitables, no tienen axones y no establecen sinapsis con las terminales axónicas de las neuronas, cumplen con una función auxiliar muy importante para el funcionamiento de las neuronas ya que actúan como sostén, proporcionándoles nutrientes y absorbiendo células muertas y desechos.

Clasificación de los distintos tipos de células gliales

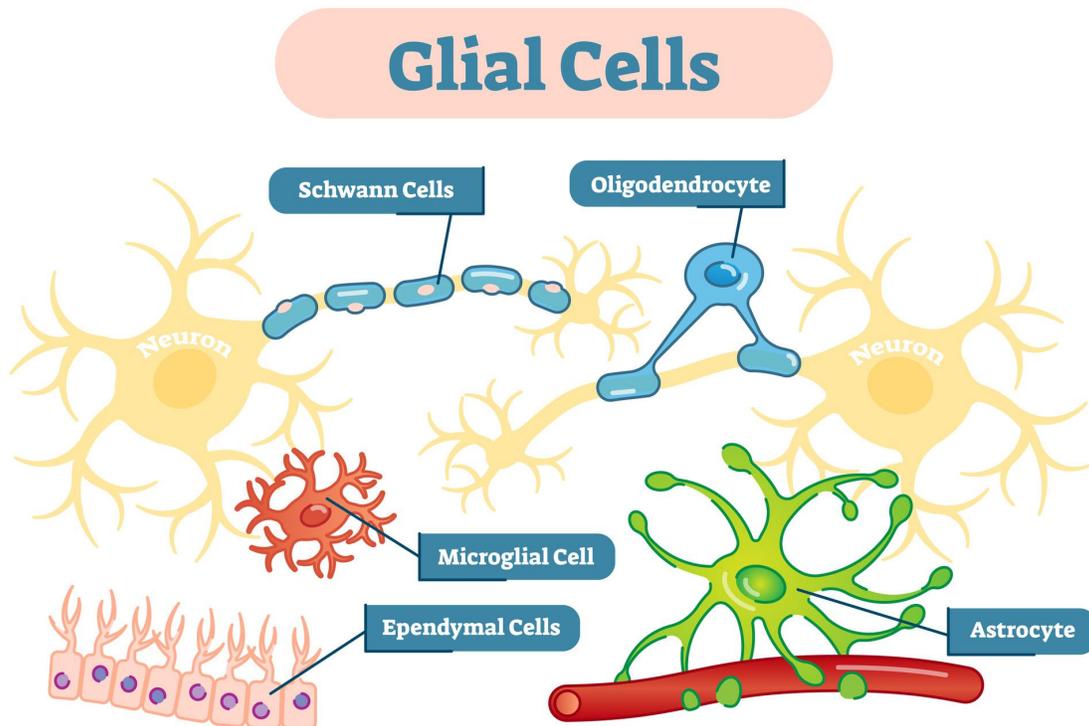
Fields y Stevens-Graham (2002, citados en Pinel, 2007), señalan que hay cuatro tipos de células gliales, las cuales presentan características estructurales, localización y funciones distintas:

Oligodendrocitos: estructuralmente, tienen cuerpos celulares pequeños y escasas prolongaciones; se ubican a lo largo de las fibras nerviosas mielínicas del Sistema Nervioso Central y rodean los cuerpos de las células nerviosas y funcionalmente, se encargan de formar y mantener la vaina de mielina de las fibras nerviosas en el Sistema Nervioso Central (Snell, 2010).

Células de Schwann: se ubican en el Sistema Nervioso Periférico; funcionalmente les dan soporte a los axones y constituyen un segmento de mielina que recubre las fibras nerviosas del Sistema Nervioso Periférico. Facilitan la regeneración de los axones luego de una lesión (Pinel, 2007).

Astrocitos: estructuralmente, tienen forma de estrella con cuerpos celulares pequeños y prolongaciones que se ramifican y extienden en todas direcciones; funcionalmente, proporcionan soporte físico a las neuronas y fibras nerviosas, limpian el encéfalo de desechos, ocupan el lugar de las neuronas muertas para cicatrizar el tejido lesionado, producen y almacenan ciertas sustancias químicas, rodean y aíslan la sinapsis (Snell, 2010).

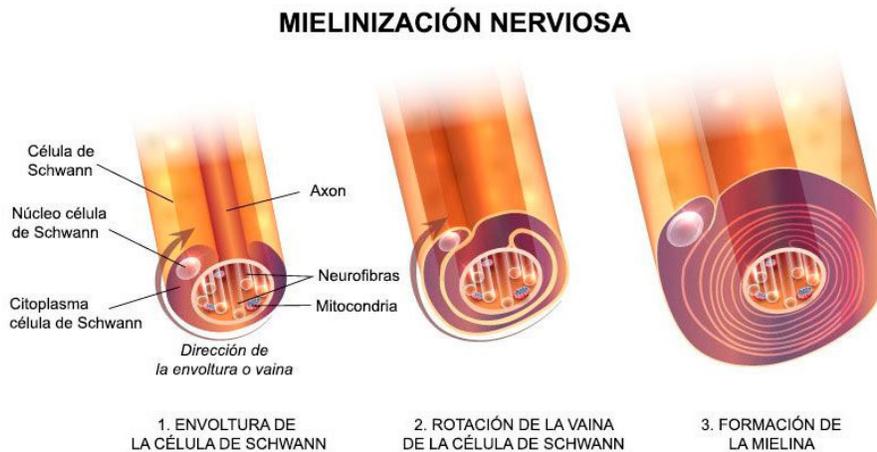
Células microgliales: estructuralmente, son las células gliales más pequeñas, se localizan inactivas en el Sistema Nervioso Central; funcionalmente, tienen la capacidad de emigrar a las zonas dañadas y eliminar residuos celulares, absorbiendo desechos y desencadenando respuestas inflamatorias.



Mielinización

De acuerdo con Snell (2010), en el Sistema Nervioso Central y Periférico se encuentran dos tipos de fibras: 1) fibras mielínicas y, 2) fibras amielínicas. Las primeras, se encuentran rodeadas por una **vaina de mielina**, recubierta por una sustancia grasa que actúa como aislante (mielina) y formada por los oligodendrocitos (en el Sistema Nervioso Central) y las Células de Schwann (en el Sistema Nervioso Periférico). La vaina de mielina no es una capa continua, sino que se encuentra dividida por los nódulos de Ranvier; y las fibras amielínicas, son axones que no contienen vainas de mielina que los recubra.

El proceso por el cual se producen las vainas de mielina se denomina **mielinización**; comienza desde la etapa embrionaria (alrededor de la semana 16). Cabe señalar que, en el Sistema Nervioso Central, cada oligodendrocito puede formar hasta 50 segmentos internodales (de una o varias fibras nerviosas); mientras que en el Sistema Nervioso Periférico hay una sola célula de Schwann para cada segmento internodal de una fibra nerviosa.



Impulso nervioso

El **impulso nervioso** se produce cuando el **potencial de acción** se propaga desde el segmento inicial del axón y a lo largo de este, produciendo otro potencial de acción hasta llegar al final del axón, viajando en una sola dirección.

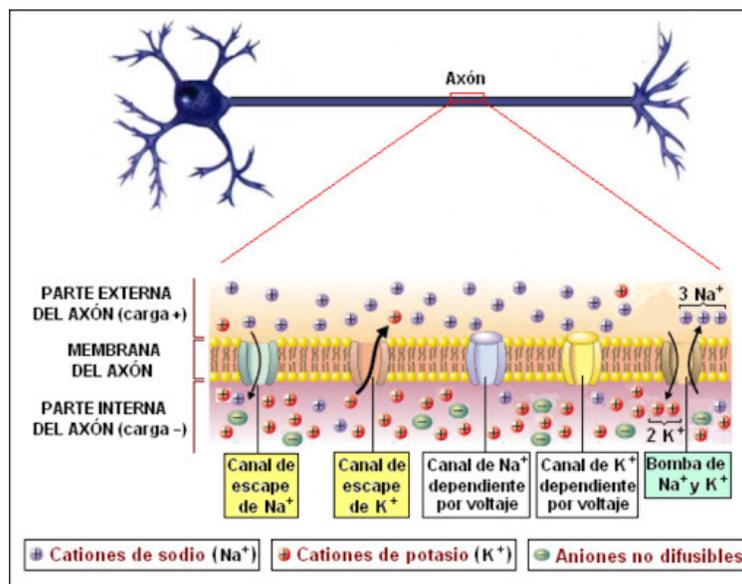
Para comprender lo anterior, es necesario reconocer que, existe una diferencia de carga eléctrica en el interior y exterior de la célula; a esto se le conoce como **potencial de membrana** (Pinel, 2007).

Tanto al interior como al exterior de una neurona se encuentran disueltas distintas sales, separadas en iones positivos: K^+ , Na^+ , e iones negativos: Cl^- y orgánicos (A^-). Los iones orgánicos se ubican únicamente al interior, en el líquido intracelular y no pueden salir de este debido a que la impermeabilidad de la membrana; mientras que los iones K^+ , Na^+ y Cl^- , se encuentran tanto en el líquido intracelular como en el extracelular. Es importante destacar que si bien en el líquido intracelular predominan los iones K^+ y en el líquido extracelular los iones Cl^- y Na^+ , cuando la neurona se encuentra excitada cambiarán las concentraciones de estos iones tanto en el interior como en el exterior (Carlson, 2006).

Cuando la neurona está en reposo, se registra un **potencial de reposo** constante de alrededor de $-70mV$ (mili voltios) debido a que, al interior de la neurona, existe una mayor cantidad de iones negativos que positivos, comparados con los del exterior de esta.

Cuando la neurona es estimulada, se genera un cambio en la permeabilidad de la membrana, permitiendo el paso de iones positivos, lo que va a provocar un **potencial de acción** de alrededor de $+40mV$, es decir, una despolarización súbita y por consiguiente una alteración en la carga (de negativa a positiva). Este potencial dura aproximadamente 5 milisegundos; sin embargo, permite que el aumento en la permeabilidad de la membrana a los iones Na^+ finalice rápidamente, y se incrementa la permeabilidad a los iones K^+ , los cuales, al fluir nuevamente desde el citoplasma celular devuelvan a la célula al estado de reposo (Snell, 2010).

Finalmente, no hay que olvidar que este proceso ocurre en un pequeño segmento de la membrana y se conduce a lo largo del axón; sobre el segmento de membrana adyacente alejándose del sitio de comienzo, hasta llegar a la terminación del axón generando así el **impulso nervioso**.



Sinapsis

De acuerdo con Pinel (2007), “la mayor parte de la comunicación entre neuronas se lleva a cabo a través de la **sinapsis**” (p.94); entendida como el punto de contacto donde una neurona se comunica con otra.

Es importante señalar que, la neurona que transmite la señal se denomina **presináptica**, mientras que la que recibe la información **postsináptica**.

Las sinapsis se pueden clasificar ya sea por la **estructura en la que se produce el contacto**, o por el **mecanismo que se utiliza para transmitir la información**.

Si consideramos la **estructura en la que se produce el contacto**, los tipos de sinapsis que se originan pueden ser: 1) **axodendríticas** (entre el axón de la neurona presináptica y la dendrita de la neurona postsináptica); 2) **axosomáticas** (entre el axón de la neurona presináptica y el cuerpo de la neurona postsináptica) y; 3) **axo-axónicas** (el axón de la célula presináptica establece contacto sobre el segmento inicial del axón de la célula postsináptica) (Snell, 2010).

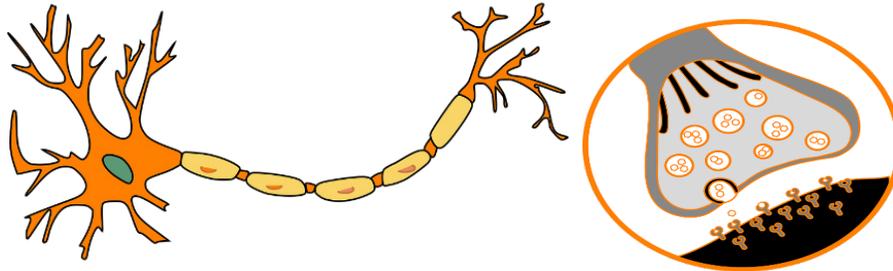
Por otro lado, dependiendo del **mecanismo que se utiliza para la transmisión de la información**, los tipos de sinapsis se clasifican en: a) **químicas** y b) **eléctricas**.

En la **sinapsis química** la célula presináptica produce **neurotransmisores** los cuales, al acumularse, despolarizan la zona por la llegada de un potencial de acción. Los neurotransmisores pasan a través del espacio sináptico y se fijan a una molécula de proteína denominada **receptor**. Es importante señalar que las sinapsis químicas son llevadas a cabo en una sola dirección y son las más numerosas.

Los principales pasos en la sinapsis química son:

1. Movilización de las vesículas sinápticas
2. Llegada del potencial de acción a la membrana presináptica
3. Cambio de permeabilidad de la membrana postsináptica formando un **potencial postsináptico excitador (PPSE)** o **potencial postsináptico inhibitorio (PPSI)**
4. Fusión de las vesículas con la membrana presináptica
5. Difusión del neurotransmisor por la hendidura sináptica
6. Llegada del neurotransmisor a un receptor en la membrana postsináptica
7. Degradación del neurotransmisor.

Siguiendo con Snell (2010), en las **sinapsis eléctricas**, las neuronas se comunican transmitiendo información y estímulos eléctricos y constituyen una vía de comunicación rápida para asegurar que las células desarrollen una función coordinada e idéntica. A diferencia de las sinapsis químicas, las sinapsis eléctricas son bidireccionales.



Médula Espinal

La Médula Espinal es un órgano blando que se alberga dentro de la cavidad espinal; tiene forma cilíndrica, con una longitud aproximada de entre 42 y 45 cm y un diámetro de alrededor de 2 cm. Se encuentra resguardada por la columna vertebral y se despliega desde el agujero occipital, denominado *foramen magnum*, hasta la primera vértebra lumbar (Estevan, 2011) y, de acuerdo con Snell (2010), "el líquido cefalorraquídeo que la cubre dentro del espacio subaracnoideo le proporciona una protección adicional" (p. 4).

Siguiendo con Snell (2010), se encuentra rodeada por tres meninges: a) duramadre, b) aracnoides y c) piamadre.

La médula espinal se encuentra dividida en cuatro regiones: 1) cervical, 2) torácica, 3) lumbar y, 4) sacra; cuyos nombres se deben a las vértebras correspondientes (Silverthorn, 2009).

Al realizar un corte transversal a la médula espinal, se pueden observar dos zonas: 1) una formada por sustancia gris, la cual se encuentra en la parte interior y está compuesta principalmente por cuerpos celulares e interneuronas amielínicas y, 2) una zona formada por sustancia blanca, la cual rodea a la sustancia gris, compuesta principalmente por axones mielínicos (Pinel, 2007).

De acuerdo con Gerrig y Zimbardo (2005), “los nervios espinales se ramifican de la médula espinal entre cada dos vértebras de la columna y se conectan con los receptores sensoriales de todo el cuerpo y con los músculos y glándulas” (p. 66). Según Pinel (2007), dichos pares de nervios, se encuentran unidos a cada lado de la médula espinal, en 31 niveles distintos, y sus axones se unen a la médula espinal, la cual tiene una estructura segmentada, proyectando en cada segmento las raíces dorsales y ventrales. En ese sentido, a través de la raíz dorsal, ingresa la información de los receptores sensoriales del tronco y extremidades; mientras que, a través de la raíz ventral sale información hacia los órganos efectores (Portellano, 2005).

Siguiendo con Pinel (2007),

los axones que componen la raíz dorsal proceden de neuronas sensitivas unipolares aferentes; cuyos cuerpos celulares se agrupan fuera de la médula formando los ganglios de la raíz dorsal; por otro lado, los axones que forman la raíz ventral provienen de neuronas motoras eferentes, cuyos cuerpos celulares se ubican en las astas ventrales (p.68).

Funciones

La Médula Espinal es el centro de procesamiento y relevo de la información proveniente de la periferia y órganos superiores del Sistema Nervioso Central; esto es, se encarga de recibir y procesar la información sensorial de la piel, músculos, articulaciones y extremidades del tronco, así como la que procede de órganos internos (Gerrig y Zimbardo, 2005).

Siguiendo con Gerrig y Zimbardo (2005), coordina la actividad de ambos lados del cuerpo, controla los movimientos de las extremidades y del tronco y se encarga de acciones reflejas rápidas (p.66).

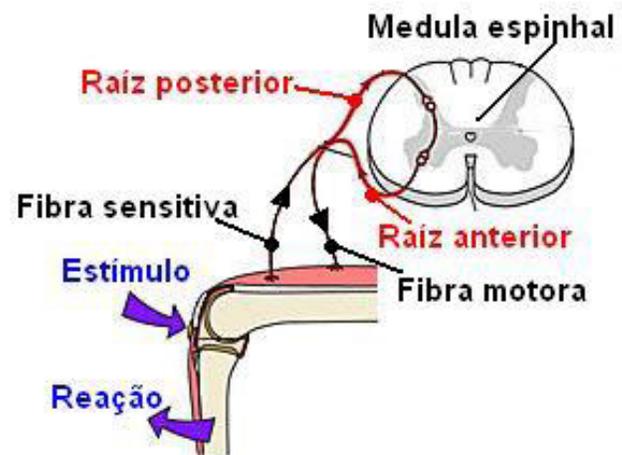
La información sensorial llega a la médula por medio de las neuronas sensitivas, cuyo soma se encuentra en los ganglios raquídeos, e ingresan a través de las raíces posteriores; donde es procesada para generar los actos reflejos y enviada de forma ascendente hacia estructuras superiores del Sistema Nervioso Central. En ese sentido, la médula espinal es el centro integrador de distintos actos reflejos; los cuales constituyen las respuestas que se producen ante un estímulo y protegen al organismo frente a estímulos dañinos ocasionando una rápida retirada de esa parte del cuerpo, por ejemplo, ante el dolor (Estevan, 2011).

Siguiendo con Estevan (2011, p.92), el acto reflejo se encuentra constituido por:

- Receptor: capta el estímulo y lo transduce en una señal nerviosa.

- Vía aferente: conduce la información nerviosa hasta el centro integrador; por ejemplo, los nervios raquídeos donde la información es conducida por neuronas sensitivas.
- Centro integrador (el cual puede ser la médula espinal u otro órgano): donde se elabora la respuesta,
- Vía eferente: conduce la información nerviosa hacia el órgano efector; por ejemplo, los nervios raquídeos, pero en este caso a través de neuronas motoras.

Como se señaló al inicio, la médula espinal es un órgano blando por lo que es imprescindible que se encuentre resguardada por la columna vertebral. De lesionarse algún segmento medular, se debe considerar tanto la gravedad como el sitio de la lesión ya que son determinantes que establecerán cuál o cuáles funciones se verían afectadas y por consiguiente, la consideración de la afección; por ejemplo, daños más altos ocasionarán parálisis más extendidas.



Tronco del Encéfalo

El Tronco del encéfalo; también conocido como Tallo Cerebral se localiza en la fosa posterior del hueso occipital (tomando como referencia al cráneo) (Escobar y Pimentá, 2003). En la parte inferior, se encuentra limitado por la médula espinal; en la parte superior por el diencéfalo y en la parte posterior por el cuarto ventrículo (Ruiz, 2005).

“Contiene estructuras que, en su conjunto, regulan el estado interno del cuerpo” (Gerrig y Zimbardo, 2005, p.68) e incorpora una vasta cantidad de circuitos neuronales que permiten, entre otras funciones, controlar y mantener procesos vitales, tales como: respiración, función cardíaca y homeostasis; así mismo se encuentra relacionado con la función gastrointestinal, movimientos oculares, regulación motora y actuar como sostén del cuerpo contra la gravedad. Se encuentra conectado al cerebro y al cerebelo mediante los pedúnculos cerebrales y cerebelosos respectivamente (Ruiz, 2011). Contiene los núcleos grises, a partir de los que se originan los nervios craneales (Ruiz, 2011).

De acuerdo con Escobar y Pimienta (2003), “constituye un extenso sistema de fibras ascendentes y descendentes; estableciendo un puente entre el cerebelo y demás estructuras del Sistema Nervioso Central” (p.189); dando paso a fibras corticales que terminan en diferentes niveles medulares (tal es el caso de las vías corticoespi-nales).

Siguiendo con Escobar y Pimienta (2003),

por el Tallo Cerebral ingresan nervios que alcanzan núcleos sensitivos que releven la información a centros encefálicos más altos (como el Tálamo); así como sensaciones propioceptivas, de vibración y tacto discriminativo originadas en el cuerpo y conducidas por la médula espinal. Así mismo, contiene la formación reticular, la cual participa en procesos de control de las actividades cíclicas como sueño y vigilia (p.189).

Rains (2004), señala que incluye además tractos ascendentes (sensoriales) y descendentes (motores) de sustancia blanca que lo recorren.

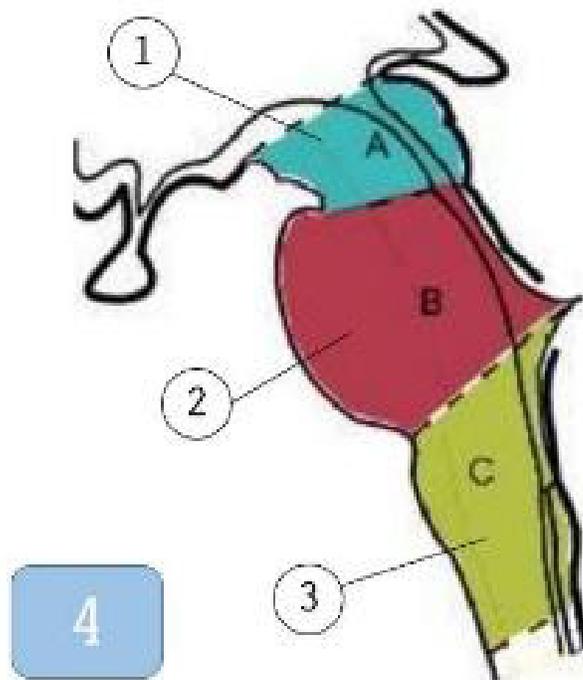
El Tallo Cerebral, se encuentra conformado por:

- **Mesencéfalo.** Es una estructura de gran importancia para los movimientos oculares y el control de la postura no consciente. Conecta al puente de Varolio y cerebelo con el tálamo y los hemisferios cerebrales. Se orienta hacia arriba y adelante y contiene el acueducto de Silvio que conecta el tercer y cuarto ventrículo (Ruíz, 2011). Consta de dos partes: 1) tectum, el cual es la zona dorsal del mesencéfalo e incluye dos pares de protuberancias denominadas tubérculos cuadrigéminos. El tubérculo cuadrigémimo inferior tiene una función auditiva mientras que el tubérculo cuadrigémimo superior tiene una función visual y; 2) tegmentum, el cual aparte de la formación reticular y fascículos que lo atraviesan, contiene la sustancia gris periacueductal (interviene como mediador del dolor), la sustancia negra y el núcleo rojo (ambos componentes importantes del sistema sensitivo-motor) (Pinel, 2007).

- **Protuberancia o puente de Varolio.** Se ubica arriba del bulbo raquídeo; tiene una longitud aproximada de 2.5cm; se encuentra involucrado en la función motora y provee estimulación a otras partes del tallo cerebral y cerebelo. Se encuentra conformado por núcleos y tractos, los cuales se extienden más allá de sus límites; terminan algunas fibras corticales y lo atraviesan ciertas vías aferentes, como la somática, fibras del nervio ocular y vías eferentes generales. De esta porción surgen los pares craneales: III, IV, V y VI (Escobar y Pimienta, 2003).

• Bulbo raquídeo o médula oblonga. Es una estructura de forma cónica que mide alrededor de 3cm de longitud y 3.8 cm de ancho; engloba varios núcleos y centros motores de los nervios craneales que controlan los aparatos cardiovascular y respiratorio y se continúa en la parte superior, con la protuberancia anular y con la médula espinal en la parte inferior (Ruiz, 2011). Su sustancia blanca incluye los tractos somatosensitivos ascendentes, que conducen información sensitiva al cerebro y los tractos corticoespinales descendentes que transmiten información desde el cerebro hasta la médula espinal (Silverthorn, 2009). De acuerdo con Escobar y Pimienta (2003), da paso a numerosas vías ascendentes de origen espinal y descendentes que se proyectan desde estructuras superiores, incluyendo la corteza cerebral, núcleos mesencefálicos y pontinos y el cerebelo (p.221). En la superficie anterior se ubica la fisura media anterior; a cuyos lados se encuentra un engrosamiento, denominado pirámide (compuesta por haces de fibras nerviosas).

Siguiendo con Escobar y Pimienta (2003), en la cara anterior del bulbo se encuentran las pirámides y las olivas. En el extremo inferior del bulbo, una gran parte de las fibras piramidales de un lado se cruzan como tracto corticoespinal lateral o cruzado. Las olivas inferiores se ubican en el tercio superior del bulbo. Entre las olivas y las pirámides se ubica el origen del par craneal XII y, lateral a las olivas en sentido descendente se encuentran los pares craneales IX, X y XI (p.191).



1. Mesencéfalo
2. Protuberancia anular o puente de Varolio
3. Bulbo raquídeo o médula oblonga



Cerebelo

El cerebelo se ubica en la fosa posterior del cráneo, debajo de la tienda del cerebelo y detrás del tallo cerebral. Se encuentra unido a éste por tres pares de pedúnculos: 1) pedúnculo cerebeloso superior; el cual lo une al mesencéfalo, 2) pedúnculo cerebeloso medio; que lo conecta con la protuberancia anular y, 3) pedúnculo cerebeloso inferior; que lo conecta con la médula oblongada. Dichos pedúnculos se encuentran constituidos por axones que van hacia (o vienen desde) el cerebelo y permiten su comunicación con el resto del neuro eje (Escobar y Pimienta, 2003).

Está compuesto por una capa externa de sustancia gris denominada corteza cerebelosa, una capa interna de sustancia blanca formada por los axones que salen y entran de la corteza y tres pares de núcleos cerebelosos profundos en la sustancia blanca. La corteza del cerebelo está formada por tres capas y cinco tipos de neuronas: estrelladas, en cesta, de Golgi, granulares y de Purkinje (Ruiz, 2011, p.102).

Dentro de las principales funciones del cerebelo, Gerrig y Zimbardo (2005) señalan: coordinación de movimientos corporales, control de la postura y conservación del equilibrio (p.70). Por su parte, Ruiz (2011) señala que el "cerebelo es imprescindible para coordinar el movimiento iniciado por otras partes del cerebro, ya que ajusta los impulsos de salida de los sistemas piramidal y extrapiramidal" (p.103). Martínez (2003) agrega que, "la función del cerebelo es mantener el tono muscular durante el movimiento y determinar la precisión, suavidad y coordinación de los movimientos voluntarios y automáticos por medio de mecanismos de control" (p.281).

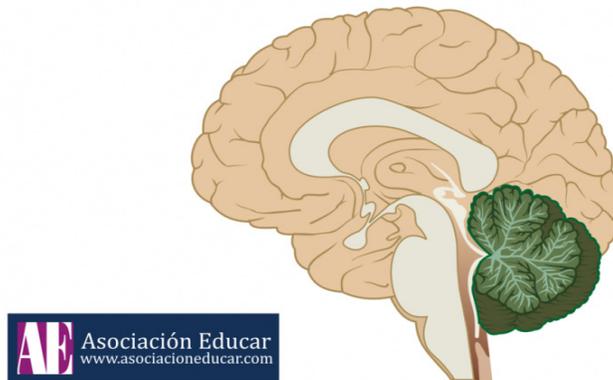
Morfológicamente, el cerebelo se divide por dos cisuras: 1) posteolateral; que lo separa del lóbulo floculonodular y, 2) primaria; la cual tiene forma de "V" y divide al cuerpo del cerebelo en un lóbulo anterior y un lóbulo posterior (Escobar y Pimienta, 2003, p.272).

Estructuralmente, el cerebelo se encuentra compuesto por una combinación de estructuras filogenéticas (García, Méndez y Sánchez, s.f.):

a) Arquicelebelo: constituido por zonas anteriores del vermis superior o lín-gula y el flóculonodular. Recibe aferencias vestibulares provenientes de los conductos semicirculares, las máculas, además de la corteza visual. Las eferencias se conectan directamente con los núcleos vestibulares. Como principal función se tiene la de regular y controlar el equilibrio y los movimientos de los globos oculares.

b) Paleocerebelo: formado por el lóbulo anterior (con excepción de la língula) y el vermis inferior (excepto el nódulo). Recibe aferencias somatosensoriales; sus eferencias se dan a través de los núcleos globoso y emboliforme. Regula la actividad de los sistemas motores que controlan los movimientos de las extremidades y el tronco y que se originan en la corteza y el tallo cerebral.

c) Neocerebelo: Está constituido principalmente por la corteza de los hemisferios cerebelosos. Recibe aferencias corticales a través del puente; sus eferencias se dan a través del núcleo dentado. Está relacionado con la coordinación motora.



Tálamo

El tálamo es una estructura que forma parte del diencefalo. Se ubica “entre el agujero interventricular y la comisura posterior, y se extiende desde el tercer ventrículo hasta el límite medial del brazo posterior de la cápsula interna” (Carpenter, 1994, p.61). Constituye la porción superior del tronco del encéfalo y está compuesta por dos lóbulos; cada uno de los cuales se sitúa a uno de los lados del tercer ventrículo (Pinel, 2007). En la “cara superior del tálamo, se encuentra una delgada capa, denominada stratum zonale, la cual está formada por axones mielinizados” (Carpenter, 1994, p. 61); mientras que en el interior se encuentra la “lámina medular interna, que separa al tálamo en tres regiones: anterior, medial y lateral; en las cuales se ubican los núcleos grises” (Ruiz, 2011, p.100).

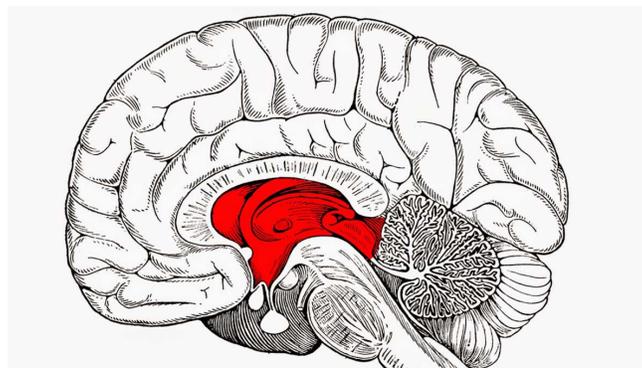
Pinel (2007) señala que el tálamo contiene muchos pares de núcleos, cuya mayoría se proyectan hacia la corteza y son de relevo sensorial; tal es el caso de: los núcleos geniculados laterales, los núcleos geniculados mediales y los núcleos ventrales posteriores; los cuales actúan como centros de relevo de los sistemas visual, auditivo y somatosensitivo, respectivamente.

Al respecto Ruiz (2011), especifica que, en la zona anterior del tálamo, se encuentra el núcleo anterior, el cual forma parte del sistema límbico; y participa en el procesamiento de las emociones y en mecanismos de memoria reciente. Por otro lado, en la zona medial, se encuentra el núcleo dorsomediano, el cual posee conexiones con la corteza prefrontal e hipotálamo y participa en la integración de aferencias viscerales, olfativas, somáticas y mecanismos que permiten percepciones subjetivas y emotivas. Finalmente, la zona lateral, contiene varios núcleos de los cuales algunos participan en el procesamiento de la información motora, reciben aferencias del cuerpo estriado y del cerebelo, proyectando hacia la corteza premotora y motora primaria; mientras que otros juegan un papel importante en el procesamiento de la información exteroceptiva y propioceptiva que proviene de la médula.

De acuerdo con Seelbach (2012), el tálamo es un “centro de integración de señales sensoriales y motoras, que convergen en esa zona y parten hacia el resto del cuerpo. Tiene una relación estrecha con la regulación de la conducta emocional” (p.32).

Dentro de las principales funciones del tálamo señaladas por Carpenter (1994, p. 62), se encuentran:

- a) La distribución de la mayor parte de los impulsos aferentes hacia la corteza cerebral.
- b) El control de la actividad electro-cortical de la corteza cerebral.
- c) La integración de las funciones motoras, mediante el suministro de los relevos a través de los cuales, los impulsos provenientes del cuerpo estriado y del cerebelo acceden a regiones motoras de la corteza cerebral.
- d) Selección de impulsos aferentes, modulación de impulsos eferentes, transmisión de impulsos de gran precisión, sincronización y desincronización de actividades corticales, procesamiento paralelo de señales sensoriales e integración de impulsos aferentes que modifican la mayoría de las actividades.
- e) Mantenimiento y regulación de los estados de alerta, conciencia y atención.



Estructura Subcortical

Se acuerdo con Pinel (2009), si bien gran "parte de la región subcortical del telencéfalo se encuentra ocupada por axones que proyectan a y desde la neocorteza, existen varios grupos nucleares subcorticales, los cuales se consideran parte del sistema límbico o bien de los ganglios basales" (p.75).

Sistema límbico

El sistema límbico es un circuito de estructuras, que envuelven al tálamo. "Comienzan en el área septal y se extiende por una zona paramediana a través de la región preóptica y el hipotálamo hasta el mesencéfalo rostral" (Carpenter, 1994, p.366). Participa en la motivación, la cual de acuerdo con Cardinali, (2005, citado en Vales, 2011), está relacionada con la "motivación hacia la acción, el aprendizaje y la memoria" (p.137), en la regulación de las emociones, comportamiento sexual, percepción de olores (Pinel, 2006); así mismo, se le vincula con "comportamientos innatos trascendentales para la supervivencia de la especie, tales como reacciones de defensa, ataque y escape" (Escobar, Pimienta y Hernández, 2003, p.151).

Para Saavedra et al. (2015), el sistema límbico consta de varias estructuras subcorticales, dentro de las que se señalan:

a) La amígdala. Es un núcleo con forma de almendra, se ubica en el polo anterior del lóbulo temporal; por delante y por encima de la punta del asta inferior del ventrículo lateral. Juega un papel importante en el aprendizaje de las conductas emocionales, así como el control y regulación de las mismas. "Recibe proyecciones corticales de todas las áreas de asociación sensorial" (Sánchez-Navarro y Román, 2004, p.224) y "aferecias talámicas" (Le Doux, 1987, citado en Sánchez-Navarro y Román, 2004, p.224). Dado que las emociones influyen sobre la memoria, se considera que la amígdala está involucrada en ésta, sobre todo cuando tiene un contenido emocional; es por ello que, el recuerdo de las consecuencias placenteras, las experiencias y acciones son olvidados cuando se presenta una lesión en la amígdala (Saavedra et al., 2015).

b) Los cuerpos mamilares. Son dos núcleos esféricos pequeños; se localizan lado a lado, detrás del tuber cinereum, en la cara inferior del hipotálamo, detrás de la hipófisis (Pinel, 2006). Tienen un centro de sustancia gris recubierto por una cápsula de fibras nerviosas mielínicas (Snell, 2010). Intervienen en la captación de impulsos nerviosos procedentes de la amígdala e hipocampo, y del "envío a través del tracto mamilotálamico de estos impulsos hacia el tálamo" (Saavedra et al., 2015, p.32).

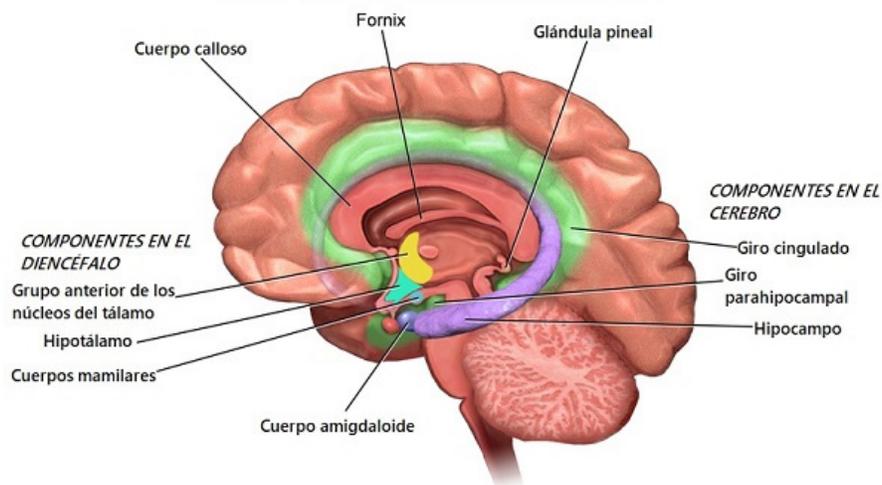
c) El hipotálamo. Tiene una longitud rostrocaudal de alrededor de 10 mm; se ubica por debajo del tálamo y se encuentra conformado por el quiasma óptico, el infundíbulo y los tubérculos mamilares. De acuerdo con Pinel (2006), está asociado con el control de varias conductas de motivación y regula la liberación de hormonas de la hipófisis; por su parte, Carpenter (1994) señala que “se relaciona con la actividad visceral, endócrina y metabólica; así como con la regulación de la temperatura, el sueño y la conducta emocional” (p.63). El hipotálamo se divide en grupos nucleares medial y lateral por fibras del trígono cerebral.

d) Septum. Se ubica en la pared medial del cuerno anterior y cuerpo del ventrículo lateral; es un núcleo de la línea media, ubicado en el polo anterior de la corteza cingulada. “Varios fascículos de fibras conectan el septum y los cuerpos mamilares con la amígdala y el hipocampo, completando de esta manera el anillo límbico” (Pinel, 2006, p.76).

e) Fornix. Se trata de una comisura de menor tamaño, la cual conecta al hipocampo con los cuerpos mamilares en el hipotálamo posterior (Snell, 2010). Contiene fibras aferentes y eferentes del hipocampo; así como fibras comisurales que unen al fórnix opuesto y alcanzan el hipocampo contralateral.

f) Corteza cingulada. “Comprende un extenso sector de la corteza cerebral que rodea al cuerpo calloso. Las conexiones aferentes proceden de la corteza cerebral, el diencefalo, la formación hipocampal y los núcleos subcorticales de la base del encéfalo. Da lugar a fibras corticoestriadas que terminan en el estriado ventral, fibras corticopónticas que cursan por la cápsula interna y fibras corticoespinales” (Escobar, pimienta y Hernández, 2013, p.157-158).

El Sistema Límbico



Ganglios basales

Los ganglios basales son un grupo de núcleos interconectados que participan en las respuestas motoras voluntarias (Pinel, 2006); se aplica a un grupo de masas de sustancia gris, ubicadas dentro de cada hemisferio cerebral y se encuentran conformados por el cuerpo estriado; el cual se ubica por fuera del tálamo (Snell, 2010). “Debido a su relación funcional con el cuerpo estriado, el núcleo subtalámico y la sustancia negra también se consideran componentes de los ganglios basales” (Rains, 2004, p.61).

De acuerdo con Hernández (s.f.), actualmente las estructuras que conforman al cuerpo estriado son:

- a) El Núcleo lenticular; es una masa de sustancia gris; se relaciona medialmente con la cápsula interna, la cual lo separa del núcleo caudado y el tálamo. Se encuentra constituido por el globo pálido y putamen.

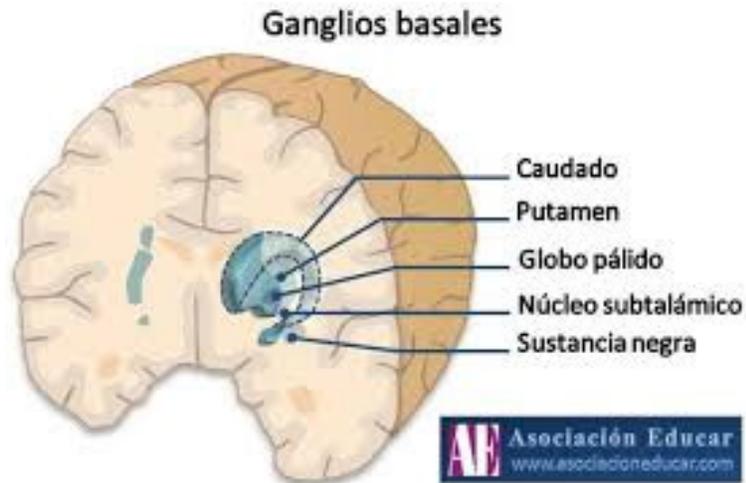
El putamen es un núcleo lentiforme, su superficie lateral es próxima a la cápsula externa, el claustró y la ínsula. “Se desliza por debajo de la comisura blanca anterior y se aproxima a la sustancia perforada anterior” (Escobar y Pimienta, 2003, p.122). Recibe las aferencias provenientes de las cortezas somatosensoriales primarias y secundarias, de las cortezas secundarias visuales y auditivas y de las áreas premotoras y motora. Procesa información sobre el contexto sensitivo en el cual se realiza el movimiento voluntario (Ojeda-Sahagún e Icardo de la Escalera, 2004; citados en Hernández, s.f.).

El globo pálido “es el más pequeño de los núcleos basales; tiene forma semipiramidal. La base más ancha se relaciona lateralmente con el putamen a través de la lámina medular externa” (Escobar y Pimienta, 2003, p.122). “En un plano medial respecto al putamen, se ubica entre el putamen y el tálamo” (Pinel, 2006, p.76). el globo pálido debe su color a la presencia de una elevada concentración de fibras nerviosas mielínicas (Snell, 2010).

- b) El Núcleo caudado. Es una gran masa de sustancia gris con forma de “C”; se encuentra relacionada con el ventrículo lateral y se ubica por fuera del tálamo. Su superficie lateral se relaciona con la cápsula interna; misma que lo separa del núcleo lenticular (Snell, 2010).

Autores como Escobar y Pimienta (2003) y Snell (2010) señalan que para su estudio se distinguen tres sectores: 1) cabeza; voluminosa y se extiende desde el polo frontal del ventrículo lateral hasta el foramen interventricular, 2) cuerpo; delgado y ocupa el piso de la porción central del ventrículo lateral, ubicándose lateral a la superficie dorsal del tálamo y separado por la estría terminal y, 3) cola; la cual se adelgaza gradualmente y se continúa por el techo del asta temporal del ventrículo hasta que su extremo caudal se fusiona con la amígdala.

La Amígdala, revisada anteriormente.



Referencias

Bayona, F. (2012). Desarrollo embrionario del sistema nervioso central y órganos de los sentidos: revisión. *Universitas Odontológica*, 31(66). Pp. 125-132 Recuperado de: <https://www.redalyc.org/pdf/2312/231224425013.pdf>

Carpenter, M. (1994). Capítulo 2. Anatomía macroscópica del encéfalo. En M. Carpenter. *Neuroanatomía. Fundamentos*. 4a edición. Editorial Médica Panamericana S.A. Madrid, España. Pp. 36-67

Carlson, N. (2006). *Fisiología de la Conducta*. 8ª Ed. Madrid: Pearson

Escobar, M. y Pimienta, H. (2003). Capítulo 16. Estructura externa del tallo cerebral. En B. Escobar y J. Pimienta. *Sistema Nervioso*. Programa Editorial. Universidad del Valle. Colombia. Pp. 189-196

Estevan, I. (2011). Capítulo 10. Médula espinal y tronco encefálico. En M. Leira (Coord.). *Manual de bases biológicas del comportamiento humano*. Universidad de la República. Departamento de Publicaciones, Unidad de Comunicación de la Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.

Gerrig, R. y Zimbardo, P. (2005). Capítulo 3. Bases biológicas y evolutivas del comportamiento. En R. Gerrig y P. Zimbardo. *Psicología y Vida*. 17a edición. Pearson Educación. México. Pp. 54-91

Martínez, M. (2011). Comentario clínico. En B. Escobar y J. Pimienta. Sistema Nervioso. Programa Editorial. Universidad del Valle. Colombia. Pp. 281-282

Moore, K., Persaud, T. y Torchia, M. (2013). Embriología Clínica. 9a edición. Elsevier. España.

Portellano, J. (2005). Introducción a la neuropsicología. España: Mc-Graw Hill.

Pinel, J. (2007). Biopsicología. 6a edición. Pearson Educación.

Rains, D. (2004). Principios de Neuropsicología humana. Mc Graw Hill. México.

Rosenzweig, M., Leiman, A. y Breedlove, S. (2001). Psicología Biológica: Una introducción a la Neurociencia Conductual, Cognitiva y Clínica. España: Ariel Neurociencia.

Ruiz, P. (2011). Tronco encefálico. En M. Leira (Coord.). Manual de bases biológicas del comportamiento humano. Universidad de la República. Departamento de Publicaciones, Unidad de Comunicación de la Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.

Silverthorn, D. (2009). Capítulo 9. El Sistema Nervioso Central. En D. Silverthorn. Fisiología Humana: un enfoque integrado. 4a edición. Buenos Aires: Médica Panamericana. Pp. 291-326

Saavedra, J., Díaz, W., Zúñiga, L., Navia, C. y Zamora, T. (2015). Correlación funcional del sistema límbico con la emoción, el aprendizaje y la memoria. Morfolia, 7(2), Pp. 29-44.

Sánchez-Navarro, J. y Román, F. (2004). Amígdala, corteza prefrontal y especialización hemisférica en la experiencia y expresión emocional. Anales de Psicología, 20(2), Pp. 223-240.

Seelbach, G. (2012). Bases biológicas de la conducta. Red Tercer Milenio.

Snell, R. (2010). Neuroanatomía clínica. 7a Ed. Barcelona: Lippincott

Vales, L. (2011). Capítulo 16. Sistema límbico. En M. Leira (Coord.). Manual de bases biológicas del comportamiento humano. Universidad de la República. Departamento de Publicaciones, Unidad de Comunicación de la Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.