

INSTITUTO DE INVESTIGACION "F. OLORIZ"

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS MORFOLOGICAS

UNIVERSIDAD DE GRANADA

APORTACIONES AL ESTUDIO DEL DESARROLLO MORFOESTRUCTURAL
DEL COMPLEJO ESTATOACUSTICO EN EL PERIODO PERINATAL DEL
GALLUS DOMESTICUS

TESIS DOCTORAL
M^a. ISABEL ILLAN RUEDA
MARZO 1988

UNIVERSIDAD DE GRANADA

ACTA DEL GRADO DE DOCTOR EN MEDICINA

Curso de 19 87 a 19 88

Folio 29

Número 48

Reunido en el día de la fecha el Tribunal nombrado para el Grado de Doctor de D.^{ña} M^{te} ISABEL ILLAN RUEDA, el aspirante leyó un discurso sobre el siguiente tema, que libremente había elegido: APORTACIONES AL ESTUDIO DEL DESARROLLO MORFOESTRUCTURAL DEL COMPLEJO ESTATOACUSTICO EN EL PERIODO PERINATAL DEL GALLUS DOMESTICUS.

Terminada la lectura y contestadas la objeciones formuladas por los Jueces del Tribunal, este calificó de APTO "CUM LAUDE"

Granada 24 de Junio de 19 88

EL PRESIDENTE,

El Secretario del Tribunal,

M^{te} TERESA PASCUAL MORENILLA.

Fdo.: INDALECIO SANCHEZ-MONTESINOS GARCIA

EL VOCAL,

EL VOCAL,

EL VOCAL,

RAMON RAMOS CALVO

Fdo.: ENRIQUE MONTERO GARCIA Fdo.: JUAN ARECHAGA MARTINEZ

FIRMA DEL GRADUANDO,



UNIVERSIDAD DE GRANADA
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS
MORFOLOGICAS

—
Teléf. 20 04 62

18012 - GRANADA

D. MIGUEL GUIRAO PEREZ (A01EC000593) Catedrático de Universidad y D. MIGUEL GUIRAO PIÑEYRO (A44EC5802), Profesor Titular de Universidad ambos en activo, del área de CIENCIAS MORFOLOGICAS (Anatomía Humana) de la Universidad de Granada.

C E R T I F I C A N: Que todos los trabajos realizados en la presente Tesis Doctoral, por Dña. M^a. ISABEL ILLAN RUEDA, bajo el título: "APORTACIONES AL ESTUDIO DEL DESARROLLO MORFOESTRUCTURAL DEL COMPLEJO ESTATOACUSTICO EN EL PERIODO PERINATAL DEL GALLUS DOMESTICUS", han sido efectuados bajo nuestra dirección en el Departamento de CIENCIAS MORFOLOGICAS (Anatomía Humana) de la Universidad de Granada, y consideran que puede presentarse para aspirar al Grado de Doctor ante el Tribunal que en su día se designe y tras los requisitos formales adecuados.

Con la debida antelación, se ha puesto en conocimiento del Ilustrísimo Señor Decano, de esta Facultad de Medicina, que dichos trabajos se destinaban para el fin señalado.

Y para que conste, firmamos la presente certificación en Granada a diez de Marzo de mil novecientos ochenta y ocho.

DIRECTORES DE LA TESIS

Fdo. Miguel Guirao Pérez

Fdo. Miguel Guirao Piñeyro

COLABORACIONES.

D. Manuel Jorge Bolaños Carmona Prof. Titular del Depto. de Estadística e I.O. de la Facultad de Medicina de la Universidad de Granada, en el Análisis Estadístico de los resultados de este trabajo.

D. Juan Díaz García, responsable del Servicio de Microscopía Electrónica, Microanálisis y Análisis de Imágenes de los Servicios Técnicos de la Universidad de Granada, por el tratamiento de las muestras en el analizador de imágenes, en los resultados de este trabajo.

- 151 -

- 152 -

A Rafael y

a mi hija Marisa

INDICE

	Página.
I. INTRODUCCION	1
1. Núcleos Cocleares	4
2. Núcleos Vestibulares	31
II. PLANTEAMIENTO DEL TEMA	44
III. MATERIAL Y METODOS	56
1. Laboratorio	57
2. Morfometría Celular.....	63
3. Reconstrucción Tridimensional	68
4. Métodos Estadísticos	74
IV. RESULTADOS	79
1. Análisis Morfológico	80
A) Núcleos Cocleares	94
B) Núcleos Vestibulares	108
2. Láminas fotográficas y análisis de los cortes fotografiados.	123
3. Análisis Estadístico	147
A) Análisis Cuantitativo del nu mero de neuronas	147
B) Análisis Cuantitativo del ta maño de las neuronas	165
V. DISCUSION (comentario a los resultados)..	186
VI. CONCLUSIONES	209
VII. BIBLIOGRAFIA	213

I. INTRODUCCION

El bulbo de la aves, aunque recuerda taxonómica y filogenéticamente al de los reptiles, muestra un mayor grado de desarrollo habiendo sido muy bien estudiado en serios trabajos en el siglo actual comenzando por CAJAL (1908) y siguiendo por BLACK (1922), CRAIGIE (1928, 1930) y KAPPERS (1936), que continuaron los más clásicos trabajos de WALLEMBERG (1898, 1890, 1900, 1902, 1903, 1904). Los mas recientes y excelentes trabajos de ROMANOFF (1960), PEARSON (1972), KUHLEMBECK (1975), nos permiten con los ya citados una detallada aproximación al conocimiento estructural de las aves, difícil de abarcar sin duda ya que representan el más diversificado grupo de los vertebrados amniotas.

La placa alar de las aves, está dominada como en los reptiles, por el desarrollo sustancial de los gru-

pos neuronales relacionados con el VIII par, de gran preponderancia funcional en estos vertebrados por su peculiar conducta auditiva y por el consumado equilibrio de su vuelo.

Efectivamente, las terminaciones de los nervios cocleares y vestibulares se encuentran agrupados en los pájaros sobre la cara posterior del bulbo, en la vecindad del suelo del cuarto ventrículo. Estos núcleos fueron estudiados particularmente en los trabajos clásicos de BRANDIS (1893-94), CAJAL (1894) y WALLEMBERG (1900). Para BRANDIS y WALLEMBERG el nervio coclear se acabaría en dos grupos celulares, una externo que sería el núcleo angular y otro dorsal al que le dan el nombre de núcleo de células gruesas. Existe también otro núcleo, el núcleo laminar de Edinger o de pequeñas células "de quien se ignoran las funciones en reptiles y aves". Digamos antes de terminar que la bibliografía es más rica en datos sobre los núcleos cocleares que sobre los vestibulares por la relación de los primeros con la audición.

1. NUCLEOS COCLEARES

Definitivamente los núcleos cocleares están representados para KUHLEMBECK (1975), por tres agrupamientos llamados núcleo magnocelular (N. Magno-Cellularis), núcleo angular (N. Angularis) y núcleo laminar (N. Laminaris). El primero es el núcleo más antiguo.

En los mamíferos, el complejo nuclear coclear se describe de un modo más sencillo si lo deducimos de la descripción que hace BRODAL (1981). Para él existe un núcleo ventral y otro dorsal siendo el primero dividido en un antero-ventral y en un postero-ventral por las fibras del nervio coclear que, dentro del núcleo se bifurca en ramos ascendentes y descendentes los cuales conservan una cocleotopía señalada por LORENTE DE NO (1933 a), RASMUSEN, GACEK, Mc. CRANE y BAKER (1960) y también por SANDO (1965) por degeneración retrógrada, entre otros. En los

subprimates el núcleo dorsal coclear está estratificado, existiendo una capa molecular superficial y cuatro capas celulares profundas bien distinguibles entre sí (LORENTE DE NO, 1933 b).

La descripción que del complejo coclear del gato hiciera CAJAL (1899), parece conservar toda su vigencia (PADILLA, 1986). Dividido así en un núcleo coclear ventral y otro posterior (tubérculo acústico o ganglio lateral) o núcleo coclear dorsal, el último menos desarrollado que el primero en el hombre, es también caudal en relación a él.

OSSEN (1969), coincide con CAJAL (1908) al subdividir el núcleo coclear ventral del gato en un núcleo anteroventral, otro posteroventral y otro intersticial.

Es muy difícil establecer analogía entre todos estos núcleos de las aves con los de los mamíferos; no se puede indicar fácilmente cuales son las relaciones mútuas de los nervios cocleares con los vestibulares de ambas especies. Es el desplazamiento de todos estos núcleos y también los cambios de forma, lo que hace arduo el trabajo. No es, pues, sorprendente que tengamos mucha duda antes de pronunciarnos sobre las conexiones de estos dos nervios.

Los núcleos angular y de grandes células, corres

ponderían al núcleo coclear dorsal (tubérculo acústico) y al núcleo coclear ventral de los mamíferos; el núcleo laminar podría representar la oliva superior, el núcleo bajo-ventricular, colocado dentro del núcleo magnocelular, representa el núcleo dorsal vestibular de los mamíferos, mientras que el campo acústico situado delante de los nervios cocleares, sería sus núcleos descendentes y el ganglio de Deiters. Ciertamente hay una gran complejidad que puede llegar al confusiónismo.

Los núcleos angular y magnocelular se sitúan en la zona dorsal de la placa alar, y recogen un componente de fibras lagenares, pero, especialmente, las verdaderas fibras cocleares que se dividen a una corta distancia después de entrar en la médula, en una rama medial y otra lateral, terminan una en el núcleo magnocelular y la otra en el núcleo angular.

Dentro del primer núcleo penetran las ramas internas, más largas y gruesas del coclear, ramas que representan las ascendentes de los mamíferos: sus fibras terminan por pequeños bulbos o por ramificaciones nodosas y muy pobres en ramúsculos terminales. Igual que el nervio ventral de los mamíferos, las arborizaciones terminales

distales son las más espesas y las menos ricas en ramúsculos; las proximales forman, a veces, al contrario, auténticos nidos pericelulares. En los pájaros de quince a veinte días éstas fibras terminan en la región interna del núcleo por cálices o copas semejantes a las que se habían descubierto con anterioridad en el cuerpo trapezoides.

El núcleo angular se sitúa a lo largo de la superficie dorsolateral del bulbo. Fibras cocleares que entran en el cerebro al mismo nivel se dirigen dorsalmente y penetran en este núcleo por su lado ventro-medial, separándolo así del núcleo magnocelular del mismo lado. En algunas especies se podría diferenciar en dos núcleos medio medial y medio-lateral.

El núcleo angular probablemente corresponde al tubérculo acústico de los mamíferos y el magnocelular al ventral coclear, como hemos dicho; son sin duda los principales núcleos cocleares, mientras que el núcleo laminar genralmente se considera un centro secundario, aunque puede incluir también terminaciones de las fibras cocleares primarias.

No es posible en el Gallus Domesticus salvo con técnicas muy sofisticadas encontrar las tres zonas que para ambos núcleos cocleares principales (ventral

y dorsal) describe LORENTE DE NO (1933) ni las cinco en que el mismo autor posteriormente divide al núcleo coclear dorsal aunque sí encontramos diferencias celulares que se describen más adelante.

Citológicamente el grupo coclear es muy complejo estratificándolo CAJAL (1908), de fuera a dentro, en capas de células ependimarias, plexiforme granular o de pequeñas células y de grandes células. LORENTE DE NO (1933, 1981) por su parte llega a encontrar hasta trece áreas histológicas de diferentes tamaños a las que atribuye distintas funciones lo que no está del todo conseguido.

El núcleo laminar es de forma alargada y está colocado delante de los anteriores. Una particularidad importante le distingue y es el servir de estación terminal a dos clases de colaterales. Unas tienen dirección posterior durante su trayecto de delante hacia atrás, y termina por arborizaciones espesas en la mitad posterior del núcleo; las otras, tienen una dirección anterior y traen su origen de fibras venidas del rafe; se ramifican como las precedentes pero en la parte anterior. Las fibras que dan nacimiento a sus colaterales pertenecen al contrario, a la vía cruzada que franquea el rafe para unir el núcleo de pequeñas células, como le llamaba Cajal, de un lado, y al mismo núcleo del lado contrario.

La oliva superior se incluye a veces como un centro terciario que corresponde a la placa basal y se dice que recibe proyecciones fundamentales desde el núcleo angular.

Se dice también que hay somatotopía punto a punto entre las regiones cocleares y los núcleos cocleares, lo que se mantiene para los núcleos secundarios y terciarios cosa que refuerza la "proyección" tonotópica central desde la cóclea, antes citada.

Las neuronas cocleares tienen diferentes conexiones centrales, bien por el cuerpo trapezoides, que en el hombre cursa ventralmente al pedúnculo cerebeloso inferior, o por la vía de las estrias acústicas dorsales o intermedias que pasan por encima del pedúnculo y luego tienen diferentes destinos. Primeramente convergen hacia el lemnisco lateral del otro lado y, a su través, al núcleo central del colículo inferior, bien directamente o a través de sinapsis en varios subnúcleos del complejo olivar superior.

Desde el colículo inferior la vía ascendente continúa en su brachium al cuerpo geniculado medial del tálamo y de allí a la corteza. Los núcleos cocleares reciben también fibras coliculares a través del cuerpo trapezoides, concretamente en el núcleo coclear dorsal.

Aunque se distinguen citoarquitectónicamente distintos tipos de neuronas en los núcleos cocleares (BOORD y RASMUSSEN 1962; y BOORD 1968), sin embargo el grado de diferenciación es menos complejo en las aves que en los mamíferos según SHWARTZKOPF (1968). Dentro de la parte medial del núcleo magnocelular hay grandes células ovoidales con un diámetro entre 20 y 25 micras. Las regiones más laterales del núcleo tienen una mezcla de tamaño entre 18 y 24 micras, tratándose de células esféricas menores. La región ventro-lateral se caracteriza por tener más células fusiformes y estrelladas o multipolares estrechamente empaquetadas.

Sus dendritas, poco abundantes, son cortas y robustas. El cuerpo emite un cilindroeje grueso, que se dirige hacia el rafe y produce junto al resto de cilindreejes en el suelo del cuarto ventrículo, detrás del fascículo longitudinal posterior, un voluminoso paquete de fibras con mielina; esto es, en parte, al menos, el equivalente del cuerpo trapezoides o vía acústica central de los mamíferos.

En el núcleo angular, o tubérculo acústico, las células de la región dorso-lateral pueden alcanzar 34 micras; se trata de células gigantes y son mucho mayores que las del área ventral, más pequeñas, que oscilan

entre 8 y 17 micras, aunque algunas células más grandes pueden presentarse, pero de forma aislada. La parte medial del núcleo se compone de parte de esas mismas células pero también de otras comparables a las de la región ventro-lateral del núcleo magnocelular, es decir, fusiformes y estrelladas densamente empaquetadas y que también presentan tamaños similares. Las células piramidales referidas por LORENTE DE NO (1981) no han sido demostradas en las aves.

En el estrecho puente donde la parte ventrolateral del núcleo magnocelular y la parte ventral del angular se unen, se encuentran células que se parecen a las propias de cada uno de estos núcleos.

El núcleo laminar podría también estar compuesto de un componente dorsal microcelular y otro ventral de células más grandes aunque realmente es difícil diferenciarlos. Las células de este núcleo se parecen mucho a las de la oliva superior accesoria de los mamíferos; son fusiformes y poseen ramilletes de dendritas espinosas. Sus cilindroejes se van hacia adelante y penetran en una vía arciforme, colocada horizontalmente en la mitad anterior del bulbo. Esta vía, muy importante, que WALLEMBERG la asimila al cuerpo trapezoides de los mamíferos, se continuará después por la cinta de Reil lateral y se ter-

minará en el cerebro medio.

Como consecuencia de los dilatados estudios de la citoarquitectura de los núcleos cocleares realizados por LORENTE DE NO (1933 b, 1976) así como los de HARRISON e IRVING (1965, 1966 a y b) y BRAWER, MOREST y KANE (1974) se ve, en definitiva que estan compuestos por diferentes clases de neuronas que según dichos autores son realmente una clave para comprender la vía auditiva en su totalidad integral. OSEN (1969) cogiendo como animal de experimentación al gato, distingue siete tipos diferentes de neuronas en el grupo coclear deducidos de las tinciones de NISSL que parecen corroborar tambien las tinciones de GOLGI, lo que sintetiza BRODAL (1981) en un interesante diagrama que exponemos a continuación. (Fig. 1).

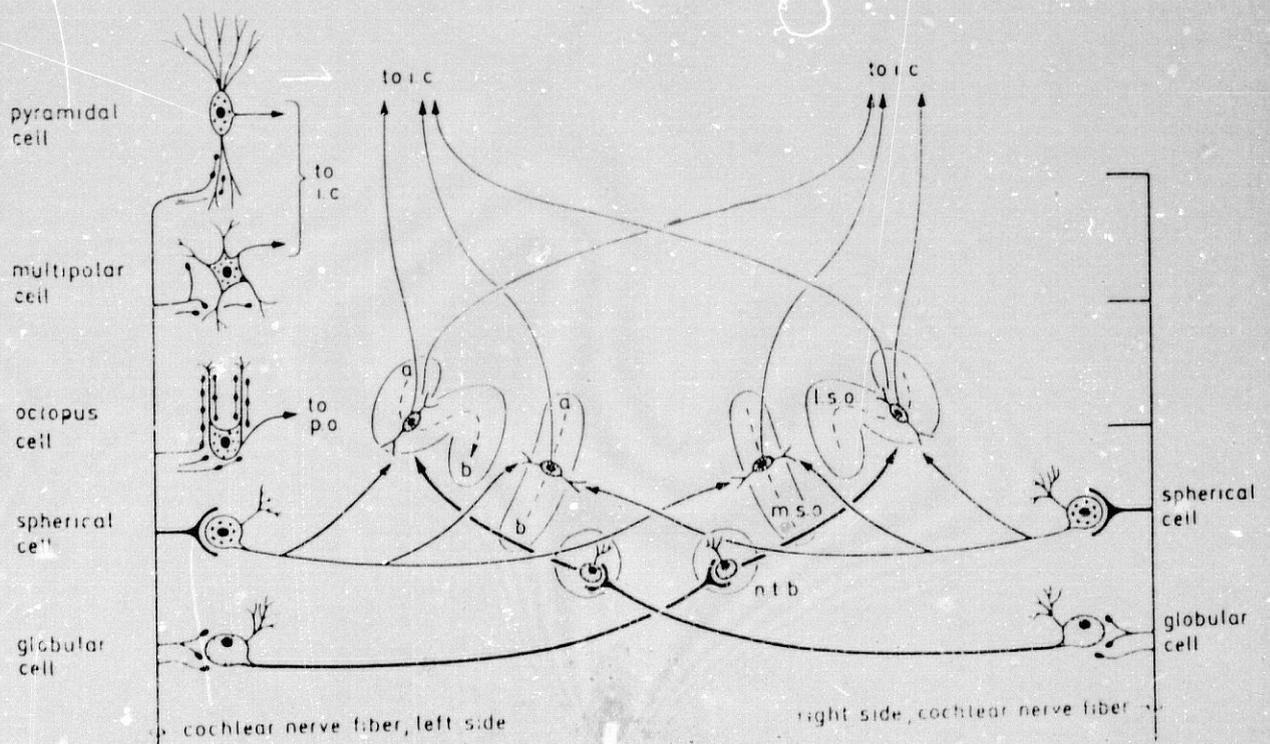


Fig. 1.

En el gato OSEN (1969) considera los siguientes tipos de células: en el área rostral de su núcleo coclear ventral observa células esféricas; en el área caudal del mismo núcleo células octopus; en el área central una mezcla de células multipolares, globulares y pequeñas; el conjunto del núcleo ventral está rodeado de una capa de células granulosas. En el núcleo dorsal coclear o posterior, según este autor, se destacan las células bipolares piramidales las cuales se sitúan de un modo similar a las células de Purkinje en la corteza cerebelosa. La verdad es que en la actualidad las células se distinguen más por sus propiedades electrofisiológicas y por sus conexiones funcionales.

El complejo coclear del hombre es aproximadamente del mismo tamaño que el del gato siendo la relación del núcleo dorsal al ventral de 1 a 2'8 (HALL 1964) que en el gato es de 1 a 4, quizás debido a un menor tamaño de las células esféricas y octopus del núcleo ventral (MOORE y OSEN, 1979).

En cuanto al número de células en los núcleos cocleares en las aves podría ser el siguiente: para el núcleo magnocelular, de 3400 a 15000; para el núcleo angular, de 2700 a 10000; para el núcleo laminar de 2500 a

10000 (WINTER y SCHWARTZKOPF, 1961 y R. PEARSON, 1972), números que varían según las especies de las aves.

Es interesante una revisión del desarrollo postnatal de estos núcleos en las aves.

En el rombencéfalo la comisura coclear se puede ya identificar en el cuarto día (BOK, 1915). Fibras que nacen de un grupo de neuroblastos del núcleo magnocelular, van situadas cerca del sulcus limitans, cruzan la línea media dorsalmente al fascículo longitudinal-medial y terminan en grupo de pequeñas células situadas ventralmente al núcleo magnocelular del otro lado que constituye el núcleo laminar que no se puede reconocer hasta el séptimo día

A partir del octavo día, el nervio coclear inmediatamente después de penetrar, da dorsalmente fibras cortas que terminan en el núcleo angular que ha aparecido en el ángulo dorso-lateral del bulbo, alcanzando la mayor parte de las fibras restantes el núcleo magnocelular; RAMON Y CAJAL (1908) encuentra unas pocas fibras que se dirigen hacia adelante y medialmente hasta el núcleo olivar superior.

En el noveno día, se ven células formando el núcleo coclear ventral entre las fibras del nervio coclear

inmediatamente después de entrar en el tronco de encéfalo, yendo fibras que nacen en este núcleo medialmente al núcleo olivar superior.

Hacia el día onceavo da fibras que, dirigiéndose ventro-medialmente, constituyen el cuerpo trapezoides, y dejando colaterales en la oliva superior del mismo lado, cruzan la línea media para ascender en el lemnisco lateral del lado contrario formando la comisura coclear ventral.

Entre los días once y veintiuno, el núcleo angular aumenta extraordinariamente de tamaño por el crecimiento de sus células más que por la adición de nuevos elementos, y se ven algunas fibras procedentes del él que van al núcleo laminar del mismo lado y del lado opuesto.

Cuando se secciona el nervio coclear a partir del onceavo día del desarrollo, el número de células del núcleo angular decrece en un 80% y las del núcleo magnocelular en un 60% a causa de la pérdida de estímulo funcional, mientras que el laminar no se afecta (LEVI-MONTALCINI, 1949), lo que confirma la idea de que este núcleo no recibe conexiones directas del nervio coclear.

Refiriéndonos a investigaciones modernas, el núcleo magnocelular del pollo es un tema de actualidad en cuanto que se compara con el núcleo anteroventral coclear de los mamíferos, así como el núcleo laminar se presume como homólogo del núcleo olivar superior de los mamíferos también.

El estudio del desarrollo de las neuronas del núcleo magnocelular sigue siendo de todo punto de vista interesante (JHAVERI y MOREST, 1932 b) por cuanto que sufre cambios importantes en su forma. Al principio, hacia los diez días, se ve que los axones de sus neuronas terminan en las células del núcleo laminar pero las dendritas han sido reemplazadas por procesos característicos somáticos que toman forma estrellada o "velluda". A los quince días las células se redondean y, dos o tres días

más tarde vuelven a tomar aquel aspecto y, finalmente, a los 19-20 días, una o dos finas dendritas se presentan claramente. Estos estudios han sido corroborados por los mismos autores con la ayuda del microscopio electrónico (JHAVERI y MOREST, 1982 c) extendiendo el estudio a conexiones del núcleo de gran interés funcional.

De gran importancia es la serie de trabajos que sobre el particular realizaron JHAVERI y MOREST (1982 a, b, c) mediante métodos de tinción convencionales como son los de GOLGI y HISSEL así como con microscopía electrónica.

Confirman que las células del núcleo magnocelular son ovoideas, con escasas y cortas dendritas que acaban pronto en un penacho relacionado con el hecho de la llegada de innumerables axones del nervio auditivo así como otras terminaciones de naturaleza difícil de determinar. Por su parte, axones eferentes del mismo núcleo se bifurcan y van a ambos núcleos laminares en funciones que tienen que ver con la participación de ambos núcleos.

Con la ayuda de la microscopía electrónica los autores concluyen que la parte medial del núcleo magnocelular es homóloga a la parte anterior del núcleo coclear anteromedial de los mamíferos como hemos señalado y a

las células "peludas" o en "cepillo" del gato.

Neuronas marcadas fueron escrupulosamente estudiadas por LIBERMAN y OLIVER (1984) no solo en cuanto a la forma y superficie de los cuerpos neuronales sino también en lo que se refiere a la longitud y diámetro de los axones, distancia internodal, e incluso relacionaron estos hallazgos con otras características funcionales (frecuencia, ritmos de descarga espontánea, etc.) aunque llegaron a pocas conclusiones prácticas ya que solo encontraron una relación clara entre el diámetro axonal y el ritmo espontáneo de descarga.

Otros autores estudian el comportamiento de las neuronas del núcleo magnocelular tras la extirpación de la cóclea (BORN y RUBEL, 1985) en períodos postnatales distintos, cuando la extirpación se realiza en la sexta semana, hay una pérdida del 25-30% del número de neuronas, con pérdida de hasta el 10-20% de su área media.

DURHAM y RUBEL (1985) estudian la actividad con succinatodehidrogenasa del mismo núcleo magnocelular y el laminar tras idéntica extirpación. Se comprende que trataban de introducirse en los cambios del metabolismo energético de las neuronas pero llegan a conclusiones complicadas siempre en relación con la edad en que se

realizó y la hora posteclosión, remitiendo al interesado a la consulta del propio trabajo.

Estudios realizados en el núcleo laminar (SMITH y RUBEL, 1979) especialmente en lo que se refiere al desarrollo de sus dendritas, parecen demostrar que éstas están en relación con la posición y la orientación de las neuronas en el núcleo y parece no tener una estricta relación con el tamaño de los somas que las soportan, lo que no carece de interés funcional.

Otros autores como JACKSON, HACKETT y RUBEL (1982) estudiaron la maduración de los núcleos auditivos en cuanto capacidad de ser registrados en ellos potenciales evocados tras la estimulación del par octavo, encontrando que en el núcleo magnocelular se recogen ya en el día 11º, y un día después en el núcleo laminar. Es en el día 13º cuando encuentran que hay una respuesta global de todo en el núcleo magnocelular incorporándose la región posteromedial, la más tardía.

A otros muchos efectos se vienen estudiando los núcleos del sistema auditivo en variadas especies animales. Así GREENSPON y FASS (1984) estudian la distribución de la acetilcolinesterasa para decir que, en los

núcleos angular y magnocelular, su presencia es abundante mientras que las neuronas del núcleo laminar son pobres en dicha enzima. Por su parte WILLARD y MARTIN (1983) estudian estos núcleos en el opossum con la ayuda de la peroxidasa centrando su trabajo en la conexión específica que se establece entre el colliculo inferior y los núcleos cocleares. FERRARO y MINCKLER (1977) hacen un estudio minucioso de corte clásico, hasta llegar a la conclusión de que en cada lemnisco lateral discurren unas 194.000 fibras, con una densidad de $77.000/\text{mm}^2$ entre otros hallazgos. Hacen este estudio también en humanos con pérdida de audición por la edad y concluye que en estos individuos no disminuye el número de neuronas pero sí hay una reducción en el conteo de axones dependientes.

El ganglio estatoacústico del pollo ha sido también recientemente estudiado en cuanto a su desarrollo desde los 4'5 días hasta la eclosión e incluso dos semanas después. Al principio aparece como una masa homogénea nada definida pero en el sexto día se aprecian ya características propias que las separan de otras extirpes celulares y hacia el día trece se encuentran sus prolongaciones protegidas por 2-6 láminas envolventes de mielina. (FERMIN y COHEN, 1984).

También con ayuda de las técnicas de HRP en el conducto coclear y en la ampolla del conducto semicircular horizontal se investigó el origen de las fibras laberínticas eferentes en el pollo, demostrándose relación entre el aparato vestibular y el núcleo reticularis pontis caudalis y entre el sistema coclear con neuronas mediales a la división ventral del núcleo del facial, especialmente en la región contralateral. En el trabajo se trataba obviamente de buscar la participación de la formación reticular en las vías auditivas y vestibulares (STRUTZ y SCHMIDT, 1982).

En los últimos años se continúa con la investigación comparada de los núcleos cocleares pese a que se podría considerar que es un tema ya superado. Así por ejemplo MOORE y OSEN (1979) para los núcleos cocleares del hombre piensan que existe una gran similitud entre éstos y los de otros mamíferos aunque citoarquitectónicamente no sean idénticos.

Considero que en el hombre los núcleos cocleares están compuestos por un núcleo ventral y otro dorsal. El primero está compuesto por un área rostral de células esféricas, una central de multipolares y globulares, y

una posterior de células octopus y además, una capa laterodorsal de pequeñas neuronas. Para él la región central y la pequeña capa laterodorsal constituyen la parte principal del núcleo.

El núcleo dorsal coclear es grande pero no está estratificado como en otros mamíferos, y, en conjunto, a pesar de que podemos considerar que en el hombre existe un gran núcleo coclear dorsal, las estrias acústicas son pequeñas.

Por su parte LARSEN (1984) estudia el complejo coclear en el gato analizando la relación que existe entre los diferentes núcleos cocleares y su participación en el proceso auditivo; en el mismo animal ROUILLER y RYUGO (1984), establecen también una relación entre las características morfológicas del ventral coclear en relación con las características de tono y frecuencia de la onda auditiva utilizando inyecciones de peroxidasa, y concluye que distintos tipos morfológicos pueden relacionarse con las mismas funciones y que, por el contrario, el mismo tipo celular puede presentar diferentes respuestas a la diferenciación.

Estudian también BLACKSTAD, OSEN y MUGNAINI (1984)

en este animal no solo la forma y tamaño de las neuronas piramidales del núcleo coclear dorsal sino también la orientación de las neuronas y sus prolongaciones, demostrando como en los estudios electrofisiológicos que esta orientación debe ser tenida en consideración.

PARS y JACKSON (1984) se refieren al pollo y ven como existe un desarrollo paralelo entre los axones del nervio coclear y las neuronas diana del núcleo magnoceleular. Partiendo del día doce del desarrollo embrionario hasta el día dieciocho, observan cómo va cambiando la riqueza de las arborizaciones dendríticas de las neuronas con relación a los axones aferentes del nervio coclear demostrando que existe cierta independencia sin descartar una posible influencia de la presencia de los axones aferentes.

En un trabajo muy completo WHITEHEAD y MOREST (1985), se refieren al desarrollo de la inervación de la coclea de las aves demostrando que al principio hay una superabundancia de ramificaciones en la vecindad de los núcleos cocleares pasando después a una reorganización que conlleva la reabsorción y desaparición de muchas fibras superfluas, lo que conduce a una auténtica especialización funcional. Los mismos autores coinciden en la contemplación de una formación de sinapsis con la ayuda del

microscopio electrónico demostrando que hay una superproducción inicial y transitoria de cuerpos sinápticos que parecen asegurar una función global para después pasar a la especialización.

PARS y JACKSON (1984) coinciden en el establecimiento de un gradiente evolutivo de pérdida de dendritas en los núcleos cocleares de las aves que consideran ocurre independientemente de los nervios de tal forma que -ellos concluyen- que no es necesaria la presencia de los axones de los nervios cocleares para la pérdida dendrítica y la organización espacio-temporal de los núcleos si bien la ausencia total de dichos axones puede conducir a profundas atrofas en el núcleo magnocelular.

La distribución de las fibras cocleares es realmente compleja.

Las observaciones de CAJAL (1908) sobre el embrión de pollo han demostrado que los nervios cocleares se bifurcan en su terminación, tanto en las aves como en los mamíferos. Una de sus ramas es delgada, tiene dirección dorsoventral y corresponde a la descendente en estos últimos animales terminando en la parte posterior del núcleo coclear dorsal y otra rama que es ascendente o anterior termina en el núcleo coclear ventral, en su parte anterior.

La rama descendente acaba por arborizarse envolviendo las células del núcleo coclear dorsal o angular formando, a veces, nidos densos alrededor de ellas. Las células de este núcleo son estrelladas y fusiformes muy abundantes en dendritas; en cuanto a sus cilindroejes, se sitúan hacia dentro, atravesando el campo acústico y continuándose por las fibras terminales de la sustancia reticulada, fibras de las que ignora su destino.

A partir del período perinatal las fibras de la lagena se asocia con fibras cocleares apicales (BOORD y RASMUSSEN, 1963) pero, al entrar, las primeras pasan delante y debajo de las segundas y así, ventralmente al núcleo angular, el tracto se bifurca en el mismo nivel en donde este núcleo y el núcleo magnocelular se conectan por un pequeño puente.

Fibras de la raíz lagenar ascendente corren hacia adelante y bajo el núcleo angular en la región ventral -que está inmediatamente debajo de él y que recibe fibras cocleares apicales-, y entran en la parte lateral del núcleo vestibular superior de una parte, y los núcleos cerebelosos laterales, intermedio y medial, de otra.

La raíz lagenar descendente pasa posteriormente

bajo el componente ventro-lateral microcelular del núcleo magnocelular donde entran yendo un gran número de sus fibras a parar a la formación reticular. Axones que se localizan en posición medial y que se derivan de ambos tractos ascendentes y descendentes, se distribuyen a lo largo de toda la longitud de los núcleos vestibulares lateral y medial. Los núcleos de células gigantes de RAMON y CAJAL (1908) y las grandes células multipolares que se sitúan ventralmente a la raíz ascendente, junto con células en las áreas dorsomedial y lateral de la formación reticular, también reciben fibras.

Por tanto, está claro que aunque la mayoría de las fibras lagenares se distribuyen en los componentes vestibular y reticular, un número considerable termina en ambos núcleos magnocelular y angular.

Las verdaderas fibras cocleares entran en el bulbo como los componentes más anteriores y ventrales del ramo coclear, bajo la región lateral del núcleo angular donde se bifurcan en un ramo lateral descendente y otro medial ascendente, terminando el primero en la región ventral del núcleo angular y el segundo en la parte lateral del borde latero-dorsal del núcleo magnocelular.

Fibras del tercio medio del nervio coclear

entran en el bulbo en una posición intermedia entre las apicales y las basales y el tracto se bifurca por encima y detrás de aquellas asociadas con la región apical. La rama lateral termina en la parte intermedia del núcleo angular mientras que las ramas mediales después de atravesar el borde dorsal del núcleo magnocelular sinaptan con las células que se sitúan dentro de la mitad lateral de su componente medial macrocelular. Algunas fibras del tercio basal del nervio terminan en el mismo sitio pero en una posición más medial; otras fibras similares pasan a la parte más dorsal de ambas áreas medial y lateral del núcleo angular. Sobre la base de esta evidencia, BOORD y RASMUSSEN (1963) encuentran que la distribución de las terminaciones fibrilares aferentes cocleares muestran una disposición especial definida en la estación secundaria de la vía auditiva medular.

La oliva superior es la principal estación en mamíferos pero en las aves es menos conocida (SHWARTZKOPF, 1968). Las principales proyecciones de la oliva proceden del núcleo angular mientras que la mayoría de las fibras que proceden del núcleo laminar la atraviesan sin hacer ninguna sinapsis, aunque algunos autores piensan que establece algunas.

27

Pasando la oliva, las fibras se cruzan a través de la estria ventral y por el lemnisco lateral van al encéfalo. Esta estria es menos prominente que el cuerpo trapezoides, que las mismas fibras forman en los mamíferos aunque en las aves la comisura dorsal tiene mayor categoría.

Las fibras que se decusan en la comisura posterior y que tienen su origen en el magnocelular, alcanzan la superficie dorsal del laminar contralateral, y otras fibras del propio magnocelular van al núcleo laminar del mismo lado por el camino más corto, de tal manera que este núcleo laminar recibe información de ambos lados. Así BOORD (1968) concluye que el núcleo magnocelular tiene dos proyecciones; una al núcleo laminar y otra al cuerpo trapezoides.

Incluido en el sistema de los nervios craneales eferentes o motores, se debe citar al fascículo coclear centrífugo cuyo núcleo de origen no se conoce exactamente pero podría estar en la vecindad de la oliva superior; las fibras se decusan rostralmente al núcleo del nervio abducens emergiendo con las fibras del facial y a corta distancia se unen al nervio coclear (BOORD, 1961).

Estas fibras intervienen en el material microfó-

nico de la coclea mediante un mecanismo de excitación-inhibición, calibrando el grado de recepción auditiva produciendo una marcada reducción del input auditivo, como se demuestra mediante potenciales evocados (PEARSON, 1972). Estas fibras podrían compararse a las del tono muscular.

La vía acústica central es en su mayor parte cruzada pero también tiene fibras directas. Ya CAJAL(1908) demostró con el método del nitrato de plata reducido, que esta vía acústica se continúa por: 1) fibras cruzadas, sirviendo para enmarcar el núcleo de células gruesas, de un lado, y al núcleo laminar de Edinger o núcleo de pequeñas células del lado opuesto. 2) Fibras directas, encargadas de asociar los núcleos de pequeñas y gruesas células del mismo lado.

Otros autores como BONKE y SCHEICH (1979) estudian recientemente la relación entre núcleos de áreas auditivas primarias y secundarias, indicando lógicamente, una amplia comunicación, pero señalan también que es notable las relaciones que mantienen con áreas motoras locales (neostriatum, nucleus intercollicularis).

Las vías auditivas secundarias fueron estudiadas realmente en el chimpancé con ayuda de métodos degenerativos tras la aspiración de los núcleos cocleares (STROMIN-

GER, NELSON y DOUGHERTY, 1977). Las fibras degeneradas se extienden por el cuerpo restiforme, el complejo olivar superior, lemnisco contralateral, yendo a la proyección ascendente más importante del colículo inferior contralateral, estando el homolateral también afectado aunque en mucha menor intensidad. Todo esto se interpreta como una gran conquista filogenética por cuanto hay una estrecha relación con la distribución humana.

2.- NUCLEOS VESTIBULARES.

En los últimos años, los núcleos vestibulares de las aves, en una primera aproximación son: núcleo tangencialis, núcleo ventrolateralis (núcleo de Deiters), núcleo radialis descendens vestibularis, núcleo vestibulari medialis S. triangularis, núcleo rostralis N.S. oralis, núcleo superior. Los últimos pueden ser designados como los grupos celulares vestibulocerebelares (KUHLEMBECK, 1975).

El núcleo tangencial se sitúa a la entrada de un haz de grandes raíces vestibulares las cuales, al pasar a su través, dan terminaciones cortas colaterales sinápticas con una característica forma de cáliz que se llaman "botones de paso" alrededor de sus células voluminosas y esféricas.

El gran núcleo vestibular de Deiters (ventrolateralis) está compuesto por una difusa población celular que puede presentarse fragmentada en diversas formas.

Rostral y dorsalmente, este núcleo difuso parece incluir los n. vestibulocerebelares; podríamos, de acuerdo con BARTELS (1925), designar el complejo nuclear como "Complejo General de los núcleos de Deiters y Bechterew de las aves" pero aquí lo haremos independientemente.

De todas maneras, se puede distinguir claramente una porción sustancial del complejo correspondiente al núcleo de Diters (n. vestibularis ventrolateralis) en el cual terminan numerosas fibras vestibulares.

En este núcleo se originan el tracto homolateral vestibulo-espinal y otros axones, que, ascendiendo, descendiendo y bifurcándose, se incorporan al fascículo longitudinalis medialis homolateral y contralateral. Además hay fibras que contribuyen a los sistemas lemniscales laterales y otros inespecíficos para núcleos reticulares y bulbares.

El núcleo de la raíz vestibular descendente, parece ser una extensión caudal del Deiters pero consiste en pequeños elementos neuronales y alcanza los niveles del calamus bulbar.

El núcleo vestibular medialis S. triangularis es adyacente al ventrículo y se extiende lejos caudal y rostralmente, siendo en esta última dirección donde se

une al grupo vestibulo-cerebelar.

En cuanto a los núcleos vestibulo-cerebelares, KUHLEMBECK (1975) se considera incapaz de identificarlos con la claridad y complejidad con que lo hace CAJAL (1908) y otros. El apenas nota un grupo difuso dorsal y otro ventral (n. vestibular dorsalis) que parecen tener principalmente relaciones cerebelosas y que podrían ser subdivididos cada uno en unos subgrupos, medial y lateral.

Para PEARSON (1972), en las aves se advierten seis grupos nucleares, 1) el pequeño n. vestibular tangencial, que recibe axones de gran diámetro tan pronto como entran en el bulbo, 2) n. vestibular ventro-lateral, que tiene grandes neuronas multipolares y que recibe fibras similares; es más conocido como n. de Deiters que da axones al fascículo espino-ventral del mismo lado. PORTMANN y STINGELIN, (1961) ponen de relieve la correlación que existe entre el tamaño del fascículo y del núcleo en relación también con la habilidad para volar. Algunos axones se cruzan y van al fascículo lateromedial del lado opuesto; 3) n. vestibular descendente, que recibe fibras de la región utricular; 4) n. vestibular dorsolateral que se subdivide en tres componentes en razón de su arquitecónica: las neuronas de los núcleos ventral e inferior

se sinaptan con el sistema cerebelo-motor mientras que las del núcleo lateral lo hacen con el fascículo espino cerebeloso; 5) n. vestibular dorsomedial, que junto con el siguiente recibe fibras que pasan dorsalmente después de entrar en el bulbo; 6) n. vestibular superior, que tiene conexiones con la región cerebelosa; como su área es muy extensa, este grupo neuronal puede describirse en forma de H y se sitúa dorsalmente, rodeando su pinza superior a un núcleo cerebeloso lateral. Los tres últimos constituyen los núcleos vestibulo-cerebelosos.

La mayor parte de los núcleos vestibulares están presentes en el onceavo día. El núcleo vestibular lateral o de Deiters, posiblemente se desarrolla entre el sexto y octavo día y el tangencial en el séptimo día.

El origen del núcleo tangencial es oscuro, de tal manera que se podría considerar que está formado por células emigradas del ganglio acústico junto con células troncoencefálicas propias.

KARTEN y HODOS (1967) describen en su atlas solo cinco núcleos que son: n. descendente, n. dorsolateral, n. lateral, n. medial y n. superior, extendiéndose el medial y el descendente hasta el borde inferior del bulbo en posición contigua al complejo vago-glosofaríngeo,

cubriendo el tracto descendente del trigémino. En esta región el núcleo medial es dorsomedial en relación al núcleo descendente pero, mas allá, tiene una parte claramente medial cuando los componentes del glossofaríngeo y vago se afilan, descansando entonces los dos núcleos vestibulares al mismo nivel vertical. A nivel del nervio coclear la posición es de nuevo dorsomedial, ocupando el núcleo descendente una posición inferior a este nervio y también bajo los núcleos cocleares angular y laminar. Los núcleos superior y dorsolateral son muy grandes en la extremidad rostral contribuyendo no poco a la estructura bulbar. Ocupan una posición al lado del núcleo medial el cual penetra más allá del nivel del núcleo sensitivo principal del trigémino, reemplazando el superior al dorsomedial anteriormente; aquí se coloca debajo del braquium conjuntivum primero, por encima de todas las masas vestibulares, y luego por la parte media del fascículo uncinado.

Estos grupos nucleares están en relación con la coordinación de la musculatura somática y tienen inmensa importancia en los movimientos de locomoción bípeda y en el vuelo.

En cuanto al complejo nuclear vestibular humano, BRODAL (1931) acepta en principio la clásica división

en un núcleo superior (núcleo de Bechtherew), uno lateral (núcleo de Deiters), uno medial (Triangular o de Shwalve) y un núcleo inferior (inferior o espinal), aunque acepta que hay varios agrupamientos celulares menores muchos de los cuales el autor no pudo identificar (SADJADPOUR y BRODAL, 1968) pero aceptamos la clasificación de más arriba.

Citoarquitecturalmente todos estos núcleos tienen diferencias específicas. En la región central del núcleo superior, las células son mayores y algo más claras que en la región periférica; el núcleo vestibular lateral se caracteriza por contener un cierto número de células grandes y gigantes (células de Deiters). Sin embargo la organización anatómica y funcional de los núcleos vestibulares es extremadamente compleja y desde luego mucho más de lo que se suponía hace algunos años (BRODAL, POMPEIANO y WALBERG, 1962) y también se ha descrito para él una organización somatotópica en el núcleo de Deiters (POMPEIANO y BRODAL, 1957a).

Es difícil el estudio del sistema vestibular. Ya decía CAJAL (1908) que él no tenía mucho conocimiento sobre estos núcleos, tal vez porque las impregnaciones de las piezas que contenían a los embriones de pollo que

él utilizó, eran muy raras.

Para CAJAL (1908) el nervio vestibular nace cerca de la superficie del bulbo, y en este lugar se bifurca en dos ramas de las que una es ascendente y otra horizontal. La rama ascendente se dirige al cerebelo con el cordón cerebelo-acústico y sus colaterales tienen un foco que está localizado en la entrada del cerebelo, foco llamado por Cajal, cerebelo-acústico o vestibulo-acústico y por BRANDIS (1893), Ganglio peduncular.

La rama horizontal corre hacia adelante, después hacia atrás a través del campo acústico al cual da varias colaterales; una de ellas puede ser la rama terminal a causa de su gran espesor, atraviesa el cuerpo trapezoides y penetra en el núcleo dorsal donde se termina por dos amplias arborizaciones libres.

El campo acústico incluye dos aglomeraciones ganglionares. La externa formada de gruesas células, podría ser el núcleo de Deiters; la interna, más extensa, llega a la vecindad del fascículo longitudinal posterior y está constituida por células estrelladas más pequeñas; es posible que sea el análogo al núcleo descendente, aunque él no se atrevió a afirmarlo. Las arborizaciones pericelulares nacidas de las colaterales del nervio vestibular,

se distribuyen en las dos aglomeraciones antes citadas. En cuanto a los cilindroejes autóctonos, CAJAL (1908) no afirma nada sobre ellos.

Todas las fibras del nervio vestibular no se bifurcan, según a dicho y demostrado WALLEMBERG (1900), en efecto, existen fibras vestibulares directas. Unas, se inclinan directamente a la sustancia reticular donde toman una dirección longitudinal; las otras, bastante numerosas y de gran espesor, se dirigen hacia el núcleo de Deiters, pero entran antes en contacto con el núcleo tangencial (descubierto en pájaros y peces por Cajal en los que es de tamaño considerable).

El núcleo tangencial (CAJAL 1908), situado como hemos visto en el espesor mismo del nervio vestibular, justo tras su entrada en el bulbo, posee células voluminosas y más o menos esféricas que proyectan un cilindroje el cual junto con los demás forma una vía cruzada, descendiendo hasta la médula; esta vía suministra colaterales al núcleo del motor ocular externo y a otros núcleos motores, pero la singularidad de este núcleo, es la forma de unión entre sus células y las gruesas fibras del nervio vestibular. Siguiendo la vecindad de las células, las radiculaciones vestibulares dan en ángulo agudo, una rama

corta y gruesa de la cual su extremo se ahueca en copa para abrazar parte del contorno del cuerpo celular. De esta copa o ventosa nacen, en particular en aves, unos apéndices aplicados igualmente sobre el cuerpo celular; esta última característica nos acerca a la idea de las terminaciones en cálices de Held.

Poco después de haber emitido la rama corta que se termina en el núcleo tangencial, las radiculaciones vestibulares siguen su trayecto hacia el núcleo de Deiters donde, al menos en peces, no se bifurcan. Este detalle nos lleva a creer, que la rama enviada al núcleo tangencial en los peces y aves, es la análoga a la rama descendente del vestibular en los mamíferos. En esta hipótesis, no habría por consiguiente vestibulares directas y todas las radiculaciones se bifurcarían tarde o temprano.

Como se ve las conexiones de los núcleos vestibulares son muy amplias para grandes sectores. Son clásicas las vías vestibulo-espinales que han sido confirmadas a propósito del estudio de su organización somatotópica (LØCKEN y BRODAL 1970), correspondidas reciprocamente por una fina vía espino-vestibular.

Un pequeño número de fibras de los núcleos vestibulares pasan al cerebelo terminando aquí en sus núcleos

propios mientras que el cerebelo puede influenciar en los núcleos vestibulares mandando conexiones, fundamentalmente al núcleo de Deiters.

Son importantes las conexiones de los núcleos vestibulares con la formación reticular siendo innumerables los autores que ponen énfasis en estas relaciones, pues las eferencias vestibulares a través de la formación reticular parecen influir en la actividad de la médula hacia abajo y del tálamo hacia arriba, comprobándose esta relación por estudios como los realizados por REMMEL, SKINER y POLA (1977).

Son clásicas, pero siguen siendo de actualidad las conexiones entre los núcleos vestibulares y los núcleos oculares a través del fascículo longitudinal medial, estudiadas con todo detalle no hace mucho tiempo por TARLOV (1970) y GACEK (1971) tomando como base trabajos de degeneración experimental.

Finalmente estudios de potenciales evocados en la corteza han confirmado la clásica conexión de los núcleos vestibulares con aquella, aunque se conserva cierta discrepancia en la definición de las regiones corticales que reciben los impulsos vestibulares, pues, si bien los citados estudios ya clásicos de BRODAL, POMPEIANO y WAL-

BERG, (1962) hablaban de un área cortical vecina al área acústica, otros estudios posteriores (ÖDKVIST, SCHWARZ, FREDRIKSON y HASSLER, 1974) le sitúan en el área 3 de Brodmann confirmada por estos autores en el mono, en el conejo y en el gato.

La aproximación actual al estudio de los núcleos vestibulares no se orienta, como en los cocleares, al conocimiento de su estructura fina sino al de su desarrollo y al de sus conexiones funcionales.

Así como en los cocleares, el núcleo magnocelular acapara el máximo interés, entre los vestibulares lo hace el núcleo tangencial. PEUSNER y MOREST (1977) estudian el proceso de su neurogénesis con la ayuda de un método abreviado de Golgi en relación con el desarrollo de contactos fibrilares sobre sus somas y llegan a la lógica conclusión—aunque, eso sí, muy detallada— de cómo hay una relación estrecha siguiéndolo el proceso entre los cuatro días y medio y los trece días.

Los mismos autores hacen un trabajo similar estudiando el desarrollo del núcleo en ausencia de fibras primarias aferentes, llegando a una solución ecléctica en el sentido de que muchas de las características morfoló

gicas fundamentales de las neuronas vestibulares no dependen de la influencia atrófica de las fibras aferentes, pero sí que su efecto trófico es transcendente en períodos tardíos posteclosionales.

También el desarrollo del Ganglio vestibular es objeto de atención, de tal forma que ANNIKO (1985) lo estudia comparativamente con el ganglio espinal, para concluir que en la especie humana madura el primero como una semana antes, si bien ya a los quince o dieciséis días del período gestacional se ven a las células de Schwann rodear las células ganglionares y sus prolongaciones neurofibrilares.

Como hemos indicado más arriba la atención a la distribución de las fibras primarias vestibulares es otro tema de investigación actual, y así CARLETON y CARPENTER (1984) lo tratan magistralmente con ayuda de la HRP y aminoácidos marcados o tritiados (leucina y prolina) haciendo una descripción tan meticulosa como innecesaria aquí, que nos llevaría muy lejos y quizás complicara la redacción de este trabajo con datos en este momento intrascendentes por lo que volvemos a enviar al lector interesado al propio trabajo. Del mismo corte es el trabajo, menos extenso, de CORREIA y cols. (1983) que estudia las vías

vestibulares ascendentes y descendentes en la paloma (*Columba livia*) con la ayuda de la antorradiografía transneuronal anterógrada, centrando sus estudios en la relación de este sistema con el sistema nervioso ocular, relación estrecha en las aves y que los autores describen meticulosamente, sin que sea necesaria aquí su transcripción.

En esta misma línea de estudiar las amplias conexiones del sistema vestibular, WALBERG, DIETRICHS y NORDBY (1985) se dedican a considerar las que se establecen en el gato con el sistema trigeminal y lateral reticular, partiendo de un supuesto que luego confirman demostrando cómo hay núcleos reticulares diana para las aferencias vestibulares. Finalmente digamos que, con ayuda de la microscopía electrónica, PEUSNER (1984) otra vez estudia el desarrollo de sinapsis y espacios terminales sinápticos en el núcleo tangencial, evidenciando que disminuyen significativamente en el momento de la eclosión cuando llegan a cubrir incluso el 34'8% de la superficie de las células diana, discutiendo la significación de este hecho de interés para nuestro trabajo. La elección del núcleo tangencial se explica por su situación entre las fibras aferentes antes de su bifurcación en ascendentes y descendentes.

II. PLATEAMIENTO DEL TEMA

Las primeras observaciones realizadas sobre nuestro material pusieron en evidencia diferencias ostensibles entre la población celular de los núcleos en observación, de tal manera que pronto se nos vino a la mente la posibilidad de asistir en este período embrionario a un proceso de muerte celular fisiológica. Esto podría ser de gran trascendencia dado el tipo de nuestras investigaciones.

El empleo de las aves para estudios de conducta es una práctica usual de gran arraigo (TINBERGEN, 1975, LORENZ, 1976) y en nuestro Instituto se viene aplicando desde hace años después de someter a animales (*Gallus domesticus*) a hipoxia en el período embrionario. Se ha tratado de ver por diferentes caminos que déficits conductuales son atribuidos a la lesión cerebral orgánica experimental, (GARCIA, 1980).

El gran problema de este último tipo de trabajos es el desconocimiento, con la minuciosidad que se precisa, de las características estructurales de los centros nerviosos ya que es necesario hacer una comparación de la normalidad con los hallazgos experimentales para deducir la magnitud de las lesiones, y más tarde, éstas con la profundidad del déficit funcional (RODA y cols., 1981; CABALLERO y cols., 1982).

Aunque esta dificultad se ha obviado hasta aquí haciendo en cada experiencia una referencia a los animales testigos, es mucho más científico y lógico, y hasta más fácil, conocer previamente los parámetros de la normalidad estructural como patrón permanente.

No es extraño la ocurrencia de cambios espontáneos en las estructuras nerviosas centrales -especialmente en el período perinatal que estamos considerando- habiéndose descrito, por ejemplo, entre nosotros, la despoblación de una importante estructura gliogénica como el Cavum yuxtastriatum (GUIRAO y cols., 1977; RODA y cols., 1981).

Del mismo modo una parte de nuestras investigaciones (GUIRAO PEREZ, M. y GUIRAO PIÑEYRO, M. 1977), han ido dirigidas al estudio de la desaparición de una importante estructura como el Colliculus ganglionaris, foco gliogénico de enorme importancia situada en la encrucijada ventri-

cular, que desaparece bruscamente en la época neonatal. La necesidad de un seguimiento completo de las estructuras nerviosas sobre las que vayamos a poner nuestra atención es un hecho obligado por cuanto que puede haber formaciones, núcleos enteros, porciones de núcleos, etc. que se transformen incluso radicalmente.

Nuestro planteamiento en este sentido ha tratado de ser todo lo más real posible, es decir, no tratamos aquí de analizar una estructura propensa a darnos sorpresas sino una organización normal cuya evolución haya de constituir un proceso evolutivo suave y casi previsible ~~por~~, hacerlo con la garantía que ofrecen los nuevos procedimientos de estudio.

El desarrollo de un complejo nuclear como el estereocacústico de las aves no es un asunto sobre el que haya que esperar dramáticos cambios como desaparición de núcleos o transformaciones radicales. Sin embargo -como hemos dicho y repetido en otras ocasiones- se trata de una estructura sobre la que trabajamos y que hay que conocer en profundidad porque justamente los cambios más sutiles son los que hay que detectar porque así son los que se producen experimentalmente en nuestro trabajo y han de ser detectados con contundencia.

En el estudio de este complejo nuclear es necesario conocer no sólo su situación, composición, forma, tamaño etc. como puede suceder en cualquier estudio embriológico, sino también -y es lo más importante- la población celular, el tamaño de las células, y ésto en tres fases concretas.

Como nuestro trabajo se realiza siempre en la eclosión, es decir (las observaciones las hacemos siempre comparando testigos y animales experimentales al hacer para tratar de encontrar diferencias estructurales y conductuales atribuibles a la hipoxia), nuestro trabajo se ha de centrar en esa fase. Sin embargo, para poder valorarlo evolutivamente, ontogénicamente, ha sido necesario compararla con otras dos cronológicamente situadas seis días antes y seis días después, considerando un período de seis días porque en este tiempo se producen cambios detectables en los parámetros que estudiamos y por ser el día 16 final del período experimental que aplicamos. El séptimo día posteclosional nos permite al mismo tiempo comprobar la normalidad de los pollitos testigos en los que, aunque la normalidad es presumible por no haber sido tratados, sin embargo, hay un riesgo mínimo de anormalidad espontáneo que así se corrige.

Nuestro planteamiento de elaboración y valoración de las muestras no ha cambiado nada del usual en nuestras investigaciones. Como veremos en el siguiente capítulo

los procedimientos de fijación, inclusión, corte y tinción no son especiales, aplicando en estos últimos un par de técnicas que hicieran posible la visualización neta de las células y sus conexiones próximas.

Donde el planteamiento de nuestro trabajo ha sido exigente, ha sido en el análisis morfométrico y en la valoración estadística de los datos obtenidos.

Para este estudio, numerosas fotografías se han sometido al control del analizador de imágenes KONTRON-IBAS 2.000 por un procedimiento de TV nacido en nuestro Instituto y desarrollado por el antiguo colaborador J. Díaz que digitaliza las imágenes, que se binarizan para su cálculo y se llega a obtener incluso el trazado automático de los perfiles nucleares con su reconstrucción tridimensional.

En cuanto a los métodos estadísticos hemos pretendido que sean lo más minuciosos posibles utilizando un material cuantioso de paciente obtención y preparación. De todo ello se va a dar cuenta de manera oportuna en el capítulo siguiente.

Un tema de extraordinario interés ha flotado siempre en los trabajos experimentales. Ha sido la incógnita de los cambios fisiológicos que pudieran producirse en nuestro material y que pudieran ser quizás interpretados como atribuibles a la experimentación. Se trata de un asunto que vamos a comentar de un modo somero ciertamente, en este

capítulo introductorio porque ha sido abordado inicialmente aunque más bien ha quedado simplemente planteado para un estudio ulterior.

Dado que -como demostró CARALLERO y cols.(1982)- la hipoxia experimental que aplicamos produce una disminución del número de células, corremos el riesgo de no valorar justamente la incidencia de muerte celular fisiológica que en estos núcleos se puede producir.

No es el tema -el de la muerte celular- uno de nuestra especialización ni al que este trabajo esté enfocado, sino, más bien, a la aportación de cifras medias de población celular que en cada núcleo ocurren, en tres fases evolutivas diferentes muy concretas; se trata de una simple aportación que puede ser tenida en cuenta para una investigación más profunda y especializada.

De todas formas, digamos que la existencia de la muerte celular fisiológica es un tema clásico (ERNS, 1924) al que se volvió la atención muchos años después (GLUCRSMANN, 1951) para seguir siendo de interés en el ámbito internacional (PEXIEDER, 1981) y nacional (OJEDA y HURLE, 1981). Pexieder nos dice que "serán necesarias futuras investigaciones para analizar la integración del fenómeno de la muerte celular con otros mecanismos de desa-

rollo". Con la sola intención de colaborar señalando otro punto donde este fenómeno suceda, presentamos esta nueva comunicación.

El fenómeno de la muerte celular fisiológica (apoptosis; KERR y cols., 1972) en el sistema nervioso es uno que se sospecha desde los tiempos de CAJAL (1928) pensando que aquellas neuronas que no logran establecer conexiones apropiadas, degeneran, pero hubo que esperar muchos años para que este fenómeno fisiológico tan aparentemente contradictorio (un organismo en formación que destruye el propio material formado) fuera sistematizado.

Esta sistematización se debe, entre otros, a GLUCKSMANN (1951) que diferenció el proceso en tres tipos de justificación: 1. Proceso de muerte celular filogenética que se produce cuando se trata de eliminar órganos o estructuras que fueron característicos de un período de desarrollo determinado. Se trata de estructuras vestigiales que aparecen en el desarrollo humano y que se justifican primeramente por el carácter de vertebrado que es superado más tarde por el carácter humano específico. Mientras que en la metamorfosis de los anuros es más claro este proceso de la desaparición de branquias y cola, en el hombre se puede poner por ejemplo la desaparición del pronefros.

2. El proceso fisiológico de muerte celular morfogénica es otro a considerar ya que el perfeccionamiento morfológico de los segmentos embrionario-fetales se hace a base del juego equilibrado proliferación/degeneración lo mismo que un escultor perfila su escultura de barro con el continuo poner/quitar de este material en su obra. Puede ser un ejemplo la delimitación de los dedos a partir de la placa digital (FERNANDEZ TERAN y HURLE, 1984).

3. El proceso de muerte celular histogénica, es el más característico dentro del desarrollo del S.N. y es determinante en la diferenciación de órganos y tejidos. A este pertenece nuestro hallazgo que tiene, sin embargo, características especiales, dado que el proceso de muerte celular de la retina, por ejemplo, se produce en un período muy precóz (estadios HH2 a HH 25) en el pollo raza White Leghorn que es el que estamos utilizando nosotros para el presente trabajo (CUADROS, 1986). Digamos ya para zanjar esta cuestión que es obvio que el proceso histogénico del sistema nervioso llega más allá del nacimiento y mientras hay procesos histoformadores que han de darse en fases precoces como los citados de histogénesis de retina y diferenciación de los primitivos dedos, otros más complicados como el que nosotros estamos estudiando de adquisición

definitiva de la forma y estructura de los núcleos de los nervios craneales que resultan muy influidos por la propia función ha de permanecer largo tiempo y no se podrá perfilar hasta la instauración de la función plena en la época perinatal.

Por otra parte se trata de un fenómeno paralelo que puede verse en otros procesos de más fácil observación como la desaparición de las células de Purkinje del cerebelo fenómeno también propio de este período perinatal, cuya densidad se ve disminuir ostensiblemente desde un reguero con células apelotonadas hasta una hilera ordenada de células distanciadas entre sí ordenadamente y equidistantemente.

Obviamente se puede deducir que siendo el sistema nervioso una complicada estructura que tarda mucho tiempo en desarrollarse plenamente, los fenómenos de muerte fisiológica celular se producen en él permanentemente participando en aquellos procesos en cada momento más significativos o activos: la final estructuración de los núcleos de los nervios craneales, debe ser uno de los procesos más tardíos porque significa la depuración de sus compromisos funcionales.

En lo que se refiere a una búsqueda bibliográfica que nos imponga en el concreto hecho estructural de

este complejo nuclear comprobamos que los libros clásicos de autores como RAMON Y CAJAL, (1908); CRAIGIE, (1928) y KAPPERS, (1936) no han sido superados, aunque otros más recientes hayan de ser también consultados en cuanto que ofrecen aproximaciones distintas al tema (ROMANOFF, 1960., PEARSON, 1972., KUHLEMBECK, 1975 y YOUNGREN, 1978). Se evidencia, sin embargo, una honda disparidad de criterios y, sobre todo, una falta de concreción de los hallazgos que nos impide llegar a conclusiones sin una aproximación personal al tema con nuestro propio material y con nuestros criterios.

Los núcleos estatoacústicos son representativos de un grupo nuclear más extenso de núcleos bulbares protuberanciales vecinos por lo que los hallazgos experimentales que un día tengamos son -sólo aplicados de una manera prudente- índices de una afectación general de esa encrucijada tan importante y rica como el tronco del encéfalo. Su gran personalidad morfológica y funcional es otro aliado que añadir porque podemos encuadrar mejor nuestro trabajo en el que han realizado autores como LORENTE DE NO (1933), OSSEN (1969) y MOORE (1979) entre otros.

Los núcleos estatoacústicos tienen importancia primordial en las aves; son bien conocidas sus capacidades para permanecer muchas horas en equilibrio sobre una pata

así como su agudeza visual y auditiva que les permite interesantes relaciones sociales y de caza a distancias inverosímiles.

Todas estas circunstancias, con el atractivo de la complejidad de sus componentes, nos lleva definitivamente a presentar una primera introducción al estudio de estos núcleos que nos va a permitir utilizarlos en el futuro preferencialmente para nuestras experiencias. podremos analizar los efectos lesionales y hacer con exactitud la relación causa-efecto entre ellos y los déficit de conducta que más tarde analizamos en nuestro laboratorio de psicología experimental.

III. MATERIAL Y METODOS

1. LABORATORIO

Para nuestro trabajo hemos utilizado como animal de experimentación al Gallus Domesticus, en edades comprendidas entre el 16º día de su incubación y el 7º después de la eclosión. Hemos elegido estos días por centrar el período de experimentación en dicha eclosión para ver como inciden las circunstancias del nacimiento en el desarrollo de los núcleos troncoencéfalos. La raza de estos pollos es la Leghorn (Shaver Starcross-288) y la procedencia de los huevos fecundados ha sido de una granja comercial. El peso medio de los huevos utilizados ha sido de 49'573 gramos.

Los huevos se han incubado en incubadoras con ventilación forzada a una temperatura de 37'8°C y una humedad relativa del 60-70% a partir del 14 día de incubación (estas han sido las instrucciones del fabricante de las incubadoras).

Se ha realizado una incubación de 190 huevos, los cuales han sido examinados a partir del 7º día de incubación con una lámpara de luz ultravioleta con el objeto de retirar tanto los que no estaban fecundados como los abortados.

Antes de realizar el sacrificio de los embriones para nuestras experiencias se volvían a revisar con la lámpara de luz ultravioleta para asegurarnos de que los embriones seguían vivos.

Los ejemplares estudiados han sido un total de 37 y se han sacrificado en tres momentos o fases diferentes:

en el período de 16 días de incubación han sido sacrificados 15 embriones; en el día de la eclosión 12 ejemplares, y en el 7º día después de la eclosión han sido sacrificados 10 pollitos.

Tanto el sacrificio de embriones como el de pollitos recién nacidos se ha efectuado de la forma menos

violenta posible, con el fin de evitar lesiones traumáticas que pudiesen alterar el encéfalo y sus núcleos, objeto de nuestro estudio. La experiencia nos demuestra que todas las precauciones son indispensables pues cualquier traumatismo en el sacrificio conduce a lesiones no deseadas por nosotros puesto que dificultarían el posterior análisis de las muestras.

El método que hemos seguido para evitar en lo posible el traumatismo ha sido, abrir una ventana en la cascara del huevo y tras comprobar que el embrión estaba vivo, hemos introducido por la misma 1 cc. aproximadamente de solución fijadora (formol neutro al 10% PH-7) previamente calentado a la temperatura de 37°C. Esta, depositada sobre el alantocorion difundiría hacia los vasos alantoides y por ellos viajaría hacia el embrión, ocasionándole la fijación y muerte. Los resultados obtenidos por este procedimiento han sido buenos.

Una vez muertos los embriones, se han sacado del huevo e inmediatamente se le han extraído sus encéfalos (ya prefijados).

En cuanto al método seguido para el sacrificio de los pollitos en el día de su eclosión y en el día 7º después de su eclosión ha sido el siguiente: se han introdu

cido los animales junto con una torunda de algodón embebida en éter, en una campana de cristal totalmente aislada del medio ambiente; más tarde estando ya anestesiado, se la ha perfundido levantando la quilla para después introducir muy lentamente, casi gota a gota, una cantidad aproximada de 0'5 cc. de formol neutro al 10%, Ph-7, directamente en el ventrículo izquierdo consiguiéndose así una muerte sin traumatismos y sin violencia, a la vez que una fijación inmediata.

Los resultados obtenidos por este procedimiento han sido bastante buenos puesto que la extracción se ha facilitado en gran medida.

Tanto a los embriones como a los pollitos se les han extraído inmediatamente los encéfalos, y médulas (estas últimas en su mayor parte) siendo las piezas extraídas fijadas en solución tamponada al 10% Ph-7, permaneciendo en dicha solución un período mínimo de 10 días para las más grandes.

Después de transcurrido el tiempo de fijación antes citado, las piezas han sido sometidas a un proceso ya clásico, de inclusión en parafina (nosotros hemos utilizado un sustitutivo de ésta llamado "Paraplast") posteriormente a la inclusión, las piezas han sido cortadas en secciones seriadas de 7 micras de espesor en un microtomo

eléctrico, casa LEIZT. Una vez montados y desparafinados los cortes, fueron teñidos por los métodos de NISSL (Cresil Fast Violet) modificado con tionina acética, y por el método de KLÜVER BARRERA (1954), (Luxol Fast Blue). El primer método lo hemos elegido porque con él se evidencian bien todos los núcleos neuronales, el segundo porque además de evidenciar los núcleos celulares tiñe claramente las fibras de mielina que adquieren con él un color azulado el cual contrasta con el color violeta que toman los núcleos.

Después de teñidos los cortes, se han montado en DEPEX quedando así la muestra preparada para su posterior estudio morfológico.

Hemos de aclarar que evidentemente y en relación con la apoptosis, que nuestro trabajo no ha sido dirigido a su análisis, por lo que no se han utilizado los procedimientos adecuados en este caso, de montaje, inclusión, cortado y teñido que ha de hacerse con mucha más rigurosidad que para una revisión como la que hacemos que no tiene carácter citológico en sí aunque las células se estudien en sus características de número, forma y tamaño. La utilización de cortes histológicos de 7 micras, y las tinciones generales de Klüver-Barrera con la clásica de Nissl no nos ha permitido entrar en el estudio o búsqueda de restos

celulares, macrófagos, etc. propios de la apoptosis que sólo pueden verse por la utilización de cortes semifinos y técnicas de tinción adecuadas como la ya clásica de Feulgen, tionina alcohólica (CALVENTE, 1985), impregnación argéntica (RAGER y cols. 1979), histoquímicas (NAMBA y cols., 1983) y con el apoyo de la ultramicroscopía, no absolutamente necesario pero muy conveniente en un trabajo definitivo.

Por estas razones nuestra aportación a la muerte celular fisiológica se basa en un conteo de la población celular de los núcleos en estudio y la observación del comportamiento evolutivo de las cifras estadísticamente obtenidas.

2. MORFOMETRIA CELULAR.

Se obtuvo un material fotográfico de, aproximadamente 750 fotografías ampliadas de los diferentes cortes en los que se observaban con bastante precisión los núcleos celulares, requisito indispensable para nuestro objetivo y para el procesamiento posterior por medio del sistema de análisis de imágenes, dicho análisis fué realizado en un Sistema de Análisis KONTRON-IBAS 2000.

FASES DEL PROCESO MORFOMETRICO.

1ª Adquisición de imágenes.

Utilizamos para ello la cámara de televisión

del sistema de análisis de imágenes seleccionando los campos de estudio que nos interesaban los cuales, posteriormente, se digitalizaron por medio de dicho sistema. El proceso de digitalización consiste en que una vez obtenida la imagen de vídeo de la cámara de televisión se almacena dicha imagen, en la memoria del ordenador previo proceso de cuantificación numérica. La imagen global se muestreó en 512 puntos horizontales por 512 puntos verticales, y, a cada nivel de gris o intensidad de luz se le asignó un valor numérico, dicho valor numérico osciló entre el valor 0 y el valor 255, siendo el valor 0 asignado al color negro y el valor 255 asignado al color blanco. Toda esta información constituye lo que es la imagen digitalizada para el ordenador.

2ª Fase de contraste.

A la imagen ya digitalizada, hubo que mejorarle para su perfecto estudio la relación entre blanco y negro normalizando así el equilibrio de blanco y negro que se encontraba en las diferentes imágenes. A tal fin al color negro "mínimo" que se encontró se volvió a asignar el valor 0 y al color blanco "máximo" el valor 255.

3ª Fase de definición de contornos.

Mediante la generación de un umbral de gris

para las estructuras deseadas, en nuestro caso las neuronas, se obtuvieron nuevas imágenes en las que solo se representaban los elementos que tenían un nivel de gris superior a dicho umbral, de tal modo que se consiguió separar cada neurona del resto de la glía.

4ª Fase de separación de estructuras.

Puesto que la densidad de algunos puntos era muy alta, se obtuvieron muchas estructuras neuronales conexiadas unas a otras por lo que utilizamos el propio sistema digitalizador para crear contornos "artificiales" entre las diferentes neuronas reconstruyendo los contornos que estaban borrosos o mal definidos, quedando así perfectamente delimitada una neurona del resto de las que la rodeaban.

5ª. Binarización de la imagen.

Esta fase es un paso previo y fundamental a la del proceso morfométrico propiamente dicho ya que este proceso necesita realizar los cálculos sobre estructuras de contornos bien aislados y bien definidos al contrario de las imágenes que contienen valores en gris, que son las obtenidas en los procesos anteriores.

La imagen binaria consta para cada punto de la imagen con solo dos valores, que son, el valor 0 para

el negro y el valor 1 para el blanco no existiendo valores intermedios, de tal modo que nos aparece un fondo negro y la neurona en blanco. Para la mejor y perfecta identificación de las neuronas y para no dar lugar a confusión entre una u otra estructura celular se colorearon con valores al azar de tal modo que las neuronas que en la fase anterior se nos habían "escapado" en su separación, aparecían coloreadas con el mismo tono volviendo así a revisar la integridad de cada elemento.

6ª a. Morfometría en el número de células.

De forma automática se calculó el número de células mediante el conteo de estructuras presentes en cada imagen calculándose todos los conteos procedentes de cada uno de los núcleos cocleares y vestibulares para cada uno de los ejemplares estudiados.

6ª b. Morfometría en la medida del diámetro de células.

Para la medida de diámetros se procedió al uso del parámetro de cálculo de diámetro máximo en cada una de las estructuras que fueron de veinte neuronas escogidas al azar en cada uno de los núcleos estudiados siendo el total de neuronas medidas de 2400 para el grupo de ejemplares del día 16 de incubación, de 1920 para el grupo de pollitos en el día de su eclosión y de 1600 para el grupo

de los de 7 días post-eclosión. Este parámetro se estudió sobre la imagen binaria previamente definida al igual que en el método anterior.

7ª. Fase de cálculo de los datos.

Todas las medidas que se habían realizado en unidades de pantalla se convirtieron en unidades de micras.

Dado que el número de cortes estudiados y analizados fue de un corte por cada ocho se procedió a la interpolación de los cortes intermedios por medio de una simple multiplicación por 8 que eran los cortes no procesados. A todos los datos así obtenidos se le calcularon los parámetros básicos de estadística de media, varianza y desviación típica (este cálculo se hizo para la morfometría en el número de células).

A los datos obtenidos para la medida de diámetros también se les ha hallado los correspondientes parámetros de estadística básicos, de media, varianza y desviación típica.

8ª Fase de representación de datos .

Todos los datos obtenidos en impresora, para cada fase se han representado en las gráficas adjuntas.

3. RECONSTRUCCION TRIDIMENSIONAL

La técnica de observación óptica empleada en el examen de los cortes de los núcleos objeto de nuestro estudio adolece clásicamente de una intrínseca limitación al proporcionarnos sólo información plana acerca de las estructuras.

Una visión más aproximada a la realidad nos la facilitan las técnicas de reconstrucción estructural basadas en la evaluación de una serie de secciones.

De una parte, hemos utilizado el procedimiento clásico al que estamos más habituados en el Instituto como es la reconstrucción planimétrica con valoración de extensión, forma y valoración de las secciones sobre papel milimétrico y la unión aleatoria de sus puntos y perfiles modelo

de reconstrucción útil, sin duda, pero laborioso y necesitado de un realizador imaginativo y con dotes elementales de dibujante. Una técnica complementaria y mucho más fiel es la reconstrucción estereométrica de Born, con láminas de cera, de aplicación en formas abigarradas de difícil interpretación o cuando se exija una fidelidad absoluta en las medidas.

Esta última técnica no ha sido realizada en esta ocasión por creer que poseemos otro procedimiento más moderno e incluso más fiel por automático, como es la reconstrucción por ordenador. Esta última técnica la hemos realizado utilizando grandes ordenadores, capaces de memorizar multitud de datos planimétricos seriados así como su posterior reconstrucción y manipulación.

El proceso de reconstrucción tridimensional ha precisado del concurso de complejos programas capaces de:

- a) Delinear las diferentes estructuras seriadas.
- b) Reconstruir su espacio, gráficamente, a partir de datos relacionados con el diámetro del corte, grosor y distancia del observador.
- c) Manipulación de dicho espacio con procesos de:

- Aumento
- Rotación

- Giro

- Eliminación de líneas ocultas.

Para nuestro trabajo pues, se ha utilizado un sistema de proceso y análisis de imágenes mediante ordenador (el que hemos usado es de la marca KONTRON-IBAS 2000). La introducción de los cortes seriados en el ordenador ha hecho preciso perfilar los contornos de los cortes de los núcleos estudiados gracias a la utilización de un sistema de cámara clara sobre papel. Seguidamente estos perfiles se introdujeron mediante un tablero digitalizador convirtiéndose así en coordenadas numéricas para el ordenador, y almacenándose en el sistema de memoria del mismo.

Posteriormente se revisaron los contornos y la continuidad de cada corte y núcleo en una visión ampliada parcialmente, obteniéndose así la secuencia seriada de cada ejemplar estudiado. A continuación se hicieron diferentes proyecciones con distintos puntos de vista y aproximaciones, para lo que fue necesaria la utilización de procesos de aumento, rotación y giro de las coordenadas iniciales, así como posteriormente el empleo de algoritmos de representación con líneas ocultas para obtener una visión más realista del modelo procesado.

Esta sucinta descripción del proceso de reconstrucción tridimensional aplicado, se subdivide en una serie

de fases que a continuación exponemos con mayor detalle:

1ª Fase de introducción de coordenadas.

Fue necesaria, en primer lugar, la definición de un eje de referencia que se mantuviese fijo para todos los cortes introducidos, así como la definición de la escala del corte y el tamaño real utilizado.

Los cortes de cada ejemplar se introdujeron sucesivamente desde el corte más caudal hasta el más craneal. El número de cortes introducidos para el ejemplar de 16 días de incubación fue de 11 en el ejemplar del día de la eclosión fueron 13 cortes y finalmente, en el del 7º día posteclosión fue de 17 cortes.

En cada uno de los cortes, a su vez, se introdujeron las secciones de los núcleos correspondientes, generando, a través de estos cortes las coordenadas numéricas que fueron almacenadas en ficheros de datos mediante el sistema informático. Estos ficheros de datos estaban estructurados de igual forma que se realizó la introducción de datos (por ejemplar, por corte y por núcleo presente).

2ª Fase de proceso de transformación.

Utilizando los recursos informáticos se trataron los ficheros obtenidos en la fase anterior para la generación de proyecciones tridimensionales a partir de los cortes seriados. Se procedió al cálculo de nuevos ficheros

de datos en los que las coordenadas espaciales originales se multiplicaron por las matrices de transformación correspondientes a diferentes puntos de vista (para ello se definieron puntos de vista a diferentes distancias y ángulos de visión). La definición de los puntos de vista y perspectivas fueron precisas para la mejor visualización de los núcleos en función de su posición. Los ángulos de visión utilizados fueron de 30 grados de rotación y de 30 grados de inclinación para las perspectivas de utilización normal (figs. de la 5 a la 10 en Resultados). Igualmente se utilizó una perspectiva superior (fig. 11).

3ª Fase de representación tridimensional.

Finalmente se visualizaron los diferentes ficheros previamente calculados así como la representación mediante impresora de las distintas perspectivas. Se definieron diferentes formatos de ampliación y se utilizó un proceso para calcular líneas visibles e invisibles según la perspectiva utilizada.

De todas las diferentes perspectivas y variantes se hicieron reproducciones en papel dando lugar a las gráficas que se presentan. A tal fin se utilizó una impresora matricial de líneas que reproduce punto a punto la imagen obtenida en la pantalla del ordenador.

Más tarde fueron representados y ampliados a

escala en la forma convencional tal y como se muestra en el capítulo de resultados.

4. MÉTODOS ESTADÍSTICOS.

La fundamentación teórica de los métodos estadísticos puede verse en MARTIN ANDRES y cols.(1986).

4.1. ANÁLISIS DE LA VARIANZA DE UNA VIA (ANOVA I).

a) Datos y cálculos intermedios.

Dadas r muestras aleatorias e independientes, de tamaños cualesquiera, obtenidas de r poblaciones Normales, de medias, $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_r$ y varianzas σ^2 iguales, notemos por n_i, x_i y s_i^2 a los tamaños medias y varianzas muestrales respectivas.

Los datos se analizan en el formato de la tabla siguiente:

Datos x	n_i	F_i	\bar{x}_i	
Muestra nº 1	n_1	F_1	\bar{x}_1	F_i = suma de las observaciones de la muestra i.
Muestra nº 2	n_2	F_2	\bar{x}_2	
.....	$\bar{x}_i = F_i/n_i$
.....	
Muestra nº r	n_r	F_r	\bar{x}_r	$N = n_i$
Totales	N	T	$R = \frac{T^2}{N}$	$T = \sum F_i$ = suma de todas las observaciones.

b) Tabla de Analisis de la Varianza.

Notemos por s.c., la suma de cuadrados, que en la columna m.c. se alude a las medias cuadradas, refiriéndose a las estimaciones de la varianza obtenidas por división de cada s.c., por sus correspondientes grados de libertad.

Fuente	g.l.	s.c.	m.c.	Test
Entre tratamien <u>tos.</u>	r-1	$s.c.E = \left\{ \frac{F_i^2}{n_i} - R \right.$	$s_E^2 = \frac{s.c.E}{r-1}$	$F_{exp} = \frac{s_E^2}{s_D^2}$
Dentro de trata <u>mientos = Error</u>	N-r	s.c.D=s.c.T-s.c.E	$s_D^2 = \frac{s.c.D}{N-r}$	$F_{\alpha}(r-1;N-r)$ de Snedecor
Total	N-1	s.c.T=($\sum x^2$)-R	CONCLUSION	α

En donde $\sum x^2$ es la suma de los cuadrados de todas las observaciones.

La conclusión del test:

Si $F_{exp} \leq F_{\alpha}(r-1;N-r)$ se acepta H_0 .

Si $F_{exp} > F_{\alpha}(r-1;N-r)$ se rechaza H_0 , con un error α .

4.2. TEST DE COMPARACION DE TODAS LAS MEDIAS POR PAREJAS (Método de Newman y Keuls).

Denominemos s^2 a la varianza "dentro", por f a sus grados de libertad y por r, al número de medias que van a compararse.

Se ordenan las r medias, \bar{x}_i , de menor a mayor, comparando la más grande con la más pequeña (1ª etapa).

Después se toman los dos grupos de $k = r - 1$ medias consecutivas (primera y penúltima; segunda y última), comparando los dos extremos de cada una de ellas, (segunda etapa). Dentro de cada uno de los dos grupos anteriores, hay otros dos grupos con $k = r - 2$ medias, se comparan sus extremos, etc... (3ª etapa y sucesivas).

Cuando dos medias no son significativas, todo su grupo es declarado igual, no interviniendo en los pasos posteriores y sí en caso contrario.

El proceso finaliza, cuando no quedan grupos significativos o éstos están formados por solo dos medias. Para efectuar las comparaciones indicadas anteriormente se contrasta:

$$t_{\text{exp}} = \frac{|\bar{x}_i - \bar{x}_j|}{\sqrt{s_D^2 \left(\frac{1}{n_i} + \frac{1}{n_j} \right)}} \quad \text{con una } t_{\alpha}(f, k) \text{ de Bonferroni, cuando los tamaños } n_i \text{ no son todos iguales.}$$

Cuando los tamaños son todos iguales, digamos n , comparar:

$$t_{\text{exp}} = \frac{|\bar{x}_i - \bar{x}_j|}{\sqrt{2s^2/n}} \quad \text{con un } t(f, k) \text{ en la distribución de Tukey.}$$

La conclusión final del test:

Si $t_{exp} \leq t_{\alpha}(f,k)$ se acepta H_0 .

Si $t_{exp} > t_{\alpha}(f,k)$ se rechaza H_0 , con un error global α para el conjunto de todas las comparaciones hechas.

4.5. TEST "A PRIORI".

La comparación se establece entre dos grupos de medias, contrastando:

$$F_{exp} = \frac{(\sum a_i \bar{x}_i)^2 / \sum (a_i^2 / n_i)}{S_D^2}$$

donde los coeficientes a_i son positivos para el primer grupo y negativos para el segundo, cumpliendo además

$$\sum a_i = 0.$$

Esta cantidad experimental se contrasta con una F_{α} de Snedecor con (1; f) grados de libertad, indicando el resultado diferencias significativas o no entre los dos grupos de medias.

IV. RESULTADOS

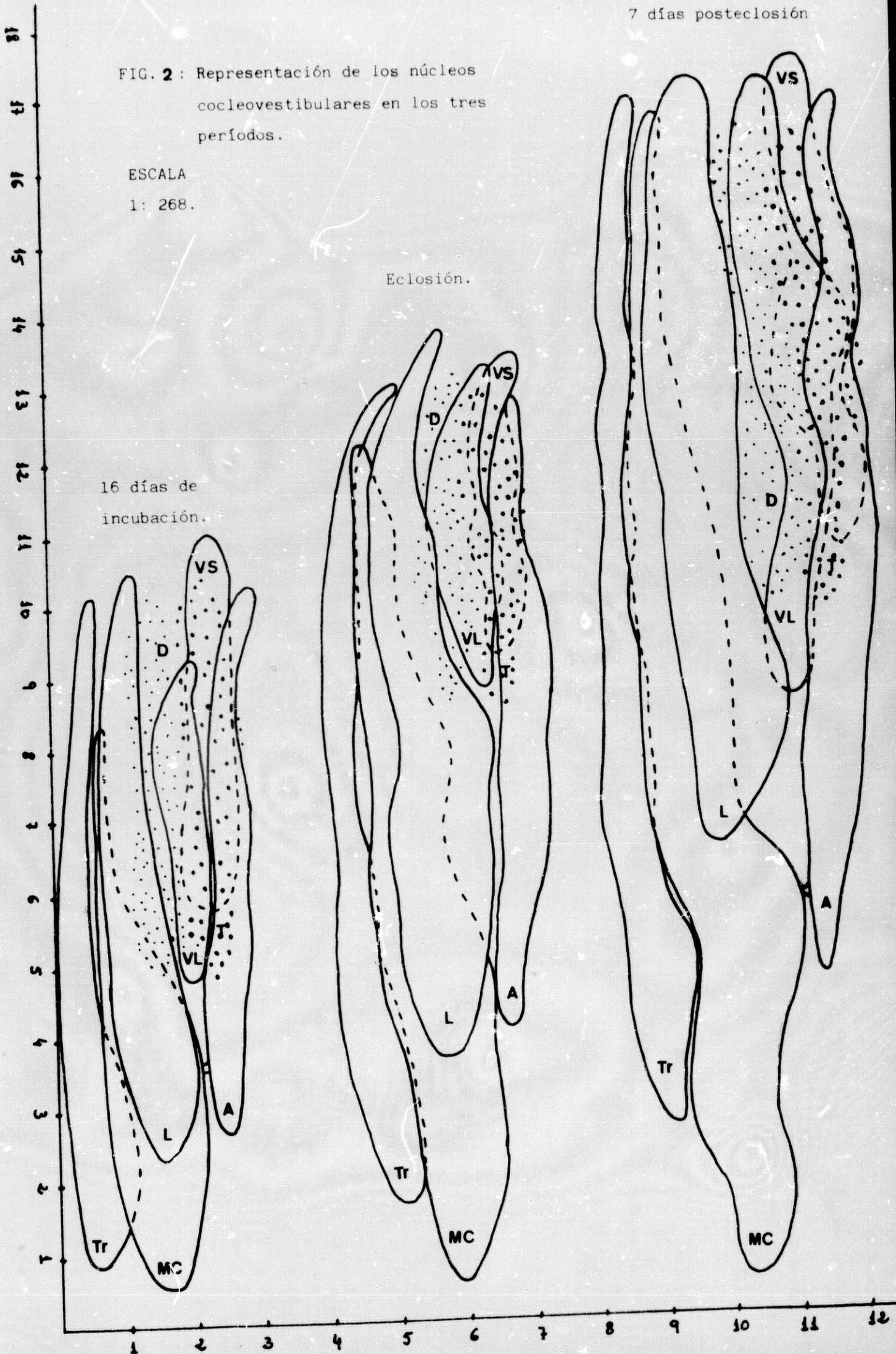
1. ANÁLISIS MORFOLÓGICO.

En este apartado hemos tratado de ofrecer una visión de conjunto de los grupos neuronales que constituyen los núcleos del VIII par en el Gallus Domesticus. Para su representación gráfica hemos utilizados dos tipos de técnicas, la convencional (Fig. 2, 3 y 4) y la de reconstrucción tridimensional (fig. de la 5 a la 11). Las primeras permiten una descripción muy aproximada a la realidad que se complementa con las obtenidas a través del dibujo automatizado pues éstas, reproducen una sucesión de secciones muy expresivas de la forma de todos y cada uno de los núcleos.

7 días posteclosión

FIG. 2: Representación de los núcleos cocleovestibulares en los tres períodos.

ESCALA
1: 268.



POLL01

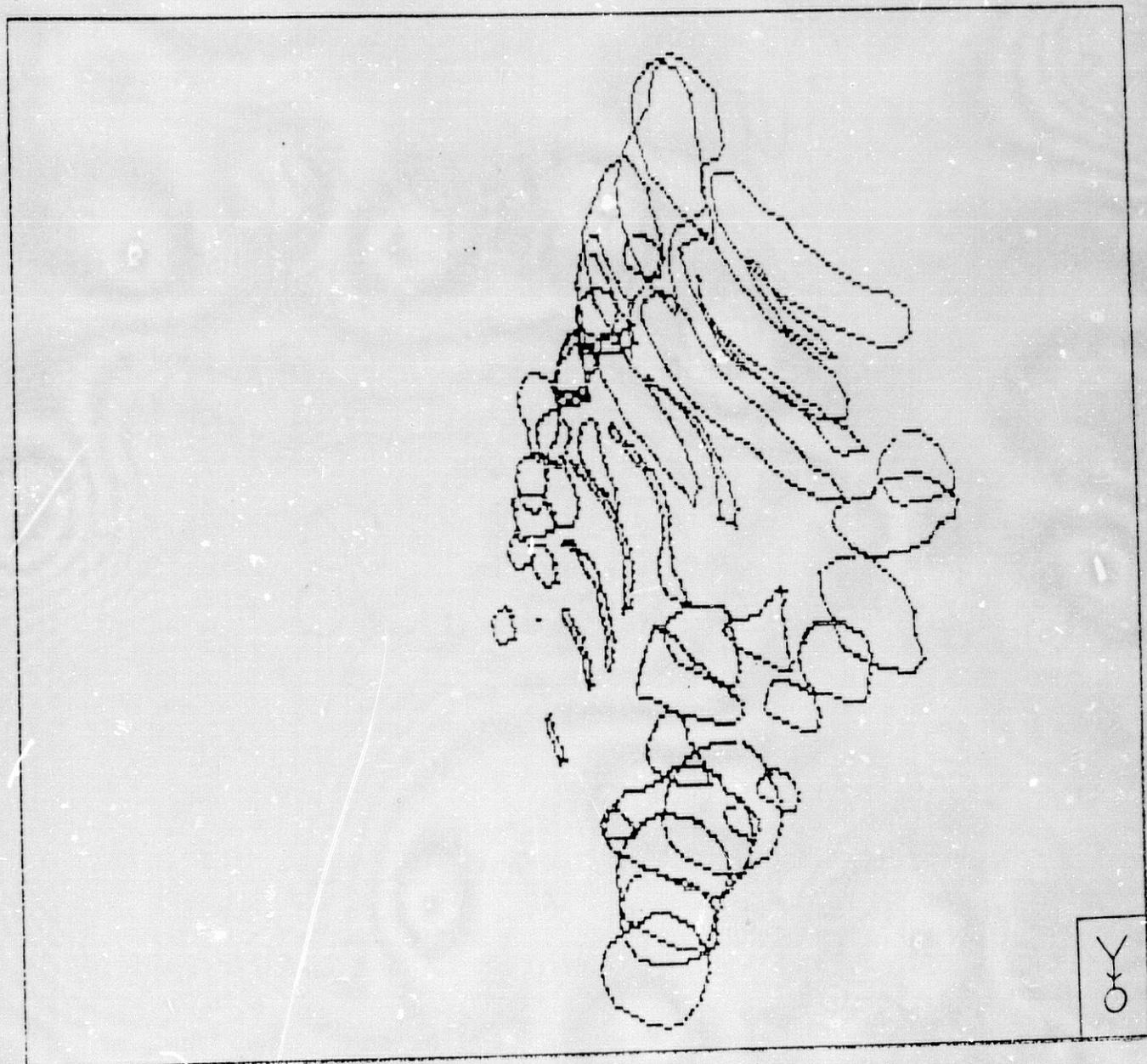


FIG. 5: Visión tridimensional a 30° de rotación y 30° de inclinación de los núcleos cocleo-vestibulares en un embrión de 16 días con representación de líneas ocultas.

POLLO1

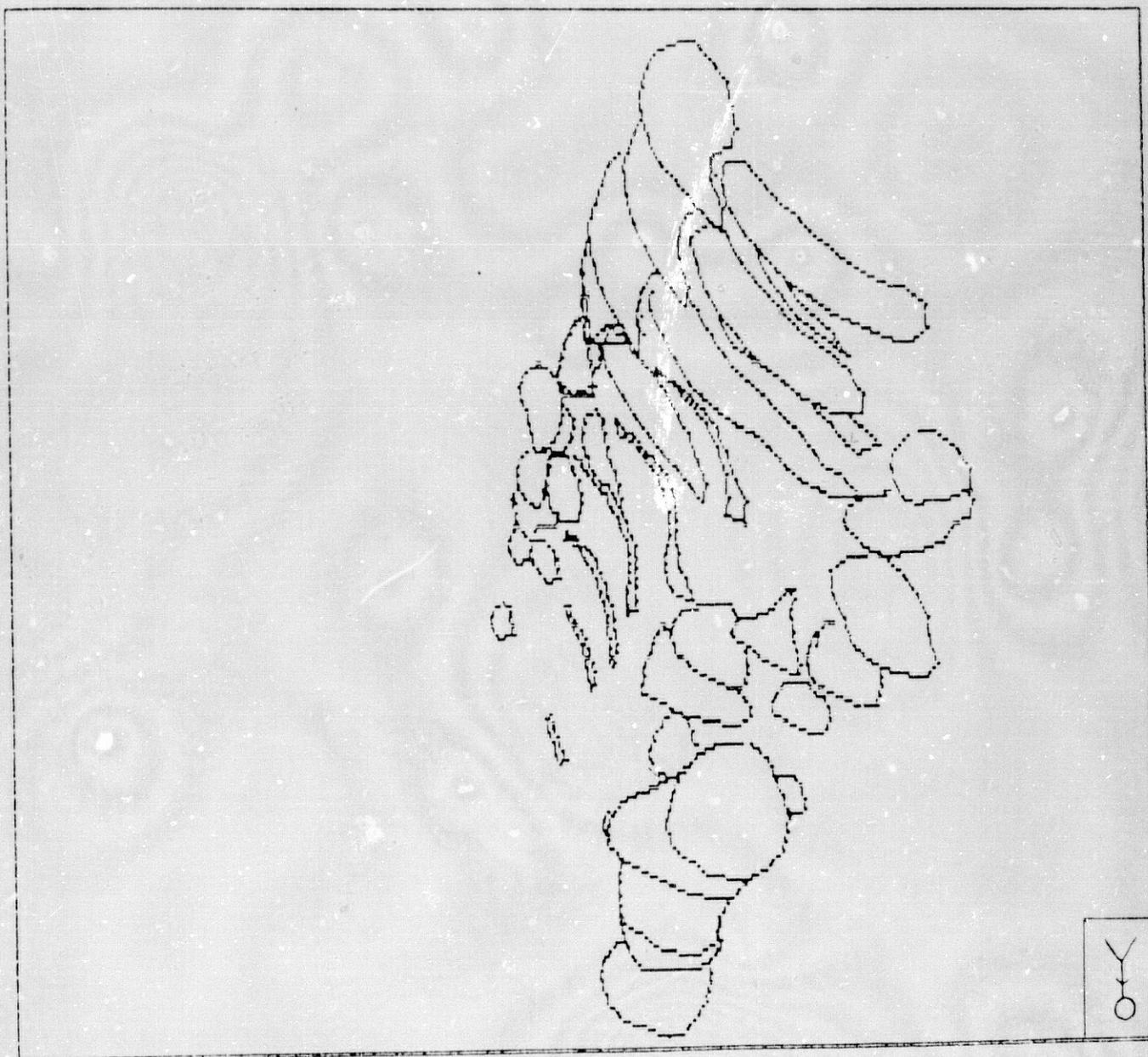


FIG. 6: Visión tridimensional a 30° de rotación y 30° de inclinación de los núcleos cocleovestibulares en un embrión de 16 días. Se han eliminado las líneas ocultas.

POLL03

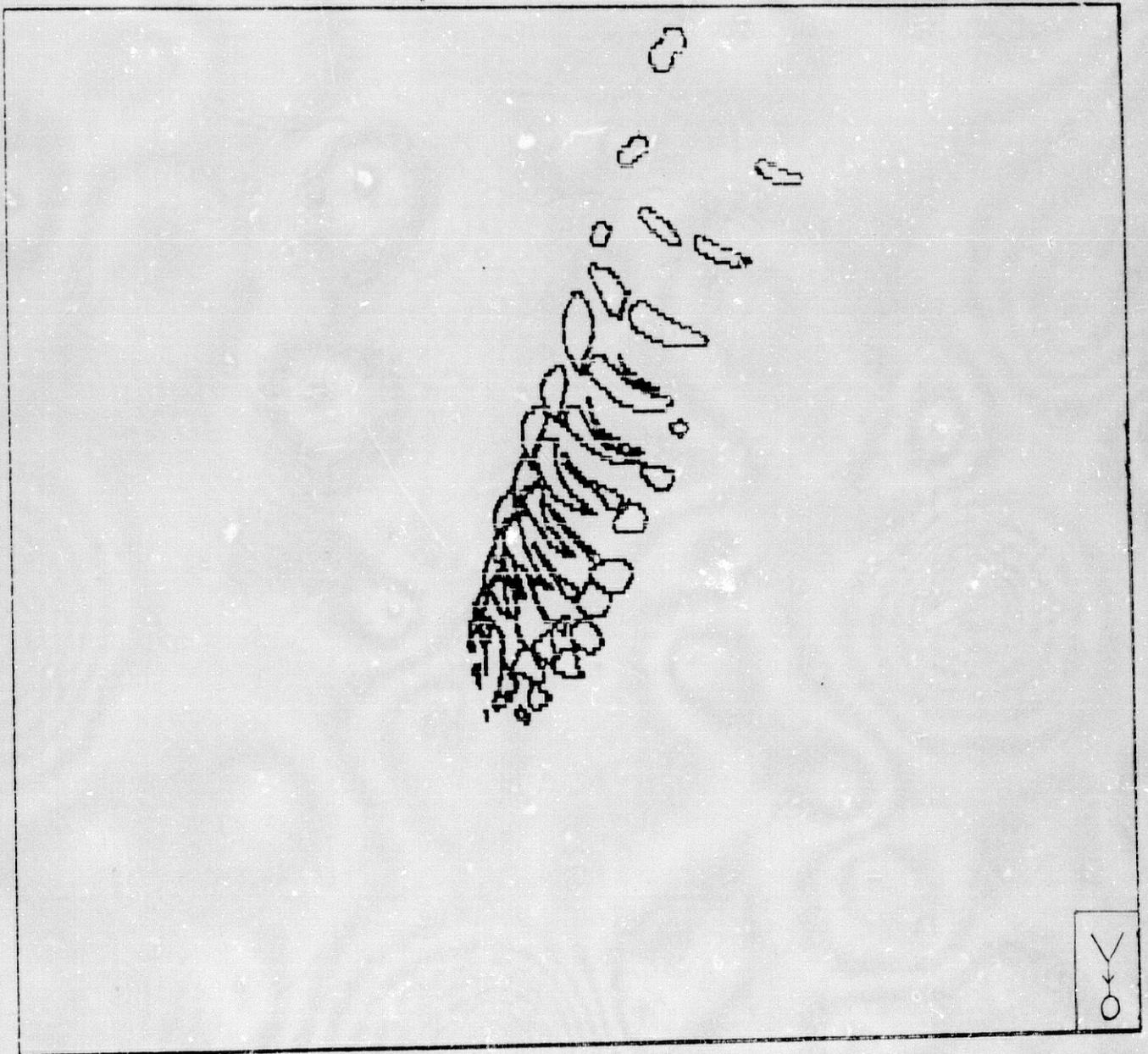


FIG. 7: Perspectiva tridimensional de los núcleos co-
cleo-vestibulares de un ejemplar en el día de
la eclosión en una visión panorámica.
Rotación 30°. Inclinación 30°.

P0LL03

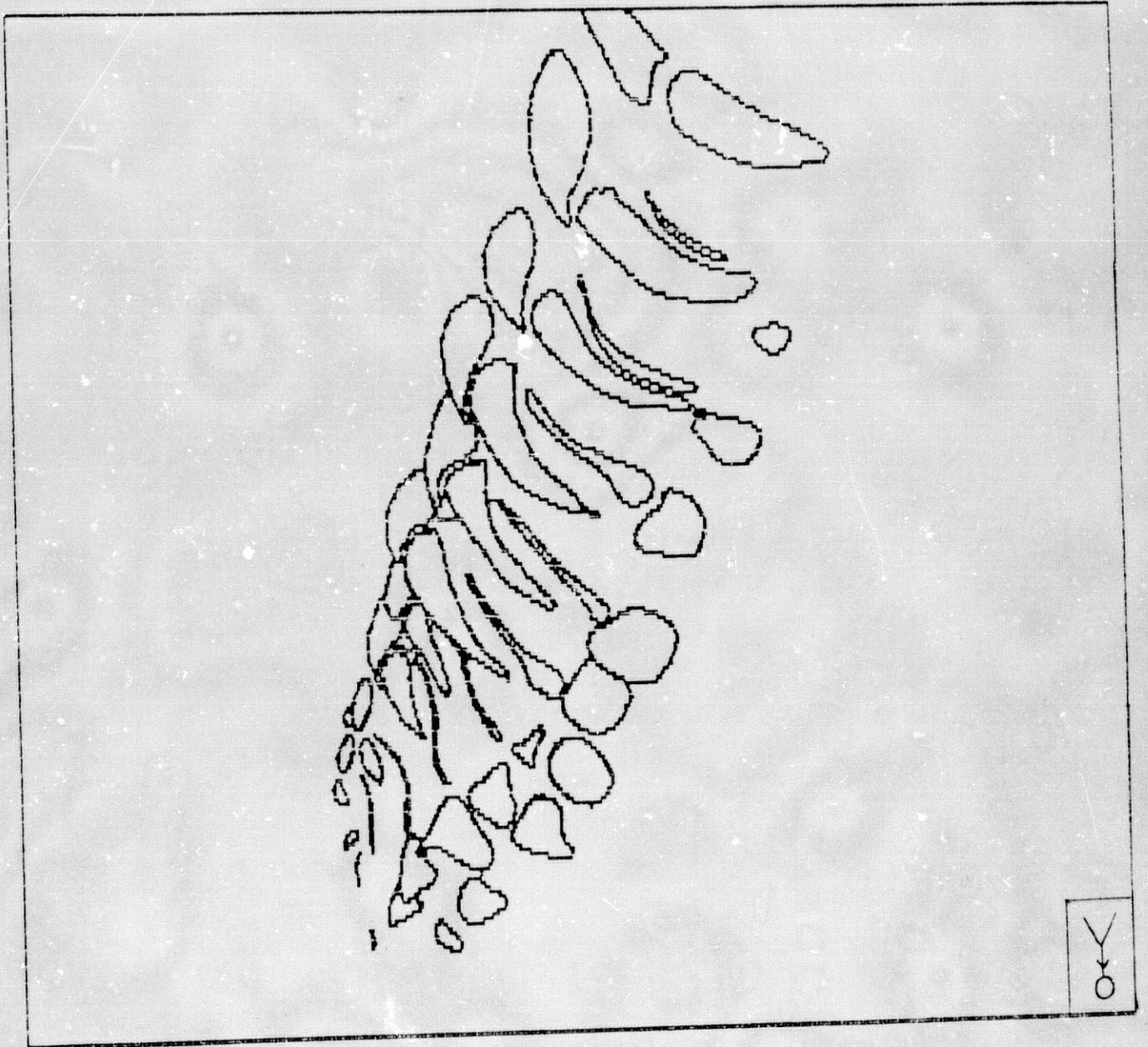


FIG. 8: Detalle de la anterior. Representación tridimensional parcial. Rotación 30°. Inclinación 30°.

POLLOZ MOD

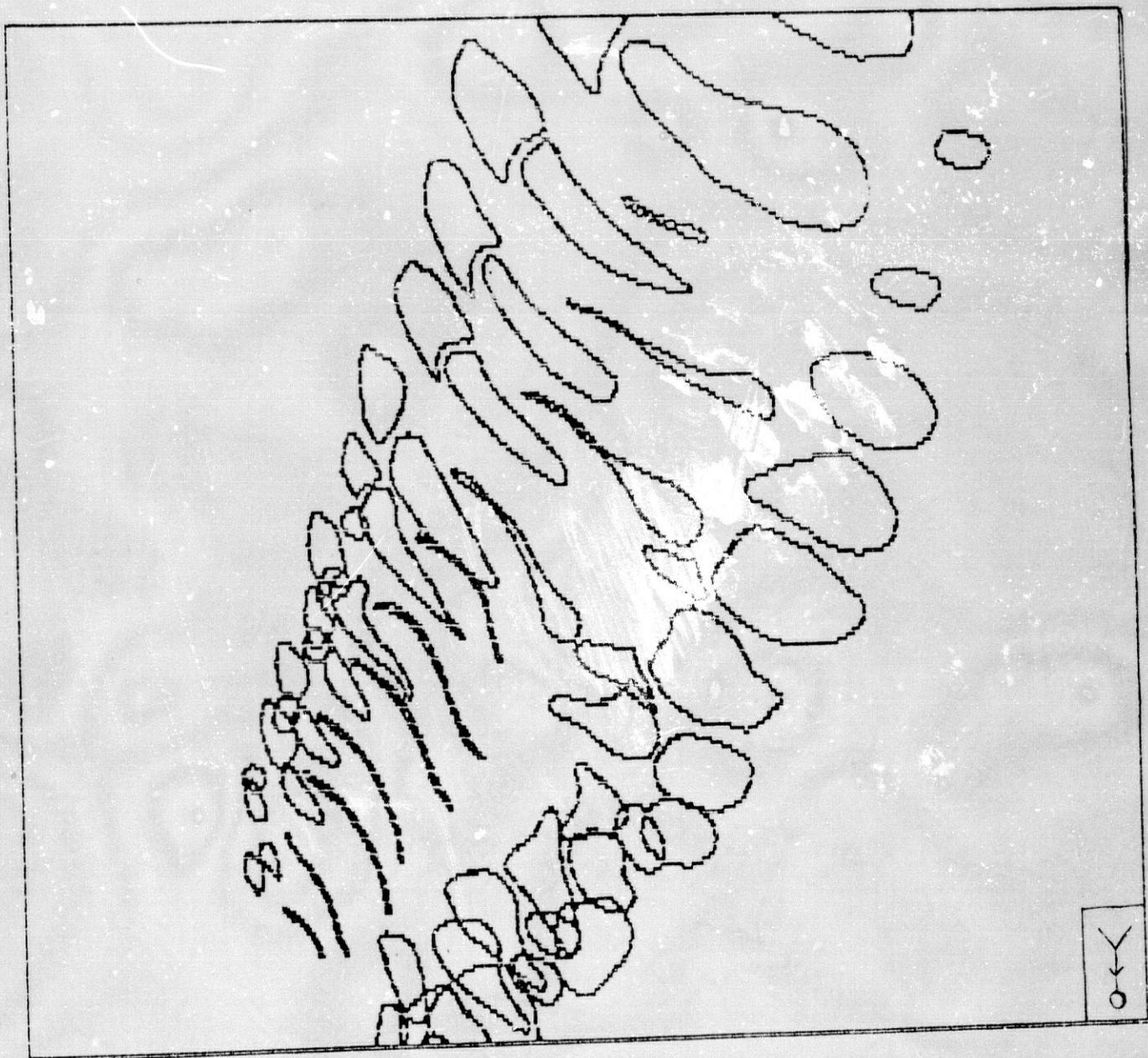


FIG. 9: Perspectiva en visión tridimensional con representación de líneas ocultas de los núcleos cleo-vestibulares en un ejemplar de 7 días. Rotación 30°. Inclinación 30°.

POLLO2 MOD

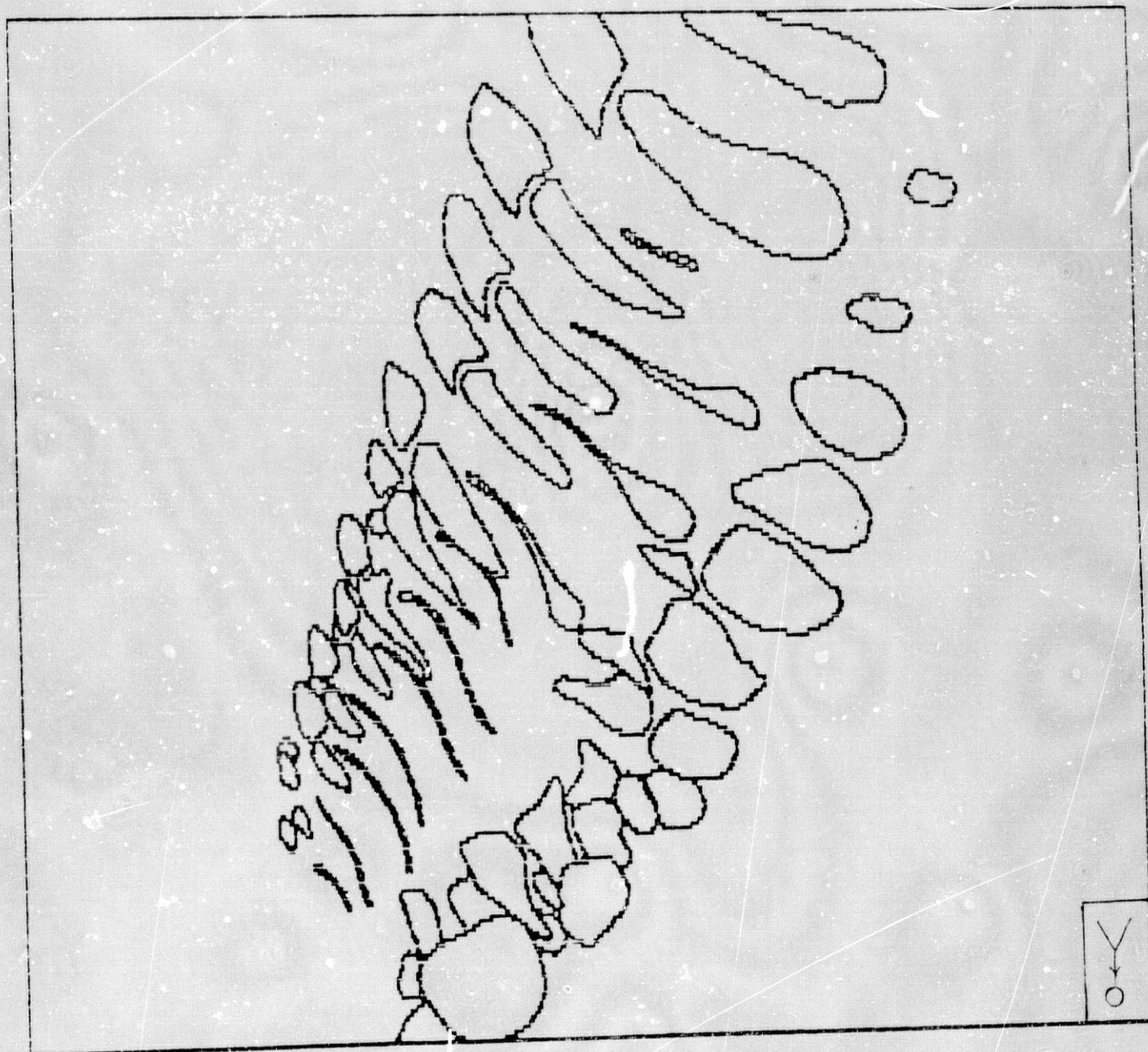


FIG. 10: Perspectiva en visión tridimensional de la imagen anterior en la que han desaparecido las líneas ocultas. 30° de rotación y 30° de inclinación.

POLLO2 MOD

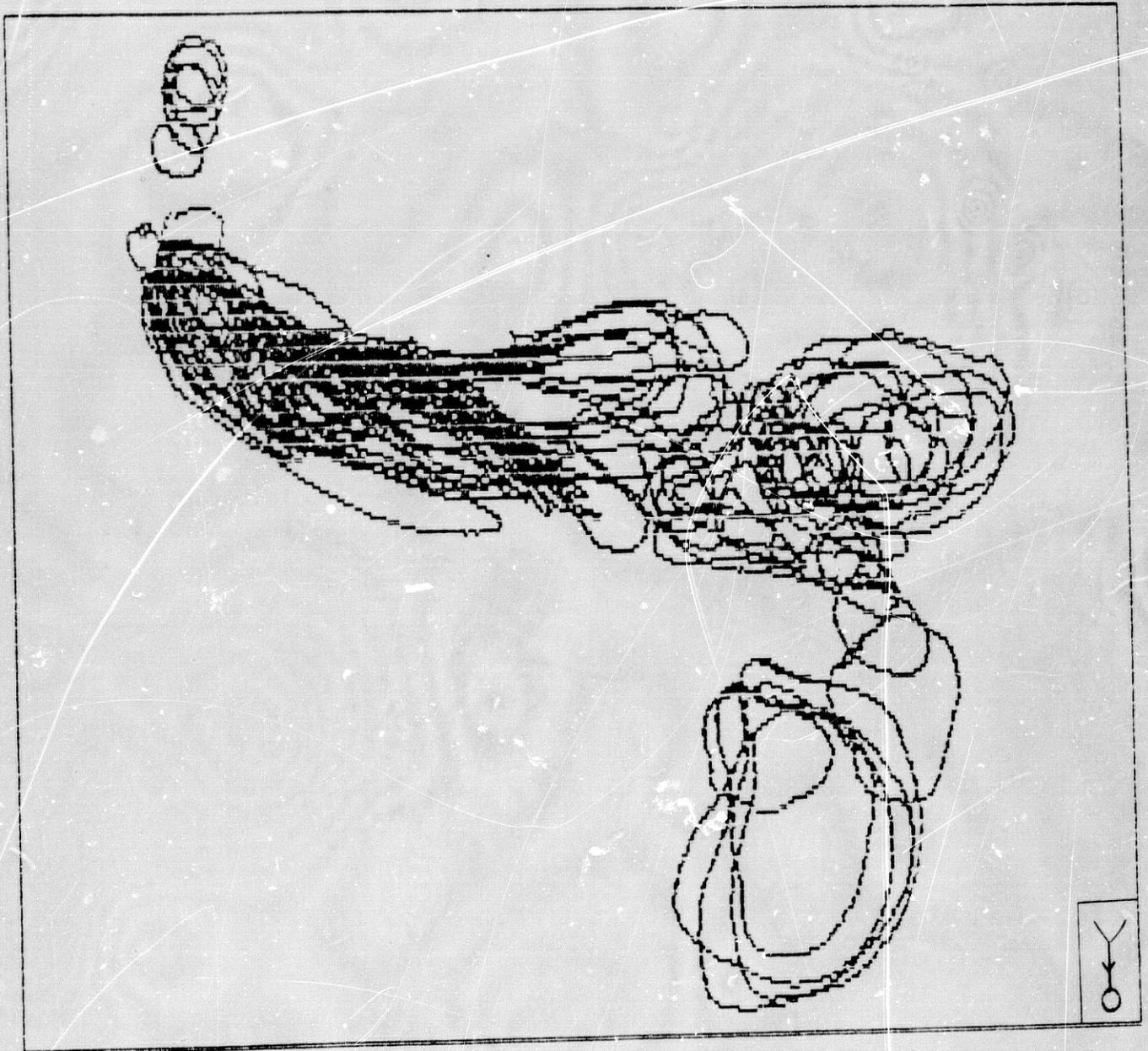


FIG. 11: Visión superior de la representación tridimensional de los núcleos cocleo-vestibulares de un pollo de 7 días con líneas ocultas.

En relación a esta última técnica, la tridimensional, hay que advertir que nuestros esquemas aparecen ligeramente rotados e invertidos, y muestran los perfiles nucleares por la parte posterior debido a lo cual deforman un tanto la imagen que se presenta, pero a la vez complementa a la convencional que nos muestra la parte anterior y en visión frontal.

La definición de los perfiles y situación de los núcleos estatoacústicos, a partir de los datos suministrados por el ordenador y la referencia de las observaciones al microscopio nos ofrece, en definitiva, una panorámica muy expresiva en cada caso y útil para establecer comparaciones que expresen su marcha morfológica evolutiva.

Se trata pues, de un conjunto de núcleos alargados, perfectamente imbricados, de forma que adaptan su perfil al encaje con el del vecino y que se mantienen entremezclados entre sí a lo largo del tiempo, lo que habla en favor de su origen común cuando el nervio estatoacústico venía a inervar la vesícula óptica primitiva e indivisa.

Comentando siempre el desarrollo basándonos en la comparación de los tres estadios, de 16 días, eclosión y 7º día posnatal, lo que supone fases evolutivas prácticamente equidistantes, podemos decir que en conjunto tienen un crecimiento lineal y homogéneo aumentando entre 1'3 y

1'5 veces en grosor y altura en cada una de las fases comprendidas de 6 días.

La altura del conjunto nuclear cambia en la primera fase estudiada de desarrollo de 560 micras de altura a 715 micras, y en la segunda de 715 micras a 1008 micras, lo que supone para ambas un intervalo entre 1'2 y 1'34 veces la altura, y en conjunto representa un incremento de 1'60 veces.

La anchura del conjunto nuclear se acelera en la última fase incrementado el índice o ritmo de crecimiento de 1'13 en la primera fase a 1'17 en la segunda. Su anchura en micras, respectivamente, es de 150, 170 y 200 significando estas cifras datos medios no depurados.

Esta diferencia entre el mayor ritmo de crecimiento en altura comparado con la anchura se comprueba mejor cuando se observa individualmente en cada fase, de manera que si la proporción entre altura y anchura era de 3'7 veces en la fase de 16 días, llega a ser de casi 5 en la fase de 7 días, pasando por las 4'2 de la eclosión. El alargamiento que se produce corresponde a la estilización corporal global del pollo en sí, especialmente la región cefálica y troncoencefálica que se dá con el levantamiento de la cabeza del animal.

Si el núcleo triangular fuera coclear, podríamos decir que estos últimos núcleos eran más largos que los vestibulares, ostensiblemente, y que estos últimos se agrupaban en una posición más alta, pero la situación y dimensiones de aquél núcleo impiden toda división entre unos y otros núcleos.

Comenzando por la descripción individual, aunque somera, de cada núcleo en las tres fases, lo haremos indistintamente de los más estilizados a los que lo son menos.

Es el núcleo triangular o vestibular medio el que está situado más interno. Su forma es la de una maza invertida, de fino mango superior y extremidad ensanchada inferior en la que se incrusta prácticamente, dejando huella, la "maza" del núcleo magnocelular situado por delante y por fuera.

Este último núcleo magnocelular tiene casi idéntica forma al anterior teniendo la parte ancha de la maza, en posición inferior y más ancha y menos gruesa que el anterior. Esta maza va aumentando de tamaño hacia arriba de una fase a la siguiente. Este núcleo magnocelular sería como la sombra del anterior. En la última fase se alarga algo menos que el triangular por la parte superior y bastante más por la parte inferior de forma que lo rebasa amplia

mente por abajo aunque no lo supera en altura quedandose un poco por debajo de su nivel.

En cuanto a volumen global es notorio el estilamiento del núcleo triangular frente al engrosamiento del magnocelular de tal manera que este último, sin perder su franca disposición longitudinal practicamente duplica en volumen al triangular siendo en la fase de 16 días muy semejantes. Sin duda que esto habla en favor de un incremento de la categoría de su función.

Inmediatamente por delante del núcleo magnocelular y adosado a él, aparece el núcleo laminar cuyo nombre representa exastamente la característica esencial de este núcleo, auténtica lámina que más tarde analizaremos ampliamente al referirnos a él de una forma más extensa. La anchura de este núcleo va disminuyendo paulatinamente de abajo arriba en la primera fase ensanchándose cada vez más en la parte superior hasta quedar casi igual en la última fase.

En un grupo que parece un poco cohesionado entre sí y con cierta independencia aunque con íntima vecindad real con los núcleos anteriores aparece el resto de los núcleos tanto vestibulares como cocleares.

El núcleo más ventral de todos es el núcleo tangencial que ocupa también el límite antero-externo del per-

mente por abajo aunque no lo supera en altura quedándose un poco por debajo de su nivel.

En cuanto a volumen global es notorio el estilamiento del núcleo triangular frente al engrosamiento del magnocelular de tal manera que este último, sin perder su franca disposición longitudinal practicamente duplica en volumen al triangular siendo en la fase de 16 días muy semejantes. Sin duda que esto habla en favor de un incremento de la categoría de su función.

Inmediatamente por delante del núcleo magnocelular y adosado a él, aparece el núcleo laminar cuyo nombre representa exastamente la característica esencial de este núcleo, auténtica lámina que más tarde analizaremos ampliamente al referirnos a él de una forma más extensa. La anchura de este núcleo va disminuyendo paulatinamente de abajo arriba en la primera fase ensanchándose cada vez más en la parte superior hasta quedar casi igual en la última fase.

En un grupo que parece un poco cohesionado entre sí y con cierta independencia aunque con íntima vecindad real con los núcleos anteriores aparece el resto de los núcleos tanto vestibulares como cocleares.

El núcleo más ventral de todos es el núcleo tangencial que ocupa también el límite antero-externo del per-

fil del conjunto. El más posterior es el núcleo vestibular lateral que se ensancha en la segunda fase para alargarse en gran medida en la última. Anterior a éste aparece el núcleo de Deiters y el núcleo vestibular superior por fuera y más arriba de estos últimos siendo el más alto de todos ellos, acaso alcanzado y superado en una sola ocasión por el laminar.

El núcleo angular fino y largo, ocupa el perfil externo del conjunto y tiene una altura parecida al núcleo laminar aunque rebasa a este último en la tercera fase.

A continuación comenzamos por la descripción y características generales de cada grupo e individuales de cada núcleo. Hemos escogido el período de eclosión por considerarlo el más representativo de los tres estadios.

A. NUCLEOS COCLEARES.

CARACTERISTICAS GENERALES.

El VIII par, ya muy cerca del bulbo, se divide en fibras que se agrupan en dos ramas: una la rama vestibular y otra la coclear, ambas entran en el bulbo por su parte dorsolateral cerca del suelo del cuarto ventrículo siendo la coclear la rama posterior y la vestibular la anterior. En este nivel se encuentra el ganglio de Scarpa, para el ramo coclear al cual atraviesa y ya desde el ganglio van a partir fibras que irán directamente a los núcleos cocleares que nosotros, de acuerdo con la mayoría de los autores, hemos clasificado en tres:

FIG. 3: Núcleos cocleares en los tres estadios (visión frontal).

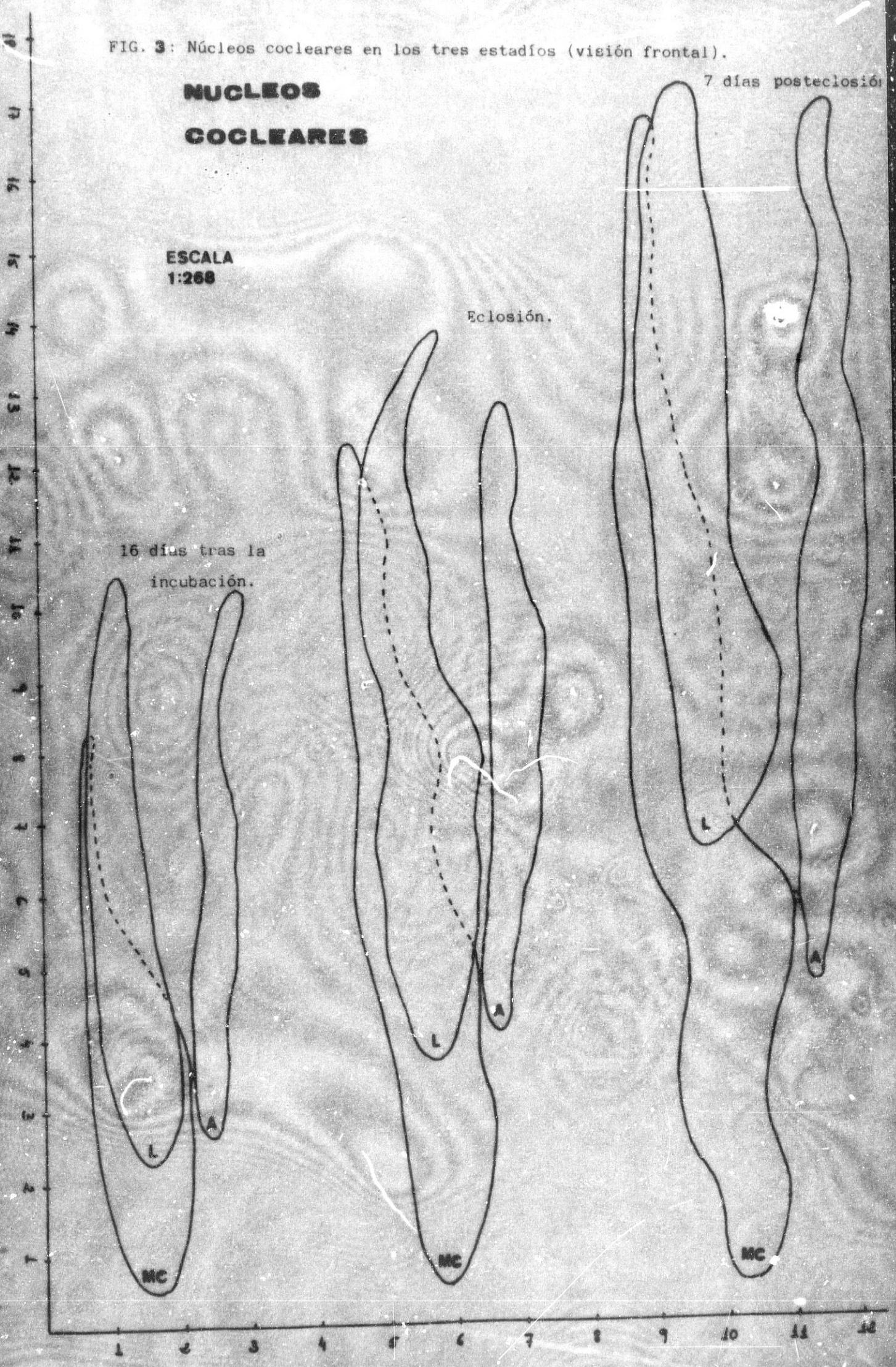
NUCLEOS COCLEARES

ESCALA
1:268

Eclosión.

7 días posteclosión

16 días tras la
incubación.



- Núcleo Magnocelular.
- Núcleo Laminar.
- Núcleo Angular.

Antes del comienzo en la descripción detallada e individual de cada uno de estos grupos neuronales, pasaremos a comentar algunas de las características generales que se pueden aplicar a estos tres núcleos.

Entre ellas y como más importante, la claridad con la que se visualiza en cortes del bulbo, característica ésta que no comparten en absoluto los núcleos del ramo vestibular (que como veremos aparecen en su mayoría difusos por la difusa distribución de sus neuronas lo que produce grandes dificultades para delimitarlos).

En cuanto a las células de los núcleos cocleares, en general, aparecen bien unidas y enmarcadas por fibras, y en conjunto el núcleo aparece globalmente rodeado de gruesas fibras en su contorno, fibras éstas que con el método de Klüver-Barrera se hacen muy evidentes facilitando la tarea a la hora de describir los límites de cada uno de estos núcleos. En general los tres grupos neuronales presentan células de forma redondeada. En cuanto al tamaño de las neuronas diremos que es muy similar para cada núcleo haciendo alguna excepción (núcleo laminar). Las del núcleo magnocelular son en su mayor parte bastante grandes y las

de los núcleo laminar y angular medianas y pequeñas pero no con tanta diferencia como la que aparece en los núcleos vestibulares en los que el tamaño en micras es muy dispar.

Otra característica, no menos importante que las anteriores, es la gran riqueza que tanto el núcleo magnocelular como los núcleos laminar y angular presentan en sus conexiones, también muy evidentes con nuestros métodos de tinción.

Estos núcleos, en definitiva, presentan una cierta "personalidad individual" que se puede considerar como característica general a los tres al compararlos con los núcleos del ramo vestibular en los que domina más la similitud y la uniformidad en todas sus características.

CARACTERISTICAS ESPECIFICAS DE CADA NUCLEO.

I. NUCLEO MAGNOCELULAR. (Ver fotografías en lámina IV).

Las fibras del ramo posterior del VIII par, o ramo coclear entran por la zona dorso-lateral del bulbo, como ya hemos apuntado en las características generales, yendo directa y medialmente a dejar fibras para el núcleo angular y para el magnocelular que estamos estudiando, constituyendo ambos centros primarios en la vía acústica de las aves.

Comenzando la descripción morfológica de este grupo coclear por el núcleo magnocelular diremos pues,

sin duda, que el núcleo es, por su tamaño, seguramente el más importante de los que pertenecen al grupo de los núcleos cocleares; está localizado en el bulbo, situado en la zona dorsal de la placa alar, contribuyendo por su parte posterior a la configuración del suelo del IV ventrículo.

Longitudinalmente, el núcleo magnocelular es un núcleo grande, con forma de maza en donde la parte inferior sería la más ancha y la parte superior la más afinada; en una visión transversal, el núcleo presenta forma de coma recostada en la parte posterior del bulbo, cuya cabeza está en la parte medial y su cola en la parte lateral: esta forma de coma no lo es en toda su extensión sino que en la parte inferior es más ovalada y en la superior más redondeada.

En cuanto a los límites del núcleo magnocelular diremos que, por su parte anterior y en sus dos tercios superiores, limita con el núcleo laminar o de pequeñas células, con el que tiene importantes relaciones que más tarde analizaremos.

Por su parte posterior ya hemos dicho que contribuía a la formación del suelo del IV ventrículo. Los lími-

tes por su lado medial los tiene con el núcleo vestibular medial o núcleo triangular, en toda su longitud pues también este núcleo perteneciente al grupo de los núcleos vestibulares, es bastante largo. Mas lateralmente el magnocelular limita con el núcleo angular, aunque solamente en sus dos tercios superiores. Es de destacar que, aproximadamente hacia su mitad, este núcleo tiene un pequeño puente de unión con el angular ya descrito por otros autores y que también nosotros constatamos.

Por la parte inferior el núcleo magnocelular es el primero que aparece de los del VIII par pero por su parte superior es rebasado por todos ellos.

En su mitad superior el núcleo se hace más medial y anterior, ocupando la zona que deja el núcleo triangular al hacerse este último más estrecho y anterior; en este nivel el magnocelular acaba completamente arropado en su parte anterior y lateral por el núcleo laminar que es ya muy delgado.

Las células del núcleo magnocelular son grandes, redondas y con los métodos de tinción que nosotros hemos usado (Nissl y Klüver-Barrera) oscuras y de núcleo y nucleolo también grandes y evidentes. El tamaño de la célula es con seguridad el más grande dentro de los núcleos cocleares lo que hace que se denomine por algunos

autores como el núcleo de grandes células. Estas neuronas aparecen muy unidas y forman entre sí un empedrado de células completamente rodeadas por sus ramificaciones que, como característica especial, las abrazan a modo de nidos o celdas pericelulares. En la parte más medial del núcleo, las neuronas son más grandes que en su porción lateral, en la que (aún con la misma forma y características) son más pequeñas y se confunden con las del núcleo angular en el lugar en donde ambos grupos celulares forman el pequeño puente antes mencionado.

El número total de células en este núcleo es de 9326. Y su diámetro es de 14 a 17 micras aproximadamente.

En cuanto a sus conexiones, el núcleo magnocelular las presenta muy claras con el núcleo laminar de ambos lados; estas conexiones van por dos vías partiendo del núcleo magnocelular: unas van desde toda la zona anterior de este núcleo a la más posterior del núcleo laminar y son muy cortas dada la proximidad entre ambos; discurren otras desde la porción medial y anterior del magnocelular hasta la zona ventral del laminar del lado opuesto, de tal modo que estas conexiones cruzan de un lado a otros de la médula por su parte posterior, contribuyendo una gran porción de estas fibras a la formación de la comisura coclear o posterior del bulbo.

II. NUCLEO LAMINAR. (Ver fotografías lámina III).

El núcleo laminar también perteneciente al grupo de núcleos cocleares, está localizado en el bulbo en la zona dorsal de su placa alar como el resto de núcleos cocleares; situado muy cerca del núcleo magnocelular como veremos al describir sus límites, es algo más craneal.

La forma de este núcleo en visión craneo-caudal es alargada, formando en su porción inferior y superior casi una sola hilera de células y ensanchándose más en su tercio medio.

Transversalmente, la forma del núcleo va adquiriendo algunas variaciones: en su parte inferior es muy estrecho de detrás hacia adelante y largo de la zona medial a la lateral; en su porción intermedia se ensancha por su zona lateral o externa tomando forma de raqueta y en su porción superior es delgada, de tan solo una hilera de células que toman la forma de S itálica para acabar en dos o tres células.

Pasando a describir los límites del núcleo, vemos que, en general, está muy bien delimitado por fibras en todo su contorno. Por su parte anterior limita con dos grupos neuronales, uno medial que constituye el núcleo de Deiters y otro lateral que se denomina núcleo tangen-

cial, ambos pertenecientes al grupo vestibular.

Por su parte posterior el núcleo laminar limita con el núcleo magnocelular en toda su extensión, desde su parte interna a externa transversalmente y en sus dos tercios inferiores longitudinalmente; con este núcleo presenta conexiones que después estudiaremos. Medialmente tiene en su vecindad al núcleo triangular o vestibular medio que pertenece al grupo vestibular; este límite es en toda su extensión.

Su parte externa limita con el núcleo angular también en casi toda su extensión excepto en su pico inferior puesto que el laminar es más bajo; en su porción más alta también limita, además de con el angular, con el núcleo vestibular lateral el cual aparece detrás del núcleo que estamos analizando pero que después se hace algo más ventral encajándose a modo de cuña entre el laminar y el angular.

Caudalmente el núcleo laminar aparece después de los núcleos magnocelular y triangular, y cranealmente es rebasado por algunos núcleos vestibulares (núcleos vestibular superior y vestibular lateral).

Sus células son, en general, pequeñas por lo que también se le conoce como núcleo de pequeñas células.

De forma redondeada en general, aparecen algunas fusiformes y en la zona superior, donde el núcleo se hace muy delgado parecen ser cúbicas constituyendo casi una empalizada; todas ellas están muy unidas entre sí dando al núcleo un aspecto sólido y compacto. La medida de su diámetro en micras es de 9-11, como media. Son, con las técnicas que nosotros hemos utilizado, claras y de núcleo evidente.

El número total de células es de 3799. Este número varía según el estadio estudiado con variaciones que se pueden apreciar en el cuadro correspondiente.

En cuanto a sus conexiones, el núcleo laminar las recibe, de forma bien visible con nuestro método de tinción (Klüver-Barrera) del núcleo magnocelular del mismo lado. Estas conexiones son muy cortas y entran en el núcleo por su parte posterior en toda su extensión; también las recibe por su zona ventral, sobre todo ventromedial, del magnocelular del lado opuesto siendo más largas puesto que han de cruzar de un lado a otro al bulbo formando parte de la comisura coclear o posterior. Otras conexiones son las que tienen ambos núcleos laminares entre sí; son muy largas puesto que, partiendo de un núcleo, van bordeando toda la parte anterior del bulbo hasta llegar al núcleo del lado opuesto, constituyen la comisura

coclear anterior. Parece que, de la zona más próxima a la oliva superior, parten escasas y cortas fibras para ella por lo que podríamos decir que también existen conexiones entre este núcleo y la oliva superior.

La comisura anterior citada en su parte ventral está cruzada por fibras que van a formar el VI par o motor ocular externo que aparecerá por la parte anterior del bulbo.

III. NUCLEO ANGULAR. (Ver fotografías en lámina I).

Este núcleo como los dos anteriores, forma parte del grupo de núcleos cocleares.

Se trata de un núcleo localizado en el bulbo a un nivel más alto que los otros dos y con relación a ellos, no es demasiado grande. Está asimismo situado en la porción dorsal de la placa alar en las aves y es el más posterior y lateral de todo el grupo, ocupando un pequeño ángulo que se forma en este nivel del bulbo circunstancia por la cual recibe su nombre.

Es un núcleo peor definido y enmarcado que los otros dos de su grupo, ya que sus células no están tan apiñadas ni son tan abundantes, y tampoco está rodeado de fibras como en ellos.

Su forma es alargada verticalmente formando casi un cilindro en toda su extensión, y en una visión transversal es aproximadamente ovoidea o redondeada. A su alrededor hay tan sólo algunas fibras que lo limitan y forman una especie de remolino dentro del cual se hallan inmersas las células.

En cuanto a sus límites, diremos que, por la parte posteroexterna, son la propia pared bulbar a la que contribuye a dar forma; por su parte anterior limita por las fibras del propio nervio coclear que entra por esta zona lateral del bulbo y del cual parten cortas fibras que, yéndose hacia atrás, van en busca de este núcleo angular; en la parte interna se encuentra el núcleo magnocelular con el que forma en su porción medial, un pequeño puente al que ya aludimos al describir el mencionado núcleo; asimismo, en esta zona interna, tiene como límite al núcleo laminar el cual queda algo más anterior; en la porción superior y, colocado dorsalmente, está el núcleo vestibular lateral que se sitúa así entre el laminar y el angular que estamos estudiando. Aún más arriba y también dorsalmente limita con el núcleo vestibular superior, el más alto de todos los de VIII par.

Las células del núcleo angular son de pequeño tamaño encontrándose algunas de tamaño medio, su diámetro

es de 11 micras aproximadamente. El número total de células que componen el angular es de 3897. En cuanto a su forma, abundan las estrelladas y espiculadas aunque también las hay ovoides y todas aparecen de aspecto claro con los métodos de tinción usados. Estas neuronas, como ya se ha señalado, aparecen escasas al corte y no tan compactas y unidas como en los otros dos núcleos.

Sus conexiones son, fundamentalmente con la oliva superior, a la que llegan fibras desde este núcleo bordeando la parte externa del bulbo; dichas fibras contribuyen a formar la comisura anterior y el cuerpo trapezoides en las aves. No se encuentran conexiones con ningún otro núcleo al contrario de lo que ocurre en los otros núcleos cocleares.

El núcleo angular constituye un centro primario de la vía acústica en las aves, junto con el núcleo magnocelular.

- Núcleo de Deiters
- Núcleo Triangular
- Núcleo Vestibular Lateral
- Núcleo Vestibular Superior.

Antes de comenzar a describir las características de cada núcleo en particular señalaremos a modo de breve introducción al tema, algunas de sus características generales.

Entre ellas la gran dificultad que nos ha supuesto clasificarlos en los cinco grupos antes citados, debido a la falta de límites precisos que permitan identificarlos; la escasa unión que existe entre sus neuronas, que aparecen muy sueltas y separadas unas de otras; y finalmente, el reducido número de fibras que los rodean y delimitan.

Estas características son totalmente distintas a las que presenta el grupo coclear en el que las células están bastante arracimadas y con grandes haces de fibras que las enmarcan. Otra característica general a todos los núcleos vestibulares es la similitud que existe entre el tamaño y la forma de sus células que sin llegar a ser idénticos, son bastante parecidos.

Mencionaremos también entre sus características generales la pobreza de fibras que los delimitan, así

como la poca claridad con la que aparecen sus conexiones (que sin duda alguna existen) entre todos los núcleos tanto entre sí como con cualquier otro grupo nuclear, circunstancia que también los diferencia claramente del grupo coclear, exceptuando, eso sí, las del núcleo tangencial y núcleo de Deiters.

El conjunto celular está colocado en el bulbo de las aves junto al complejo de núcleos cocleares (incluso con ellos pero ligeramente más alto) penetrando casi en el cerebelo como le ocurre al núcleo vestibular superior, que es el más craneal de todo el grupo.

Como vemos, estos Núcleos Vestibulares forman con los Cocleares un gran complejo nuclear que hace del VIII par un nervio de especial relevancia sobre el resto de los nervios craneales. No solo es relevante por el número de grupos neuronales que lo conforman sino también por la gran categoría que cada uno de estos grupos presenta en cuanto a funciones de importancia se refiere.

CARACTERISTICAS ESPECIFICAS DE CADA NUCLEO.

I. NUCLEO TANGENCIAL. (Ver fotografías en lámina VII).

Con toda seguridad, el núcleo tangencial es, por la colocación tan especial de las neuronas que lo constituyen, el que nos llama más poderosamente la atención de todo el conjunto vestibular.

Localizado en la zona dorsal de la placa alar de las aves, está situado justamente en la entrada del nervio vestibular que, en una visión transversal del bulbo, aparece ancho y deshilachado en la parte postero-lateral de su porción alta en donde ya el epéndimo está totalmente abierto y formando el suelo del IV ventrículo. De

esta manera situado, el núcleo tangencial aparece con sus células incluidas y dispersas en una auténtica riada de fibras espesas y muy mielinizadas. Es debido a esta disposición de las neuronas el que el núcleo que nos ocupa no tenga una forma precisa y concreta sino que se nos presente difuso y poco definido que como ya hemos comentado, es una característica que comparten precisamente todos los núcleos vestibulares.

En cuanto a la magnitud de este núcleo, diremos que es pequeño, con un número aproximado de unas 5.099 neuronas. Su forma es alargada en una visión longitudinal del bulbo y más o menos ovoidea o redondeada visto en corte transversal.

El núcleo tangencial está limitado en su parte anterior por fibras descendentes del núcleo del V par o trigémino y por el fascículo espino-bulbo-cerebeloso, y en su parte posterior por el núcleo laminar, más interno y por el angular en su parte lateral. Por su cara externa, como hemos comentado, está la propia pared bulbar con las fibras del ramo vestibular y por su cara interna, prácticamente unido a él y casi formando un complejo neuronal, nos encontramos con el núcleo de Deiters. La división entre estos dos núcleos es difícil y tal vez resultaría artificial si no fuese porque existen algunas diferen

cias en cuanto al tamaño y a la forma de sus células.

Refiriéndonos a este último grupo señalaremos que las células de núcleo tangencial son bastante grandes (aunque también existen formas medianas), y que su diámetro medio es de 24'54 micras. Con los métodos de tinción que hemos usado aparecen claras y de formas ovoideas en su mayoría aunque también pueden verse algunas fusiformes y estrelladas.

En cuanto a conexiones, en este núcleo existen más evidentes que en el resto de vestibulares, sus células proyectan un cilindroeje que junto con el resto constituyen una vía cruzada que suponemos desciende hasta la médula, y que creemos da colaterales al núcleo del VI par.

II. NUCLEO DE DEITERS. (Ver fotografías en lámina VII).

El núcleo de Deiters está constituido por un conjunto de neuronas localizadas en la zona posterior del bulbo formando parte del grupo de núcleos vestibulares.

Es de pequeño tamaño con un número de neuronas de 3979 aproximadamente. Su forma es muy complicada de describir aunque a grandes rasgos se podría afirmar que es un núcleo largo, en una visión craneo-caudal, con forma aproximada de un cilindro que en mitad tuviese una zona estrangulada, apareciendo entonces en su porción superior e inferior una especie de joroba o abultamiento el cuál es más evidente en su cara medial; la cara lateral o exter

na es menos accidentada. En un corte transversal sus componentes celulares aparecen muy distantes entre sí aunque también pueden observarse pequeños grupos de tres, cuatro o cinco células.

Está limitado a su derecha por el núcleo tangencial, que ya ha sido descrito, comentándose entonces la gran dificultad que había para diferenciarlos al encontrarse íntimamente unidos, sin existir solución de continuidad clara entre ellos. También, como ocurre en el anterior núcleo, el de Deiters está mezclado con las fibras del nervio vestibular, las cuales, después de atravesar el núcleo tangencial, sigue su trayectoria hasta llegar al núcleo que estamos comentando, dando la impresión de que las células están también esparcidas en la gran riada de dichas fibras. Más adelante los haces del nervio vestibular continúan hasta cruzarse.

Por su parte posterior encontramos al núcleo laminar, incluido en el grupo coclear y que con su característica forma alargada, de delante hacia atrás y de izquierda a derecha, lo cubre totalmente. En su parte anterior nos encontramos con las fibras del núcleo motor del VII par, aunque sólo en su mitad superior; dichas fibras partiendo del núcleo motor ventral, de fuera hacia dentro y de delante hacia atrás llegan a su núcleo motor dorsal y, girando

aquí de dentro hacia fuera, salen por la parte lateral del bulbo exastamente delante del VIII Par.

En relación a las características de sus neuronas, señalaremos que en su mayor parte son pequeñas y medianas, existiendo también algunas de gran tamaño, aunque muy escasas. Con diámetro medio tienen 15'4 micras. Su forma es redondeada y ovoidea, aunque también las hay fusiformes y alguna estrellada. Finalmente, su aspecto es ligeramente más oscuro que las del núcleo tangencial.

Este núcleo está atravesado por fibras, en menor medida que el tangencial; parten del grupo coclear posterior a él y bordean desde ahí toda la parte anterior del bulbo hasta los mismos núcleos del lado contralateral. Diremos que estas fibras forman parte de la comisura anterior.

III. NUCLEO TRIANGULAR. (Ver fotografías en lámina I).

El núcleo triangular o núcleo vestibular medial se encuentra situado, al igual que el resto de su grupo, en la zona dorsal de la placa alar de las aves.

Su forma, en un corte longitudinal, es larga y delgada, seguramente es el más delgado de todos los núcleos del VIII par; aparece a la misma altura que el núcleo magno-celular por su parte inferior y rebasándolo

por la superior llegando hasta el nivel más alto del núcleo laminar. Es más ancho en su tercio inferior para subir luego estrechándose hasta acabar en un pico delgado en su parte más alta.

Su forma, en un corte transversal, es aproximadamente la de un óvalo en su porción más baja para luego adquirir la de un triángulo en sus dos tercios superiores, aunque realmente se podría decir que el núcleo que nos ocupa no tiene una forma clara y bien definida por si mismo sino que más bien se la dan los elementos que lo limitan y que a continuación pasamos a describir.

En su lado externo y algo dorsal, se encuentra el núcleo magnocelular que camina junto a él en toda su longitud; incluso parece que en su parte más baja este núcleo se incrusta en el núcleo triangular que revisamos. Por su lado anterior está enmarcado por las fibras que partiendo del núcleo laminar y del magnocelular se cruzan al lado contralateral formando la comisura coclear o posterior. En su parte ventro-medial y solamente en la zona inferior, se halla la porción más alta del complejo vago-glosofaríngeo al cual el núcleo triangular va sustituyendo a medida que desaparece dicho complejo y comienza a formarse este núcleo; es justamente en este lugar en donde el triangular se ensancha y se hace más ventral tomando la

típica forma de triángulo que le da su nombre. su parte posterior e interna están limitadas por la pared del IV ventrículo a la cual, pensamos, contribuyendo a dar forma. Como vemos este grupo neuronal es el más medial de todos los del VIII par.

El número de neuronas que lo constituyen es de 8271. Siendo su tamaño pequeño con un diámetro aproximado de 9'7 micras; las células estan muy separadas entre sí dando al núcleo la característica de ser de baja densidad de población sobre todo si lo comparamos con los de su alrededor. La forma de sus células es espiculada y fusiforme, su color aparece claro a las tinciones de Nissl y Klüver-Barrera y su núcleo es poco evidente.

En cuanto a sus conexiones, como ya comentamos entre sus características generales, son francamente poco evidentes y sus neuronas aparecen sin apenas fibras mielínicas a su alrededor que las unan a otros elementos.

IV. NUCLEO VESTIBULAR LATERAL. (Ver fotografías en lámina I).

El núcleo vestibular lateral está localizado en el bulbo junto al resto de núcleos del VIII par, y al igual que el anterior, su forma es difícil de describir debido a la poca densidad de población celular que presenta, puesto que sus neuronas están bastante alejadas entre

sí y solamente a veces se encuentran pequeños acúmulos, de tres o cuatro células como máximo, que están dispersas en el núcleo. No obstante, el aspecto global que presenta es el de un núcleo de diámetro máximo longitudinal, con una parte superior ancha y la inferior más delgada. La transición entre estas dos partes es gradual y no sucede tan bruscamente como en el núcleo magnocelular o triangular. En un corte transversal presenta una forma aproximada a la de un triángulo escaleno, cuyo lado mayor estaría situado en su parte posterior, ya cerca de los pedúnculos cerebelares.

En conjunto, es un núcleo pequeño, con seguridad el de menor tamaño de los núcleos vestibulares, seguido del núcleo vestibular superior. Así mismo se puede considerar que, junto con este último, es el más alto de todos los del VIII par.

Está situado entre el núcleo laminar, que se encuentra en su cara ventro-medial, y el núcleo angular, localizado también ventralmente a él pero por la parte lateral; como podemos deducir de esta disposición el núcleo vestibular lateral está empotrado a modo de "cuña" entre estos dos núcleos cocleares que, así colocados, lo envuelven completamente por delante, sirviéndole de límite anterior. Su cara medio-ventral está limitada, además de por

el núcleo laminar antes citado, por el suelo ventricular que completa este límite dorsalmente, pero sin producir ningún relieve sobre él. La zona posterior está en toda su extensión dispuesta hacia el cerebelo, así como parte de su cara dorso-lateral; en la porción ventro-lateral ya hemos señalado que se encuentra el núcleo angular.

El número aproximado de células que lo integran es de 2151; su tamaño es variable apareciendo células medianas en su mayor parte, pero también bastantes neuronas de pequeño y gran tamaño dispersas por el núcleo. El diámetro medio de dichas neuronas es de 18'31 micras; su aspecto es oscuro y, en cuanto a su forma, es muy variada, pudiendo encontrarse ovoideas, fusiformes, redondas y algunas estrelladas.

Tampoco en este núcleo hemos observado, al igual que ocurre en la mayoría de los vestibulares, fibras que lo delimiten ni conexiones evidentes con otras formaciones.

V. NUCLEO VESTIBULAR SUPERIOR.

Es, el vestibular superior, el núcleo más elevado de todos los vestibulares y cocleares. Aunque sigue, como todos los demás, localizado en la parte dorsal de la placa alar del bulbo en las aves, se sitúa prácticamente ya dentro de los propios pedúnculos cerebelares, en

el lugar en donde éstos son más estrechos, pues ya a este nivel el suelo del IV ventrículo ha alcanzado su anchura máxima, y por tanto es el más craneal y posterior de todos los núcleos que hasta ahora hemos comentado.

Es un núcleo pequeño, el de menor tamaño después del núcleo vestibular-lateral y su forma, como ocurre en todos los demás, es difícil de describir, pero, simplificándolo, diríamos que es un núcleo que en visión craneo-caudal es largo aunque no tanto como los demás núcleos, y en su sección transversal es redondeado u ovoideo, con un perímetro bastante grande si lo comparamos con su longitud.

Su límite posterior lo constituyen núcleos que pertenecen ya al cerebelo como es el núcleo cerebelar lateral, y por sus caras derecha e izquierda están las paredes de los pedúnculos cerebelares. Por la zona anterior está limitado, en su parte externa, por el núcleo angular, que ya se encuentra en su porción más alta y es bastante pequeño en sección transversal; por la parte interna, por las últimas y más elevadas células del núcleo vestibular lateral.

Está rodeado por finísimas y apenas perceptibles fibras que lo circundan.

El número de células que lo constituyen es de

2161 como cifra media; su forma es muy variada desde redondeadas hasta ovoideas y fusiformes, no existiendo particularmente ninguna forma estrellada. Su diámetro medio es de 12'7 micras con bastante uniformidad entre todas ellas. Su aspecto es claro y en general se encuentran bastante unidas dando cierta densidad de población al núcleo.

2. LAMINAS FOTOGRAFICAS Y ANALISIS
DE LOS CORTES FOTOGRAFIADOS.

L A M I N A I:

FOTOGRAFIA I. 1:

Panorámica general a nivel de los pedúnculos cerebelosos
(P C) de los núcleos cocleovestibulares.(□).

Método de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo de 7 días posteclosión.

FOTOGRAFIA I. 2:

Detalle de la anterior. El núcleo angular (A) se ve con gran
precisión. A su lado células del núcleo vestibular lateral
(V L).

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo de 7 días posteclosión.

FOTOGRAFIA I. 3:

Comisura posterior (marcada con flecha) y suelo del IV ventrí-
culo (V). Se aprecia muy bien el núcleo triangular (T).

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo de 7 días posteclosión.



h/w
5

I

L A M I N A II.

FOTOGRAFIA II. 1:

Raíz de la comisura anterior (marcada con flecha).

Núcleo laminar (L), y núcleo vestibular superior (VS).

Corte bajo del cerebelo (C).

Método de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de 7 días.

FOTOGRAFIA II. 2:

Detalle de la anterior. Comisura anterior marcada con una flecha atravesando los núcleos tangencial (T) y Deiters (D).

Método de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo de 7 días posteclosión.

FOTOGRAFIA II. 3:

Oliva superior (O) y fibras de la comisura anterior (C.a).

llegando a dicha oliva (punto de contacto señalado con flecha)

Método de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo de 7 días posteclosión.



卷 II

L A M I N A III.

FOTOGRAFIA III. 1:

Ganglio de Scarpa (S) y entrada del VIII par marcada con flecha. Observense las grandes neuronas de este ganglio.

Método de tinción de Nissl.

Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.

FOTOGRAFIA III. 2:

Núcleo laminar (L) tras el núcleo tangencial (T) y el de Deiters (D).

Corte alto.

Método de tinción de Nissl.

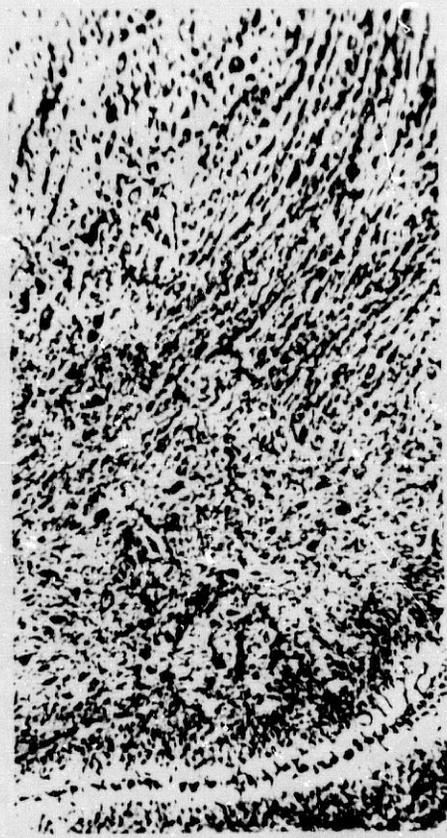
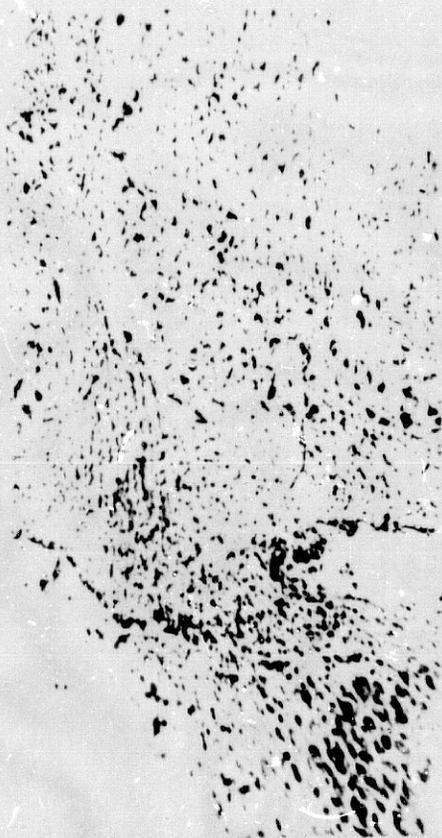
Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.

FOTOGRAFIA III.3:

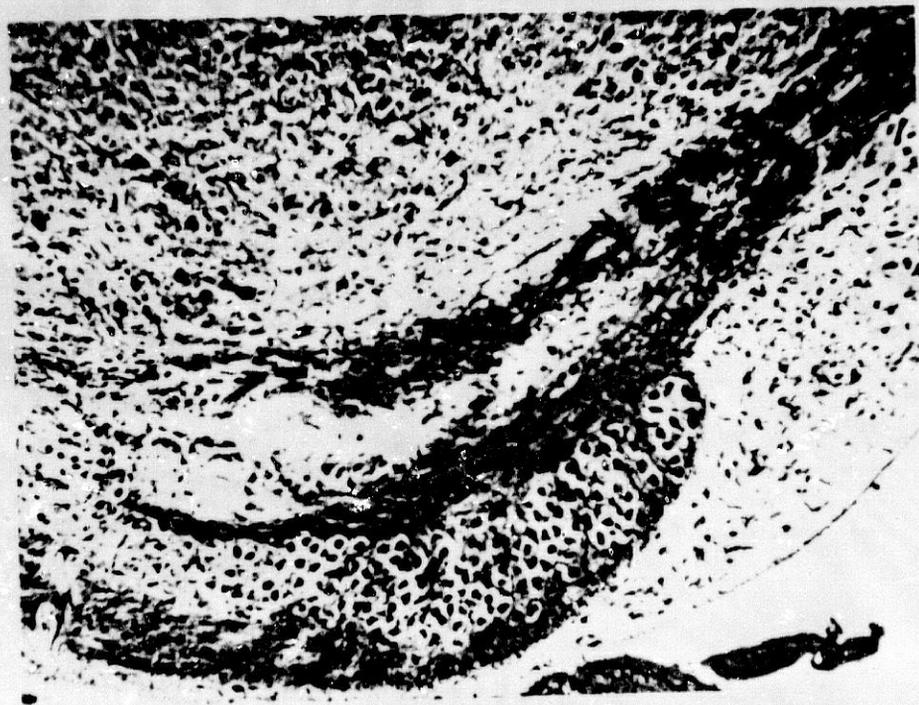
Núcleo laminar (L) en la parte anterior del núcleo magnocelular (M). Corte medio-bajo. El núcleo laminar se ve envuelto entre las fibras que cruzan al laminar contralateral (flecha superior). Puente de unión entre el magnocelular y el angular (flecha inferior).

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.



2



3

III

L A M I N A IV.

FOTOGRAFIA IV. 1:

Núcleo magnocelular (M). Tras el núcleo laminar (L), en su parte interna el núcleo triangular. (T).

Método de tinción de Nissl.

Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.

FOTOGRAFIA IV. 2:

Detalle de la anterior. Observense las grandes neuronas que componen el núcleo magnocelular (flecha).

Método de tinción de Nissl.

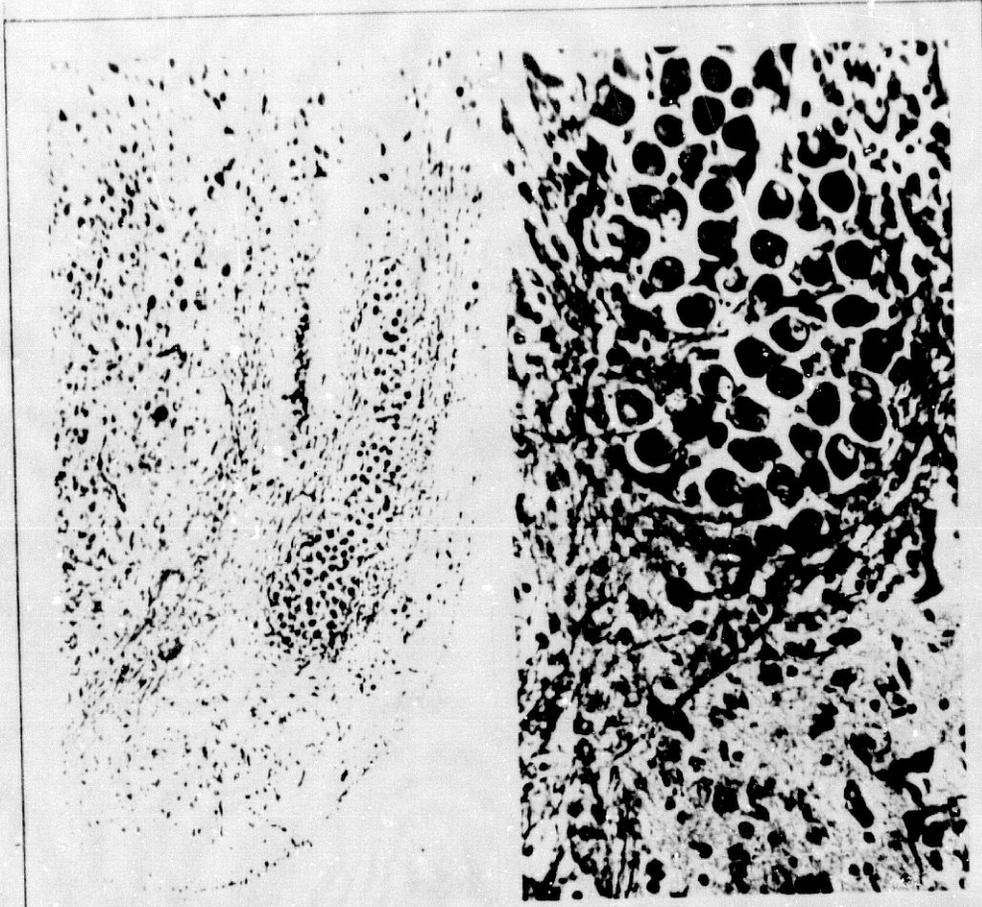
Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.

FOTOGRAFIA IV. 3:

Neuronas del magnocelular rodeadas por los típicos nidos pericelulares (marcados con una flecha).

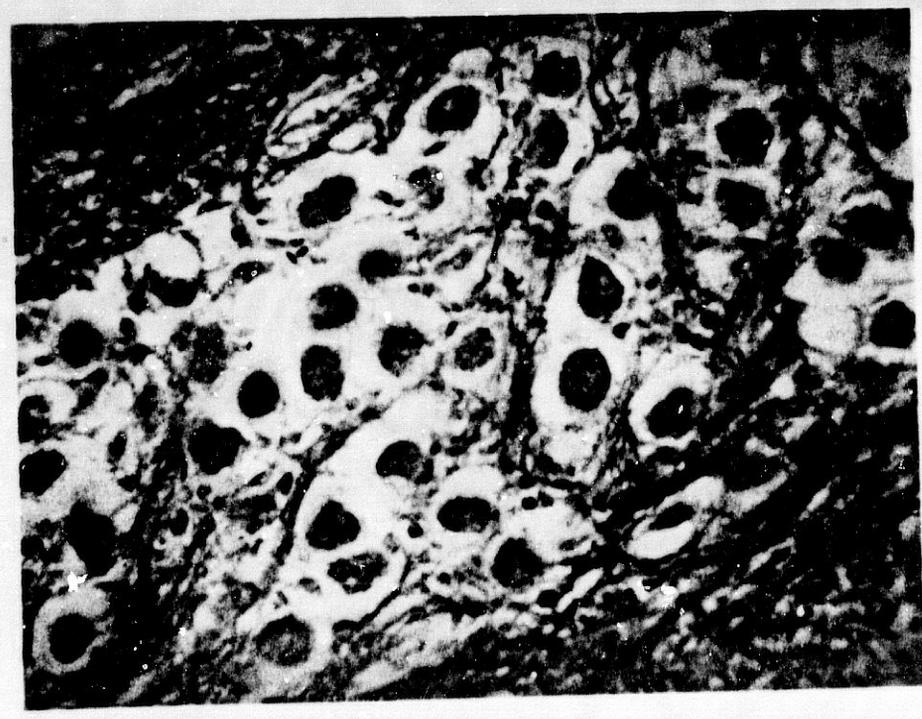
Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.



4

2



3

IV

L A M I N A V.

FOTOGRAFIA V. 1:

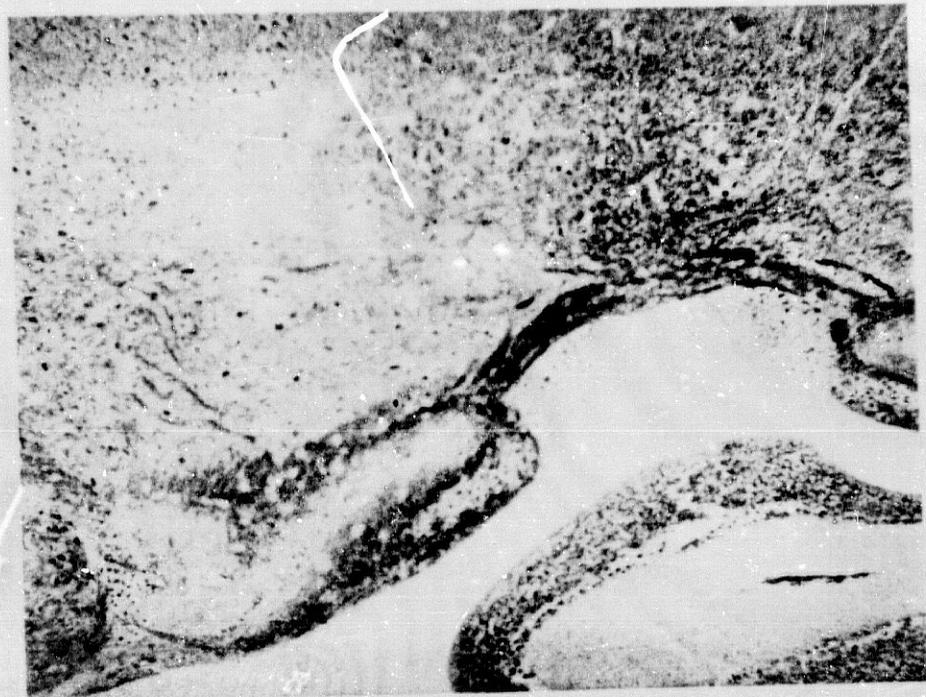
Panorámica general de algunos núcleos cocleo-vestibulares. Corte alto. Cerebelo (C). IV ventrículo (V). Rafe (R).
Tinción de Klüver-Barrera.
Troncoencéfalo de pollo de 7 días posteclosión.

FOTOGRAFIA V. 2:

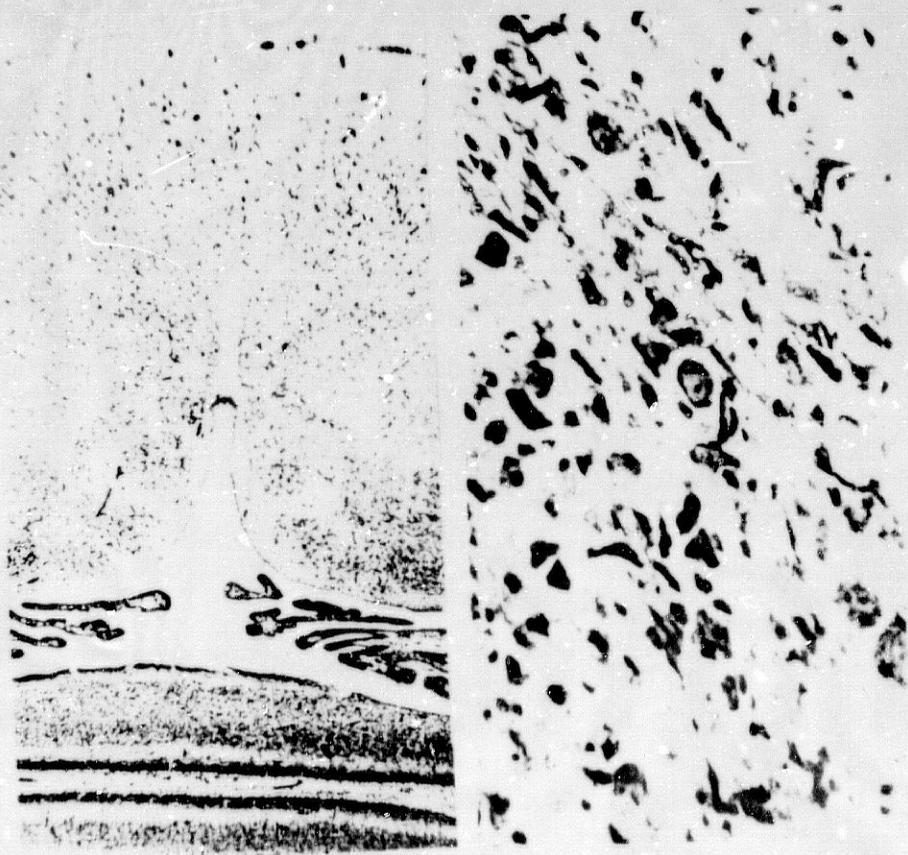
Complejo Vago-Glossofaríngeo y núcleo magnocelular (ambos marcados con una flecha). Entre ellos el núcleo triangular. IV ventrículo (V).
Método de tinción de Nissl.
Troncoencéfalo de pollo en el día de la eclosión.

FOTOGRAFIA V. 3:

Detalle de la anterior en la que se aprecian las neuronas del núcleo triangular. (Flecha).
Método de tinción de Nissl.
Troncoencéfalo de pollo en el día de la eclosión.



A



B

B

V

L A M I N A V I .

FOTOGRAFIA VI. 1:

Panorámica de los núcleos del VIII par en un corte alto. Comi-
sura coclear dorsal (Cd). IV ventrículo (V). Cerebelo (C).

Plexos corcideos (Pc).

Destaca la fina hilera de neuronas del núcleo laminar (L).

Núcleo vestibular lateral marcado con una flecha.

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.

FOTOGRAFIA VI. 2:

Detalle de la anterior, destaca el núcleo vestibular
lateral (VL) constituido por neuronas dispersas. Corte
alto.

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.

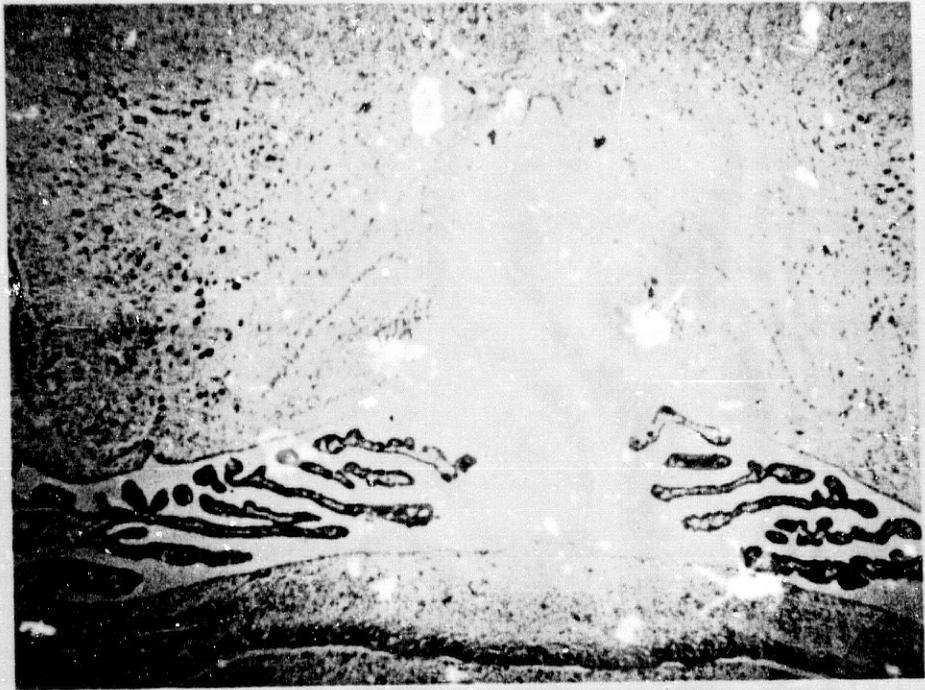
FOTOGRAFIA VI. 3:

Neuronas del núcleo vestibular lateral. (Flecha).

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de embrión de 16 días de incubación.

2



2



3

VI

L A M I N A VII.

FOTOGRAFIA VII. 1:

Panorámica de los núcleos vestibulares entre el torbellino de fibras nerviosas. Núcleo tangencial (T). Núcleo de Deiters (D). Núcleo laminar (L).

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo en el día de la eclosión.

FOTOGRAFIA VII. 2:

Núcleo de Deiters (D) y núcleo tangencial (T).

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo en el día de la eclosión.

FOTOGRAFIA VII. 3:

Detalle de las neuronas del núcleo tangencial entre las fibras nerviosas (Estas últimas marcadas con flecha). Observese la magnitud de las células.

Método de tinción de Klüver-Barrera.

Troncoencéfalo de pollo en el día de la eclosión.



2

3

VII

ANALISIS DE LOS CORTES FOTOGRAFIADOS.

En niveles superiores del troncoencéfalo de un pollo de siete días, como es el representado en la lámina I. 1, ya aparecen, como se pueden ver, los pedúnculos cerebelosos (puesto que es bastante alto) y se pueden apreciar prácticamente todos los núcleos del VIII par tanto Cocleares (núcleos magnocelular, laminar y angular) como Vestibulares (núcleos tangencial, de Deiters, triangular, vestibular lateral y vestibular superior); también se puede observar la comisura posterior y, en la parte derecha de la fotografía, parte de las conexiones que se establecen entre núcleos cocleares y la oliva superior. Estas conexiones son, en el período de siete días muy notables si las comparásemos con otros períodos de desarrollo más precoces, lo que habla del rápido proceso de maduración de esta fase (ver láminas I y II). En estos niveles

del troncoencéfalo se visualiza bastante bien el núcleo angular (lámina I. 2), uno de los tres núcleos cocleares situado en el ángulo posterior izquierdo y derecho respectivamente del corte. Como se puede contemplar contribuye a dar forma al troncoencéfalo; se aprecia la forma redondeada del núcleo con algunas fibras que bordean sus neuronas, aunque muy escasas; las células son de pequeño y mediano tamaño y su forma es, como se puede apreciar muy variada, apareciendo células ovoideas, redondeadas y espiculadas.

En la parte derecha de este núcleo aparece, como si de una cuña se tratase, el núcleo vestibular lateral, entre los núcleos angular y laminar (este último más a su derecha).

Las fibras que constituyen la comisura posterior son en este período muy evidentes. Así en la fotografía nº 3 de la lámina I teñida con el método Klüver-Barrera se representa una ampliación de la parte posterior del corte y se observa con bastante claridad dicha comisura; formación constituida por fibras (que aparecen de color azul-violeta) cruzadas desde un lado a otro y que proceden de ambos núcleos magnocelulares; esta comisura posterior también está formada por fibras que parten de ambos núcle-

es laminares, lo que se percibe mejor en la parte derecha de la fotografía. Las fibras pasan por detrás del fascículo longitudinal posterior y en sus dos brazos limitan al núcleo triangular, el cual queda así entre ellas, la pared posterior del cuarto ventrículo y la parte interna del núcleo magnocelular.

También en cortes altos del troncoencéfalo (lámina II. 1) nos aparece el núcleo vestibular superior representado en la parte alta de la fotografía y el núcleo vestibular lateral que aparece delante del anterior entre el núcleo laminar y el núcleo angular a la derecha e izquierda respectivamente; es de estos dos últimos núcleos de los que se observa que parten fibras las cuales, naciendo casi perpendiculares a ellos, corren hacia adelante para constituir la comisura anterior. Parte de las fibras que componen dicha comisura se destacan en la zona inferior de la misma fotografía. Desde aquí las fibras corren bordeando el troncoencéfalo a través del núcleo tangencial (ver parte izquierda de la lámina II. 2) y el núcleo de Deiters (ver parte derecha de la lámina II. 2), estas fibras no son ya tan gruesas ni constituyen un haz tan evidente como el que forma la comisura posterior (lámina I. 3 y III. 1) sino que aún en el mismo período evolutivo

esta comisura anterior es mas pobre en cantidad de fibras que la posterior. Siguiendo su camino de detrás hacia adelante, la comisura anterior llega hasta la formación olivar superior (lámina II. 3, con sus pequeñas neuronas rodeadas de fibras (que se aprecian muy bien en la fotografía gracias al método utilizado en la tinción); la comisura pasa por detrás de la oliva y es en este lugar de donde parten unas pequeñas fibras (señaladas con una flecha en la lámina II. 3) que conectan con la oliva; es así como se constituyen las conexiones entre dicha formación olivar y dichos núcleos cocleares.

Como podemos observar al contemplar la fotografía, las conexiones entre núcleos cocleares entre sí y entre éstos con otras formaciones son bastantes.

Siguiendo el comentario acerca del grupo coclear podemos observar en la lámina III. 1, el ganglio de Scarpa, del nervio coclear (en la parte inferior de la fotografía) antes de entrar en el bulbo y dividirse en ramas que también se pueden apreciar (aunque con cierta dificultad). Una de estas ramas va al núcleo laminar. En la fotografía nº 2 de la lámina III se observa un detalle de la parte posterior izquierda del corte en que aparece

el núcleo de Deiters, anterior, y el Laminar, posterior; de este último podemos observar la típica forma en hilera de sus neuronas, muy unidas y colocadas una tras otra. El contorno del núcleo en niveles altos, como el de este corte, es estrecho y largo. Sus neuronas son pequeñas y de forma redonda y ovoidea.

En un corte medio del mismo núcleo (lámina III.3), se reproduce la parte posterior interna del lado izquierdo del corte; aquí nos interesa resaltar el núcleo laminar, ya comentado en las fotografías anteriores, y que en esta presenta como aspecto nuevo la forma que dicho núcleo adquiere en su porción media. Así podemos observar como en esta porción se hace más ancho antero-posteriormente.

Gracias al método con el que la pieza está teñida (Klüver-Barrera) se pueden apreciar con bastante claridad las fibras que partiendo del núcleo laminar ascienden y cruzan al lado contralateral formando junto con otras del núcleo magnocelular la comisura coclear ó posterior, muy evidente ya en este período embrionario. Tras el laminar y, casi adosado a él aparece el núcleo magnocelular que en su parte más externa se abre para constituir un pequeño puente de unión (señalado con una flecha) con el núcleo angular, situado este último en

la parte mas externa de la fotografia y al que ya hicimos alusión. Por último, entre los núcleos cocleares, nos queda el núcleo magnocelular, (láminas IV. 1, 2 y 3). En un corte medio-alto (lámina IV. 1) ya aparece este núcleo con su típica forma en "coma" recostada sobre la pared del cuarto ventrículo. Obsérvese en la fotografía la mancha abigarrada de unión que existe entre sus neuronas y tambien la buena enmarcación que presenta por las fibras que parten de él y que le rodean ya en este período de dieciseis días. En su parte superior (lámina IV. 1) se distingue el núcleo laminar y a su izquierda el núcleo triangular; se puede comparar la diferencia de tamaño entre las neuronas de estos núcleos siendo las del núcleo magnocelular las más grandes con bastante diferencia y tambien las más homogéneas; esta homogeneidad de tamaño, con variaciones mínimas, se puede apreciar mejor en las fotografías nº 2 y nº 3 de la misma lámina, observándose tambien la similitud en cuanto a forma se refiere de dichas neuronas (formas muy redondeadas), todas éstas son características del magnocelular, pero existe una que resalta entre todas y que lo hace distinto y es la gran cantidad de fibras que rodean a cada una de sus células, fibras que constituyen nidos o celdas pericelulares (lámina IV. 3, señalados con una flecha) nidos que ya fueron comentados en su momento.

Obsevando una panorámica general de un corte alto del troncoencéfalo (lámina V. 1) se aprecian los núcleos magnocelular y laminar (aquí a la izquierda de la imagen) y, entre estos dos últimos núcleos, el perfil del suelo del cuarto ventrículo y la comisura posterior (que queda más interna) vemos como se forma un espacio semejante a un triángulo que es ocupado por el núcleo triangular que contribuye así a dar forma al suelo del cuarto ventrículo, el cual está bastante abierto por lo que los núcleos triangulares de ambos lados aparecen muy alejados; en un corte medio-bajo en cambio el ventrículo no está tan abierto y los núcleos están más próximos (lámina V. 2). En este nivel medio-bajo vemos como el núcleo triangular está rodeado por estructuras distintas a las que lo rodean en otros niveles superiores, así la fotografía muestra la posición que ocupa el núcleo triangular entre los núcleos magnocelular en su lado postero-externo y el complejo vago-glosofaríngeo en su parte anterior e interna (ambas estructuras estan marcadas con una flecha).

La explicación de ésto se encuentra en que el complejo vago-glosofaríngeo se va afilando a medida que asciende, y el espacio que deja es ocupado por el núcleo triangular que a su vez se ensancha. La imagen comentada (V.2) muestra una comisura posterior

poco evidente debido a que el método Nissl, utilizado para la tinción, no es adecuado para evidenciar fibras en cambio sí lo es para identificar células, tal y como se aprecia en la fotografía nº 3 de esta lámina V a la que nos estamos refiriendo, en la que aparecen con detalle un grupo de neuronas del núcleo triangular. Como se puede apreciar las células de este núcleo son de pequeño tamaño, hallándose algunas medianas entre ellas, aunque en escaso número. En cuanto a su forma, como ya hemos comentado en páginas anteriores, es en general ovoidea, con algunas esfículadas.

El núcleo vestibular lateral antes referido al comentar otras láminas, se puede observar mejor en la lámina VI. 1.

Este núcleo está situado a ambos lados de la parte posterior del bulbo, situación que se aprecia mejor en la parte izquierda de la fotografía, en donde el núcleo que estamos comentando aparece a la izquierda del laminar.

Como podemos ver, el vestibular lateral presenta una forma poco definida, hecho que lo caracteriza, debido a la gran separación que existe entre sus neuronas, estas son de tamaño (lámina VI. 2 y 3) variado, en general medianas y grandes con algunas de pequeño tamaño. En cuanto a la forma de estas células

(ver fotografía 3, lámina VI) se aprecian con mayor claridad los diferentes tipos que se presentan en este núcleo, así hay neuronas con espiculaciones, ovoideales y estrelladas. El vestibular lateral, como ya comentamos en páginas anteriores, presentan a veces pequeñas agrupaciones de tres o cuatro neuronas, hecho que podemos corroborar, en esta fotografía. Cerca de este núcleo, pero anterior y más medial que él, se encuentran los núcleos de Deiters y tangencial (lámina VII. 1 y 2) este último algo más externo; como podemos apreciar, las células de ambos núcleos se encuentran colocadas entre las propias fibras del VIII par a su entrada en el bulbo, más aún, las del tangencial puesto que es más externo. En cuanto al tamaño y características de sus células son bastante diferentes, así las del núcleo de Deiters aparecen más unidas y algo más pequeñas que las del tangencial aunque en ambos núcleos la forma es muy similar. como podemos ver en la fotografía nº 2 no existe una separación clara entre ambos núcleos por lo que a veces resulta difícil distinguirlos, a no ser por el tamaño de sus neuronas que, como hemos dicho, son mas grandes en el núcleo tangencial como se observa en la fotografía nº 3 de esta lámina; también es ésta se puede apreciar la forma ovalada que en general presentan estas neuronas.

3. ANALISIS ESTADISTICO.

A. ANALISIS CUANTITATIVO DEL NUMERO DE NEURONAS.

Los datos iniciales que hemos tomado han sido el número de células contadas en cada uno de los ejemplares de los tres períodos estudiados tanto en el núcleo derecho como en el izquierdo. De cara al análisis estadístico, se ha considerado como dato correspondiente a cada ejemplar la media aritmética de los datos correspondientes a su núcleo izquierdo y derecho.

De este modo, y para cada uno de los núcleos, se ha partido de un solo valor numérico para cada ejemplar.

Los resultados promedios de los ejemplares de cada período (quince embriones en el día de la incubación, doce ejemplares en el día de su eclosión y diez pollitos en el día siete posteclosión) aparecen en la tabla I (núcleos cocleares) y II (núcleos vestibulares) en las que se reflejan los valores medios de los núcleos izquierdos (I) derechos (D) así como la media de ambos promedios (M), ésta última es también la de los datos individuales, que como se ha descrito, procedían a su vez de conjugar ambos núcleos para cada caso.

De los datos contenidos en estas tablas, se desprende inmediatamente que las diferencias entre las medias de los distintos estadios y de los núcleos cocleo-vestibulares hacen irrelevantes las que existen entre la población derecha e izquierda.

Una expresión gráfica de los valores relativos del número de células para cada uno de los núcleos, aparece como diagrama de sectores en la gráfica nº 1; referida al período de 16 días de incubación; las gráficas 2 y 3 muestran, respectivamente la comparación entre las medias de cada núcleo para los períodos de eclosión y 7 días post-eclosión. En ellas se observa como los cinco núcleos vestibulares contienen más de la mitad de las células totales, siendo predominante entre los vestibulares el núcleo trian-

		ESTADIOS DE DESARROLLO	
		EMBRIONES DE 16 DIAS	7 DIAS POST-ECLOSION
		DIA DE LA ECLOSION	
NUCLEO MAGNOCELULAR	I: 5410	I: 9388	I: 8832
	D: 5183	D: 9264	D: 8856
		M: 5296	M: 9326
NUCLEO LAMINAR	I: 1854	I: 3763	I: 3634
	D: 1642	D: 3837	D: 3542
		M: 1748	M: 3800
NUCLEO ANGULAR	I: 1023	I: 3756	I: 3129
	D: 1107	D: 4034	D: 3481
		M: 1065	M: 3895
			M: 3305

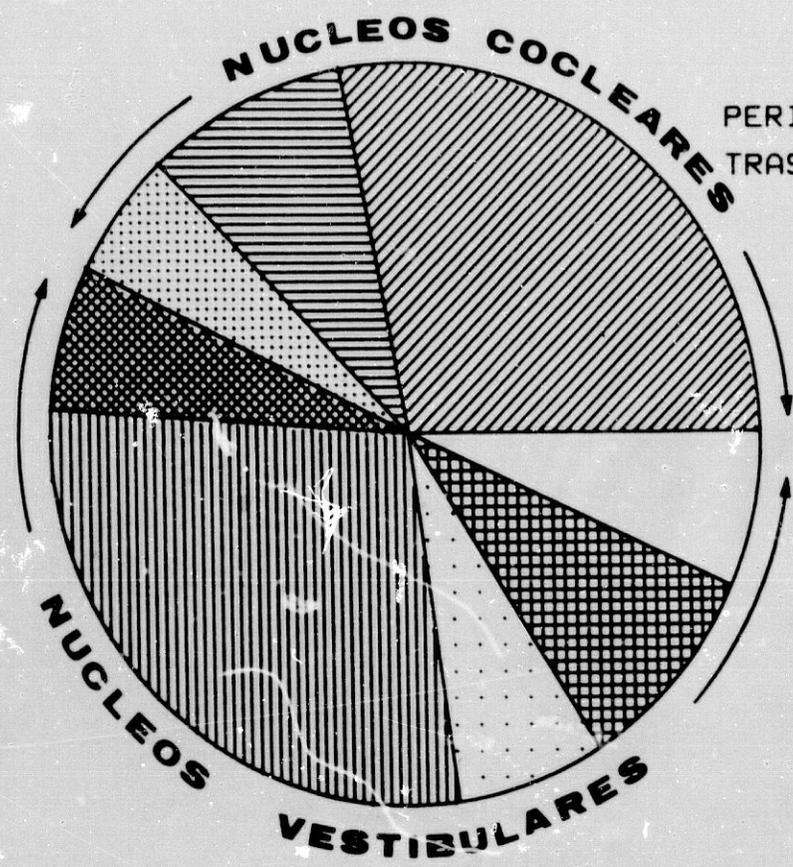
TABLA I. Población celular media de núcleos izquierdos, derechos y media global de los ejemplares en los tres estadios de desarrollo. (Núcleos cocleares).

		ESTADIOS DE DESARROLLO			
		DIA DE LA ECLOSION		7 DIAS POST-ECLOSION	
		EMBRIONES DE 16 DIAS			
NUCLEO TANGENCIAL	I: 1238	I: 4729	M: 5099	I: 3310	M: 3480
	D: 1142	D: 5469		D: 3650	
NUCLEO TRIANGULAR	I: 5230	I: 8181	M: 8270	I: 6194	M: 6212
	D: 5526	D: 8359		D: 6229	
NUCLEO VESTIBULAR LATERAL	I: 1369	I: 2193	M: 2157	I: 1605	M: 1695
	D: 1167	D: 2121		D: 1785	
NUCLEO VESTIBULAR SUPERIOR	I: 1722	I: 2296	M: 2160	I: 1516	M: 1641
	D: 1842	D: 2024		D: 1766	
NUCLEO DE DEITERS	I: 1309	I: 3988	M: 3983	I: 3410	M: 3523
	D: 1318	D: 3978		D: 3636	

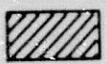
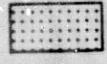
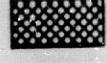
NUCLEOS VESTIBULARES

TABLA II. Población celular media de núcleos izquierdos, derechos y media global de los ejemplares en

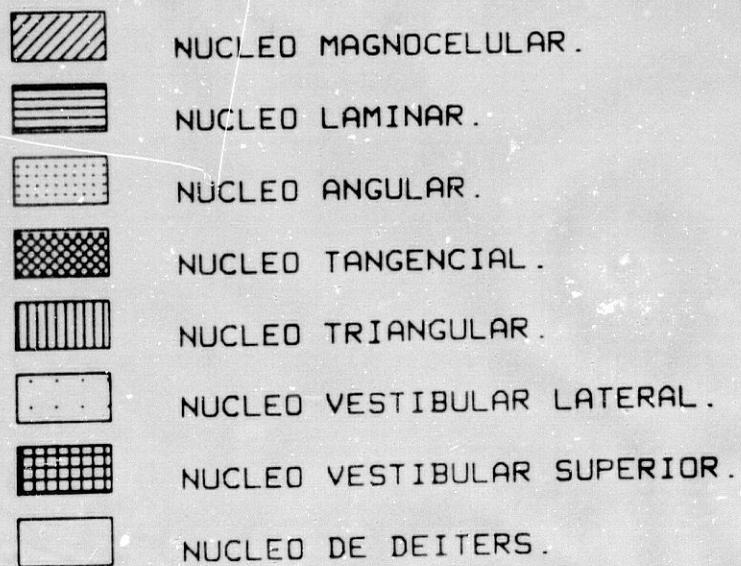
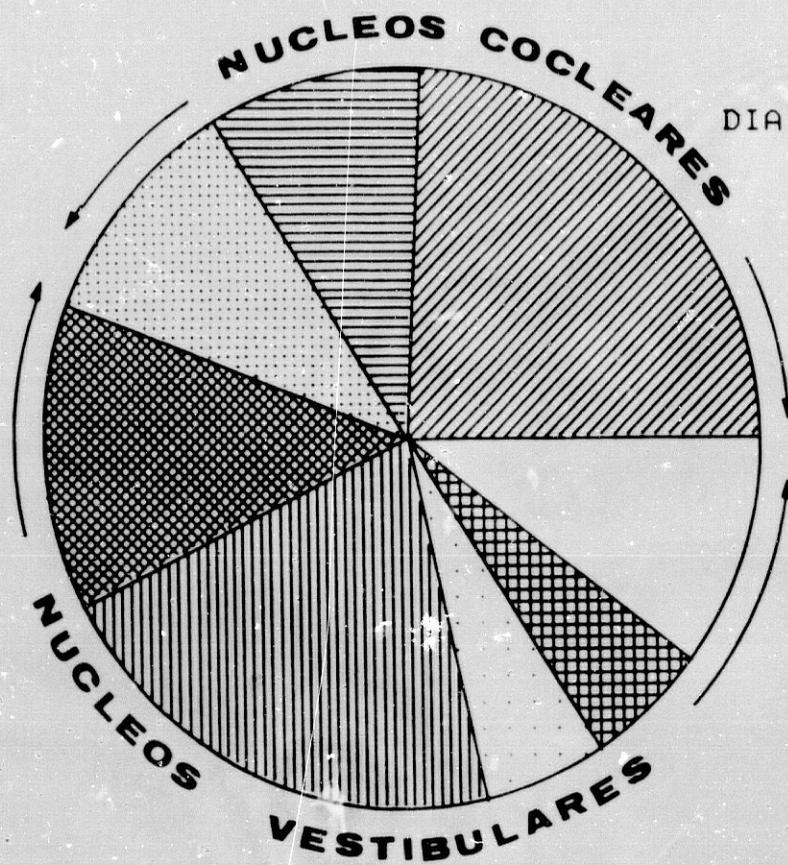
TABLA II. Población celular media de núcleos izquierdos, uer...
Núcleos Vestibulares / Núcleos Vestibulares / Núcleos Vestibulares



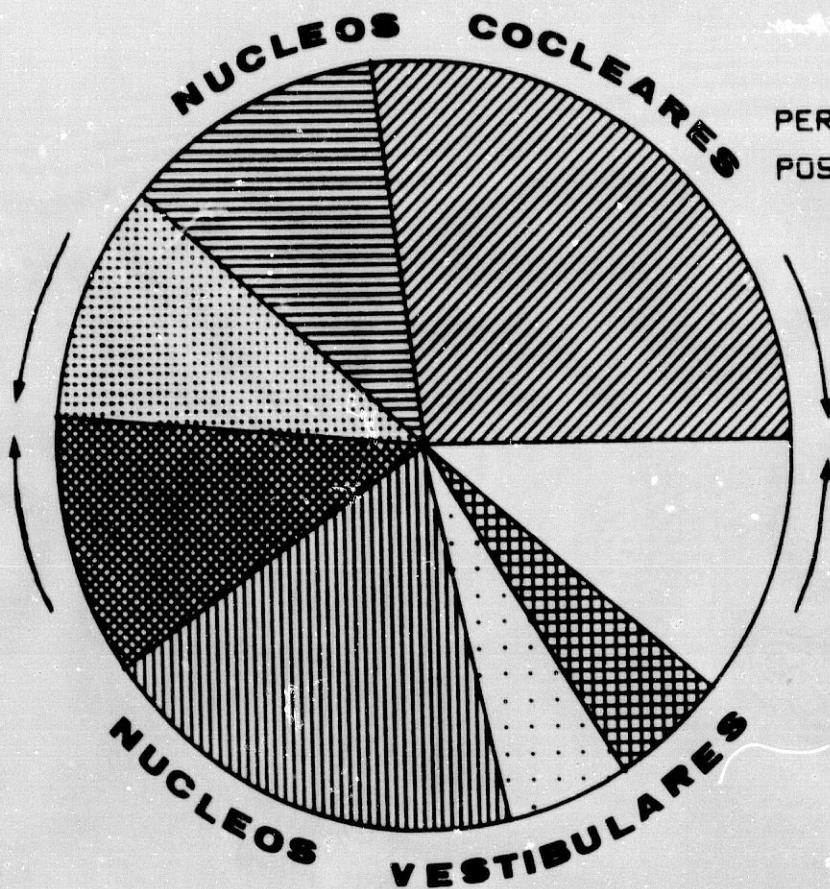
PERIODO DE 16 DIAS
TRAS LA INCUBACION.

-  NUCLEO MAGNOCELULAR.
-  NUCLEO LAMINAR.
-  NUCLEO ANGULAR.
-  NUCLEO TANGENCIAL.
-  NUCLEO TRIANGULAR.
-  NUCLEO VESTIBULAR LATERAL.
-  NUCLEO VESTIBULAR SUPERIOR.
-  NUCLEO DE DEITERS.

GRAFICA 1. Valores relativos del número de células.
Comparación de medias en el día 16 tras
la incubación.



GRAFICA 2. Valores relativos del número de células.
Comparación de medias en el día de la eclosión.



PERIODO DE 7 DIAS
POST-ECLOSION.

-  NUCLEO MAGNOCELULAR.
-  NUCLEO LAMINAR.
-  NUCLEO ANGULAR.
-  NUCLEO TANGENCIAL.
-  NUCLEO TRIANGULAR.
-  NUCLEO VESTIBULAR LATERAL.
-  NUCLEO VESTIBULAR SUPERIOR.
-  NUCLEO DE DEITERS.

GRAFICA 3. Valores relativos del número de células.
Comparación de medias en el día 7 después
de la eclosión.

gular y entre los cocleares el magnocelular, lo que confirma su gran categoría funcional. Con parecida población para los dos, ésta casi triplica en población a la de los núcleos que le siguen y hasta resulta casi cinco veces superior a la de algunos núcleos como el angular.

Resulta de especial interés comparar los resultados de cada período, para analizar la evolución del número de células a lo largo del tiempo y a ello hemos dirigido el análisis estadístico más detallado. Para cada uno de los núcleos se ha realizado un análisis de la varianza de una vía, comparando los tres períodos. Los resultados son los siguientes:

A. Núcleo Magnocelular.

El Test global para los tres períodos establece diferencias muy significativas ($P < 0'001$), como se puede apreciar en la tabla III. Las comparaciones posteriores entre cada dos grupos resultan también muy significativas. Puede concluirse, por tanto, un aumento del número de células en el día de la eclosión respecto del período anterior ($P < 0'001$), y una disminución desde el momento de la eclosión hasta los 7 días posteclosión ($P < 0'01$) sin llegar a los niveles del período de 16 días.

B. Núcleo Laminar.

Los resultados siguen un patrón similar al anterior, lo que permite idénticas conclusiones (ver tabla III).

C. Núcleo Angular.

De nuevo, como se aprecia en la tabla IV se obtiene significación tanto en el Test global como en los parciales, permitiendo así conclusiones similares a los casos anteriores.

D. Núcleo Tangencial.

El patrón de comportamiento sigue siendo un aumento muy acusado hasta la eclosión, seguido de una disminución no tan marcada desde la eclosión hasta el período de 7 días posteclosión (tabla IV). De nuevo los resultados son muy significativos como en los núcleos anteriormente revisados.

E. Núcleo Triangular.

El mismo aumento y posterior descenso mencionado para anteriores núcleos, sigue apareciendo para éste, si bien hay que mencionar que la disminución desde la eclosión hasta los 7 días posteclosión es muy importante, acercando el valor en este último período al inicial de incuba-

NUCLEO MAGNOCELULAR

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	5296'333	283'239
eclosión	12	9325'833	319'812
7 días posteclosión	10	8844'300	305'372

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 720'06$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión	$t_{exp} = 34'525$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$t_{exp} = 28'840$ ($P < 0'001$)
Eclosión ----- 7 días	$t_{exp} = 3'372$ ($P < 0'01$)

NUCLEO LAMINAR

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	1748'200	81'634
Eclosión	12	3799'750	165'299
7 días posteclosión	10	3587'900	157'960

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 944'41$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión	$t_{exp} = 39'295$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$t_{exp} = 33'429$ ($P < 0'001$)
Eclosión----- 7 días	$t_{exp} = 3'670$ ($P < 0'001$)

TABLA III.

NUCLEO ANGULAR

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	1064'467	29'904
Eclosión	12	3895'167	105'328
7 días posteclosión	10	3305'500	181'080

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 2393'46$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE LOS GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión $t_{exp} = 65'017$ ($P < 0'001$)
 16 días de incubación--7 días $t_{exp} = 48'831$ ($P < 0'001$)
 Eclosión-----7 días $t_{exp} = 12'251$ ($P < 0'001$)

NUCLEO TANGENCIAL

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	1190'533	49'317
Eclosión	12	5099'250	271'157
7 días posteclosión	10	3479'700	409'231

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 752'70$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión $t_{exp} = 38'387$ ($P < 0'001$)
 16 días de incubación-- 7 días $t_{exp} = 21'300$ ($P < 0'001$)
 Eclosión-----7 días $t_{exp} = 14'414$ ($P < 0'001$)

TABLA IV.

ción, si bien continúa habiendo diferencias significativas entre estos períodos de incubación y de posteclosión. (Tabla V).

F. Núcleo Vestibular lateral.

Con valores absolutos muy inferiores, el esquema general se reproduce con resultados de nuevo muy significativos (tabla V).

G. Núcleo Vestibular superior.

Aún manteniendo el aumento hasta la eclosión y la disminución posterior de forma significativa, los resultados para este núcleo ofrecen una novedad respecto de los anteriores; en efecto, por primera vez el número de células en los 7 días posteclosión es inferior ($P < 0.05$) al correspondiente al período de 16 días de incubación, lo que podría sugerir que el número de células disminuye también para el resto de los núcleos, aunque tal vez en posteriores estadios de desarrollo (tabla VI).

H. Núcleo de Deiters.

Los resultados son muy significativos siguiendo el esquema general (en particular el mencionado para los núcleos cocleares), ya que la disminución en este caso es mucho menos pronunciada que el aumento (tabla VI).

NUCLEO TRIANGULAR

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	5378'000	277'2374
Eclosión	12	8270'250	388'254
7 días posteclosión	10	6212'300	380'687

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 240'89$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión	$t_{exp} = 21'668$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$t_{exp} = 5'958$ ($P < 0'001$)
Eclosión----- 7 días	$t_{exp} = 13'919$ ($P < 0'001$)

NUCLEO VESTIBULAR LATERAL

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	1268'000	53'652
Eclosión	12	2156'917	137'206
7 días posteclosión	10	1694'700	94'144

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 274'12$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión	$t_{exp} = 23'398$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$t_{exp} = 10'655$ ($P < 0'001$)
Eclosión----- 7 días	$t_{exp} = 11'005$ ($P < 0'001$)

TABLA V.

NUCLEO VESTIBULAR SUPERIOR

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	1782'200	186'729
Eclosión	12	2160'250	153'424
7 días posteclosión	10	1641'400	79'289

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 34'877$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión	$t_{exp} = 6'349$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$t_{exp} = 2'243$ ($P < 0'05$)
Eclosión----- 7 días	$t_{exp} = 7'882$ ($P < 0'001$)

NUCLEO DE DEITERS

<u>GRUPO</u>	<u>n</u>	<u>\bar{x}</u>	<u>s</u>
16 días de incubación	15	1313'400	60'064
Eclosión	12	3982'583	301'713
7 días posteclosión	10	3523'500	223'757

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 623'96$ ($P < 0'001$)
(2;34) g.l.

COMPARACION ENTRE GRUPOS

16 días de incubación-- Eclosión	$t_{exp} = 32'785$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$t_{exp} = 25'753$ ($P < 0'001$)
Eclosión----- 7 días	$t_{exp} = 5'100$ ($P < 0'001$)

TABLA VI.

Una expresión de todos estos resultados aparece en las gráficas 4 y 5.

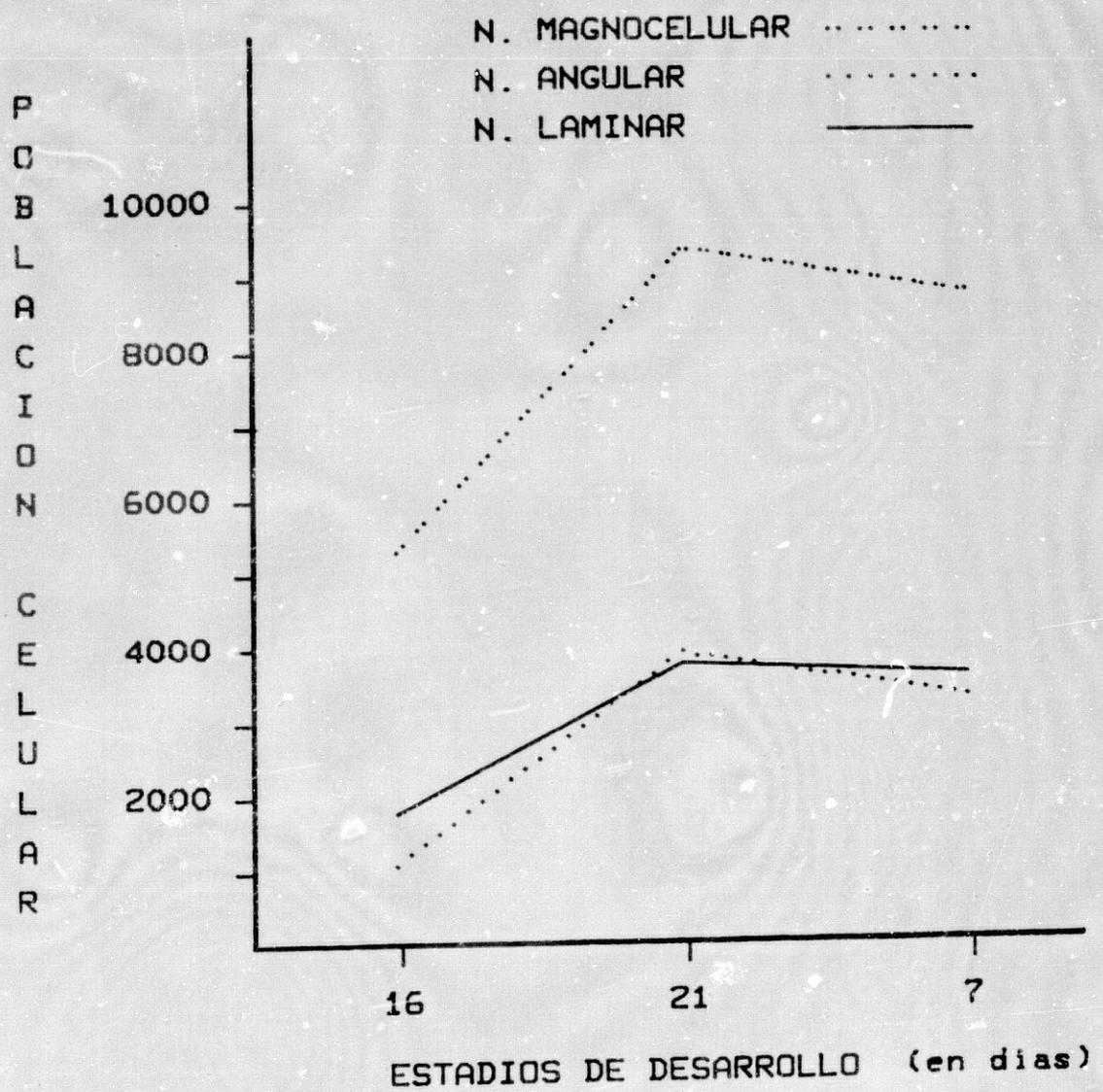
Lo más interesante bajo el punto de vista evolutivo es la coincidencia casi absoluta del comportamiento de la población celular en el período de 13 días centrado en la eclosión.

Vemos como la población celular de los distintos núcleos se incrementa ostensiblemente hasta el nacimiento en proporciones que pueden llegar hasta su quintuplicación, crecimiento muy acorde con el que sufre en medidas el encéfalo y el pollo en peso.

Sin embargo, si continuamos la observación en el período postnatal, observamos un evidente descenso de su número, menos ostensible que el crecimiento pero también claro y en proporciones entre un diez y un veinte por ciento en términos globales.

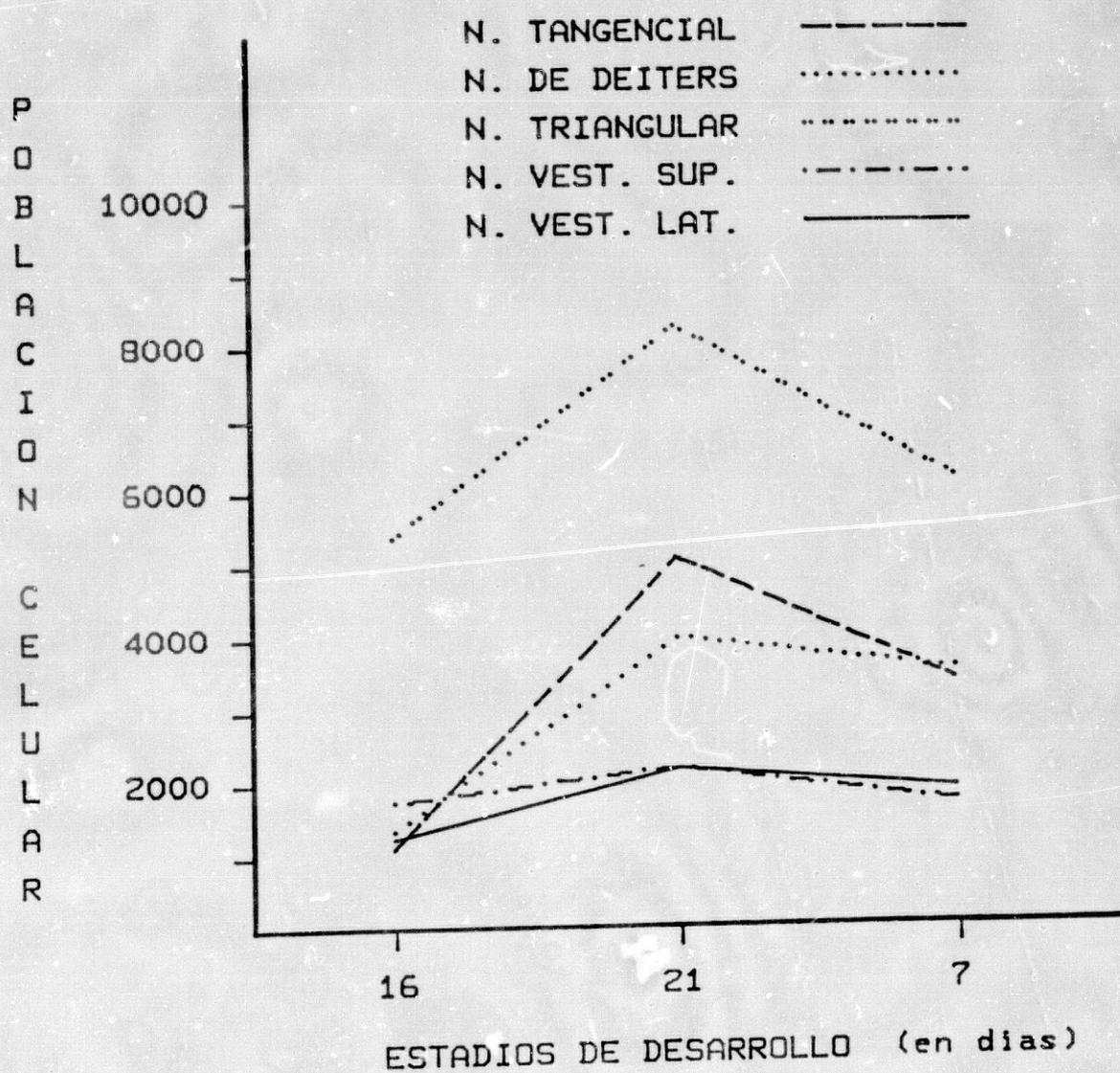
Es obvio que podemos decir que ha habido un descenso fisiológico de su población celular, una muerte celular sin duda, que viene a ajustar el número de células a las necesidades funcionales, una vez superado el período creativo de seguridad en el que se suele rebasar en amplios límites esas necesidades ante imprevisibles deterioros que la difícil eclosión -o el parto en otras especies-

NUCLEOS COCLEARES



GRAFICA 4. Evolución de la población celular de los núcleos cocleares en los tres estadios de desarrollo.

NUCLEOS VESTIBULARES



GRAFICA 5. Evolución de la población celular de los núcleos vestibulares en los tres estadios de desarrollo.

pudiera acarrear. Este proceso de incremento y posterior ajuste se ve en no pocos tejidos orgánicos y, desde luego, en el sistema nervioso.

El decir, que, justamente el día de la eclosión es el punto de inflexión, aunque lógico por lo que para todas las especies supone llegar a la vida, tendría que ser confirmado estudiando todos y cada uno de los días comprendidos entre los extremos del período que hemos elegido, pero creo que, en principio, es válido concluir que en el período neonatal se produce una inflexión del crecimiento celular de los núcleos de los nervios craneales (concretamente los estatoacústicos) que inciden en la tendencia a considerar la muerte celular como un mecanismo de desarrollo fisiológico de enorme interés evolutivo.

B. ANALISIS CUANTITATIVO DEL TAMAÑO DE LAS NEURONAS.

Para conseguir una aproximación del tamaño medio de la neurona hemos utilizado la medida del diámetro máximo celular en cada uno de los núcleos objeto de nuestro estudio. Se han medido los diámetros de veinte neuronas, escogidas al azar, en cada uno de los ocho núcleos del total de los ejemplares estudiados (15 embriones en el día 16 de incubación, 12 ejemplares en el día de la eclosión e igualmente 10 pollitos en el día 7 después de la eclosión). Las tablas de la VII a la XIV, recogen

		NUCLEO MAGNOCELULAR			
		Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º	P E R I O D O	E- 1	20	13.102	1.308
		E- 2	20	13.931	1.367
		E- 3	20	12.938	1.527
		E- 4	20	12.568	1.596
		E- 5	20	13.433	1.311
		E- 6	20	12.719	1.258
		E- 7	20	12.684	1.424
		E- 8	20	13.749	1.577
		E- 9	20	13.04	1.9
		E- 10	20	14.005	1.717
		E- 11	20	13.353	1.818
		E- 12	20	13.874	1.708
		E- 13	20	14.581	1.701
		E- 14	20	12.791	1.377
		E- 15	20	13.42	1.491
2º	P E R I O D O	E- 1	20	15.137	2.521
		E- 2	20	16.052	2.197
		E- 3	20	15.184	2.249
		E- 4	20	15.432	2.479
		E- 5	20	15.771	1.811
		E- 6	20	15.881	2.185
		E- 7	20	14.873	2.072
		E- 8	20	15.144	1.927
		E- 9	20	14.259	1.819
		E- 10	20	15.302	1.627
		E- 11	20	15.718	1.989
		E- 12	20	16.977	1.969
3º	P E R I O D O	E- 1	20	19.467	2.365
		E- 2	20	18.5	2.058
		E- 3	20	18.24	1.905
		E- 4	20	17.963	2.276
		E- 5	20	18.424	1.805
		E- 6	20	17.681	1.908
		E- 7	20	18.546	2.079
		E- 8	20	19.313	2.45
		E- 9	20	18.413	2.04
		E- 10	20	18.152	2.209

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA VII

NUCLEO LAMINAR				
	Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º P E R I O D O	E- 1	20	7.13	2.18
	E- 2	20	7.213	1.94
	E- 3	20	8.202	2.164
	E- 4	20	8.972999	1.909
	E- 5	20	8.548001	2.064
	E- 6	20	7.67	2.281
	E- 7	20	7.999	2.197
	E- 8	20	7.999	2.364
	E- 9	20	6.971	1.834
	E- 10	20	8.843001	2.113
	E- 11	20	6.82	2.032
	E- 12	20	7.578	1.874
	E- 13	20	8.666001	2.384
	E- 14	20	6.73	1.799
	E- 15	20	7.311	1.603
2º P E R I O D O	E- 1	20	9.269	1.788
	E- 2	20	9.909001	2.071
	E- 3	20	9.791001	2.12
	E- 4	20	9.695	1.824
	E- 5	20	9.656	1.477
	E- 6	20	9.608	1.951
	E- 7	20	11.09	1.868
	E- 8	20	8.958	1.833
	E- 9	20	9.553001	1.948
	E- 10	20	10.156	1.417
	E- 11	20	9.503	1.981
	E- 12	20	10.393	1.64
3º P E R I O D O	E- 1	20	12.449	2.025
	E- 2	20	12.043	1.711
	E- 3	20	12.456	2.214
	E- 4	20	12.523	2.314
	E- 5	20	11.92	2.303
	E- 6	20	12.622	1.897
	E- 7	20	11.688	2.365
	E- 8	20	12.137	2.252
	E- 9	20	12.691	1.602
	E- 10	20	11.858	2.477

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA VIII

NUCLEO ANGULAR				
	Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º P E R I O D O	E- 1	20	9.397001	2.362
	E- 2	20	10.043	2.679
	E- 3	20	9.8	3.039
	E- 4	20	8.274	2.691
	E- 5	20	9.108	2.445
	E- 6	20	9.665	2.394
	E- 7	20	9.409001	2.549
	E- 8	20	9.008001	2.184
	E- 9	20	9.444	2.688
	E- 10	20	8.203	1.823
	E- 11	20	10.178	2.638
	E- 12	20	9.812	2.698
	E- 13	20	9.798001	2.766
	E- 14	20	10.043	2.372
	E- 15	20	9.727999	2.301
2º P E R I O D O	E- 1	20	11.61	2.262
	E- 2	20	12.274	2.731
	E- 3	20	11.273	2.596
	E- 4	20	11.669	2.652
	E- 5	20	11.997	2.444
	E- 6	20	12.386	2.42
	E- 7	20	11.577	2.325
	E- 8	20	11.98	2.855
	E- 9	20	12.881	1.977
	E- 10	20	12.804	2.126
	E- 11	20	12.077	2.376
	E- 12	20	12.296	2.295
3º P E R I O D O	E- 1	20	13.172	2.067
	E- 2	20	13.036	2.838
	E- 3	20	13.192	2.439
	E- 4	20	14.115	2.182
	E- 5	20	12.58	2.401
	E- 6	20	13.66	3.048
	E- 7	20	13.851	2.972
	E- 8	20	14.286	2.888
	E- 9	20	14.358	2.681
	E- 10	20	12.957	2.077

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA IX

NUCLEO TANGENCIAL

	Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º P E R I O D O	E- 1	20	20.36	2.488
	E- 2	20	21.255	2.037
	E- 3	20	21.381	2.479
	E- 4	20	21.255	2.388
	E- 5	20	20.823	1.919
	E- 6	20	20.417	2.327
	E- 7	20	20.375	2.851
	E- 8	20	21.019	2.2
	E- 9	20	20.544	2.391
	E- 10	20	21.047	2.27
	E- 11	20	21.378	1.837
	E- 12	20	20.309	2.164
	E- 13	20	19.799	2.609
	E- 14	20	21.811	2.358
	E- 15	20	20.989	2.257
2º P E R I O D O	E- 1	20	24.215	2.572
	E- 2	20	24.24	2.337
	E- 3	20	25.83	2.398
	E- 4	20	24.414	2.914
	E- 5	20	23.545	2.724
	E- 6	20	23.906	2.309
	E- 7	20	26.045	3.043
	E- 8	20	24.388	2.945
	E- 9	20	23.367	2.938
	E- 10	20	24.722	3.274
	E- 11	20	24.785	3.367
	E- 12	20	25.039	3.185
3º P E R I O D O	E- 1	20	23.963	2.565
	E- 2	20	25.354	3.464
	E- 3	20	25.649	3.158
	E- 4	20	25.605	2.57
	E- 5	20	25.454	2.58
	E- 6	20	25.095	2.774
	E- 7	20	25.838	2.553
	E- 8	20	25.885	3.124
	E- 9	20	25.705	3.022
	E- 10	20	25.967	2.421

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA X

NUCLEO DE DEITERS					
		Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º	P E R I O D O	E- 1	20	13.516	3.102
		E- 2	20	11.756	2.73
		E- 3	20	13.712	3.23
		E- 4	20	12.256	2.734
		E- 5	20	13.021	3.374
		E- 6	20	13.027	3.339
		E- 7	20	13.269	2.468
		E- 8	20	11.977	2.886
		E- 9	20	11.791	2.791
		E- 10	20	12.76	3.21
		E- 11	20	12.956	3.339
		E- 12	20	13.183	2.65
		E- 13	20	11.649	2.843
		E- 14	20	11.702	3.095
		E- 15	20	13.033	3.114
2º	P E R I O D O	E- 1	20	14.728	3.884
		E- 2	20	15.771	4.234
		E- 3	20	16.044	3.787
		E- 4	20	14.854	4.567
		E- 5	20	15.468	3.686
		E- 6	20	13.927	3.328
		E- 7	20	16.657	3.751
		E- 8	20	15.594	4.208
		E- 9	20	17.422	4.132
		E- 10	20	15.567	3.637
		E- 11	20	14.919	3.386
		E- 12	20	14.252	4.001
3º	P E R I O D O	E- 1	20	17.627	4.519
		E- 2	20	17.222	4.008
		E- 3	20	15.379	4.341
		E- 4	20	15.334	4.698
		E- 5	20	17.275	4.506
		E- 6	20	17.317	4.398
		E- 7	20	16.99	4.529
		E- 8	20	16.991	4.238
		E- 9	20	16.394	3.897
		E- 10	20	16.333	4.69

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA XI

NUCLEO TRIANGULAR				
	Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º P E R I O D O	E- 1	20	7.278	1.406
	E- 2	20	7.428	1.368
	E- 3	20	6.967	1.48
	E- 4	20	6.554	1.516
	E- 5	20	7.258	1.644
	E- 6	20	7.093	1.706
	E- 7	20	7.29	1.767
	E- 8	20	7.444	1.788
	E- 9	20	7.406	1.828
	E- 10	20	7.235	1.245
	E- 11	20	6.242	1.094
	E- 12	20	6.59	1.31
	E- 13	20	7.047	1.521
	E- 14	20	6.828	1.518
	E- 15	20	7.13	1.76
2º P E R I O D O	E- 1	20	9.653	1.95
	E- 2	20	10.128	1.893
	E- 3	20	9.764	2.018
	E- 4	20	10.643	1.691
	E- 5	20	10.546	2.268
	E- 6	20	8.362001	2.638
	E- 7	20	9.005	1.692
	E- 8	20	9.302	2.065
	E- 9	20	9.759	2.35
	E- 10	20	10.077	2.119
	E- 11	20	8.753	2.319
	E- 12	20	10.408	2.276
3º P E R I O D O	E- 1	20	12.335	2.101
	E- 2	20	11.248	2.171
	E- 3	20	12.034	2.192
	E- 4	20	11.338	2.424
	E- 5	20	10.896	1.903
	E- 6	20	11.216	2.128
	E- 7	20	12.102	1.763
	E- 8	20	11.981	2.147
	E- 9	20	12.055	2.305
	E- 10	20	11.532	2.669

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA XII

NUCLEO VESTIBULAR LATERAL				
	Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º P E R I O D O	E- 1	20	16.977	4.806
	E- 2	20	17.839	5.131
	E- 3	20	16.142	5.635
	E- 4	20	17.028	4.307
	E- 5	20	17.016	4.977
	E- 6	20	17.432	4.977
	E- 7	20	16.967	4.909
	E- 8	20	17.101	5.407
	E- 9	20	17.744	4.329
	E- 10	20	19.15	4.685
	E- 11	20	18.473	5.054
	E- 12	20	16.507	4.736
	E- 13	20	18.299	5.637
	E- 14	20	17.831	5.044
	E- 15	20	17.777	4.866
2º P E R I O D O	E- 1	20	19.874	4.322
	E- 2	20	19.15	5.656
	E- 3	20	17.997	5.595
	E- 4	20	17.109	6.092
	E- 5	20	20.839	5.033
	E- 6	20	15.569	5.023
	E- 7	20	18.779	4.802
	E- 8	20	18.414	5.203
	E- 9	20	17.466	5.34
	E- 10	20	18.297	5.789
	E- 11	20	17.71	5.578
	E- 12	20	18.596	4.764
3º P E R I O D O	E- 1	20	19.756	6.023
	E- 2	20	19.912	6.671
	E- 3	20	19.63	6.239
	E- 4	20	19.103	5.232
	E- 5	20	19.503	6.286
	E- 6	20	19.783	5.201
	E- 7	20	19.874	5.799
	E- 8	20	20.796	6.409
	E- 9	20	17.879	5.205
	E- 10	20	18.903	5.244

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA XIII

NUCLEO VESTIBULAR SUPERIOR

		Ejemplar	Neuronas contadas	\bar{x}	s
1º	P E R I O D O	E- 1	20	10.284	1.463
		E- 2	20	8.913999	1.914
		E- 3	20	9.854	1.462
		E- 4	20	9.448	1.692
		E- 5	20	9.314999	1.537
		E- 6	20	9.12	1.467
		E- 7	20	8.84	1.602
		E- 8	20	9.443	1.654
		E- 9	20	8.520001	1.634
		E- 10	20	8.882	1.487
		E- 11	20	8.758001	1.362
		E- 12	20	9.359999	1.508
		E- 13	20	8.734999	1.246
		E- 14	20	8.628	1.333
		E- 15	20	9.262	1.736
2º	P E R I O D O	E- 1	20	12.667	2.668
		E- 2	20	12.11	2.367
		E- 3	20	12.815	2.836
		E- 4	20	13.159	2.169
		E- 5	20	13.499	2.036
		E- 6	20	12.923	2.389
		E- 7	20	12.224	2.195
		E- 8	20	11.277	1.983
		E- 9	20	13.329	2.384
		E- 10	20	13.42	2.142
		E- 11	20	12.342	2.276
		E- 12	20	12.711	2.287
3º	P E R I O D O	E- 1	20	12.931	2.834
		E- 2	20	15.982	2.425
		E- 3	20	12.767	2.947
		E- 4	20	12.196	2.999
		E- 5	20	13.147	3.065
		E- 6	20	12.739	2.803
		E- 7	20	14.597	2.495
		E- 8	20	12.651	3.145
		E- 9	20	12.506	2.874
		E- 10	20	11.872	2.804

1º Período = 16 días de incubación.

2º Período = Eclosión.

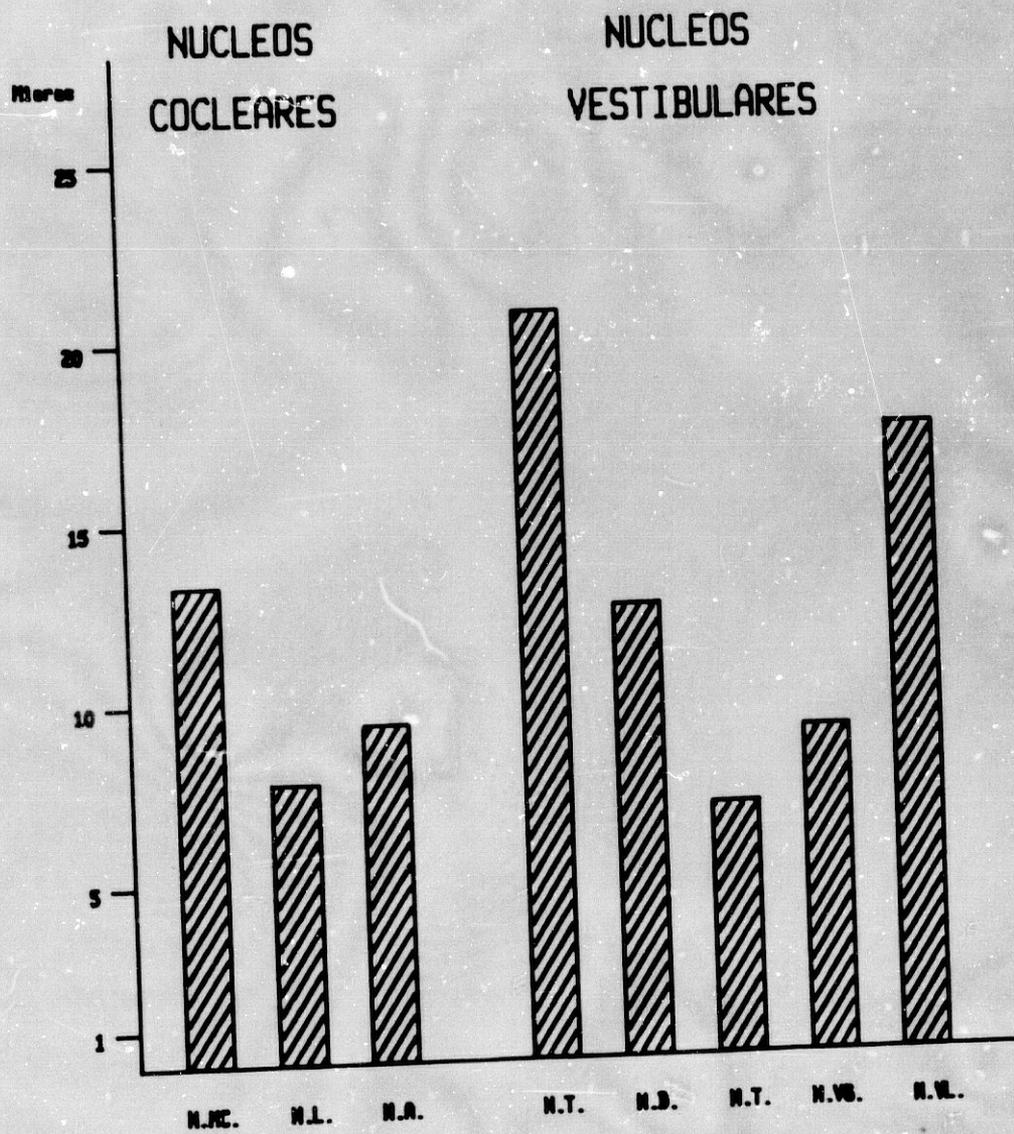
3º Período = 7 días posteclosión.

TABLA XIV

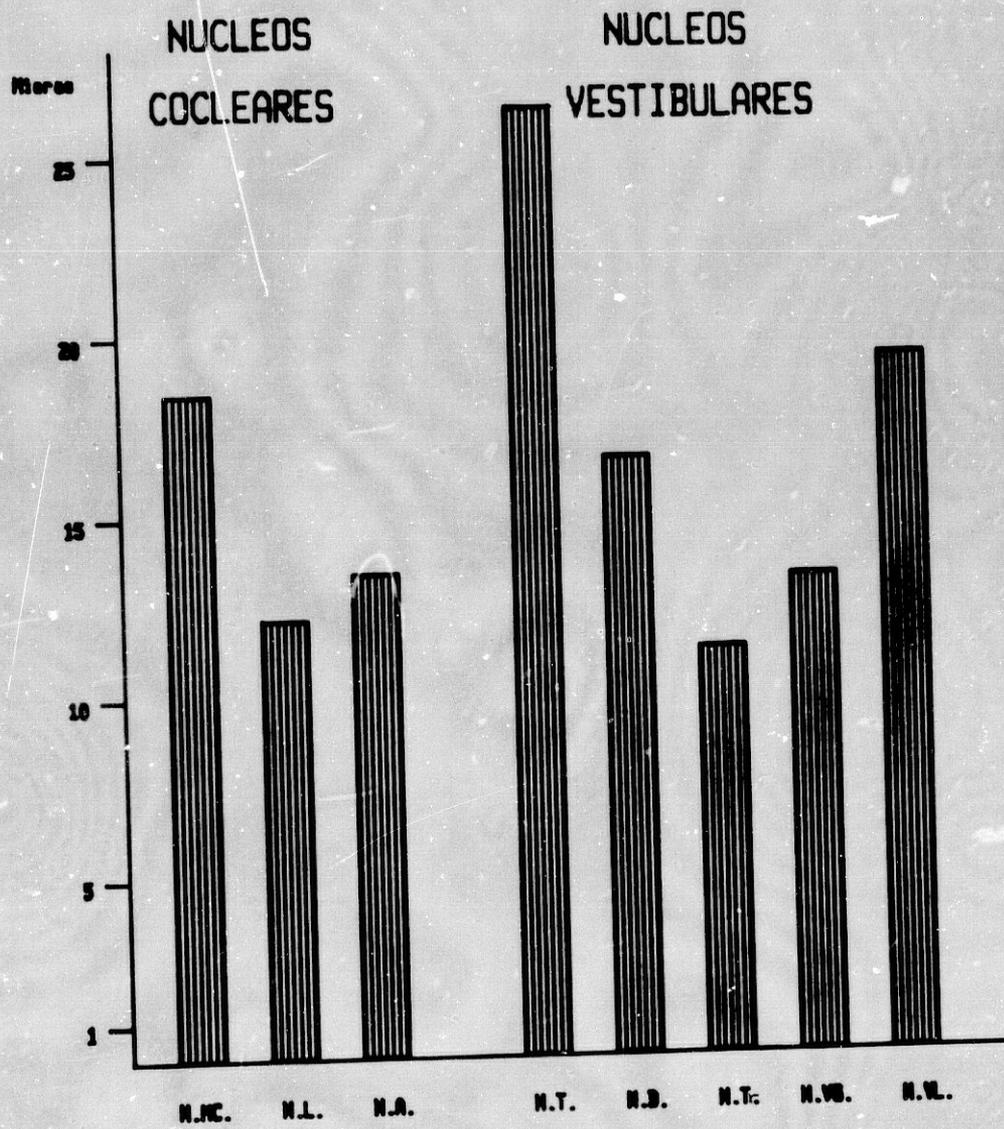
para cada núcleo, los promedios y desviaciones típicas de las veinte medidas realizadas para cada ejemplar. Las medias de los diámetros de la totalidad de los ejemplares de cada período se representan en las gráficas de barras nº 6, nº 7 y nº 8 correspondientes a cada uno de los períodos estudiados; en ellas se aprecia que las dimensiones de las células de los distintos núcleos resultan bastante heterogéneas destacando el núcleo tangencial entre los vestibulares y el magnocelular entre los cocleares como los de neuronas de mayor diámetro. Lógicamente, el patrón se mantiene en líneas generales en los tres periodos.

Como en el estudio dedicado al número de células, el análisis estadístico inferencial se ha centrado en la comparación de los diferentes períodos para cada uno de los núcleos, a fin de obtener conclusiones acerca de la evolución del tamaño celular con el paso del tiempo.

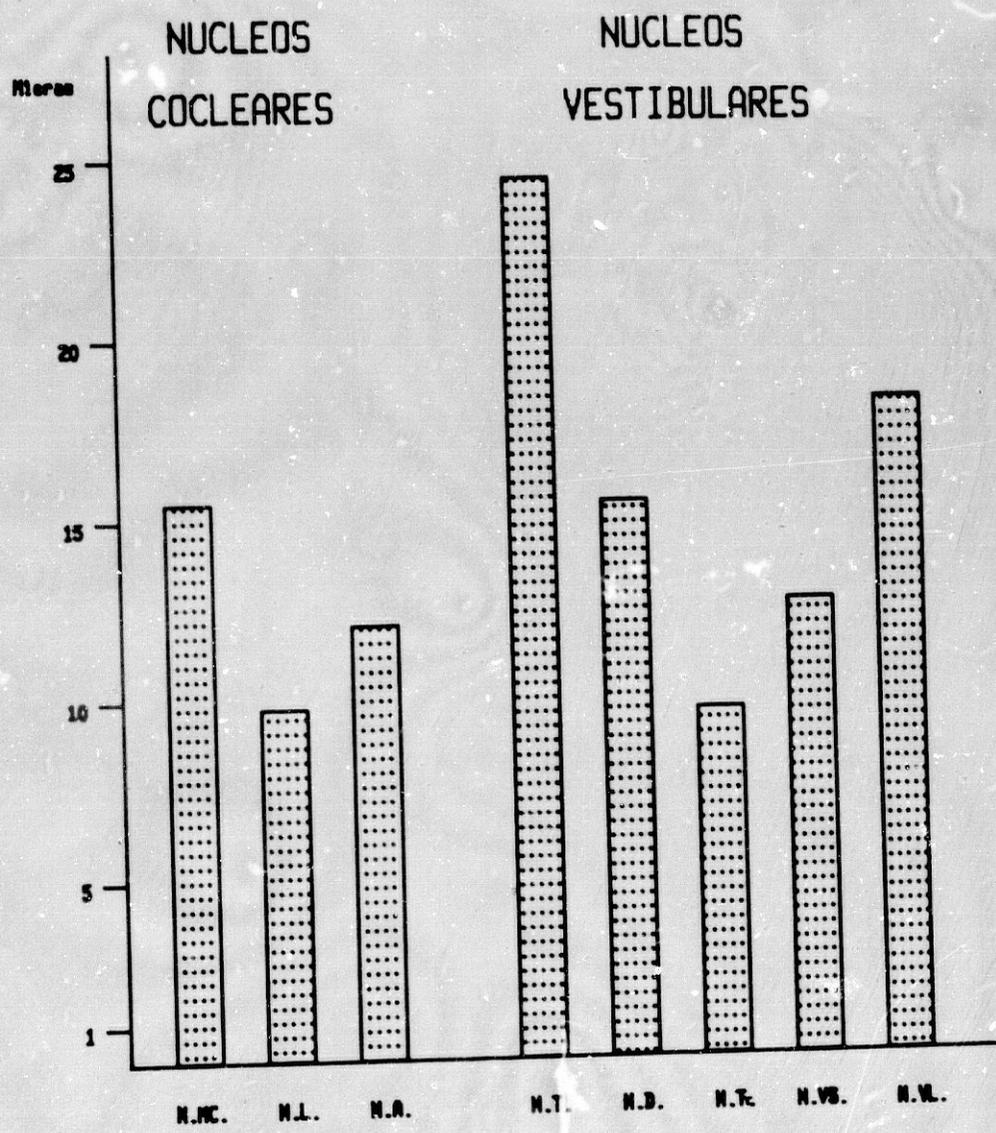
Para cada uno de los núcleos se ha realizado un análisis de la varianza de una vía que globalmente compara los resultados de los treinta y siete ejemplares. (El distinto número de ejemplares en cada período impide realizar el análisis como en un modelo completamente anida



GRAFICA 6. Diámetros celulares medios de los núcleos cocleares y vestibulares en el día 16 tras la eclosión.



GRAFICA 8. Diámetros celulares medios de los núcleos cocleares y vestibulares en el día 7 después de la eclosión.



GRAFICA 7. Diámetros celulares medios de los núcleos cocleares y vestibulares en el día de la eclosión.

do). El contraste entre los distintos períodos se ha llevado a cabo por medio de tres test "a priori" entre el conjunto de ejemplares de un período y el de otro. Los resultados obtenidos han sido los siguientes:

A. Núcleo Magnocelular.

El Test global es muy significativo como se aprecia en la tabla XV. Las comparaciones entre los tres estadios muestran diferencias muy significativas en todos los casos ($P < 0.001$); se produce un aumento progresivo del tamaño, que es mayor a los 7 días posteclosión que en la eclosión, y también mayor en esta que en el período de 16 días de incubación.

B. Núcleo Laminar.

Los resultados son similares al anterior permitiéndonos idénticas conclusiones (tabla XV).

C. Núcleo Angular.

Siguen apareciendo resultados significativos en el mismo sentido que para el resto del grupo coclear. (ver tabla XVI).

B. Núcleo Tangencial.

Sigue un patron en líneas generales igual a los anteriores núcleos pero con mayor aumento entre

NUCLEO MAGNOCELULAR

MEDIAS EN LOS TRES PERIODOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
13'346	15'478	18'470

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 26'27$ ($P < 0'001$)
(36;703) g.l.

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

16 días de incubación--	Eclosión	$F_{exp} = 168'31$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación--	7 días	$F_{exp} = 875'17$ ($P < 0'001$)
Eclosión-----	7 días	$F_{exp} = 271'309$ ($P < 0'001$)

NUCLEO LAMINAR

MEDIAS EN LOS TRES PERIODOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
7'778	9'798	12'239

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 18'15$ ($P < 0'001$)
(36;703) g.l.

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

16 días de incubación--	Eclosión	$F_{exp} = 134'58$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación--	7 días	$F_{exp} = 590'06$ ($P < 0'001$)
Eclosión-----	7 días	$F_{exp} = 160'47$ ($P < 0'001$)

TABLA XV.

NUCLEO ANGULAR

MEDIAS EN LOS TRES PERIODOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
9'460	12'069	13'521

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 10'38$ ($P < 0'001$)
(36;703) g.l.

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

16 días de incubación--	Eclosión	$F_{exp} = 143'81$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación--	7 días	$F_{exp} = 313'62$ ($P < 0'001$)
Eclosión-----	7 días	$F_{exp} = 36'46$ ($P < 0'001$)

NUCLEO TANGENCIAL

MEDIAS EN LOS TRES PERIODOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
20'850	24'541	25'451

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 13'39$ ($P < 0'001$)
(36;703) g.l.

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

16 días de incubación--	Eclosión	$F_{exp} = 258'75$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación--	Eclosión	$F_{exp} = 361'90$ ($P < 0'001$)
Eclosión-----	7 días	$F_{exp} = 12'876$ ($P < 0'001$)

TABLA XVI.

los 16 días de incubación y la eclosión que entre la eclosión y los 7 días posteriores. (Tabla XVI).

E. Núcleo de Deiters.

El patrón de comportamiento sigue siendo un aumento en el diámetro de las neuronas como en el núcleo anterior (ver tabla XVII).

F. Núcleo Triangular.

Los resultados son similares a los anteriores núcleos vestibulares, con mayor aumento en el diámetro entre el período de 16 días y la eclosión que entre esta última y los siete días después de ella. (Tabla XVII).

G. Núcleo Vestibular superior.

Al igual que el núcleo triangular y en el núcleo de Deiters sigue apareciendo un aumento progresivo pero más acusado entre el primer período y la eclosión que entre la eclosión y los 7 días tras ésta (Tabla XVIII).

H. Núcleo Vestibular lateral.

Excepcionalmente en este núcleo no aparecen diferencias significativas en el Test global, lo que probablemente se debe a la muy alta variabilidad entre los diámetros de las neuronas de cada ejemplar que aunque existe también en otros núcleos, es mayor en éste; basta

NUCLEO DE DEITERS

MEDIAS EN LOS TRES PERIODOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
12'638	15'434	16'286

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 5'13$ ($P < 0'001$)
(36;703) g.l.

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

16 días de incubación-- Eclosión	$F_{exp} = 75'280$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$F_{exp} = 115'74$ ($P < 0'001$)
Eclosión----- 7 días	$F_{exp} = 5'75$ ($P < 0'025$)

NUCLEO TRIANGULAR

MEDIAS EN LOS TRES PERIODOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
7'052	9'700	11'674

TEST GLOBAL

$F_{exp} = 21'01$ ($P < 0'001$)
(36;703) g.l.

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

16 días de incubación-- Eclosión	$F_{exp} = 247'22$ ($P < 0'001$)
16 días de incubación-- 7 días	$F_{exp} = 86$ ($P < 0'001$)
Eclosión----- 7 días	$F_{exp} = 108'59$ ($P < 0'001$)

TABLA XVII.

NUCLEO VESTIBULAR SUPERIOR

MEDIAS EN LOS TRES GRUPOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
9'157	12'706	13'139

TEST GLOBAL

$$F_{\text{exp}} = 16'85 \text{ (P} < 0'001 \text{)}$$

(36;703) g.l.

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

16 días de incubación-- Eclosión	$F_{\text{exp}} = 344'90 \text{ (P} < 0'001 \text{)}$
16 días de incubación-- 7 días	$F_{\text{exp}} = 390'68 \text{ (P} < 0'001 \text{)}$
Eclosión----- 7 días	$F_{\text{exp}} = 4'19 \text{ (P} < 0'05 \text{)}$

NUCLEO VESTIBULAR LATERAL

MEDIAS EN LOS TRES PERIODOS

<u>16 días de incubación</u>	<u>Eclosión</u>	<u>7 días posteclosión</u>
17'486	18'317	19'514

TEST GLOBAL

$$F_{\text{exp}} = 1'20 \text{ con ninguna significación.}$$

COMPARACION DE LOS TRES ESTADIOS

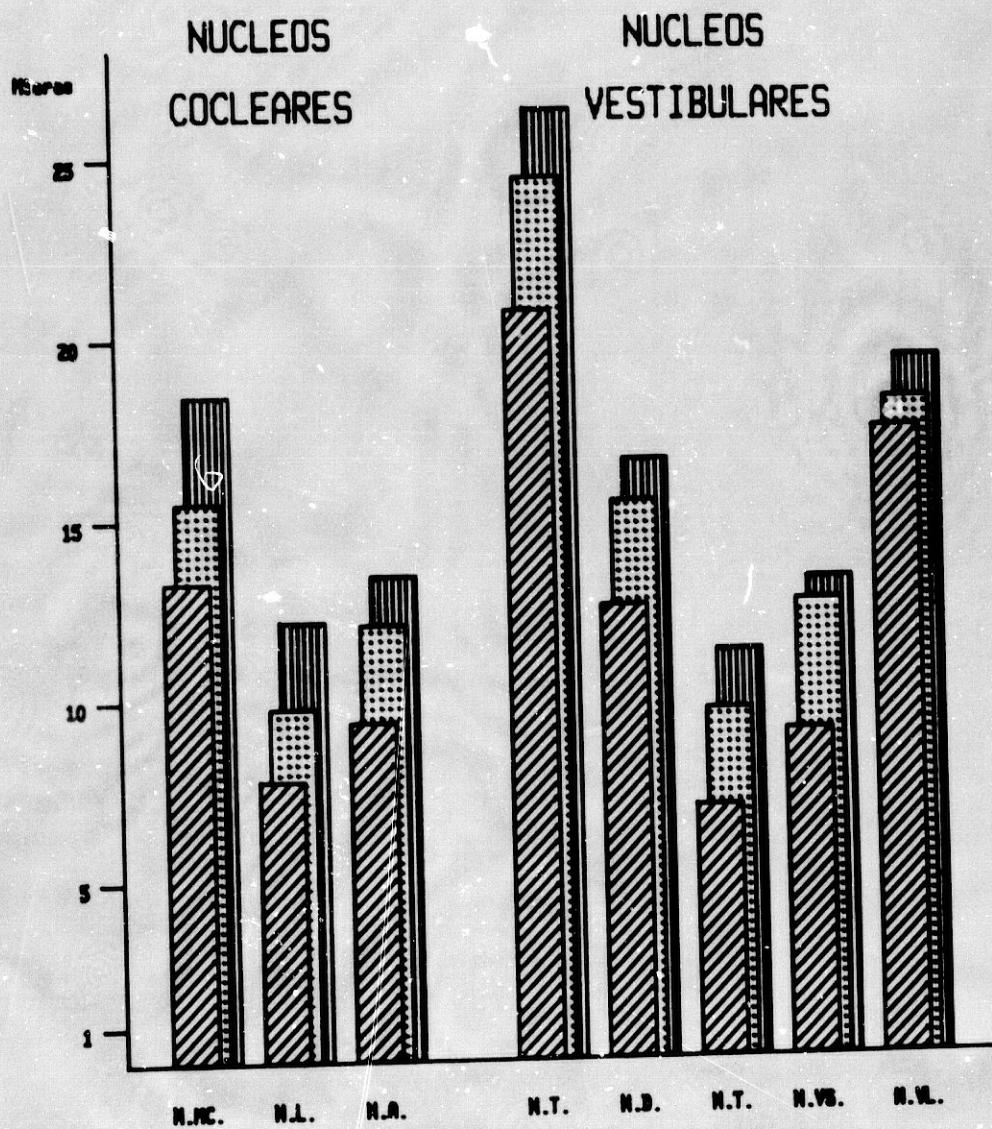
No hay diferencias significativas.

TABLA XVIII.

observar la tabla XVIII en la que aparecen desviaciones típicas muy superiores a las que se muestran para el resto de los núcleos (aunque también son grandes, lógicamente en alguno de ellos). De esta forma las diferencias que puedan existir entre los distintos ejemplares y grupos quedan definidas por las muy marcadas que se observan entre las neuronas de un mismo ejemplar.

En consecuencia la no significación no debe interpretarse tanto como una estabilidad de los promedios de los diámetros a lo largo del tiempo, sino como reflejo del irregular tamaño de las neuronas de este núcleo.

Un resumen gráfico del comportamiento medio del diámetro celular en los tres períodos puede verse en la gráfica nº 9 donde aparece claramente la evolución ascendente del tamaño celular, con la posible excepción del núcleo vestibular lateral.



GRAFICA 9. Comparación de los diámetros celulares medios de los núcleos cocleares y vestibulares en los tres períodos de desarrollo.

V. DISCUSSION

Ya se ha planteado en el capítulo de introducción, la gran dificultad, por no decir la imposibilidad de poder encontrar en la bibliografía una uniformidad en la denominación y localización de los núcleo cocleo-vestibulares por lo que se ha intentado exponer la situación concreta con que los distintos autores tratan el tema en la literatura disponible, presentándolos tal y como se puede recoger en ella. Parece imposible, pero esta es la realidad, que la coincidencia entre las

20

descripciones de autores suficientemente consagrados y serios es, en muchas ocasiones, prácticamente nula.

Esta es, pues, la dificultad con la que nos tropezamos una y otra vez en el trabajo de investigación que se lleva a cabo en el Instituto "Federico Olóriz" donde hemos realizado el presente trabajo. De aquí se puede comprender fácilmente el interés que para nosotros y para los investigadores del citado Instituto tiene el poder conformar un patrón general y básico de localización, denominación, morfología, tamaño, etc. de esta parcela del Sistema Nervioso, tomando estos núcleos como ejemplo.

Aquí estaba nuestro reto, aunque cuando se planteó el tema del estudio del desarrollo del complejo nuclear cocleo-vestibular sabíamos ya de antemano que no íbamos a llegar a conclusiones muy llamativas, ni quizás vistosas, pero sin embargo quisimos ser consecuentes con las necesidades del trabajo conjunto del Instituto.

En definitiva se nos exigía establecer unos parámetros de normalidad fiables y concretos, sobre todo a la vista del espectro tan variable y a veces confuso que nos ofrecían los textos y publicaciones actuales consultados, máxime cuando las últimas investigaciones van

dirigidas a conocer los aspectos funcionales de estos núcleos más que a los anatómicos o morfológicos básicos.

Pero aquí está la paradoja: es bastante difícil poder llegar a conclusiones válidas y a un avance cuantitativa y cualitativamente eficaz y correcto en cualquier terreno experimental o funcional sin tener unas bases comunes y lo más exactas posibles a partir de las cuales poder construir un edificio científico de la máxima seguridad y garantía.

Al menos es este el problema y la inquietud que se advierte en los trabajos de los diferentes autores, y para nosotros mas directamente en los de nuestro departamento.

Este fué nuestro punto de partida y tras la revisión y tratamiento de todos los datos que se han recogido y expuesto en los apartados anteriores, estamos en condiciones de abordar en este capítulo aquellos detalles mas interesantes y relevantes que nos puedan aclarar y precisar los comentarios y conclusiones de esta tesis doctoral.

De todos modos podemos decir que estamos satisfechos de los resultados finales porque se trata de un

tema clásico, pero árido, difícil y a la vez sumamente necesario y casi, por lo expuesto anteriormente, imprescindible en la investigación actual sobre este tema. Sobre todo en un problema de actualidad como es el del tratamiento de la hipoxia experimental donde se pueden suceder cambios tan sutiles en las estructuras que hay que conocer la normalidad lo más exacta posible. Es el caso de nuestro Instituto.

Es de resaltar también como se ha revisado un tema tratado ya desde antiguo con la aplicación de métodos modernos, desde la estadística hasta la captación de imágenes por ordenador y dibujo automatizado, equiparando y elaborando todos los datos con la máxima fiabilidad de que hemos sido capaces. Entre una y otra actitud (examen tradicional de un núcleo y análisis con los métodos morfométricos más modernos) hay una beneficiosa continuidad y colaboración que resaltamos. Podemos decir que no están obsoletos los métodos antiguos o clásicos de observación siempre que los datos se analicen o traten con el rigor de las posibilidades actuales.

Establecer una discusión amplia y profunda acerca de los diferentes apartados y parámetros valorados

en el presente trabajo con el de otros es realmente complejo por la falta de datos coincidentes y suficientemente contrastados en la bibliografía, por lo que no nos atrevemos a calificar este capítulo como "discusión" propiamente dichas, sino más bien y en honor a la verdad un "comentario" a los resultados obtenidos por nuestro trabajo sobre el de los demás, tal y como éstos se han presentado en la introducción y planteamiento del tema.

Así pues, y con el ánimo de ser lo más sistemático y claro posible trataremos de hacer los comentarios según los enunciados que hemos enumerado de la siguiente manera:

- 1.- Localización y situación de los núcleos.
- 2.- Clasificación y denominación.
- 3.- Morfología nuclear.
- 4.- Morfología celular.
- 5.- Diámetro celular.
- 6.- Número de células.
- 7.- Conexiones.

1.- Localización y situación de los núcleos:

Como cabía esperar todos los autores (CAJAL 1908, KUHLEMBECK 1975, entre otros) coinciden en la locali

zación global de los núcleos, tanto los que componen el grupo coclear como el vestibular, al situarlos en el bulbo a nivel de la zona dorsal de la placa alar en las aves.

Otra cuestión diferente es la que alude a la situación y demarcación concreta de cada uno de los núcleos en dicha placa alar, o en cuanto a sus relaciones topográficas. Aunque la discrepancia no es insalvable, la verdad es que existe.

Para algunos autores núcleos identificables y vecinos son considerados como de diferente personalidad mientras que para otros son la misma cosa. Por este motivo nos ha parecido conveniente reseñar nuestra propia visión de la situación de los mismos, ya expuesta en los resultados, remitiendo a estos para no incurrir en una repetición innecesaria. A pesar de ello, nos parece interesante destacar aquí que los núcleos cocleares tienen unos límites más precisos que los vestibulares hasta el punto que la dificultad en la descripción de alguno de ellos, como en el caso del núcleo vestibular lateral y la del vestibular superior ha sido una tarea realmente ardua y complicada.

Así es justificable que KUHLEMBECK (1975) apenas distinga el núcleo vestibular superior y apunte que pudiera pertenecer al grupo nuclear cerebeloso.

2.- Clasificación y denominación de los núcleos:

Si en el aspecto anterior los autores mas o menos coinciden, aunque con las matizaciones ya comentadas, en éste las opiniones son bastante dispares o mas bien confusas.

En parte pueden derivarse del comentario en el punto anterior respecto a los núcleos cocleares y vestibulares. Mientras que los cocleares se definen más claramente, los vestibulares ofrecen mayor dificultad y de ahí su peor definición. Esto hace que los primeros tengan una denominación y clasificación prácticamente unánime, ocurriendo lo contrario con los segundos.

Así los autores (CAJAL 1908, PEARSON 1972, ROMANOFF 1960, entre otros), con los que coincidimos plenamente, establecen que los núcleos cocleares son:

- Núcleo magnocelular.
- Núcleo angular.
- Núcleo laminar.

No ocurre lo mismo con la denominación y clasi-

ficación de los núcleos vestibulares en donde existen unos criterios más dispares. Algunos utilizan, a la vez, consideraciones de posición, otros de forma, otros de tamaño de sus neuronas etc. o incluso (podríamos pensar que por la razón ya aludida de falta de definición o límites precisos de estos núcleos) hablan de lo que para unos autores son dos o más núcleos como si realmente fueran diferentes porciones de un mismo núcleo. Así PEARSON (1972) clasifica un núcleo Vestibular Descendente que para KUHLEMBECK (1975) es parte del núcleo de Deiters. Esta es también nuestro criterio como lo es también para ROMANOFF (1960) o para KARTEN y HODOS (1967).

Sirva de referencia para apreciar los diferentes criterios y la disparidad a la hora de clasificar los núcleos vestibulares las que presentan autores como CAJAL (1908), PEARSON (1972), ROMANOFF (1960) y KUHLEMBECK (1975) entre otros, y que nosotros exponemos a continuación:

Clasificación de los núcleos vestibulares según CAJAL

(1911):

- Campo acústico.
- Núcleo posterior triangular.
- Núcleo lateral del cerebelo.

- Núcleo del motor ocular externo.
- Núcleo tangencialis.

Clasificación de los núcleos vestibulares según PEARSON
(1972):

- Núcleo vestibular ventrolateral.
- Núcleo vestibular descendente.
- Núcleo vestibular dorsolateral.
- Núcleo vestibular dorsomedial.
- Núcleo vestibular superior.
- Núcleo tangencialis.

Clasificación de los núcleos vestibulares según KARTEN
y HODOS (1967):

- Núcleo vestibular descendente.
- Núcleo vestibular dorsolateral.
- Núcleo vestibular lateral.
- Núcleo vestibular medial.
- Núcleo vestibular superior.

Clasificación de los núcleos vestibulares según ROMANOFF
(1960):

- Núcleo tangencialis.
- Núcleo de Deiters.

- Núcleo vestibular descendente.
- Núcleo vestibular dorsomedial (probable).
- Núcleo vestibular dorsolateral.
- Núcleo vestibular superior.

Clasificación de los núcleos vestibulares según KUHLEMBECK
(1975):

- Núcleo tangencialis.
- Núcleo de Deiters.
- Núcleo radialis o vestibular descendente.
- Núcleo triangularis medialis.
- Núcleo rostralis. S. Oralis.
- Núcleo vestibular superior.

Todo esto nos ha llevado a revisar personalmente nuestro material con una orientación mínima y conscientes de las dificultades y confusiones con las que nos íbamos a encontrar y sacar conclusiones iniciales que luego hemos tenido que corroborar.

Para nosotros a los núcleos vestibulares los hemos clasificado como:

- Núcleo tangencial.
- Núcleo triangular.
- Núcleo de Deiters.

- Núcleo vestibular lateral.
- Núcleo vestibular superior.

Esta clasificación discrepa de las de otros autores, como las anteriormente presentadas, si bien todos los núcleos que describimos se encuentran nominados de alguna manera entre todas ellas sin haber aportado nosotros ninguna novedad salvo la clasificación en sí.

Por supuesto que ésta obedece a nuestra propia observación de todos y cada uno de los casos analizados y revisados en el presente trabajo. Creemos que ofrece una mayor aproximación a la realidad bajo el criterio empleado en relación a su morfología y topografía. Igualmente y con la misma sistemática que se ha seguido en la descripción de los núcleos cocleares, se ha hecho con la de los vestibulares en el apartado de resultados a que remitimos.

Todo ello puede contribuir a establecer una base válida y sólida para apoyarse en el desarrollo de otro tipo de investigaciones y experiencias relacionadas con estos núcleos.

3.- Morfología nuclear.

Los núcleos una vez reconocidos, ofrecían las

dificultades propias de su estructura, como ya hemos tenido ocasión de comentar anteriormente.

A esta adversidad se le suma que nada se puede recoger del examen de la literatura y por tanto apenas nada nos puede aportar. Tan solo en las descripciones clásicas o en algún texto de relativa reciente aparición como en el Atlas de YOUNGREM y PHILLIPS (1978) o el de TIENHOVEN y JUHASZ (1962), a veces se aventuran esquemas de cortes que fueron al principio orientadores, pero que son un tanto aislados y se presentan en muchas ocasiones sin referencia a nivel o edad.

Por estos motivos, nuestra aportación debemos considerarla de valor pues hemos intentado llenar el gran vacío existente en cuanto a la forma, límites y relaciones de los núcleos cocleoyestibulares se refiere.

Así, se ha descrito la morfología de cada uno de los núcleos, sus límites y relaciones. Todo ello lo hemos presentado en tres períodos evolutivos: preeclósión (día 16 de incubación), eclósión y postecclósión (7 días tras la eclósión), comparando y estableciendo las diferencias o similitudes existentes en cada uno de estos tres períodos o fases.

La elaboración realmente no fue nada fácil habida cuenta que se partía de cero y por tanto no se tenían parámetros o datos suficientes para establecer correlatos válidos. Nuestro trabajo estuvo en utilizar una metodología fiable para así poder llegar a unos resultados mínimamente correctos. Esta fué nuestra pretensión, tal y como hemos expresado en Material y Métodos. Los datos morfológicos obtenidos por procedimientos embriológicos clásicos de reconstrucción planimétrica fueron representados y ampliados, proyectando los perfiles en líneas sucesivas y equidistantes que significaban una división homogénea del segmento, técnica parecida a la de cuadrícula que se hace en dibujo comercial para ampliar o reducir esquemas.

Además, esa perspectiva así dibujada se corroboró más tarde con la representación automática en un analizador de imágenes que vino a confirmar nuestras apreciaciones, aunque hubiera ciertamente que matizarlas a la vista de las gráficas impresas.

Podemos decir, sin embargo, que para nosotros ambas técnicas han resultado complementarias. Ciertamente se da más seguridad a un dibujo representativo de este

tipo cuando se ve corroborado con el dibujo automatizado. Así, no solo hemos pretendido cubrir una laguna existente sino que hemos intentado establecer un mapa morfológico básico relativamente fiable, definiéndolo sobre todo, a lo largo de su evolución en los tres períodos concretos ya citados.

4.- Morfología celular.

Igualmente asistimos a un desolador comportamiento de los autores en la bibliografía a la hora de describir la morfología de las células que constituyen los núcleos.

Esto nos obliga, una vez más, a dejar reducido lo que debería ser una productiva discusión a una mera exposición de comentarios.

De todos modos, en este apartado no tiene tanta trascendencia ya que la forma de las neuronas de cada uno de los núcleos presentan unas características específicas evidentes y fácil de observar con cualquier método básico (dado que no pretendemos ningún examen citológico) que no da lugar a ningún tipo de discusión.

A pesar de ello, nosotros hemos creído útil aportar una descripción lo más detallada posible no sólo

de uno o varios núcleos, como ocurre en la bibliografía revisada, como por ejemplo JAVERI y MOREST (1982 b) que sólo habla de la forma estrellada de las células del núcleo magnocelular, sino de la totalidad de ellos; incluso acompañada de sus imágenes como se nos ofrece en las láminas que presentamos en el capítulo de resultados con las fotografías y comentarios correspondientes de cada uno de los casos.

5.- Diámetro celular.

Algo similar sucede en relación con los diámetros de las neuronas en lo que los autores ponen poca atención o discrepan. Y esto es así hasta el punto que no hay datos en relación al diámetro celular en los núcleos vestibulares, si acaso encontramos que algunos autores como KUHLEMBECK (1975) o CAJAL (1908) entre otros, ofrecen calificativos (gruesas, pequeñas, voluminosas, etc.) acerca de su magnitud, pero sin ofrecernos datos numéricos referentes a su tamaño. En relación a los núcleos cocleares si que encontramos algunos datos en relación a su diámetro aunque sin referir a que período evolutivo pertenecen.

Refiriéndonos a los cocleares PEARSON (1972) da para el magnocelular tamaños que van entre 18 y 25

micras y sin embargo nosotros hemos obtenido en la eclosión una cifra estadística representativa de 15'47 micras. Es muy difícil, además, deducir de las descripciones de los autores la fase a que se refieren, que casi nunca se precisa por lo que, una vez más se demuestra que era absolutamente necesaria una revisión. En el núcleo angular ofrece una variabilidad entre 8 y 34 micras siendo para nosotros la medida en la eclosión la de 12'09, estadísticamente representativa para la muestra estudiada.

El estudio de los tamaños de las neuronas en los diferentes núcleos no ha respondido a lo poco que los autores clásicos adelantaron para cada una de ellos tal como se comentó en la introducción. Es innecesario e inapropiado repetir aquí todo lo que hemos obtenido como resultados pues así ha quedado ya expuesto. Podemos decir aquí que las neuronas de menores dimensiones eran preponderantes en el núcleo triangular dentro de los vestibulares (9'7 micras de media) seguido del vestibular superior (12'7 micras de media), del de Deiters (15'43 micras de media), el vestibular lateral (18'31 micras de media), siendo el núcleo más destacado por el tamaño de sus neuronas el tangencial (24'54 micras de media).

A diferencia de lo que sucede con el número

de células, el tamaño relativo entre las células de unos núcleos vestibulares y otros, se mantiene en las tres fases del desarrollo estudiadas, pareciendo que las neuronas del núcleo vestibular lateral eran las que menos crecían, y las del triangular las que lo hacían marcando claras diferencias entre las tres fases. El mayor incremento logrado por las neuronas de este núcleo entre los 16 días y el 7º día posteclosión, es de 1'23 veces el tamaño original.

Refiriéndonos al núcleo vestibular lateral diremos que el tamaño de sus neuronas no ha ofrecido un resultado significativo yendo los diámetro entre 15'5 y 20'8 micras. Esta falta de definición se da para las tres fases evolutivas que se reseñan.

En cuanto a los núcleos cocleares sucede algo semejante a lo descrito para los vestibulares, siendo el núcleo laminar el que tiene las neuronas de un tamaño medio menor y el núcleo magnocelular el de neuronas de mayor tamaño siendo las diferencias entre unas y otras fases muy semejantes para las neuronas de los tres núcleos

Comparando ahora todos los núcleos vestibulares y cocleares (gráficas 6, 7, 8 y 9), el núcleo magnocelular, pese a su denominación, ocupa el tercer lugar en

cuanto a sus dimensiones celulares, siendo el más destacado el tangencial. Las neuronas más pequeñas entre todos corresponden al núcleo triangular colocándose el resto en posiciones intermedias.

6.- Número de células:

El contaje de número de neuronas ha tenido dificultad, sin duda, pero un trabajo paciente contando suficientes neuronas en cada ejemplar y en cada nivel, nos ha permitido obtener datos válidos en cuanto que la estadística los ha ofrecido coherentes y significativos.

La preparación bibliográfica a este tema es bastante escasa puesto que han sido pocos los autores que hacen referencia al tema, y algunos como WINTER y SCHWARTZKOPFF (1961) y PEARSON (1972) refieren que el núcleo magnocelular presenta aproximadamente de 3400 a 15000 neuronas. Nosotros hemos obtenido para este núcleo (todo en cifras aproximadas) el de 5297 para el período de 16 días, 9326 para el período de eclosión y 8844 para el período posteclosional. Para el laminar ofrece una cifra de 2500 a 10000 neuronas, y nosotros hemos obtenido una cifra aproximada de 1748 para el período de 16 día, 3799 para el período eclosional y 3614 para el posteclosional. Para el angular se ofrecen cifras entre 2700 y 10000

células, mientras que para nosotros ha sido de 1065 en el primer período, 3897 en el segundo y 3312 en el tercero, cifras notablemente discrepantes pero consecuentes con las medidas obtenidas en estas fases y en todos los ejemplares.

En este aspecto de nuestro trabajo, en el de la población celular, nosotros hemos ofrecido unas tablas completas que se presenta en el capítulo anterior y que se han obtenido tras la aplicación de rigurosos métodos estadísticos para que puedan ofrecerse como reales y definitivas, siempre refiriéndonos a nuestra muestra.

Hemos de hacer mención aquí que a la vista de las tablas, como comentamos en el capítulo de Resultados, podemos concluir la existencia de una disminución en el número de células (muerte celular) que ocurre entre el estadio de eclosión hasta el de 7 días después de ésta que es el periodo estudiado por nosotros. Este descenso que nosotros creemos fisiológico de la población celular en el periodo postnatal, aparecería como reajuste entre el número de células y las necesidades funcionales, después de superado el periodo creativo de seguridad en el que suelen rebasarse esas necesidades ante posibles deterioros que el nacimiento pudiera ocasionar. Es curioso

sin embargo, que no ocurra lo mismo en lo que se refiere al tamaño celular, como también hemos visto, de modo que aquí el proceso de desarrollo sigue paulatinamente un incremento que viene de la fase preeclosional, pasa por ésta y sigue, al menos hasta los 7 días que hemos estudiado.

Hemos de concluir, pues, que existe una independencia entre el incremento en número y tamaño de las células de los núcleos que hay que tener en cuenta.

7.- Conexiones con los núcleos.

En relación con las conexiones nuestro trabajo no se ha planteado en ningún momento ofrecer datos definitivos, pero han tenido que ser revisadas como datos de identificación de los núcleos. Sin embargo hemos podido detectar la misma confusión que en éstos. Por tanto las aportaciones que pudieramos hacer en este sentido carecen de rigor suficiente, a diferencia de las referentes a los apartados anteriores; y es por ello que los comentarios acerca de este punto tampoco demostrarían ningún detalle relevante.

Sin embargo, es de resaltar como una simple

aportación o a modo de invitación para una revisión mas detenida y profunda de las conexiones de estos núcleos, los hallazgos en relación con la comisura anterior que algunos autores como SWEARTZKOPF (1968) atribuyen a un puente entre ambos núcleos angulares con proyecciones a la oliva superior. Dicho autor defiende que las principales proyecciones a la oliva y tambien la mayoría de las fibras que constituyen dicha comisura anterior proceden del núcleo angular, mientras que una pequeña porción de fibras procederían del núcleo laminar. En nuestros ejemplos se ha apreciado de manera clara un contingente evidente de fibras que proceden del núcleo laminar y en menor cantidad del angular, sin poder afirmar por la metodología empleada la existencia o no de sinapsis entre estas fibras y la oliva superior.

En relación a los núcleos vestibulares no podemos afirmar con la seguridad que lo hace CAJAL (1908) u otros autores de las conexiones que existen entre estos núcleos y otras estructuras del sistema nervioso, exceptuando la vía cruzada entre ambos núcleos tangenciales y las colaterales que de estos núcleos parten al núcleo del motor ocular externo, tambien descritas por autores como el citado CAJAL (1908).

De cualquier forma, podemos decir con toda humildad, que no hemos hecho nada más que dar un primer paso en el establecimiento de algunas normas básicas en el conocimiento morfoestructural de los núcleos cocleo-vestibulares. La incorporación de técnicas actuales de contaje, dibujo, etc. ha sido una de nuestras principales metas por considerar que un trabajo hecho así, gana en fiabilidad. El camino queda así abierto para posteriormente poder profundizar y avanzar con más seguridad y eficacia en próximas investigaciones.

VI. CONCLUSIONES

1. Se identifican y definen en las aves (*Gallus Domesticus*) los núcleos magnocelular, laminar y angular, entre los cocleares, y los núcleos tangencial, triangular, vestibular lateral, vestibular superior y núcleo de Deiters, entre los vestibulares; desechando otras opiniones distintas con la evidencia de nuestras muestras y reconstrucciones.
2. La forma obtenida por el procedimiento clásico de reconstrucción planimétrica, contrastada en nuestro caso con el automático del analizador de imágenes, nos ha dado un conjunto de núcleos alargados y bien conjuntados, que cambian de forma, posición y volumen según las fases.
3. Se ofrecen datos numéricos estadísticos de todas las circunstancias morfológicas de cada uno de los núcleos citados aparte sus relaciones anatómicas generales, entre sí y con las conexiones más inmediatas.
4. En lo referente a la población celular hay un notable incremento hasta la eclosión, incremento que oscila entre amplios límites, siendo del 21'21 % para el núcleo vestibular superior y del 328'47 % para el núcleo tangencial entre los vestibulares. Por lo que se refiere

re a los núcleos cocleares el incremento varía entre el 76'6% del núcleo magnocelular al 265'9% del núcleo angular. Entre ambos límites se sitúan los demás núcleos.

5. A partir de la eclosión se observa en todos los núcleos un evidente descenso en su población, también de amplia variabilidad enmarcada en el grupo vestibular por un máximo del 31'75 % en el núcleo tangencial a un mínimo del 11'54 % en el núcleo de Deiters. En el grupo coclear esta variabilidad oscila entre el 5'1% en el núcleo magnocelular y el 15'11% en el núcleo angular, presentando los restantes núcleos de ambos grupos descensos de población celular intermedios. Asistimos así a un proceso de muerte celular fisiológica no descrito para estas estructuras, que se encaja en el proceso general de apoptosis muy estudiada, eso sí, en otras estructuras generales nerviosas. Este proceso aquí detectado hay que tenerlo muy en cuenta al valorar los efectos de la hipoxia que se aplica en el Instituto como línea básica de investigación.

6. El incremento del diámetro de las neuronas es constante hasta la eclosión, permaneciendo esta característi-

ca hasta el período de siete días posteclosión, sin
diferencias representativas entre los tres períodos
citados.

VII. BIBLIOGRAFIA

ANNIKO, M. (1985).- Formation and maturation of the vestibular ganglion. Department of Otolaryngology, University of Umea.

SWE-ORL 47, 57-65.

BARTELS, M. (1925).- Über die Gengent des Deiters -und Bechterewkernes bei Vögeln.

Z. Anat. Entwgesch., 77, 726-784.

BLACK, D. (1922). - The motor nuclei of the cerebral nerves in phylogeny: a study of the phenomena of neurobiotaxis. IV. Aves.

J. Comp. Neurol., 34, 233-275.

BLACKSTAD, T.W; OSEN, K.K; MUGNAINI, E. (1984).- Pyramidal neurones of the dorsal cochlear nuclei: A Golgi computer reconstruction study in cat.

Neuroscience., 13, 827-854.

BOK, S.T. (1915).- Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die Stimulogene Fibrillation.

Folia neurobiol., 9, 475-565.

BONKE, B.A.; BONKE, D.; SCHEICH, H. (1979).- Connectivity of the auditory forebrain nuclei in the guinea fowl (*Numida meleagris*).

Cell. Tissue. Res., 200, 101-121.

BOORD, R.L. (1961). The efferent cochlear bundle in the caiman and pigeon.

Exp. Neurol., 3, 225-237.

BOORD, R.L. (1968).- Ascending projections of the primary cochlear nuclei and nucleus laminaris in the pigeon.

J. Comp. Neurol., 133, 523-542.

BOORD, R.L.; RASMUSSEN, G.L. (1963). Projection of the cochlear and lagenar nerves on the cochlear nuclei of the pigeon.

J. Comp. Neurol., 120, 463-475.

BORN, D.E.; RUBEL, E.W. (1985).- Afferent Influences on brain stem auditory nuclei of the chicken: Neuron number and size following cochlea removal.

J. Comp. Neurol., 231, 435-445.

BRANDIS, F. (1883).- Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. I. theil: Übergangsgebiet vom Rückenmark zur Medulla oblongata.

Arch. Mikr. Anat., 41, 168-194.

BRANDIS, F. (1894).- Untersuchungen über das Gehirn der Vögel: II. Theil: Acusticusgruppe.

Arch. Mikr. Anat., 43, 96-116.

BRAWER, J.R.; MOREST, D. K.; KANE, E.C. (1974).- The neuronal architecture of the cochlear nucleus of the cat.

J. Comp. Neurol., 155, 251-300.

BRODAL, M.D. (1981).-

Neurological Anatomy. 3^a Ed., New York, Ed. Oxford. University Press. 1053 págs.

BRODAL, A.; POMPEIANO, O.; WALBERG, F. (1962). The Vestibular Nuclei and Their Connections. Anatomy and Functional Correlations.

Edinburgh. Ed. Oliver and Boyd, 247 págs.

CABALLERO LOPEZ-LENDINEZ, L.; GUIRAO PEREZ, M.; CHAMORRO ORTEGA, J.M. (1982).- Lesiones esncefálicas agudas de origen hipóxico inducidas experimentalmente en el embrión de pollo.

Anales del Desarrollo, 26-60, 193-209.

CALVENTE, R. (1985).- Estudio estereológico de la distribución mitótica en el desarrollo de la retina del G. Domesticus, L.

Tesis Doctoral. Universidad de Granada.

CARLETON, S.C.; CARPENTER, M.B. (1984).- Distribution of primary vestibular fibers in the brainstem and cerebellum of the monkey.

Brain. Res., 294, 281-298.

CORREIA, M. J. y cols. (1983).- A study of some of the ascending and descending vestibular pathways in the pigeon (Columba Livia) using anterograde transneuronal autoradiography.

Brain. Res., 278, 53-61.

CRAIGIE, E.H. (1928).- Observations of the brain of the humming bird (*Chionolampis mosquitus* Linn. and *Chorostibon caribeus* Lawr.).

J. Comp. Neurol., 45, 377-481.

CRAIGIE, E.H. (1930).- Studies on the brain of the Kiwi (*Aptenyx auxtralis*).

J. Comp. Neurol., 49, 223-357.

CUADROS OJEDA, M.A. (1986).- Análisis Morfológico e histológico de los procesos de muerte celular en la diferenciación inicial de la retina del embrión de pollo.

Tesis Doctoral. Universidad de Granada.

DURHAM, D.; RUBEL, E.W. (1985).- Afferent influences on brain stem auditory nuclei of the chicken: Changes in succinate dehydrogenase activity following cochlear removal.

J. Comp. Neurol., 231, 446-456.

ERNST, M. (1926).- Ueber Untergang Zellen während der normalen Entwickelung bei Wirbeltieren.

Z. Anat. Entwickl-Gesch., 79, 228-262.

FERMIN, C.B.; COHEN, G.M. (1984).- Development of the embryonic chick's statoacoustic ganglion.

Acta Otolaryngol., 98, 42-52.

FERNANDEZ-TERRELL, M.A. y HURLE, J.M. (1984).- Syndactyly induced by Janus Green B in the embryonic chick leg bud: a reexamination.

J. Embryol. Exp Morphol., 84, 159-175.

FERRARO, J.A.; MINCKLER, J. (1977).- The human lateral lemniscus and its nuclei. The human auditory pathways: a quantitative study.

Brain. Lang., 4, 277-294.

GACEK, D.R. (1971). Anatomical demonstration of the vestibulo-ocular projections in the cat.

Acta otolaryngol., 293. 1-63.

GARCIA GARCIA, C. (1980).- La hipoxia crónica como factor etiológico de alteraciones en el desarrollo y la conducta del *G. Domesticus*.

Tesis Doctoral. Universidad de Granada.

GREENSPON, J.M.; FASS, B. (1984).- The distribution of the acetylcholinesterasa in brain stem auditory nuclei of canaries.

Neurosci. Lett., 50, 333-337.

GLUCRSMANN, A. (1951).- Cell deaths in normal vertebrate ontogeny.

Biol. Rev., 26, 59-86.

GUIRAO PEREZ, M.; GARCIA GARCIA, J.D.; MARTINEZ TORMO, F. (1977).- Presencia prenatal de la placa germinativa yuxtaventricular. Verdadera significación del "Colliculus Ganglionaris".

Anales del Desarrollo, 21, 45-54.

GUIRAO PEREZ,; GUIRAO PYÑEYRO, M. (1977).- Persistencia del Cavun Laterale Corporis Striati.

Anales del Desarrollo., 21, 65-67.

HALL, J. G. (1964).- The cochlea and the cochlear nuclei in neonatal asphyxia.

Acta Otolaryngol., 194, 1-93.

HARRISON, J.M.; IRVING, P. (1965).- Anterior ventral cochlear nucleus.

J. Comp. Neurol., 124, 15-21.

HARRISON, J.M.; IRVING, R. (1966 a).- Ascending connections of the anterior ventral cochlear nucleus in the rat.

J. Comp. Neurol., 126, 51-63.

HARRISON, J.M.; IRVING, R. (1966 b).- The organization of the posterior ventral cochlear nucleus in the rat.

J. Comp. Neurol., 126, 391-401.

JACKSON, H.; HACKETT, J.T.; RUBEL, E.W. (1982).- Organization and development of brain stem auditory in the chick: Ontogeny of postsynaptic responses.

J. Comp. Neurol., 210, 80-86.

JHAVERI, S.; MOREST, D.K. (1982 a).- Neuronal architecture in nucleus magnocellularis of the chicken auditory system with observations on nucleus laminaris: A light and electron microscope study.

Neurosciences., 7, 809-836.

JHAVERI, S.; MOREST, D.K. (1982 b).- Sequential alterations of neuronal architecture in nucleus magnocellularis of the developing chicken: A Golgi study.

Neurosciences, 7, 837-853.

JHAVERI, S.; MOREST, D.K. (1982 b).- Sequential alterations of neuronal architecture in nucleus magnocellularis of the developing chicken: An electron microscope study.

Neuroscience, 7, 855-870.

KAPPERS, C.U.A.; HUBER, G.C.; CROSBY, E.C. (1936).- The comparative anatomy of the Nervous System of Vertebrates including Man.

Vol. II. New York, Ed. Macmillan Company. 620 págs.

KARTEN, J.U.; HODOS, W. (1967).- A stereotaxis atlas of the brain of the pigeon (columba livia).

Baltimore, ed. The Johns Hopkins University Press. 193 págs.

KERR, J.F.; WYLLIE, A.H.; CURRIE, A.P. (1972).- Apoptosis: a basic biological phenomenon with wideranging implications in tissue kinetics.

Br. J. Cancer, 26, 239-257.

KLUVER, H.; BARRERA, E.J. (1954).- Luxol Fast Blue-Cresyl
Fast Violet.

En: Biological Staining Methods. 8^a ed. Searle Diagnostic.
Buckinghamshire. pp. 42-58.

KUHLEMBECK, H. (1975).- The Central Nervous System of Ver-
tebrates: Spinal cord and Deuterencephalon.

Vol. IV, Basel, ed. S. Karger, 1006 págs.

LARSEN, S.A. (1984).- Postnatal maturation of the cat co-
chlear nuclear complex.

Acta Otolaringol., 98, SUPPL. 417: 43 págs.

LEVI-MONTALCINI, R. (1949). The development of the acusti-
co-vestibular centers in the chick embryo in the absence
of the afferent root fibers and descending fiber tracts.

J. Comp. Neurol., 91, 209-242.

LIBERMAN, M.C.; OLIVER, M.E. (1984).- Morphometry of intra-
cellularly labeled neurons of the auditory nerve: Correlati-
ons with functional properties.

J. Comp. Neurol., 223, 163-173.

LØKEN, Aa.C.; BRODAL, A. (1970).- A Somatotopical pattern in the human lateral vestibular nucleus.

Arch. Neurol., 23, 350-357.

LORENTE DE NO, R. (1933).- Anatomy of the eighth nerve.

Laryngoscope., 43, 1-26.

LORENTE DE NO, R. (1933 a). - Anatomy of the eighth nerve.

I. The central projection on the nerve endings of the ear.

Laryngoscope., 43, 1-38.

LORENTE DE NO, R. (1933 b).- Anatomy of the eighth nerve.

III. General plan structure of the primary cochlear nuclei.

Laryngoscope., 43, 327-350.

LORENTE DE NO, R. (1933 c).- Studies on the structure of the cerebral cortex. I. The area entorhinalis.

J. Psychol. Neurol., 45, 381-438.

LORENTE DE NO, R. (1976).- Some unresolved problems concerning the cochlear nerve.

Ann. Otol., 85, 1-28.

LORENTE DE NO, R. (1981).- The primary acoustic nuclei.
New York, ed. Raven press. 406 págs.

LORENZ, K. (1976).- Evolución y modificación de la conducta
Mexico, ed. Siglo XXI. 216 págs.

MARTIN ANDRES, A. y cols. (1986).-

Bioestadística.

Departamento de Bioestadística. Fotocopias Luz. Granada.

MOORE, J.K.; OSEN, K.K. (1979).- The cochlear nuclei in
man.

Amer. J. Anat., 154, 393-418.

NAMBA, M.; DANNENBERG, A.M.; TANAKA, F. (1983).- Improve-
ment in the histochemical demonstration of acid phosphatase,
B- galactosidase and nonspecific esterase in glycol methacry-
late tissue sections by cold temperature embedding.

Stain Tech., 58, 207-214.

ÖDKVIST, L.M. y cols. (1974).- Projection of the vestibular
nerve to the area 3a arm field in the squirrel monkey.

(*Saimiri sciurens*).

Brain. Res., 21, 97-105.

OJEDA, S.L.; HURLE, J.M. (1981).- Establishment of the tubular Heart Role of Cell Death.

En: Perspectives in Cardiovascular Research. Vol. V, New York. Ed. Raven Press. pp. 93-100.

OSEN, K.K. (1969).- Cytoarchitecture of the cochlear nuclei in the cat.

J. Comp. Neurol., 136, 453-484.

PADILLA RUIZ, J.F. (1986).- Anatomía de la vía auditiva.

Anales de Otorrinolaringología., 1, 35-54.

PARS, T.N.; JACKSON, H. (1984).- A developmental gradient of dendritic loss in the avian cochlear nucleus occurring independently of primary afferents.

J. Comp. Neurol., 227, 459-466.

PEARSON, R. (1972).- The Avian Brain.

London. New York, ed. Academic Press. 658 págs.

PEUSNER, K.D. (1984).- The development of Synapses and "Spoon". Synaptic terminal space in the Vestibular Nucleus: A Quantitative Electron Microscope Study.

The journal of comparative neurology, 230, 372-385.

PEUSNER, K.D.; MOREST, D.K. (1977).- A morphological study of neurogenesis in the nucleus vestibularis tangentialis of the chick embryo.

Neurosciece., 2, 208-227.

PEUSNER, K.D.; MOREST, D.K. (1977).- Neurogenesis in the nucleus vestibularis tangentialis of the chick embryo in the absence of the primary afferent fibers.

Neuroscience., 2, 253-270.

PEXIEDER, T. (1981).- Perspectives in Cardiovascular Research.

Vol. V. New York, ed. Raver Press,

POMPEIANO, O.; BRODAL, A. (1957 a).- The origin of vestibulospinal fibres in the cat. An experimental-anatomical study, with comments on the descending medial longitudinal fasciculus.

Ach. Ital. Biol., 95, 166-195.

PORTMANN, A.; STINGELIN, W. (1961).- The central nervous system.

En: Biology and Comparative Physiology of Birds. Vol. II. New York, ed. Academic Press, pp. 1-36.

RAGER, G.; LAUSMAN, S.; GALLYAS, F. (1979).- An improved silver stain for developing nervous tissue.

Stain Tech., 54, 193-200.

RAMON Y CAJAL, S. (1894).- Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo: IV, Orígenes del nervio acústico en las aves.

Anal. de la Soc. Española de Historia Natural, 23, 32-54.

RAMON Y CAJAL, S. (1911).- Histologie du Système Nerveux de l'homme et des vertébrés.

2ª Ed. Reimpresión, Instituto Ramon y Cajal 1952. Vol. I. Madrid, 986 págs.

RAMON Y CAJAL, S. (1908).- Les ganglious terminaux du nerf acoustique des oiseaux.

Travaux Lab. Rech. Biol., 6, 195-224.

RAMON Y CAJAL, S. (1908).- Sur un noyan spécial du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux.

Travaux Lab. Rech. biol., 6, 1-20.

RAMON Y CAJAL, S. (1928).- Degeneration and regeneration of the nervous system. (R.M. May. Trad.). New York, Ed.

Hafner, 195 págs.

RASMUSSEN, G.L. y cols. (1960).- Model of cochlear nucleus (cat) displaying its afferent and afferent connections. Anat. Rec., 136, 344-357.

REMMEL, R.S.; SKINNER, R.D.; POLA, J.- Cat pontomedullary neurons projecting to the regions of the ascending MLF and the vestibular nuclei. In control of Gaze by Brain Stem Neurons.

Amsterdam, Ed. R Baker and A. Berthoz, pp. 163-166.

RODA MORENO, J.A.; MEGIAS MEGIAS, L.; GUIRAO PEREZ, M.- Evolución de la capa germinativa del embrión de pollo. Análisis estructural y ultraestructural. Anal. Desarrollo. 25-58, 145-153.

ROMANOFF, A.L. (1960).- The avian Embryo. Structural and Functional Development.

New York, Ed. Macmillan Company. 1305 pags.

ROUILLER, E.M.; RYUGO, D.K. (1984).- Intracellular marking of physiologically characterized in the ventral cochlear nucleus of the cat.

J. Comp. Neurol., 225, 176-186.

SADJADPOUR, K.; BRODAL, A. (1968).- The vestibular nuclei in man. A Morphological Studi in the light of experimental findings in the cat.

J. Hirnforsch., 10, 199-323.

SANDO, I. (1965).- The anatomical interrelationships of the cochlear nerve fiber.

Acta Otolaryngol., 59, 417-423.

SHWARTZKOPF, J. (1968).- Structure and function of the ear and of the auditory brain areas in birds. En: Hearing mechanisms in vertebrates.

Boston, Ed. Little, Brown and Co. pp.41-63.

SMITH, D.J.; RUBEL, E.W. (1979).- Organization and development of brain stem auditory nuclei of the chicken: Dendritic gradients in nucleus laminaris.

J. Comp. Neurol., 186, 213-240.

STROMINGER; N.L.; NELSON, L.R.; DOUGHERTY, W.Y. (1977).- Second order auditory pathways in the chimpanzee.

J. Comp. Neurol., 172, 349-366.

STRUTZ, J.; SCHMIDT, C.L. (1982).- Acoustic and vestibular efferent neurons in the chicken (*Gallus Domesticus*): A horseradish Peroxidase Study.

Acta Otolaryngol., 94, 45-51.

TARLOV, E. (1970).- Organization of vestibulo-oculomotor projections in the cat.

Brain. Research., 20, 159-179.

TIENHOVEN, A.; JUHASZ, L. (1962).- The chicken telencephalon in stereotaxic coordinates.

J. Comp. Neurol., 118, 185-197.

TINBERGEN, N. (1975).- el estudio del instinto.

3ª Ed., Madrid, Ed. Siglo XXI, 243 págs.

WALBERG, F.; DIETRICH, E.; NORDBY, T. (1985).- On the projections from the vestibular and perihypoglossal nuclei to the spinal trigeminal and lateral reticular nuclei in the cat.

Brain. Res., 333, 123-130.

WALLENBERG, A. (1898).- Die secundäre Acusticusbahn der Taube.

Anat. Anz., 14, 353-369.

WALLENBERG, A. (1899).- Untersuchungen über das Gehirn der Taube.

Anat. Anz., 15, 245-271.

WALLENBERG, A. (1900).- Über Zentrale Endstätten des Nervus octavus der Taube.

Anat. Anz., 17, 102-108.

WALLWENBERG, A. (1902).- Eine zentrifugal leitende direkte Verbindung der frontalen Velderrhirnbasis mit der Oblongata (Rückenmark) bei der Ente.

WALLENBERG, A. (1903).- Der Ursprung des Tractus isthmocriaticus oder bulbo-striaticus der Taube.

Neurol. Centralbl., 22, 98-101.

WALLENBERG, A. (1904).- Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Taube.

Anat. Anz., 24, 357-369.

WHITEHEAD, M.C. MOREST, D.K. (1985).- The development of innervation patterns in the avian cochlea. Neuroscience., 14, 255-276.

WHITEHEAD, M.C.; MOREST, D.K. (1985).- The growth of cochlear fibers and the formation of their synaptic endings in the avian inner ear: A study with the electron microscope. Neuroscience., 14, 277-300.

WILLARD, F. H., MARTIN, G.F. (1983).- The auditory brainstem nuclei and some of their projections to the inferior colliculus in the North American opossum. Neuroscience., 10, 1203-1232.

WINTER, P.; SIHWATZKOPFF, J. (1961).- Form und Zellzahl der akustischen Nervenzentren in der Medulla Oblongata von Eulen (Strigen). Experientia., 17, 515-516.

YOUNGREN ORLAN, M.; PHILLIPS RICHARDE, E. (1978).- A Stereotaxic Atlas of the Brain of the three day-old Domestic Chick. J. Comp. Neurol., 181, 567-600.