Fundamentos de **neuroanatomía**

Una exploración integral de la estructura biológica y sus vínculos con la emoción, la cognición y la conducta humana

Alexander Ríos

TdeA Institución Universitaria

SELLO EDITORIAL TdeA

Fundamentos de **neuroanatomía**

Una exploración integral de la estructura biológica y sus vínculos con la emoción, la cognición y la conducta humana

Alexander Ríos

TdeA Institución Universitaria

SELLO EDITORIAL TdeA

Ríos-Flórez, Jorge Alexander. Fundamentos de neuroanatomía una exploración integral de la estructura biológica y sus vínculos con la emoción, la cognición y la conducta humana.

Primera edición. Medellín: Sello Editorial Tecnológico de Antioquia Institución Universitaria, 2026
274 páginas

ISBN digital: 978-628-7782-18-1
ISBN impreso: 978-628-7782-19-8

Neuroanatomía. Sistema nervioso central. Encéfalo / Cerebro. Neurociencia cognitiva. Estructura biológica humana. Neuropsicología. Redes neuronales.

CDD: 611.8

Catalogación en la publicación Biblioteca Humberto Saldarriaga Carmona

Fundamentos de neuroanatomía

Una exploración integral de la estructura biológica y sus vínculos con la emoción, la cognición y la conducta humana

Autor: Jorge Alexander Ríos-Flórez
ISBN digital: 978-628-7782-18-1
ISBN impreso: 978-628-7782-19-8
Primera edición: agosto de 2026

Derechos reservados
© Tecnológico de Antioquia

© Sello Editorial Institución Universitaria Tecnológico de Antioquia
Calle 78b # 72A - 220 (604) 444 3700
Medellín, Colombia

Diseño portada: Danny Gabriel Obando Hormaza

Corrección de estilo: Fernando Rosas

Corrección sobre prueba diagramada: Divegráficas S.A.S.

Diagramación e impresión: Divegráficas S.A.S.

Ilustraciones internas: Fay Zully Ospina Galeano (Divegráficas S.A.S.)

Este libro incorpora contenidos derivados de procesos de investigación y académicos, y estos no representan, necesariamente, los criterios institucionales del Tecnológico de Antioquia. Los contenidos son responsabilidad exclusiva de sus autores. Obra protegida por el derecho de autor. Queda estrictamente prohibida su reproducción, comunicación, divulgación, copia, distribución, comercialización, transformación, puesta a disposición o transferencia en cualquier forma y por cualquier medio, sin la autorización previa, expresa y por escrito de su titular. El incumplimiento de la mencionada restricción podrá dar lugar a las acciones civiles y penales correspondientes.

© 2026 Todos los derechos de autor reservados.

Dedicatoria

A mis estudiantes: actuales, pasados y futuros.

Contenido



Introducción 11

Una breve historia de la neurociencia comportamental 15

Fundamentos de neuroanatomía: ¿por qué? 18

Sección 1: Estructura y función del tejido nervioso 21

Neuronas 25

Cuerpo celular 28

Prolongaciones celulares 30

Impulso nervioso 33

Sinapsis 36

Células gliales 39

Astrocitos 41

Oligodendrocitos y neurolemocitos 42

Microgliocitos 44

Ependimocitos 46

Célula satélite 47

Nervios 48

Sección 2: Orígenes y organización general del sistema nervioso 55

Filogenia del sistema nervioso 60

Sistema nervioso en vertebrados 61

Ontogenia del sistema nervioso 66

Sección 3:
Morfología del sistema nervioso central 71

Médula espinal **73**

Región central de la médula espinal 74

Región periférica de la médula espinal 76

Neuronas medulares 78

Vías motoras 79

Vías sensoriales 81

Vías de interconexión medular 84

Tronco encefálico **86**

Mesencéfalo 88

Protuberancia 89

Bulbo raquídeo 90

Sustancia gris del TE 92

Sustancia blanca del TE 93

Formación reticular 95

Conexiones aferentes y eferentes de la FR 97

Consideraciones funcionales de la FR 98

Cerebelo **105**

Estructura y conexiones intrínsecas 106

Organización morfofuncional y conexiones extrínsecas 110

Diencéfalo **112**

Tálamo 113

Agrupación y conectividad talámica 115
Subtálamo 120
Epitálamo 121
Hipotálamo 123
Núcleos de la base del cerebro 128
Cuerpo estriado 132
Integración de vías en el cuerpo estriado 134
Otras patologías y núcleos de la base 135
Córtex cerebral 137
Estructura del córtex 138
Conexiones y comunicación 144
Clasificación y organización 148
Asimetría funcional del córtex cerebral 154
Vías de comunicación cerebral 156
Modelo de redes nerviosas y funciones corticales 158
Estructuras límbicas 160
Hipocampo 163
Amígdala cerebral 167
Córtex del cíngulo 172
Córtex prefrontal medial 175
Córtex prefrontal orbital 177
Región septal 178
Lóbulo de la ínsula 180

Sección 4:
Protección y nutrición del SN **185**

Capas meníngeas **187**
Duramadre 187
Aracnoides 190
Piamadre 190
Líquido cefalorraquídeo **192**
Suministro sanguíneo **195**
Apreciado lector **199**
Consideraciones finales **201**
Avances científicos y tecnológicos 203
La relación entre cerebro y conducta 203
Descubrimientos recientes 204
Interdisciplinariedad y plasticidad 204
La importancia del conocimiento científico 205
Reflexión final **206**
Lecturas recomendadas **209**
Referencias **213**

Sobre el autor

Profesor Jorge Alexander Ríos-Flórez, *PhD*.

Doctor en Psicobiología por la Universidad Federal de Río Grande del Norte (Brasil). Director del Grupo de Investigación en Neurociencias *Hippocampus*. Es docente e investigador en programas académicos de pregrado y posgrado. Miembro fundador de la Fundación para las Neurociencias Aplicadas –FNAD–. Profesor de la cátedra Bases psicobiológicas del comportamiento, en el Tecnológico de Antioquia - Institución Universitaria. Profundiza en el estudio de la neuroanatomía, la neurofisiología y la neurociencia comportamental. Su línea de investigación se orienta hacia la comprensión de la biología por detrás del comportamiento y al mapeo de las redes neuronales en primates.

A los lectores

A lo largo de este libro exploraremos juntos los fundamentos de la neuroanatomía: ese intricado mapa de estructuras que, sin que casi lo notemos, sostiene cada pensamiento, emoción y decisión que nos define como personas. Cada descubrimiento no sólo ilumina lo que nos hace humanos, sino que también abre nuevas interrogantes que nos impulsan a continuar investigando.

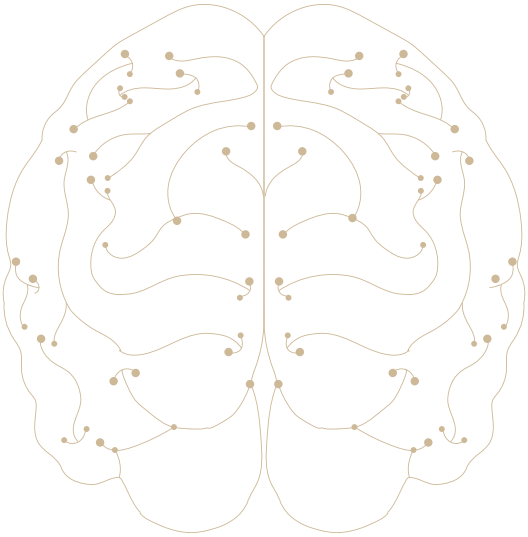
Es esencial recordar que la ciencia es un proceso en constante evolución, donde cada hallazgo es un paso más en un camino interminable de aprendizaje y descubrimiento. Una postura filosófica conocida como realismo científico sostiene que el mundo descrito por la ciencia es real y tangible, independientemente de nuestras percepciones individuales; sin embargo, conviene sostener esta confianza con humildad, pues toda interpretación científica permanece abierta a revisión a la luz de nueva evidencia.

A medida que avancemos, es nuestro deber valorar tanto las respuestas que obtenemos como las preguntas que surgen: las primeras construyen certezas; las segundas, caminos nuevos por recorrer. Ese ciclo entre preguntar y responder es lo que mantiene viva la llama de la curiosidad científica y nos guía hacia un entendimiento más profundo de nuestra propia naturaleza.

Así, el estudio de la neuroanatomía no sólo nos ayuda a entender el comportamiento humano, sino que también nos invita a reflexionar sobre nuestra capacidad de adaptarnos, aprender y evolucionar como especie. Sigamos, pues, explorando y cuestionando: que cada página de este libro despierte tanto certezas como nuevas preguntas, y que la mente permanezca siempre abierta a las infinitas posibilidades que la ciencia nos ofrece.

Alexander Ríos

Introducción



La biología del comportamiento humano es un campo interdisciplinar que estudia cómo la configuración biológica de los individuos y sus interacciones con elementos externos, sean estos ambientales o de tipo biológico, influyen en el comportamiento de las personas. El análisis del comportamiento humano desde la perspectiva biológica se desprende de un área amplia de la ciencia: la *biología del comportamiento,* que se nutre de aportes de disciplinas como la biopsicología y la etología, y que se enfoca en cómo los organismos, especialmente los animales, actúan en su entorno de desarrollo (sea este natural o no). Esta área busca comprender tanto las causas próximas, es decir, los mecanismos fisiológicos y genéticos, como las causas últimas, es decir, las adaptaciones evolutivas que subyacen a las conductas observadas en diferentes especies. Orientada hacia la conducta humana, la biología del comportamiento se centra en entender cómo tales bases biológicas inciden y afectan las acciones, decisiones y reacciones de las personas en su cotidianidad.

En este sentido, la conducta humana está influenciada por varios sistemas biológicos: el sistema nervioso, fundamental en la regulación de las respuestas del cuerpo y en el procesamiento de información; y el sistema endocrino, cuyo componente hormonal participa en la regulación de diversas funciones corporales, al igual que puede incidir en el comportamiento y las emociones. Por otra parte, los genes también desempeñan un papel crucial en nuestra conducta. Varios factores genéticos pueden determinar la predisposición a ciertos rasgos de personalidad o riesgo de enfermedades mentales. En el estudio de su interacción con factores no genéticos surge la epigenética, con el propósito de comprender cómo los factores ambientales y de experiencia pueden modular la expresión de los genes sin cambiar la secuencia genética. A su vez, al integrar la química de interacción cerebral entre neurotransmisores y hormonas, moléculas como la dopamina, la serotonina y la noradrenalina, por ejemplo, tienen injerencia en los estados de ánimo y la cognición, así como el

cortisol, hormona clave en la activación del eje hipotálamo-hipófisis-adrenal, y la oxitocina, asociada a la vinculación social y con un efecto modulador sobre dicho eje, también afectan el comportamiento y las respuestas al estrés.

En la biología del comportamiento, además, se considera cómo el ambiente influye en la configuración y modulación de la biología; en este sentido, la conducta humana se entiende como un proceso biológico que permite a los individuos interactuar activamente y adaptarse a su entorno social y físico. Este campo interdisciplinar distingue las causas inmediatas (próximas) y evolutivas (últimas) del comportamiento, incluyendo respuestas a estímulos y conductas aprendidas. La epigenética, por ejemplo, estudia cómo influencias ambientales (es decir, factores no genéticos como nutrición, educación, economía, condiciones climáticas, entre otros) pueden activar o desactivar genes y su posible incidencia en el comportamiento a lo largo de la vida. Aunado a esto, la psicología evolucionista estudia la cognición y la conducta humana a la luz de su historia evolutiva, explicando cómo ciertas conductas pudieron haber sido seleccionadas por su contribución a la supervivencia y la reproducción; por ejemplo, la selección natural puede haber favorecido conductas que promueven la crianza de los hijos o la cooperación social. Este conocimiento es fundamental en áreas como la psicología, la medicina y las neurociencias, dado que ayuda a comprender y a tratar una amplia gama de problemas de salud mental y comportamientos desafiantes. Favorece el desarrollo de tratamientos para alteraciones mentales, la intervención ante el daño cerebral y sus consecuencias funcionales, y a entender cómo los medicamentos, por ejemplo, alteran la actividad cerebral (de forma positiva o negativa) y, por ende, el comportamiento.

Los estudios en esta área de conocimiento continúan avanzando al explorar nuevas conexiones entre la biología y el comportamiento; basándose en esta comprensión más profunda, se buscan tratamientos más precisos y personalizados para trastornos psicológicos. Con la integración de la ciencia en la búsqueda de explicaciones al actuar humano, el entendimiento de la biología del comportamiento se hace necesario y requerido en diversos saberes y disciplinas, tanto científicas como sociales, que permitan tener una visión integral y objetiva del comportamiento humano. Así, la biología del comportamiento se ha tornado en un campo fascinante de la ciencia que indaga cómo nuestra biología, desde el sistema nervioso hasta los genes, interactúa con el entorno para dar forma a nuestra conducta y personalidad. La biología del comportamiento humano proporciona una visión integral de lo que nos motiva y cómo nos relacionamos con el mundo que nos rodea.

Una breve historia de la neurociencia comportamental

La historia de la neurociencia comportamental es una fascinante odisea que abarca siglos de investigación y descubrimiento, y que sigue evolucionando. Esta disciplina tiene sus raíces en la antigüedad, pero ha avanzado significativamente gracias a los desarrollos científicos y tecnológicos.

Desde la Grecia antigua y la época del Imperio Romano, filósofos como Aristóteles y Galeno comenzaron a especular sobre el papel del cerebro y el sistema nervioso en el comportamiento humano. Sin embargo, sus teorías eran rudimentarias y carecían de la metodología científica moderna. Fue durante el Renacimiento y la era de la Ilustración cuando comenzaron a surgir ideas más

concretas sobre la relación entre el cerebro y el comportamiento. René Descartes, por ejemplo, propuso el dualismo, la noción de que la mente y el cuerpo son entidades separadas, pero interconectadas (idea errada, pero predecesora).

El verdadero avance en la neurociencia comportamental comenzó en el siglo XIX con la obra de pioneros como Charles Darwin y Santiago Ramón y Cajal. Darwin, a través de su teoría de la evolución, sugirió que el comportamiento tenía bases biológicas y estaba sujeto a la selección natural. Por su parte, Ramón y Cajal (1899-1904), con sus detallados estudios de la estructura neuronal, sentó las bases de las neurociencias modernas al postular que el cerebro está compuesto de células individuales, las neuronas, que se comunican entre sí a través de sinapsis (lo cual pudo ser corroborado posteriormente tras el avance tecnológico en microscopía electrónica). Por su parte, Paul Broca (1861) estableció la relación entre áreas cerebrales y el lenguaje. Carl Wernicke (1874) describió otra región del lenguaje asociada a la comprensión. A lo largo del siglo Charles Sherrington, Pavlov, Freud y Lashley realizaron estudios pioneros sobre reflejos, aprendizaje, emociones y funciones cerebrales. En 1890, William James publica *Principles of Psychology,* en la que integró ideas sobre mente, cerebro y conducta. Así, los avances en el siglo XIX establecen las raíces de la ciencia que se consolidará más de medio siglo después y que conoceremos y estudiaremos como neurociencia comportamental.

En el siglo XX, este campo de estudio se consolidó como una disciplina científica. Sigmund Freud (1895/1950), aunque principalmente conocido por sus teorías psicoanalíticas, también influyó en la neurociencia comportamental con su interés en la biología del cerebro y el desarrollo de conceptos como el inconsciente (teoría errada, aunque predispuso indirectamente las bases para el estudio de la actividad cerebral automática y no consciente). Las obras de Ivan Pavlov sobre el condicionamiento clásico (1927), y

la investigación de Skinner sobre el condicionamiento operante (1938), también fueron fundamentales para entender cómo el comportamiento puede ser modificado a través de estímulos y refuerzos (y aunque deterministas en sus teorías -erradas-, estas bases de estudio dieron paso para comprender que el ambiente tiene un impacto significativo en la manera en que las redes neuronales se consolidan y activan factores biológicos).

Los avances en tecnología durante la segunda mitad del siglo XX revolucionaron la neurociencia comportamental. La invención de técnicas de neuroimagen como la tomografía por emisión de positrones (PET) y la resonancia magnética funcional (FMRI) permitió a los científicos observar la actividad cerebral en tiempo real y con gran precisión. Estos métodos han proporcionado aportaciones cruciales sobre cómo diferentes regiones del cerebro están involucradas en procesos cognitivos y emocionales de manera simultánea.

A su vez, el descubrimiento de los neurotransmisores y su papel en la comunicación neuronal también ha sido un hito importante. El conocimiento sobre sustancias como la dopamina, la serotonina y el glutamato ha revelado cómo los desequilibrios químicos en el cerebro pueden influir en el comportamiento y están relacionados con trastornos mentales como la depresión, la esquizofrenia y el trastorno bipolar.

En las últimas décadas, la neurociencia comportamental ha seguido avanzando gracias a la integración de enfoques multidisciplinarios. Campos como la genética, la biología molecular y la psicología cognitiva han convergido para proporcionar una comprensión más holística del comportamiento humano. Proyectos ambiciosos como el *Human Connectome Project* (Van Essen *et al.,* 2013) buscan mapear todas las conexiones neuronales del cerebro humano, al ofrecer un detalle sin precedentes de su estructura y función.

Además, esta disciplina científica no sólo se ha centrado en los aspectos negativos del comportamiento, sino también en la comprensión de fenómenos positivos como la creatividad, la resiliencia y la felicidad. Estudios sobre la plasticidad cerebral han mostrado cómo el cerebro puede adaptarse y cambiar en respuesta a la experiencia, lo que tiene implicaciones profundas para la educación, la rehabilitación y el desarrollo personal.

La ética y la filosofía también juegan un papel crucial en la neurociencia comportamental, especialmente en la discusión de temas como la libertad de voluntad, la identidad personal y las implicaciones de la manipulación cerebral. Estos debates son esenciales para guiar la aplicación responsable de los conocimientos neurocientíficos en la sociedad.

Así, la historia de la neurociencia comportamental es rica y multifacética, y refleja el esfuerzo continuo por entender la compleja relación entre el cerebro y el comportamiento. Desde las especulaciones filosóficas de la antigüedad, hasta los sofisticados estudios de neuroimagen de hoy, esta disciplina ha recorrido un largo camino y su futuro promete ser igualmente emocionante, con potenciales descubrimientos que podrían transformar nuestra comprensión de la mente humana y mejorar significativamente nuestra calidad de vida.

Fundamentos de neuroanatomía: ¿por qué?

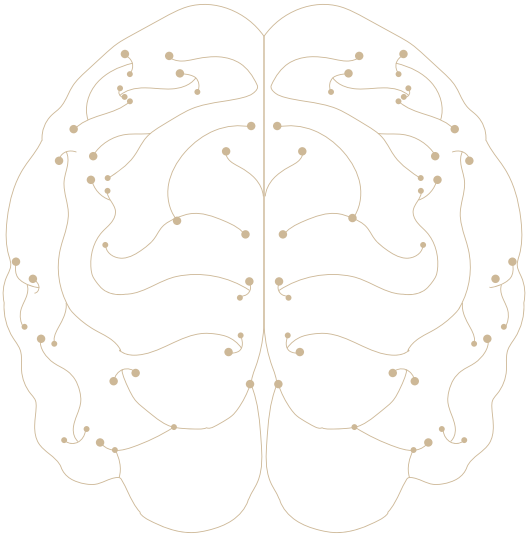
La neuroanatomía es un campo crucial para entender la biología del comportamiento, pues ofrece una mirada detallada al sistema nervioso, el epicentro de nuestras acciones, percepciones y emociones. Este sistema está compuesto por entre ochenta y cien mil millones de neuronas (promedio bastante discutido), estructuras

unitarias interconectadas que orquestan desde las funciones más básicas hasta los procesos cognitivos más complejos. El estudio de la biopsicología subraya la importancia del sistema nervioso en la fundación del psiquismo y evidencia que la conducta es el resultado de la compleja interacción entre los componentes neuroanatómicos y neurofisiológicos. Así, la neuroanatomía descompone la estructura física del cerebro y su organización, mientras que la neurofisiología se enfoca en cómo estas estructuras trabajan juntas para generar y regular el comportamiento.

Entender el sistema nervioso requiere examinar cómo se organiza y funciona para producir comportamientos y cómo los factores externos e internos modifican estos procesos. La biopsicología se enfoca, particularmente, en la relación entre la estructura cerebral y la conducta, al analizar cómo la organización del sistema nervioso facilita la adaptación del individuo a su entorno. En esta vía, la neuroanatomía y neurofisiología son esenciales para desentrañar los misterios de la biología del comportamiento y ofrecer comprensiones sobre cómo el diseño y la función del sistema nervioso subyacen a nuestras experiencias y acciones.

Sección 1

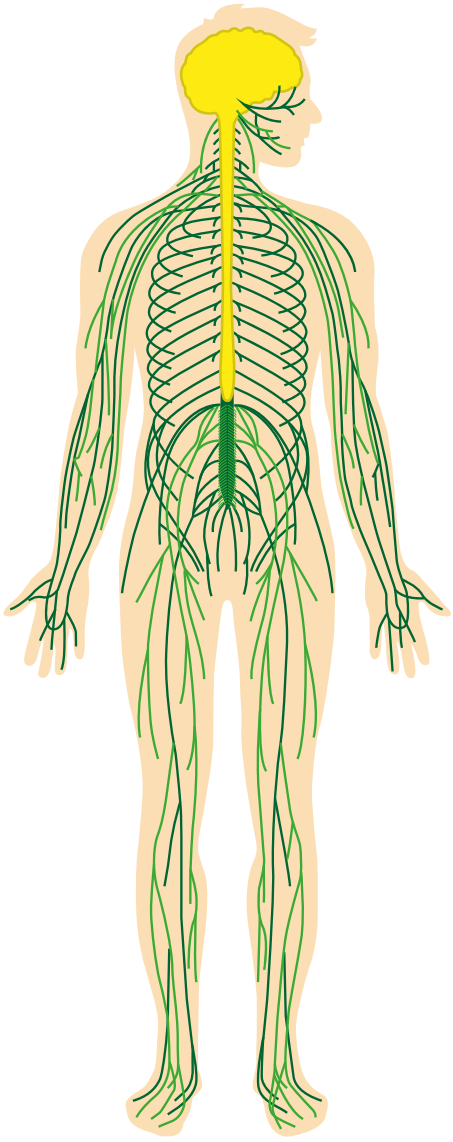
Estructura y función del tejido nervioso



El Sistema Nervioso (SN), esencial para la supervivencia y el funcionamiento de los seres humanos, es un conjunto complejo de células especializadas en la transmisión de señales eléctricas y de intercambio químico. Este sistema facilita la comunicación entre diversas partes del cuerpo y permite respuestas rápidas a los cambios en el ambiente interno y externo. El sistema nervioso se divide en dos grandes partes principales: el sistema nervioso central (SNC) y el sistema nervioso periférico (SNP), como se ve en la [Figura 1] De un lado, el SNC incluye el encéfalo y la médula espinal; este sirve como el centro de control que procesa la información y coordina las actividades del cuerpo. El SNP, por otro lado, consiste en nervios y neuronas que se extienden fuera del SNC, conecta el encéfalo y la médula espinal con el resto del cuerpo para permitir la transmisión de señales hacia y desde el SNC.

El tejido nervioso, al igual que cualquier órgano de nuestro cuerpo, está formado por pequeñas unidades denominadas células. Las células cerebrales, o células del sistema nervioso, se dividen en dos tipos, neuronas y células gliales. Las neuronas, consideradas las unidades fundamentales del sistema nervioso, se encargan de la transmisión de señales eléctricas y químicas a través del cuerpo, y facilitan todas las funciones cerebrales, desde el pensamiento hasta el control de los movimientos. Por otro lado, las células gliales, o neuroglía, desempeñan roles de soporte, protección y nutrición de las neuronas para asegurar su adecuado funcionamiento y supervivencia. Mientras que las neuronas reciben y transmiten información, las células gliales regulan el ambiente interno, proporcionan soporte estructural y defensa contra agentes patógenos, además de modular la transmisión sináptica. Este complejo sistema de interacción entre neuronas y neuroglía es esencial para la salud cerebral, la cognición y la conducta, lo que subraya la importancia de entender su estructura y función en la comprensión científica del cerebro humano.

Figura 1
Sistema nervioso.



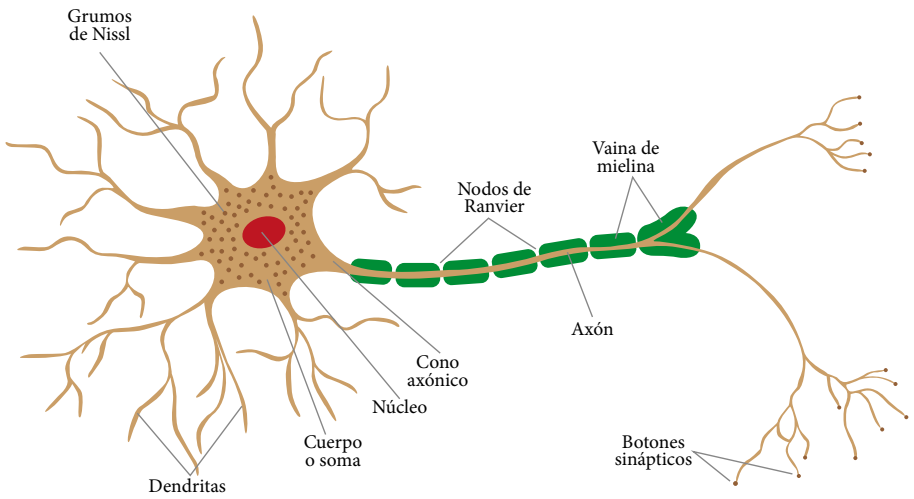
Nota. Representación esquemática del sistema nervioso humano. Se ilustra la organización anatómica general del sistema nervioso central (SNC) —encéfalo y médula espinal, destacados en amarillo— y del sistema nervioso periférico (SNP), representado por la extensa red de nervios periféricos en verde que irradia desde el eje central hacia las extremidades superiores e inferiores, el tronco y las regiones sacra y coccígea.

Neuronas

Comprender las células cerebrales, en particular las neuronas, constituye una fascinante área de investigación dentro de las neurociencias. Estas unidades básicas del sistema nervioso son responsables de la transmisión de señales eléctricas y químicas, además de jugar un papel crucial en la definición de nuestras capacidades cognitivas, emociones y comportamientos. El estudio de la estructura y función de las neuronas, así como los mecanismos subyacentes a los potenciales de acción y las sinapsis, es fundamental para descifrar cómo el cerebro procesa la información y responde al entorno. Este conocimiento va más allá de profundizar nuestra comprensión de la morfología cerebral y su evolución: abre puertas hacia el desarrollo de nuevas estrategias para mantener la salud cerebral y abordar desórdenes neurológicos.

Cada neurona se compone de tres partes principales: el cuerpo celular, que contiene el núcleo y orgánulos que mantienen la célula viva; las dendritas, proyecciones similares a las ramas de un árbol y que reciben señales de otras neuronas; y el axón, una larga fibra que transmite señales a otras células [Figura 2]. Existen varios tipos de neuronas, clasificadas según su función, estructura, y polaridad, y cada una está adaptada a roles específicos dentro del sistema nervioso. Algunas neuronas son responsables de la sensación de dolor (Cranfill & Luo, 2021; Nwonu, 2022), mientras que otras desempeñan roles cruciales en el movimiento (Carp & Wolpaw, 2010; Svodoba & Li, 2018), la percepción (David *et al.*, 2022; Magosso & Ursino, 2023) o el pensamiento (Arshavsky, 2017). La diversidad de neuronas y su compleja interacción resaltan la vasta capacidad del cerebro para procesar información, controlar el cuerpo y generar la conciencia humana.

Figura 2
Neurona y sus partes.



Nota. Diagrama detallado de la estructura de una neurona típica. Se identifican sus principales componentes: el cuerpo o soma (con núcleo y grumos de Nissl), las dendritas receptoras de señales aferentes, el cono axónico, el axón revestido por la vaina de mielina, los nodos de Ranvier (interrupciones periódicas de la mielina) y los botones sinápticos en el extremo terminal.

Las neuronas se clasifican según diversos criterios, como su morfología, polaridad, y función dentro del sistema nervioso. Según su función, se dividen principalmente en tres categorías, las neuronas sensoriales, que transmiten señales desde los órganos sensoriales hacia el cerebro; las motoras, que envían señales desde el cerebro o médula espinal hacia los músculos para provocar movimiento; y las interneuronas, que conectan neuronas entre sí dentro del cerebro y la médula espinal para facilitar la comunicación interna del sistema nervioso. Desde el punto de vista morfológico, existen neuronas multipolares (con varias dendritas y un axón, comunes en el cerebro), bipolares (con una dendrita y un axón, típicas en los sistemas sensoriales como la visión) y unipolares o

pseudounipolares (con una única extensión que se bifurca en dos direcciones, presentes en el sistema sensorial periférico). Recientes estudios sugieren la existencia de más de 3 000 tipos de neuronas en el cerebro (Cherubini & Robinson, 2006; Faure *et al.,* 2022; Fernández-Moya *et al.,* 2023; Siletti *et al.,* 2023; Stevens, 1998), lo cual destaca una especialización mucho mayor de lo que se pensaba anteriormente. Esta diversidad refleja la capacidad del cerebro para realizar funciones altamente complejas y específicas.

A diferencia del SNP, que posee una notable capacidad de regeneración axonal, el SNC presenta una regeneración tisular prácticamente nula. Esto se debe a que, a lo largo de la evolución, las neuronas se han especializado a tal punto que han sacrificado la facultad de reproducción celular (mitosis). Por esto, gran parte de las neuronas no se regeneran y la reparación se limita, en la mayoría de los casos, a la formación de tejido cicatricial por acción de la glía reactiva. Esta cicatriz glial, compuesta principalmente por astrocitos reactivos, microglía y componentes de la matriz extracelular, cumple inicialmente una función protectora al aislar la lesión y contener la inflamación. No obstante, también constituye un obstáculo para la reparación: por un lado, crea una barrera física que impide el avance de nuevos brotes axonales y, por otro, libera moléculas inhibitorias como los proteoglucanos de sulfato de condroitina (CSPG), que interfieren con el crecimiento y la guía axonal. En conjunto, estas características limitan de forma significativa la recuperación funcional del SNC (Silver & Miller, 2004; Toy & Namgung, 2013). Aun así, en el cerebro adulto existen regiones especializadas -como el hipocampo y el bulbo olfatorio- donde persiste la neurogénesis (Ming & Song, 2011). Este proceso, que consiste en la generación de nuevas neuronas, no tiene como objetivo reemplazar células defectuosas, sino ampliar las redes neuronales asociadas a la plasticidad cerebral, especialmente en procesos de aprendizaje y memoria. Comprender estos mecanismos resulta clave para el desarrollo de estrategias terapéuticas que promuevan la reparación

del tejido nervioso y mejoren la recuperación funcional tras lesiones o enfermedades neurodegenerativas.

Cuerpo celular

El soma, (también llamado pericarion o cuerpo neuronal) es la parte central de la neurona, donde se localiza el núcleo que contiene la información genética (ADN) de la célula. Internamente está rodeado por el citoplasma, que contiene diversos tipos de orgánulos implicados en funciones vitales de la célula. Esta región es crucial para la vida y funcionamiento de la neurona, ya que alberga orgánulos esenciales como el retículo endoplasmático y los ribosomas, implicados en la producción y síntesis de proteínas (Dastidar, & Nair, 2022; Fusco, 2024). Las mitocondrias, que actúan como verdaderos centros de generación de energía celular mediante la producción de ATP a través de la fosforilación oxidativa (López-Doménech & Kittler, 2023; Spinelli & Haigis, 2018), y proporcionan la energía necesaria para las actividades celulares; además, contienen su propio ADN circular, responsable de codificar proteínas clave para dicho proceso energético.

Las principales funciones del soma incluyen el mantenimiento de la vida de la neurona, la síntesis de proteínas necesarias para el crecimiento y reparación celular, así como la integración de señales neuronales recibidas por las dendritas que generan respuestas que se transmiten a través del axón hacia otras neuronas o tejidos (Fékété & Debanne, 2018; Rongjing *et al.,* 2011). El soma alberga estructuras esenciales como los grumos de Nissl, acumulaciones de retículo endoplasmático rugoso visibles en las tinciones basófilas debido a su alta concentración de ribosomas y ARN, lo que refleja la intensa actividad sintética de la célula nerviosa. Este conjunto de características hace que el soma sea esencial para la supervivencia de la neurona y para su capacidad de comunicarse y procesar información dentro del sistema nervioso. Dentro de este,

el núcleo tiene una función determinante en la regulación de la actividad celular, dado que alberga el material genético que dirige la producción de proteínas.

Entre los productos generados en el soma, se destacan proteínas y neurotransmisores esenciales para la transmisión de señales a través de las sinapsis y el funcionamiento general del sistema nervioso. Otras estructuras clave en la labor de las neuronas son las neurofibrillas, constituidas por elementos del citoesqueleto neuronal, que incluye microtúbulos, neurofilamentos y microfilamentos de actina, que son estructuras delicadas e intrincadas presentes en el citoplasma de las neuronas. Dichos componentes proporcionan soporte estructural a la neurona, ayudan a mantener su forma y a facilitar el transporte intracelular de sustancias a lo largo de la célula (Torisawa *et al.,* 2024; Uchida, 2023). Las neurofibrillas son cruciales en el funcionamiento de la neurona, ya que intervienen estabilidad, crecimiento y movimiento dentro de las células nerviosas.

Los neurofilamentos son tipos de filamentos intermedios que contribuyen a la resistencia mecánica de la neurona y participan en el transporte de orgánulos y otros materiales celulares (Ding & Kumar, 2024; Gentil, 2015). Los microtúbulos, por otro lado, son componentes del citoesqueleto que facilitan el transporte rápido a lo largo de la neurona, especialmente importante para las células nerviosas dada su longitud a menudo extensa (Benarroch, 2016; Zhu, 2022). Por su parte, los microfilamentos de actina ayudan en la forma celular y en procesos como el crecimiento axonal y la plasticidad sináptica (Jung *et al.,* 2020). Así, las neurofibrillas son fundamentales para la integridad estructural de la neurona y su capacidad para transmitir señales eficazmente a lo largo de grandes distancias dentro del sistema nervioso. Comprender la estructura y función del soma es clave para entender cómo las neuronas procesan y transmiten información al permitir el complejo funcionamiento del cerebro y del sistema nervioso en su conjunto.

Prolongaciones celulares

Las neuronas se caracterizan por tener prolongaciones especializadas que les permiten comunicarse con otras células. Estas se dividen principalmente en dos tipos, las dendritas y el axón. Las dendritas son prolongaciones cortas que se ramifican desde el cuerpo celular de la neurona. Su principal función es recibir señales de otras neuronas y conducirlas hacia el cuerpo celular. Su estructura ramificada constituye una amplia superficie de contacto para recibir señales sinápticas (Kagdi, 2017; Shainline, 2019); la complejidad de su arborización varía entre neuronas y es crucial para determinar el número de conexiones sinápticas que la neurona puede establecer con otras células. Las dendritas contienen receptores específicos para los neurotransmisores liberados por las neuronas presinápticas (Silver *et al.,* 2016; Spruston *et al.,* 2014), lo que facilita procesar la información recibida antes de transmitirla al soma neuronal. Así, las dendritas son esenciales para la comunicación neuronal, debido a que actúan como antenas que captan señales de otras neuronas. La densidad de sus ramificaciones y la presencia de espinas dendríticas varían significativamente entre diferentes tipos de neuronas, lo que influye directamente en la cantidad y el tipo de información que pueden procesar.

Las dendritas son fundamentales para la plasticidad sináptica, un mecanismo subyacente al aprendizaje y la memoria (González-Forero *et al.,* 2004; Ramiro-Cortés & Israely, 2013), ya que pueden modificar su estructura en respuesta a la actividad neuronal. De acuerdo con lo anterior, los receptores localizados en las dendritas detectan los neurotransmisores liberados en las sinapsis hasta desencadenar potenciales postsinápticos que se suman en el cuerpo celular para determinar si la neurona generará un potencial de acción (Lafourcade *et al.,* 2022; Weigel *et al.,* 2022). Por tanto, las dendritas no sólo sirven como simples receptores de información, sino que

también participan en su integración al filtrar y modular las señales recibidas antes de pasarlas al soma para su procesamiento posterior. Esta función es crucial para la dinámica de las redes neuronales y para la capacidad del cerebro de adaptarse y responder a su entorno. A diferencia de las dendritas, cada neurona posee un único axón en su origen desde el soma, que se puede extender a grandes distancias antes de ramificarse. El axón, también conocido como *cilindroeje* (término en desuso), es un proceso neuronal que, si bien surge como una sola prolongación, con frecuencia se divide en colaterales que pueden formar estructuras tan complejas como los árboles dendríticos.

Esta ramificación permite que una misma neurona establezca conexiones con múltiples células blanco (receptoras de la señal/postsinápticas). Su función principal es transmitir el impulso nervioso desde el cuerpo celular, llevando la información hacia otras neuronas, fibras musculares o glándulas. A diferencia de las dendritas, que principalmente reciben señales, el axón se especializa en la conducción de estas señales a largas distancias. Una característica distintiva de algunos axones es su recubrimiento de mielina, una sustancia lipoproteica, es decir, compuesta principalmente por grasas (lípidos) y en menor proporción por proteínas producidas por células gliales específicas; los oligodendrocitos en el sistema nervioso central y los neurolemocitos en el sistema nervioso periférico (Cosenza, 2018; Graça *et al.,* 2001; Pereira *et al.,* 2010). Esta vaina de mielina actúa como un aislante eléctrico y facilita la transmisión de impulsos nerviosos a través de un mecanismo conocido como conducción saltatoria, donde los impulsos «saltan» de un nodo axonal al siguiente (tradicionalmente conocidos como nodos de Ranvier). Los nodos axonales son pequeñas brechas en la vaina de mielina donde la membrana axonal está expuesta al medio extracelular, con lo cual se facilita una rápida regeneración del impulso nervioso.

La mielinización del axón es crucial para aumentar la velocidad de transmisión de las señales eléctricas, al facilitar que el sistema nervioso responda y se comunique de manera eficiente. Además, la mielina mejora la eficiencia energética de las neuronas y ayuda a mantener la integridad de las señales a lo largo de distancias más largas (Noori, 2020). Esto es particularmente importante en organismos complejos, donde las neuronas deben comunicarse con rapidez a través de grandes distancias dentro del cuerpo. El proceso de mielinización es determinante durante el desarrollo del sistema nervioso en la infancia y continúa ajustándose en la adolescencia y, en menor medida, durante la vida adulta. Por su parte, la desmielinización, o la pérdida de mielina, está asociada con varias enfermedades neurológicas (Lebedev *et al.,* 2023; Raasakka & Kursula, 2020; Ravera & Panfoli, 2015) como la esclerosis múltiple, que afecta de manera severa la capacidad del sistema nervioso para conducir impulsos eléctricos de manera efectiva y desencadena una disminución significativa en la conducción nerviosa, que interviene en diversas funciones corporales.

El axón, por lo tanto, desempeña un papel vital en la transmisión de información a través del sistema nervioso, y su estructura única facilita la comunicación rápida y eficiente entre diferentes partes del cuerpo. En este proceso, el transporte axónico es esencial para el mantenimiento y la función neuronal. Este mecanismo se encarga de mover mitocondrias, lípidos, proteínas, y otros orgánulos a lo largo del axón, desde el cuerpo celular hasta los terminales sinápticos, y viceversa. Es fundamental para la supervivencia de la neurona, ya que permite el suministro de nutrientes esenciales y el desecho de productos residuales. Existen dos tipos principales de transporte axónico, el anterógrado y el retrógrado. El transporte anterógrado mueve materiales desde el soma hacia las sinapsis y facilita la transmisión de señales y la liberación de neurotransmisores (Guillaud *et al.,* 2020). Por otro lado, el transporte retrógrado lleva materiales usados y señales de vuelta al soma para su reciclaje o

para la señalización celular (Vermehren-Schmaedick *et al.*, 2022). Este mismo mecanismo es aprovechado por ciertos patógenos, como el virus de la rabia, para desplazarse desde las terminales axónicas hasta el cuerpo celular. Este transporte se realiza a través de los microtúbulos del citoesqueleto con proteínas motoras como la kinesina para el movimiento anterógrado (Ping, 2023; Yi-Zhao *et al.*, 2023) y la dineína para el retrógrado (Syeda *et al.*, 2024; Trott *et al.*, 2018). Estas proteínas motoras convierten la energía química en movimiento, lo que posibilita el transporte de vesículas y otros componentes a través de largas distancias dentro de la neurona.

Impulso nervioso

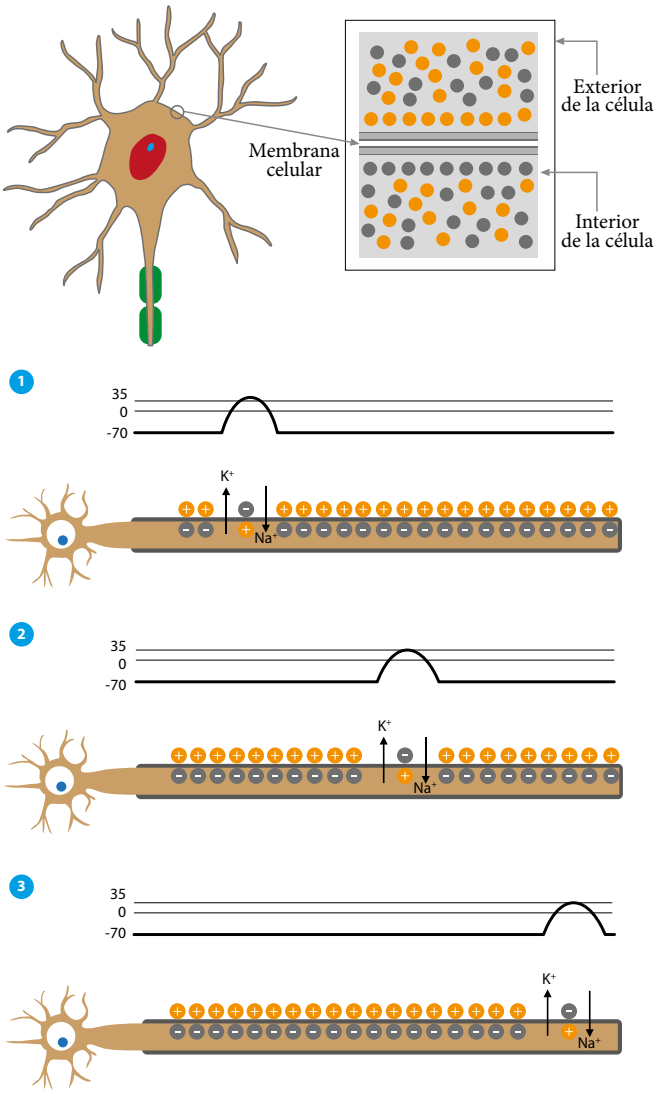
El impulso nervioso (IN) es un proceso fundamental para la transmisión de información a lo largo del sistema nervioso. El IN es una secuencia de eventos electroquímicos que permiten la transmisión de señales a lo largo de la neurona, esencial para la comunicación dentro del sistema nervioso; se basa en la despolarización y repolarización de la membrana neuronal. Al alcanzar un determinado umbral (a partir de la presencia del estímulo), se genera un cambio en el potencial de membrana (Barra & Plonsey, 1995; Burke *et al.*, 2009; Wang & Dudko, 2020) que propaga el impulso a lo largo del axón de la neurona.

El estado de la neurona, cuando no está transmitiendo señales, se conoce como potencial en reposo (célula en estado de *polarización*). La membrana celular mantiene un potencial eléctrico negativo en su interior respecto al exterior, debido principalmente a los gradientes de iones de potasio (K+) y sodio (Na+) a través de la membrana (Tetsuya, 2022; Xu, 2013). Este potencial de reposo se mantiene en torno a -70mV. La *despolarización* se produce cuando la neurona recibe un estímulo tan fuerte (cercano al umbral) que provoca la apertura de canales de sodio voltaje-dependientes. Esto permite la entrada de Na+ a la célula y hace que el interior reduzca

su negatividad hasta alcanzar el umbral necesario para generar un potencial de acción. Este cambio hace que el potencial de membrana se acerque a 0mV e incluso se vuelva ligeramente positivo. Después de llegar al pico del potencial de acción, los canales de sodio se cierran y los canales de potasio se abren, lo que posibilita la salida de K+ de la célula y conduce al estado de *repolarización* que devuelve la carga eléctrica del interior de la célula a su estado de reposo negativo y restaura el potencial de membrana [Figura 3].

Este proceso de despolarización y repolarización se produce a lo largo del axón hasta llegar a los terminales axónicos, donde se libera un neurotransmisor hacia la sinapsis que comunica el impulso a la siguiente célula. Este cambio de polaridad se conoce como potencial de acción (Kandel *et al.,* 2021); es el resultado de la despolarización y repolarización consecutivas de la membrana neuronal. Se trata de una onda de descarga eléctrica que se propaga a lo largo del axón para la transmisión de la señal nerviosa. El potencial de acción se caracteriza por ser un cambio rápido, transitorio y que se propaga en el potencial de membrana. La eficiencia de este proceso es crítica para el funcionamiento del sistema nervioso, con respuestas rápidas y coordinadas a los estímulos, y una transmisión ágil de señales a través de vastas redes neuronales. De otro lado, es pertinente diferenciar de la polarización funcional de la célula nerviosa, que refiere a la disposición y funcionamiento específico de las neuronas para transmitir señales (Cosenza, 2018). Esta polarización asegura que las señales se muevan en una dirección predeterminada (la orientación que sigue la información transmitida), siendo en su mayoría hacia conexiones axodendríticas; se produce desde un axón de neurona presináptica a las dendritas (de la neurona postsináptica), luego hacia el cuerpo celular y de ahí hacia el axón para, finalmente, transmitir la información hacia otras neuronas, células musculares o glandulares a través de las sinapsis. Excepcionalmente, el curso de la polarización funcional sigue conexiones axosomáticas, axoaxónicas, somatosomáticas, dendroaxónicas o dendrodendríticas.

Figura 3
Transmisión del impulso nervioso.



Nota. Secuencia de tres estadios (1, 2 y 3) que ilustra la propagación del potencial de acción a lo largo de la membrana neuronal (adaptado de: Cosenza, 2018). Cada estadio muestra el gradiente electroquímico generado por los flujos de iones sodio (Na^+) y potasio (K^+) a través de la membrana celular, con los valores de potencial de membrana correspondientes (–70 mV en reposo, 0 mV en umbral y +35 mV en el pico de despolarización). La figura permite visualizar el mecanismo subyacente a la señalización neuronal y el desplazamiento del intercambio iónico desde el cono hasta el terminal axónico.

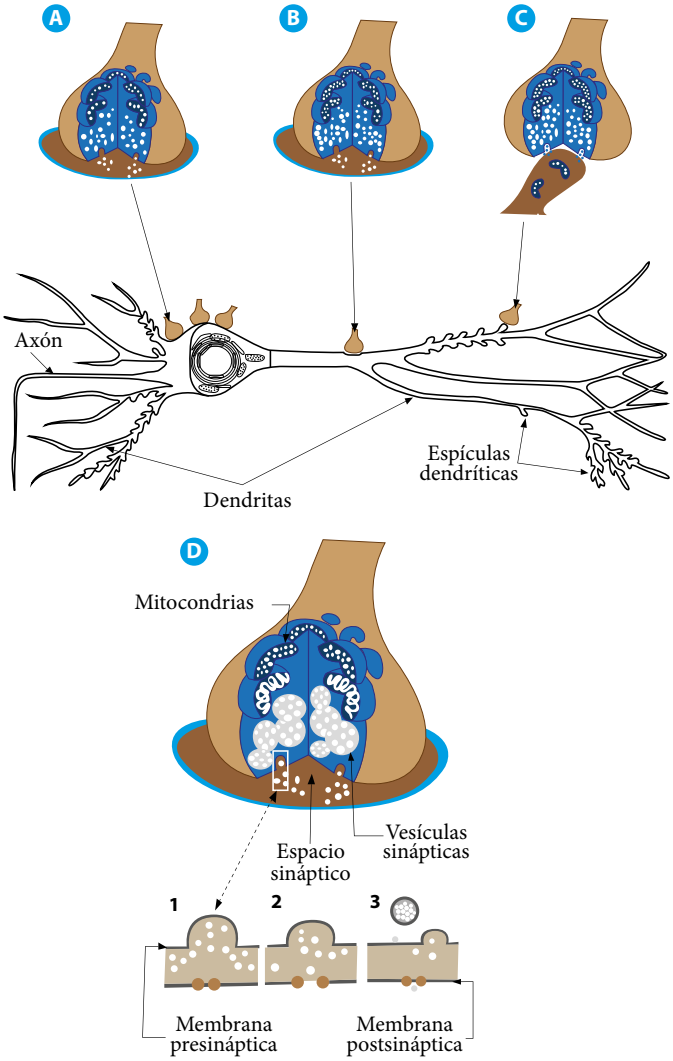
Sinapsis

Las sinapsis son conexiones fundamentales entre las neuronas, o entre neuronas y otras células efectivas, como las células musculares o glandulares. Permiten la transmisión de impulsos nerviosos y facilitan la comunicación dentro del sistema nervioso [Figura 4]. Estas se caracterizan por el espacio sináptico (o zona activa), que es el lugar donde se transmiten los impulsos a través de la liberación de neurotransmisores (Kandel *et al.,* 2021).

Las sinapsis, como estructuras especializadas cruciales para la comunicación neuronal, se clasifican en dos tipos principales: sinapsis químicas y eléctricas. De un lado, las sinapsis químicas son las más comunes y se caracterizan por la presencia de un espacio sináptico entre la neurona presináptica y la postsináptica. Los impulsos nerviosos llegan al terminal axónico de la neurona presináptica donde provocan la liberación de neurotransmisores. Estos atraviesan el espacio sináptico y se unen a receptores específicos en la membrana de la neurona postsináptica hasta generar una respuesta que puede ser excitatoria o inhibitoria. Por otro lado, en las sinapsis eléctricas las neuronas están unidas directamente por canales de unión denominados conexones, lo que permite el paso inmediato de iones y moléculas de señalización entre células. De esta forma, la transmisión del impulso es casi instantánea y puede ser bidireccional, lo que las hace importantes en procesos que requieren respuestas rápidas y coordinadas.

Cabe destacar que, si bien las sinapsis eléctricas coexisten con las químicas a lo largo del reino animal, son relativamente escasas en mamíferos y mucho más frecuentes en organismos inferiores (Galarreta & Hestrin, 2001; Pereda *et al.,* 2014). Este contraste evolutivo sugiere que, si bien en mamíferos predominan las sinapsis químicas por su capacidad de modulación, las sinapsis eléctricas desempeñan roles clave en la sincronización neuronal en grupos específicos de neuronas.

Figura 4
Sinapsis.



Nota. Representación detallada de la sinapsis química entre un axón presináptico y la zona de recepción postsinápticas (adaptado de: Cosenza, 2018). Allí se distinguen tres tipos de conexión sináptica; A: sinapsis axosomática. B: sinapsis axodendrítica. C: sinapsis excitatoria en espícula dendrítica. D: representa la liberación del neurotransmisor a través de la membrana presináptica con vesículas sinápticas y mitocondrias, el espacio sináptico; (1) vesícula sináptica acoplada a la membrana presináptica liberando el neurotransmisor. (2) membrana postsináptica siendo excitada por el neurotransmisor y abriendo el receptor con poros iónicos activados. (3) membrana postsináptica cerrando el receptor tras el ingreso y desactivación del neurotransmisor.

Las conexiones entre neuronas pueden ser excitatorias o inhibitorias, según su efecto en la neurona postsináptica. En las sinapsis excitatorias la liberación de neurotransmisores aumenta la probabilidad de que la neurona postsináptica genere un potencial de acción (Cosenza, 2018; Iwasaki *et al.,* 2016). Para esto, debe ocurrir la despolarización de la membrana postsináptica, lo que reduce la diferencia de potencial entre el interior y el exterior de la célula. Entre los neurotransmisores comúnmente asociados destaca el glutamato, como el principal neurotransmisor excitatorio del SN. Contrario a las excitatorias, en las sinapsis inhibitorias, la liberación de neurotransmisores disminuye la probabilidad de que la neurona postsináptica genere un potencial de acción (Kandel *et al.,* 2021; Rodrigues *et al.,* 2016). Esto se logra hiperpolarizando la membrana postsináptica, usualmente a través de la entrada de iones de cloruro (Cl-) o la salida de iones de potasio (K+) con el aumento de la diferencia de potencial. El GABA y la glicina son ejemplos de neurotransmisores que actúan de manera inhibitoria. El balance entre la actividad excitatoria e inhibitoria en el cerebro es crucial para su funcionamiento adecuado. Una alteración en este equilibrio, por ejemplo, puede conducir a condiciones como epilepsia, ansiedad, depresión, y otros trastornos neurológicos.

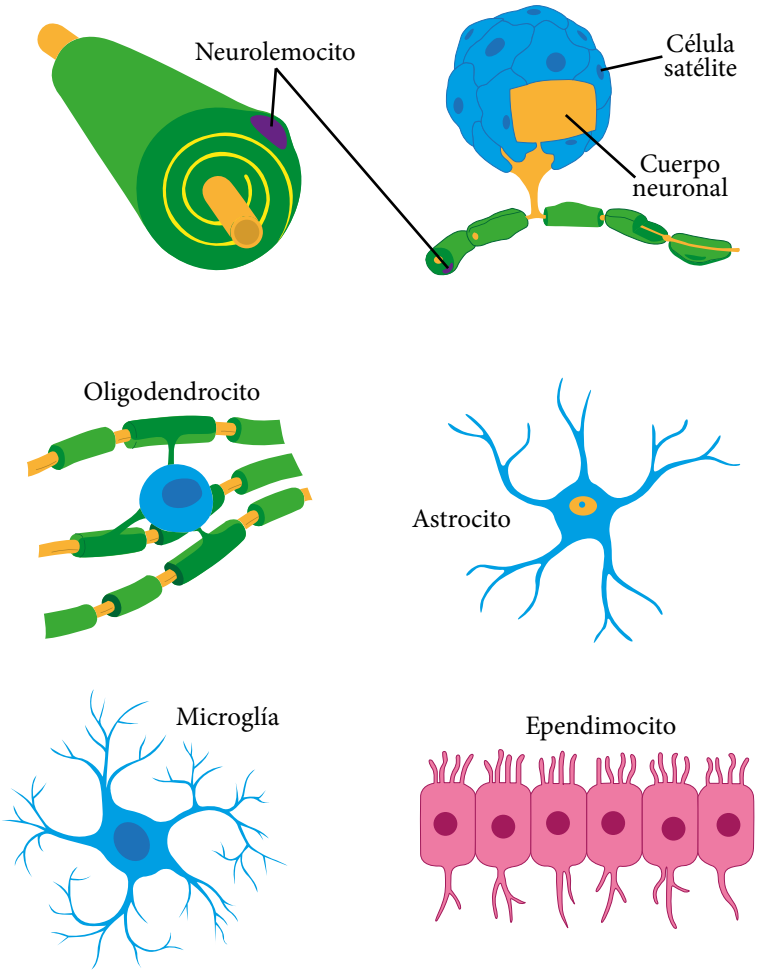
La efectividad de la sinapsis depende de múltiples factores, que abarcan la cantidad de neurotransmisores liberados, la sensibilidad de la neurona receptora y la presencia de enzimas y mecanismos de recaptura que regulan la disponibilidad de neurotransmisores en el espacio sináptico. Las funciones de las sinapsis contienen la modulación y el filtrado de la información por transmitir (Augustine *et al.,* 2023), permiten la integración de múltiples señales y contribuyen a procesos más complejos como el aprendizaje y la memoria. Además, las sinapsis permiten que el sistema nervioso central procese y responda a la información sensorial, regule las funciones corporales y ejecute movimientos voluntarios e involuntarios.

Las sinapsis son necesarias para la función normal del sistema nervioso, como en la percepción sensorial, el movimiento, el pensamiento y las emociones, y además están vinculadas en el lenguaje, el aprendizaje y la memoria, a través de la modificación de su fuerza y eficiencia, lo que constituye un fenómeno conocido como plasticidad sináptica. El funcionamiento de las sinapsis es clave en diversas condiciones patológicas, como enfermedades neurodegenerativas y trastornos psiquiátricos, donde la disfunción sináptica puede conducir a alteraciones significativas en la neurotransmisión.

Células gliales

Las células gliales, o neuroglía, son células esenciales del sistema nervioso que desempeñan roles decisivos en el soporte estructural, metabólico, inmunológico y funcional para las neuronas; aunque no son tejido conectivo en el sentido tradicional (como los fibroblastos o el tejido conjuntivo del resto del cuerpo), las células gliales cumplen funciones análogas al tejido conectivo dentro del sistema nervioso central (SNC). Por eso, a veces se les ha descrito como «el tejido conectivo del SNC», aunque esa es una analogía funcional, no histológica. A diferencia de las neuronas, estas células no conducen impulsos nerviosos, pero son indispensables para el mantenimiento del ambiente homeostático necesario para la actividad neuronal. Existen varios tipos de células gliales (astrocitos, oligodendrocitos, neurolemocitos, microglía, células ependimarias y células satélite), cada uno con funciones específicas [Figura 5].

Figura 5
Tipos de neuroglía.

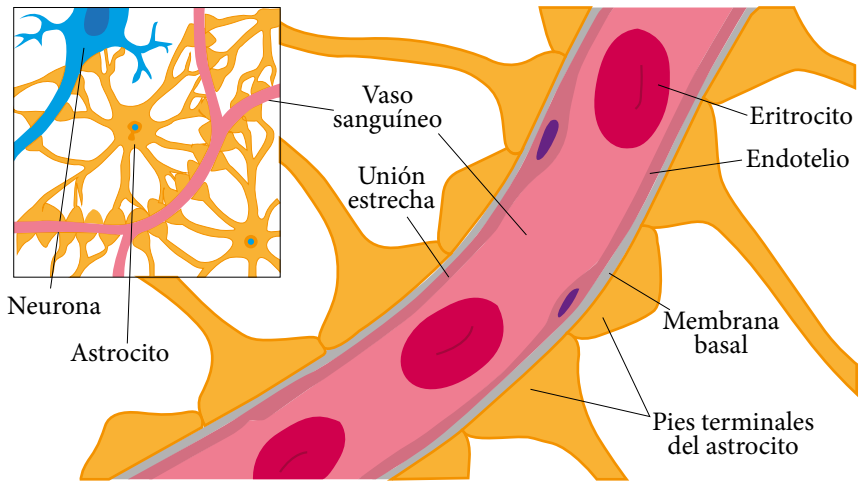


Nota. Representación esquemática de los principales tipos de células gliales del sistema nervioso. Se identifican: astrocitos (soporte metabólico y mantenimiento de la barrera hematoencefálica), oligodendrocitos (mielinización en el SNC), microglía (función inmunitaria), ependimocitos (revestimiento ventricular), neurolemocitos (mielinización en el SNP) y células satélite (soporte en ganglios periféricos). La figura evidencia la diversidad funcional de la neuroglía más allá de su papel de sostén.

Astrocitos

También conocidos como células gliales estrelladas, son fundamentales en el soporte y funcionamiento del SNC. Estas se encuentran en gran abundancia y diversidad a lo largo del SNC, donde realizan una variedad de tareas críticas (Purves *et al.,* 2018). Proporcionan un armazón de soporte para las neuronas, ayudan a anclarlas a su suministro de nutrientes y a mantener la integridad estructural del tejido nervioso. También participan en la regulación del entorno iónico y metabólico de las células nerviosas (Almeida *et al.,* 2023; Oliveira & Araque, 2022). Los astrocitos mantienen un entorno extracelular óptimo para la transmisión de señales nerviosas. Absorben y reciclan neurotransmisores liberados en la sinapsis, como el glutamato, y regulan las concentraciones de iones, particularmente potasio, con lo que contribuyen al mantenimiento del potencial de membrana de las neuronas. En caso de lesión del SNC, los astrocitos forman cicatrices gliales, que aíslan el área dañada y previenen la propagación del daño (Cieri & Ramos, 2025). Esto es necesario para la reparación y la protección del tejido nervioso. Los astrocitos son componentes esenciales de la barrera hematoencefálica, una barrera selectiva que protege al cerebro de sustancias potencialmente dañinas presentes en la sangre [Figura 6]. Facilitan la comunicación entre las neuronas y los vasos sanguíneos al regular el flujo sanguíneo cerebral y la entrega de nutrientes al cerebro (Lia *et al.,* 2023; Mishra *et al.,* 2024). A través de estos mecanismos, los astrocitos ayudan significativamente al ejercicio normal del cerebro, la protección del sistema nervioso y su capacidad para responder a daños. Estas células son fundamentales para el mantenimiento de la homeostasis en el SNC, tal como en diversos procesos patológicos, lo que las convierte en un foco de investigación intensiva en neurociencias.

Figura 6
Barrera hematoencefálica.



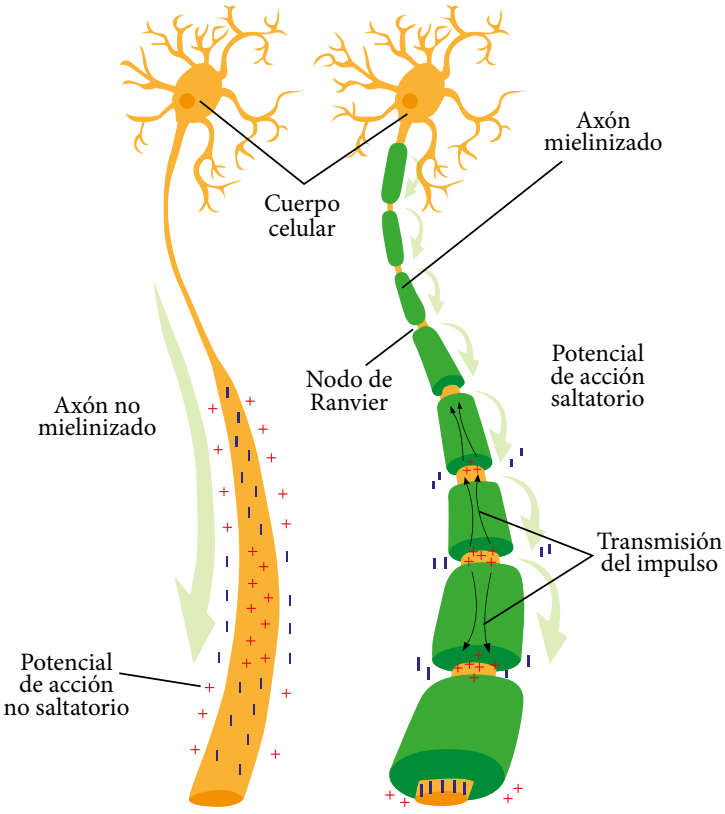
Nota. Diagrama de la organización celular y molecular de la barrera hematoencefálica (BHE). Se ilustran los componentes estructurales clave: endotelio vascular con uniones estrechas, membrana basal, pericitos y pies terminales de los astrocitos en contacto con las neuronas (recibir y entregar). Muestra cómo la BHE regula selectivamente el paso de sustancias entre el torrente sanguíneo y el parénquima neuronal, protegiendo la homeostasis del microentorno cerebral.

Oligodendrocitos y neurolemocitos

Los oligodendrocitos son células gliales fundamentales en el SNC, encargadas de la producción y mantenimiento de la mielina que envuelven los axones de las neuronas. Estas células forman la vaina de mielina alrededor de estos axones y proporcionan aislamiento eléctrico al reducir la pérdida de corriente y mejora la eficiencia de conducción (Bear *et al.*, 2025); con esto se facilita la rápida transmisión de señales eléctricas a través de la conducción saltatoria. La presencia de esta vaina permite que los impulsos nerviosos se «salten» entre los nodos axonales [Figura 7], segmentos del axón que no están cubiertos por mielina y donde se pueden generar potenciales de acción (Augustine *et al.*, 2023). Este mecanismo

aumenta de forma significativa la velocidad de transmisión de los impulsos nerviosos, en comparación con la transmisión en axones amielínicos (o no mielinizados), donde la señal se debe propagar de manera continua a lo largo del axón. La eficiencia en la transmisión de impulsos nerviosos gracias a la mielina hace posibles funciones del SNC como el movimiento, la cognición y la percepción sensorial.

Figura 7
Mielina e impulso nervioso.



Nota. Comparación entre la conducción del impulso nervioso en axones no mielinizados y mielinizados. Contrasta la conducción continua (potencial de acción no saltatorio) del axón amielínico con la conducción saltatoria del axón mielinizado, en la que el impulso se propaga de nodo de Ranvier a nodo de Ranvier. Este mecanismo incrementa significativamente la velocidad de conducción y la eficiencia energética, con implicaciones clínicas relevantes en enfermedades desmielinizantes como la esclerosis múltiple.

Los oligodendrocitos contribuyen a la regulación del entorno iónico y metabólico alrededor de los axones, con lo cual favorecen la salud neuronal y la comunicación eficiente entre neuronas (Morrison *et al.,* 2013; Purves *et al.,* 2018; Saab *et al.,* 2013). Alteraciones en la función de los oligodendrocitos o en la integridad de la vaina de mielina están implicadas en diversas enfermedades desmielinizantes, como ya se ha mencionado, donde la pérdida de mielina resulta en la disminución de la velocidad de transmisión de los impulsos nerviosos que afectan múltiples funciones del cuerpo.

En la producción de mielina, los neurolemocitos (tradicionalmente conocidos como células de Schwann), desempeñan un papel esencial en el SNP al ser responsables de la formación de la vaina de mielina alrededor de los axones de las neuronas. Su función es análoga a la de los oligodendrocitos en el SNC, pero con una diferencia clave, mientras un oligodendrocito puede mielinizar varios axones, un neurolemocito mieliniza sólo un segmento de un único axón. Este tipo de célula glial también participa en la reparación y regeneración de los nervios periféricos (Kandel *et al.,* 2021). En caso de lesión de un nervio, estas células ayudan a limpiar los restos celulares y guían la reconexión del axón (en el SNP sí existe regeneración tisular -en el nervio periférico), para facilitar así la recuperación de la función nerviosa. La importancia de los neurolemocitos trasciende su papel en la mielinización y la conducción nerviosa, dado que también contribuyen al mantenimiento del ambiente homeostático para los axones en el SNP al participar en la regulación del entorno químico que rodea a los nervios.

Microgliocitos

Por su parte, los microgliocitos, o microglía, son células inmunitarias residentes en el SNC que desempeñan roles clave en la homeostasis, defensa, y reparación del tejido neural. Estas células son los principales agentes de la respuesta inmune innata dentro del cerebro y la médula

espinal, donde actúan de manera similar a los macrófagos del sistema inmunitario periférico (de Sousa & Cassilhas, 2023). Entre las funciones principales de la microglía se encuentra la eliminación de patógenos, desechos celulares y tejidos dañados mediante la fagocitosis, un proceso de «limpieza» esencial para preservar la salud y el correcto funcionamiento del SNC. Asimismo, participan en la respuesta inflamatoria al liberar citocinas y otros mediadores químicos que modulan este proceso, fundamental para enfrentar infecciones y lesiones (Syage *et al.,* 2023). Aunque la inflamación es necesaria para la defensa y reparación, una activación excesiva de la microglía y la inflamación crónica pueden contribuir a patologías del SNC. También proveen soporte y reparación del tejido nervioso. Además de su papel inmunitario, la microglía contribuye a la reparación y regeneración del tejido neural tras una lesión (Almeida *et al.,* 2023; Lilienberg *et al.,* 2022), lo que facilita la cicatrización y el restablecimiento de la homeostasis.

La microglía también participa en la regulación del entorno neural. Mediante la modulación de su entorno, influye en la neurogénesis, la sobrevivencia neuronal y la sinaptogénesis e impacta así en el aprendizaje, la memoria y el comportamiento (Alonso *et al.,* 2023; Breedlove, 2023; Lilienberg *et al.,* 2022). La actividad de la microglía es altamente dinámica y sensible a los cambios en su entorno. En condiciones saludables, se encuentran en un estado de vigilancia, listas para responder rápidamente a la presencia de daño o patógenos. Su activación se ajusta según la necesidad al pasar de un estado de reposo a uno activo ante la detección de señales de peligro, como las provenientes de células dañadas o patógenos (Augustine *et al.,* 2023). Así, la acción de la microglía es crucial tanto en la salud como en la enfermedad; su disfunción o activación excesiva se asocia con diversas enfermedades neurodegenerativas, como el Alzheimer, la esclerosis múltiple, y el Parkinson, así como con trastornos del desarrollo neural y psiquiátricos.

Ependimocitos

Las células ependimarias, o ependimocitos, son un tipo especializado de células gliales localizadas en el SNC (Deng *et al.,* 2022; Hatrock *et al.,* 2020), que revisten específicamente los ventrículos cerebrales y el canal central de la médula espinal. Su función primordial es la producción y regulación del líquido cefalorraquídeo (LCR), un componente imprescindible para la protección y el funcionamiento óptimo del cerebro y la médula espinal (Purves *et al.,* 2018). Estas células son responsables de secretar el líquido cefalorraquídeo, producido principalmente en los plexos coroideos de los ventrículos cerebrales, el cual es fundamental para el equilibrio homeostático del SNC. El LCR, actúa como un cojín amortiguador que protege al cerebro y a la médula espinal de lesiones físicas. Además de participar en su producción, las células ependimarias contribuyen a su circulación a través de los ventrículos y alrededor de la médula espinal para asegurar una distribución uniforme de este fluido esencial.

Mediante la secreción y la absorción selectiva de sustancias, las células ependimarias también contribuyen a mantener el equilibrio químico y osmótico del LCR, lo cual es vital para la función neuronal adecuada. Estas células proporcionan un soporte mecánico al cerebro por medio del LCR y ayudan a reducir su peso efectivo (Cosenza, 2018). Sin este soporte, la presión ejercida por el peso del cerebro sobre la base del cráneo sería significativamente mayor, lo que podría afectar negativamente su funcionamiento. En este sentido, las células ependimarias y el LCR desempeñan roles cruciales en la protección del SNC, el mantenimiento de su microambiente, y la eliminación de desechos metabólicos. Alteraciones en la función de las células ependimarias o en la composición del LCR pueden contribuir al desarrollo de condiciones patológicas como hidrocefalia (acumulación anormal de LCR en los ventrículos cerebrales), meningitis (inflamación de las membranas que rodean el cerebro y la médula espinal), y

diversas enfermedades neurodegenerativas (Kandel *et al.,* 2021). El estudio de las células ependimarias y su interacción con el LCR ofrece importantes hallazgos sobre el funcionamiento del SNC y abre vías para el desarrollo de terapias dirigidas a tratar trastornos relacionados con el flujo y la composición del LCR.

Célula satélite

Otra célula glial que auxilia la actividad neuronal es la célula satélite, un tipo de células gliales del SNP que desempeñan funciones esenciales en el mantenimiento y la protección de las neuronas. Se encuentran alrededor de los cuerpos neuronales en los ganglios sensoriales y autónomos. Entre sus funciones principales se listan brindar un soporte físico a las neuronas en los ganglios (Milosavljević *et al.,* 2021) para mantener la integridad estructural de las neuronas y facilitar su correcto funcionamiento. Estas también participan en la regulación del microambiente neuronal, puesto que son vitales en el mantenimiento del entorno químico de las neuronas (Mapps *et al.,* 2022) al regular la concentración de iones y neurotransmisores cerca de las neuronas, lo que es esencial para la transmisión de señales nerviosas efectiva. Al rodear los cuerpos neuronales, las células satélite proveen un aislamiento y protección contra las influencias potencialmente dañinas del entorno externo: esto contribuye a la estabilidad del medio interno necesario para el adecuado procesamiento de la información sensorial y autónoma.

Aunque su papel es menos comprendido en comparación con la microglía en el SNC, las células satélite también pueden tener funciones en la respuesta inmune del SNP en la protección de las neuronas de patógenos y daños. La importancia de las células satélite va más allá de su soporte estructural y fisiológico, ya que estas favorecen el bienestar de las neuronas, y en su capacidad para transmitir señales a través del sistema nervioso periférico (Qarot *et al.,* 2024). El estudio de estas células y su interacción con las

neuronas es fundamental para vislumbrar mejor cómo se mantiene la homeostasis en el sistema nervioso y cómo es posible abordar diversas condiciones patológicas que afectan al SNP.

Así, cada célula glial apoya de manera única a la salud y función del sistema nervioso. Con su diversidad de células, la neuroglía constituye el andamiaje esencial que sostiene, protege y nutre el complejo mundo neuronal dentro de nuestro sistema nervioso. Cada tipo de célula glial desempeña roles vitales, desde proporcionar soporte estructural y metabólico, y regular el ambiente químico para la transmisión sináptica, hasta intervenir de manera activa en la defensa y reparación del tejido nervioso frente a daños o enfermedades. Esta interacción armónica entre neuronas y células gliales subraya la importancia de la neuroglía como un componente pasivo y como participantes activos en el mantenimiento de la salud neural y la función cerebral. Reconocer y valorar la función de cada célula glial nos acerca más a comprender la complejidad del sistema nervioso y abre caminos para nuevas investigaciones que se podrían traducir en avances terapéuticos para enfermedades neurológicas.

Nervios

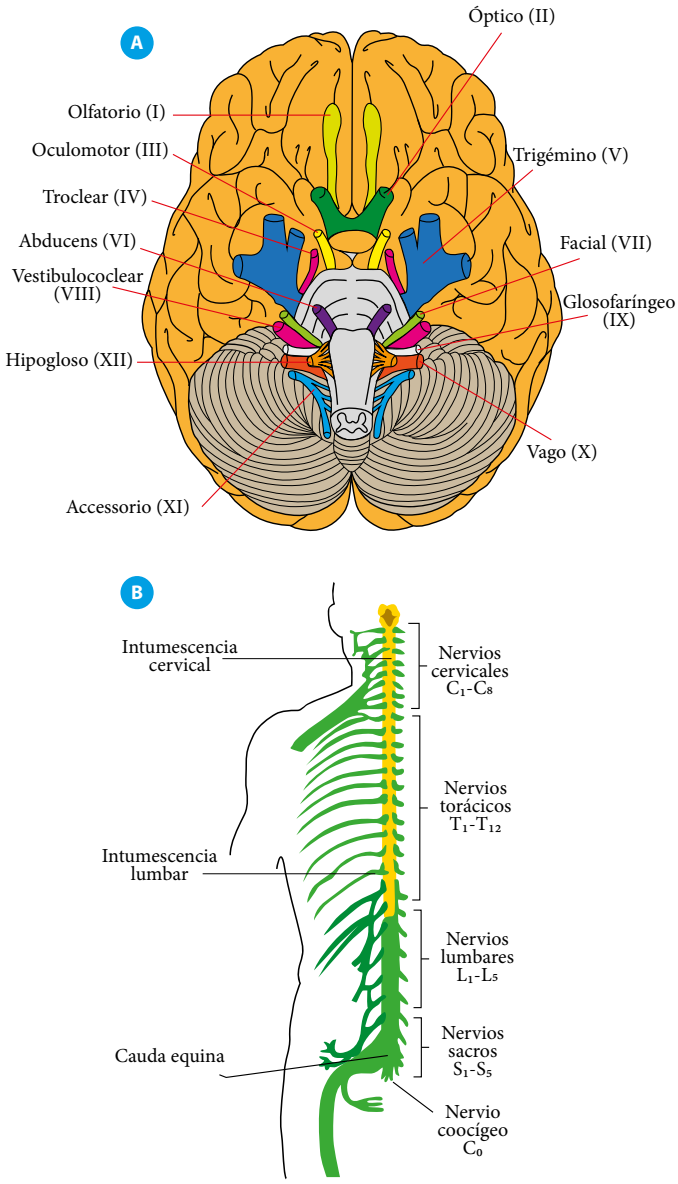
Los nervios (SNP) son clave en la conexión del SNC y actúan como conductores de impulsos nerviosos entre este y el resto del cuerpo, incluidos órganos, piel y músculos, puesto que se relacionan con varias funciones, desde el movimiento voluntario hasta la percepción sensorial. Su estructura y composición específicas facilitan su eficacia en esta función vital. Los nervios se forman por la agrupación de axones, prolongaciones largas y delgadas de las neuronas (Kandel *et al.,* 2021). Estos axones pueden ser mielínicos o amielínicos, dependiendo de si están o no recubiertos por la vaina de mielina. Los axones se agrupan en haces o fascículos, rodeados por una capa de tejido conectivo llamada perineuro. Varios

fascículos se agrupan aún más y todo el nervio está envuelto en una capa exterior de tejido conectivo denso conocido como epineuro. Este diseño proporciona a los nervios la protección y la estructura necesarias para su función.

Todos los nervios son pares (el del lado derecho y el del lado izquierdo). A nivel del encéfalo se encuentran doce pares de nervios (craneales), y de la médula espinal se desprenden 31 pares (espinales). Son 43 pares de nervios en total que conectan las estructuras centrales a los órganos internos y periféricos del cuerpo [Figura 8]. Estos nervios se clasifican en dos categorías según la dirección del flujo de la información nerviosa; nervios aferentes y eferentes (Cosenza, 2018). Además, se pueden diferenciar según su función en nervios sensoriales, motores y mixtos. También conocidos como nervios sensoriales, los nervios aferentes transportan señales desde los órganos sensoriales y otras partes del cuerpo hacia el sistema nervioso central; estos nervios son esenciales para la percepción sensorial, incluidas sensaciones como el dolor, el tacto, la temperatura y la posición corporal, mientras que los nervios eferentes, o nervios motores, llevan señales desde el sistema nervioso central a los músculos y glándulas. Esto permite respuestas motoras como el movimiento muscular y la secreción glandular. Dentro de los nervios eferentes, existen dos subtipos principales: los somáticos (controlan los movimientos voluntarios del cuerpo, como los de los músculos esqueléticos) y los autónomos (gestionan las funciones involuntarias, regulando actividades en órganos, vasos sanguíneos y glándulas).

Aun así, la mayoría de los nervios son mixtos, pues combinan fibras nerviosas aferentes y eferentes. Esto les permite realizar funciones sensoriales y motoras. Por ejemplo, el nervio facial (VII par craneal) tiene funciones motoras al controlar los músculos de la expresión facial, y también contiene fibras sensoriales para el gusto en la parte anterior de la lengua (Augustine *et al.*, 2023).

Figura 8
Nervios.



Nota. Representación de las dos grandes categorías del sistema nervioso periférico (SNP). A: presenta los doce nervios craneales (I–XII) con su nomenclatura. B: muestra la distribución de los nervios espinales por segmentos (cervicales C1–C8, torácicos T1–T12, lumbares L1–L5, sacros S1–S5 y coccígeo C0), incluyendo las intumescencias cervical y lumbar y la cauda equina.

Un dato importante es que, en cuanto los nervios craneales (o pares craneales) pueden ser exclusivamente sensoriales, motores o mixtos, treinta de los 31 nervios espinales son en su totalidad mixtos, pues están compuestos por dos raíces a cada lado que se desprenden del segmento medular donde se originan; una raíz sensorial (la dorsal) y una raíz motora (la ventral) que más adelante se unen para formar el nervio. La excepción se encuentra en el nervio espinal C1 (primer nervio cervical o nervio suboccipital) y es bastante reconocida (Moore *et al.,* 2018; Dalley & Agur, 2023), pues en aproximadamente el 50 % de los casos no presenta raíz posterior o esta es rudimentaria y sin ganglio espinal funcional. Como consecuencia, puede no contener fibras sensitivas, por lo que no siempre se considera un nervio mixto en sentido estricto. Además, el dermatoma C1 usualmente no está representado en los mapas clásicos de dermatomas porque no suele haber inervación cutánea correspondiente.

En este punto, es necesario mencionar y clarificar la existencia de otro nervio, el nervio terminal (*nervus terminalis* o «par craneal cero» -0) es una estructura anatómica en sí, descubierta en 1870 y presente en humanos y otros mamíferos, participa en la neurogénesis del eje hipotálamo-hipófisis. Se ubica anterior al nervio olfatorio (par craneal I) y conecta con el hipotálamo directamente. Su implicación se ha asociado con funciones neuroendocrinas, como la migración de células gonadotrópicas (GnRH) durante el desarrollo. Sin embargo, no se le asigna numeración oficial como par craneal en los sistemas médicos clásicos, porque no tiene función sensorial o motora claramente definida, es rudimentario en humanos adultos y no siempre funcional, por lo que su existencia no cambia los criterios clínicos de evaluación de nervios craneales, al ser poco relevante en la neurología general (siendo un error sugerir la existencia de trece pares craneales).

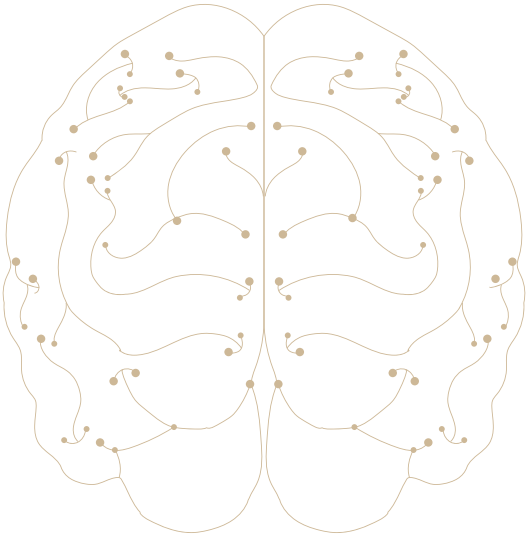
En consecuencia, cada tipo de nervio está especializado para cumplir con sus funciones específicas y trabajan en conjunto para permitir la interacción compleja entre el cuerpo y su entorno; así, facilitan la percepción, el movimiento y la regulación de procesos internos. La comprensión de la clasificación y funciones de los nervios es fundamental para el estudio del sistema nervioso y su impacto en la salud y enfermedad humanas. Una característica distintiva de los nervios periféricos es su facultad de regenerar las porciones distales del axón tras una lesión, a diferencia de las neuronas del SNC, cuya regeneración es realmente limitada y se restringe a la formación de tejido cicatricial por acción de la glía reactiva (Purves *et al.*, 2018; Silver & Miller, 2004; Toy & Namgung, 2013). Este proceso, conocido como regeneración axonal en el nervio, es facilitado por los neurolemocitos, relevantes en la reparación y regeneración de las fibras nerviosas dañadas al eliminar los restos celulares, liberar factores neurotróficos y guiar el crecimiento del nuevo axón hacia su blanco original. Ciertas células gliales, como las células satélite, también se encuentran en el SNP, alrededor y como soporte de las neuronas en los ganglios nerviosos. Además de los axones con sus neurolemocitos y células satélite, los nervios contienen elementos vasculares que proporcionan los nutrientes necesarios para su funcionamiento e incluyen células inmunitarias que los protegen contra patógenos.

Los nervios desempeñan un papel indispensable en la orquestación de nuestras interacciones con el mundo. Como conductos vitales de comunicación entre el SNC y el resto del cuerpo, garantizan la armonía y la precisión en nuestras respuestas físicas y sensoriales. Su estructura altamente especializada posibilita la transmisión veloz de señales eléctricas a través de vastas distancias corporales y también asegura que estas señales lleguen a sus destinos específicos con exactitud. Esta red intrincada de fibras nerviosas permite que el cuerpo humano opere como un todo integrado y reaccione con

agilidad ante los estímulos externos e internos. La eficiencia y coordinación del sistema nervioso periférico son fundamentales para nuestra supervivencia y bienestar, al permitir adentrarnos en la maravilla de la complejidad biológica y la interconexión en el ser humano.

Sección 2

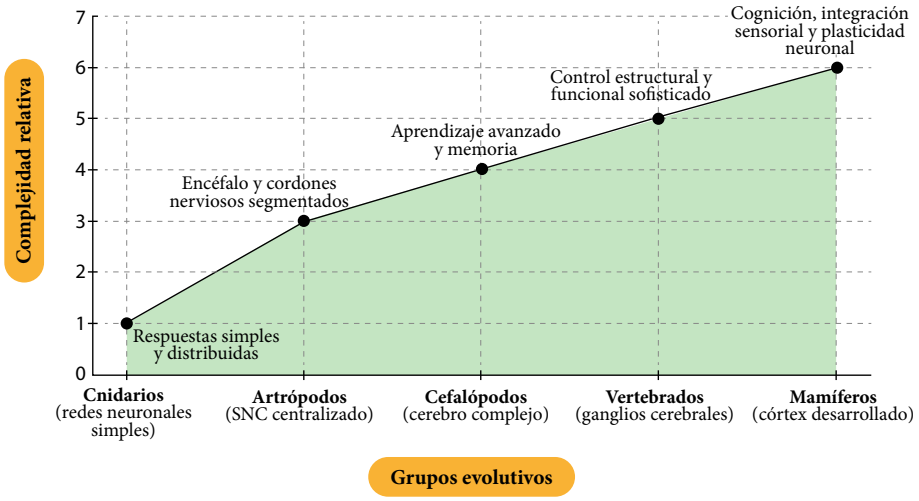
Orígenes y organización general del sistema nervioso



Los orígenes del Sistema Nervioso (SN) se remontan a los primeros animales multicelulares, que constituyen un punto crítico en la evolución de la vida. A partir de la investigación se ha planteado que hace aproximadamente 500 millones de años animales primitivos desarrollaron las primeras estructuras nerviosas centrales, en lo que fue el nacimiento del sistema nervioso. Este avance permitió una coordinación mejorada de las respuestas a los estímulos ambientales, un paso esencial para la supervivencia y adaptación.

A lo largo de la evolución, el sistema nervioso ha experimentado una complejización y especialización notables [Figura 9]. En invertebrados de nivel inferior, como los *cnidarios,* el sistema nervioso está constituido por redes neuronales simples que permiten funciones básicas de movimiento y respuesta a estímulos (Hartenstein, 2018; Kaiser & Varier, 2011; Marlow *et al.,* 2015). Sin embargo, esta simplicidad no caracteriza a todos los invertebrados; algunos grupos presentan sistemas nerviosos mucho más complejos. Los artrópodos poseen un sistema nervioso centralizado con un encéfalo bien desarrollado y cordones nerviosos segmentados, lo que supera ampliamente la organización primitiva de las redes difusas (Edgecombe *et al.,* 2015). De forma destacada los cefalópodos, como pulpos y calamares, cuentan con cerebros altamente elaborados, con millones de neuronas y niveles de estructuración comparables a los de ciertos vertebrados (Shigeno *et al.,* 2018; Young, 1971). Esta diversidad refleja las presiones evolutivas y adaptativas de cada grupo; mientras que los *cnidarios* dependen de respuestas simples y distribuidas para sobrevivir en entornos relativamente estáticos, artrópodos y cefalópodos han desarrollado arquitecturas neuronales más complejas para sostener comportamientos sofisticados como la caza activa, la manipulación de objetos y la navegación espacial.

Figura 9
Evolución del sistema nervioso.



Nota. Representación de la trayectoria evolutiva de la complejidad relativa del sistema nervioso desde los cnidarios hasta los mamíferos. El eje vertical indica el nivel de complejidad neural y el eje horizontal los grupos evolutivos. Las etiquetas asociadas a cada punto sintetizan las capacidades emergentes en cada estadio evolutivo, desde respuestas simples hasta cognición, integración sensorial y plasticidad neuronal.

Esas redes en sistemas nerviosos primitivos componen la base sobre la que se han desarrollado sistemas más complejos. En vertebrados, el sistema nervioso alcanza un nivel de complejidad mayor, con un desarrollo significativo de los ganglios cerebrales primitivos (O'Connell, 2013; Sarnat & Netsky, 2002), que evolucionan hacia un control estructural y funcional más sofisticado. En los mamíferos, esta trayectoria evolutiva culmina en la aparición y expansión del córtex cerebral, estructura que permite funciones cognitivas avanzadas, integración sensorial de alto nivel y conductas flexibles, consolidando así el máximo grado de especialización y plasticidad neuronal conocido (Kaas, 2013; Rakic, 2009). En el ser humano, el cerebro presenta una complejidad sin precedentes. Capaz de elaborar

respuestas rápidas y específicas frente a estímulos ambientales, el cerebro humano facilita una gama extraordinaria de capacidades que incluyen el pensamiento abstracto, la conciencia de sí mismo o individual, y la habilidad para manipular el entorno de maneras cada vez más sofisticadas.

La organización del SN permite varias funciones básicas, como el control de la respiración y la respuesta al dolor; se debe destacar la regulación de la temperatura corporal, la gestión de la sensación de hambre y sed y los procesos de digestión, además, de jugar un papel crucial en la pubertad, la salud reproductiva y la fertilidad. Estas funciones son vitales para el mantenimiento del equilibrio interno (homeostasis) y la adaptación al entorno. El SN se ocupa de estas funciones esenciales para sobrevivir y es responsable de tareas de mayor complejidad como el control de pensamientos y emociones, el aprendizaje, la memoria, la coordinación de movimientos físicos y la motricidad fina. Esto es posible gracias a su estructura centralizada y su capacidad para procesar información de manera eficiente, lo que permite una respuesta rápida y coordinada a los estímulos.

A nivel más específico, el SNC controla todas las funciones corporales. Esta centralización del control permite una coordinación y una regulación precisas de las funciones corporales complejas, que refleja la importancia del SNC en el mantenimiento de la vida y el bienestar general. Esta complejidad se evidencia en la diversidad de teorías e investigaciones dedicadas a entender su funcionamiento y estructura, desde los primeros estudios anatómicos y fisiológicos hasta los enfoques contemporáneos en neurociencias.

Filogenia del sistema nervioso

El origen filogenético del SN se remonta a los organismos unicelulares y a los primeros multicelulares. Es un viaje evolutivo desde las formas de vida más simples hasta las más complejas, que refleja cómo la biología ha respondido a la necesidad fundamental de procesar y responder a la información ambiental. La evolución del SN comenzó con mecanismos simples de señalización en estos seres primitivos y evolucionó hacia sistemas más complejos y especializados en organismos más avanzados. En los primeros organismos unicelulares, los mecanismos de señalización celular comenzaron a permitir respuestas básicas al entorno. Estos sistemas de señalización son los precursores de lo que, eventualmente, se desarrollaría en redes neuronales más complejas en organismos multicelulares.

Con la transición a la multicelularidad, surgió la necesidad de coordinar actividades entre células dispares, llevando a la aparición de sistemas nerviosos primitivos. Estos sistemas permitían una comunicación efectiva dentro del organismo, posibilitando respuestas coordinadas a estímulos externos. La capa ectodérmica en organismos más complejos comenzó a diferenciarse durante la etapa embrionaria, formando la base del sistema nervioso (Li *et al.,* 2013; Rathjen *et al.,* 2002). Este proceso de diferenciación se refleja claramente en la separación entre el sistema nervioso central (SNC) y el sistema nervioso periférico (SNP) en los vertebrados, lo que marcó un hito en la complejidad organizativa y funcional del sistema nervioso. A partir de ganglios cerebrales primitivos, evolucionó un SNC bien definido, conformado por el cerebro y la médula espinal, mientras que el SNP se especializó en conectar el SNC con el resto del cuerpo. Esta división funcional permitió un procesamiento de información más avanzado, la coordinación precisa de movimientos complejos y el desarrollo de capacidades cognitivas superiores.

La evolución de los ganglios cerebrales en vertebrados es un ejemplo clave de cómo el SN ha tomado un control estructural y funcional preponderante, lo que refleja una tendencia hacia la centralización del procesamiento de información; esta complejización ha permitido a las especies adaptarse mejor a sus ambientes, al mejorar su capacidad para interactuar con el mundo exterior de manera más eficiente y sofisticada. Tal proceso de evolución, desde simples mecanismos de señalización hasta sistemas nerviosos altamente desarrollados y especializados, no sólo demuestra la adaptabilidad y complejidad de la vida sino también cómo el sistema nervioso ha sido fundamental en la supervivencia y éxito evolutivo de los organismos a través del tiempo. Así, la filogenia, el proceso evolutivo del sistema nervioso, ilustra una transición gradual desde estructuras simples hasta la complejidad sin precedentes del cerebro humano. La filogenia del sistema nervioso destaca la importancia de las adaptaciones neurológicas en la evolución de la vida en la Tierra, lo que hace manifiesto cómo la complejidad del sistema nervioso ha sido fundamental para el desarrollo de la vida tal como la conocemos.

Sistema nervioso en vertebrados

La organización general del SN de los vertebrados se caracteriza por una complejidad estructural y funcional que permite una amplia gama de capacidades sensoriales, motoras, y cognitivas. Como fue abordado anteriormente, el sistema se divide en dos componentes principales: el sistema nervioso central (SNC) y el sistema nervioso periférico (SNP).

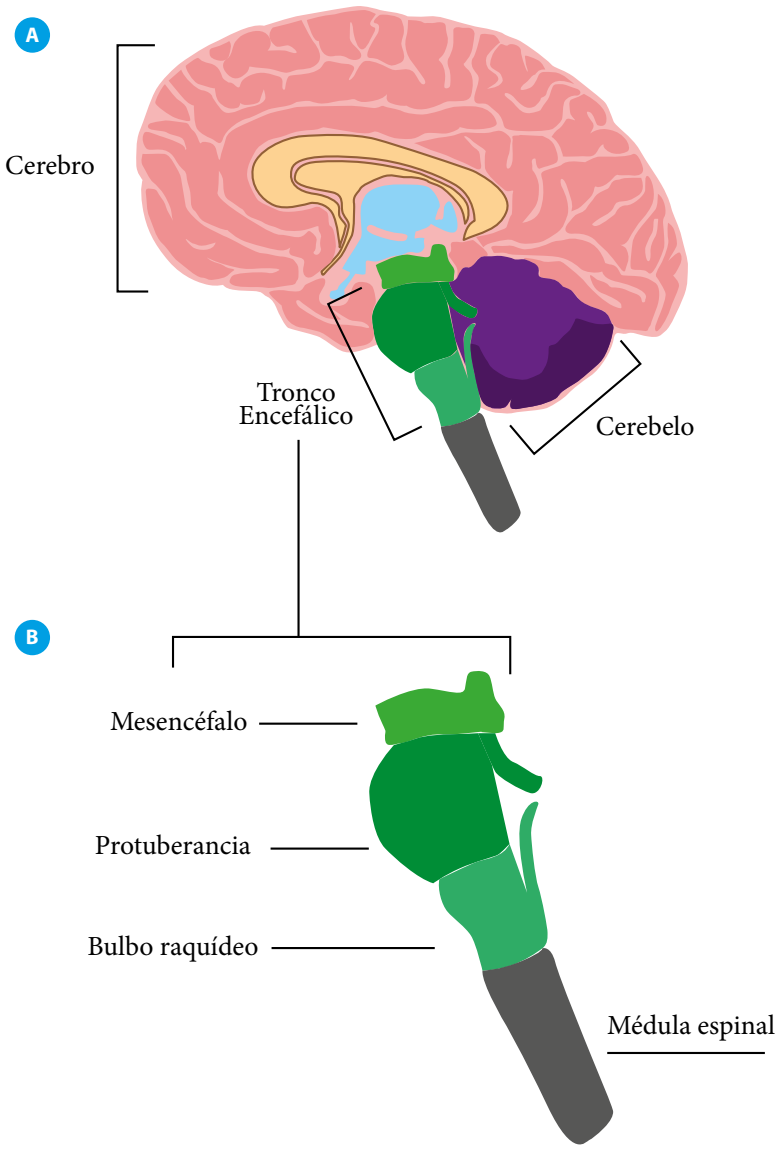
El SNC de los vertebrados es una estructura compleja que sirve como el principal centro de procesamiento y coordinación de actividades en el cuerpo, compuesta por el encéfalo y la médula espinal. El encéfalo, se encuentra dentro del cráneo y se divide en tres partes

principales: cerebro, cerebelo y tronco encefálico [Figura10A]. El cerebro es la parte más grande del encéfalo y se encarga del procesamiento de la información sensorial, el pensamiento, la memoria, la toma de decisiones y el control de movimientos voluntarios, entre otras funciones. Se divide en dos hemisferios (derecho e izquierdo) y se compone de diferentes regiones, como el diencéfalo y los lóbulos frontal, parietal, occipital, temporal y de la ínsula, cada uno con funciones específicas.

El cerebelo, ubicado bajo el cerebro, es determinante en la coordinación y la precisión de los movimientos, el equilibrio y la postura (Breedlove, 2023); contribuye a la coordinación de acciones voluntarias y al aprendizaje motor para dar armonía del movimiento, mientras que el tronco encefálico conecta el cerebro y el cerebelo con la médula espinal, y desempeña un papel esencial en el control de funciones vitales como la respiración, el ritmo cardíaco y la presión arterial, reguladas principalmente por el sistema nervioso autónomo a través de núcleos neuronales localizados en el propio tronco encefálico (Kandel *et al.,* 2021; Nicholls & Paton, 2009). Incluye el mesencéfalo, el puente o protuberancia (tradicionalmente conocido como «puente de Varolio») y la médula oblongada o bulbo raquídeo [Figura10B].

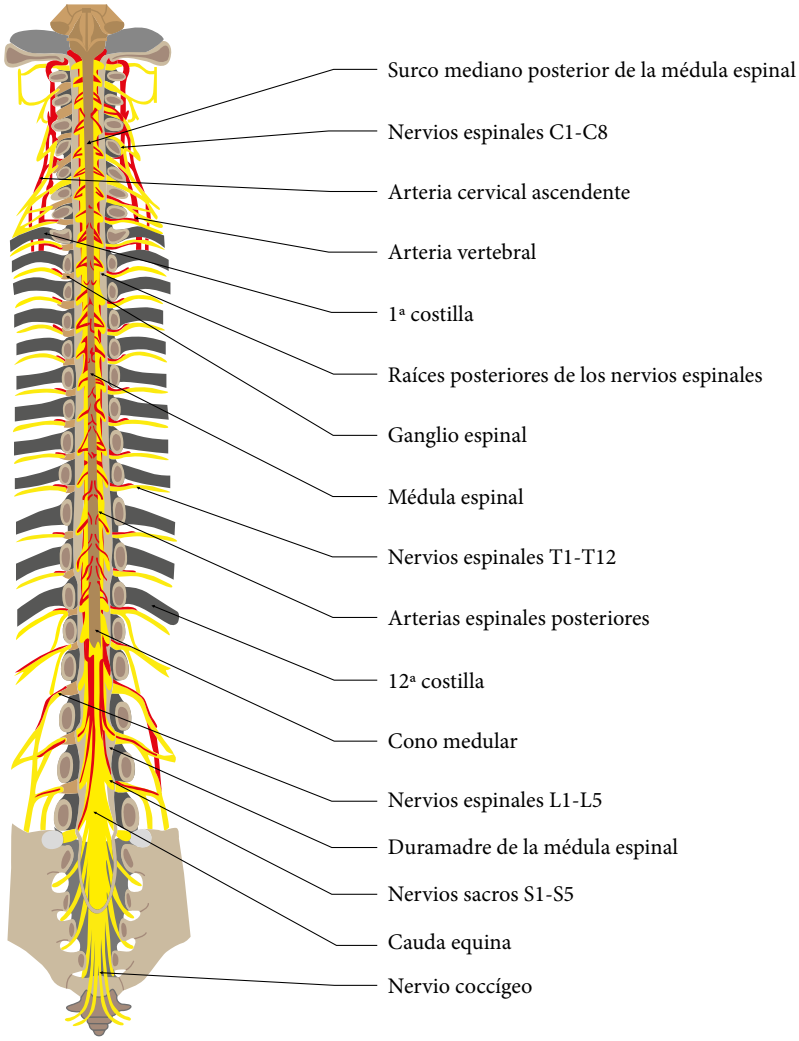
La médula espinal, es una estructura cilíndrica (no homogénea) de la que se desprenden varios grupos de nervios, y que se extiende desde la parte inferior del encéfalo hasta la columna vertebral, hasta terminar en una estructura conocida como cauda equina [Figura 11]. Actúa como un corredor para la transmisión de señales entre el cerebro y el resto del cuerpo. La médula espinal también coordina los reflejos (Augustine *et al.,* 2023) y distribuye los comandos motores enviados desde el cerebro hacia las diversas partes corporales.

Figura 10
Encéfalo y sus partes.



Nota. Representación de la organización macroscópica del encéfalo. A: vista lateral del encéfalo completo, se identifican cerebro, tronco encefálico y cerebelo. B: ampliación del tronco encefálico aislado, detallando sus tres subdivisiones, con su continuación inferior en la médula espinal.

Figura 11
Médula espinal.



Nota. Representación anatómica de la médula espinal en su contexto vertebral. Ilustra la distribución segmentaria de los nervios espinales, los vasos sanguíneos asociados, el cono medular, la cauda equina y el nervio coccígeo. Se identifican las raíces posteriores, los ganglios espinales y la duramadre medular. Permite comprender la organización topográfica y vascular de la médula en relación con la columna vertebral.

En conjunto, las estructuras que conforman el SNC son básicas para el procesamiento de la información procedente de los órganos sensoriales, al facilitar las respuestas motoras coordinadas, el pensamiento, la memoria, y la regulación de funciones automáticas esenciales para la vida. La integridad y el funcionamiento óptimo del SNC son fundamentales para la supervivencia y el bienestar de los vertebrados.

De otro lado, SNP juega un papel crucial en la conexión entre el SNC y los órganos, los miembros y la piel, ya que permite una comunicación fluida a lo largo del cuerpo. Se divide en dos componentes principales que regulan diferentes aspectos de la fisiología corporal: el Sistema Nervioso Somático (SNS) y el Sistema Nervioso Autónomo (SNA). El SNS se ocupa de las acciones voluntarias y la percepción sensorial (Feldman, 2006; Tassinary *et al.,* 2016). Las neuronas motoras del SNS envían señales desde el cerebro hacia los músculos esqueléticos para facilitar el movimiento, mientras que las neuronas sensoriales transmiten información desde los órganos sensoriales (como los ojos y los oídos) y la piel hacia el cerebro, para facilitar la percepción del entorno. Por su parte, el SNA regula las funciones autonómicas del cuerpo y mantiene la homeostasis (Buijs, 2013; Cheng *et al.,* 2019); se divide en dos ramas con funciones generalmente opuestas: por un lado, el *sistema simpático,* a menudo denominado el sistema de «lucha o huida», prepara al cuerpo para situaciones de estrés (diestrés) aumentando la frecuencia cardíaca, elevando la presión arterial y liberando energía almacenada. Activa respuestas rápidas y potentes para enfrentar situaciones de emergencia. Por otro, el *sistema parasimpático,* conocido como el sistema de «descanso y digestión», promueve la conservación y restauración de la energía al disminuir la frecuencia cardíaca, aumentar la actividad digestiva, y relajar los músculos. Este sistema ayuda a restablecer el equilibrio y la calma después de situaciones de estrés.

El SNP, especialmente a través del SNA, juega un papel vital en la regulación de procesos internos sin necesidad de un esfuerzo consciente. Esta división funcional permite al cuerpo responder adecuadamente a cambios internos y externos, asegurando así una operación óptima de todos los sistemas corporales. La interacción y balance entre el sistema simpático y parasimpático es fundamental para mantener la homeostasis y la salud general del organismo.

Esta organización del SN permite a los vertebrados responder de manera eficaz a los estímulos ambientales, coordinar complejas secuencias de movimientos y mantener un equilibrio interno frente a los cambios externos e internos. La evolución ha refinado estas estructuras y funciones a lo largo de millones de años, lo que resulta en la diversidad de sistemas nerviosos observados en el reino animal.

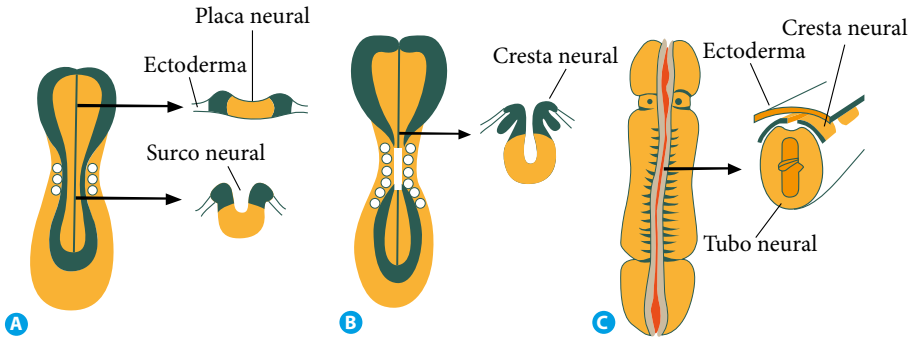
Ontogenia del sistema nervioso

El origen ontogenético del sistema nervioso humano es un proceso que se inicia desde la concepción y continúa hasta el nacimiento, como parte de una de las etapas más críticas y complejas del desarrollo embrionario. Este proceso tiene como momento crucial la formación del tubo neural, que es el precursor del sistema nervioso central. Así, el desarrollo del sistema nervioso comienza en las primeras etapas de la vida embrionaria, a partir de la capa germinal ectodérmica del embrión. Mediante el proceso de neurulación se forma el tubo neural, que es la estructura precursora tanto del encéfalo como de la médula espinal. Este proceso ocurre bajo la influencia de señales bioquímicas y mecánicas que dirigen la diferenciación celular. El desarrollo del SN sigue dos momentos críticos de desarrollo; neurogénesis (generación de células nerviosas y formación de la estructura), y maduración (marcada por la mielinización y la complejización funcional del SNC) que se extiende al desarrollo postnatal.

La formación del tubo neural es un proceso crítico en el desarrollo embrionario temprano de los vertebrados (alrededor del día dieciocho), incluidos los seres humanos. Este proceso es fundamental para el desarrollo correcto del sistema nervioso central. El tubo se origina de la placa neural, una banda plana de células en la superficie dorsal del embrión. Durante las primeras etapas del desarrollo embrionario, la placa neural se invagina para formar el surco neural. Luego, los bordes del surco se elevan y convergen hasta fusionarse y el surco se transforma en el tubo neural [Figura 12]. El cierre del tubo neural comienza en la región cervical y progresa en dos direcciones: hacia la cabeza (rostralmente) y hacia la cola (caudalmente). Este proceso debe ocurrir correctamente durante las primeras tres o cuatro semanas del desarrollo embrionario para evitar defectos del tubo neural (DTN), como la espina bífida o la anencefalia (Kandel *et al.,* 2021; Nikolopoulou *et al.,* 2017). La espina bífida ocurre cuando la parte caudal del tubo neural no se cierra completamente, mientras que la anencefalia resulta de un cierre incompleto en la porción rostral del tubo. Como resultado en este último, gran parte del cerebro anterior (prosencéfalo y mesencéfalo) no se desarrolla, y el encéfalo queda expuesto o ausente.

Para la inducción del tubo neural son claves los niveles de ácido fólico; su ingesta adecuada antes y durante las primeras etapas del embarazo es decisiva para prevenir los DTN, dado que el ácido fólico contribuye a la formación adecuada del tubo neural y minimiza el riesgo de malformaciones. Una vez formado, el tubo neural se diferenciará para constituir el sistema nervioso central. La porción anterior (rostral) del tubo se expande y se segmenta en vesículas cerebrales que se desarrollan en el cerebro adulto, mientras que la porción restante se convierte en la médula espinal. Este proceso de formación y cierre del tubo neural es un indicador temprano de la complejidad del desarrollo embrionario y subraya la importancia de un entorno gestacional saludable y una nutrición adecuada para el óptimo desarrollo fetal.

Figura 12
Inducción del tubo neural.



Nota. Secuencia de tres estadios (A, B y C) que ilustra el proceso de neurulación primaria durante el desarrollo embrionario (adaptado de: Cosenza, 2018). Representa la formación de la placa neural a partir del ectodermo (A: embrión de 20 días), la invaginación progresiva del surco neural (B: embrión de 21 días) y el cierre del tubo neural (C: embrión de 24 días), con la migración de las células de la cresta neural.

A medida que el tubo neural se cierra, su extremo anterior se ensancha y se diferencia en tres vesículas cerebrales primarias: prosencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo (Augustine *et al.,* 2023; Snell, 2010). El prosencéfalo (cerebro anterior) es la más anterior de las tres vesículas; con el tiempo, se divide en dos partes: el telencéfalo, que dará lugar a los hemisferios cerebrales, y el diencéfalo, desde el cual se desarrollarán estructuras en el centro del cerebro, como el tálamo y el hipotálamo. Por su parte, el mesencéfalo (cerebro medio) permanece relativamente sin cambios en su evolución hacia la estructura adulta y se convierte en lo que conocemos como mesencéfalo en el encéfalo adulto. El rombencéfalo (cerebro posterior) se divide posteriormente en metencéfalo y mielencéfalo; el primero evolucionará en el cerebelo y la protuberancia, mientras que el segundo formará el bulbo raquídeo. La porción caudal del tubo neural, que no se ensancha como la parte anterior, se convierte en la médula espinal que sirve como un importante conducto para

las señales nerviosas entre el encéfalo y el resto del cuerpo, así como alberga circuitos neuronales críticos para los reflejos.

Este proceso de diferenciación es altamente regulado por señales genéticas y bioquímicas que aseguran la formación correcta de las estructuras del SNC. Los errores en este proceso pueden llevar a malformaciones congénitas severas. La complejidad del SNC que resulta de este proceso de diferenciación celular permite una amplia gama de funciones cerebrales que incluyen el movimiento, la percepción, el pensamiento y la regulación de muchas funciones corporales vitales.

De forma paralela, se producen procesos críticos como la proliferación neuronal (aumento acelerado de la cantidad de células nerviosas), migración neuronal (movimiento de neuronas a sus posiciones finales), diferenciación celular (transformación celular en células especializadas) y sinaptogénesis (formación de sinapsis entre las neuronas). Estos procesos son primordiales para el establecimiento de las redes neuronales que constituirán el sistema nervioso funcional. A medida que el embrión crece, las células nerviosas (neuronas) se multiplican y migran a diferentes partes para formar el cerebro y la médula espinal. La complejidad aumenta con la formación de sinapsis (conexiones entre neuronas) y la mielinización de los axones, lo que mejora la eficiencia y velocidad de la transmisión de señales nerviosas (maduración).

A modo de profundización, cada etapa es crucial y está finamente regulada por complejos mecanismos moleculares y bioquímicos. La proliferación neuronal es el proceso inicial donde se generan nuevas neuronas a partir de células progenitoras neurales. Este proceso se da intensamente en las primeras fases del desarrollo embrionario y establece la población de neuronas que luego se organizará en el encéfalo y la médula espinal. Tras su generación, las neuronas migran (migración neuronal) desde su lugar de origen

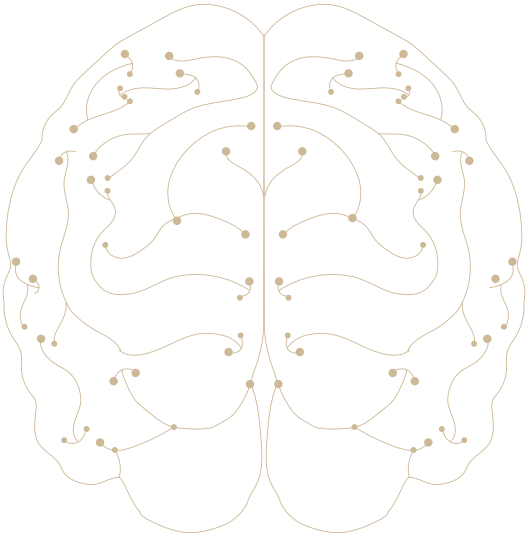
a sus posiciones definitivas. Esta migración es esencial para la correcta organización del sistema nervioso y se realiza siguiendo señales químicas específicas. La migración puede ser radial, donde las neuronas se mueven de manera perpendicular desde los ventrículos hacia la periferia del encéfalo, o tangencial, de manera paralela hacia la superficie del cerebro.

En el camino hacia su ubicación final, las neuronas comienzan a diferenciarse (diferenciación celular), tras adoptar características específicas que definirán su función dentro del sistema nervioso. Esto incluye la formación de dendritas y axones, que darán la forma característica del tipo de neurona específica para su diferenciación física y funcional, y permitirán a las neuronas conectarse con otras células. Posteriormente se inicia la sinaptogénesis, que es el proceso de formación de sinapsis, es decir, las conexiones entre neuronas. Esta etapa es imprescindible para la comunicación neuronal y el establecimiento de redes neuronales. Una vez establecidas las conexiones, las neuronas continúan su proceso de maduración, que incluye el crecimiento de dendritas y axones, y la formación de la vaina de mielina en algunos axones (mielinización). La mielina es esencial para la transmisión eficiente de impulsos nerviosos. Cabe considerar que no todas las conexiones neuronales formadas durante el desarrollo son mantenidas; la apoptosis es un proceso de muerte celular programada que elimina las neuronas auxiliares, excesivas o innecesarias y, de forma paralela, la poda sináptica elimina las conexiones sinápticas redundantes y optimiza así la eficiencia de las redes neuronales.

Estos procesos son fundamentales para el desarrollo de un sistema nervioso que permitirá al individuo interactuar con su entorno, procesar información sensorial, realizar movimientos voluntarios y desarrollar habilidades cognitivas. Cualquier alteración en estas etapas puede conducir a trastornos del desarrollo neurológico.

Sección 3

Morfología del sistema nervioso central



El Sistema Nervioso Central (SNC) es indispensable para el funcionamiento de todo nuestro cuerpo. Tiene dos componentes que son el encéfalo y la médula espinal [Figura 1]. El encéfalo, alojado en el cráneo, es el centro de mando del cuerpo, mientras que la médula espinal, contenida en el canal vertebral, actúa como un corredor para la información que viaja entre el encéfalo y el resto del cuerpo. El SNC no sólo interpreta la información sensorial procedente del exterior y del interior del cuerpo, además coordina las respuestas motoras y regula procesos cognitivos integrados como el lenguaje, el aprendizaje y la memoria, favoreciendo el desarrollo del pensamiento, el habla y las emociones, entre otros. Además, desempeña un rol esencial en el mantenimiento del estado de conciencia y en la regulación de los procesos vitales, como la respiración y la circulación sanguínea. Por su complejidad y funcionalidad, el SNC es un sistema asombrosamente sofisticado que nos permite interactuar con nuestro entorno de manera eficaz, adaptarnos y responder a los constantes cambios que nos rodean.

Médula espinal

La médula espinal es el componente principal del sistema nervioso central, que se extiende desde la porción caudal del tronco encefálico, pasando por el canal vertebral y hasta aproximadamente la primera o segunda vértebra lumbar. Actúa como una vía principal para la transmisión de señales nerviosas entre el encéfalo y el resto del cuerpo, y también es responsable de ciertas funciones autónomas. Esta estructura se divide en 31 segmentos, cada uno conectado a un par de raíces nerviosas. Estos segmentos se clasifican en cuatro áreas principales (cervical, torácica, lumbar y sacra), cada una de las cuales tiene nervios que se ramifican hacia distintas partes del cuerpo.

La función más importante de la médula espinal es la transmisión de señales nerviosas entre el SN y los órganos periféricos. Actúa como un centro de reenvío entre el cerebro y el cuerpo y contiene circuitos neuronales que controlan los reflejos y movimientos automáticos (Splittgerber, 2024), como el retiro rápido de la mano al tocar algo caliente. Se encuentra protegida por las vértebras que conforman la columna vertebral, así como por tres capas de meninges y líquido cefalorraquídeo, que amortiguan y protegen contra lesiones físicas. Las lesiones en la médula espinal pueden causar disfunciones en las áreas del cuerpo controladas por los niveles afectados de la médula, lo que puede resultar en parálisis y/o pérdida de sensibilidad por debajo del sitio de la lesión. La gravedad de estas consecuencias depende de la ubicación y extensión del daño.

Aunque las lesiones de la médula espinal pueden ser permanentes debido a la limitada capacidad de regeneración del tejido nervioso, la investigación continua en terapias regenerativas y tecnologías asistivas ofrece esperanza para mejorar la función y calidad de vida de las personas afectadas. La médula espinal es, por lo tanto, una estructura compleja y delicada, cuya integridad es vital para el funcionamiento normal del cuerpo y la movilidad.

Región central de la médula espinal

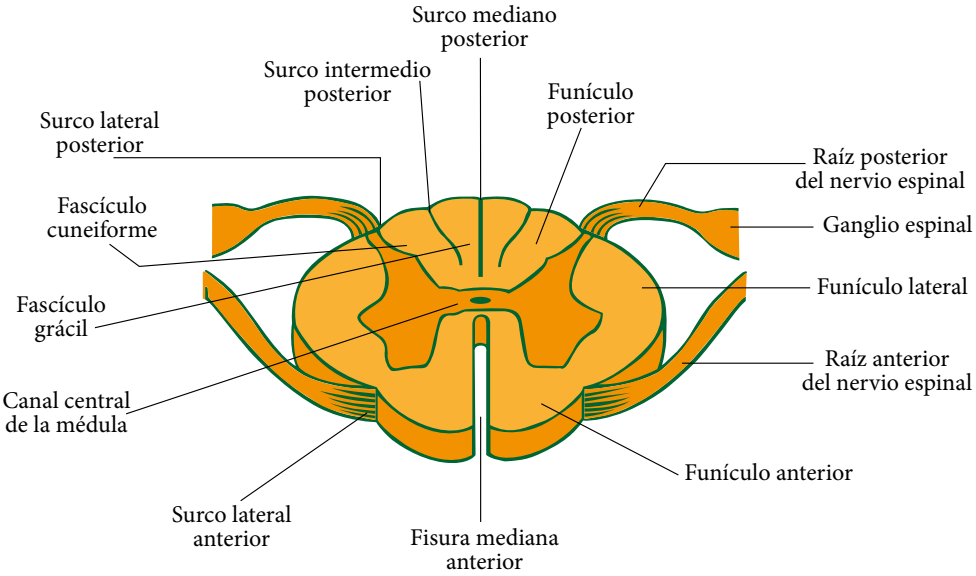
La sustancia gris en la médula espinal es fundamental para la integración y el procesamiento de información en el sistema nervioso. Al estar localizada en la parte central de la médula espinal, su disposición única en forma de mariposa o H en cortes transversales no es sólo distintiva, sino que también facilita su función de procesamiento central de señales nerviosas. La sustancia gris (Purves *et al.,* 2018; Snell, 2010) es donde se integran reflejos y la transmisión de señales sensoriales y motoras, y está compuesta por cuerpos celulares neuronales, dendritas, axones no mielinizados, células gliales y capilares sanguíneos. Esta capacidad

de procesamiento reflejo permite respuestas rápidas y coordinadas a estímulos, sin la necesidad de procesamiento cerebral directo, lo cual es vital para la supervivencia y la función motora.

La organización de la sustancia gris en diferentes láminas (tradicionalmente conocidas como «láminas de Rexed») o núcleos especializados en distintos tipos de procesamiento sensorial o motor permite una distribución y función específica. Morfológica y funcionalmente se divide en tres regiones [Figura 13]: la zona anterior (ventral), donde se localizan las células motoras, es necesaria para el envío de comandos motores desde la médula espinal a los músculos esqueléticos (Benarroch, 2016) y producir el movimiento; la zona posterior (dorsal) es fundamental en la recepción y procesamiento de información sensorial proveniente del cuerpo (Andrews *et al.*, 2019), lo que permite percibir y responder a estímulos externos; por su parte, la zona lateral (intermedia) se encuentra implicada en el control autónomo (Auyong *et al.*, 2011) y regula funciones vitales al influir en los órganos internos. Esta multiplicidad evidencia la complejidad y la importancia de la médula espinal en la regulación de funciones corporales involuntarias, además de su rol en la motricidad y la sensibilidad.

Su entrelazado sistema de zonas y funciones subraya el papel crítico de la sustancia gris en la mediación entre el cerebro y el resto del cuerpo, al facilitar tanto la realización de movimientos voluntarios como la gestión de respuestas automáticas ante estímulos sensoriales. La integridad y articulación adecuadas de esta región son imprescindibles para una amplia gama de actividades humanas, desde acciones reflejas básicas hasta comportamientos motores complejos, y la regulación de funciones fisiológicas internas.

Figura 13.
Segmento de la médula espinal.



Nota. Sección transversal esquemática de un segmento medular que detalla su organización interna (adaptado de: Cosenza, 2018). Organización laminada de la sustancia gris (centro) y blanca medular (periferia) y su relación con los tractos ascendentes y descendentes. A los lados se desprenden las raíces de los nervios espinales.

Región periférica de la médula espinal

La sustancia blanca de la médula espinal juega un papel esencial en el sistema nervioso al facilitar la rápida transmisión de señales entre el cerebro y el resto del cuerpo. Esta región se compone predominantemente de haces de axones mielinizados, que son proyecciones largas de las neuronas responsables de transmitir impulsos eléctricos. La mielina, una sustancia lipoproteica que envuelve estos axones, no sólo les otorga su color característico (blanquecino), también es clave para acelerar la transmisión de señales nerviosas. Ubicada periféricamente alrededor de la

sustancia gris central en la médula espinal, la sustancia blanca se organiza en tres principales cordones (o funículos): anterior, lateral y posterior, cada uno con funciones específicas [Figura 13].

De un lado, el cordón anterior transporta principalmente señales de movimiento voluntario y sensaciones definidas (Reina *et al.,* 2015) como caminar o escribir. Estas señales permiten movimientos conscientes y coordinados gracias a la transmisión eficaz de órdenes motoras desde el cerebro hacia los músculos específicos. Además, este cordón transmite sensaciones concretas, fundamentales para la ejecución precisa de movimientos voluntarios. De otro lado, el cordón lateral es fundamental en la conducción de impulsos relacionados con el movimiento involuntario y la transmisión de sensaciones vitales como el dolor y la temperatura (Ran *et al.,* 2021), aspectos cruciales para la respuesta inmediata ante estímulos nocivos. Esto favorece la protección del cuerpo, ya que permite reacciones rápidas ante estímulos potencialmente dañinos y evita daños mayores mediante la retirada o ajuste del cuerpo en respuesta al dolor o cambios extremos de temperatura. Por su parte, el cordón posterior se ocupa de llevar información sensorial profunda (Sánchez-Alcañiz & Benton, 2017; Yildiz & Temucin, 2023), relacionada con el tacto y la propiocepción (posición y movimiento del cuerpo en el espacio). Esta información es vital para la coordinación motora y la orientación espacial, ya que posibilita movimientos suaves, precisos y adaptados al entorno.

Cada uno de estos cordones cumple con funciones que aseguran la coordinación y ejecución de respuestas motoras y sensoriales, adecuadas ante las demandas internas y externas del entorno. Esta labor ejemplifica la complejidad y eficiencia del sistema nervioso en el mantenimiento de la homeostasis y la interacción con el mundo. Esta estructura de trabajo permite a la médula espinal servir como un centro neurálgico eficaz para la coordinación de funciones sensoriales y motoras, al integrar reflejos y facilitar la comunicación

entre el cerebro y el cuerpo. La integridad de la sustancia blanca es primordial para el funcionamiento óptimo del sistema nervioso, ya que los daños que evita en esta área pueden llevar a una amplia gama de disfunciones neurológicas, dado que afectan la movilidad, la sensibilidad y diversas funciones corporales autónomas, según la localización y severidad del daño.

Neuronas medulares

La médula espinal es un complejo centro de procesamiento y conducción de señales nerviosas que juega un papel crucial en el sistema nervioso central. Está compuesta por diversos tipos de neuronas, cada una con funciones y características específicas. De un lado, las neuronas motoras (eferentes) transmiten órdenes desde la médula espinal a los músculos y las glándulas; se localizan principalmente en la columna ventral (anterior) de la médula espinal. Las neuronas motoras son responsables de generar los impulsos necesarios para el movimiento muscular voluntario e involuntario (Tatsuya *et al.,* 2022), así como para la ejecución de respuestas reflejas. De otro lado, las neuronas sensoriales (aferentes) llevan información sensorial desde el cuerpo hacia el sistema nervioso central, tienen sus cuerpos celulares en los ganglios de la raíz dorsal y envían sus axones hacia la médula espinal, donde se conectan con otras neuronas para transmitir señales sobre tacto, dolor, temperatura, y propiocepción (Haberberger *et al.,* 2023; Splittgerber, 2024). En asociación, se encuentran las interneuronas ubicadas dentro de la médula espinal y son intermediarias entre las neuronas sensoriales y motoras. Las interneuronas nunca abandonan la médula espinal; procesan la información sensorial recibida y, a través de redes neuronales complejas, determinan las respuestas adecuadas que deben ser ejecutadas por las neuronas motoras como los reflejos y en la integración sensoriomotora.

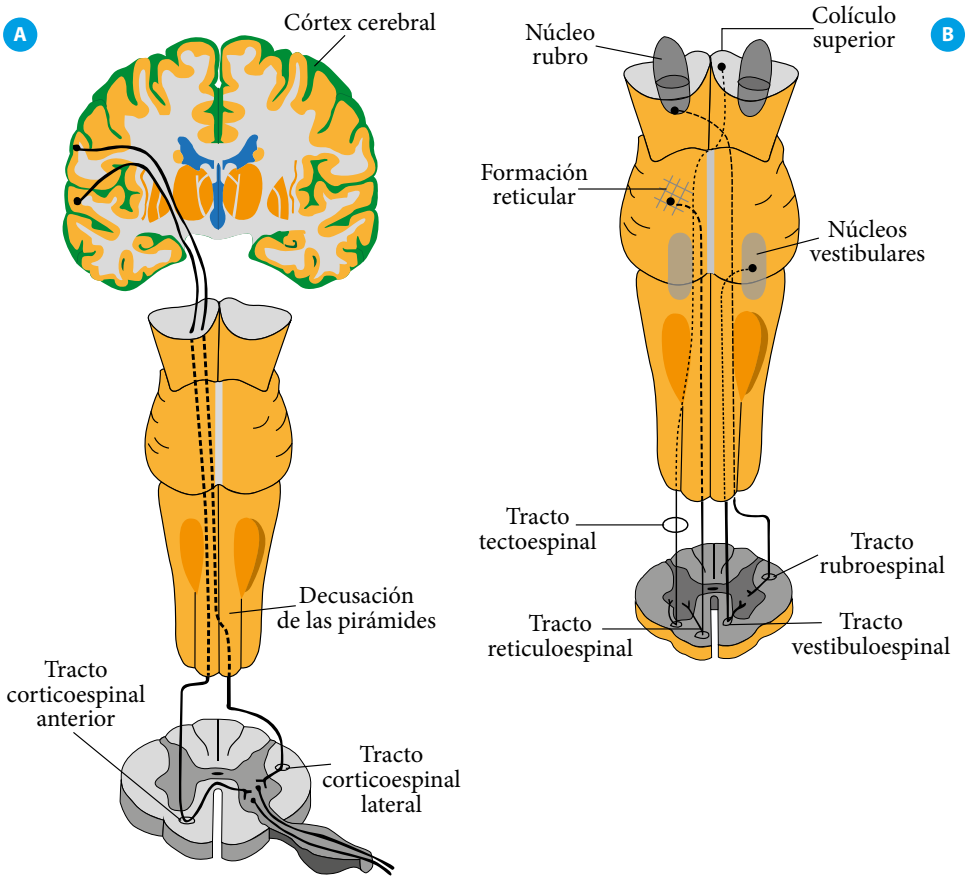
Las neuronas en la médula espinal orientan sus componentes entre la sustancia gris y la sustancia blanca. La sustancia gris contiene los cuerpos neuronales y sus dendritas, y está involucrada en el procesamiento de información. La sustancia blanca, por otro lado, está compuesta por los axones, que son las prolongaciones que emergen del cuerpo neuronal, formando «paquetes» de axones mielinizados (vías o tractos ascendentes y descendentes); estos conectan la médula espinal con el encéfalo y otras partes del cuerpo y facilitan la transmisión rápida de señales nerviosas. Este arreglo estructural permite a la médula espinal coordinar eficientemente las funciones motoras, sensoriales y reflejas, asegurando respuestas rápidas y adecuadas a los estímulos internos y externos.

Vías motoras

Los tractos motores (o descendentes) de la médula espinal son necesarios para la regulación y el control de los movimientos voluntarios e involuntarios, al permitir una interacción coordinada y fluida entre el cerebro y el resto del cuerpo, además de facilitar la ejecución de movimientos precisos y la respuesta adecuada ante estímulos externos y mantener la capacidad del cuerpo para adaptarse y reaccionar a su entorno [Figura 14]. Cabe resaltar que la denominación de los tractos se relaciona con su lugar de origen y destino o lugar de acción: por ejemplo, el tracto corticoespinal se origina en el córtex cerebral y termina en la médula espinal.

El tracto corticoespinal es esencial para el movimiento voluntario, ya que tiene una división lateral y otra anterior que se relacionan con la motricidad fina y la manipulación precisa de objetos (Snell, 2010; Welniarz *et al.,* 2016). Este tracto se origina en el córtex motor primario y desciende atravesando el encéfalo, cruzando el plano medio con su mayoría de fibras en el bulbo raquídeo (decusación de las pirámides) hasta la médula espinal, donde hace sinapsis con motoneuronas que inervan los músculos específicos.

Figura 14
Vías descendentes.



Nota. Se ilustran los principales tractos motores descendentes del SNC (adaptado de: Cosenza, 2018). A: representa el sistema corticoespinal (tractos corticoespinal anterior y lateral), con la decusación de las pirámides en el bulbo raquídeo. B: muestra los tractos extrapiramidales: rubroespinal (núcleo rubro), vestibuloespinal (núcleos vestibulares), reticuloespinal (formación reticular) y tectoespinal (colículo superior). Representa las vías voluntarias e involuntarias del control motor descendente.

Esta configuración admite un control detallado sobre los músculos distales, incluidos aquellos implicados en gestos delicados y acciones precisas. Por su parte, los tractos de vías extrapiramidales

desempeñan roles clave en el control postural, el tono muscular y los movimientos automáticos (Splittgerber, 2018). Estos tractos no requieren de una intervención consciente para su activación y son necesarios para mantener la postura y el equilibrio, así como para la ejecución de movimientos automáticos y reflejos. Entre los tractos de vía extrapiramidal se incluyen el tracto rubroespinal (contribuye a la coordinación de movimientos finos y al control motor flexor), tectoespinal (interviene en los reflejos de orientación visual, permitiendo movimientos coordinados de la cabeza en respuesta a estímulos visuales), vestibuloespinal (fundamental para la estabilización del cuerpo y la cabeza, influencia el tono muscular extensor, ayuda a mantener el equilibrio) y reticuloespinal (modula el tono muscular y los reflejos espinales en respuesta a la información sensorial, facilita la adaptación del cuerpo a diferentes estímulos).

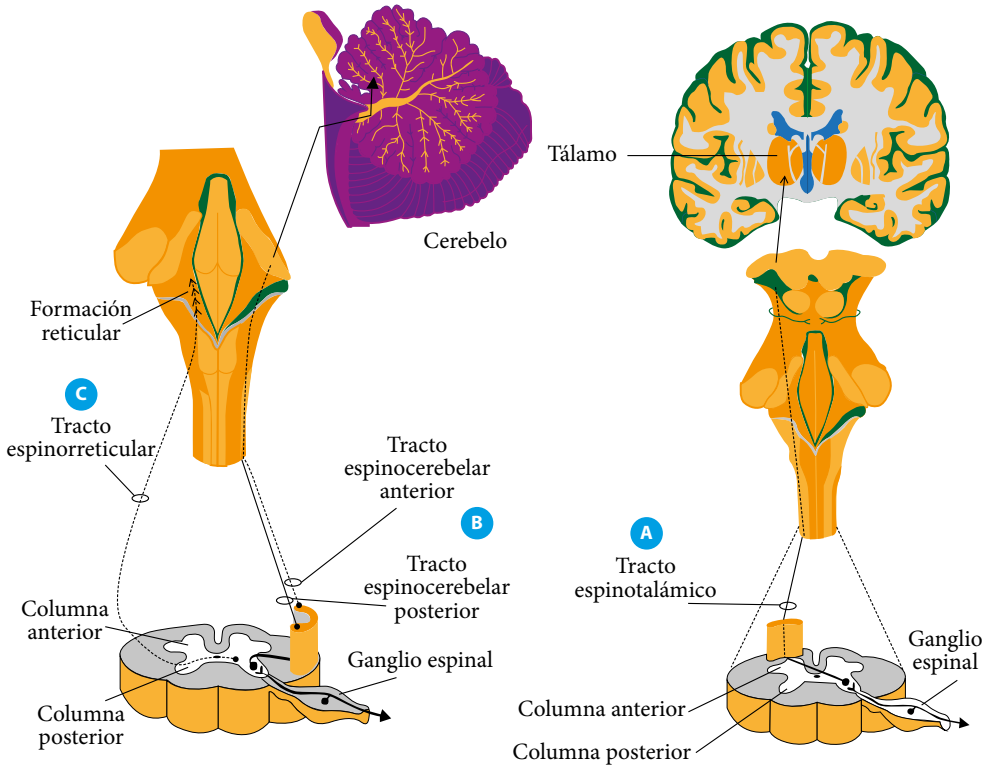
La correcta función de estos tractos es vital para tareas cotidianas, ya que permiten desde la realización de labores simples hasta complejas secuencias de movimientos, aunque existen otros tractos con funciones menos claras hasta el momento. Las lesiones o enfermedades que afectan estos tractos descendentes pueden tener consecuencias significativas (Augustine *et al.,* 2023): limitan la capacidad de movimiento voluntario, afectan el equilibrio y la postura, y reducen la capacidad para responder a estímulos externos de manera apropiada. La rehabilitación y el tratamiento de tales condiciones dependen de un entendimiento detallado de estos sistemas y su interacción con otras partes del sistema nervioso.

Vías sensoriales

Los tractos sensoriales (o ascendentes) de la médula espinal juegan un papel esencial en el procesamiento y la transmisión de información sensorial desde el cuerpo hacia el cerebro. Estos tractos transportan señales relacionadas con el tacto, la posición, el dolor, y

la temperatura, permitiendo así que el SNC interprete y responda de manera adecuada a los estímulos ambientales [Figura15].

Figura 15
Vías ascendentes.



Nota. Representación de los principales tractos sensoriales ascendentes en tres paneles (A, B y C; adaptado de: Cosenza, 2018). Se ilustran el tracto espinotalámico (dolor, temperatura y tacto protopático), los tractos espinocerebelares anterior y posterior (propiocepción inconsciente hacia el cerebelo) y el tracto espinorreticular (modulación del dolor y arousal a través de la formación reticular). Organización de la información sensorial desde la periferia hacia estructuras supraespinales.

Los tractos ascendentes se clasifican en tres grandes grupos según el tipo de información sensorial que transmiten, así como relacionados con su origen y destino. El tracto espinotalámico transmite

sensaciones de dolor y temperatura (Breedlove, 2023; Choi *et al.*, 2020). Las señales sensoriales entran a la médula espinal a través de las raíces dorsales, donde las neuronas aferentes primarias hacen sinapsis con las neuronas del tracto espinotalámico. Estas neuronas cruzan al lado opuesto (contralateral) en la médula espinal antes de ascender al cerebro, específicamente hacia el tálamo. A su vez, los tractos dorsales (columnas dorsales-mediales, lemniscos) son responsables de transmitir sensaciones de tacto fino, vibración y propiocepción (la percepción del cuerpo en el espacio) (Khoo *et al.*, 2023). A diferencia de las sensaciones de dolor y temperatura, las fibras de estos tractos ascienden por el mismo lado (ipsilateral) de la médula espinal, donde entran cruzando hacia el lado contralateral en el bulbo raquídeo. El tercer grupo se relaciona con el tracto espinocerebeloso, que transporta información propioceptiva esencial para el control y la coordinación del movimiento (Baek *et al.*, 2019; Guang & Ji, 2019). Este ayuda en la regulación de la postura y el tono muscular, al proporcionar retroalimentación continua al cerebelo sobre la posición de las extremidades y otras partes del cuerpo.

Un tracto adicional y paralelo a los anteriores es el tracto espinorreticular, que hace parte del sistema de vías ascendentes e interviene en la transmisión de información sensorial, especialmente la relacionada con el dolor crónico y la temperatura, desde la médula espinal hasta el cerebro (D´Mello & Dickenson, 2008; Scholz, 2014). Aunque no es tan frecuentemente mencionado como los tractos espinotalámico o corticoespinal, el espinorreticular tiene importancia en el procesamiento del dolor y en la modulación de la respuesta del organismo a estímulos nocivos. Este tracto inicia en la médula espinal y asciende hacia el tronco del encéfalo, para hacer sinapsis en la formación reticular del tronco cerebral. Desde allí, las señales son retransmitidas al tálamo y finalmente al córtex cerebral, donde se procesan y se percibe el dolor. El tracto espinorreticular está implicado en la activación del sistema reticular ascendente, que

influye en el estado de alerta y la consciencia, contribuyendo a la percepción general del dolor (Splittgerber, 2024). La participación del tracto espinorreticular en la modulación del dolor y su relación con el sistema reticular subraya su relevancia en la comprensión de cómo el cerebro procesa y responde a estímulos dolorosos. Su estudio es concluyente para el desarrollo de tratamientos más efectivos en el manejo del dolor crónico y para entender mejor la neurofisiología del dolor.

La información recogida por estos tractos sensoriales se procesa en diversas áreas del cerebro, incluido el tálamo, que actúa como una estación de relevo para casi toda la información sensorial, y el córtex somatosensorial, donde se realiza la percepción consciente de los estímulos. El correcto funcionamiento de los tractos sensoriales es vital para la interacción con nuestro entorno, ya que permite la percepción de estímulos dolorosos o agradables y facilita movimientos coordinados y precisos mediante la retroalimentación constante de la posición de nuestro cuerpo en el espacio. Cualquier daño o disfunción en estos tractos puede resultar en alteraciones sensoriales como pérdida de sensibilidad, dolor crónico, o trastornos en la coordinación y el equilibrio.

Vías de interconexión medular

Los «tractos de asociación» en el contexto de la médula espinal no son un término comúnmente utilizado en neuroanatomía o neurociencias. La sustancia blanca de la médula espinal se compone principalmente de tractos ascendentes (sensoriales) y descendentes (motores), responsables de transmitir señales sensoriales hacia el cerebro y órdenes motoras desde el cerebro hacia el cuerpo. Sin embargo, es posible que la mención a «tractos de asociación» se refiera a vías que conectan diferentes niveles de la médula espinal entre sí o a vías que participan en la integración de información sensorial y motora, pero exclusivamente dentro de la médula. En el sistema nervioso central,

y más específicamente en el cerebro, los «tractos de asociación» se refieren a las fibras nerviosas que conectan diferentes áreas corticales dentro del mismo hemisferio. En contraste, en la médula espinal, la integración de la información sensorial y motora se da a través de las interneuronas (Enander *et al.,* 2022; Gradwell *et al.,* 2024). Estas interneuronas actúan dentro del circuito neural espinal para procesar reflejos y coordinar respuestas motoras, pero no se suelen describir con el término «tractos de asociación».

La información sensorial procedente del cuerpo es procesada en distintas capas de la médula espinal (como las láminas de Rexed en el asta o columna dorsal) antes de ser enviada al cerebro a través de tractos ascendentes como el espinotalámico y el dorsal columnar-medial lemniscal (Cosenza, 2018; Kandel *et al.,* 2021). De manera similar, los tractos descendentes como el corticoespinal y los de vías extrapiramidales transmiten señales motoras desde el cerebro hacia los músculos mientras que el término «tractos de asociación» es ampliamente usado en la neuroanatomía cerebral para describir las conexiones intrahemisféricas, su uso no es aplicable de la misma manera en la médula espinal, donde la organización y función se centran en la transmisión de señales ascendentes y descendentes (hacia afuera y hacia dentro la médula espinal), a través de tractos específicamente definidos.

Un ejemplo concreto del funcionamiento de vías que podrían equipararse a un concepto ampliado de «tractos de asociación» en la médula espinal sería el mecanismo de los reflejos espinales. Aunque estos no se describen con este término en la literatura científica, ilustran bien la integración de señales dentro de la médula espinal. El reflejo de retirada es un claro ejemplo de cómo la médula espinal puede procesar información y generar una respuesta motora sin la intervención directa del cerebro. Cuando se toca algo que genera dolor o es dañino (como una superficie caliente), los receptores de dolor en la piel envían una señal a través de las neuronas sensoriales

aferentes hacia la columna dorsal de la médula espinal. En la médula, esta señal se transmite a interneuronas que, a su vez, activan las motoneuronas en la columna ventral. Estas motoneuronas envían señales a los músculos del brazo y la mano, por ejemplo, causando su contracción y, por lo tanto, retirando la mano del estímulo dañino. Sin embargo, algunos reflejos espinales se caracterizan por la conexión directa entre las neuronas sensoriales y las neuronas motoras, lo que permite la generación de respuestas rápidas sin la mediación de interneuronas. Este mecanismo se ejemplifica en el reflejo patelar, en el cual la estimulación del tendón rotuliano provoca una contracción inmediata del músculo cuádriceps, lo que asegura una reacción rápida ante el estímulo.

En paralelo, algunas de estas señales pueden cruzar a través de la médula espinal para activar los músculos en el lado opuesto del cuerpo y preparar al individuo para un movimiento compensatorio que mantenga el equilibrio. Este proceso involucra una coordinación de señales ascendentes y descendentes a través de la médula espinal, similar a la función que los «tractos de asociación» desempeñan en el cerebro. Así, este mecanismo ilustra cómo la médula espinal, a través de sus propias redes internas de neuronas sensoriales, interneuronas y motoneuronas, puede integrar y procesar información sensorial y generar respuestas motoras coordinadas para generar respuestas rápidas y eficaces a estímulos, sin necesidad de procesamiento cortical.

Tronco encefálico

El tronco encefálico (TE - o tallo cerebral) es una estructura clave en el encéfalo, actuando como puente entre el cerebro propiamente dicho y la médula espinal. A pesar de representar sólo un 2,6 % del peso encefálico, es esencial en la regulación de funciones autonómicas y en la mediación de procesos sensoriales y motores.

Esta región del sistema nervioso central es crucial en la regulación de funciones vitales, como la respiración, el ritmo cardíaco y la presión arterial. Además, interviene en la regulación del ciclo sueño-vigilia y en el procesamiento de información sensorial y motora que permite realizar movimientos coordinados y procesar estímulos visuales y auditivos.

Compuesto por el mesencéfalo, la protuberancia (o puente) y el bulbo raquídeo (médula oblongada), cada una de estas partes contribuye con funciones específicas que aseguran el correcto funcionamiento del organismo [Figura 10B]. El bulbo, por ejemplo, controla actividades involuntarias esenciales como la respiración y la deglución, mientras que la protuberancia está involucrada en la transmisión de señales nerviosas entre el cerebro y la médula espinal, así como en funciones relacionadas con el sueño y la vigilia.

El tronco encefálico no sólo es esencial para la supervivencia por sus roles en la regulación autonómica del cuerpo, además es un área clave en el estudio de la biología del comportamiento, debido a su implicación en la modulación de estados de conciencia y en el procesamiento de emociones y comportamientos instintivos (Augustine *et al.,* 2023; Cromwell & Atchley, 2014). En este sentido, la modulación de los estados de conciencia por el tronco encefálico es clave para comprender cómo el cerebro transita entre la vigilia, el sueño y estados alterados de conciencia. Este papel es esencial para la salud mental y el bienestar general, puesto que interviene en la capacidad de respuesta al entorno y en la regulación del ciclo sueño-vigilia. Además, se ha demostrado la importancia de las estructuras subcorticales, incluido el tronco encefálico (Purves *et al.,* 2018; Romero, 2010), en la generación y regulación de las emociones, así como en la manifestación de comportamientos instintivos como la respuesta de lucha o huida, esenciales para la supervivencia.

Esta estructura encefálica es crucial para la supervivencia física a través de la regulación de funciones corporales básicas, y también posee un rol integral en la conformación de la experiencia consciente, dado que afecta de manera profunda nuestra vida emocional y comportamental. Su estudio es necesario para desentrañar los misterios del cerebro y su compleja interacción con el comportamiento y la emoción humana, tal como es vital para entender cómo se integran las funciones corporales y mentales en el comportamiento humano y animal, pues revela la complejidad y la elegancia de los mecanismos biológicos que sustentan la vida y la interacción con el entorno.

Mesencéfalo

Situado en la porción superior del tronco encefálico, el mesencéfalo actúa como un puente que conecta la protuberancia y el cerebelo con el diencéfalo. Esta región es de suma importancia para el procesamiento de señales auditivas y visuales, así como para el control de los movimientos oculares y del cuerpo. Dentro del mesencéfalo es posible distinguir dos regiones principales: el tegmento y los pedúnculos cerebrales (mesencéfalo ventral). El tegmento contiene estructuras importantes como la formación reticular, que participa en la regulación de la conciencia (Horn *et al.,* 2020), el ciclo sueño-vigilia (Webb *et al.,* 2022) y la atención (Nanobashvili *et al.,* 2024), además del núcleo rojo, conocido por su alto contenido de hierro que le da un color distintivo, implicado en la coordinación motora (Manto, 2017; Splittgerber, 2024). También, alberga los núcleos de algunos nervios craneales y la sustancia gris central, vital para el procesamiento sensorial y motor. Por su parte, los pedúnculos cerebrales contienen la vía piramidal, esencial para el control voluntario de los movimientos, especialmente de las extremidades y el tronco.

El mesencéfalo también alberga los tubérculos cuadrigéminos (o colículos), divididos en colículos superiores, que juegan un papel clave en el procesamiento visual, y los colículos inferiores, centrados en la audición. Esta estructura es crucial para la integración sensoriomotora (Chinta & Pluta, 2023; Ying *et al.,* 2022), permitiendo respuestas rápidas y coordinadas a estímulos externos. Por su posición y funciones, el mesencéfalo es fundamental en el mantenimiento de funciones vitales, la percepción sensorial y la ejecución de movimientos voluntarios y reflejos. Su estudio proporciona conocimientos valiosos sobre la organización y el funcionamiento del sistema nervioso central. Los estudios en neuroanatomía y neurofisiología han permitido comprender mejor cómo el mesencéfalo interviene en la percepción sensorial, los movimientos voluntarios y las funciones involuntarias. Las investigaciones en psicología (Ho, 2012; Ravindranath *et al.,* 2020; Sadeh *et al.,* 2014; Yankouskaya *et al.,* 2022) también han explorado su rol en procesos cognitivos y emocionales, y subrayan la importancia de esta estructura en la integración sensoriomotora y la regulación de estados de conciencia.

Protuberancia

La protuberancia anular, también conocida como puente, desempeña un papel esencial en la arquitectura y funcionalidad del sistema nervioso central. Situada en la base del cerebro, esta estructura se encuentra en la zona media del tronco encefálico, conectando el bulbo raquídeo con el mesencéfalo y ubicándose debajo del cerebelo. Su importancia radica en su función como corredor de transmisión de señales entre el cerebro superior y la médula espinal, así como en su conexión con el cerebelo, facilitando la coordinación de movimientos y el equilibrio. Anatómicamente, la protuberancia se distingue por su forma bulbosa y por albergar algunos núcleos de los nervios craneales, que son fundamentales para diversas funciones sensoriales y motoras. Estos núcleos

intervienen en procesos vitales como la respiración, la deglución y el control de los movimientos faciales (Kandel *et al.,* 2021; Purves *et al.,* 2018), evidenciando la importancia de la protuberancia en la supervivencia y en la interacción con el entorno.

La presencia de caminos ascendentes y descendentes en la protuberancia facilita la transmisión de señales sensoriales hacia el cerebro y de señales motoras hacia el resto del cuerpo. Esta característica recalca el papel crucial de la protuberancia en la percepción sensorial y en la coordinación motora, al permitir respuestas rápidas y adecuadas a estímulos externos e internos. En conjunto, la protuberancia sirve como un puente físico en el tronco encefálico, además de cumplir funciones esenciales en la regulación de actividades vitales, en la coordinación motora y el procesamiento sensorial (Augustine *et al.,* 2023). Su estudio es fundamental para comprender la complejidad del sistema nervioso y las bases de muchas funciones corporales básicas. En términos funcionales, este puente desempeña un papel esencial en la regulación de funciones vitales automáticas como la respiración y la presión arterial (Snell, 2010). Como parte del ciclo del sueño y la vigilia (Cosenza, 2018), es notable su impacto en aspectos tan variados como importantes de la existencia humana. Así, la protuberancia es una estructura neuronal de jerarquía crítica que facilita la comunicación entre el cerebro y el cuerpo, a la par que regula funciones vitales y participa en el mantenimiento de la homeostasis corporal.

Bulbo raquídeo

El bulbo raquídeo, también conocido como médula oblongada, representa la parte terminal del tronco encefálico y se sitúa en la fosa craneal posterior, y marca la transición entre el encéfalo y la médula espinal. Esta estructura está ubicada justo después de la protuberancia, con la cual se conecta, y por debajo del cerebelo, hasta encontrarse con la médula espinal en su extremo inferior. El bulbo

raquídeo gestiona numerosos centros nerviosos que controlan funciones autonómicas esenciales (Johnson *et al.,* 1993; Peng *et al.,* 2023; Splittgerber, 2024), como la respiración, circulación sanguínea, frecuencia cardíaca y presión arterial, así como los reflejos vitales que incluyen tos, estornudo, vómito y deglución, entre otros.

En su anatomía, el bulbo raquídeo alberga importantes núcleos de los nervios craneales que en su mayor parte facilitan la transmisión de señales sensoriales y motoras entre el cerebro y el cuerpo. Se involucran en funciones como el gusto, la audición, el equilibrio y el control de los músculos implicados en la respiración, la deglución y la fonación (Cosenza, 2018). Además, el bulbo alberga tramos ascendentes y descendentes, que son vías críticas para la transmisión de señales a través del sistema nervioso central. Los ascendentes llevan información sensorial desde el cuerpo hacia el cerebro, lo que posibilita la percepción táctil, la conciencia de la posición corporal y el dolor. Los tramos descendentes transmiten señales motoras desde el cerebro hacia el cuerpo para el movimiento voluntario y la coordinación (ver apartado de *Vías motoras y sensoriales* en esta sección).

Una característica anatómica notable del bulbo raquídeo es la decusación de las pirámides: una zona donde las fibras nerviosas motoras cruzan de un lado a otro del sistema nervioso; este cruce explica por qué cada hemisferio del cerebro controla el lado opuesto del cuerpo. La decusación permite la integración de funciones motoras y sensoriales entre el cerebro y el cuerpo, lo que favorece la coordinación de movimientos y la percepción sensorial. Esta estructura del tronco encefálico desempeña un papel crucial en el mantenimiento de la vida y la integración sensoriomotora; su operación adecuada es básica para nuestra supervivencia y capacidad de interacción con el mundo.

Sustancia gris del TE

La sustancia gris del tronco encefálico hace posible la labor del sistema nervioso central, dado que alberga los núcleos de la mayoría de los nervios craneales [pares III al XII] (Augustine *et al.,* 2023; Breedlove, 2023; Kandel *et al.,* 2021), fundamentales para la transmisión de señales sensoriales y motoras entre el cerebro y distintas partes del cuerpo. Es preciso mencionar que los pares I y II constituyen excepciones, pues se originan en estructuras del prosencéfalo (el nervio olfatorio desde el telencéfalo y el nervio óptico desde el diencéfalo) y no poseen núcleos en el sentido tradicional, localizado en el tronco encefálico. A nivel del mesencéfalo, la sustancia gris incluye los núcleos de los nervios craneales III (oculomotor) y IV (troclear), que son responsables del movimiento ocular. Además, contiene la sustancia negra y los núcleos rojos, importantes para la regulación de los movimientos y la coordinación motora. En la protuberancia, alberga los núcleos de los nervios craneales V (trigémino), VI (abducens), VII (facial) y parte del VIII (vestibulococlear). Estos núcleos participan en la sensación facial, la masticación, los movimientos faciales y oculares, el equilibrio y la audición. A su vez, el bulbo raquídeo contiene los núcleos de los nervios craneales VIII (parte del vestibulococlear), IX (glosofaríngeo), X (vago), XI (accesorio) y XII (hipogloso). Estos núcleos son esenciales para funciones como el equilibrio, el gusto, la deglución, el habla, la regulación del ritmo cardíaco y la respiración [Figura 8A].

La sustancia gris del tronco encefálico también incluye formaciones reticulares y núcleos asociados con la regulación de funciones vitales autónomas como la respiración, la frecuencia cardíaca y la presión arterial. La organización de la sustancia gris en el tronco encefálico facilita la integración y el procesamiento de la información sensorial y motora, lo que permite una coordinación

eficaz de los movimientos y la respuesta a estímulos sensoriales. El estudio detallado de la sustancia gris y los núcleos de los nervios craneales en el tronco encefálico es indispensable para entender cómo el cerebro comunica con el cuerpo y regula una amplia gama de funciones que permiten nuestra supervivencia en lo cotidiano.

Sustancia blanca del TE

La sustancia blanca del tronco encefálico, compuesta por fibras nerviosas o axones mielinizados, desempeña un papel crucial en la conectividad y comunicación dentro del sistema nervioso central. Se localiza en los tejidos más profundos del TE y opera como transmisora eficiente de señales eléctricas entre diferentes áreas encefálicas, así como entre el cerebro y la médula espinal. En el contexto del tronco encefálico, la sustancia blanca incluye tanto vías ascendentes como descendentes, que son responsables del transporte de información sensorial desde el cuerpo hacia el cerebro (vías ascendentes) y la transmisión de órdenes motoras desde el cerebro hacia los músculos y otras partes del cuerpo (vías descendentes).

Por una parte, las vías ascendentes más destacadas en el tronco encefálico incluyen el lemnisco medial (Kim *et al.,* 2024; Metzen *et al.,* 2018), que transmite sensaciones de tacto fino, vibración y propiocepción desde el cuerpo hasta el tálamo, y el sistema anterolateral o espinotalámico (Dobrushina *et al.,* 2021; Li & Ebner, 2006; Ralston & Ralston, 1994), que conduce el dolor y la temperatura. De otro lado, entre las vías descendentes, las más significativas son los tractos corticoespinales (Obara *et al.,* 2023), que intervienen en el control voluntario del movimiento, y los tractos corticobulbares (Fregosi *et al.,* 2017), relacionados con los movimientos de los músculos craneales.

La organización de la sustancia blanca en el tronco encefálico facilita la integración sensorial y motora, permitiendo que el cerebro procese la información sensorial, tome decisiones y ejecute respuestas a través de la activación de los músculos o la modificación de funciones corporales. Así, este complejo sistema de fibras nerviosas en el tronco encefálico es vital para la realización de tareas que requieren una sincronización fina, como el mantenimiento del equilibrio, la gestión de respuestas al dolor, la regulación de la temperatura corporal, y la ejecución de movimientos coordinados y reflejos. Por ejemplo, en dirección ascendente, la percepción del tacto, la temperatura y el dolor se transmite desde el cuerpo hacia el cerebro a través de estas fibras, mientras que las instrucciones para la acción motora viajan en dirección opuesta (descendente) desde el cerebro hacia los músculos. La sustancia blanca es la que facilita, además, la regulación de funciones autonómicas cruciales como la frecuencia cardíaca, la respiración y la digestión. Estas funciones son reguladas de manera inconsciente para la supervivencia y el bienestar del organismo sin requerir de atención constante (Augustine *et al.,* 2023; Splittgerber, 2024). La sustancia blanca del tronco encefálico es esencial para la coordinación y el funcionamiento del sistema nervioso, pues asegura la transmisión rápida y eficiente de la información a través de sus vías.

En el estudio de la biología del comportamiento, el tronco encefálico emerge como una estructura esencial que no sólo sostiene la vida mediante la regulación de funciones básicas como la respiración, el ritmo cardíaco y la presión arterial, sino que también juega un papel crucial en la modulación de la conducta y las emociones; la complejidad de sus funciones refleja la importancia de esta región en la integración sensoriomotora y en el procesamiento de la información sensorial, elementos fundamentales para la interacción del individuo con su entorno. A través de sus conexiones con el cerebro y la médula espinal, el tronco encefálico facilita

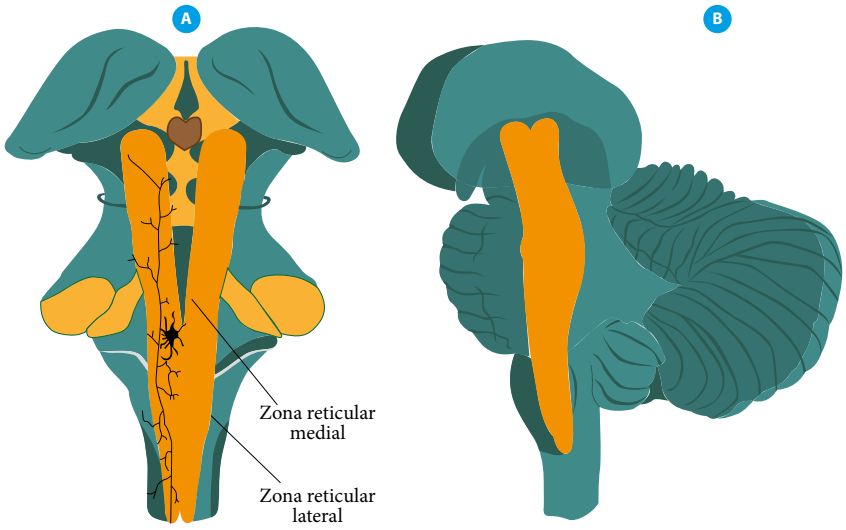
una comunicación fluida que permite al organismo responder de manera coordinada y eficiente a los estímulos externos e internos.

Por lo tanto, el tronco encefálico es un puente entre diversas partes del sistema nervioso, además de un mediador clave en la expresión y regulación del comportamiento. Su estudio en la biología del comportamiento abre puertas a una comprensión más profunda de cómo los procesos biológicos subyacentes influyen en la conducta humana y animal, desvelando los misterios de nuestra interacción con el mundo que nos rodea. La investigación continua en esta área promete ampliar nuestro conocimiento sobre la interconexión entre la estructura cerebral y la función comportamental, y sobre la relevancia del tronco encefálico en la orquestación de la vida consciente e inconsciente.

Formación reticular

La formación reticular (FR) es una compleja y difusa red de neuronas ubicada en el interior del tronco encefálico [Figura 16], sin la cual es imposible la regulación de procesos vitales como el ciclo sueño-vigilia, la atención y la conciencia. Dicha estructura se extiende desde el bulbo raquídeo hasta el diencéfalo e interactúa con múltiples áreas cerebrales para influir en la conducta y el comportamiento humano. La formación reticular posee la capacidad de modular la actividad cortical (Monge *et al.*, 2017), lo que permite al cerebro mantenerse en estados de alerta o relajación, según sea necesario. Además, participa en la regulación de funciones autonómicas, como la frecuencia cardíaca y la respiración, sin las cuales no es posible nuestra supervivencia.

Figura 16
Formación reticular.



Nota. Diagrama de la organización interna de la formación reticular (A: vista posterior, B: vista lateral, adaptado de: Cosenza, 2018). Se distinguen la zona reticular medial (núcleos de gran tamaño, función motora y vegetativa) y la zona reticular lateral (núcleos de tamaño intermedio, integración sensorial y autonómica). La formación reticular constituye un sistema de integración multisensorial con funciones en regulación del ciclo vigilia-sueño, modulación del dolor, control cardiovascular y respiratorio, y mantenimiento del nivel de conciencia.

A nivel estructural, la FR está compuesta por una serie de núcleos interconectados que procesan y transmiten señales a diversas partes del sistema nervioso. Su posición estratégica le permite actuar como un centro de integración que recibe y coordina información sensorial y motora. La investigación sobre la formación reticular ha revelado su papel indispensable en mecanismos de alerta y en la filtración de estímulos irrelevantes, lo que permite que los estímulos importantes capten nuestra atención. Esto es fundamental para la cognición, la conducta adaptativa y el aprendizaje. Así, la FR no sólo es vital para mantenernos despiertos y atentos, también para

asegurar que nuestro comportamiento sea coherente y ajustado a las demandas del entorno.

Conexiones aferentes y eferentes de la FR

Las conexiones aferentes de la FR son fundamentales en la regulación del ciclo de sueño-vigilia, la atención y la consciencia (Blumenfeld, 2023; Strominger *et al.,* 2012). Estas conexiones facilitan que la formación reticular reciba una amplia gama de señales sensoriales y motoras desde diversas partes del cuerpo y el sistema nervioso. La información es recibida a través de fascículos aferentes relacionados con la sensibilidad termoalgésica (sensación de temperatura y dolor), propioceptiva consciente (percepción de la posición y estado de los músculos), y posicional (orientación del cuerpo en el espacio). Estas aferencias permiten que la FR participe en el procesamiento de la información sensorial y motora, al posibilitar respuestas coordinadas y adaptativas a los estímulos ambientales.

Entre las conexiones eferentes más significativas se encuentra la proyección de los núcleos reticulares hacia el cerebelo (Alstermark & Ekerot, 2015), particularmente desde la columna lateral del bulbo y la protuberancia. Estas conexiones permiten a la FR influir en el equilibrio y la coordinación de movimientos, gracias a la interacción entre el control motor fino y las funciones reguladoras autonómicas del cuerpo. Además, las fibras eferentes intervienen al regular la conciencia y el ciclo sueño-vigilia; pueden enviar señales al córtex cerebral, incluso durante el sueño (Breedlove, 2023; Horn *et al.,* 2020; Shah, 2024), lo que facilita el despertar, la modulación de la alerta y la atención. Las conexiones eferentes subrayan la importancia de la FR en la integración de las funciones sensoriales y motoras, así como en la regulación de procesos autonómicos, lo que la posiciona como componente esencial para el mantenimiento de la homeostasis y el comportamiento adaptativo.

Las fibras eferentes y aferentes del SN interactúan con la formación reticular para regular su propia acción y la de otros sistemas neuronales, lo que indica la importancia de esta estructura en la integración y modulación de las funciones cerebrales. La recepción de aferentes a lo largo de todo el tronco encefálico, desde las vías aferentes, recalca la capacidad de la formación reticular para integrar información de casi todas las áreas del cerebro y el cuerpo.

Consideraciones funcionales de la FR

La formación reticular representa una de las piezas fundamentales en el entramado de la neuroanatomía y la fisiología cerebral. Conformada por más de cien pequeñas redes neuronales, cada una desempeñando funciones específicas, la FR ejerce un papel crucial en la orquestación de múltiples procesos vitales; desde el control motor somático hasta la regulación cardiovascular, tal como la modulación del dolor y la participación en los ciclos de vigilia y sueño. La FR se destaca como un centro de integración y coordinación de actividades esenciales para la supervivencia por su capacidad para recibir y procesar una continua corriente de información sensorial y sensitiva, que proviene tanto de nervios craneales como de la médula espinal. Sus características y funciones hacen de la FR parte indispensable en la modulación de la conciencia y el estado de alerta, además de la profundidad y complejidad de su influencia en la experiencia humana y la conducta.

Regulación de ciclos circadianos y estado de alerta cortical: la FR desempeña un papel crucial en la regulación de los ciclos circadianos y el estado de alerta (Shah, 2024), que son elementos esenciales para el mantenimiento de la conciencia y el bienestar general del organismo. Esta red neuronal compleja interactúa estrechamente con el sistema nervioso central para moderar el ciclo de sueño-vigilia, un proceso reversible y fundamental para la recuperación y restauración

diaria del cuerpo y la mente. Los ciclos circadianos, que rigen los ritmos biológicos naturales del cuerpo en un período aproximado de veinticuatro horas, son esenciales para la salud física y mental, puesto que regulan desde los patrones de sueño hasta los cambios en las características físicas y mentales que ocurren a lo largo del día, lo que incide directamente el estado de alerta y la capacidad de respuesta del organismo ante estímulos externos.

La capacidad de la FR para influenciar tanto el ciclo de sueño-vigilia como el estado de alerta se basa en su interconexión con diversas partes del cerebro, incluidos los hemisferios cerebrales y centros específicos que gestionan el despertar. Esta coordinación se produce en parte por su influencia sobre la glándula pineal, la cual secreta la melatonina, hormona encargada de regular los patrones de sueño. La FR asegura la preservación de un nivel adecuado de conciencia y la transición suave entre estados de sueño y vigilia, fundamental para la función cognitiva, la salud emocional y la supervivencia. Esto es posible mediante el Sistema de Activación Reticular Ascendente (SARA), parte integral de la formación reticular que contribuye significativamente al mantenimiento de la conciencia y la regulación de los estados de alerta (Edlow *et al.,* 2012; Purves *et al.,* 2018), así como tiene un rol principal en la experiencia consciente y la capacidad de respuesta del ser humano. Este sistema se compone de un conjunto difuso de neuronas que se encargan del mantenimiento del estado de conciencia, regulando aspectos cruciales como el *arousal* (alerta general), la atención, y las oscilaciones diurnas/nocturnas. El SARA actúa como el «despertador» del sistema nervioso: a través de sus proyecciones ascendentes hacia el tálamo y el córtex, facilita la transición entre el sueño y la vigilia, y asegura que el organismo pueda responder adecuadamente a los estímulos del entorno mediante la activación cortical correspondiente.

Este sistema interviene de manera directa en el estado de conciencia al influir en la capacidad de estar despierto y atento, regulando los ciclos de sueño-vigilia, la percepción sensorial y la atención. Su integridad funcional posibilita que los individuos interactúen de manera efectiva con su entorno, al facilitar que el cerebro procese la información sensorial y cognitiva de manera eficiente. Así, la FR se ha configurado evolutivamente como un componente indispensable del cerebro para la regulación de procesos fundamentales que permiten al ser humano adaptarse a los ritmos naturales de la vida, como garante del equilibrio entre el descanso y la actividad, procesos clave para la salud y el bienestar.

Control motor somático: la FR interviene en el sistema motor somático, especialmente en la regulación de movimientos voluntarios y reflejos (Sedov *et al.,* 2016). Esta estructura es responsable de ejercer un control sobre la actividad en los arcos reflejos medulares, como parte y modulador de señales motoras y sensoriales propias de respuestas motoras complejas. Los movimientos reflejos, como el retiro ante un estímulo doloroso, son mediados en su mayoría a través de la médula espinal. Sin embargo, la formación reticular tiene la capacidad de influir en estos reflejos espinales, al modular su intensidad y adaptabilidad según el contexto y las necesidades del organismo. Esto es posible gracias a su interconexión con múltiples áreas del cerebro y la médula espinal, lo que permite una integración de información sensorial y motora para producir respuestas motoras ajustadas y adecuadas.

En el caso de los movimientos voluntarios, la FR participa en la iniciación y coordinación de estas acciones (Calvino, 2021; Strominger *et al.,* 2012). A través de sus conexiones con el córtex cerebral y los núcleos de la base, participa en el control de la actividad motora, que influye aspectos como la planificación, inicio, y ejecución de movimientos voluntarios. La contribución

de la formación reticular al control motor somático subraya su importancia en el mantenimiento de la funcionalidad motora y la capacidad de respuesta adaptativa del cuerpo ante diferentes situaciones, asegurando así una interacción efectiva con el entorno.

Control cardiovascular: la FR se integra en la regulación del sistema cardiovascular, (Ken'Ichi y Yoshihide, 2012; Martins y Tavares, 2017). Su red de neuronas interviene directamente en el control del sistema nervioso autonómico, el cual gestiona funciones involuntarias del cuerpo, incluyendo la actividad cardiovascular, especialmente en el ajuste de la frecuencia cardíaca y la presión arterial. Dentro de la FR, existen centros específicos encargados de la regulación cardiovascular. Estos centros reciben información sensorial sobre el estado del sistema cardiovascular y, en respuesta, ajustan la frecuencia cardíaca y la presión arterial para satisfacer las demandas del organismo. Por ejemplo, durante el ejercicio físico, el cuerpo requiere un mayor flujo sanguíneo para suministrar oxígeno a los músculos activos. La formación reticular responde a esta necesidad incrementando la frecuencia cardíaca y modificando la presión arterial para asegurar un suministro adecuado.

Este control se realiza a través de la activación del centro cardiovascular en la formación reticular, que modula la actividad del corazón y los vasos sanguíneos mediante la liberación de neurotransmisores y la transmisión de señales al sistema nervioso autónomo, siendo sensible a los cambios internos y externos. Este mecanismo permite una regulación fina y dinámica de la función cardiovascular, asegurando que la presión arterial y la frecuencia cardíaca se mantengan dentro de rangos saludables y se adapten a las variadas necesidades del cuerpo; lo que subraya la importancia de esta estructura en la mantención de la homeostasis y la salud general del organismo.

Control de la digestión y la respiración: en el control de la respiración, la FR coordina la actividad de los centros respiratorios que controlan los músculos de la respiración (Murguia-Fuentes & Kaye, 2024; Splittgerber, 2024); ajusta la frecuencia y profundidad de los movimientos respiratorios en respuesta a las necesidades fisiológicas del organismo, como el aumento de dióxido de carbono en la sangre o la actividad física, además de actuar mediante la modificación del tono muscular y la actividad refleja, asegurando una ventilación eficiente que permita un adecuado intercambio gaseoso en los pulmones. De otro lado, y aunque las investigaciones no detallan específicamente el papel de la formación reticular en el control de la digestión, su influencia en el sistema nervioso autónomo sugiere una participación indirecta en la regulación de procesos digestivos (Horn *et al.,* 2020; Donkelaar, 2011). Por su capacidad para integrar señales sensoriales y motoras, la formación reticular podría afectar la motilidad gastrointestinal, la secreción de enzimas digestivas y la regulación del flujo sanguíneo a los órganos digestivos, aunque este mecanismo requeriría una exploración más detallada en la literatura científica especializada para su plena comprensión.

Modulación del dolor y funciones nociceptivas: la FR actúa como un mediador central en la percepción del dolor y la respuesta a estímulos nocivos (Martins & Tavares, 2017; Valencia *et al.,* 2012). Esta red de neuronas interviene en los mecanismos de modulación del dolor a través de la regulación de señales ascendentes (que van de la periferia al cerebro) y descendentes (del cerebro a la periferia), impactando en cómo se percibe el dolor. El proceso de modulación del dolor implica cambios en el sistema nervioso en respuesta a un estímulo nociceptivo. Esta modulación representa los mecanismos mediante los cuales el sistema nervioso central puede intensificar o atenuar la señal de dolor. La formación reticular, al interactuar con otras estructuras del cerebro como el tálamo y el córtex cerebral, puede inhibir o facilitar la transmisión de señales de dolor y afectar la experiencia subjetiva del mismo.

Este sistema permite que el organismo adapte su respuesta al dolor en función de la situación, lo que puede incluir el aumento de la atención hacia un estímulo doloroso potencialmente dañino o la supresión de la percepción del dolor en situaciones de estrés o peligro, asegurando una respuesta más adecuada y eficiente ante las amenazas. Así, la FR no sólo participa en la percepción y modulación del dolor, sino que también coordina las respuestas reflejas a estímulos nocivos, lo que demuestra la complejidad de su función y su importancia en el mantenimiento de la homeostasis y la protección del organismo.

Procesamiento y filtrado de información sensitiva: como parte crucial en la prevención de la sobrecarga sensorial al filtrar estímulos innecesarios, la FR permite que únicamente la información relevante alcance las áreas cerebrales superiores para su procesamiento consciente. Esta función es vital para la eficacia del sistema nervioso en el manejo de las innumerables señales sensoriales que se reciben continuamente del entorno. Al integrar información sensitiva y sensorial proveniente de los nervios espinales y craneanos (Kandel *et al.,* 2021; Scheibel, 2009), la formación reticular actúa como un centro de control que decide qué señales son prioritarias y deben ser atendidas de inmediato y cuáles pueden ser ignoradas o atenuadas. Esto es especialmente importante en contextos de alta demanda sensorial, en los que la capacidad de enfocar la atención y evitar la distracción por estímulos irrelevantes es crucial para el rendimiento cognitivo y la interacción efectiva con el entorno.

La sobreestimulación sensorial es un estado donde el cerebro se ve abrumado por la cantidad de información sensorial recibida, lo que puede conducir a respuestas de estrés, ansiedad y dificultades de concentración. Por lo tanto, la capacidad de la formación reticular para filtrar y priorizar la información sensorial ayuda a mitigar estos efectos, facilitando un estado de alerta y atención sostenida

más manejable. En este sentido, la FR es fundamental en la gestión de la información sensitiva, asegurando que el cerebro pueda funcionar eficientemente sin ser sobrepasado por la cantidad de estímulos del entorno, lo que favorece a nuestra capacidad para concentrarnos, aprender y reaccionar de manera apropiada a las situaciones cotidianas.

Control de movimientos oculares: la FR mesencefálica está involucrada particularmente en la generación y regulación de los movimientos sacádicos (Robinson, 2022; Wang *et al.,* 2017), que son ajustes rápidos y simultáneos de los ojos para cambiar el punto de enfoque visual. Estos movimientos son esenciales para la exploración visual del entorno, permitiendo que los ojos se muevan rápidamente de un objeto a otro y que el cerebro pueda procesar diferentes puntos de interés visual con alta eficiencia. Además, la FR trabaja en estrecha colaboración con otras áreas del encéfalo, como el lóbulo floculonodular del cerebelo (Graf & Ugolini, 2006; Horn & Adamczyk, 2012), para asegurar la precisión y coordinación de los movimientos oculares. Este mecanismo garantiza que ambos ojos se muevan en armonía, permitiendo la correcta alineación de las imágenes captadas por cada ojo para formar una única imagen coherente en el cerebro. De esta manera, la formación reticular se integra a circuitos neuronales esenciales para la orientación visual, la percepción del espacio y la capacidad de interactuar efectivamente con el entorno visual.

Regulación del sistema endocrino: la participación de la FR es significativa en la regulación del sistema endocrino, principalmente a través de su interacción con el hipotálamo (Orquiza, 2023). Este control se ejerce tanto de manera directa como indirecta, influyendo en la liberación de hormonas tróficas que a su vez regulan la actividad de otras glándulas endocrinas en el cuerpo. Por su conexión con los núcleos hipotalámicos, la FR tiene la capacidad de influir indirectamente en la actividad de la glándula hipófisis (o rara vez

denominada pituitaria, desde su traducción del inglés *Pituitary gland*), que es conocida como la glándula maestra del sistema endocrino por su papel en la regulación de gran variedad de funciones corporales, a través de la secreción de hormonas que controlan procesos como el crecimiento, la reproducción y el metabolismo.

Además, la FR juega un rol importante en la coordinación de los ciclos circadianos, esenciales para el mantenimiento de diversos procesos fisiológicos que siguen un patrón regular a lo largo de veinticuatro horas. De esta forma, la FR actúa como un importante centro de control que vincula el sistema nervioso con el sistema endocrino y asegura una regulación eficiente de las funciones corporales esenciales a través de la modulación hormonal.

Cerebelo

El cerebelo (cerebro pequeño) es una región intrincada del encéfalo, esencial en la armonización de nuestras acciones y percepciones. Este órgano, aunque pequeño en comparación con la totalidad del cerebro, es un maestro en integrar las vías sensitivas con las motoras, asegurando que nuestros movimientos sean fluidos y coordinados. Pese a esto, su implicación en la biología del comportamiento va mucho más allá. Su relevancia trasciende la mera coordinación física con precisión milimétrica, al involucrarse en la regulación de procesos cognitivos y emocionales, fundamentales para la acción flexible que distingue al ser humano.

El cerebelo actúa como un puente entre el funcionamiento del cuerpo y la mente, procesando la información sensorial para ajustar y afinar nuestras respuestas motoras. Su estructura compleja y sus conexiones con diversas áreas del cerebro lo posicionan como un componente esencial en el estudio del comportamiento humano; es un testimonio de la complejidad biológica necesaria para la

ejecución de acciones flexibles y adaptativas. Al sumergirnos en el estudio del cerebelo, no sólo exploramos un componente esencial para la locomoción y la estabilidad, también nos adentramos en un universo donde se entrelazan la percepción, la acción y la adaptabilidad para entender la biología del comportamiento desde una perspectiva holística y multidisciplinaria.

Estructura y conexiones intrínsecas

El cerebelo, como componente esencial del sistema nervioso, se destaca por su compleja estructura organizada meticulosamente. Esta estructura se caracteriza por folias (*hojas* -en una vista microscópica la estructura de sus pliegues se asemeja a las hojas de un árbol-), que se disponen en los ejes rostrocaudal y transversal, situadas sobre el tronco encefálico [Figura 17C]. Esta disposición no sólo es testimonio de su complejidad estructural, sino que también refleja la sofisticación funcional del cerebelo. En una vista rápida, el cerebelo se asemeja a una mariposa, con el vermis en el centro y los hemisferios cerebelosos a los lados, que funcionan como sus alas. Esta organización no es únicamente estética, sino que refleja la complejidad de las funciones cerebelosas, desde el ajuste fino de los movimientos hasta la integración sensoriomotora.

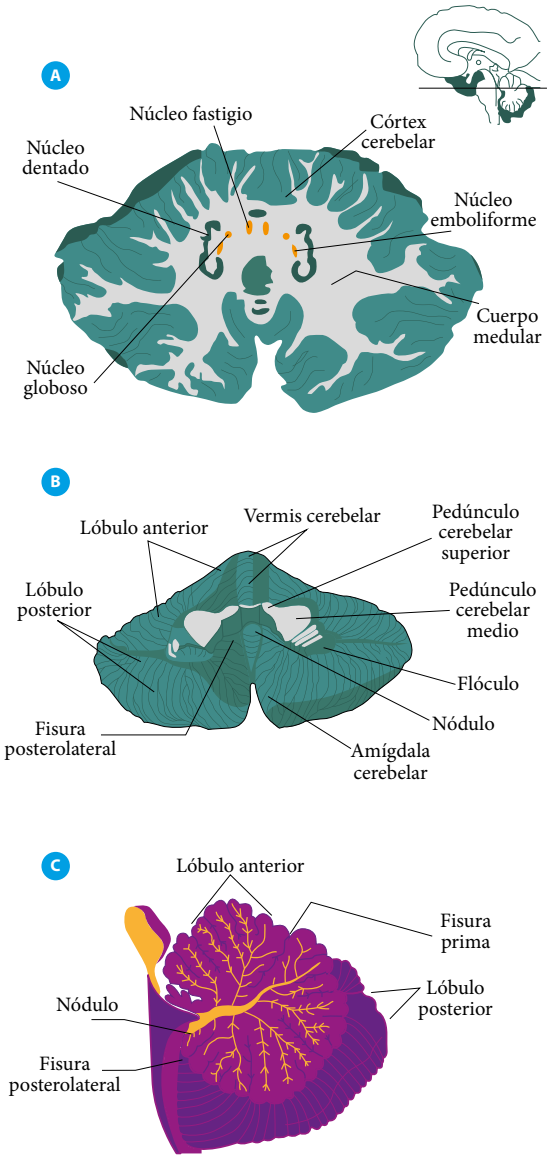
En su interior, el cerebelo se segmenta en tres lóbulos principales y cada uno desempeña funciones específicas, fundamentales en la integración sensoriomotora y en la coordinación del movimiento [Figura 17B]. El lóbulo anterior se ocupa principalmente de la coordinación de los movimientos de las extremidades y del tronco (Honda, 2018; Nicholas *et al.,* 2024), el lóbulo medio –también conocido como el lóbulo posterior– es el más grande de los tres y participa en la planificación, ajuste y aprendizaje de los movimientos voluntarios (Masaki *et al.,* 2021; Splittgerber, 2018), y el lóbulo floculonodular tiene una función primordial en el mantenimiento del equilibrio y la regulación de la actividad

vestibular (Cosenza, 2018; Osler & Reynolds, 2012). Aunque el cerebelo no es indispensable para el movimiento es, sin embargo, clave para la armonía y precisión de este.

Los lóbulos tienen «amígdalas» en ambos lados del cerebelo, que contribuyen a la complejidad de sus funciones, implicadas en la modulación de las emociones y en procesos cognitivos. A través de esta organización intrincada, el cerebelo facilita una coordinación fluida y precisa de las acciones motoras, demostrando su papel indispensable no sólo en el movimiento sino en aspectos más amplios de la cognición y el comportamiento (Augustine *et al.*, 2023; Faris *et al.,* 2024; Rudolph *et al.,* 2023). En la morfología del cerebelo, también destaca el vermis cerebeloso. Se trata de una estructura distintiva fundamental en la anatomía y función del cerebelo. Situado en la línea media entre los dos hemisferios cerebelosos, el vermis se asemeja a una oruga por su forma estrecha y alargada. Esta ubicación y estructura únicas le permiten actuar como un importante sitio de terminación para las vías nerviosas, que media la comunicación entre ambos lados del cerebelo, así como entre el cerebelo y otras partes del SNC.

Más allá de su papel estructural, el vermis es crucial para la coordinación de movimientos corporales y el mantenimiento del equilibrio. Está involucrado en las funciones motoras, incluyendo el ajuste fino de los movimientos voluntarios y la regulación del tono muscular (Bhatti, 2015; Proville *et al.,* 2014). Esto es especialmente relevante en contextos donde se requiere una coordinación precisa, como en la postura y el andar. Dado su papel en la coordinación motora y la ubicación estratégica dentro del cerebelo, el vermis es también un foco de estudio en la investigación sobre los efectos de lesiones cerebrales, como los accidentes cerebrovasculares cerebelosos, en la función motora. Por lo que es preciso subrayar la importancia del vermis no sólo en la anatomía básica del cerebelo, sino también en su implicación en la rehabilitación neurológica.

Figura 17.
Cerebelo.



Nota. Representación detallada de la anatomía del cerebelo (adaptado de: Cosenza, 2018). A: ilustra los núcleos cerebelares profundos (fastigio, globoso, emboliforme y dentado) y el córtex cerebelar con su cuerpo medular. B: presenta la cara inferior con la amígdala cerebelar. C: muestra la división lobular (lóbulos anterior y posterior) con la fisura prima, el flóculo, el nódulo y la fisura posterolateral.

A nivel de conexiones, el cerebelo cuenta con fibras que transmiten información de otras partes del SNC hacia el cerebelo y otras que envían información desde el cerebelo a otras áreas del SNC. Esto le permite al cerebelo influir en la actividad motora voluntaria (Gaffield *et al.,* 2022). Esta capacidad se sustenta en su compleja red de conexiones, compuesta tanto por axones aferentes como por vías eferentes. Los axones aferentes son responsables de llevar información sensorial y motora desde diversas partes del SNC hacia el cerebelo. Esta información puede incluir señales sensoriales del entorno, así como indicaciones provenientes de otras áreas del cerebro que se relacionan con el control del movimiento. Una vez que el cerebelo procesa esta información, utiliza sus vías eferentes para enviar respuestas ajustadas de vuelta al SNC. Estas respuestas tienen como objetivo coordinar y afinar los movimientos voluntarios, asegurando que sean suaves, precisos y adecuados a las intenciones del individuo. Esta función es especialmente relevante en actividades que requieren una alta precisión, como escribir, tocar un instrumento musical o realizar movimientos deportivos complejos.

El lóbulo posterior del cerebelo, también conocido como neocerebelo, juega un papel crucial en este proceso. Está especialmente involucrado en la planificación, ajuste y aprendizaje de movimientos voluntarios (Svodoba & Li, 2018; Yamaguchi & Sakurai, 2014). La interacción entre el neocerebelo y otras áreas del cerebro, como los lóbulos frontales, es imprescindible para la ejecución coordinada de actividades motrices. Además, las fibras eferentes de la zona intermedia, que incluyen las fibras nódulo fastigial y flóculo vestibular, establecen conexiones con el sistema vestibular para la regulación del equilibrio y la orientación espacial. Esta red de conexiones es vital para la coordinación motora y aporta a funciones cognitivas como la atención y el lenguaje. Esto demuestra que la complejidad y versatilidad del cerebelo va más allá de su papel tradicionalmente asociado con el movimiento.

Organización morfofuncional y conexiones extrínsecas

El cerebelo, cuya estructura nerviosa de organización compleja está presente en todos los vertebrados, desempeña funciones críticas en la coordinación del movimiento y la postura corporal. El córtex cerebeloso está compuesto por tres capas distintas, cada una con características morfológicas y funciones de conexión particulares: molecular, de células piriformes y granular.

La capa molecular es la más externa del córtex cerebeloso. Se caracteriza por su escasez de células y abundancia de fibras nerviosas. Contiene principalmente dendritas de las células piriformes de la capa del medio, así como células estrelladas y células en cesta, que están involucradas en la modulación de la señalización de las células de la capa piriforme (Lackey *et al.,* 2024; Mizuki & de Schutter, 2023; van der Heijden & Sillitoe, 2021), que juega un papel crucial en la integración de las señales sensoriales y motoras. Ubicada justo debajo de la capa molecular, la capa de células piriformes (o capa media - tradicionalmente conocidas como células de Purkinje) está compuesta por un único conjunto de células piriformes, que son grandes neuronas con extensas dendritas ramificadas y extendidas hacia la capa molecular, y actúan como los principales moduladores de la actividad de los núcleos profundos del cerebelo (Osorio *et al.,* 2023; Sathyamurthy, 2023). Aunque sus axones no salen del cerebelo, inhiben y regulan la información que los núcleos profundos envían a otras partes del sistema nervioso central, como el tronco encefálico, la médula espinal y el tálamo, y también cuenta con influencia en la coordinación y el tiempo de los movimientos musculares, para que el cerebelo coordine de manera precisa el movimiento y el equilibrio. Por su parte, la capa granular es más interna y contiene células granulares densamente empaquetadas (las neuronas más pequeñas del SN), junto con células de Golgi. Las células granulares reciben señales de las fibras musgosas

(provenientes de otras partes del cerebro y la médula espinal) y las transmiten a las células piriformes a través de las fibras paralelas que atraviesan la capa molecular (Conti & Auger, 2024; Schonewille *et al.,* 2021). Esta capa posibilita el procesamiento de la información sensorial y motora, tal como la modulación de la actividad de las células piriformes.

Estas capas trabajan conjuntamente para procesar información proveniente de varias partes del SNC, integrarla y coordinar la respuesta motora requerida. La organización única de las capas del cerebelo y sus conexiones específicas con otras regiones cerebrales evidencian su relevancia en la coordinación motora, el equilibrio, el aprendizaje motor y posiblemente en funciones cognitivas. En una organización morfofuncional, el cerebelo se puede categorizar en tres componentes principales según su función y conexiones con el SNC: el cerebelo vestibular, el cerebelo espinal, y el cerebelo cortical.

El cerebelo vestibular está estrechamente relacionado con el sistema homónimo, encargado de procesar la información relacionada con el movimiento y la posición del cuerpo en el espacio (Cullen, 2023), el equilibrio y la orientación espacial. Este componente del SN ayuda a mantener la postura y la estabilidad, mediante información de los sistemas vestibular y acústico, así como datos visuales para ajustar los movimientos del cuerpo en respuesta a cambios en el equilibrio y la orientación. Por su parte, el cerebelo espinal interactúa principalmente con la médula espinal (Bruel *et al.,* 2024), a través de la recepción y el procesamiento de información sobre la posición y el movimiento de las extremidades, obtenida mediante las vías sensoriales y motoras espinales. Esta sección del cerebelo facilita la coordinación de movimientos finos y la regulación del tono muscular con movimientos suaves y coordinados. Por último, el cerebelo cortical refiere a la parte que se comunica con el córtex cerebral (Zhu *et al.,* 2023), responsable en funciones motoras superiores como la planificación, el aprendizaje motor y la

ejecución de movimientos voluntarios complejos. Cabe señalar que la comunicación entre el cerebelo y el cerebro no es directa, pues no existen tractos entre estas regiones; esta comunicación se realiza por intermedio de los núcleos del tronco encefálico y, en consecuencia, las redes neuronales que integran la actividad entre el cerebelo y el córtex cerebral facilitan la integración de la información sensorial con los comandos motores, lo que resulta en movimientos precisos y adaptativos.

Las conexiones del cerebelo con otras regiones del SNC son fundamentales para su función. Las neuronas dentro del cerebelo y su interacción con el cerebro y la médula espinal permiten el inicio y la coordinación de movimientos voluntarios, así como la adaptación de estos movimientos en respuesta a cambios sensoriales o demandas del ambiente. Esta integración de información sensorial y motora asegura una ejecución fluida y adaptativa de las actividades motoras, subrayando la importancia del cerebelo en la regulación del movimiento y la postura, así como en procesos cognitivos y emocionales que requieran de la integración del movimiento armónico.

Diencéfalo

El diencéfalo, como región central del cerebro, constituye uno de los pilares en la comprensión de la neuroanatomía y la neurofisiología humana. Situado entre los hemisferios cerebrales y el tronco encefálico, el diencéfalo juega un papel crucial en la integración de diversas funciones sensoriales y motoras, así como en la regulación de procesos homeostáticos esenciales para la vida. Esta estructura compleja, rodeada casi en su totalidad por los hemisferios cerebrales, es el hogar de componentes críticos como el tálamo, el hipotálamo, el epitálamo y el subtálamo, cada uno con funciones específicas y vitales [Figura 18]. Desde el procesamiento de la información

sensorial hasta la regulación de la temperatura corporal, el hambre, la sed y las emociones, el diencéfalo es un centro de mando que interconecta el mundo exterior con nuestro universo interior.

El estudio de la anatomía detallada del diencéfalo explora su estructura, función y relevancia clínica, lo que hace pertinente considerar cómo las regiones trabajan en conjunto para coordinar las respuestas fisiológicas y comportamentales, y cómo su disfunción puede desencadenar diversas patologías. Es preciso destacar la importancia de esta región en la actividad cerebral y en el mantenimiento de la homeostasis y su rol protagónico en procesos tan complejos como la memoria, el aprendizaje y el sueño. El diencéfalo es una estructura que, si bien pequeña en tamaño, es inmensa en función y significado evolutivo.

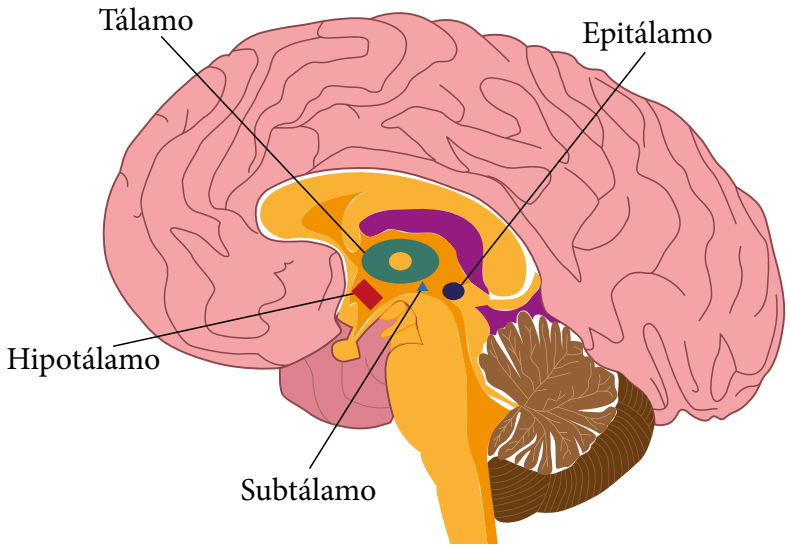
Tálamo

Ubicado en el centro del cerebro, el tálamo forma parte esencial del diencéfalo y actúa como una estación central de relevo y procesamiento inicial para casi toda la información sensorial que se dirige hacia el córtex cerebral. Esta estructura ovoide es fundamental para procesar y transmitir impulsos sensoriales al cerebro y para la realización de funciones de la conciencia, la atención y el sueño. El tálamo está compuesto por sustancia gris, agrupada en numerosos núcleos, cada uno con funciones específicas, y con eferencias exclusivas a regiones definidas del córtex cerebral (Purves *et al.,* 2018; Splittgerber, 2024). Su organización interna se basa en una división funcional y anatómica en varios grupos nucleares, que permiten comprender su papel en diferentes circuitos neurofisiológicos. Estos grupos incluyen los núcleos anteriores, mediales, laterales (subdivididos en dorsales y ventrales), intralaminares, reticulares y de la línea media. Además, el metatálamo comprende los cuerpos geniculados lateral y medial, encargados de la transmisión visual y auditiva, respectivamente (Bear *et al.,* 2025). Esta clasificación facilita el estudio de las múltiples

conexiones talámicas y sus implicaciones clínicas en la neurociencia moderna. A su vez, en una división clásica y general, los núcleos anteriores, medios y laterales/posteriores toman como referencia una lámina de sustancia blanca en forma de Y, denominada lámina medular interna (donde se encuentran los núcleos intralaminares). Los núcleos anteriores están implicados en la memoria y las emociones, formando parte de las áreas límbicas. Los núcleos medios conectan el tálamo con el córtex cerebral, jugando un papel crucial en el procesamiento sensorial. Los núcleos posteriores, como el pulvinar, intervienen en la integración sensorial visual y auditiva. Finalmente, los núcleos laterales dorsales y ventrales participan en funciones motoras y sensoriales, a través de sus conexiones con el córtex motor y somatosensorial, respectivamente. Cabe observar que, si bien la lámina interna divide el tálamo en tres regiones principales, hay otras agrupaciones nucleares que no están directamente contenidas en esta división, por lo que no es una división recomendada en la actualidad.

Esta estructura es un centro de transmisión clave en la modulación y el filtrado de la información sensorial, puesto que filtra sólo los estímulos más importantes para que lleguen a la conciencia. Así, toda información consciente que será procesada en el córtex cerebral debió pasar por el tálamo (excepto la olfatoria, por razones de prioridad evolutiva). Lo anterior se suma a su relación directa con la regulación del ciclo sueño-vigilia (Iavarone *et al.,* 2023) y funciones cognitivas superiores como el aprendizaje y la memoria (Kai & Shine, 2023; Perry *et al.,* 2022). El tálamo, más que un simple punto de tránsito para las señales sensoriales, es un complejo centro de procesamiento de nuestra experiencia consciente del mundo.

Figura 18.
Diencéfalo.



Nota. Representación esquemática del diencéfalo con sus cuatro subdivisiones principales: tálamo (principal estación de relevo e integración sensorial), hipotálamo (regulación autonómica, neuroendocrina y homeostática), epitálamo (producción de melatonina e integración social) y subtálamo (regulación de los circuitos motores de los ganglios basales). Visión de conjunto de una región cerebral funcionalmente heterogénea, clave en la integración sensorial, la regulación emocional y el control neuroendocrino.

Agrupación y conectividad talámica

Los núcleos del tálamo se organizan en tres grupos principales, cada uno con roles determinados en el procesamiento de información y la regulación de funciones vitales. La complejidad y centralidad del tálamo se refleja en la integración sensoriomotora y cognitiva a través de tres tipos de núcleos: de conexión específica, de conexión inespecífica y de asociación.

Los núcleos de conexión específica representan una parte crucial del sistema de procesamiento de información en el cerebro; actúan mediante conexiones directas y precisas con áreas específicas del córtex cerebral que les permiten incidir en el procesamiento de la información sensorial y motora. Estas conexiones permiten que el tálamo funcione efectivamente como un centro de relevo y análisis inicial (Sherman, 2017; 2022), donde la información sensorial es recibida, procesada y distribuida hacia las áreas corticales correspondientes para su interpretación y respuesta. Los núcleos intervienen en la percepción sensorial detallada a través de la vista, el oído, el tacto y el equilibrio, al filtrar y agudizar la percepción de los estímulos del entorno, mientras en el ámbito motor facilitan la coordinación y la precisión de los movimientos voluntarios, al transmitir información motora desde el cerebro hacia el cuerpo.

Por su diseño y función, los núcleos de conexión específica del tálamo actúan como intermediarios que facilitan la integración eficiente de las señales sensoriales y motoras, fundamental para nuestra capacidad de interactuar con el mundo de manera efectiva y en actividades complejas como hablar, escribir y cualquiera que demande coordinación fina de movimientos y percepción sensorial aguda. Las múltiples tareas que ejecutan estos núcleos evidencian el papel central del tálamo en el procesamiento neural, como eje fundamental en la red de comunicaciones del SN.

Los núcleos de conexión específica facilitan el procesamiento preciso de la información sensorial y motora (Kandel *et al.,* 2021; Yee *et al.,* 2023), e incluyen: núcleo ventral anterior (VA - participa en la planificación y coordinación del movimiento), ventral lateral (VL - implicado en el control motor y receptor de información del cerebelo y los núcleos basales), ventral posterior (VP); que a su vez se divide en el núcleo ventral posteromedial (VPM -relacionado con la sensación somatosensorial de la cara) y el núcleo ventral posterolateral (VPL - se ocupa de la sensación somatosensorial

del cuerpo), y los núcleos geniculados, divididos a su vez en el geniculado medial (MGN - encargado de la transmisión de información auditiva) y el geniculado lateral (LGN - se encarga de la transmisión de información visual). Todos son importantes estaciones de procesamiento inicial y relevo que aseguran que la transmisión eficiente de información sensorial y motora al córtex cerebral para su procesamiento y respuesta adecuada. La especificidad de sus conexiones permite una integración sensorial y motora detallada, determinante para la percepción consciente y la coordinación de acciones.

Por otro lado, los núcleos de conexión inespecífica son claves en la regulación de la conciencia y el estado de alerta al interactuar con extensas áreas del cerebro (Chan, 2018; Whyte *et al.*, 2024). Estos son esenciales para la modulación del ciclo de sueño-vigilia, necesario para la recuperación y el funcionamiento óptimo del cerebro y del cuerpo. Además, facilitan los mecanismos de atención al influir en la capacidad del cerebro para enfocar o desviar la atención hacia estímulos específicos. Esto permite que el individuo mantenga estados de alerta adecuados según las circunstancias, lo cual es vital para la supervivencia y la adaptación.

La interacción de los núcleos de conexión inespecífica con diversas áreas del cerebro asegura que los procesos de conciencia y alerta estén finamente sintonizados con las necesidades fisiológicas y ambientales del organismo. Por ejemplo, durante situaciones de peligro estos núcleos ayudan a elevar el estado de alerta mientras que, en períodos de relajación o preparación para el sueño, contribuyen a disminuir la predisposición. Como encargados de modular la conciencia y el estado de alerta, los núcleos de conexión inespecífica del tálamo se relacionan con el funcionamiento cerebral cotidiano, al afectar desde nuestras respuestas a estímulos externos hasta nuestra habilidad para dormir y recuperarnos.

Aunque los detalles puntuales sobre cada uno de los núcleos inespecíficos pueden variar según la fuente, generalmente se reconoce entre estos al núcleo reticular, que actúa como una especie de regulador o filtro de la información sensorial que pasa al resto del tálamo y al cerebro(Kimura, 2023; Nanobashvili *et al.,* 2023; 2024); los núcleos intralaminares: paracentral, central lateral, centromediano y parafascicular, localizados en la lámina interna del tálamo e implicados en las funciones de activación y alerta del cerebro (Arnts *et al.,* 2023); y a los núcleos de la línea media: romboidal, reuniens y paratenial, pequeños pero con amplias conexiones, especialmente con las áreas prefrontales, importantes en las funciones afectivas y la atención (Phillips *et al.,* 2021).

A su vez, los núcleos de asociación integran información de múltiples fuentes sensoriales, facilitando procesos cognitivos complejos como el aprendizaje, la memoria y la toma de decisiones (Splittgerber, 2024; Wolff *et al.,* 2021). A través de la recopilación y el procesamiento de datos sensoriales diversos, estos núcleos contribuyen a la formación de pensamientos, recuerdos y estrategias complejas, lo que destaca la importancia del tálamo en las funciones cognitivas superiores. Los núcleos de asociación incluyen, pero no se limitan (Augustine *et al.,* 2023; Kandel *et al.*, 2021), al núcleo lateral dorsal (LD, que participa en la integración de la información sensorial y emocional), el núcleo lateral posterior (LP, que colabora en la integración sensorial y en la interacción con el córtex parietal, fundamental para el procesamiento espacial y la percepción), el núcleo pulvinar (el más grande estos y determinante en la integración de información visual y en la atención) y el núcleo medial dorsal (MD, que se relaciona estrechamente con el córtex prefrontal y es crucial para la realización de funciones ejecutivas como el razonamiento, la planificación y la toma de decisiones).

Estos núcleos no sólo transmiten información sensorial hacia áreas específicas del córtex, también modulan esta información y establecen una integración sensorial compleja que permite respuestas adaptativas sofisticadas. La capacidad del tálamo para coordinar y procesar información de múltiples fuentes sensoriales se destaca en la orquestación del comportamiento humano. A pesar de que la clasificación y comprensión de los núcleos talámicos ha avanzado, la nomenclatura sigue siendo compleja y el entendimiento completo de sus conexiones y funciones específicas continúa siendo un campo activo de investigación. Lo que es indudable es la destacada intervención del tálamo en la orquestación de la experiencia sensorial, la coordinación motora y la regulación de estados conscientes, así como en la integración cerebral y en la mediación de la experiencia consciente y la cognición.

Cuando el tálamo se daña o lesiona, pueden surgir una variedad de efectos que dependen de la extensión y localización de la lesión en su interior. Al actuar como una estación de procesamiento inicial y relevo central para casi todas las informaciones sensoriales que se dirigen al cerebro, su daño puede tener impactos significativos en la percepción sensorial y en los procesos cognitivos. Algunas consecuencias que pueden producirse incluyen deficiencias en la percepción sensorial de vista, oído y tacto, así como del dolor, que pueden manifestarse como entumecimiento, parestesias (sensaciones anormales sin razón aparente, como el hormigueo) o incluso dolor intenso y desproporcionado, como en el síndrome de Déjerine-Roussy (Nittala *et al.,* 2023). Un accidente cerebrovascular talámico puede producirse por este síndrome, cuyos síntomas incluyen dolor severo, pérdida de sensibilidad en ciertas partes del cuerpo y debilidad muscular. Dado que el tálamo tiene conexiones con los núcleos (ganglios) de la base y el cerebelo, que son áreas involucradas en la regulación del movimiento, las lesiones talámicas pueden provocar ataxia (dificultad para coordinar movimientos) o temblores.

Además, las lesiones talámicas pueden causar amnesia, dificultades en el aprendizaje y la memoria, así como cambios en la personalidad y el comportamiento debidos a la interrupción de las vías que conectan el tálamo con el córtex cerebral. El daño talámico incluso puede afectar la regulación del ciclo sueño-vigilia, llevando a insomnio o somnolencia excesiva. Así, el tálamo desempeña roles cruciales en la integración sensorial, la cognición, la emoción y el control motor. Su lesión puede tener efectos profundos y variados que afectan significativamente la calidad de vida.

Subtálamo

El subtálamo hace parte de una pequeña región situada en el diencéfalo, formando parte integral en su conectividad con los núcleos de la base. Esta región es fundamental en la coordinación y modulación del movimiento corporal, pues funciona como regulador de actividades motoras y respuestas motrices. La importancia del subtálamo radica en su rica red de conexiones con otras partes del cerebro, como el tálamo, el córtex cerebral, y el cerebelo. Esto le permite influir significativamente en la planificación, ejecución y ajuste fino del movimiento, además de la integración de información sensorial y motora que favorece la coordinación de respuestas comportamentales complejas.

El subtálamo, en un sistema funcional normal, ayuda a controlar y modular los movimientos (Hasegawa *et al.,* 2022; Soh *et al.,* 2024), por lo que su lesión puede llevar a una alteración de estas funciones. Sin embargo, también está implicado en la regulación de diversas funciones cognitivas y emocionales (Bratec *et al.,* 2017; Cosenza, 2018), sugiriendo su participación en procesos más amplios que afectan el comportamiento. Alteraciones en esta estructura pueden conducir a trastornos del movimiento y potencialmente, afectar aspectos de la cognición y la emoción, lo que subraya su relevancia en la neurobiología del comportamiento humano, debido a su

conectividad con el córtex cerebral e interacción con los núcleos de la base. Una de las consecuencias más documentadas de la lesión en el subtálamo es su implicación en el desarrollo de trastornos como la enfermedad de Parkinson. Las lesiones específicas en el subtálamo pueden resultar en síntomas como disquinesias (movimientos involuntarios), que pueden variar en severidad (como en la Corea, patología distintiva en las lesiones del subtálamo). Las investigaciones sobre esta región diencefálica (Cordeiro *et al.*, 2014; Pelloux & Baunez, 2017; Uslaner & Robinson, 2006) han demostrado que incluso pequeñas lesiones restringidas a una parte del núcleo subtalámico son suficientes para inducir tales efectos adversos. Además, debido a las conexiones extensas del subtálamo con otras partes del cerebro, las lesiones en esta área pueden afectar funciones cognitivas y emocionales, aunque la investigación sobre estos aspectos es menos concluyente.

La comprensión del subtálamo y su función en el comportamiento humano ofrece perspectivas valiosas para el estudio de la biología del comportamiento, a través de suministrar claves para entender cómo se coordinan las respuestas motrices y se integran con procesos cognitivos y emocionales en el cerebro.

Epitálamo

El epitálamo es una región del cerebro situada en la parte superior del tálamo, dentro del diencéfalo. Es una estructura intrincada que juega un papel clave en la orquestación de diversas funciones cerebrales al enlazar las áreas límbicas, responsables de las emociones y el comportamiento, con otras regiones críticas del cerebro. Este papel central facilita la regulación de procesos emocionales, el ciclo sueño-vigilia y funciones endocrinas, impactando directamente en nuestro bienestar y equilibrio fisiológico. Los componentes principales del epitálamo son las habénulas (medial y lateral), el cuerpo pineal (o glándula pineal) y la estría medular.

En este sentido, la función del epitálamo es compleja, puesto que está implicado en la regulación de emociones (Chan, 2018; Di *et al.,* 2017), el procesamiento de la información sensorial y motora (Breedlove, 2023), y el mantenimiento del equilibrio homeostático (Snell, 2010). Por ejemplo, las conexiones de la habénula con el tálamo y el mesencéfalo facilitan la modulación de la actividad dopaminérgica y serotoninérgica, afectando así a la motivación, el estado de ánimo y la toma de decisiones. Esto hace del epitálamo una región de interés para el estudio de la psicopatología y los trastornos del comportamiento.

Por un lado, las habénulas son un conjunto de núcleos pequeños que tienen un papel fundamental en la regulación de los sistemas de neurotransmisión monoaminérgicos, como la dopamina, serotonina y norepinefrina (Ables *et al.,* 2023; Germann *et al.,* 2021). La habénula incide en la modulación de la respuesta emocional, el aprendizaje, la percepción del dolor y la aversión. Actúa también como un mediador crítico en el procesamiento de recompensas y castigos, al ajustar las respuestas comportamentales en consecuencia. En su integración con las áreas límbicas, la actividad de las habénulas favorece la integración social, por lo que lesiones en estas llevarían al individuo al aislamiento y la manifestación patológica de los procesos que modula a nivel emocional y cognitivo, como es evidenciado en pacientes con depresión o esquizofrenia.

La glándula pineal, por su parte, es conocida principalmente por su papel en la secreción de melatonina con células secretoras llamadas pinealocito (Artime-Naveda *et al.,* 2023; Bharti *et al.,* 2023), que regula los ritmos circadianos y el ciclo sueño-vigilia. Su actividad se ajusta en respuesta a la información lumínica recibida a través del sistema visual (proveniente del núcleo supraquiasmático del hipotálamo), al sincronizar nuestro reloj biológico interno con el ciclo día-noche del ambiente externo. Esto es esencial para la regulación de los patrones de sueño, e

involucra también a otros ritmos biológicos y procesos endocrinos. En cuanto a la estría medular, es un haz de fibras que establece conexiones entre la habénula y otras regiones cerebrales y está relacionado con la integración sensorial y emocional (Nguyen *et al.,* 2016; Splittgerber, 2024), ya que establece una interacción efectiva entre el procesamiento de la información sensorial y las respuestas emocionales. Este mecanismo de conexión facilita la coordinación entre los estímulos ambientales y las respuestas comportamentales apropiadas.

La integración de estos componentes dentro del epitálamo resulta en una regulación fina de las respuestas emocionales, el aprendizaje, el comportamiento motivacional, el mantenimiento de los ritmos biológicos y la mediación en los procesos de recompensa y aversión. Estas características lo constituyen como estructura cerebral necesaria para la comprensión de la biología del comportamiento humano. Entender cómo estas estructuras interactúan y funcionan puede ofrecer hallazgos significativos para el estudio de desórdenes relacionados con alteraciones en la regulación emocional, trastornos del sueño y disfunciones endocrinas.

Hipotálamo

El hipotálamo es una región diencefálica ubicada en la base del cerebro, debajo del tálamo, que juega un papel crucial en la regulación de numerosas funciones fisiológicas y comportamentales esenciales. Debido a su capacidad para actuar como un enlace entre el sistema endocrino y el sistema nervioso, supervisa funciones vitales como la temperatura corporal, el hambre, la sed, el sueño, el estado de ánimo, el deseo sexual y los ritmos circadianos. Así, el hipotálamo es la pieza fundamental para regular la homeóstasis del organismo; esta refiere al proceso mediante el cual los organismos mantienen un estado interno estable y constante, a pesar de los cambios en su

entorno externo. Este equilibrio interno permite a los organismos funcionar una supervivencia óptima.

Los sistemas de homeóstasis regulan diversas variables fisiológicas, como la temperatura corporal, el pH de la sangre, el equilibrio hídrico, los niveles de glucosa y la concentración de iones, entre otros. La regulación se logra a través de mecanismos de retroalimentación, principalmente negativos (Kandel *et al.,* 2021; Purves *et al.,* 2018), donde cualquier desviación de un estado ideal desencadena una respuesta que busca restaurar el equilibrio. Por ejemplo, si la temperatura corporal aumenta por encima de lo normal, el cuerpo puede iniciar la sudoración para enfriarse y volver a su rango óptimo. El hipotálamo es vital en esta regulación homeostática, como el centro de control que recibe señales sobre el estado interno del cuerpo y envía comandos, directos e indirectos a diferentes sistemas, para ajustar las funciones corporales según sea necesario. Así, su actividad mediante la regulación homeostática es indiscutible para la salud y la supervivencia, ya que permite a los organismos adaptarse a las condiciones cambiantes y mantener la funcionalidad de sus sistemas vitales.

Entre las principales funciones del hipotálamo se encuentra la regulación hormonal, la cual controla por medio de la glándula hipófisis, relacionada con procesos como el crecimiento, el metabolismo y la reproducción, entre otros. También regula la sensación de hambre y saciedad, así como la metabolización de grasas y azúcares, estrechamente vinculada con la nutrición y el peso corporal. Participa además en la coordinación de los ritmos circadianos, a través de señales concordantes con los cambios lumínicos captados por el núcleo supraquiasmático; esto interviene en la producción de melatonina por parte de la glándula pineal. De igual manera, está implicado en las respuestas emocionales y el comportamiento sexual, debido a su estrecha interacción con el

sistema límbico. Gracias a su extensa conectividad con múltiples regiones del encéfalo, el hipotálamo actúa como un centro integrador y regulador clave del sistema endocrino y del sistema nervioso autónomo (Augustine *et al.*, 2023). A este último lo supervisa y regula por medio de sus conexiones con la formación reticular, que inciden en la respuesta de «lucha o huida» y funciones como la digestión y la respiración, entre muchas otras. Mediante esta interconexión, el hipotálamo modula el metabolismo y la actividad de órganos periféricos, y además coordina de manera precisa las respuestas fisiológicas, conductuales y homeostáticas del organismo, para que el cuerpo se adapte dinámicamente a cambios internos y externos.

El hipotálamo se divide típicamente en tres regiones principales, basadas en su ubicación (Cosenza, 2018): la región anterior (o preóptica, involucrada en la regulación de la temperatura, la sed y el control de la liberación de hormonas relacionadas con la reproducción), la región media (contiene los núcleos lateral y ventromedial, relacionados con la saciedad y el control del apetito, y el núcleo arcuato, partícipe en la regulación del hambre y la interfaz con el sistema endocrino) y la región posterior (que aporta en la regulación de la temperatura corporal y la actividad del sistema nervioso autónomo).

Los núcleos de la región anterior incluyen al preóptico, supraquiasmático, supraóptico y paraventricular. Mientras que en la región media se sitúan el ventromedial, dorsomedial, arcuato y el área hipotalámica lateral. En la región posterior se ubican el núcleo mamilar y el núcleo posterior del hipotálamo (Splittgerber, 2018). Cada uno cumple tareas involucradas con la regulación de procesos fisiológicos críticos. La conectividad entre estos núcleos y otras áreas del cerebro y el sistema endocrino facilita una coordinación compleja que permite al cuerpo respuestas adaptativas a los

cambios internos y externos. Por medio de estos grupos neuronales (núcleos), los circuitos del hipotálamo abarcan tanto conexiones aferentes (entrantes) como eferentes (salientes), que facilitan recibir información desde y enviar señales hacia distintas partes del cerebro y del cuerpo.

El hipotálamo recibe información sensorial de las áreas límbicas, incluyendo el hipocampo (Bang *et al.,* 2022) y la amígdala (Li *et al.,* 2023), lo que le permite responder a estímulos emocionales y ambientales. También recibe señales del sistema nervioso central y periférico sobre el estado interno del cuerpo, como los niveles de energía, la temperatura y la concentración de solutos en la sangre, a la vez que envía señales a la glándula hipófisis (Augustine *et al.,* 2023; Devesa & Devesa, 2023) a través del sistema porta-hipofisario, y regula la liberación de hormonas que afectan casi todos los aspectos de la homeostasis y la función orgánica. También se comunica con el sistema nervioso autónomo para influir en las respuestas fisiológicas como la presión arterial, la frecuencia cardíaca y la digestión. La conectividad del hipotálamo lo establece como un integrador crítico de las señales internas y externas que mantiene la homeostasis y coordina las respuestas adaptativas a los cambios ambientales y emocionales.

Es evidente la importancia del hipotálamo en la comprensión de la biología del comportamiento humano, debido a su influencia en las emociones y en la toma de decisiones. Como regulador del estrés, el placer y la aversión afecta directamente el comportamiento y las decisiones individuales. Además, las disfunciones hipotalámicas están asociadas con obesidad, trastornos del sueño, depresión y ansiedad, lo que evidencia su relación con las psicopatologías. El estudio del hipotálamo y su interacción con otras áreas del cerebro ofrece claridad sobre los fundamentos biológicos del comportamiento humano como la gestión de nuestras emociones, la respuesta al entorno y el mantenimiento de nuestro bienestar

físico. Así, su influencia en la regulación del comportamiento y las funciones fisiológicas es ampliamente reconocida en las neurociencias y la psicología.

El diencéfalo, con sus estructuras constituyentes (el tálamo, el hipotálamo, el epitálamo y el subtálamo), es un componente primordial en la integración de funciones sensoriales, motoras y endocrinas, así como en la regulación de comportamientos esenciales para la supervivencia y el bienestar. Estas estructuras trabajan en conjunto para mantener el equilibrio interno del organismo frente a un ambiente externo en constante cambio mediante una respuesta adaptativa compleja, que abarca desde la regulación térmica hasta el comportamiento social y reproductivo. Además, el diencéfalo ejerce una influencia significativa sobre las áreas límbicas, relacionándose estrechamente con la regulación de las emociones y el procesamiento de memorias, lo que lo convierte en objeto de estudio al hablar de biología del comportamiento.

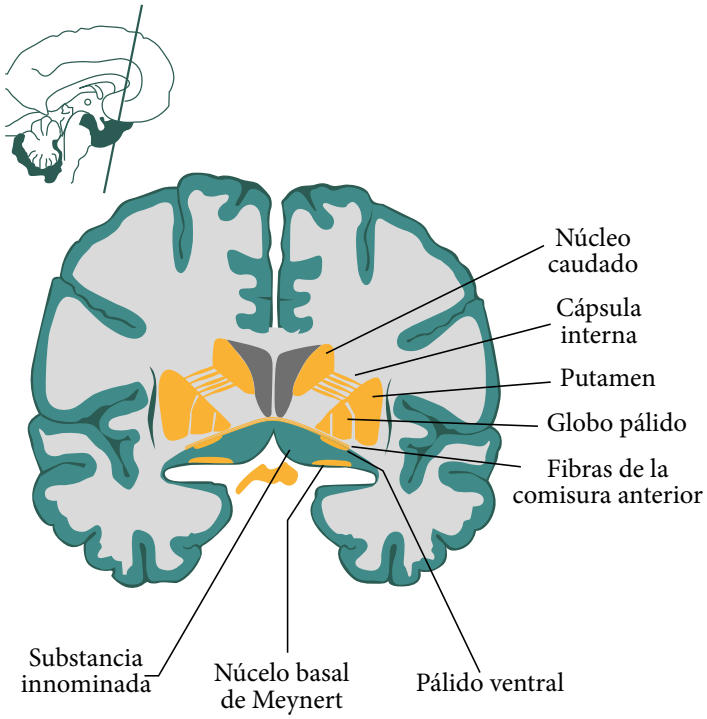
La comprensión profunda del diencéfalo y sus funciones es fundamental para las neurociencias y la psicología, puesto que ofrece perspectivas valiosas para la medicina, especialmente en la identificación y tratamiento de trastornos neurológicos y psiquiátricos. A medida que avanzamos en nuestro entendimiento sobre esta región del cerebro, nos acercamos un paso más a desentrañar los misterios del comportamiento humano y la cognición.

Núcleos de la base del cerebro

Los núcleos de la base, históricamente conocidos como ganglios basales, constituyen un conjunto de estructuras subcorticales en el cerebro, esenciales en la regulación del control motor, así como en aspectos de la función cognitiva y emocional. Estas estructuras son cruciales para la iniciación y la modulación de movimientos (Rocha *et al.,* 2023; Splittgerber, 2024), ya que tienen incidencia activa en la planificación motora, la toma de decisiones y la formación de hábitos y patrones de comportamiento. Los principales componentes de los núcleos de la base incluyen el caudado, el putamen y el globo pálido, que conforman el cuerpo estriado (Cosenza, 2018; Snell, 2010); además, se cuentan el núcleo accumbens, la sustancia negra y el núcleo subtalámico, e incluso el núcleo amigdaloide o amígdala cerebral, a ser abordada entre las áreas límbicas. Al respecto, es necesario aclarar que muchos autores incluyen la sustancia negra y el subtálamo (como fue referido) entre los núcleos de la base, porque tienen una íntima relación autonómica y funcional con el cuerpo estriado; sin embargo, esas estructuras se sitúan en el mesencéfalo y diencéfalo respectivamente, y no son del todo estructuras localizadas en la base del cerebro [Figura 19]. También es importante destacar que el caudado y el putamen, aunque distintos anatómicamente, funcionan a menudo de manera integrada, siendo referidos colectivamente como el neoestriado, o estriado dorsal.

Entre estos núcleos también es preciso incluir al claustro (o claustrum), que participa en el procesamiento de informaciones multisensoriales (Borra *et al.,* 2024; Sarter *et al.*, 2021; Shelton *et al.,* 2024) y es clave en la percepción consciente de los objetos y que, a pesar de despertar interés creciente, es una región bastante desconocida, así como a la sustancia innominada y al núcleo basal de Meynert (NBM). Aunque no es tan estudiada o discutida como

Figura 19
Núcelos de la base.



Nota. Ilustración de la organización anatómica de los núcleos basales (adaptado de: Cosenza, 2018). Se identifican el núcleo caudado, el putamen, el globo pálido (con sus segmentos interno y externo), la sustancia innominada, el núcleo basal de Meynert (colinérgico), el pálido ventral y la cápsula interna. Estas estructuras forman circuitos de retroalimentación córtico-subcorticales críticos para la iniciación, modulación y secuenciación del movimiento voluntario, así como para funciones cognitivas y emocionales.

otras partes de los núcleos de la base, como el cuerpo estriado o el globo pálido, la sustancia innominada juega un papel importante en varias funciones del cerebro. Esta área contiene una parte del núcleo basal de Meynert, que es conocido por su densa población de neuronas colinérgicas (Jiao *et al.*, 2024; Lozovaya *et al.*, 2024), es decir, neuronas que liberan el neurotransmisor acetilcolina. Estas neuronas colinérgicas son fundamentales para muchas funciones

del cerebro, incluyendo el aprendizaje, la atención, la memoria y la regulación de la actividad en el córtex cerebral.

Las neuronas colinérgicas del NBM se proyectan hacia el córtex cerebral y el hipocampo como parte de la modulación de la actividad cortical y la plasticidad hipocampal. Estas proyecciones son esenciales para el mantenimiento de estados cognitivos adecuados, puesto que hacen posible el procesamiento sensorial, la toma de decisiones y la formación de memorias. La pérdida de aferencias colinérgicas hacia el hipocampo se ha asociado con déficits en la memoria a corto plazo, lo que demuestra la relevancia de estas conexiones en la consolidación y recuperación de información. La sustancia innominada y su núcleo basal de Meynert son centrales en múltiples procesos cognitivos como la atención, la memoria y la integración sensorial (Chen *et al.,* 2023; Shafiee *et al.,* 2024).

Con relación a lo anterior, la sustancia innominada que alberga al NBM ha sido objeto de algunos estudios desde las décadas de 1980 y 1990. Entre ellos cabe destacar los trabajos de Marsel Mesulam y su equipo de investigación en Estados Unidos, que dieron origen a la hipótesis colinérgica de la enfermedad de Alzheimer (EA). Esta propone que la degeneración de las neuronas colinérgicas del NBM y la consiguiente pérdida de inervación cortical constituyen un evento patogénico temprano, asociado al deterioro cognitivo característico de esta enfermedad (Mesulam *et al.,* 1983; Mesulam, 2013). En la EA, la degeneración de las neuronas colinérgicas de este núcleo basal es uno de los principales mecanismos responsables del deterioro cognitivo, puesto que afecta especialmente la memoria a corto plazo y la capacidad de aprendizaje. Esta perspectiva ha sido fundamental para comprender la patogénesis del Alzheimer y ha orientado el desarrollo de terapias basadas en inhibidores de la colinesterasa.

En el contexto de los núcleos de la base, la sustancia innominada participa en redes neuronales complejas que regulan el movimiento y las respuestas comportamentales. Aunque su función precisa dentro de este sistema no se comprende completamente, se postula que colabora con otras regiones de los núcleos de la base para modular la actividad motora y las funciones cognitivas, con lo que aporta a los déficits observados en trastornos como la enfermedad de Parkinson (EP), donde la disfunción dopaminérgica es primaria pero la afectación colinérgica puede agravar los déficits cognitivos en fases avanzadas. En la EP, el déficit primario se encuentra en las neuronas dopaminérgicas de la sustancia negra, lo que origina los síntomas motores característicos. Sin embargo, en fases avanzadas se evidencia también una alteración colinérgica secundaria que contribuye a déficits cognitivos, como problemas de atención y alteraciones de la memoria, aunque en este caso la disfunción colinérgica no es el mecanismo inicial principal. Estos hallazgos permiten entender que, mientras que la EA se caracteriza por un deterioro cognitivo colinérgico primario, en la EP la disfunción colinérgica coexiste con la dopaminérgica, y modula la severidad y progresión de los déficits cognitivos observados en los pacientes. Pese a su relevancia en la neurobiología del aprendizaje, la memoria y la regulación motora, la investigación sobre el NBM continúa siendo un desafío debido a su ubicación profunda y a su interconexión con múltiples regiones cerebrales, lo que dificulta determinar con exactitud sus funciones específicas y su papel en la fisiopatología de distintos trastornos neurodegenerativos.

Ha sido demostrado que las estructuras de los núcleos de la base están interconectadas entre sí y con otras partes del encéfalo, incluido el córtex cerebral, en forma de circuitos que procesan información relacionada con diferentes aspectos del comportamiento y la función motora. A través de estos circuitos, los núcleos de la base influyen en la modulación de los movimientos, la expresión emocional, y la

ejecución de patrones de comportamiento complejos, razón por la que su estudio es necesario dentro de la biología del comportamiento.

Cuerpo estriado

El cuerpo estriado es una estructura clave dentro de los núcleos de la base del cerebro e interviene en la coordinación de movimientos voluntarios, así como en varios procesos cognitivos y emocionales. Está compuesto por tres estructuras: el núcleo caudado, el putamen y el globo pálido, cada uno con funciones específicas pero interconectados para complementar una amplia gama de procesos neurológicos. La unión del núcleo caudado y el putamen forma el estriado dorsal, mientras que el núcleo accumbens y el tubérculo olfatorio constituyen el estriado ventral. Esta división funcional refleja diferencias en las conexiones y funciones neuronales. Cabe resaltar que el cuerpo estriado recibe aferencias de casi todo el córtex cerebral, procesa esta información a través de sus eferencias al globo pálido, y otros componentes de los núcleos de la base, modula la actividad motora, cognitiva y emocional.

El núcleo caudado está involucrado en la integración de señales para la planificación y ejecución de movimientos, al facilitar la coordinación entre la intención de movimiento y su realización física. Además, interviene en funciones cognitivas superiores, como el aprendizaje, la memoria (Nakagawa *et al.,* 2023) y en particular en la formación de hábitos, debido a su capacidad para procesar y almacenar información relacionada con patrones de comportamiento que, con el tiempo, se vuelven automáticos o habituales. Por su parte, el putamen actúa en conjunto con el núcleo caudado para influir en el control y la regulación motrices (Peng & Wang, 2024), necesarias para la suavidad y precisión de los movimientos voluntarios. El putamen también está implicado en el aprendizaje motor, la adquisición de habilidades de este tipo y la adaptación de movimientos ante cambios en el entorno o en

la tarea (An *et al.,* 2024; Kandel *et al.,* 2021). Por su parte, el globo pálido se divide en partes interna y externa, y es fundamental en el circuito motor principal de los núcleos de la base. Funciona principalmente como una estación de retransmisión que modula y afina las señales motoras que fluyen desde el cuerpo estriado hacia el tálamo y de vuelta al córtex cerebral (Giossi *et al.,* 2024; Splittgerber, 2018). Este proceso permite la ejecución fluida de movimientos y la inhibición de aquellos no deseados, para realizar acciones de manera controlada y precisa.

De otro lado, la actividad conjunta entre el putamen y el globo pálido se integra en el denominado núcleo lentiforme. Este término anatómico hace referencia a la forma de lente que adoptan el putamen y el globo pálido al observarlos en un corte coronal del cerebro humano, ya que estas estructuras se encuentran contiguas y delimitan visualmente la figura que da nombre a esta unidad. En términos funcionales, el putamen participa en la modulación del movimiento voluntario, al recibir aferencias corticales y proyectando hacia otras regiones de los núcleos de la base, mientras que el globo pálido actúa como un centro de salida de estas señales hacia el tálamo y el córtex motor. Por lo tanto, aunque el término «núcleo lentiforme» describe únicamente la morfología, las dos estructuras forman parte de redes neuronales complejas que regulan la actividad motora, la coordinación y aspectos del aprendizaje procedimental, al integrar información sensorial y motora para la ejecución precisa de movimientos.

El núcleo lentiforme puede influir en ciertas funciones cognitivas (Kowalczyk-Grębska *et al.,* 2021; Purves *et al.,* 2018), a través de sus interacciones con otras estructuras de los núcleos de la base, el tálamo y el córtex cerebral, y contribuye a la ejecución fluida y ajustada de movimientos corporales. La importancia funcional de estos núcleos es patente en diversos síndromes neurológicos como

la enfermedad de Parkinson, donde la degeneración dopaminérgica altera los circuitos de los núcleos de la base generando bradicinesia, rigidez y temblor, así como déficits cognitivos y emocionales. De manera similar, en el síndrome de Huntington la degeneración progresiva de las neuronas del putamen y el núcleo caudado provoca movimientos involuntarios, dificultades en la planificación motora y alteraciones ejecutivas (Alexander *et al.,* 1986; Graybiel, 2008), subrayando cómo la disfunción de estos núcleos afecta simultáneamente movimiento, cognición y conducta.

Todas estas estructuras trabajan de manera integrada dentro de los circuitos de los núcleos de la base, no sólo para facilitar el movimiento, sino para modular una amplia variedad de procesos cognitivos y comportamentales. La interacción entre el núcleo caudado, el putamen y el globo pálido demuestra la complejidad de los mecanismos neuronales que subyacen al control motor, la formación de hábitos y el aprendizaje motor, y destaca la relevancia de estos núcleos en la función cerebral global. Su estructura compleja y la conectividad con otras regiones del cerebro, como el córtex prefrontal y el tálamo, permiten la integración de funciones motoras, cognitivas y emocionales, esenciales para la ejecución fluida de comportamientos y la adaptación a nuevos aprendizajes y entornos.

Integración de vías en el cuerpo estriado

La actividad del cuerpo estriado se realiza específicamente mediante las vías directa e indirecta. Estas vías tienen roles complementarios en la facilitación y la inhibición del movimiento, respectivamente. La *vía directa* comienza en el cuerpo estriado, específicamente en el núcleo caudado y el putamen (Alharbi *et al.,* 2024; Splittgerber, 2024). Utiliza el neurotransmisor GABA (ácido gamma-aminobutírico) como inhibidor principal y la sustancia P. Las neuronas del cuerpo estriado se proyectan directamente al globo pálido interno (GPi) y

a la sustancia negra pars reticulata (SNr). Desde el GPi y la SNr las señales se envían al tálamo, que a su vez proyecta al córtex motor; por esta vía se facilita el movimiento al inhibir el GPi y la SNr, lo que disminuye la inhibición sobre el tálamo y, por lo tanto, facilita la actividad motora. De otro lado, la *vía indirecta*, que también se origina en el cuerpo estriado (Augustine *et al.,* 2023; Nishizawa *et al.,* 2012), emplea el GABA como inhibidor y la encefalina. Por esta vía las neuronas se proyectan al globo pálido externo (GPe), desde allí la señal se dirige al núcleo subtalámico (STN), que envía proyecciones excitatorias al GPi y a la SNr usando glutamato como neurotransmisor. Finalmente, desde el GPi y la SNr, la señal se transmite al tálamo y luego al córtex motor. Por medio de esta vía se inhibe el movimiento al aumentar la actividad inhibidora del GPi y la SNr sobre el tálamo, lo que reduce la actividad motora.

De esta forma, la vía directa y la indirecta trabajan en conjunto para regular finamente la actividad motora. La vía directa actúa como un acelerador para promover el movimiento deseado, mientras que la vía indirecta actúa como un freno para suprimir los movimientos no deseados o excesivos. El equilibrio entre estas vías es esencial para la ejecución suave y coordinada de los movimientos voluntarios. Las disfunciones en estas vías pueden contribuir a trastornos del movimiento, como la enfermedad de Parkinson, donde hay un desequilibrio que resulta en la característica bradicinesia (movimiento lento) y otros síntomas motores.

Otras patologías y núcleos de la base

Como ha sido ampliamente abordado, los núcleos de la base juegan un papel fundamental en la regulación de la función motora, cognitiva y comportamental. Su implicación en trastornos como el Trastorno por Déficit de Atención e Hiperactividad (TDAH), el Trastorno Obsesivo-Compulsivo (TOC) y el Síndrome de Tourette

pone en evidencia su importancia en la modulación de la conducta y el procesamiento cognitivo.

En el TDAH, los núcleos de la base están implicados en la disfunción de los circuitos neuronales que afectan la atención, el control inhibitorio y la actividad motora (Gunaydin & Kreitzer, 2016; Singh, 2018). Esta disfunción podría estar relacionada con alteraciones en los niveles de neurotransmisores, especialmente la dopamina, que afectan la transmisión de señales entre el cuerpo estriado y el córtex prefrontal. Esto puede llevar a la hiperactividad, impulsividad y dificultades de atención características del TDAH. El TOC se ha asociado con una actividad anormal en los circuitos que conectan el córtex orbitofrontal, el núcleo caudado y el tálamo, que forman un circuito cerrado con implicaciones en la gestión de la ansiedad y los comportamientos compulsivos (Breedlove, 2023; Peng *et al.,* 2022). La hiperactividad en estos circuitos puede contribuir a la generación de obsesiones y compulsiones, sugiriendo que los núcleos de la base desempeñan un papel crítico en la patogenia del TOC. Mientras que, el síndrome de Tourette está caracterizado por tics motores y vocales que se cree son resultado de disfunciones en los núcleos de la base (Lamanna *et al.,* 2023; Rae & Critchley, 2022; Yang *et al.,* 2023), particularmente en las vías dopaminérgicas. Las anomalías en los circuitos que involucran el cuerpo estriado pueden llevar a la sobreexcitación o desinhibición de los patrones de movimiento, que da lugar a la manifestación de tics. La modulación anormal de la actividad neuronal en los núcleos de la base puede ser un factor determinante en el desarrollo de este síndrome.

Los núcleos de la base tienen una participación clave en la modulación de procesos cognitivos y comportamentales complejos. Las disfunciones en estas estructuras o en los circuitos neuronales que integra pueden contribuir significativamente a la fisiopatología de trastornos como el TDAH, el TOC y el Síndrome

de Tourette, además de los ya mencionados neurodegenerativos (como Párkinson, Huntington y Alzheimer, entre otros), que afectan la capacidad de una persona para controlar movimientos, comportamientos y procesos de pensamiento. La comprensión de estas conexiones es necesaria para el desarrollo de tratamientos más efectivos para estos trastornos neurológicos.

Córtex cerebral

El córtex cerebral, una vasta y compleja red de neuronas interconectadas, constituye la cúspide de la evolución del cerebro humano y se erige como el epicentro de nuestras funciones cognitivas y comportamentales más sofisticadas. Su estructura intrincada no sólo alberga los procesos responsables de la percepción sensorial, el pensamiento crítico, y la toma de decisiones, sino que también juega un papel crucial en la regulación de nuestras emociones y en la orquestación de nuestro comportamiento social. Al explorar el córtex cerebral, nos adentramos en un territorio donde la biología y el comportamiento se entrelazan de manera inseparable y ofrecen una ventana hacia la comprensión de lo que nos hace eminentemente humanos.

Esta capa externa del cerebro, con sus innumerables giros y surcos, no sólo refleja la complejidad de nuestras interacciones con el mundo que nos rodea, sino que también es el escenario donde se desarrollan nuestras más profundas reflexiones, nuestras obras de arte más conmovedoras, y nuestros descubrimientos científicos más revolucionarios. El estudio del córtex cerebral, por lo tanto, es más que una indagación en los mecanismos subyacentes a nuestras capacidades mentales más elevadas, es también una búsqueda de las raíces biológicas de nuestra esencia como seres pensantes y sociales, posible solo al profundizar en la biología del cerebro y la riqueza de la experiencia humana.

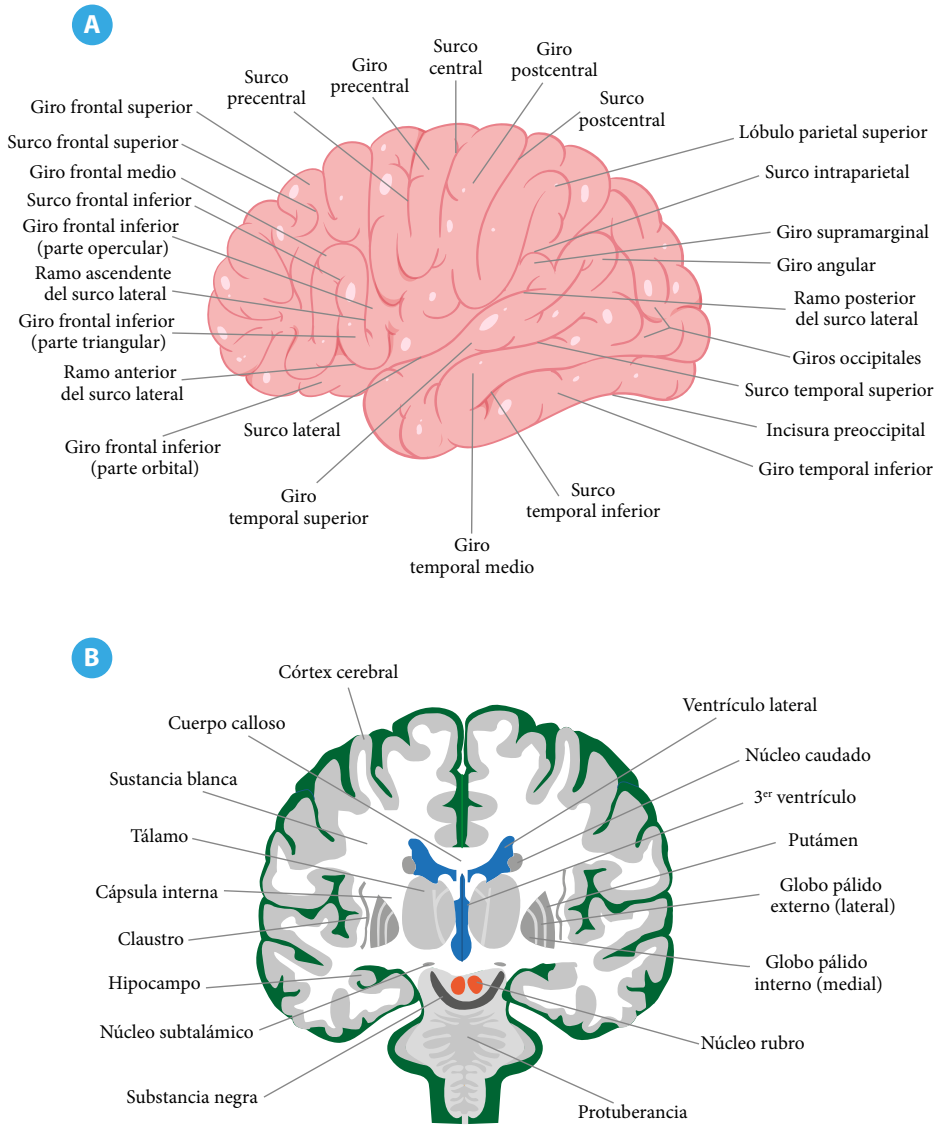
Estructura del córtex

El córtex cerebral es una capa delgada de sustancia gris que cubre los hemisferios cerebrales. Consta de aproximadamente veinte mil millones de neuronas en el cerebro humano (una quinta parte del total de neuronas en el SN), interconectadas a través de una vasta red de sinapsis, lo que facilita una comunicación neuronal compleja y rápida, ocupando cerca de 2000 cm2. Esta porción externa del cerebro es crucial para interpretar los estímulos sensoriales del entorno y permitir respuestas coordinadas y significativas a estos [Figura 20].

La organización laminar del córtex cerebral es fundamental para su función y estructura. Histológicamente, este se organiza en seis capas o láminas distintas (Cosenza, 2018), cada una con características celulares y conexiones sinápticas específicas que contribuyen a su función única dentro del procesamiento cerebral. Esta complejidad estructural es esencial para la segregación funcional y la integración de señales en el cerebro, facilitando las operaciones cognitivas avanzadas que caracterizan al comportamiento humano. Filogenéticamente, el córtex es la región del SN de desarrollo más reciente, habiéndose expandido de manera significativa, sobre todo en los mamíferos, y se divide en dos tipos principales según su estructura y evolución: el alocórtex y el isocórtex; aunque ambos forman parte integral del córtex, sus diferencias radican en su estructura, función y localización.

El alocórtex es una región más antigua evolutivamente y se caracteriza por tener una organización menos compleja que el isocórtex. Consta de menos capas neuronales, generalmente tres o cuatro (Augustine *et al.,* 2023), y se divide en dos subtipos principales, el paleocórtex (implicado principalmente en funciones relacionadas con el olfato, un ejemplo de esta área es el bulbo olfatorio) y el arquicórtex (incluye el hipocampo, una región esencial

Figura 20
Córtex cerebral



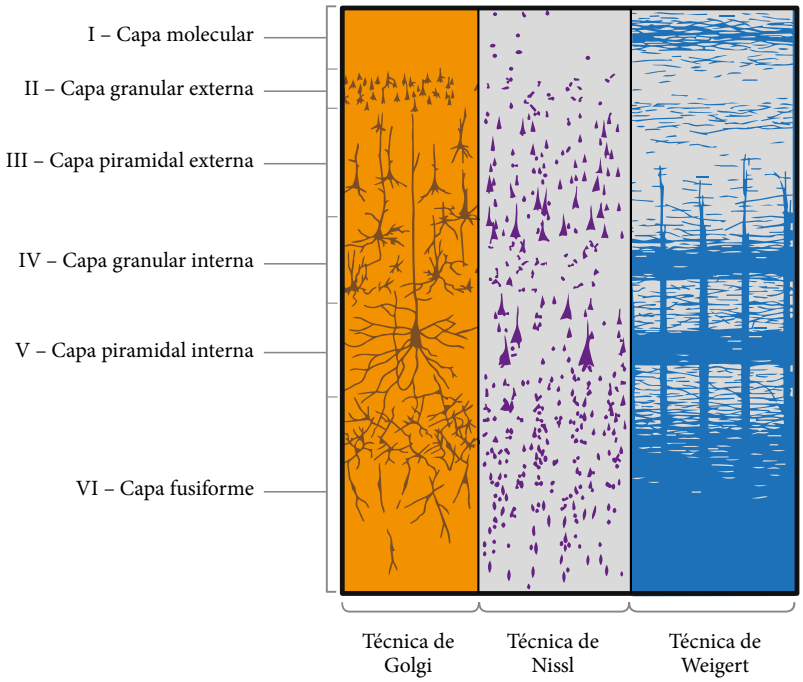
Nota. Representación de la anatomía macroscópica del córtex cerebral (adaptado de: Cosenza, 2018). A: muestra la cara lateral del hemisferio con nomenclatura detallada de giros y surcos frontales, parietales, temporales y occipitales, incluyendo el surco central (de Rolando) y el surco lateral (de Silvio). B: presenta un corte coronal que expone estructuras subcorticales en relación con los ventrículos laterales.

para la formación de la memoria a corto plazo y su consolidación a largo plazo, la navegación espacial y las emociones). Por otro lado, el isocórtex, también conocido como neocórtex, representa la parte más grande y evolutivamente más reciente del córtex cerebral (Splittgerber, 2024). Se distingue por tener seis capas neuronales bien diferenciadas, lo que le confiere una complejidad mayor en términos de estructura y función. El isocórtex es responsable de procesar la información sensorial, el razonamiento, el pensamiento consciente, el lenguaje, el control motor y la toma de decisiones. Engloba la mayoría de las áreas corticales, incluidos los lóbulos frontal, parietal, occipital y temporal. Así, el alocórtex ocupa áreas más restringidas y especializadas del cerebro, mientras que el isocórtex abarca la mayor parte de la superficie cerebral.

Estas diferencias demuestran la diversidad funcional y estructural del cerebro humano, y a su vez reflejan la complejidad de sus capacidades cognitivas y comportamentales. En la mayor parte del córtex las seis capas pueden ser vistas en el microscopio [Figura 21], mientras que en otras algunas son difusas o integradas. En cualquier caso, las capas han sido denominadas de acuerdo con el tipo de células que predominan, y desempeñan roles específicos en el procesamiento y la transmisión de la información.

Capa I (molecular o plexiforme): esta capa es esencialmente una zona de integración y modulación, compuesta en gran parte por axones y dendritas extendidas de neuronas de capas inferiores. Facilita la comunicación horizontal entre diferentes regiones corticales y permite la modulación sináptica y la integración de las señales. Actúa como una especie de «interfaz» para las señales que entran y salen del córtex.

Figura 21
Capas del córtex cerebral.



Nota. Diagrama citoarquitectónico del córtex cerebral isocortical (neocórtex) con sus seis capas, ilustradas mediante tres técnicas histológicas clásicas: Golgi (morfología neuronal completa), Nissl (cuerpos celulares) y Weigert (fibras mielinizadas). Organización laminar y variaciones citoarquitectónicas regionales del córtex (adaptado de: Cosenza, 2018).

Capa II (granular externa): las neuronas granulares pequeñas y densamente agrupadas de esta capa son claves para el procesamiento local de la información. Sirven como un importante centro de recepción para las señales provenientes de otras áreas del córtex y facilitan el procesamiento inicial antes de transmitir la información a capas más profundas para un análisis más detallado.

Capa III (piramidal externa): constituida por neuronas piramidales de tamaño medio, la capa III es vital para la comunicación entre regiones corticales. Sus neuronas envían proyecciones axónicas tanto a otras áreas corticales del mismo hemisferio como al hemisferio contralateral, formando parte esencial del cuerpo calloso, y establecen un puente funcional que integra la información entre regiones corticales distantes. Esta conectividad es fundamental para procesos cognitivos complejos como la percepción, la atención y la memoria de trabajo, así como tiene relevancia clínica, ya que alteraciones en estas proyecciones pueden contribuir a déficits de integración intra e interhemisférica observados en trastornos neurológicos y psiquiátricos.

Capa IV (granular interna): esta capa se centra en el procesamiento sensorial inicial, recibiendo aferencias directas de los núcleos talámicos. Es especialmente prominente en áreas sensoriales primarias, donde la información sensorial del entorno es recibida y procesada por primera vez, lo que subraya su papel en la formación de nuestras percepciones sensoriales básicas.

Capa V (piramidal interna): alberga grandes neuronas piramidales y es esencial para el control motor y la generación de respuestas conductuales. Estas neuronas envían proyecciones a varios subcórtex, el tronco encefálico y la médula espinal, jugando un papel crucial en la coordinación de movimientos voluntarios y en la regulación de respuestas a estímulos externos.

Capa VI (multiforme): la capa más profunda contiene una mezcla de diferentes tipos de neuronas, incluyendo las piramidales. Su función primordial es la de enviar retroalimentación a la región talámica, completando así el circuito de comunicación entre el tálamo y el córtex. Esta retroalimentación es fundamental para la

modulación y el ajuste fino de la entrada sensorial, ya que asegura que el procesamiento cortical se ajuste a las demandas cambiantes del entorno y las tareas en curso.

Cada capa del córtex cerebral juega un papel único en el procesamiento de la información, desde la recepción y el análisis inicial de estímulos sensoriales hasta la generación de respuestas coordinadas y adaptativas. Esta organización laminar del córtex facilita la segregación funcional, lo que permite a diferentes regiones especializarse en distintos aspectos del procesamiento cognitivo, como la visión, el oído, el tacto, el movimiento, y funciones más avanzadas como el lenguaje, el razonamiento y la planificación (Breedlove, 2023). Lo anterior demuestra la complejidad y la eficiencia del procesamiento de información en el cerebro humano. Además, la integración de las señales a través de estas capas permite una coordinación y una sinergia eficaz entre estas funciones, subyacente a la cognición avanzada y al comportamiento adaptativo.

En este sentido, el córtex cerebral está compuesto principalmente por sustancia gris, formada por cuerpos celulares neuronales, dendritas, interneuronas y células gliales, y no contiene fibras nerviosas en sí. Estas últimas, responsables de la conexión y comunicación entre diferentes regiones corticales y entre hemisferios, se localizan en la sustancia blanca subyacente. Dicha sustancia incluye fibras de proyección que conectan el córtex con estructuras subcorticales; fibras de asociación, que enlazan áreas corticales dentro de un mismo hemisferio; y fibras comisurales, que conectan regiones homólogas de ambos hemisferios a través del cuerpo calloso u otras comisuras. El córtex cerebral y la sustancia blanca subyacente se consideran en conjunto como el palio, una unidad funcional y anatómica que permite la integración de información sensorial, motora y cognitiva. La disposición de estas fibras en la sustancia

blanca facilita la coordinación de circuitos neuronales complejos, tal como involucra funciones como percepción, aprendizaje, memoria, planificación motora y regulación de comportamientos. A diferencia del córtex cerebeloso, que muestra un patrón de interconexiones celulares bastante uniforme, el córtex cerebral presenta una vasta y compleja variedad de circuitos intracorticales. Estos circuitos son intrincadamente diversos y su funcionamiento detallado aún está bajo investigación y encarna varios misterios. La comprensión de la organización laminar, la conectividad en paralelo y la diversidad celular del córtex cerebral no sólo arroja luz sobre los mecanismos básicos del procesamiento cerebral, también tiene implicaciones para el diagnóstico y tratamiento de trastornos neurológicos y psiquiátricos, donde estas estructuras pueden verse alteradas.

Conexiones y comunicación

Para desempeñar sus funciones, el córtex establece una amplia gama de conexiones aferentes (entrantes) y eferentes (salientes) que facilitan la comunicación con diversas partes del sistema nervioso. *Las conexiones aferentes* hacia el córtex cerebral provienen de múltiples fuentes (Kandel *et al.,* 2021), tanto internas (dentro del cerebro) como externas (fuera del cerebro). La mayoría de las señales sensoriales (excepto las olfativas) se dirigen primero al tálamo y luego se proyectan al córtex para el procesamiento superior. Esto incluye la información visual, auditiva, gustativa y somatosensorial. Entre otras tantas regiones, el cuerpo estriado y las estructuras límbicas, implicados en la planificación y la generación de movimientos -así como en las emociones y la memoria, respectivamente-, también envían información al córtex. Asimismo, existe una significativa comunicación intracortical que permite la integración de información compleja y la realización de funciones cognitivas avanzadas.

Por otra parte, las *conexiones eferentes* del córtex cerebral envían información a diversas regiones del cuerpo para ejecutar respuestas y funciones. El córtex envía información de vuelta al tálamo, completando circuitos de retroalimentación que son esenciales para la modulación y el filtrado de la información sensorial antes de su procesamiento cortical (Purves *et al.,* 2018). De igual forma el córtex motor, especialmente el primario, proyecta directamente al tronco encefálico y la médula espinal para controlar los movimientos voluntarios. El córtex también se comunica con estructuras límbicas, incluyendo el hipocampo y la amígdala (Cosenza, 2018), lo que facilita las funciones relacionadas con la memoria, la emoción y el aprendizaje. De otro lado, aunque indirectamente, el córtex cerebral envía señales al cerebelo a través de intermediarios como el tronco encefálico. El cerebelo desempeña un papel crucial en la coordinación del movimiento y el mantenimiento del equilibrio y la postura, por lo que su comunicación es bidireccional. Es preciso destacar que existen eferencias intracorticales que conectan los córtex sensoriales primarios con los secundarios y terciarios o supramodales. Asimismo, los lóbulos posteriores -parietal, temporal y occipital- transmiten la información sensorial integrada al lóbulo frontal, lo que posibilita la planificación motora y la ejecución de respuestas cognitivas complejas. Esta red de conexiones asegura la integración dinámica entre percepción, acción y funciones cognitivas superiores.

En su funcionalidad, las conexiones aferentes y eferentes del córtex cerebral son cruciales para la integración sensoriomotora, la percepción, el pensamiento, y la regulación de las respuestas emocionales y motoras. Esta compleja red de conexiones permite al córtex cerebral coordinar funciones avanzadas que subyacen a la cognición, el comportamiento, y la interacción con el entorno. Así como en las regiones subcorticales, en el córtex cerebral la actividad neuronal y la comunicación están mediadas principalmente por dos tipos de neurotransmisores, los

excitatorios y los inhibitorios, los cuales desempeñan roles cruciales en la regulación de la actividad cortical y, por ende, en todas las funciones cognitivas, emocionales y motoras.

El principal *neurotransmisor excitatorio* en el SNC es el glutamato. Su liberación en la sinapsis aumenta la probabilidad de que la neurona postsináptica se active (*Gielen,* 2010; Splittgerber, 2018), generando un potencial de acción. El glutamato actúa a través de varios tipos de receptores, incluyendo los receptores NMDA, AMPA y kainato, que se localizan predominantemente en las dendritas y espinas dendríticas de las neuronas piramidales y otras células corticales. Su distribución varía según la capa cortical: los receptores AMPA y NMDA se encuentran abundantemente en las capas II/III y V, donde facilitan la transmisión sináptica excitatoria y la plasticidad neuronal, mientras que los receptores kainato se localizan en menor medida y contribuyen a la modulación fina de la señal. Esta organización permite que las eferencias intracorticales y las conexiones entre lóbulos posteriores y frontales integren la información sensorial y motora, y soporten procesos cognitivos complejos como la percepción, la planificación, la toma de decisiones, los procesos de aprendizaje, la memoria y la formación de circuitos neuronales. Una liberación excesiva de glutamato puede llevar a neurotoxicidad, implicada en varias enfermedades neurodegenerativas.

Por su parte, el GABA (ácido gamma-aminobutírico) es el principal *neurotransmisor inhibitorio* en el SNC. Su función es disminuir la probabilidad de que la neurona postsináptica genere un potencial de acción (Augustine *et al.,* 2023; Zavalin & Lagrange, 2023), lo que tiene un efecto calmante en la actividad neuronal. El GABA actúa principalmente a través de dos tipos de receptores, GABA-A y GABA-B, regulando múltiples funciones cerebrales, como la ansiedad, el sueño y la percepción del dolor. Los receptores GABA-A se localizan predominantemente en las dendritas y

cuerpos celulares de las neuronas corticales, donde median la inhibición rápida a través de la apertura de canales de cloro. Por su parte, los receptores GABA-B se encuentran tanto en dendritas como en terminales axónicas, donde modulan la inhibición de manera más lenta y prolongada mediante segundos mensajeros. Esta distribución permite que el GABA regule la excitabilidad neuronal y mantenga el equilibrio entre la actividad excitatoria e inhibitoria en las diferentes capas y circuitos corticales, asegurando así la integración funcional del córtex cerebral. Un desequilibrio en la actividad del GABA se asocia con trastornos como la epilepsia, la ansiedad y diferentes tipos de insomnio.

Otros neurotransmisores en el córtex cerebral incluyen la acetilcolina (ACh, implicada en la atención, el aprendizaje, la memoria y el despertar. Actúa como un neurotransmisor excitatorio en muchas áreas del cerebro); la dopamina (aunque asociada principalmente con el sistema de recompensa y placer, también tiene funciones importantes en el córtex, donde modula la motivación, el aprendizaje y numerosos procesos cognitivos) y la serotonina (influye en una amplia gama de funciones cerebrales, que incluyen el estado de ánimo, la ansiedad y el procesamiento sensorial; puede tener efectos excitatorios o inhibitorios según del tipo de receptor al que se une).

Del equilibrio entre la actividad excitatoria e inhibitoria mediada por los neurotransmisores, depende el correcto funcionamiento del córtex cerebral y, por ende, la salud cognitiva y emocional. Un desbalance en este sistema puede conducir a diversas patologías neurológicas, muchas de orden psiquiátrico.

Clasificación y organización

La clasificación del córtex cerebral se puede profundizar al observar los distintos criterios utilizados para entender su complejidad estructural y funcional. Esta diversidad en la clasificación refleja la amplia gama de roles que el córtex desempeña en el procesamiento de información sensorial, en la generación de respuestas motoras y en la integración de procesos cognitivos. De esta forma, el córtex se ha clasificado y organizado de diversas formas, según su objeto de estudio. De un lado, basado en aspectos filogenéticos (arquicórtex, paleocórtex y neocórtex, ya mencionados al abordar los detalles del isocórtex y alocórtex en las capas celulares), o en su anatomía (por lóbulos); también basado en su función (sensorial, motor o asociativo), o considerando su citoarquitectura (por áreas según la característica de grupos celulares). Incluso basado en su conectividad (áreas de proyección y de asociación). Además, ha llegado a ser clasificado con base en la funcionalidad y actividad cerebral.

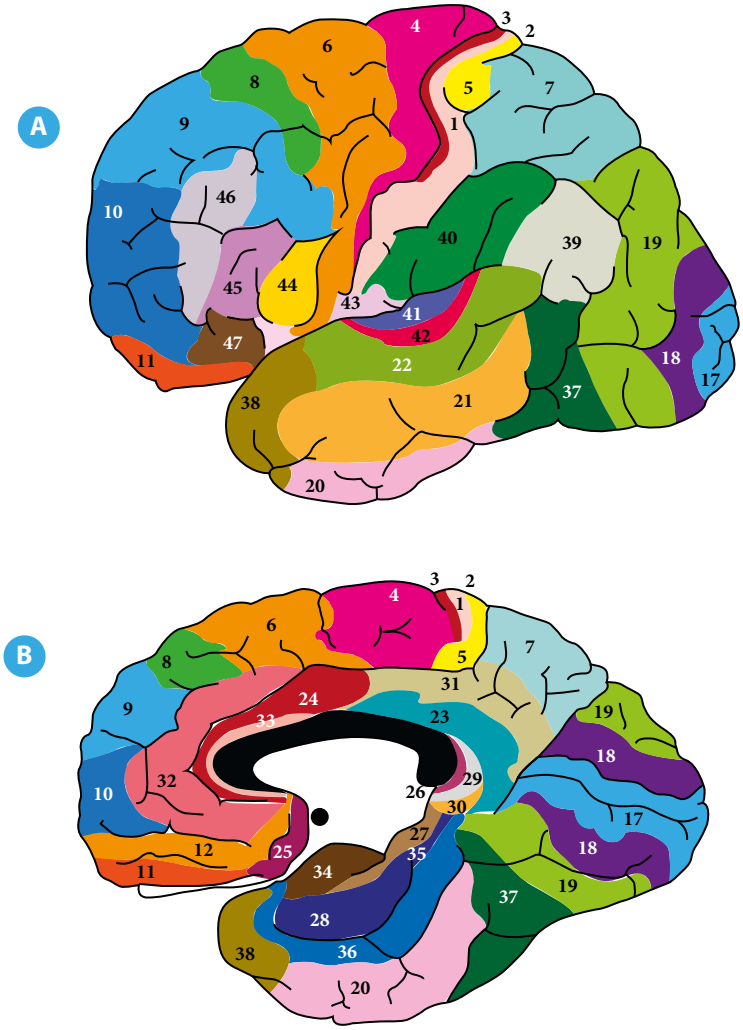
En un abordaje breve, el córtex ha sido dividido anatómicamente en cinco lóbulos (cada uno con su sustancia blanca subyacente en la porción subcortical); cuatro de estos reciben el nombre del hueso del cráneo que los cubre, siendo así los lóbulos frontales, parietales, occipitales y temporales, y un lóbulo interno o profundo: el lóbulo de la ínsula (todos pares). Esta organización permite que córtex y sustancia blanca funcionen como unidades integradas, facilitando la comunicación entre regiones corticales y subcorticales, y sustentando funciones sensoriomotoras, cognitivas y ejecutivas. Por otra parte, y con base en su función, el córtex sensorial incluye áreas especializadas en procesar información sensorial de los sentidos, como el córtex visual, auditivo, somatosensorial, gustativo y olfativo; el córtex motor está encargado de generar y coordinar movimientos voluntarios; y el córtex asociativo corresponde a áreas que integran información de múltiples fuentes sensoriales para funciones cognitivas complejas, como el pensamiento, la memoria y la toma de decisiones.

Tras una observación microscópica de la organización celular y las características histológicas del córtex, la clasificación citoarquitectónica de Brodmann ha identificado 52 áreas con funciones específicas [Figura 22], y la clasificación de Economo y Koskinas, más detallada, también se basa en diferencias histológicas para subdividir el córtex; las áreas de Brodmann 13 a 16 no se incluyen en la figura porque fueron descritas principalmente en primates no humanos y no forman parte del mapa citoarquitectónico clásico de Brodmann para el cerebro humano. Se relacionan con regiones insulares y temporales anteriores, vinculadas con la integración de información viscerosensorial, gustativa, interoceptiva y afectiva. Otras áreas humanas tampoco son visibles por su localización profunda; es el caso del área 52 (parainsular), situada en la profundidad de la fisura lateral, relacionada con la integración sensorial multimodal.

Por último, en este breve recuento, se encuentra la clasificación que parte de la funcionalidad y actividad cerebral basada en estudios de imagen cerebral, como la fMRI, que identifica áreas del cerebro activas durante diferentes tareas cognitivas o sensoriomotoras. Cada una de estas clasificaciones destaca diferentes aspectos de la estructura y función del córtex cerebral, lo que demuestra su complejidad y la diversidad de sus roles en el comportamiento y la cognición humana.

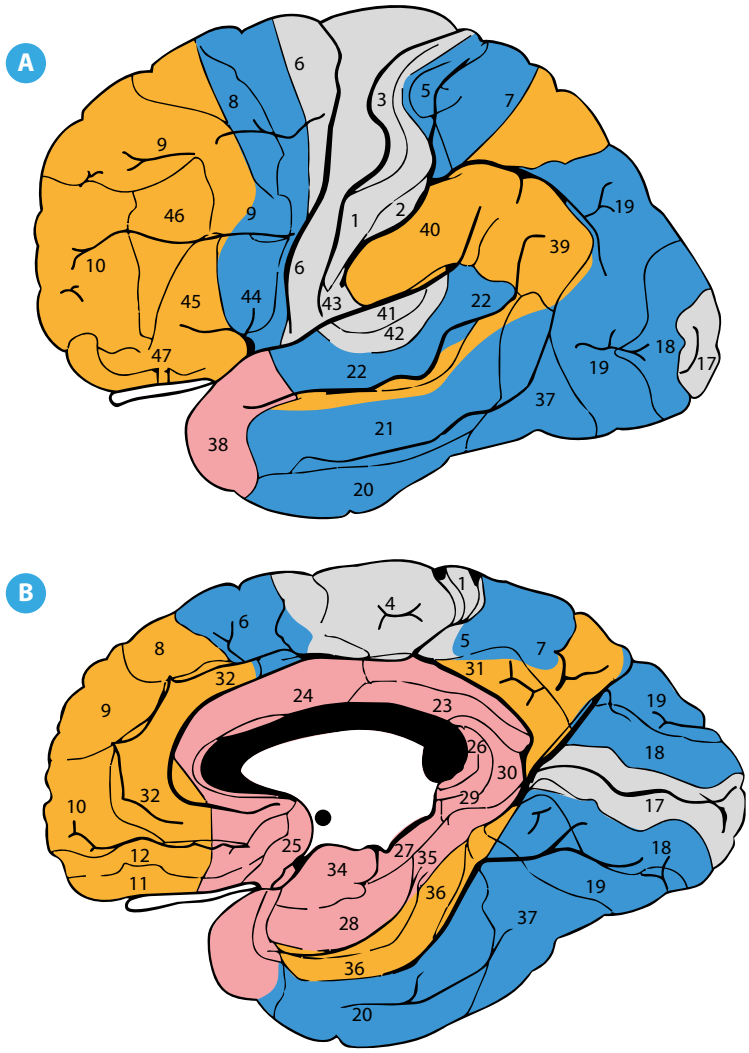
Pese a lo anterior, nos centraremos aquí en la clasificación que parte de la conectividad del córtex (indirectamente integra la clasificación funcional), puesto que favorece el estudio y comprensión del comportamiento asociado a su actividad nerviosa. La clasificación del córtex cerebral basada en la conectividad, que distingue entre áreas de proyección y áreas de asociación, proporciona una comprensión esencial de cómo el cerebro procesa e integra la información para generar comportamientos y funciones cognitivas [Figura 23].

Figura 22
Córtex cerebral división citoarquitectónica.



Nota. Mapas citoarquitectónicos del córtex cerebral según la clasificación de Brodmann, representados en dos paneles: cara lateral (A) y cara medial (B) del hemisferio. Cada área numerada corresponde a una región con características citoarquitectónicas distintivas y funciones específicas (por ej., área 4: motora primaria; área 17: visual primaria; áreas 44–45: lenguaje). Permite vincular la organización microscópica del córtex con su especialización funcional, base de la neuropsicología clínica y la neuronavegación quirúrgica.

Figura 23
Áreas de conectividad del córtex cerebral.



Nota. Mapas de conectividad cortical que representan las áreas de asociación y sus interconexiones en la cara lateral (A) y medial (B) del hemisferio (adaptado de: Cosenza, 2018). La figura integra las áreas prefrontales (9, 10, 46, 47), el córtex cingulado (24, 25, 32, 33), las áreas temporo-parieto-occipitales de asociación (39, 40), las áreas límbicas (28, 34, 35) y el córtex orbitofrontal (11, 12). Esta representación es clave para comprender las redes de conectividad funcional implicadas en cognición, emoción y comportamiento.

Las *áreas de proyección* del córtex cerebral desempeñan roles fundamentales tanto en la recepción de información sensorial como en la ejecución de respuestas motoras (Kandel *et al.,* 2021; Li *et al.,* 2020; Vavladeli *et al.,* 2020). Estas áreas son, de manera más detallada, el córtex visual primario (área 17 de Brodmann) que se ubica en el lóbulo occipital y recibe e interpreta información visual procedente de la retina; es fundamental para la percepción de formas, colores y movimientos. El *córtex auditivo primario* (áreas 41 y 42 de Brodmann), ubicado en el lóbulo temporal, procesa sonidos -incluidos tono e intensidad- que se originan en el órgano sensorial auditivo de la cóclea (conocido tradicionalmente como órgano de Corti), en el oído interno. El *córtex somatosensorial primario* (áreas 1, 2 y 3 de Brodmann) está localizado en el lóbulo parietal y recibe información de los receptores sensoriales de todo el cuerpo, implicado en la percepción del tacto, la presión, el dolor y la temperatura. El *córtex gustativo* se encuentra en el área interna del surco lateral (o ínsula) y procesa los sabores percibidos por las papilas gustativas. El *córtex olfatorio,* si bien el procesamiento primario de los olores comienza en el bulbo olfatorio, ciertas regiones del córtex temporal e ínsula se involucran en la percepción olfatoria avanzada. Por su parte, el *córtex motor primario* (área 4 de Brodmann) se encarga del área de proyección motora primaria; este se ubica en el lóbulo frontal, justo delante del surco central y es crítico para la iniciación de movimientos voluntarios, dado que la fuerza y la dirección del movimiento.

Las áreas de proyección (sensoriales y motoras primarias) no funcionan de manera aislada; interactúan estrechamente entre sí y con otras partes del cerebro para permitir una percepción coordinada y respuestas motoras. Por ejemplo, interacciones entre áreas sensoriales y motoras permiten movimientos coordinados en respuesta a estímulos sensoriales, como retirar la mano rápidamente al tocar algo caliente; en las áreas de asociación se procesa e integra

información de múltiples áreas sensoriales para formar percepciones coherentes, planificar acciones complejas y participar en el aprendizaje y la memoria. La comprensión de estas áreas de proyección y su funcionamiento permiten avanzar en el estudio de cómo el cerebro interpreta el mundo que nos rodea y cómo respondemos a él, al considerar la importancia de estas regiones en la percepción sensorial y la producción de movimiento voluntario.

Las áreas de asociación, por otro lado, son regiones del córtex implicadas en la integración de información de múltiples fuentes sensoriales y en la planificación de respuestas complejas (Erickson & Kayser, 2013; Lefort *et al.,* 2011; Splittgerber, 2018). Estas áreas no están directamente involucradas en la percepción sensorial o en la producción de movimientos específicos, sino que participan en la interpretación, integración y procesamiento de alto nivel de la información sensorial para funciones cognitivas complejas como el pensamiento, el juicio, la memoria, el lenguaje y la conciencia.

Las áreas de asociación se han subdivido en tres grupos: *áreas de asociación sensorial* (también conocidas como unimodales o secundarias), que integran información sensorial de diferentes modalidades para formar una comprensión coherente de nuestro entorno (Breedlove, 2023) y por cada área de proyección sensorial primaria existe, localizada adyacente, un área de asociación con la misma modalidad sensorial (unimodal); *áreas de asociación supramodal* (o terciarias), que involucran los lóbulos prefrontales (vinculados en el razonamiento, la planificación, la toma de decisiones y aspectos de la personalidad, entre otros), la confluencia de los lóbulos temporal, parietal y occipital (conocida como TPO); y las *áreas de asociación límbica,* que juegan un papel clave en las emociones y la memoria (en algunas clasificaciones esas estructuras límbicas hacen parte de las áreas de asociación supramodal). Es importante destacar que los circuitos límbicos no se limitan a redes

neuronales corticales, sino que incluyen estructuras subcorticales clave como la amígdala, el hipocampo y el septo. Estas regiones subcorticales interactúan estrechamente con el córtex, formando circuitos integrados que permiten la regulación de emociones, la memoria, la motivación y la planificación de conductas. Esta conectividad córtico-subcortical refleja cómo la conectividad límbica coordina respuestas cognitivas, afectivas y conductuales de manera dinámica y adaptativa.

La distinción entre áreas de proyección (córtex sensoriales y motores primarios) y de asociación (córtex secundarios y terciarios o supramodales) es crucial para comprender cómo el córtex cerebral logra una integración sofisticada de información que permite la adaptación y la interacción compleja con el mundo. A través de esta organización, el córtex responde a estímulos sensoriales inmediatos y utiliza la información procesada para realizar comportamientos adaptativos, así como para tomar decisiones basadas en experiencias pasadas y objetivos futuros, lo que destaca la importancia de la conectividad y la función integradora en la base de nuestro comportamiento y cognición.

Asimetría funcional del córtex cerebral

La asimetría funcional del córtex cerebral, comúnmente conocida como lateralización cerebral, es un fenómeno que se refiere a la manera en que ciertas funciones cognitivas o procesos físicos tienden a ser dominados por uno de los dos hemisferios del cerebro (pese a que de forma general ambos participan en estos procesos, aunque desde elementos diferenciados de la actividad, por lo que no es recomendable caer en el extremo localizacionista de la función cerebral). Dicha especialización hemisférica permite una mayor eficiencia en el procesamiento de diversas tareas cognitivas y sensoriomotoras.

El hemisferio izquierdo es típicamente asociado con el procesamiento del lenguaje (Cai & van der Haegen, 2015; Heyrani *et al.,* 2022), y habilidades como hablar, leer, escribir y comprender; también gestiona el análisis lógico y secuencial, crucial para las matemáticas, la lógica y el razonamiento basado en causas y efectos. Además, se encarga de procesar la información de manera detallada y específica. El hemisferio derecho, por otro lado, se especializa en el procesamiento de información visual y espacial (Breedlove, 2023; Ocklenburg & Güntürkün, 2024), fundamental para la interpretación de mapas, el arte y la apreciación estética. Este hemisferio también gestiona la percepción de patrones, las emociones y el reconocimiento de rostros. Es esencial para la intuición, la creatividad y la comprensión del contexto y el tono emocional de las palabras, más allá de su significado literal.

A pesar de esta especialización, es crucial reconocer que la actividad cerebral es altamente integrada y que ambos hemisferios trabajan en conjunto para la mayoría de las funciones. La comunicación entre hemisferios se facilita por estructuras comisurales como el cuerpo calloso y la comisura anterior, mientras que la comunicación intrahemisférica sigue la vía de los fascículos y permite una interacción fluida, vital para el funcionamiento cognitivo integral.

Las investigaciones sobre la asimetría funcional del córtex han profundizado en cómo las diferencias individuales en la lateralización pueden influir en la personalidad, las habilidades cognitivas y la susceptibilidad a trastornos psicológicos o neurológicos. Por ejemplo, algunos estudios sugieren que trastornos como el del espectro autista (Leisman *et al.,* 2022; Wan *et al.,* 2023) y la dislexia (Eckert *et al.,* 2022; Nisbet *et al.,* 2024; Schwarz *et al.,* 2024) podrían estar relacionadas con anomalías en la lateralización. La comprensión de la lateralización cerebral no sólo es fundamental

para la neurociencia cognitiva y la psicología, sino que también tiene aplicaciones clínicas significativas. En el campo de la neurología y la neurocirugía, por ejemplo, el conocimiento de la especialización hemisférica es crucial para evaluar y tratar afecciones que afectan áreas cerebrales específicas, como en el caso de los accidentes cerebrovasculares, la epilepsia y los tumores cerebrales.

La asimetría funcional del córtex cerebral subraya la especialización de los hemisferios cerebrales en distintas tareas, lo que refleja la complejidad y eficiencia del procesamiento cerebral. La investigación continua en este campo promete revelar aún más sobre cómo estas diferencias hemisféricas influyen en nuestras capacidades cognitivas, comportamientos y salud neurológica.

Vías de comunicación cerebral

Las comisuras y fascículos cerebrales son estructuras clave en el sistema nervioso, ya que facilitan la comunicación entre diferentes partes del cerebro, ya que resultan esenciales para la integración de funciones cerebrales y el procesamiento de información. Las comisuras cerebrales son paquetes (o haces) de fibras nerviosas que conectan y permiten la comunicación de los hemisferios cerebrales derecho e izquierdo (interhemisféricos). La más conocida de estas estructuras es el cuerpo calloso, el mayor haz de fibras comisurales en el cerebro humano, y conecta regiones corticales homólogas de ambos hemisferios (alrededor de 250-300 millones de axones mielinizados lo componen y atraviesa el cerebro de un lado al otro). Otras comisuras importantes incluyen la denominada anterior, que conecta los lóbulos temporales y partes de las estructuras límbicas de los dos hemisferios, y la posterior, vinculada con la conexión de las áreas visuales.

Los fascículos cerebrales, también conocidos como tractos o haces, son agrupaciones de axones mielinizados que conectan diferentes partes dentro del mismo hemisferio (intrahemisféricos) o que conectan el cerebro con la médula espinal (proyecciones descendentes y ascendentes). Los fascículos facilitan el transporte de señales eléctricas (impulsos nerviosos) a través de largas distancias en el cerebro y el sistema nervioso central. Entre los fascículos más relevantes del cerebro se encuentran aquellos que conectan regiones sensoriales y asociativas con el lóbulo frontal, y ayudan a la integración de información y la ejecución de funciones cognitivas complejas. El fascículo longitudinal superior se origina en los lóbulos parietal y occipital y se proyecta hacia el lóbulo frontal, y coordina la integración de información sensorial y motora (Jacquemont *et al.,* 2023). El fascículo uncinado conecta regiones temporales con el lóbulo frontal y participa en la memoria y el reconocimiento de rostros (Browning *et al.,* 2013). Por su parte, el fascículo arcuato une el área de comprensión del lenguaje en el lóbulo temporal (área de Wernicke) con el área de producción en el lóbulo frontal (área de Broca), con lo que posibilita la comunicación verbal y la coordinación entre ambas regiones (Giampiccolo & Duffau, 2022). En conjunto, estos fascículos ilustran cómo la conectividad cortical sustenta procesos cognitivos complejos e integra percepción, memoria, lenguaje y acción.

Tanto las comisuras como los fascículos cerebrales son cruciales para el funcionamiento coordinado y eficiente del cerebro, ya que permiten que las áreas especializadas en procesar diferentes tipos de información trabajen juntas, facilitando percepción, movimiento, pensamiento, aprendizaje y memoria. La integridad de estas estructuras es esencial para la salud cerebral y su daño puede llevar a una amplia gama de discapacidades cognitivas y físicas.

Modelo de redes nerviosas y funciones corticales

El modelo de redes nerviosas y funciones corticales es un marco de comprensión que aborda cómo las distintas áreas del cerebro se interconectan y colaboran para llevar a cabo funciones complejas. Este modelo se aleja de la idea de que áreas cerebrales aisladas son responsables de tareas específicas, y en su lugar, enfatiza la importancia de las redes de neuronas distribuidas en múltiples regiones corticales y subcorticales que trabajan de manera coordinada.

Las redes neuronales se componen de grupos de neuronas que están física o funcionalmente conectadas entre sí. Desde aquí, la conectividad funcional se refiere a cómo las áreas cerebrales muestran patrones de activación que están correlacionados, incluso cuando están separadas físicamente. Estas redes permiten la integración de la información sensorial, la generación de respuestas motoras, el procesamiento cognitivo y emocional, y la consolidación de la memoria. Diversas investigaciones han identificado redes cerebrales como sistemas complejos de áreas del cerebro que trabajan conjuntamente para realizar funciones específicas: la red de atención frontoparietal, la red de modo predeterminado, la red de control ejecutivo y la red sensoriomotora son fundamentales para nuestras capacidades cognitivas y motoras.

Red de atención frontoparietal. Se relaciona de manera directa en la dirección de nuestra atención hacia estímulos o tareas relevantes (Fiebelkorn & Kastner, 2020; Marek & Dosenbach, 2022) al filtrar información irrelevante. Involucra áreas en los lóbulos frontal y parietal y es esencial para mantenernos enfocados, mediante la adaptación flexible de nuestros recursos de atención según la demanda de la tarea.

Red de modo predeterminado (Default Mode Network - DMN). Se encuentra activa durante estados de reposo (Bartoli *et al.,* 2024; Luo *et al.,* 2024), cuando no estamos enfocados en el exterior sino en pensamientos internos y se implica en procesos como la reflexión sobre uno mismo, la reminiscencia y la proyección hacia el futuro. Incluye el córtex prefrontal medial, el córtex parietal posterior y regiones del lóbulo temporal, y es imprescindible en la formación de la identidad personal y la memoria.

Red de control ejecutivo. Regula procesos cognitivos complejos (Hutcherson *et al.,* 2012; Sarmiento-Rivera & Ríos-Flórez, 2017), que incluyen la toma de decisiones, la planificación, la inhibición de respuestas impulsivas y la resolución de problemas. Facilita la adaptación a situaciones nuevas y la modulación del comportamiento basado en metas. La red de control ejecutivo incluye regiones del córtex prefrontal dorsolateral, el córtex cingulado anterior y áreas del lóbulo parietal e integra las emociones como influencia a la actividad ejecutiva.

Red sensoriomotora (RSM). Combina información sensorial con respuestas motoras (Hooks, 2016; Splittgerber, 2024) y facilita la percepción y la coordinación del movimiento, dado que nos posibilita interactuar eficazmente con nuestro entorno. Involucra el córtex sensoriomotor y áreas relacionadas en los lóbulos frontal y parietal, y su relevancia para la ejecución de movimientos coordinados y la manipulación de objetos es incontrovertible.

Cada una de estas redes cerebrales representa una orquestación de diversas regiones cerebrales trabajando en conjunto para realizar funciones que son esenciales para nuestra interacción con el mundo, el pensamiento, la planificación y la regulación de nuestro comportamiento. La eficiencia y la salud de estas redes son cruciales para el funcionamiento cognitivo normal, tal como las disfunciones en estas se implican en varios trastornos neuropsiquiátricos.

Desde el modelo, las redes nerviosas operan bajo principios de organización como la segregación y la integración. La segregación se refiere a la especialización funcional de diferentes áreas cerebrales, mientras que la integración implica la coordinación de la actividad entre estas áreas para producir una función coherente. Esta dinámica permite que el cerebro maneje eficientemente la complejidad del procesamiento de información y la generación de comportamientos adaptativos. Un aspecto fundamental de las redes neuronales es su plasticidad, la capacidad de reorganizarse en respuesta a nuevas experiencias, aprendizaje o daño cerebral. Esta plasticidad asegura que las funciones corticales puedan adaptarse y modificarse a lo largo de la vida de un individuo.

El modelo de redes nerviosas y funciones corticales resalta la importancia de la conectividad cerebral en el soporte de la cognición y el comportamiento humano. Este enfoque ha sido potenciado por avances tecnológicos en neuroimagen, como la resonancia magnética funcional (fMRI) y la tractografía por resonancia magnética de difusión, que permiten visualizar y estudiar la arquitectura y la dinámica de las redes cerebrales en vivo.

Estructuras límbicas

Las regiones límbicas (*limbo* = alrededor de, borde, contorno) son un conjunto de estructuras cerebrales interconectadas con una participación crucial en la regulación de nuestras emociones, comportamiento, memoria, y aprendizaje. Su estudio e identificación como sistema se remontan a principios del siglo XX, aunque su conceptualización y entendimiento han evolucionado significativamente desde entonces. Históricamente, el término «sistema límbico» fue introducido por Paul Broca en el siglo XIX, quien lo llamó *le grand lobe limbique* (gran lóbulo límbico), refiriéndose a una serie de estructuras cerebrales que rodean el tallo

cerebral y bajo el córtex cerebral, rodean el borde del tálamo. Este sistema fue vinculado por Broca estrechamente con el *rinencéfalo*, parte del cerebro asociada con el olfato, sugiriendo inicialmente una función primaria relacionada con este sentido. Sin embargo, estudios posteriores revelaron que su implicación iba mucho más allá de la percepción olfativa, al involucrar aspectos centrales de la cognición y la emoción humana como las emociones, el comportamiento, la motivación, la memoria a largo plazo y, en sí mismo, el olfato.

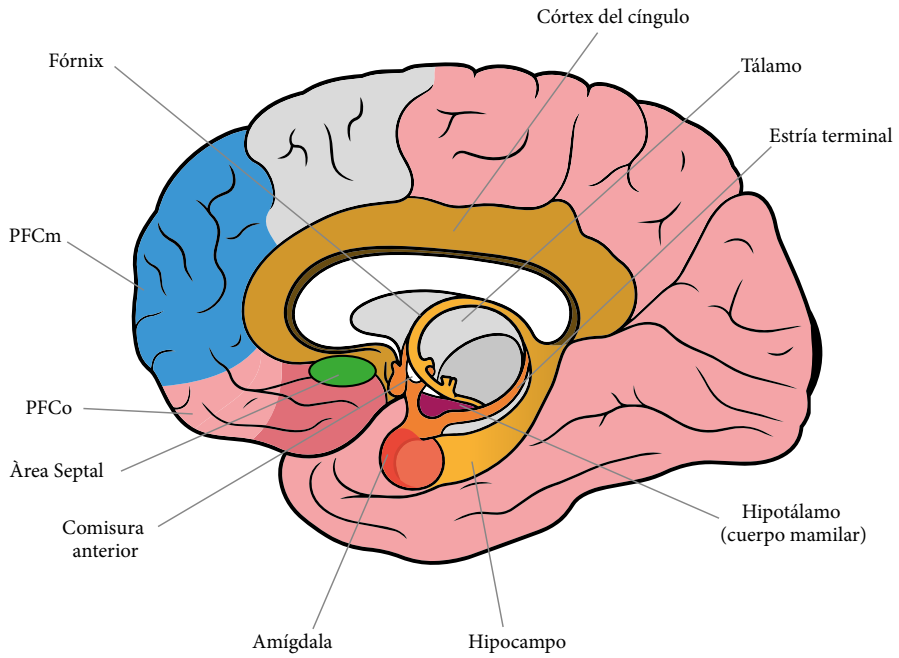
En este curso histórico, James Papez, contribuyó significativamente en 1937 a la comprensión actual de las estructuras límbicas y su integración, con su propuesta del «circuito de Papez», que identificó una ruta circular de estructuras cerebrales que incluía el hipocampo, el cuerpo mamilar, el tálamo y el córtex cingulado, y sugirió que dicho sistema era fundamental para la expresión de las emociones. La propuesta de Papez marcó el inicio de la comprensión de las áreas límbicas como un conjunto de estructuras físicas, además de un complejo sistema cuya función es necesaria para la emoción y la memoria.

Sin embargo, el uso del término «sistema» para referirse a las estructuras límbicas que integran circuitos con funciones similares, aunque diversas e integradas, ha sido objeto de debate dentro de la comunidad científica por varias razones. De un lado, la heterogeneidad funcional: las estructuras agrupadas bajo el término «sistema límbico» están involucradas en una amplia gama de funciones cerebrales que van más allá de las emociones y la memoria. Esto incluye procesos cognitivos, el aprendizaje, la atención, y la percepción, lo que sugiere que no funciona como un sistema unificado dedicado exclusivamente a aspectos emocionales o de memoria. De otro, la interconexión con otros «sistemas»: las estructuras del «sistema límbico» están altamente interconectadas con otras partes del cerebro, incluidos el córtex cerebral, el hipotálamo

y el tronco encefálico. Esta interconexión implica que las estructuras límbicas no operan de manera aislada, sino que son parte de una red más compleja de interacciones cerebrales, característica que dificulta su clasificación como un sistema independiente. Además, la evolución del conocimiento neurocientífico ha hecho evidente que la organización del cerebro es más compleja y dinámica de lo que se pensaba cuando se acuñó el término «sistema límbico», a medida que avanzan las investigaciones en neurociencias. La comprensión actual del cerebro destaca la plasticidad y la integración funcional entre diversas regiones cerebrales, lo que desafía la idea de sistemas cerebrales aislados.

Por estas razones es preferible y pertinente referirse a las estructuras tradicionalmente incluidas en el sistema límbico como parte de redes neuronales más amplias, que participan en múltiples aspectos del comportamiento y la función cognitiva, en lugar de un sistema límbico definido de manera estricta. Este enfoque refleja una comprensión de la organización y función del cerebro con mayor matiz. Para efectos prácticos, podríamos retomar el término original que Broca les ha acuñado; el «Lóbulo límbico», como ya se encuentra en algunos textos de neurociencias, o *simplemente* «estructuras límbicas» (como se denomina en esta sección), entendiendo que, como todo en el SNC, integran redes neuronales más complejas y que van más allá de un mero circuito, por lo que no se hace necesario involucrarlas en «un todo» [Figura 24].

Figura 24
Estructuras límbicas.



Nota. Diagrama de las estructuras límbicas y sus principales componentes, en vista lateral. Se ilustran el hipocampo, la amígdala, el área septal, el hipotálamo (con los cuerpos mamilares), el tálamo, el fórnix, la estría terminal, el córtex del cíngulo, el córtex prefrontal medial (PFCm) y orbitofrontal (PFCo) y la comisura anterior. La figura permite comprender la interconexión de estas estructuras y su relación en el procesamiento emocional, la memoria declarativa, la regulación autonómica y los circuitos de recompensa y motivación.

Hipocampo

El hipocampo es una estructura cerebral esencial que forma parte de las estructuras límbicas. Se encuentra en el interior del lóbulo temporal y es fundamental para la formación de la memoria a largo plazo y la orientación espacial. Su papel entre las áreas límbicas lo sitúa en una posición crucial para la regulación de las emociones y la consolidación de la información del corto al largo plazo (Pronier

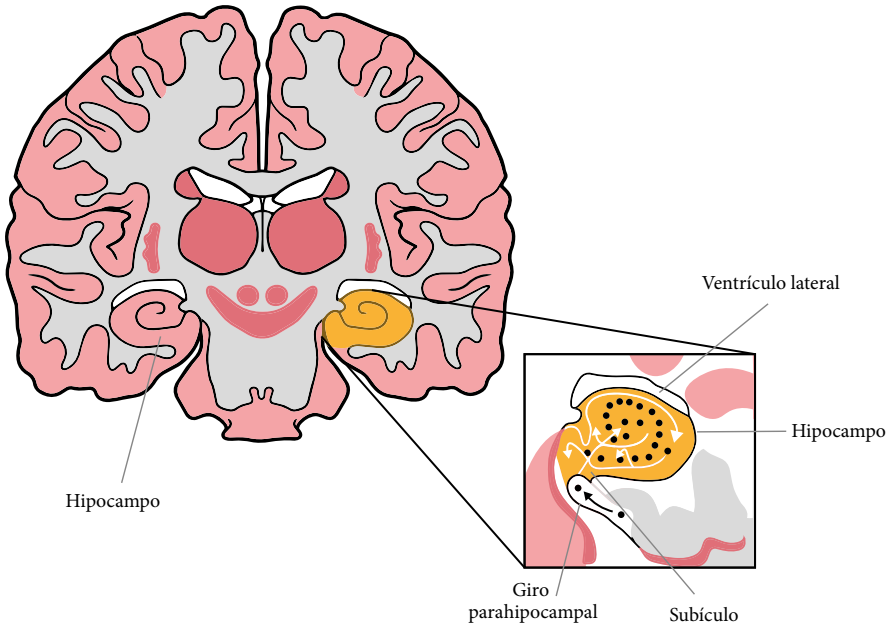
et al., 2023; Slotnick, 2022), lo cual es vital para el aprendizaje. En el contexto límbico, el hipocampo trabaja en conjunto con otras estructuras, como la amígdala y el tálamo, para procesar y regular emociones. Además, interactúa con el córtex cerebral en el procesamiento cognitivo complejo y la formación de memorias (Ríos-Flórez, 2018; Ríos-Flórez *et al.,* 2021). Esta interacción facilita la transformación de experiencias momentáneas en recuerdos perdurables, un proceso que es fundamental para la identidad personal y la continuidad del conocimiento a lo largo del tiempo.

El hipocampo, con su estructura compleja en el cerebro, tiene divisiones específicas y conexiones extensas que desempeñan roles cruciales en el funcionamiento cotidiano a nivel neuropsicológico [Figura 25]. Hace parte de la formación hipocampal (Cosenza, 2018), un conglomerado de sustancia gris que incluye el hipocampo propiamente dicho y estructuras adyacentes como el subículo, el giro dentado, así como el giro parahipocampal (puertas de entrada). Estructuralmente, el hipocampo se caracteriza por su organización en capas y se divide en diferentes regiones, denominadas CA1, CA2, CA3, y CA4. Cada una cuenta con un tipo específico de células neuronales, principalmente piramidales. Estas regiones están interconectadas y juegan diferentes roles en el procesamiento de la memoria y la información espacial.

Las conexiones aferentes que llegan al hipocampo provienen de varias áreas del cerebro, siendo la más significativa desde el córtex entorrinal. Este córtex actúa como una puerta de entrada principal de información al hipocampo (Augustine *et al.,* 2023; Morais *et al.*, 2020), procesando y transmitiendo datos sensoriales y contextuales. Las señales se envían primero al giro dentado, luego pasan por la región CA3, CA2 y finalmente llegan a CA1, que juega un papel crucial en la consolidación de la memoria a largo plazo; estas conexiones tienen una participación vital en la codificación de la información antes de que se almacene en el hipocampo o sea

direccionada a otras regiones del cerebro. Este flujo de información permite al hipocampo desempeñar su rol central en la memoria y la orientación espacial, integrando experiencias sensoriales y contextuales en un marco coherente.

Figura 25
Formación hipocampal.



Nota. Representación anatómica del hipocampo en su contexto medial temporal (corte coronal). La figura muestra la formación hipocampal —hipocampo propiamente dicho, subículo y giro parahipocampal— en relación con el ventrículo lateral (adaptado de: Cosenza, 2018). El hipocampo es una estructura crítica para la consolidación de la memoria declarativa (episódica y semántica), la navegación espacial y la regulación de la respuesta al estrés mediante su interacción con el eje hipotálamo-hipofisario-adrenal.

Las fibras eferentes del hipocampo, es decir, las que envían información a otras partes del cerebro, provienen principalmente de las células piramidales y se dirigen hacia varias regiones (Harvey *et al.*, 2023; Lee *et al.*, 2024). La puerta de salida del hipocampo

es el subículo. El hipocampo envía información de vuelta al córtex entorrinal cerrando el circuito, lo que permite una comunicación bidireccional entre el hipocampo y otras partes del cerebro. También envía información hacia el tálamo y otras áreas límbicas. Estas conexiones son esenciales para la formación de nuevos recuerdos y la recuperación de los ya existentes. Esto facilita la integración del hipocampo en una amplia red de procesamiento de información, esencial para la memoria y la navegación. En términos funcionales, el hipocampo está involucrado en procesos clave como la consolidación de la memoria, al transformar las experiencias de corto plazo en recuerdos de largo plazo y en la formación de recuerdos espaciales, que nos permiten orientarnos y entender nuestro entorno.

De esta manera, el hipocampo se integra en redes neuronales que incluyen, pero no se limitan, a los circuitos límbicos y las redes talamocorticales. A través de estas redes, el hipocampo contribuye a una variedad de funciones cognitivas y emocionales; por ejemplo, en las redes límbicas el hipocampo trabaja en conjunto con estructuras como la amígdala para regular las emociones y las respuestas a estímulos estresantes; en las redes talamocorticales se coordina con el tálamo y el córtex para el procesamiento de la conciencia y la atención, e influye en la memoria de trabajo.

La comprensión detallada del hipocampo, como parte esencial de la formación hipocampal, es crucial para el estudio de las neurociencias, ya que su relación con las redes límbicas permite evidenciar su importancia no sólo en la memoria y el aprendizaje, como tradicionalmente se pensaba, sino también en la cognición general y a su vez, en cómo percibimos y respondemos emocionalmente a nuestro entorno. Alteraciones en el funcionamiento del hipocampo pueden tener efectos significativos en la capacidad de una persona para recordar información nueva, aprender de experiencias pasadas,

y manejar emociones, lo que se observa en condiciones como el Alzheimer, la depresión y el trastorno de estrés postraumático, así como en el desencadenamiento de epilepsia del lóbulo temporal y diversas formas de amnesia.

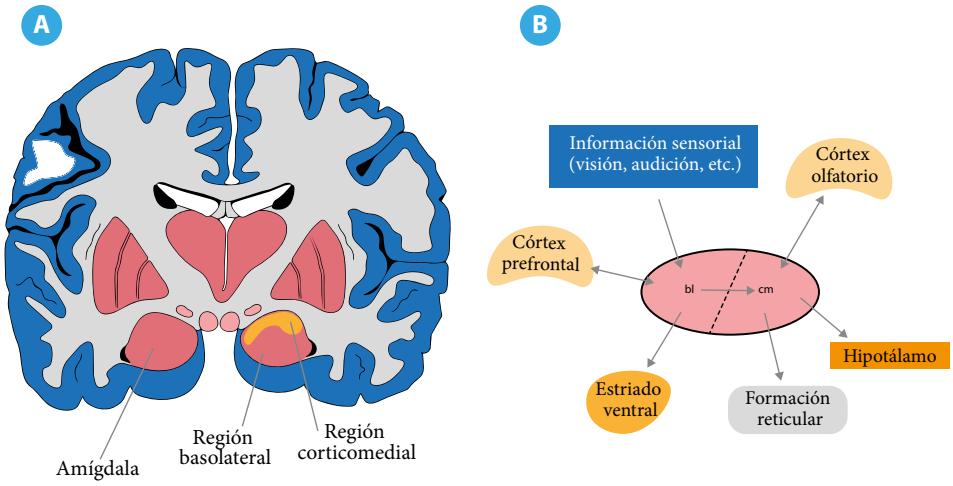
Amígdala cerebral

La amígdala cerebral (o complejo amigdaloide) es una estructura compleja del cerebro con una importancia crucial en la regulación de las emociones y el comportamiento. Ubicada en lo profundo de los lóbulos temporales, esta masa de núcleos se asemeja a una almendra en forma y tamaño. Su función trasciende la simple gestión emocional, y se extiende hacia roles significativos en la memoria y la cognición social, entre otros. Una de las perspectivas más fascinantes sobre la amígdala es su papel dentro de las redes límbicas, siendo parte del conjunto de estructuras cerebrales encargadas de dirigir nuestras emociones y comportamientos. Este circuito, donde la amígdala juega un papel estelar, es fundamental para nuestra capacidad de responder a estímulos emocionales y regular los mismos.

La investigación ha sugerido que la amígdala no sólo participa en la respuesta emocional primaria, sino que también tiene una función moduladora en la memoria (Feng *et al.*, 2021; Paré & Headley, 2023; Roesler & McGaugh, 2022). Esta interacción permite que los recuerdos emocionalmente cargados se graben más profundamente en nuestra conciencia, lo que indica una integración compleja de emoción y memoria que facilita nuestra supervivencia y adaptación. Su implicación va más allá, influenciando diversas patologías cuando su funcionamiento se ve alterado. Esto resalta su importancia no sólo en la regulación emocional y comportamental sino también en la salud mental en general. La amígdala cerebral está compuesta por múltiples núcleos agrupados funcionalmente

en dos grandes regiones, el complejo basolateral y el centromedial. Esta organización permite comprender mejor su participación funcional y conexiones específicas [Figura 26].

Figura 26
Amígdala cerebral.



Nota. Anatomía y conectividad funcional de la amígdala (adaptado de: Cosenza, 2018). A: corte coronal que identifica las regiones basolateral (bl) y centromedial (cm) de la amígdala en contexto con estructuras vecinas. B: representa el diagrama de conectividad: la amígdala recibe información sensorial multimodal y proyecta hacia el córtex prefrontal, el hipotálamo, la formación reticular, el estriado ventral y el córtex olfatorio. Esta arquitectura explica el papel de la amígdala en el procesamiento emocional, el miedo condicionado y la evaluación de la valencia afectiva de los estímulos.

La región basolateral de la amígdala, compuesta por los núcleos basales, laterales y accesorios basales, es fundamental para el procesamiento de emociones (Antonoudiou *et al.,* 2024; Labuschagne *et al.,* 2024; Wahlstrom *et al.,* 2021). Actúa como un enlace entre la percepción de estímulos emocionales y su interpretación cognitiva, facilitando el aprendizaje emocional.

Esta región tiene conexiones extensas con el córtex prefrontal, el hipocampo y el tálamo, lo que le permite integrar información sensorial con experiencias emocionales pasadas y mediar en la formación de recuerdos emocionales.

Por otro lado, la región centromedial incluye los núcleos medial y central de la amígdala, y está implicada en la expresión de respuestas emocionales (Alanazi *et al.,* 2024; Seo *et al.,* 2016). Coordina la información que se traduce en respuestas emocionales con contenido autonómico, en especial a través del sistema nervioso simpático. Esta área se conecta con el hipotálamo y el tronco encefálico para regular respuestas fisiológicas a las emociones, como la frecuencia cardíaca y la respuesta de «lucha o huida».

De forma integrada, las aferencias de la amígdala (señales entrantes) son recibidas desde diversas partes del cerebro e incluyen conexiones desde el córtex sensorial que le permiten recibir y procesar información para involucrarse con el hipocampo (Mégevand *et al.,* 2017; Stern *et al.,* 2023) y el córtex entorrinal (Feng *et al.,* 2021; Roesler & McGaugh, 2022), lo que facilita integrar las emociones con los recuerdos y a su vez, con áreas corticales superiores que permiten la influencia de la cognición superior sobre las respuestas emocionales y el aprendizaje asociativo. La amígdala también recibe información del tálamo (Barsy *et al.,* 2020; Leppla *et al.,* 2023) para el procesamiento de la información sensorial antes de que alcance la conciencia. Por otra parte, las eferencias de la amígdala (señales salientes) son respuestas que envía a otras partes del cerebro para generar un comportamiento emocional o fisiológico. Estas conexiones incluyen vías hacia el córtex prefrontal (Dixon & Dweck, 2022; Ríos-Flórez, 2018), que ayudan a regular las respuestas emocionales conscientes; el hipotálamo (Lyubashina & Itsev, 2007; Splittgerber, 2024), implicado en las respuestas autonómicas como la frecuencia cardíaca y la presión arterial; y el tronco encefálico

(Arrigo *et al.,* 2017; Price, 2006), que participa en las respuestas defensivas. Estas eferencias permiten que la amígdala juegue un papel integral en la coordinación de las respuestas emocionales y fisiológicas a los estímulos.

El daño o lesión a la amígdala cerebral puede tener consecuencias significativas en varios aspectos del comportamiento y la función cerebral, especialmente en lo que respecta al miedo y la aversión; su alteración puede conducir a cambios notables en el funcionamiento de estas áreas. Se ha observado que el daño en la amígdala puede eliminar la aversión a perder dinero, lo que indica una alteración en la percepción del miedo y en la evaluación de situaciones potencialmente peligrosas o desfavorables. Esto sugiere que la amígdala es fundamental para hacernos cautelosos y para valorar adecuadamente el riesgo en nuestras decisiones. También, al estar implicada en la regulación de la conducta alimentaria, que incluye la aversión a sabores tóxicos (una característica con fines evolutivos al igual que el miedo), el daño en esta estructura puede afectar las conexiones cerebrales relacionadas con la alimentación y alterar potencialmente las preferencias y aversiones.

El complejo amigdalino está implicado en numerosos procesos psiquiátricos. Las alteraciones en esta estructura pueden estar relacionadas tanto con daño estructural como con alteraciones funcionales en distintas patologías. Una lesión puede provocar alteraciones en las respuestas emocionales primarias, como el reconocimiento de emociones en un rostro (Koelkebeck *et al.,* 2021; Sato *et al.,* 2021), llevando a respuestas emocionales atenuadas o inapropiadas ante situaciones que normalmente evocarían miedo o aversión. Asimismo, al modular el almacenamiento de la memoria en otras zonas del encéfalo, como el núcleo caudado o el hipocampo, una lesión puede afectar el proceso, alterando potencialmente cómo se forman y almacenan los recuerdos (Domínguez-Borràs

et al., 2020; Paré & Headley, 2023), sobre todo aquellos con un fuerte componente emocional. La amígdala también se ha visto involucrada en el síndrome de desinhibición (Ferrara & Opendak, 2023; Grabenhorst & Schultz, 2021), en el cual puede ocurrir una falta de inhibición en la conducta, resultando en acciones impulsivas o comportamiento socialmente inapropiado. Igualmente, interviene en el aumento o disminución en la respuesta al miedo; según la naturaleza del daño puede haber una respuesta exagerada de miedo o, por el contrario, una disminución significativa en la sensación de este. Además, se ha sugerido que existe una conexión entre la función de la amígdala y la regulación de la atención y la actividad, indicando que las alteraciones en esta estructura podrían estar relacionadas con el TDAH (Chen *et al.,* 2023; Lee *et al.,* 2023) e incluso con la procrastinación. De forma general, una desconexión o disfunción en esta área podría afectar la manera en que una persona experimenta el entorno y gestiona las emociones.

Cabe destacar el síndrome de Klüver-Bucy como un trastorno neuropsiquiátrico raro, caracterizado por un conjunto de síntomas que resultan de lesiones bilaterales en la región anterior del lóbulo temporal del cerebro donde se localiza la amígdala (Hernández-Martínez *et al.,* 2023; Janku *et al.,* 2023; Prajjwal *et al.,* 2022). Sus síntomas incluyen tendencias orales (como la compulsión a llevarse objetos a la boca), afecto embotado (disminución en la respuesta emocional), cambios en los hábitos alimentarios como bulimia, hipersexualidad, agnosia visual (dificultad para reconocer objetos conocidos) y apatía. Este síndrome puede ser consecuencia de diversas causas, entre las que se encuentran lesiones traumáticas en el complejo amigdalino y áreas circundantes, epilepsia, infecciones del sistema nervioso central, y en raras ocasiones, metástasis de tumores como el meduloblastoma. El síndrome de Klüver-Bucy originalmente fue identificado en experimentos con monos, en los que la remoción de los lóbulos temporales bilaterales llevaba a

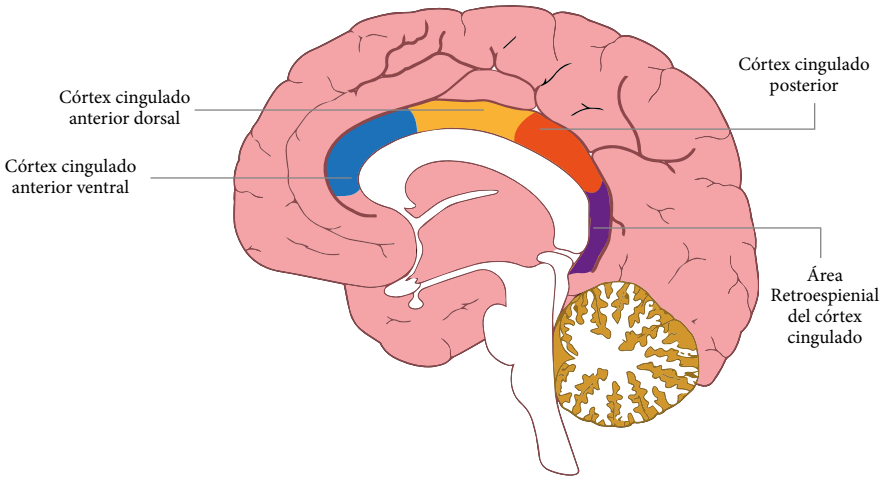
estos comportamientos característicos. En humanos, este síndrome es extremadamente raro y generalmente se asocia con un daño cerebral significativo o enfermedades neurológicas graves.

Es pertinente destacar que las consecuencias específicas del daño a la amígdala pueden variar ampliamente entre individuos, dependiendo de la extensión y ubicación exacta del daño, así como de otros factores individuales. Las diferencias funcionales se reflejan en sus distintas conexiones cerebrales, que le permiten interactuar eficazmente con otras partes del cerebro para coordinar nuestra respuesta a los estímulos emocionales.

Córtex del cíngulo

El córtex del cíngulo (o córtex cingulado), especialmente su segmento anterior conocido como córtex del cíngulo anterior (CCA), es una región del cerebro ubicada en la parte frontal de la circunvolución del cíngulo [Figura 27]. Esta estructura forma un «collar» alrededor del cuerpo calloso y es fundamental en los circuitos límbicos debido a su implicación en el procesamiento emocional y cognitivo. El CCA juega un papel crucial en el control ejecutivo y emocional. Esto incluye funciones como la toma de decisiones, la regulación emocional, la atención, la motivación y la memoria de trabajo; siendo clave en su rol al integrar información emocional y cognitiva para guiar comportamientos adaptativos. Dentro de los circuitos límbicos, el CCA se relaciona con otras estructuras importantes como el hipocampo y la amígdala, al participar activamente en la regulación de las emociones y en la formación y recuperación de recuerdos. Su implicación en estos procesos lo hace relevante para entender trastornos emocionales y neurodegenerativos.

Figura 27
Córtex del cíngulo.



Nota. Representación del córtex cingulado en sus subdivisiones funcionales: cíngulo anterior dorsal (funciones ejecutivas y monitorización de conflicto), cíngulo anterior ventral (regulación emocional y autonómica), cíngulo posterior y área retroesplenial (memoria autobiográfica y navegación espacial). El córtex cingulado constituye un nodo central en la red neuronal por defecto y en los circuitos de atención, cognición social y control inhibitorio.

El CCA es esencial tanto en la motivación (Miró-Padilla, *et al.*, 2023; Splittgerber, 2018) como en la percepción (Chen *et al.,* 2024; Purves *et al.,* 2018) y regulación del dolor (Franciosa *et al.,* 2024; Lançon & Séguéla, 2023). Con relación a este último, el CCA interviene en la percepción emocional del mismo. Participa en el procesamiento y la respuesta emocional al dolor, lo que incluye la evaluación de su significado y la activación de mecanismos de afrontamiento. El CCA también está involucrado en la modulación del dolor, influenciando cómo se percibe la intensidad del dolor y la incomodidad relacionada. De otro lado, el CCA interviene en la anticipación de la recompensa, estrechamente relacionada con

la motivación. Esta anticipación es fundamental para motivar comportamientos dirigidos hacia objetivos, como la búsqueda de alimento, agua y refugio, así como para evitar situaciones de riesgo o dolor. Esta función del CCA en la motivación se ve reforzada por su capacidad para integrar información emocional y cognitiva, lo que permite ajustar el comportamiento de acuerdo con las expectativas y el valor de la recompensa.

El córtex cingulado anterior (CCA) es notable por su rica conectividad con diversas regiones del cerebro, lo que le permite ejercer un control ejecutivo y emocional significativo. Las aferencias del CCA provienen de varias áreas, incluyendo el tálamo, el córtex prefrontal, la amígdala, el hipocampo, y diversas áreas sensoriales (Ríos-Flórez, 2018; Rolls, 2023; Xue *et al.,* 2022). Estas conexiones permiten al CCA recibir información sobre el estado interno del individuo, el entorno externo y las señales emocionales, lo cual es crucial para la toma de decisiones, la atención y la memoria. En cuanto a las eferencias, el CCA proyecta hacia el córtex prefrontal, el núcleo accumbens, la amígdala, el hipocampo (Astori & Sandi, 2024; Calderazzo *et al.,* 2020; Ríos-Flórez, 2018), y otras áreas del córtex del cíngulo, facilitando la regulación de respuestas emocionales y comportamentales. Específicamente, se ha documentado que el córtex cingulado anterior rostral resuelve conflictos emocionales mediante la supresión de la actividad de la amígdala y sus conexiones salientes, lo que posibilita una regulación emocional más efectiva.

Esta compleja red de conexiones aferentes y eferentes subraya la importancia del córtex del cíngulo en la integración y el procesamiento de información emocional y cognitiva, afectando directamente la motivación, el aprendizaje, y la adaptación conductual ante diferentes contextos y desafíos.

Córtex prefrontal medial

El córtex prefrontal medial (CPFm) es una región crucial del cerebro que desempeña un papel fundamental en la regulación de nuestras emociones, decisiones y comportamientos. Situado en la parte anterior de los lóbulos frontales, actúa como una especie de director de orquesta, integrando información de diversas áreas cerebrales para producir respuestas adecuadas a situaciones complejas [Figura 24]. Una de sus funciones más importantes es su participación en las redes límbicas, las cuales están involucradas en la gestión de las emociones, el aprendizaje y la formación de recuerdos. El CPFm colabora estrechamente con los circuitos límbicos para evaluar el contexto emocional de las experiencias (Ríos-Flórez, 2018), ayudando a regular nuestras reacciones emocionales y a tomar decisiones basadas no sólo en el razonamiento lógico, sino también en el estado emocional.

Esta región también es fundamental en el mantenimiento del alerta conductual y vegetativo, puesto que involucra una estrecha vigilancia y adaptación a los cambios del entorno (Hanganu-Opatz *et al.,* 2023; Latagliata *et al.,* 2023; Piccin et al., 2024). Su disfunción puede llevar a una variedad de trastornos del comportamiento como dificultades en la toma de decisiones, problemas emocionales, síndromes pseudodepresivos y alteraciones en la conciencia de uno mismo y de los demás. La importancia del CPFm en el comportamiento y las redes límbicas subraya su rol en la salud mental. Las lesiones o disfunciones en esta área pueden resultar en cambios significativos en la personalidad, la capacidad para planificar y ejecutar acciones, así como en la regulación emocional, lo que destaca su papel crítico en nuestro comportamiento cotidiano y bienestar psicológico.

Las conexiones del CPFm son en su mayoría bidireccionales (Ríos-Flórez *et al.,* 2021), y son esenciales para su funcionamiento y para la comunicación con otras áreas del cerebro. Entre la información

que recibe se encuentra la del tálamo, que actúa como una estación de procesamiento inicial y relevo activo para casi todas las informaciones sensoriales y cognitivas que entran al cerebro. El tálamo filtra y dirige esta información hacia áreas específicas del CPFm para su procesamiento, que se integran a las conexiones aferentes de la amígdala para el CPFm, y permiten la evaluación y respuesta emocional a los estímulos, al influir en el comportamiento emocional y la toma de decisiones. Del hipocampo llegan conexiones al CPFm facilitan la integración de memorias y experiencias pasadas en la toma de decisiones y en la planificación del futuro. Otras áreas del córtex prefrontal proporcionan información avanzada cognitiva y de procesamiento de decisiones para una regulación más refinada de las respuestas y comportamientos.

Por otro lado, el córtex motor recibe instrucciones del CPFm (eferencias) para la ejecución de acciones voluntarias. Esta conexión es vital para la manifestación física de decisiones tomadas en el CPFm. También, y a modo de retroalimentación, la amígdala y el hipocampo reciben información del CPFm (Ríos-Flórez *et al.,* 2021) para la regulación emocional y la consolidación de memorias a largo plazo. Como parte del circuito de recompensa del cerebro, el núcleo accumbens recibe señales del CPFm (Ríos-Flórez, 2018; Wu *et al.,* 2023) que influyen en la motivación, el placer y la configuración de adicciones.

Estas conexiones aferentes y eferentes subrayan la complejidad del CPFm, y facilitan la comunicación con otras áreas del cerebro, lo que permite una respuesta coordinada y adaptativa a los estímulos internos y externos. La interrupción de estas conexiones puede tener consecuencias significativas, llevando a patologías psiquiátricas y neurológicas como trastornos de ansiedad, depresión, trastornos de la personalidad, síntomas demenciales y esquizofrenia. Estas condiciones pueden reflejar fallas en la regulación emocional, la toma de decisiones y el control de impulsos, razón suficiente para mantener la integridad estructural y funcional del CPFm, con el

fin de preservar la salud mental y emocional. La investigación y comprensión de estas conexiones, tal como su papel en la salud y enfermedad, son fundamentales para desarrollar intervenciones terapéuticas efectivas para trastornos psiquiátricos y neurológicos, así como estrategias que promuevan la integridad y funcionamiento óptimo del CPFm.

Córtex prefrontal orbital

La región orbitofrontal o córtex prefrontal orbital (COF) es una parte crucial del lóbulo frontal del cerebro. Situada justo encima de las órbitas oculares [Figura 24], esta área es fundamental para el procesamiento cognitivo asociado a la toma de decisiones y juega un papel importante en la regulación de emociones y comportamientos impulsivos. El COF está estrechamente interconectado con varias estructuras cerebrales importantes, incluidas las áreas mediales del lóbulo temporal (Meirhaeghe *et al.,* 2021) y el tálamo medial (Rolls, 2019), lo que facilita integrar información sensorial, emocional y cognitiva. Esta conectividad es determinante en la valoración y el procesamiento de recompensas y castigos, ya que influye directamente la toma de decisiones basada en el valor esperado de una acción. Una de las vías cruciales de conexión es el fascículo uncinado (di Giacomo *et al.,* 2023; Granger *et al.,* 2021; Jiang *et al.,* 2024), que media entre el COF y otras áreas cerebrales, influyendo en el volumen y la conectividad cerebral en este tracto. Esto subraya la importancia del COF en la red de procesamiento emocional y toma de decisiones. Además, las conexiones de vuelta desde el córtex frontal hacia áreas corticales más caudales implementan mecanismos de atención y procesamiento del valor, integrando la información emocional y sensorial en la planificación y toma de decisiones.

Para puntualizar, las aferencias al córtex orbitofrontal provienen de múltiples áreas del cerebro, incluyendo el tálamo (Angelucci *et al.,* 2023), la amígdala (Rolls, 2023), el hipocampo (Granger *et al.,*

2021), y el córtex sensorial (Stalter *et al.,* 2020). Estas conexiones le permiten recibir y procesar una gran variedad de información sensorial, emocional y cognitiva, crucial para la toma de decisiones y la evaluación de recompensas y castigos. Mientras que las eferencias de la región orbitofrontal se dirigen hacia múltiples áreas, incluyendo el córtex prefrontal dorsolateral y frontomedial (CPFm), los núcleos de la base, y varias áreas involucradas en el control motor. Estas conexiones permiten al córtex orbitofrontal influir en la planificación y ejecución de comportamientos, la regulación emocional y la toma de decisiones basada en la evaluación de posibles resultados.

En relación con lo anterior, el COF se involucra en la inhibición de respuestas emocionales y la adaptación flexible de comportamientos en respuesta a cambios en el entorno o en las reglas de tareas. Su disfunción ha sido asociada con trastornos psiquiátricos como la depresión, la ansiedad, los trastornos de la personalidad, Trastorno Obsesivo-Compulsivo (TOC), Trastorno por Déficit de Atención con Hiperactividad (TDAH) y las adicciones (Cao *et al.,* 2023; Chen *et al.,* 2022; Fettes *et al.,* 20147; Guillem & Ahmed, 2020; Pereira *et al.,* 2023; Reinhart & Grover, 2023), reflejando su papel en la regulación de emociones y en la toma de decisiones. La región orbitofrontal es una zona cerebral cuya contribución al comportamiento adaptativo y social del ser humano es significativa, pues facilita la toma de decisiones complejas y la regulación de emociones en respuesta a un entorno en constante cambio.

Región septal

La región septal, también denominada área septal o área olfatoria medial, se localiza por debajo del rostrum del cuerpo calloso y por delante de la comisura anterior, en la región anteromedial del cerebro. Esta área juega un papel crucial dentro de las redes

límbicas [Figura 24]. Los núcleos septales que componen esta región están involucrados en varias funciones importantes y mantienen conexiones nerviosas extensas. Estas conexiones les permiten desempeñar un papel vital en diversas funciones psicológicas y fisiológicas. No debe confundirse con el *septum pellucidum,* estructura laminar que se sitúa posteriormente y separa los ventrículos laterales.

La región septal mantiene conexiones recíprocas significativas, tanto aferentes como eferentes, las cuales son esenciales para su función. Entre otras, la principal conexión aferente hacia el área septal proviene del hipocampo (Dmitrieva & Malkov, 2024), estableciendo una vía crucial para el flujo de información relacionada con la memoria y el aprendizaje. A nivel eferente, los núcleos septales envían fibras principalmente hacia el hipotálamo y el epitálamo (Wang *et al.,* 2023). Estas conexiones son fundamentales para la regulación de respuestas emocionales y comportamentales, así como para la homeostasis del cuerpo. Además, poseen conexiones aferentes y eferentes colinérgicas con una variedad de áreas del prosencéfalo y del cerebro, lo que indica un papel importante en la modulación de diversas funciones cerebrales mediante neurotransmisores como la acetilcolina.

Entre sus roles más destacados se encuentran la regulación de la emoción (Mu *et al.,* 2022; Tsuboi et al., 2024; Wang *et al.,* 2022). Los núcleos septales ayudan a moderar nuestras respuestas emocionales a diferentes estímulos, contribuyendo al equilibrio emocional; la memoria, al involucrarse en los procesos de consolidación y facilitación del aprendizaje, vinculando experiencias emocionales con recuerdos y conocimientos; y el aprendizaje mismo, así como la participación en el sistema de recompensa del cerebro, afectando directamente la motivación y el placer (de sensación agradable). Esto es crucial para la formación de hábitos y la toma de decisiones basada en recompensas anticipadas. Estas funciones están íntimamente

ligadas con la capacidad de los circuitos límbicos para procesar y regular respuestas emocionales, lo que hace vital a esta región en la gestión de las emociones y el comportamiento social. Cualquier alteración puede tener efectos significativos en la conducta, la percepción emocional y la capacidad para aprender y recordar.

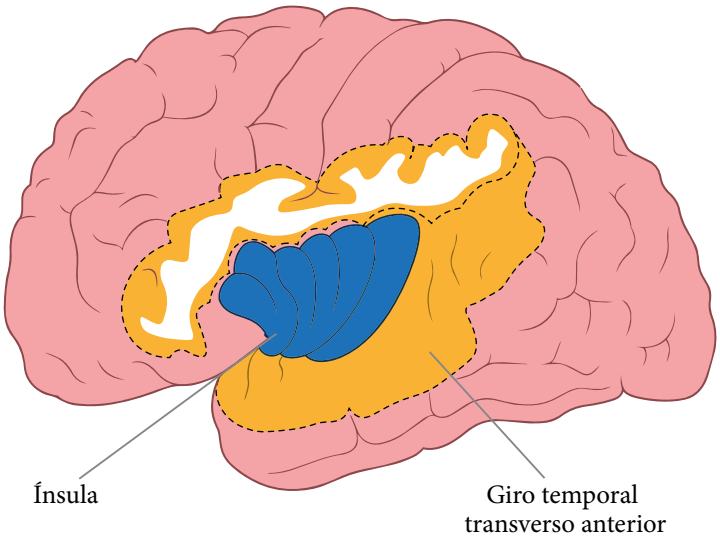
Lóbulo de la ínsula

A menudo referido simplemente como la ínsula, es considerado el quinto lóbulo cerebral, situado profundamente en el córtex cerebral, oculto por los lóbulos frontal, parietal y temporal y hacia adentro de la cisura lateral (también conocida como la fisura de Silvio; [Figura 28]. A pesar de ser uno de los lóbulos menos estudiados del cerebro, la ínsula juega un papel crucial como centro de red, integrando información a través de diversas subregiones. Este lóbulo está implicado en una amplia gama de funciones, incluyendo la percepción, el control motor, la autoconsciencia, la cognición social, las emociones y la regulación autonómica, evidenciando su importancia en la conexión entre procesos cognitivos y emocionales. Pese a que aún no es del todo claro en detalle cuál es el mecanismo por el que participa en cada una de estas funciones, sí está presente en cómo procesamos y respondemos al mundo que nos rodea.

A nivel de percepción, la ínsula ayuda a interpretar las sensaciones recibidas a través de los sentidos (McBenedict *et al.,* 2024; Zinn *et al.,* 2024), facilitando la formación de impresiones conscientes e inconscientes. Esto incluye la percepción del dolor, la temperatura y el tacto, entre otras. Aunque la investigación sobre el control motor no detalla el papel de la ínsula, se sabe que esta región está involucrada en la planificación y ejecución de movimientos voluntarios (Rousseau *et al.,* 2021; Splittgerber, 2024); contribuye a la coordinación y al ajuste fino de los movimientos, reflejando la estrecha relación entre la percepción sensorial y la respuesta motora.

La ínsula también juega un papel importante en la conciencia de uno mismo (Augustine *et al.,* 2023; Tisserand *et al.,* 2023), incluyendo la conciencia interoceptiva, que es la percepción de los estados internos del cuerpo. Esto es fundamental para la empatía, la toma de decisiones y la regulación emocional.

Figura 28
Lóbulo de la ínsula.



Nota. Representación del córtex insular, estructura operculada profunda al surco lateral, junto al giro temporal transverso anterior (adaptado de: Cosenza, 2018). La ínsula desempeña funciones en interocepción (percepción del estado corporal interno), procesamiento del dolor, integración visceral, empatía, conciencia emocional y gusto. Su posición anatómica como punto de convergencia entre información sensorial, autonómica y límbica la convierte en una región de integración somato-visceral de alta relevancia clínica.

En lo que respecta a la cognición social, la ínsula está implicada en la comprensión y la interpretación de las señales sociales (Glangetas *et al.,* 2022; Kim *et al.,* 2022), como las expresiones faciales y los tonos

de voz, lo cual es esencial para la empatía y las interacciones sociales saludables. De igual forma, la ínsula es clave en la experiencia y regulación de las emociones. Participa en la detección y respuesta a las emociones propias y ajenas, permitiendo una regulación emocional adecuada. Incluso participa en la regulación de la actividad autonómica (Bahamonde *et al.,* 2023; Sánchez-Lasern *et al.,* 2023; Soyman *et al.,* 2022), ya que supervisa y regula varias de esas funciones. Esto demuestra su papel en mantener el equilibrio interno del cuerpo frente a cambios internos y externos.

El lóbulo de la ínsula sirve como un puente entre la actividad del cuerpo y la mente, e integra información sensorial, emocional y cognitiva para ayudarnos a navegar en nuestro entorno y nuestras relaciones sociales. Su funcionamiento adecuado se relaciona directamente con la conexión entre los procesos cognitivos y emocionales.

A nivel de conectividad, las aferencias y eferencias de la ínsula conectan con áreas como el córtex frontal, tálamo, córtex parietal y temporal, las estructuras límbicas, así como las regiones encargadas del procesamiento sensorial (Kandel *et al.,* 2021; Purves *et al.,* 2018). Esto facilita su participación en una amplia gama de funciones cerebrales; si el lóbulo de la ínsula se lesiona, las disfunciones y consecuencias pueden ser variadas, reflejando su papel en múltiples procesos neurológicos.

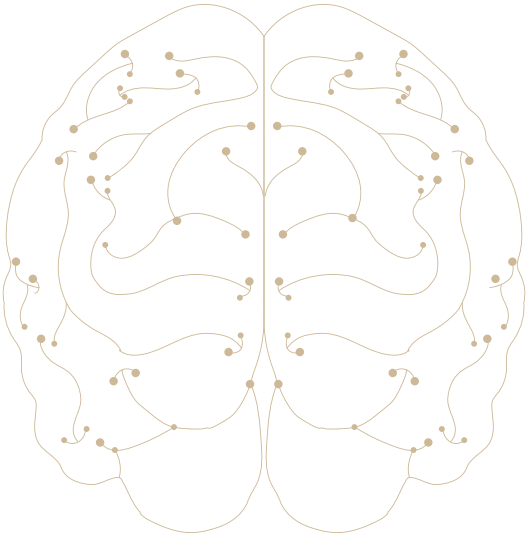
Una lesión en la ínsula puede causar problemas en la forma en que se perciben sensaciones como el dolor, la temperatura y el tacto. También, pueden llevar a cambios en la personalidad, dificultades en la interacción social y en la capacidad para comprender y procesar las emociones propias y de los demás, así como alterar la autoconsciencia, además de su impacto en la capacidad para planificar, tomar decisiones y realizar otras funciones ejecutivas, dada la conexión de la ínsula con el córtex frontal. Incluso, su lesión puede resultar en

alteraciones de estas funciones vitales, pues la ínsula se encuentra activa en la regulación de funciones autonómicas como la frecuencia cardíaca, la respiración, la respuesta al estrés y la digestión.

Las consecuencias funcionales de la lesión insular varían ampliamente, dependiendo de la extensión y localización específica del daño. Pueden incluir desde cambios sutiles en la percepción hasta alteraciones significativas en la capacidad para interactuar socialmente o regular las emociones y funciones corporales. La recuperación y el grado en que se pueden restablecer estas funciones dependen de varios factores como la gravedad de la lesión, la rehabilitación y la plasticidad cerebral del individuo.

Sección 4

Protección y nutrición del SN



El sistema nervioso actúa como el centro de comando del cuerpo, procesando información a una velocidad asombrosa para mantenernos funcionando eficientemente. Sin embargo, este sistema intrincado y poderoso es también delicado y requiere protección y nutrición adecuadas para funcionar óptimamente. La protección del sistema nervioso se logra a través de estructuras físicas como el cráneo y la columna vertebral, que resguardan el cerebro y la médula espinal de lesiones físicas. Además, barrera como las capas meníngeas y la barrera hematoencefálica protegen estos órganos de sustancias potencialmente dañinas. Junto con el líquido cefalorraquídeo proveen los nutrientes esenciales para el equilibrio interno del organismo, favoreciendo la actividad homeostática en el SN.

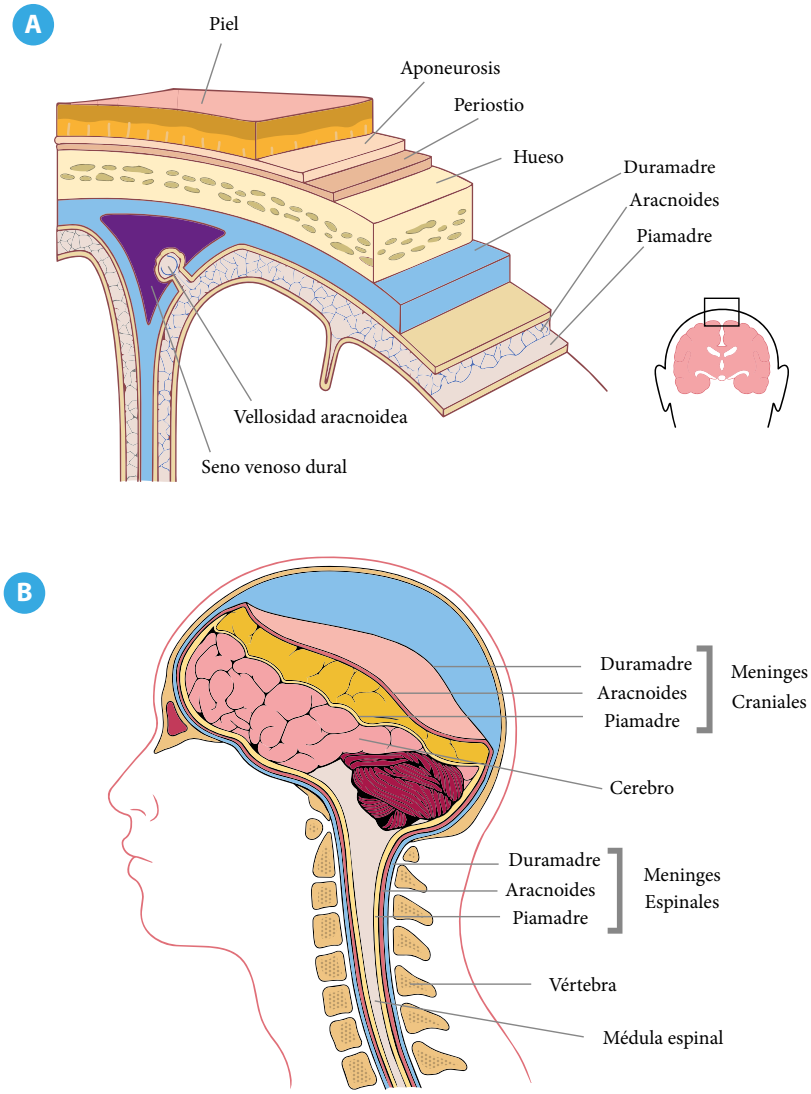
Capas meníngeas

Las meninges son un conjunto de tres membranas que rodean el cerebro y la médula espinal, y protegen el sistema nervioso central de lesiones externas y choques físicos. Además, ayudan a mantener la integridad estructural del cerebro y la médula espinal dentro del cráneo y la columna vertebral, ya que son un soporte estructural y facilitan la producción, circulación y reabsorción del líquido cefalorraquídeo, que nutre el cerebro y la médula espinal y actúa como amortiguador contra impactos. Estas capas son conocidas como la duramadre, la aracnoides y la piamadre [Figura 29].

Duramadre

Es esencialmente la armadura del sistema nervioso central, proporcionando una defensa robusta contra lesiones externas para el cerebro y la médula espinal. Su naturaleza fibrosa y densa se debe a la acumulación de tejido conectivo, lo que le otorga una resistencia significativa y la capacidad de mantener la forma y el volumen del

Figura 29
Capas meníngeas.



Nota. Localización y organización de las meninges. A: corte frontal de las cubiertas craneales, identificando de superficial a profundo las capas de tejido, así como las vellosidades aracnoideas y el seno venoso dural. B: presenta una vista sagital lateral que distingue las meninges craneales y espinales en relación con el encéfalo, las vértebras y la médula espinal (adaptación de versión web).

encéfalo dentro del cráneo. La dura madre está compuesta por dos capas en la región craneal, pero es una sola capa en la columna vertebral. En el cráneo, la dura madre está firmemente adherida al hueso (sin tejido adiposo), formando una capa protectora continua que impide el movimiento del cerebro dentro de la cavidad craneal. En la columna vertebral, aunque también protege la médula espinal, permite un espacio potencial conocido como espacio epidural, donde se acumula tejido adiposo y se albergan importantes vasos sanguíneos; esto contribuye a la protección y nutrición del sistema nervioso central.

Dentro de la duramadre, se destacan dos extensiones intracraneales específicas, la Tienda del cerebelo y la Hoz del cerebro. La Tienda del cerebelo es una proyección horizontal de la dura madre que separa el cerebelo de los lóbulos occipitales del cerebro, protegiendo al cerebelo al mantener su posición relativa (Cosenza, 2018; Shingai *et al.,* 2023), condiciones indispensables para la coordinación y precisión de los movimientos corporales. Por otro lado, la Hoz del cerebro, conocida técnicamente como hoz cerebral o *falx cerebri*, es una lámina vertical de duramadre que se extiende dentro de la fisura longitudinal interhemisférica y separa los dos hemisferios cerebrales. Esta estructura contribuye a la estabilidad mecánica del encéfalo al limitar el desplazamiento cerebral durante movimientos bruscos o cambios de presión intracraneal. Aunque cumple una función protectora y de compartimentalización anatómica, no interviene directamente en la especialización funcional de los hemisferios, la cual depende de la organización neuronal y de los circuitos corticales del encéfalo. Estas estructuras, la Tienda del cerebelo y la Hoz del cerebro, no sólo son importantes desde un punto de vista protector y estructural, también tienen implicaciones en la patología cuando se ven comprometidas, como en casos de herniación cerebral, donde el tejido cerebral se desplaza debido a aumentos en la presión intracraneal, que hace probable presionar estas estructuras y causar daños severos.

Aracnoides

Ubicada justo debajo de la duramadre, la aracnoides es una membrana delgada y avascular (sin vasos sanguíneos). Una de las características más distintivas de la aracnoides es que contiene trabéculas aracnoideas en el espacio subaracnoideo. Las trabéculas estructuras en forma de telaraña (de ahí su nombre) responsables de mantener la separación entre la aracnoides y la piamadre, permitiendo la libre circulación del LCR (Augustine *et al.,* 2023), que es un fluido claro en circulación alrededor del cerebro y la médula espinal, y cuya función es proporcionar una capa de protección vital contra lesiones por impacto, además de participar en la regulación de las condiciones químicas del entorno neural. De esta forma, la aracnoides, junto con el espacio subaracnoideo y LCR que contiene, forman un sistema integral que no sólo protege físicamente al cerebro y la médula espinal de impactos y lesiones, sino que también contribuye a mantener el ambiente químico y fisiológico necesario para el funcionamiento óptimo del sistema nervioso central.

Piamadre

Es la más delicada y fina de las tres meninges que protegen el cerebro y la médula espinal, así como la más interna, situándose inmediatamente adyacente a estos órganos. Se caracteriza por su proximidad a la superficie del SNC, adaptándose a todos sus contornos y surcos, lo cual es vital para su función de protección y suministro. Esta membrana contiene una red densa de pequeños vasos sanguíneos (capilares), esenciales para el aporte de oxígeno y nutrientes al cerebro y la médula espinal (Splittgerber, 2024). Dado que la piamadre es permeable a estas sustancias, facilita el intercambio efectivo de nutrientes y desechos entre el SNC y el torrente sanguíneo. Este intercambio es fundamental para el

mantenimiento de la función neurofisiológica, ya que asegura que las neuronas reciban constantemente el suministro necesario para su óptimo funcionamiento. Además, la piamadre juega un papel crucial en la producción y regulación del líquido cefalorraquídeo (LCR), colaborando estrechamente con las estructuras vasculares que penetran en el cerebro.

Además de las tres meninges clásicamente reconocidas, investigaciones recientes han identificado una delgada membrana denominada epipiamadre, también referida como SLYM (*Subarachnoid Lymphatic-like Membrane*), ubicada dentro del espacio subaracnoideo, entre la aracnoides y la piamadre. Algunos estudios incluso han propuesto su localización adyacente a la piamadre, es decir, entre ésta y la superficie del parénquima cerebral (Møllgård *et al.,* 2023; Plá *et al.,* 2023), lo que ha abierto nuevas hipótesis sobre su papel en la compartimentalización del líquido cefalorraquídeo y en funciones inmunológicas del sistema nervioso central. Esta estructura ha sido descrita como una barrera semipermeable que segmenta el LCR, alberga células inmunitarias y podría participar tanto en procesos de regulación neuroinmune del encéfalo como en el funcionamiento del sistema glifático, recientemente redescubierto (Zhang *et al.,* 2024); este se especializa en la eliminación de desechos y cumple funciones análogas al sistema linfático, pero en el cerebro. Aunque el descubrimiento de esta membrana representa un avance significativo en la comprensión de la anatomía meníngea, la SLYM aún no ha sido reconocida oficialmente como una cuarta meninge por los sistemas internacionales de nomenclatura anatómica, por lo que su clasificación formal permanece en estudio.

Las meninges no sólo ofrecen protección física y estructural al cerebro y la médula espinal, son más que simples capas protectoras, son participantes activos en la regulación y mantenimiento del ambiente necesario para que el SNC funcione de manera eficiente,

y también desempeñan un papel vital en el mantenimiento del entorno homeostático necesario para el funcionamiento óptimo del sistema nervioso central.

Líquido cefalorraquídeo

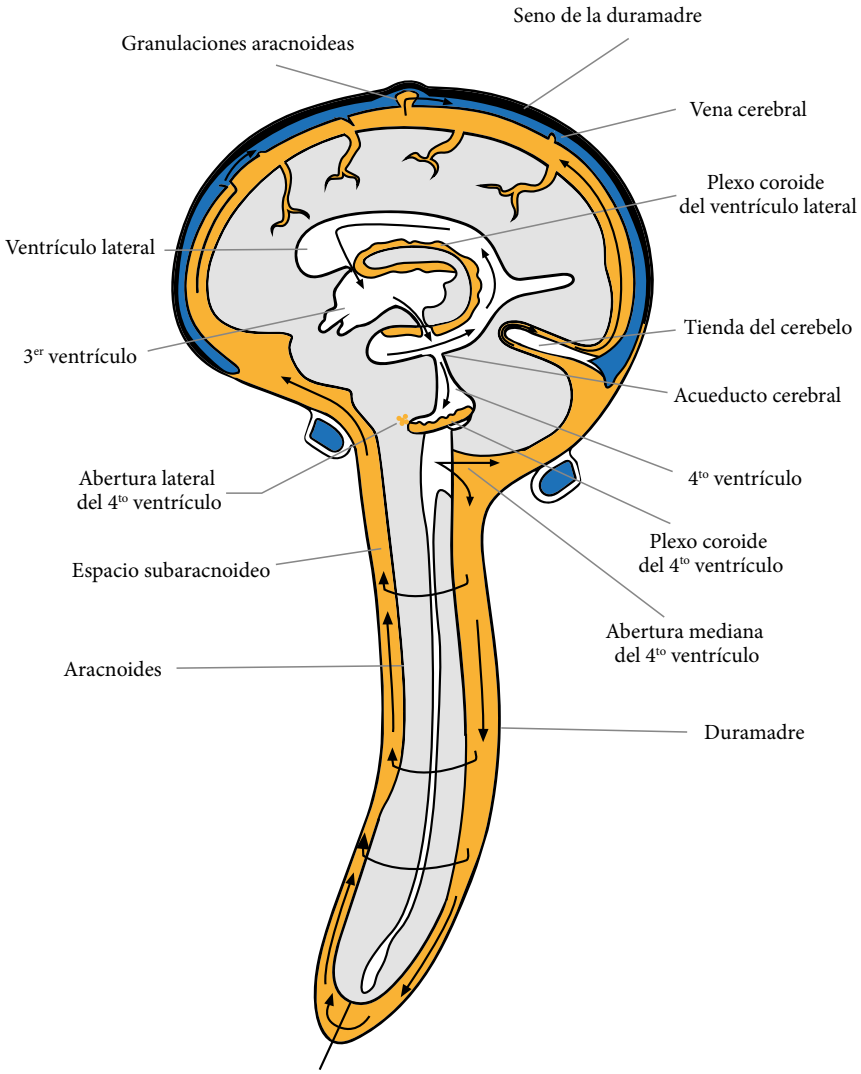
El LCR es una sustancia vital que desempeña múltiples funciones esenciales en el SNC. Este líquido incoloro circula por los espacios del encéfalo y la médula espinal, así como entre dos de las meninges (en el espacio subaracnoideo). Funcionalmente, el LCR brinda protección del cerebro y la médula espinal contra traumas físicos, y participa en el mantenimiento de la presión intracraneal y espinal en niveles óptimos. También transporta nutrientes a las células del sistema nervioso y elimina desechos metabólicos, además de actuar como un «colchón líquido» que permite que el encéfalo y la médula espinal floten al reducir su peso aparente y minimizar el riesgo de compresión bajo su propio peso.

El LCR es producido en su mayoría por los plexos coroideos ubicados en los ventrículos cerebrales (Johnsen *et al.,* 2024; MacAulay *et al.,* 2022; MacAulay & Toft-Bertelsen, 2023), los cuales generan aproximadamente el 60 %-70 % del total. El resto se origina por mecanismos extracoroideos, como la secreción transependimaria y el intercambio con el líquido intersticial cerebral. Estos plexos son estructuras que contienen células especializadas que filtran la sangre. Para esto, los plexos coroideos están formados por una red de capilares fenestrados y una capa de epitelio especializado derivado del epéndimo, cuyas células gliales -modificaciones de los ependimocitos- participan activamente en la producción del LCR. Fuera de los plexos, los ependimocitos recubren la superficie ventricular del sistema nervioso central, contribuyendo al intercambio de sustancias entre el LCR y el parénquima cerebral. En

conjunto, estas estructuras filtran y modifican el plasma sanguíneo para generar un LCR con la composición adecuada para mantener la homeostasis del encéfalo y la médula espinal. Producen alrededor de 700 ml diariamente, aunque el volumen total en el sistema en cualquier momento es de aproximadamente 150 ml, indicando una renovación constante cada cinco horas (aprox.). Se trata de un líquido claro e incoloro, con una composición química similar a la del plasma sanguíneo, pero con diferencias significativas en las concentraciones de proteínas y glucosa (Guyton & Hall, 2021). Estas características permiten que el LCR proporcione un entorno estable para el cerebro y la médula espinal. Como fue referido, el LCR contiene glucosa, iones (como sodio, potasio, calcio, y magnesio), pequeñas cantidades de proteínas y puede contener trazas de glóbulos blancos. La presencia de otros compuestos puede indicar condiciones patológicas.

Tras producirse principalmente en los plexos coroideos de los ventrículos laterales, el LCR fluye hacia el tercer ventrículo a través de los forámenes interventriculares (de Monro). En el tercer ventrículo, el LCR contribuye a la regulación de la presión intracraneal y al transporte de sustancias nutritivas hacia estructuras centrales. Posteriormente, el líquido atraviesa el acueducto cerebral (de Silvio), un conducto estrecho que conecta el tercer con el cuarto ventrículo, donde la presión y el flujo son regulados para evitar estancamientos o hidrocefalia. Desde el cuarto ventrículo, el LCR ingresa al espacio subaracnoideo a través de los forámenes de Luschka (laterales) y Magendie (mediano), envolviendo el encéfalo y la médula espinal, amortiguando impactos, distribuyendo nutrientes y eliminando desechos metabólicos. Finalmente, el LCR es reabsorbido en el sistema venoso mediante las granulaciones aracnoideas localizadas en los senos venosos de la duramadre, especialmente en el seno sagital superior [Figura 30]. Este circuito continuo asegura la homeostasis del sistema nervioso central, integra protección mecánica, transporte de moléculas y regulación

Figura 30
Circulación del líquido cefalorraquídeo.



Nota. Diagrama de la producción, circulación y reabsorción del líquido cefalorraquídeo (LCR, adaptado de: Cosenza, 2018). La figura muestra el circuito completo: producción en los plexos coroideos (ventrículos laterales y cuarto ventrículo), flujo a través del acueducto cerebral de Silvio hacia el cuarto ventrículo, apertura por las aberturas lateral y mediana, circulación por el espacio subaracnoideo y reabsorción en las granulaciones aracnoideas hacia el seno de la duramadre (las flechas orientan la dirección de circulación).

de la presión intracraneal, constituyendo un componente esencial de la neuroanatomía funcional. Este proceso de reabsorción regula el volumen y la presión del LCR dentro del SNC, lo retorna a la sangre para posteriormente ser filtrado en los riñones y eliminado en la orina, junto con otros desechos corporales.

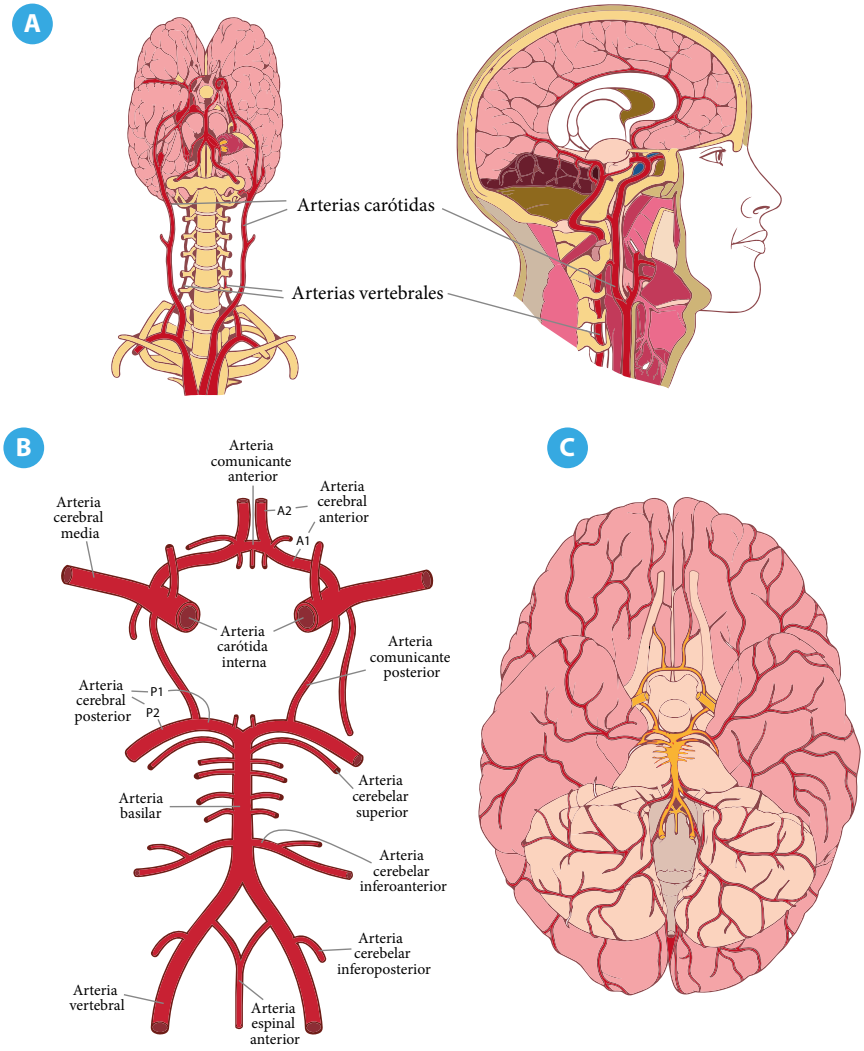
El análisis del LCR a través de diversas pruebas de laboratorio es una herramienta diagnóstica clave para identificar enfermedades y anomalías que afectan al cerebro y la médula espinal, incluidas infecciones, hemorragias y enfermedades neurodegenerativas. De esta forma, el LCR es fundamental para la protección mecánica, la homeostasis química y la función inmunológica del sistema nervioso central, así como elemental en la salud y el funcionamiento óptimo del cerebro y la médula espinal.

Suministro sanguíneo

La circulación sanguínea del sistema nervioso es esencial para el suministro de oxígeno y nutrientes al cerebro y a la médula espinal. Esta circulación se divide en dos sistemas principales, el sistema arterial carotídeo y el sistema arterial vertebral (Cosenza, 2018; Kandel *et al.,* 2021; Purves *et al.,* 2018). La adecuada circulación sanguínea y la integridad de la barrera hematoencefálica son fundamentales para el funcionamiento saludable del SN, al protegerlo de daños y asegurar un suministro constante de nutrientes y oxígeno, para su correcto funcionamiento [Figura 31].

De un lado, el sistema arterial carotídeo, compuesto principalmente por las arterias carótidas internas, suministra sangre a la mayor parte del cerebro anterior. Las arterias carótidas internas penetran en el cráneo y se bifurcan en las arterias cerebrales anterior y media, que son cruciales para la irrigación de los lóbulos frontales, parietales y temporales del cerebro. De otro, el sistema arterial

Figura 31
Suministro sanguíneo al cerebro.



Nota. Representación de la vascularización cerebral. A: muestra la distribución de las arterias carótidas y vertebrales en vista anterior y sagital. B: ilustra el polígono de Willis con sus arterias: cerebrales anterior, media y posterior, comunicantes anterior y posterior, carótida interna, basilar, cerebelares y espinal anterior. C: presenta una vista inferior del encéfalo con la distribución vascular en localización del polígono. Localización de los territorios vasculares para la comprensión de las bases neuroanatómicas de los accidentes cerebrovasculares (adaptación de versión web).

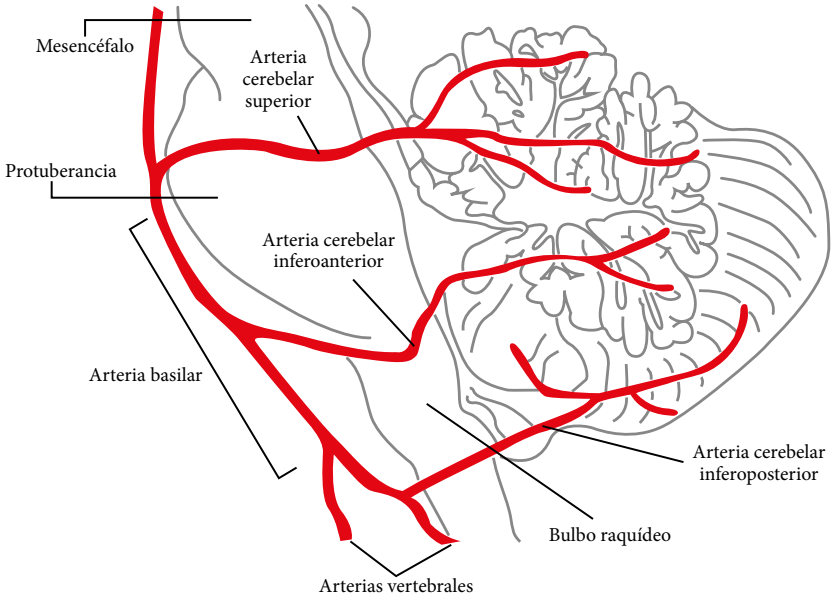
vertebral, formado por las arterias vertebrales que se fusionan para formar la arteria basilar, alimenta la parte posterior del cerebro, incluyendo el cerebelo, el tronco encefálico y la parte posterior del cerebro. La arteria basilar se bifurca en las arterias cerebrales posteriores. Es importante destacar que antes de esta bifurcación la arteria basilar, a lo largo de su extensión, da origen a las arterias cerebelosas (PICA, AICA y SCA); por lo que la irrigación sanguínea del cerebelo es independiente de la del cerebro [Figura 32]. Así, mientras que el cerebro recibe sangre principalmente a través de las arterias carótidas internas y las arterias cerebrales anterior, media y posterior, el cerebelo es irrigado por las arterias cerebelosas superior (SCA), anterior inferior (AICA) y posterior inferior (PICA), que se originan en el sistema arterial vertebral. Esta separación asegura una distribución adecuada de sangre a todas las partes del cerebro y el cerebelo, adaptándose a sus necesidades metabólicas específicas, y asegurando vías independientes de suministro para minimizar la extensión del daño, en caso de accidentes cerebrovasculares.

En este sentido, la circulación cerebral anterior es responsable de suministrar sangre a la mayor parte de los hemisferios cerebrales, mientras que la circulación posterior abastece el cerebelo, el tronco encefálico y la parte posterior de los hemisferios cerebrales. En este punto, surge el circuito arterial cerebral (CAC -tradicionalmente conocido como polígono de Willis-), que es una estructura arterial anular situada en la base del cerebro y permite la comunicación entre los sistemas de circulación anterior y posterior. El CAC está compuesto por la unión de varias arterias, formando una especie de heptágono que permite que la sangre circule entre las áreas anterior y posterior del cerebro, incluso en casos de bloqueo o estrechamiento arterial. La arteria basilar se bifurca en las arterias cerebrales posteriores y se une al circuito a través de las arterias comunicantes posteriores. Estas comunicantes posteriores conectan las arterias cerebrales posteriores con las arterias carótidas internas, que continúan lateralmente como arterias cerebrales mediales. Una

porción de las carótidas internas se bifurca más adelante para dar origen a las arterias cerebrales anteriores, conectadas entre sí por la arteria comunicante anterior.

El circuito arterial cerebral actúa como un sistema de seguridad que proporciona vías alternativas para el flujo sanguíneo, en caso de bloqueo o estrechamiento en alguna de las arterias principales. La importancia del CAC radica en su capacidad para mantener una circulación sanguínea adecuada a través de rutas alternas, lo cual es fundamental para la función cerebral normal y la prevención de accidentes cerebrovasculares.

Figura 32
Arterias cerebrales.



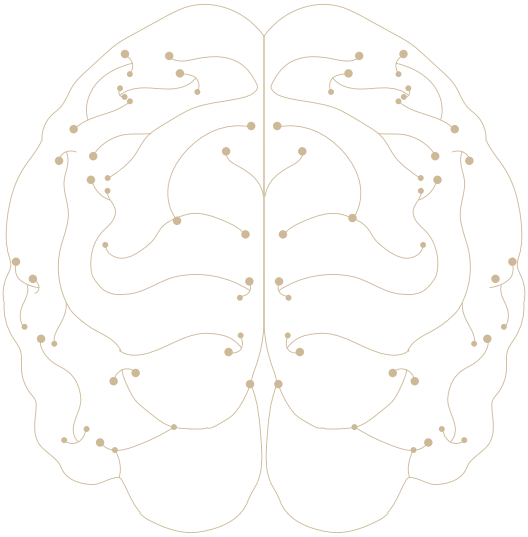
Nota. Representación de la vascularización arterial del cerebelo. Se identifican las tres arterias cerebelares principales y sus territorios de irrigación: arteria cerebelar superior (SCA, región superior del cerebelo y pedúnculo cerebelar superior), arteria cerebelar inferoanterior (AICA, región anteroinferior y pedúnculo medio) y arteria cerebelar inferoposterior (PICA, región posteroinferior y bulbo dorsolateral). Destaca la dependencia de estas arterias de la arteria basilar y las vertebrales.

Apreciado lector

En el estudio de la biología del comportamiento humano, los fundamentos de neuroanatomía ocupan un lugar central, permitiéndonos entender cómo las estructuras cerebrales subyacen a los complejos procesos cognitivos y emocionales. La neuroanatomía, junto con la neurofisiología, nos revela que el comportamiento humano no es más que el reflejo de la actividad cerebral (bastante compleja de por sí), influenciado por el flujo sanguíneo y la actividad neuronal en áreas específicas del cerebro, y modulado por la experiencia individual a través de mecanismos epigenéticos, sobre una arquitectura cerebral configurada por la historia evolutiva de la especie.

La relación entre el funcionamiento biológico y el comportamiento es intrincada y multifacética, pues múltiples variables —cognitivas, emocionales y biopsicológicas— se entrelazan para configurar nuestra conducta. Esta comprensión nos lleva a apreciar la importancia de la neuroanatomía, no únicamente como una disciplina biológica, sino como una puerta de entrada al estudio profundo del ser humano, desde sus bases más elementales hasta sus manifestaciones más complejas.

Consideraciones finales



Al concluir este viaje a través de los fundamentos de la neuroanatomía y su relación con el comportamiento humano, es imperativo reflexionar sobre la magnitud de lo aprendido y las implicaciones futuras de estos conocimientos. La neuroanatomía, con su enfoque en la estructura y funcionamiento del sistema nervioso nos ha permitido, por medio del cerebro, desentrañar los misterios más profundos de nuestras conductas, emociones y pensamientos. Sobre su estudio, se hace relevante destacar algunos elementos:

Avances científicos y tecnológicos

Los avances tecnológicos en neurociencias, como las técnicas de imagen cerebral, han revolucionado nuestra capacidad para observar el cerebro en funcionamiento. Estas tecnologías han permitido identificar con precisión las áreas del cerebro responsables de diversas funciones cognitivas y emocionales. Este progreso nos muestra que el conocimiento del cerebro no es estático, sino que se encuentra en constante evolución, abriendo nuevas vías para el entendimiento y tratamiento de trastornos neurológicos y psiquiátricos.

La relación entre cerebro y conducta

La relación entre cerebro y conducta es evidente cuando consideramos los cambios comportamentales que siguen a lesiones cerebrales. Se ha demostrado que la estructura del cerebro está íntimamente ligada a cómo pensamos, sentimos y actuamos. Aunque el término *neurociencias* como campo interdisciplinar moderno comenzó a utilizarse en la década de 1960, los estudios sobre el cerebro y el comportamiento tienen raíces mucho más

antiguas. De hecho, puede afirmarse que las neurociencias del comportamiento han avanzado considerablemente desde el siglo XIX, centrándose no sólo en la estructura macroscópica del cerebro, sino también en los aspectos funcionales que subyacen a nuestras acciones, emociones y procesos cognitivos.

Descubrimientos recientes

Investigaciones recientes en neurociencias han desafiado nuestras percepciones tradicionales y han revelado nuevas perspectivas sobre cómo el cerebro influye en el comportamiento humano. Por ejemplo, se ha identificado que la respiración modula la actividad neuronal en diversas regiones cerebrales, afectando el estado emocional y la cognición. Además, se ha observado que el cerebro procesa las acciones motoras descomponiéndolas en secuencias individuales, lo que mejora la flexibilidad y la memoria motora. También se ha descubierto que el lenguaje nativo influye en la organización de las redes cerebrales, afectando la forma en que se procesan las emociones y la toma de decisiones. Estos hallazgos amplían nuestra comprensión de cómo las experiencias y características individuales moldean el comportamiento humano.

Interdisciplinariedad y plasticidad

El estudio del cerebro desde un enfoque interdisciplinario ha sido clave para los avances en neurociencias. Integrando conocimientos de la psicología, biología, química y otras disciplinas, hemos logrado una comprensión más holística del sistema nervioso central y su relación con el comportamiento humano. La plasticidad cerebral, o la capacidad del sistema para reorganizarse y adaptarse, es un

ejemplo de cómo nuestras experiencias pueden moldear nuestras estructuras encefálicas y, por ende, nuestra conducta.

La importancia del conocimiento científico

Cada descubrimiento en neuroanatomía no sólo nos acerca a comprender mejor qué nos hace humanos, también plantea nuevas preguntas, manteniendo vivo el ciclo infinito del conocimiento científico. Es crucial mantener una perspectiva realista y abierta, reconociendo que el conocimiento es dinámico y en constante expansión. La investigación y el aprendizaje continuos son esenciales para avanzar en nuestra comprensión de la biología detrás del comportamiento humano.

En esta articulación del conocimiento científico orientado a la comprensión y abordaje del comportamiento humano, convergen disciplinas como la neuroanatomía, la neuroquímica, la neurofisiología, la neuroendocrinología, la neuropsicología, la neurociencia cognitiva, la neurofarmacología, la neurogenética, entre otras. Este entramado interdisciplinar destaca la necesidad de abordar la neurociencia del comportamiento como una de las múltiples y articuladas *neurociencias*. De ahí la pertinencia de pensarlas y asumirlas «en plural», pues no se trata de una única ciencia «*neuro*», sino de diversos campos científicos que comparten una base común en los principios neurobiológicos y que se enriquecen mutuamente con cada nuevo hallazgo y avance.

Reflexión final

Integrar la biología en nuestra comprensión del ser humano es crucial para obtener una visión más completa y precisa de quiénes somos y cómo funcionamos. La biología del comportamiento nos permite entender las bases fisiológicas de nuestras acciones, pensamientos y emociones. Al considerar factores biológicos, como la genética, la neuroquímica y la estructura cerebral, podemos explorar cómo estos elementos influyen en nuestra conducta diaria y en nuestra interacción con el entorno. Esta perspectiva biológica proporciona una forma de ver los problemas psicológicos que destaca la influencia de los procesos y estructuras biológicas en cómo pensamos, actuamos y sentimos. Esta integración no solo enriquece nuestro conocimiento teórico, sino que también tiene implicaciones prácticas significativas. Así, comprender las bases biológicas de los trastornos mentales puede mejorar el diagnóstico y tratamiento, permitiendo desarrollar terapias más efectivas y personalizadas.

Además, la biología del comportamiento nos ofrece una perspectiva integradora que considera la interacción entre el organismo y su entorno. Esta perspectiva es esencial para entender cómo factores externos, como el ambiente y la cultura, pueden influir en la expresión de nuestros genes y en el funcionamiento de nuestro cerebro. A medida que la investigación avanza, es evidente que los comportamientos humanos no pueden ser completamente comprendidos sin considerar tanto los aspectos biológicos como los ambientales y sociales.

El estudio de la neuroanatomía en particular y las neurociencias en general es un testimonio de la capacidad humana para explorar y entender las complejidades de nuestra existencia. A medida que profundizamos en estos campos, debemos recordar que cada respuesta obtenida nos abre la puerta a nuevas preguntas, fomentando un ciclo perpetuo de descubrimiento y aprendizaje.

Que este libro inspire a seguir investigando y cuestionando, siempre con la mente abierta a las infinitas posibilidades que la ciencia nos ofrece para entender mejor nuestra propia naturaleza y el entorno en el que vivimos. Si estas páginas despiertan en ti, futuro profesional de la salud o la educación, una sola pregunta nueva sobre el cerebro y la conducta humana, este libro habrá cumplido su propósito.

AR.

Lecturas recomendadas

Augustine, G., Groh, J., Huettel, S., LaMantia, A., White, L. & Purves, D. (2023). *Neuroscience.* 7th Ed. Oxford University Press.

Badre, D. (2020). *On task: How our brain gets things done.* Princeton University Press.

Bedregal, P., Shand, B., Santos, M. & Ventura-Juncá, P. (2010). Contribution of epigenetics to understand human development. *Revista Médica de Chile, 138*(3), 366–372. http://dx.doi.org/10.4067/S0034-98872010000300018

Birch, J. (2024). *The edge of sentience: Risk and precaution in humans, other animals, and AI.* Oxford University Press.

Bueno, D. (2025). *El arte de ser humanos.* Destino.

Cosenza, R. (2018). *Fundamentos de neuroanatomia.* 4ta Ed. Guanabara Koogan.

Eagleman, D. (2020). *Livewired: The inside story of the ever-changing brain.* Pantheon Books.

Husain, M. (2025). *Our brains, our selves: What a neurologist's patients taught him about the brain.* Canongate.

Kandel, E., Koester, J. & Mack, S. & Siegelbaum, S. (2021). *Principles of Neural Science,* 6th Ed. McGraw Hill.

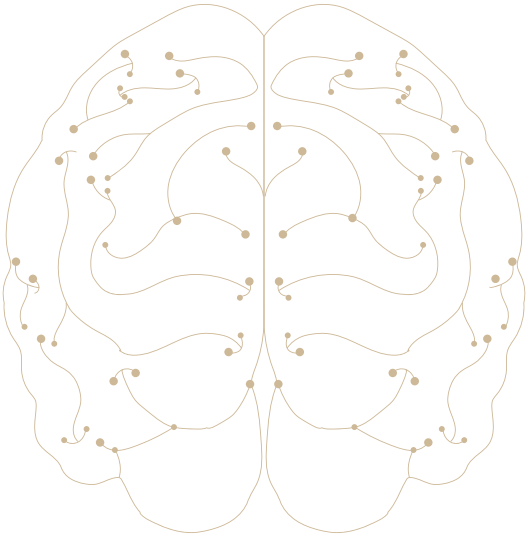
Lieberman, M. D. (2026). *Social: Por qué nuestros cerebros están programados para conectarse* (P. Teixidor, Trad.). Capitán Swing. (Spanish Edition).

Seth, A. K. (2021). *Being you: A new science of consciousness.* Faber & Faber.

Splittgerber, R. (2024). *Snell´s Clinical Neuroanatomy.* 9th Ed. Wolters Kluwer.

Yuste, R. (2025). *El cerebro, el teatro del mundo: Descubre cómo funciona y cómo crea nuestra realidad.* Ediciones Paidós.

Referencias



Ables, J., Park, K. & Ibañez–Tallon, I. (2023). Understanding the habenula: A major node in circuits regulating emotion and motivation. *Pharmacological Research, 190,* 106734. https://doi.org/10.1016/j.phrs.2023.106734

Alanazi, F., Restrepo, C., Saavedra, J., Botero-Posada, L., Ladino, L., López, A. & Hutchison, W. (2024). Modulation of neuronal activity in human centromedian nucleus during an auditory attention and working memory task. *NeuroImage, 296,* 120686. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2024.120686

Alexander, G. E., DeLong, M. R. & Strick, P. L. (1986). Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annual Review of Neuroscience, 9,* 357–381. https://doi.org/10.1146/annurev.ne.09.030186.002041

Alharbi, B., Al-kuraishy, H., Al-Gareeb, A., Elekhnawy, E., Alharbi, H., Alexiou, A., Papadakis, M. & El-Saber, G. (2024). Role of GABA pathway in motor and non-motor symptoms in Parkinson's disease: A bidirectional circuit. *European Journal of Medical Research, 29,* 205. https://doi.org/10.1186/s40001-024-01779-7

Almeida, A., Jimenez-Blasco, D. & Bolaños, J. (2023). Cross-talk between energy and redox metabolism in astrocyte-neuron functional cooperation. *Essays Biochemistry, 67*(1), 17–26. https://doi.org/10.1042/EBC20220075

Alonso, I., Posada-Pérez, M., Hernández-Rasco, F., Vázquez-Reyes, S., Cabanillas, M., Herrera, A., Bachiller, S., Soldán-Hidalgo, J., Espinosa-Oliva, A., Joseph, B., de Pablos, R., Venero, J. & Ruiz, R. (2023). Microglial Caspase-3 is essential for modulating hippocampal neurogenesis. *Brain, Behavior, and Immunity, 112*(8), 206–219. https://doi.org/10.1016/j.bbi.2023.06.013

Alstermark, B. & Ekerot, C-F. (2015). The lateral reticular nucleus; integration of descending and ascending systems regulating voluntary forelimb movements. *Frontiers in Computational Neuroscience, 9*(112), 1–12. https://doi.org/10.3389/fncom.2015.00102

An, S-Y., Hwang, S-H., Lee, K. & Kim, H. (2024). The Primate Putamen Processes Cognitive Flexibility Alongside the Caudate and Ventral Striatum with Similar Speeds of Updating Values. SSRN, *PrePrint,* 1–36. http://dx.doi.org/10.2139/ssrn.4724952

Andrews, M., Kong, J., Novitch, B. & Butler, S. (2019). New perspectives on the mechanisms establishing the dorsal-ventral axis of the spinal cord. *Current Topics in Developmental Biology,* Chapter 12, 417–450. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.12.010

Angelucci, A., Javadzadeh, M. & Hofer, S. (2023). *Cortico-Cortical Communication through the Thalamus: Trans-Thalamic Pathways*. In The Cerebral Cortex and Thalamus. Oxford Academic. Chapter 42, 446–454. https://doi.org/10.1093/med/9780197676158.003.0042

Antonoudiou, P., Stone, B., Colmers, P., Evans-Strong, A., Teboul, E., Walton, N., Weiss, G. & Maguire, J. (2024). Experience-dependent information routing through the basolateral amygdala shapes behavioral outcomes. *Cell Reports, 43*(7), 114489. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2024.114489

Arnts, H., Coolen, S., Wolff, F., Schuurman, R., Krauss, J., Groenewegen, H. & van den Munckhof, P. (2023). The intralaminar thalamus: a review of its role as a target in functional neurosurgery. *Brain Communications, 5*(3), 1–9. https://doi.org/10.1093/braincomms/fcad003

Arrigo, A., Mormina, E., Calamuneri, A., Gaeta, M., Marino, S., Milardi, D., Anastasi, G. & Quartarone, A. (2017). Amygdalar and hippocampal connections with brainstem and spinal cord: A diffusion MRI study in human brain. *Neuroscience, 343*, 346–354. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.12.016

Arshavsky, Y. (2017). Neurons versus Networks: The Interplay between Individual Neurons and Neural Networks in Cognitive Functions. *The Neuroscientist, 23*(4):341–355. https://doi.org/10.1177/1073858416670124

Artime-Naveda, F., Alves-Pérez, L., Hevia, D., Alcón-Rodríguez, S., Fernández-Vega, S., Alvarez-Artime, A., Quirós-González, I., Cernuda, R., Sainz, R. & Mayo, J. (2023). A novel study of melatonin diffusion in a 3D cell culture model. *Melatonin Research, 6*(2), 173–188. https://doi.org/https://doi.org/10.32794/mr112500148

Astori, S. & Sandi, C. (2024). The brain's go-getter circuit: Anterior cingulate cortex to nucleus accumbens and its disruption by stress. *Neuron, 112*(3), 333–335. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2024.01.009

Augustine, G., Groh, J., Huettel, S., LaMantia, A., White, L. & Purves, D. (2023). *Neuroscience.* 7th Ed. Oxford University Press.

Auyong, N., Ollivier-Lanvin, K. & Lemay, M. (2011). Population spatiotemporal dynamics of spinal intermediate zone interneurons during air-stepping in adult spinal cats. *Journal of Neurophysiology, 106*(4), 1943–1953. https://doi.org/10.1152/jn.00258.2011

Baek, M., Menon, V., Jessell, T., Hantman, A. & Dasen, J. (2019). Molecular Logic of Spinocerebellar Tract Neuron Diversity and Connectivity. *Cell Reports, 27*(9), 2620–2635.e4. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2019.04.113

Bahamonde, T., Quintana-Donoso, D., Linsambarth, S., Jerez-Baraona, J., Peña, F., Tamburini, G., Verdugo, D., Lemunao-Inostroza, Y., Díaz-Galarce, Y., Rojas, S. & Stehberg, J. (2023). The insula mediates the effects of glucocorticoids in anxiety. *Neuropharmacology, 237,* 109620. https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2023.109620

Bang, J., Sunstrum, J., Garand, D., Parfitt, G., Woodin, M., Inoue, W. & Kim, J. (2022). Hippocampal-hypothalamic circuit controls context-dependent innate defensive responses. *elife, 11,* e74736. https://doi.org/10.7554/eLife.74736

Barra, R. & Plonsey, R. (1995). Threshold variability in fibers with field stimulation of excitable membranes. *Transactions on Biomedical Engineering, 42*(12), https://doi.org/10.1109/10.476125

Barsy, B., Kocsis, K., Magyar, A. Babiczky, Á., Szabó, M., Veres, J., Hillier, D., Ulbert, I., Yizhar, O. & Mátyás, F. (2020). Associative and plastic thalamic signaling to the lateral amygdala controls fear behavior. *Nature Neuroscience, 23,* 625–637. https://doi.org/10.1038/s41593-020-0620-z

Bartoli, E., Devara, E., Dang, H., Rabinovich, R., Mathura, R., Anand, A., Pascuzzi, B., Adkinson, J., Kenett, Y., Bijanki, K., Sheth, S. & Shofty, B. (2024). Default mode network electrophysiological dynamics and causal role in creative thinking, *Brain, 147*(10),3409–3425, https://doi.org/10.1093/brain/awae199

Bear, M. F., Connors, B. W. & Paradiso, M. A. (2025). *Neuroscience: exploring the brain* (5th ed.). Jones & Bartlett Learning.

Benarroch, E. (2016). Dynamics of microtubules and their associated proteins: Recent insights and clinical implications. *Neurology, 86*(20), 1911–1920. https://doi.org/10.1212/WNL.0000000000002686

Benarroch, E. (2021). *Spinal Motor Control.* In Neuroscience for Clinicians: Basic Processes, Circuits, Disease Mechanisms, and Therapeutic Implications. Oxford Academic. Chapter 31, 578–594. https://doi.org/10.1093/med/9780190948894.003.0031,

Bhatti, P. (2015). Learning to expect the unexpected: Updating the cerebellum during voluntary movement. *Science Translational Medicine,*. https://doi.org/10.1126/scitranslmed.aad3612

Bharti, V., Pandi-Perumal, S. & Subramanian, P. (2023). *Pineal Gland Physiology and Aging-Related Alterations in the Circadian Timing System.* In: Jagota, A. (eds) Sleep and Clocks in Aging and Longevity. Healthy Ageing and Longevity, vol. 18. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-22468-3_11

Blumenfeld, H. (2023). Brain Mechanisms of Conscious Awareness: Detect, Pulse, Switch, and Wave. *The Neuroscientist, 29*(1), 9–18. https://doi.org/10.1177/10738584211049378

Borra, E., Ballestrazzi, G., Biancheri, D., Caminiti, R. & Luppino, G. (2024). Involvement of the claustrum in the cortico-basal ganglia circuitry: connectional study in the non-human primate. *Brain Structure and Function, 229,* 1143–1164. https://doi.org/10.1007/s00429-024-02784-6

Bratec, S., Xiago, X., Yijun, W., Schilbach, L., Zimmer, C., Wohlschläger, A., Riedl, V. & Sorg, C. (2017). Cognitive emotion regulation modulates the balance of competing influences on ventral striatal aversive prediction error signals. *NeuroImage, 147,* 650–657. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.12.078

Breedlove, M. (2023). *Behavioral Neuroscience.* 10th Ed. Oxford University Press.

Broca, P. (1861). Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphémie (perte de la parole). *Bulletins de la Société Anatomique de Paris, 36,* 330–357.

Browning, P., Baxter, M. & Gaffan. D. (2013). Prefrontal-Temporal Disconnection Impairs Recognition Memory but Not Familiarity Discrimination. *Journal of Neuroscience, 33*(23), 9667–9674. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5759-12.2013

Bruel, A., Abadía, I., Collin, T., Sakr, I., Lorach, H., Luque, N., Ros, E. & Ijspeert, A. (2024). The spinal cord facilitates cerebellar upper limb motor learning and control; inputs from neuromusculoskeletal simulation. *PLoS Computational Biololgy, 20*(1): e1011008. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1011008

Buijs, R. (2013). The autonomic nervous system: a balancing act. Chapter 1, In: Handbook of Clinical Neurology, *117,* 1–11. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53491-0.00001-8

Burke, D., Howells, J., Trevillion, L., McNulty, P., Jankelowitz, J. & Kiernan, M. (2009). Threshold behaviour of human axons explored using subthreshold perturbations to membrane potential. *The Journal of Physiology, 587*(2), 491–504. https://doi.org/10.1113/JPHYSIOL.2008.163170

Cai, Q. & Van der Haegen, L. (2015). What can atypical language hemispheric specialization tell us about cognitive functions? *Neuroscience Bulletin, 31,* 220–226. https://doi.org/10.1007/s12264-014-1505-5

Calderazzo, S., Busch, S., Moore, T., Rosene, D. & Medalla, M. (2020). Distribution and overlap of entorhinal, premotor, and amygdalar connections in the monkey anterior cingulate cortex. *Journal of Comparative Neurology, 529*(4), 885–904. https://doi.org/10.1002/cne.24986

Calvino, B. (2021). La formation réticulée: anatomie, fonctions dans le contrôle de la douleur. *Douleurs: Évaluation, Diagnostic, Traitement, 22*(1), 10–27. https://doi.org/10.1016/j.douler.2021.01.003

Cao, A., Hong, D., Che, C., Yu, X., Cai, Z., Yang, X., Zhang, D. & Yu, P. (2023). The distinct role of orbitofrontal and medial prefrontal cortex in encoding impulsive choices in an animal model of attention deficit hyperactivity disorder. *Frontiers in Behavioral Neuroscience, 16,* 1039288. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2022.1039288

Carp, J. & Wolpaw, J. (2010). *Motor Neurons and Spinal Control of Movement.* In: Encyclopedia of Life Sciences. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000156.pub2

Chan, M. (2018). Neural Interconnectedness Between Thalamus, Cerebral Cortex and Cerebellum and its Pathophysiological Implications. *Biomedical Journal of Scientific and Technical Research, 8*(5), 6800–6803. https://doi.org/10.26717/BJSTR.2018.08.001725

Chen, M-H., Lin, H-M., Sue, Y-R., Yu, Y-C. & Yeh, P-Y. (2023). Meta-analysis reveals a reduced surface area of the amygdala in individuals with attention deficit/hyperactivity disorder. *Psychophysiology, 60*(9), e14308. https://doi.org/10.1111/psyp.14308

Chen, W., Liang, J., Wu, Q. & Han, Y. (2024). Anterior cingulate cortex provides the neural substrates for feedback-driven iteration of decision and value representation. *Nature Communications, 15,* 6020. https://doi.org/10.1038/s41467-024-50388-9

Chen, Y., Wang, G., Zhang, W., Han, Y., Zhang, L., Xu, H., Meng, S., Lu, L. & Shi, J. (2022). An orbitofrontal cortex–anterior insular cortex circuit gates compulsive cocaine use. *Science Advances, 8*(51), eabq5745. https://doi.org/10.1126/sciadv.abq5745

Chen, Z-Y., Yang, Y-L., Li, M., Gao, L., Qu, W-M., Huang, Z-L. & Yuan, X-S. (2023). Whole-brain neural connectivity to cholinergic neurons in the nucleus basalis of Meynert. *Journal of Neurochemistry, 166,* 233–247. https://doi.org/10.1111/jnc.15873

Cheng, Z., Wang, R. & Chen, Q. (2019). Autonomic Regulation of the Cardiovascular System: Diseases, Treatments, and Novel Approaches. *Neuroscience Bulletin, 35,* 1–3. https://doi.org/10.1007/s12264-019-00337-0

Cherubini, E. & Robinson, S. (2006). The mammalian transcriptome and the cellular complexity of the brain. *The Physiological Society, 572*(2), 319–320. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2006.118364

Chinta, S. & Pluta, S. (2023). Neural mechanisms for the localization of unexpected external motion. *Nature Communication, 14*(1), 6112. https://doi.org/10.1038/s41467-023-41755-z.

Choi, S., Hachisuka, J., Brett, M., Magee, A. Omori, Y., Iqbal, N-U-A., Zhang, D., DeLisle, M., Wolfson, R. Bai, L., Santiago, C., Gong, S., Goulding, M., Heintz, N., Koerber, R., Ross, S. & Ginty, D. (2020). Parallel ascending spinal pathways for affective touch and pain. *Nature 587,* 258–263. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2860-1

Cieri, M. & Ramos, A. (2025). Astrocytes, reactive astrogliosis, and glial scar formation in traumatic brain injury. *Neural Regeneration Research, 20*(4), 973–989. https://doi.org/10.4103/NRR.NRR-D-23-02091

Conti R. & Auger C. (2024). Associative plasticity of granule cell inputs to cerebellar Purkinje cells. *eLife 13,* RP96140. https://doi.org/10.7554/eLife.96140.1

Cordeiro, K., Cordeiro, J., Furlanetti, L., García, S., Tenório, S., Winkler, C., Döbrössy, M. & Nikkhah, G. (2014). Subthalamic nucleus lesion improves cell survival and functional recovery following dopaminergic cell transplantation in parkinsonian rats. *European Journal of Neuroscience, 39*(9), 1474–1484. https://doi.org/10.1111/ejn.12541

Cosenza, R. (2018). *Fundamentos de neuroanatomia.* 4ta Ed. Guanabara Koogan.

Cranfill, S. & Luo, W. (2021). Chapter Eleven - The development of somatosensory neurons: Insights into pain and itch. *Current Topics in Developmental Biology, 142,* 443–475. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2020.10.005

Cromwell, H. & Atchley, R. (2014). Influence of emotional states on inhibitory gating: Animals models to clinical neurophysiology. *Behavioral Brain Research, 276*(1), 67–75. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.05.028

Cullen, K. (2023). Internal models of self-motion: neural computations by the vestibular cerebellum. *Trends in Neurosciences, 46*(11), 986–1002. https://doi.org/10.1016/j.tins.2023.08.009

D´Mello, R. & Dickenson, A. (2008). Spinal cord mechanisms of pain. *British Journal of Anaesthesia, 101*(1), 8–16. https://doi.org/10.1093/bja/aen088

Dalley, A. F., II, & Agur, A. M. R. (2023). *Moore's Clinically Oriented Anatomy* (9th ed.). Lippincott Williams & Wilkins.

Dastidar, S. & Nair, D. (2022). A Ribosomal Perspective on Neuronal Local Protein Synthesis. *Frontiers in Molecular Neuroscience, 15*(823135), 1–14. https://doi.org/10.3389/fnmol.2022.823135

David, S., Brown, L., Heemskerk, A. Aron, E., Leemans, A. & Aron, A. (2022). Sensory processing sensitivity and axonal microarchitecture: Identifying brain structural characteristics for behavior. *Brain Structure and Function, 227,* 2769–2785. https://doi.org/10.1007/s00429-022-02571-1

de Almeida, M., Goodkey, K. & Voronova, A. (2023). Regulation of microglia function by neural stem cells. *Frontiers in Cellular Neuroscience, 17,* 1130205. https://doi.org/10.3389/fncel.2023.1130205

de Sousa, R. & Cassilhas, R. (2023). Microglia role as the regulator of cognitive function. *Revista Da Associação Médica Brasileira, 69*(7), e20230412. https://doi.org/10.1590/1806-9282.20230412

Deng, S., Gan, L., Liu, C., Xu, T., Zhou, S., Guo, Y., Zhang, Z., Yang, G.-Y., Tian, H. & Tang, Y. (2022). Roles of ependymal cells in the physiology and pathology of the central nervous system. *Aging and Disease, 14*(2), 468–483. https://doi.org/10.14336/AD.2022.0826-1

Devesa, J. & Devesa, P. (2023). *Pituitary Growth Hormone Secretion and Cell Growth Hormone Production: Regulation of Their Secretion and Their Signaling Pathways.* In: Growth Hormone: Impact and Insights in Human Beings. IntechOpen. https://doi.org/10.5772/intechopen.108382

di Giacomo, E., Leone, B., Clerici, M. & Grassia, F. (2023). Evidence of a third branch in the uncinate fasciculus and possible implications. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry, 94*(6), 497–498. https://doi.org/10.1136/jnnp-2023-331289

Di, X., Huang, J. & Biswal, B. (2017). Task modulated brain connectivity of the amygdala: a meta-analysis of psychophysiological interactions. *Brain Structure and Function, 222,* 619–634. https://doi.org/10.1007/s00429-016-1239-4

Ding, E. & Kumar, S. (2024). Neurofilament Biophysics: From Structure to Biomechanics. *Molecular Biology of the Cell, 35*(5), 1–14. https://doi.org/10.1091/mbc.E23-11-0438

Dixon, M. & Dweck, C. (2022). The amygdala and the prefrontal cortex: The co-construction of intelligent decision-making. *Psychological Review, 129*(6), 1414–1441. https://doi.org/10.1037/rev0000339

Dmitrieva, E. & Malkov, A. (2024). Optogenetic stimulation of medial septal glutamatergic neurons modulates theta-gamma coupling in the hippocampus. *Neurobiology of Learning and Memory, 211,* 107929. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2024.107929

Dobrushina, O., Arina, G., Dobrynina, G., Novikova, E., Gubanova, M., Belopasova, A., Vorobeva, V., Suslina, A., Pechenkova, E., Perepelkina, O., Kremneva, E. Krotenkova, M. (2021). Sensory integration in interoception: Interplay between top-down and bottom-up processing. *Cortex, 144*(11), 185–197. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2021.08.009

Domínguez-Borràs, J., Moyne, M., Saj, A., Guex, R. & Vuilleumier, P. (2020). Impaired emotional biases in visual attention after bilateral amygdala lesion. *Neuropsychologia, 137,* 107292. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.107292

Donkelaar, H. (2011). *The Reticular Formation and Some Related Nuclei.* In: Clinical Neuroanatomy. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-19134-3_5

Eckert, M., Vaden, K. & Iuricich, F. (2022). Cortical asymmetries at different spatial hierarchies relate to phonological processing ability. *PLoS Biology, 20*(4), e3001591. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001591

Edgecombe, G. D., Ma, X., & Strausfeld, N. J. (2015). Unlocking the early fossil record of the arthropod central nervous system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 370*(1684), 20150038. https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0038

Edlow, B., Takahashi, E., Wu, O., Benner, T., Dai, G., Bu, L., Grant, P., Greer, D., Greenberg, S., Kinney, H. & Folkerth, R. (2012). Neuroanatomic Connectivity of the Human Ascending Arousal System Critical to Consciousness and Its Disorders, *Journal of Neuropathology & Experimental Neurology, 71*(6), 531–546, https://doi.org/10.1097/NEN.0b013e3182588293

Enander, J., Loeb, G. & Jörntell, H. (2022). A model for self-organization of sensorimotor function: Spinal interneuronal integration. *Journal of Neurophysiology, 127*(6). 1478–14945. https://doi.org/10.1152/jn.00054.2022

Erickson, D. & Kayser, A. (2013). The neural representation of sensorimotor transformations in a human perceptual decision making network. *NeuroImage. 79,* 340–350. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.04.085

Faris, P., Pischedda, D., Palesi, F. & D'Angelo, E. (2024). New clues for the role of cerebellum in schizophrenia and the associated cognitive impairment. *Frontiers in Cellular Neuroscience, 18*(1386583), 1–24. https://doi.org/10.3389/fncel.2024.1386583

Faure, L., Techameena, P. & Hadjab, S. (2022). Emergence of neuron types. *Current Opinion in Cell Biology, 79*(12), 102133. https://doi.org/10.1016/j.ceb.2022.102133

Fékété, A & Debanne, D. (2018). Somatic modulation of ectopic action potential initiation in distal axons. *The Journal of Physiology, 596*(21), 5067–5068. https://doi.org/10.1113/JP277012

Feldman, A. (2006). *The Nature of Voluntary Control of Motor Actions.* In: Latash, M., Lestienne, F. (eds). Motor Control and Learning. Springer, M. https://doi.org/10.1007/0-387-28287-4_1

Feng, H., Su, J., Fang, W., Chen, X. & He, J. (2021). The entorhinal cortex modulates trace fear memory formation and neuroplasticity in the mouse lateral amygdala via cholecystokinin. *eLife, 10*, e69333. https://doi.org/10.7554/eLife.69333

Fernández-Moya, S., Ganesh, A. & Plass, M. (2023). Neural cell diversity in the light of single-cell transcriptomics. *Transcription, 14*(3-5), 158–176. https://doi.org/10.1080/21541264.2023.2295044

Ferrara, N. & Opendak, M (2023). Amygdala circuit transitions supporting developmentally-appropriate social behavior. *Neurobiology of Learning and Memory, 201,* 107762. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2023.107762

Fettes, P., Schulze, L. & Downar, J. (2017). Cortico-Striatal-Thalamic Loop Circuits of the Orbitofrontal Cortex: Promising Therapeutic Targets in Psychiatric Illness. *Frontiers in System Neuroscience, 11,* 25. https://doi.org/10.3389/fnsys.2017.00025

Fiebelkorn, I. & Kastner, S. (2020). Functional Specialization in the Attention Network. *Annual Review of Psychology, 71,* 221-249. https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010418-103429

Franciosa, F., Acuña, M., Nevian, N. & Nevian, T. (2024). A cellular mechanism contributing to pain-induced analgesia. PAIN - *The Journal of the International Association for the Study of Pain, 7*, 2. https://doi.org/10.1097/j.pain.0000000000003315

Fregosi, M., Contestabile, A., Hamadjida, A. & Rouiller, E. (2017). Corticobulbar projections from distinct motor cortical areas to the reticular formation in macaque monkeys. *European Journal of Neuroscience, 45*(11), 1379–1395. https://doi.org/10.1111/ejn.13576

Freud, S. (1950). Project for a scientific psychology. In J. Strachey (Ed. & Trans.), *The standard edition of the complete psychological works of Sigmund Freud.* (Vol. *1*, pp. 281–391). Hogarth Press. (Original work written in 1895).

Fusco, C. (2024). *Ribosomal protein dynamics and plasticity in the cell body and processes of neurons* [Doctoral Thesis, Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main]. https://doi.org/10.21248/gups.85673

Gaffield, M., Sauerbrei, B. & Christie, J. (2022). Cerebellum encodes and influences the initiation, performance, and termination of discontinuous movements in mice. *eLife. 11,* e71464. https://doi.org/10.7554/eLife.71464

Galarreta, M. & Hestrin, S. (2001). Electrical synapses between GABA-releasing interneurons. *Nature Reviews Neuroscience, 2*(6), 425–433. https://doi.org/10.1038/35077566

Gentil, B., Tibshirani, M. & Durham, H. (2015). Neurofilament dynamics and involvement in neurological disorders. *Cell and Tissue Research, 360,* 609–620. https://doi.org/10.1007/s00441-014-2082-7

Germann, J., Mameli, M., Elias, G., Loh, A., Taha, A., Gouveia, F., Boutet, A. & Lozano, A. (2021). Deep Brain Stimulation of the Habenula: Systematic Review of the Literature and Clinical Trial Registries. *Frontiers in Psychiatry, 12,* 730931. https://doi.org/10.3389/fpsyt.2021.730931

Giampiccolo, D. & Duffau, H. (2022). Controversy over the temporal cortical terminations of the left arcuate fasciculus: a reappraisal. *Brain, 145*(4), 1242–1256, https://doi.org/10.1093/brain/awac057

Gielen, M. (2010). Fonctionnement des récepteurs-canaux du glutamate: Des proteines responsables de la transmission synaptique excitatrice. *Medicine Sciences, 26*(1), 65–72. https://doi.org/10.1051/medsci/201026165

Giossi, C., Rubin, J., Gittis, A., Verstynen, T. & Vich, C. (2024). Rethinking the external globus pallidus and information flow in cortico-basal ganglia-thalamic circuits. *European Journal of Neuroscience,* 1–16. https://doi.org/10.1111/ejn.16348

Glangetas, C., Ladevèze, E., Guillaumin, A., Gauthier, M., Doudnikoff, E., Bézard, E., Taupignon, A., Baufreton, J. & Georges, F. (2022). Encoding social preference by interhemispheric neurons in the Insula. *bioRxiv,* 12.15.520538; https://doi.org/10.1101/2022.12.15.520538

González-Forero, David, Pastor, P., Delgado-García, J., de la Cruz, R. & Álvarez, F. (2004). Synaptic structural modification following changes in activity induced by tetanus neurotoxin in cat abducens neurons. *The Journal of Comparative Neurology, 471*(2), 201–218. https://doi.org/10.1002/cne.20039

Graça, D., Bondan, E., Pereira, L., Fernandes, C. & Maiorka, P. (2001). Behaviour of oligodendrocytes and Schwann cells in an experimental model of toxic demyelination of the central nervous system. Arquivos de *Neuro-psiquiatria, 59*(2B), 358–361. https://doi.org/10.1590/S0004-282X2001000300009

Grabenhorst, F. & Schultz, W. (2021). Functions of primate amygdala neurons in economic decisions and social decision simulation. *Behavioural Brain Research, 409,* 113318. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2021.113318

Gradwell, M., Ozeri-Engelhard, N., Eisdorfer, J., Laflamme, O., González, M., Upadhyay, A., Medlock, L., Shrier, T., Patel, K., Aoki, A., Gandhi, M., Abbas-Zadeh, G., Oputa, O., Thackray, J., Ricci, M., George, A., Yusuf, N., Keating, J., Imtiaz, Z., … Abraira, V. (2024). Multimodal sensory control of motor

performance by glycinergic interneurons of the mouse spinal cord deep dorsal horn. *Neuron, 112*(8), 1302–1327.e13. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2024.01.027

Graf, W. & Ugolini, G. (2006). The central mesencephalic reticular formation: its role in space–time coordinated saccadic eye movements. *The Journal of Physiology, 570.*(3), 433–434. https://doi.org/10.1113/JPHYSIOL.2005.103184

Granger, S., Leal, S., Larson, M., Janecek, J., McMillan, L., Stern, H. & Yassa, M. (2021). Integrity of the uncinate fasciculus is associated with emotional pattern separation-related fMRI signals in the hippocampal dentate and CA3. *Neurobiology of Learning and Memory, 117,* 107359. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2020.107359

Graybiel, A. M. (2008). Habits, rituals, and the evaluative brain. *Annual Review of Neuroscience, 31,* 359–387. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.29.051605.112851

Guang, H. & Ji, L. (2019). Proprioceptive recognition with artificial neural networks based on organizations of spinocerebellar tract and cerebellum. *International journal of neural systems, 29*(7), 1850056. https://doi.org/10.1142/S0129065718500569

Guillaud, L., El-Agamy, S., Otsuki, M. & Terenzio, M. (2020). Anterograde Axonal Transport in Neuronal Homeostasis and Disease. *Frontiers in Molecular Neuroscience, 13*(55617), 1–17. https://doi.org/10.3389/fnmol.2020.556175

Guillem, K. & Ahmed, S. (2020). Reorganization of theta phase-locking in the orbitofrontal cortex drives cocaine choice under the influence. *Scientific Reports, 10,* 8041. https://doi.org/10.1038/s41598-020-64962-w

Gunaydin, L. & Kreitzer, A. (2016). Cortico–Basal Ganglia Circuit Function in Psychiatric Disease. *Annual Review of Physiology, 78,* 327-350. https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021115-105355

Guyton, A. C. & Hall, J. E. (2021). *Tratado de fisiología médica* (14.ª ed.). Elsevier.

Haberberger, R., Kuramatilake, J., Barry, C. & Matusica, D. (2023). Ultrastructure of dorsal root ganglia. *Cell and Tissue Research, 393,* 17–36. https://doi.org/10.1007/s00441-023-03770-w

Hanganu-Opatz, I., Klausberger, T., Sigurdsson, T., Nieder, A., Jacob, S., Bartos, M., Sauer, J-F., Durstewitz, D., Leibold, C. & Diester, I. (2023). Resolving the prefrontal mechanisms of adaptive cognitive behaviors: A cross-species perspective. *Neuron, 111*(7), 1020–1036. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2023.03.017

Hartenstein, V. (2018). Development of the Nervous System of Invertebrates. In: *The Oxford Handbook of Invertebrate Neurobiology, Oxford Handbooks.* Oxford Academic. https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780190456757.013.3,

Harvey, R., Robinson, H., Liu, C., Oliva, A. & Fernandez-Ruiz, A. (2023). Hippocampo-cortical circuits for selective memory encoding, routing, and replay. *Neuron, 111*(13), 2076–2090. e9. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2023.04.015

Hasegawa, T., Chiken, S., Kobayashi, K. & Nambu, A. (2022). Subthalamic nucleus stabilizes movements by reducing neural spike variability in monkey basal ganglia. *Nature Communication, 13,* 2233. https://doi.org/10.1038/s41467-022-29750-2

Hatrock, D., Caporicci-Dinucci, N., & Stratton, J. A. (2020). Ependymal cells and multiple sclerosis: Proposing a relationship. *Neural regeneration research, 15*(2), 263–264. https://doi.org/10.4103/1673-5374.265551

Hernández-Martínez, A., Serrano-Juárez, C., Barrera-Medellín, K., Ramírez-Quiroga, C., Ramírez-Reyes, A., Casarrubias, R. & Prieto-Corona, B. (2023). Partial Klüver–Bucy syndrome in a paediatric patient: A post-neurosurgical and neuropsychological cases. *Journal of Neuropsychology, 18*(S1), 61–72. https://doi.org/10.1111/jnp.12320

Heyrani, R., Nejati, V., Abbasi, S. & Hartwigsen, G. (2022). Laterality in Emotional Language Processing in First and Second Language. *Frontiers in Psychology, 12,* 736359. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.736359

Ho, S., González, R., Abelson, J. & Liberzon, I. (2012). Neurocircuits underlying cognition-emotion interaction in a social decision making context. *NeuroImage, 63*(2), 843–857. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.07.017

Honda, T., Nagao, S., Hashimoto, Y., Ishikawa, K., Yokota, T., Mizusawa, H. & Ito, M. (2018). Tandem internal models execute motor learning in the cerebellum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America - PNAS, 115*, 7428-7433. https://doi.org/10.1073/pnas.1716489115

Hooks, B. (2017). Sensorimotor Convergence in Circuitry of the Motor Cortex. *The Neuroscientist, 23*(3), 251–263. https://doi.org/10.1177/1073858416645088

Horn, A. & Adamczyk, C. (2012). *Reticular Formation: Eye Movements, Gaze and Blinks.* In The Human Nervous System. 3rd Ed. Academic Press. Chapter 9, 328–366. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374236-0.10009-4

Horn, A., Němcová, V., ten Donkelaar, H. & Overeem, S. (2020). *The Reticular Formation and the Neuromodulatory Systems.* In: *Clinical Neuroanatomy.* Springer. Chapter, 257–307. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41878-6_5

Hutcherson, C., Plassmann, H., Gross, J. & Rangel, A. (2012). Cognitive Regulation during Decision Making Shifts Behavioral Control between Ventromedial and Dorsolateral Prefrontal Value Systems. *Journal of Neuroscience, 32*(39), 13543–13554. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6387-11.2012

Iavarone, E., Simko, J., Shi, Y., Bertschy, M., García-Amado, M., Litvak, P., Kaufmann, A-K., O'Reilly, C., Amsalem, O., Abdellah, M., Chevtchenko, G., Coste, B., Courcol, J-D., Ecker, A., Favreau, C., Fleury, A., Geit, W., Gevaert, M., Guerrero, N., … Hill, S. (2023). Thalamic control of sensory processing and spindles in a biophysical somatosensory thalamoreticular circuit model of wakefulness and sleep. *Cell Reports, 42*(3), 112200. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2023.112200

Iwasaki, H., Tanaka, S., Okabe, S. (2016). *Molecular Assembly of Excitatory Synapses.* In: Emoto, K., Wong, R., Huang, E., Hoogenraad, C. (eds) *Dendrites.* Springer, Tokyo. https://doi.org/10.1007/978-4-431-56050-0_15

Jacquemont, T., Valabregue, R., Daghsen, L., Moulton, E., Zavanone, C., Lamy, J. & Rosso, C. (2023). Association between superior longitudinal fasciculus, motor recovery, and motor outcome after stroke: a cohort study. *Frontiers in Neurology, 14,* 1157625. https://doi.org/10.3389/fneur.2023.1157625

James, W. (1890). *The principles of psychology* (Vols. 1–2). Henry Holt and Company. https://doi.org/10.1037/10538-000

Janku, C., Engel, P., Patel, K. & Giraldo, E. (2023). The 100 Most Cited Kluver-Bucy Research Articles: A Bibliometric Analysis. *Cureus, 15*(9), e45382. https://doi.org/10.7759/cureus.45382

Jiang, X., Ma, X., Sanford, R. & Li, X. (2024). Adapting to Changes in Communication: The Orbitofrontal Cortex in Language and Speech Processing. *Brain Sciences, 14*(3), 264. https://doi.org/10.3390/brainsci14030264

Jiao, L., Kang, H., Geng, Y., Liu, X., Wang, M. & Shu, K. (2024) The role of the nucleus basalis of Meynert in neuromodulation therapy: a systematic review from the perspective of neural network oscillations. *Frontiers in Aging Neuroscience, 16,* 1376764. https://doi.org/10.3389/fnagi.2024.1376764

Johnsen, L., Friis, K., Møller-Madsen, M. & Damkier, H. (2024). Mechanisms of cerebrospinal fluid secretion by the choroid plexus epithelium: Application to various intracranial pathologies. *Clinical Anatomy, 38*(1), 63–74. https://doi.org/10.1002/ca.24199

Johnson, H., Ulfhake, B., Dagerlind, A., Bennett, G., Fone, K. & Hökfelt, T. (1993). The serotoninergic bulbospinal system and brainstem-spinal cord content of serotonin-, TRH-, and substance P-like immunoreactivity in the aged rat with special reference to the spinal cord motor nucleus. *Synapse, 15*(1), 63–89. https://doi.org/10.1002/syn.890150108

Jung, M., Kim, D. & Mun, J. (2020). Direct Visualization of Actin Filaments and Actin-Binding Proteins in Neuronal Cells. *Frontiers in Cell and Developmental Biology, 8*(588556). https://doi.org/10.3389/fcell.2020.588556

Kaas, J. H. (2013). The evolution of brains from early mammals to humans. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science, 4*(1), 33–45. https://doi.org/10.1002/wcs.1206

Kagdi, M. (2017). Evolving *Dendritic Morphologies Highlight the Impact of Structured Synaptic Inputs on Neuronal Performance.* In: Bracciali, A., Caravagna, G., Gilbert, D., Tagliaferri, R. (eds). Computational Intelligence Methods for Bioinformatics and Biostatistics. CIBB 2016. Lecture Notes in Computer Science, 10477, 220-234. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-67834-4_18

Kai, H. & Shine, J. (2023). *Thalamic Contribution to Cortical Network Functions.* In: The Cerebral Cortex and Thalamus. Oxford Academic. Chapter 47, 494–502. https://doi.org/10.1093/med/9780197676158.003.0047

Kaiser, M., & Varier, S. (2011). Evolution and development of Brain Networks: From Caenorhabditis elegans to Homo sapiens. *Network: Computation in Neural Systems, 22*(1–4), 143–147. https://doi.org/10.3109/0954898X.2011.638968

Kandel, E., Koester, J. & Mack, S. & Siegelbaum, S. (2021). *Principles of neural science,* 6e Ed. McGraw Hill.

Ken'Ichi, I. & Yoshihide, S. (2012). The rostral parvicellular reticular formation neurons mediate lingual nerve input to the rostral ventrolateral medulla. *Anatomic Neuroscience: Basic & Clinical, 169*(2), 87–94. https://doi.org/10.1016/j.autneu.2012.05.001

Khoo, Y., Abdullah, J., Idris, Z., Ghani, A. & Halim, S. (2023). Dorsal column bedside examination test: tips for the neurosurgical resident. *The Malaysian Journal of Medicinal Science, 30*(2), 172-179. https://doi.org/10.21315/mjms2023.30.2.16

Kim, J., Imaizumi, K., Vijay, M., Hudacova, Z., Jurjuţ, O., Amin, D., Scherrer, G. & Paşca, S. (2024). Human assembloid model of the ascending neural sensory pathway. *bioRxiv, PrePrint, 3.*11, 584539. https://doi.org/10.1101/2024.03.11.584539.

Kim, S-H., An, K., Namkung, H., Saito, A., Rannals, M. D., Moore, J., Mihaljevic, M., Saha, S., Oh, S., Kondo, M., Ishizuka, K., Yang, K., Maher, B., Niwa, M. & Sawa, A. (2023). Anterior Insula–Associated Social Novelty Recognition: Pivotal Roles of a Local Retinoic Acid Cascade and Oxytocin Signaling. *American Journal of Psychiatry, 180*(4), 305–317. https://doi.org/10.1176/appi.ajp.21010053

Kimura, A. (2023). Alterations of sensory cell activity in the thalamic reticular nucleus by prefrontal cortex activation in anesthetized rats. *European Journal of Neuroscience, 58*(2), 2469–2503. https://doi.org/10.1111/ejn.16051

Koelkebeck, K., Bauer, J., Suslow, T. & Ohrmann, P. (2021). Case of Asperger's Syndrome and Lesion of the Right Amygdala: Deficits in Implicit and Explicit Fearful Face Recognition. *Frontiers in Psychology, 12,* 677549. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.677549

Kowalczyk-Grębska, N., Skorko, M., Dobrowolski, P., Kossowski, B., Myśliwiec, M., Hryniewicz, N., Gaca, M., Marchewka, A., Kossut, M. & Brzezicka, A. (2021). Lenticular nucleus volume predicts performance in real-time strategy game: cross-sectional and training approach using voxel-based morphometry. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1492*(1), 42–57. https://doi.org/10.1111/nyas.14548

Labuschagne, I., Dominguez, J., Grace, S., Mizzi, S., Henry, J., Peters, C., Rabinak, C., Sinclair, E., Lorenzetti, V., Terrett, G., Rendell, P., Pedersen, M., Hocking, D. & Heinrichs, M. (2024). Specialization of amygdala subregions in emotion processing. *Human Brain Mapping, 45*(5), e26673. https://doi.org/10.1002/hbm.26673

Lackey, E., Moreira, L., Norton, A., Hemelt, M., Osorno, T., Nguyen, T., Macosko, E., Wei-Chung, L., Hull, C. & Regehr, W. (2024). Specialized connectivity of molecular layer interneuron subtypes leads to disinhibition and synchronous inhibition of cerebellar Purkinje cells. *Neuron, 112*(14), 2333-2348.e6. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2024.04.010

Lafourcade, M., Goes, M-S., Vardalaki, D., Brown, N., Voigts, J., Dae, H., Minyoung, E., Taeyun, K. & Harnett, M. (2022). Differential dendritic integration of long-range inputs in association cortex via subcellular changes in synaptic AMPA-to-NMDA receptor ratio. *Neuron, 110*(9), 1532–1546. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2022.01.025

Lamanna, J., Ferro, M., Spadini, S., Racchetti, G. & Malgaroli, A. (2023). The Dysfunctional Mechanisms Throwing Tics: Structural and Functional Changes in Tourette Syndrome. *Behavioral Sciences, 13*(8), 668. https://doi.org/10.3390/bs13080668

Lançon, K. & Séguéla, P, (2023). Dysregulated neuromodulation in the anterior cingulate cortex in chronic pain. *Frontiers in Pharmacology, 14,* 1289218. https://doi.org/10.3389/fphar.2023.1289218

Latagliata, E., Orsini, C., Cabib, S., Biagioni, F., Fornai, F. & Puglisi-Allegra, S. (2023). Prefrontal Dopamine in Flexible Adaptation to Environmental Changes: A Game for Two Players. *Biomedicines, 11,* 3189. https://doi.org/10.3390/biomedicines11123189

Lebedev, A., Usberti, M., Coppi, A., Arida, R. & Campos, R. (2023). Myelin, aging, and physical exercise. *Neurobiology of Aging, 127*(7), 70–81. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2023.03.009

Lee, H., Son, J-W., Kim, J-E. & Lee, J. (2023). Amygdala Nuclei Volumetric Alterations in Adolescent with Attention Deficit Hyperactivity Disorder under Stimulant Medication. *The Korean Journal of Psychopathology, 27,* 17–25. https://doi.org/10.36430/kjp.2023.27.2.003

Lee, J., Park, J., Jeong, M., Oh, S-J., Yoon, J-H. & Oh, Y-S. (2024). Anatomical topology of extrahippocampal projections from dorsoventral CA pyramidal neurons in mice. *Frontiers in Neuroanatomy, 18,* 1421034. https://doi.org/10.3389/fnana.2024.1421034

Lefort, M., Boniface, Y. & Girau, B. (2011). Self-organizing neural maps for multi-modal associations. *BMC Neuroscience, 12*(1), P125. https://doi.org/10.1186/1471-2202-12-S1-P125

Leisman, G., Melillo, R., Melillo, T., Machado, C., Machado-Ferrer, Y., Chinchilla, M. & Carmeli, E. (2022). Taking Sides: Asymmetries in the Evolution of Human Brain Development in Better Understanding Autism Spectrum Disorder. *Symmetry, 14*(12), 2689. https://doi.org/10.3390/sym14122689

Leppla, C., Keyes, L., Glober, G., Matthews, G., Batra, K., Jay, M., Feng, Y., Chen, H., Mills, F., Delahanty, J., Olson, J., Nieh, E., Namburi, P., Wildes, C., Wichmann, R., Beyeler, A., Kimchi, E. & Tye, K. (2023). Thalamus sends information about arousal but not valence to the amygdala. *Psychopharmacology, 240,* 477–499. https://doi.org/10.1007/s00213-022-06284-5

Li, J., Cao, D., Yu, S., Xiao, X., Imbach, L., Stieglitz, L, Srnthein, J. & Jiang, T. (2023). Functional specialization and interaction in the amygdala-hippocampus circuit during working memory processing. *Nature Communications, 14,* 2921. https://doi.org/10.1038/s41467-023-38571-w

Li, L. & Ebner, F. (2006). Balancing bilateral sensory activity: callosal processing modulates sensory transmission through the contralateral thalamus by altering the response threshold. *Experimental Brain Research, 172,* 397–415. https://doi.org/10.1007/s00221-005-0337-y

Li, L., Liu, C., Biechele, S., Zhu, O., Song, L., Lanner, F., Jing, N. & Rossant, J. (2013). Location of transient ectodermal progenitor potential in mouse development. *Development, 140*(22), 4533–4543. https://doi.org/10.1242/dev.092866

Li, Z., Göschl, F. & Yang, G. (2020). Dissociated Neural Mechanisms of Target and Distractor Processing Facilitated by Expectations. *Journal of Neuroscience, 40*(10), 1997–1999. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2562-19.2020

Lia, A., Di Spiezio, A., Speggiorin, M. & Zonta, M. (2023). Two decades of astrocytes in neurovascular coupling. *Frontiers in Network Physiology, 3,* 1162757. https://doi.org/10.3389/fnetp.2023.1162757

Lilienberg, J., Apáti, Á., Réthelyi, J. & Homolya, L. (2022). Microglia modulate proliferation, neurite generation and differentiation of human neural progenitor cells. *Frontiers in Cell and Developmental Biology, 10,* 997028. https://doi.org/10.3389/fcell.2022.997028

López-Doménech, G. & Kittler, J. (2023). Mitochondrial regulation of local supply of energy in neurons. *Current Opinion in Neurobiology, 81*(8), 102747. https://doi.org/10.1016/j.conb.2023.102747

Lozovaya, N., Moumen, A. & Hammond, C. (2024). Basal forebrain cholinergic neurons have specific characteristics during the perinatal period. *eNeuro, 11*(5), 0538-23. https://doi.org/10.1523/ENEURO.0538-23.2024

Luo, W., Liu, B., Tang, Y., Huang, J. & Wu, J. (2024). Rest to Promote Learning: A Brain Default Mode Network Perspective. *Behavioral Sciences, 14,* 349. https://doi.org/10.3390/bs14040349

Lyubashina, O. & Itsev, D. (2007). NO-Dependent mechanisms of amygdalofugal modulation of hypothalamic autonomic neurons. *Neuroscience and Behavioral Physiology, 37,* 895–901. https://doi.org/10.1007/s11055-007-0096-2

MacAulay, N., Keep, R. & Zeuthen, T. (2022). Cerebrospinal fluid production by the choroid plexus: a century of barrier research revisited. *Fluids and Barriers of the CNS, 19,* 26. https://doi.org/10.1186/s12987-022-00323-1

MacAulay, N. & Toft-Bertelsen, T. (2023). Dual function of the choroid plexus: Cerebrospinal fluid production and control of brain ion homeostasis. *Cell Calcium, 116,* 102797. https://doi.org/10.1016/j.ceca.2023.102797

Magosso, L. & Ursino, M. (2023). The Sensory-Cognitive Interplay: Insights into Neural Mechanisms and Circuits. *Journal of Integrative Neuroscience, 22*(1), 1–3. https://doi.org/10.31083/j.jin2201003

Manto, M. (2017). Motor control: CRF Regulates Coordination and Gait. *Current Biology, 27*(17), PR847–R850. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.07.017

Mapps, A., Boehm, E., Beier, C., Keenan, W., Langel, J., Liu, M., Thomsen, M., Hattar, S., Zhao, H., Tampakakis, E. & Kuruvilla, R. (2022). Satellite glia modulate sympathetic neuron survival, activity, and autonomic function. *eLife 11,* e74295. https://doi.org/10.7554/eLife.74295

Marek, S. & Dosenbach, N. (2022). The frontoparietal network: function, electrophysiology, and importance of individual precision mapping. *Dialogues in Clinical Neuroscience, 20*(2), 133–140. https://doi.org/10.31887/DCNS.2018.20.2/smarek

Marlow, H., Srivastava, M., Matus, D. Q., Rokhsar, D. & Martindale, M. Q. (2015). Anatomy and development of the nervous system of *Nematostella vectensis,* an anthozoan cnidarian. *Developmental Neurobiology, 69*(4), 235–254. https://doi.org/10.1002/dneu.20698

Martins, I. & Tavares, I. (2017). Reticular Formation and Pain: The past and the future. *Frontiers in Neuroanatomy, 11*(51), 1–14. https://doi.org/10.3389/fnana.2017.00051

Masaki, T., Jun, K., Tomoki, S., Masashi, K., Shogo, O., Akiko, U. & Ryuji, T. (2021). Roles of the Cerebellum in Motor Preparation and Prediction of Timing. *Neuroscience, 462*, 220-234. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.04.039

McBenedict, B., Petrus, D., Pires, M., Pogodina, A., Arrey, D., Ahmed, Y., Castro, J., Balaji, A., Abrahão, A. & Pessôa, B. (2024). The Role of the Insula in Chronic Pain and Associated Structural Changes: An integrative review. *Cureus, 16*(4), e58511. https://doi.org/10.7759/cureus.58511

Mégevand, P., Groppe, D., Bickel, S., Mercier, M., Goldfinger, M., Keller, C., Entz, L. & Mehta, A. (2017). The Hippocampus and Amygdala Are Integrators of Neocortical Influence: A Cortico-Cortical Evoked Potential Study. *Brain connectivity, 7*(10). 1–9. https://doi.org/10.1089/brain.2017.0527

Meirhaeghe, N., Sohn, H. & Jazayeri, M. (2021). A precise and adaptive neural mechanism for predictive temporal processing in the frontal cortex. *Neuron, 109*(18), 2995–3011. e5. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2021.08.025

Mesulam, M. M. (2013). Cholinergic circuitry of the human nucleus basalis and its fate in Alzheimer's disease. *Journal of Comparative Neurology, 521*(18), 4124–4144. https://doi.org/10.1002/cne.23415

Mesulam, M. M., Mufson, E. J., Wainer, B. H. & Levey, A. I. (1983). Central cholinergic pathways in the rat: An overview based on an alternative nomenclature (Ch1–Ch6). Neuroscience, 10(4), 1185–1201. https://doi.org/10.1016/0306-4522(83)90108-2

Metzen, M., Huang, C. & Chacron, M. (2018). Descending pathways generate perception of and neural responses to weak sensory input. *PLoS Biology, 16*(6), e2005239. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005239

Milosavljević, A., Jančić, J., Mirčić, A., Dožić, A., Boljanović, J., Milisavljević, M. & Ćetković, M. (2021). Morphological and functional characteristics of satellite glial cells in the peripheral nervous system. *Folia Morphologica, 80*(4), 745–755. https://doi.org/10.5603/FM.a2020.0141

Ming, G. L. & Song, H. (2011). Adult neurogenesis in the mammalian brain: Significant answers and significant questions. *Neuron, 70*(4), 687–702. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.05.001

Miró-Padilla, A., Adrián-Ventura, J., Cherednichenko, A., Monzonís-Carda, I., Beltran-Valls, M., Moliner-Urdiales, D. & Ávila, C. (2023). Relevance of the anterior cingulate cortex volume and personality in motivated physical activity behaviors. *Communications Biology, 6,* 1106. https://doi.org/10.1038/s42003-023-05423-8

Mishra, A., Gordon, G., MacVicar, A. & Newman, E. (2024). Astrocyte Regulation of Cerebral Blood Flow in Health and Disease. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, 16,* a041354. https://doi.org/10.1101/cshperspect.a041354

Mizuki, K. & de Schutter, E. (2023). Models of Purkinje cell dendritic tree selection during early cerebellar development. *PLoS Computational Biology, 19*(7), e1011320. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1011320

Møllgård, K., Beinlich, F. R. M., Kusk, P., Miyakoshi, L. M., Delle, C., Plá, V., Hauglund, N. L., Esmail, T., Rasmussen, M. K., Gomolka, R. S., Mori, Y. & Nedergaard, M. (2023). A mesothelium divides the subarachnoid space into functional compartments. *Science, 379*(6627), 84–88. https://doi.org/10.1126/science.adc8810

Monge, Z., Geib, B., Siciliano, R., Packard, L., Tallman, C. & Madden, D. (2017). Functional modular architecture underlying attentional control in aging. *NeuroImage, 155,* 257–270. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.05.002

Moore, K. L., Dalley, A. F., II, & Agur, A. M. R. (2018). *Clinically oriented anatomy* (8th ed.). Lippincott Williams & Wilkins.

Morais, P., de Lima, R., Ríos-Flórez, J., Melo, T., Clascá, F., Cavalcante, J., Guzen, F., Cavalcanti, J. & Nascimento Jr., E. (2020). Cytoarchitecture and myeloarchitecture of the entorhinal cortex of the common marmoset monkey (Callithrix jacchus). *The Journal of Comparative Neurology, 528*(8), 1307–1320. https://doi.org/10.1002/cne.24814

Morrison, B. M., Lee, Y. & Rothstein, J. D. (2013). Oligodendroglia: Metabolic supporters of axons. *Trends in Cell Biology, 23*(12), 644–651. https://doi.org/10.1016/j.tcb.2013.07.007

Mu, R., Tang, S., Han, X., Wang, H., Yuan, D., Zhao, J., Long, Y. & Hong, H. (2022). A cholinergic medial septum input to medial habenula mediates generalization formation and extinction of visual aversion. *Cell Reports, 39*(9), 110882. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2022.110882

Murguia-Fuentes, R. & Kaye, A. (2024). *Respiratory Centers.* In Alaa Abd-Elsayed (ed.). Basic Anesthesia Review. Oxford Academic. Chapter 196. https://doi.org/10.1093/med/9780197584569.003.0196

Nakagawa, K., Cheong, Y., Seonkyoung, L., Habata, K., Kamiya, T., Shiotsu, D., Omori, I., Okazawa, H., Kosaka, H. & Jung, M. (2023). Region-based analysis of sensory processing using diffusion tensor imaging. *PLoS ONE, 18*(4), e0284250. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284250

Nanobashvili, Z., Bilanishvili, I., Barbakadze, M. & Khizanishvili, N. (2023). Some Characteristics of Neurons in the Reticular Nucleus of the Thalamus. *Current Progress in Medicine and Medical Research, 6,* 49–58. https://doi.org/10.9734/bpi/cpmmr/v6/6985A

Nanobashvili, Z., Bilanishvili, I., Buachidze, B., Barbakadze, M. & Khizanishvili, N. (2024). Interaction between the Reticular Nucleus of the Thalamus and Different Brainstem Structures. *New Visions in Medicine and Medical Science, 7,* 160–172. https://doi.org/10.9734/bpi/nvmms/v7/9148A

Nguyen, V., Breakspear, M., Hu, X. & Guo, C. (2016). The integration of the internal and external milieu in the insula during dynamic emotional experiences. *NeuroImage, 124,* 455–463. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.08.078

Nicholas, J., Amlang, C., Chi-Ying, L., Montaser-Kouhsari, L., Desai, N., Ming-Kai, P., Sheng-Han, K. & Shohamy, D. (2023). The role of the cerebellum in learning to predict reward: Evidence from cerebellar ataxia. *Cerebellum, 23*(4), 1355–1368, https://doi.org/10.1007/s12311-023-01633-2

Nicholls, J. G. & Paton, J. F. (2009). Brainstem: neural networks vital for life. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 364*(1529), 2447–2451. https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0064

Nikolopoulou, E., Galea, G., Rolo, A., Greene, N. & Copp, A. (2017). Neural tube closure: Cellular, molecular and biomechanical mechanisms. *Development, 144*(4), 552–566. https://doi.org/10.1242/dev.145904

Nisbet, K., Kostiw, A., Huynh, T., Saggu, S., Patel, D. & Cummine, J. (2024). A volumetric asymmetry study of gray matter in individuals with and without dyslexia. *Journal of Neuroscience Research, 102,* e25305. https://doi.org/10.1002/jnr.25305

Nishizawa, K., Fukabori, R., Okada, K., Kai, N., Uchigashima, M., Watanabe, M., Shiota, A., Ueda, M., Tsutsui, Y. & Kobayashi, K. (2012). Striatal indirect pathway contributes to selection accuracy of learned motor actions. *The Journal of Neuroscience, 32*(39), 13421–13432. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1969-12.2012

Nittala, S., Jara, C., Raza, D., Cazzaniga, J. & Filippi, D. (2023). Dejerine-Roussy syndrome in the setting of right sigmoid sinus thrombosis: a unique case report. *Journal of NeuroInterventional Surgery, 15*(1), A158. https://doi.org/10.1136/jnis-2023-SNIS.235

Noori, R., Park, D., Griffiths, J., Bells, S., Frankland, P., Mabbott, D. & Lefebvre, J. (2020). Activity-dependent myelination: A glial mechanism of oscillatory self-organization in large-scale brain networks. *PNAS: Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 117*(24), 13227–133237. https://doi.org/10.1073/pnas.1916646117

Nwonu, C. (2022). Neuronal Cell Mechanisms of Pain. *West African Journal of Medicine, 39*(10), 1075–1983. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36260866/

O'Connell, L. (2013). Evolutionary Development of Neural Systems in Vertebrates and Beyond. *Journal of Neurogenetics, 27*(3), 69–85. https://doi.org/10.3109/01677063.2013.789511

Obara, K., Kaneshige, M., Suzuki, M., Yokoyama, O., Tazoe, T. & Nishimura, Y. (2023). Corticospinal interface to restore voluntary control of joint torque in a paralyzed forearm following spinal cord injury in non-human primates. *Frontiers in neuroscience, 17,* 1127095. https://doi.org/10.3389/fnins.2023.1127095

Ocklenburg, S. & Güntürkün, O. (2024). *Spatial attention, neglect, and the right hemisphere.* In: The Lateralized Brain: The Neuroscience and Evolution of Hemispheric Asymmetries. 2nd Ed. Academic Press. Chapter 7, 211–239. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99737-9.00006-9

Oliveira, J. & Araque, A. (2022). Astrocyte regulation of neural circuit activity and network states. *Glia, 70,* 1455–1466. https://doi.org/10.1002/glia.24178

Orquiza, J. (2023). The Essential Interconnection of the Reticular Formation, Intermediolateral Nucleus, and Hypothalamus-Pituitary-Adrenal Axis: A Comprehensive View on Cellular Homeostasis. *International Journal of Psychiatry, 8*(5), 170–174. https://doi.org/10.33140/IJP.08.05.08

Osler, C. & Reynolds, R. (2012). Dynamic transformation of vestibular signals for orientation. *Experimental Brain Research, 223,* 189–197. https://doi.org/10.1007/s00221-012-3250-1

Osorio, C., Watt, A. J. & Kisiswa, L. (2023). Molecular mechanisms and pathways in cerebellar function. *Frontiers in Molecular Neuroscience, 16,* 1258215. https://doi.org/10.3389/fnmol.2023.1258215

Paré, D. & Headley, D. (2023). The amygdala mediates the facilitating influence of emotions on memory through multiple interacting mechanisms. *Neurobiology of Stress, 24,* 100529. https://doi.org/10.1016/j.ynstr.2023.100529

Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex* (G. V. Anrep, Trans.). Oxford University Press.

Pelloux, Y. & Baunez, C. (2017). Targeting the subthalamic nucleus in a preclinical model of alcohol use disorder. *Psychopharmacology 234,* 2127–2137. https://doi.org/10.1007/s00213-017-4618-5

Peng, B., Jiao, Y., Zhang, Y., Li, S., Chen, S., Xu, S., Gao, P., Fan, Y. & Yu, W. (2023), Bulbospinal nociceptive ON and OFF cells related neural circuits and transmitters. *Frontiers in Pharmacology, 14,* 1159753. https://doi.org/10.3389/fphar.2023.1159753

Peng, P. & Wang, Z. (2024). Contributions of the striatum to movement control. *Brain Sciences, 14*(4), 404. https://doi.org/10.3390/brainsci14040404

Peng, Z., He, T., Ren, P., Jin, L., Yang, Q., Xu, C., Wen, R., Chen, J., Wei, Z., Verguts, T. & Chen, Q. (2022). Imbalance between the caudate and putamen connectivity in obsessive–compulsive disorder. *NeuroImage: Clinical, 35,* 103083. https://doi.org/10.1016/j.nicl.2022.103083

Pereda, A. E. (2014). Electrical synapses and their functional interactions with chemical synapses. *Nature Reviews Neuroscience, 15*(4), 250–263. https://doi.org/10.1038/nrn3708

Pereira, J., Baumann, R., Norrmén, C., Somandin, C., Miehe, M., Jacob, C., Lühmann, T., Hall-Bozic, H., Mantei, N., Meijer, d. & Suter, U. (2010). Dicer in Schwann cells is required for myelination and axonal integrity. *The Journal of Neuroscience, 30*(19), https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0801-10.2010

Pereira, P., Mallawaarachchi, S., Bailey, N., Murphy, O. & Fitzgerald, P. (2023). Obsessive–compulsive disorder (OCD) is associated with increased engagement of frontal brain regions across multiple event-related potentials. *Psychological Medicine, 53*(15), 7287–7299. https://doi.org/10.1017/S0033291723000843

Perry, B., Méndez, J. & Mitchell, A. (2022). Cortico-thalamocortical interactions for learning, memory and decision-making. *The Journal of Physiology, 601*(1), 25–35. https://doi.org/10.1113/JP282626

Phillips, J., Kambi, N., Redinbaugh, M., Mohanta, S. & Saalmann, Y. (2021). Disentangling the influences of multiple thalamic nuclei on prefrontal cortex and cognitive control. Neuroscience & Biobehavioral *Reviews, 128,* 487–510. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.06.042

Piccin, A., Plat, H., Wolff, M. & Coutureau, E. (2024). Adaptive Responding to Stimulus–Outcome Associations Requires Noradrenergic Transmission in the Medial Prefrontal Cortex. *Journal of Neuroscience, 44*(22), e0078242024. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0078-24.2024

Ping, X. (2023). Mecanismo molecular de interacción entre motores de kinesina que afectan sus tiempos de residencia en la red y el extremo de los microtúbulos. *Journal of Theoretical Biology, 571,* 111556. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2023.111556

Plá, V., Bitsika, S., Giannetto, M. J., Ladron-de-Guevara, A., Gahn-Martinez, D., Mori, Y., Nedergaard, M. & Møllgård, K. (2023). Structural characterization of SLYM—a 4th meningeal membrane. *Fluids and Barriers of the CNS, 20*(1), 93. https://doi.org/10.1186/s12987-023-00500-w

Prajjwal, P., Chaudhary, A., Ranjan, R. & Chaudhary, B. (2022). Kluver Bucy syndrome: A Rare Neurological Disease with Several Challenges. *Journal of Advances in Medicine and Medical Research, 34*(22), 179–84. https://doi.org/10.9734/jammr/2022/v34i2231591.

Price, J. (2006). Comparative Aspects of Amygdala Connectivity. *Annals of the New York Academy of Sciences, 985*(1), 50–58. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2003.tb07070.x

Pronier, É., Morici, J. & Girardeau, G. (2023). The role of the hippocampus in the consolidation of emotional memories during sleep. *Trends in Neuroscience, 46*(11), 912–925. https://doi.org/10.1016/j.tins.2023.08.003

Proville, R., Spolidoro, M., Guyon, N., Dugué, G., Selimi, F., Isope, P. Popa, D. & Léna, C. (2014). Cerebellum involvement in cortical sensorimotor circuits for the control of voluntary movements. *Nature Neuroscience, 17,* 1233–1239. https://doi.org/10.1038/nn.3773

Purves, D., Augustine, G., Fitzpatrick, D., Hall, W., LaMantia, A., White, L., Mooney, R. & Platt, M. (2018). *Neuroscience.* 6th Ed. Oxford University Press.

Qarot, E., Guan, Y. & Hanani, M. (2024). The protective barrier role of satellite glial cells in sensory ganglia. *Glia, 72*(6), 1054–1066. https://doi.org/10.1002/glia.24511

Raasakka, A. & Kursula, P. (2020). Flexible Players within the Sheaths: The intrinsically disordered proteins of myelin in health and disease *Cells, 9*(2), 470. https://doi.org/10.3390/cells9020470

Rae, C. & Critchley, H. (2022). Mechanistic insight into the pathophysiological basis of Tourette syndrome. *International Review of Movement Disorders, 3,* 209–244. https://doi.org/10.1016/bs.irmvd.2021.11.001

Rakic, P. (2009). Evolution of the neocortex: A perspective from developmental biology. *Nature Reviews Neuroscience, 10*(10), 724–735. https://doi.org/10.1038/nrn2719

Ralston, H. & Ralston, D. (1994). Medial lemniscal and spinal projections to the macaque thalamus: an electron microscopic study of differing GABAergic circuitry serving thalamic somatosensory mechanisms. *The Journal of Neuroscience, 14*(5), 2485–2502. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.14-05-02485.1994

Ramiro-Cortés, Y. & Israely, I. (2013). Long lasting protein synthesis- and activity-dependent spine shrinkage and elimination after synaptic depression. *PLoS ONE, 8*(8), e71155. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071155

Ramón y Cajal, S. (1899-1904). *Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados* (Vols. 1–3). Nicolás Moya.

Ran, C., Kamalani, G. & Chen, X. (2021). Modality-Specific Modulation of Temperature Representations in the Spinal Cord after Injury. *Journal of Neuroscience, 41*(39), 8210–8219. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1104-21.2021

Rathjen, J., Haines, B., Hudson, K., Nesci, A. Dunn, S. & Rathjen, P. (2002). Directed differentiation of pluripotent cells to neural lineages: homogeneous formation and differentiation of a neurectoderm population. *Development, 129*(11), 2649–2661. https://doi.org/10.1242/dev.129.11.2649

Ravera, S. & Panfoli, I. (2015). Role of myelin sheath energy metabolism in neurodegenerative diseases. *Neural Regeneration Research, 110*(10), 1570–1571. https://doi.org/10.4103/1673-5374.167749

Ravindranath, O., Ordaz, S., Padmanaghan, A., Foran, W., Jalbrzikowski, M, Calabro, F. & Luna, B. (2020). Influences of affective processing and emotional context on neural activation during cognitive control from adolescence through adulthood. *Developmental Cognitive Neuroscience, 45*(10), 100836. https://doi.org/10.1016/j.dcn.2020.100836

Reina, M., Oliva, A., Carrera, A., Diamantopoulos, J. & Prats-Galino, A. (2015). *Spinal Dural Sac, Nerve Root Cuffs, Rootlets, and Nerve Roots.* In: Reina, M., de Andrés, J., Hadzic, A., Prats-Galino, A., Sala-Blanch, X., van Zundert, A. (eds). Atlas of Functional Anatomy for Regional Anesthesia and Pain Medicine. Springer, Chapter 385–409. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09522-6_19

Reinhart, R. & Grover, S. (2023). Personalized Noninvasive Neuromodulation for Obsessive Compulsive Behaviors. *Biological Psychiatry, 93*(9), S32. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2023.02.096

Ríos-Flórez, J. A. (2018). Neuroanatomical and functional substrates of the medial prefrontal cortex. *Revista Argentina de Ciencias del Comportamiento, 10*(3), 43–53. https://revistas.unc.edu.ar/index.php/racc/article/view/20619

Ríos-Flórez, J.A., Lima, R., Morais, P. Medeiros, H., Cavalcante, J. & Nascimento, E. (2021). Medial prefrontal cortex (A32 and A25) projections in the common marmoset: A subcortical anterograde study. *Scientific Reports, 11,* 14565. https://doi.org/10.1038/s41598-021-93819-z

Robinson, D. (2022). Neurophysiology of the saccadic system: The reticular formation. Chapter 17. *Progress in Brain Research, 267*(1), 355–378. https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2021.10.017

Rocha, G., Freire, M., Britto, A., Paiva, K., Oliveira, R., Fonseca, I., Araújo, D., Oliveira, L., Guzen, F., Morais, P. & Cavalcanti, J. (2023). Basal ganglia for beginners: the basic concepts you need to know and their role in movement control. *Frontiers in Systems Neuroscience, 17,* 1242929. https://doi.org/10.3389/fnsys.2023.1242929

Rodrigues, S., Desroches, M., Krupa, M., Cortes, J., Sejnowski, T. & Ali, A. (2016). Time-coded neurotransmitter release at excitatory and inhibitory synapses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America - PNAS, 113*(8) E1108–E1115, https://doi.org/10.1073/pnas.1525591113

Roesler, R. & McGaugh, J, (2022). The Entorhinal Cortex as a Gateway for Amygdala Influences on Memory Consolidation. *Neurosciences, 497,* 86–96. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2022.01.023

Rolls, E. (2019). The orbitofrontal cortex and emotion in health and disease, including depression. *Neuropsychologyia, 128,* 14–43. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.09.021

Rolls, E. (2023). The orbitofrontal cortex, amygdala, reward value, emotion, and decision-making. In: Brain Computations and Connectivity, 2nd Ed. Oxford Academic. Chapter 11, 475–563. https://doi.org/10.1093/oso/9780198887911.003.0011

Romero, L. (2010). Fight or Flight Responses. In: Encyclopedia of Animal Behavior. Academic Press. Chapter, 710–714. https://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00261-8

Rongjing, G., Hao, Q. & Jin-Hui, W. (2011). Physiological synaptic signals initiate sequential spikes at soma of cortical pyramidal neurons. *Molecular Brain, 19*(4), 1–8. https://doi.org/10.1186/1756-6606-4-19

Rolls, E. (2023). The cingulate cortex. In: Brain Computations and Connectivity, 2nd ed. Oxford Academic. Chapter 12, 564–595. https://doi.org/10.1093/oso/9780198887911.003.0012

Rousseau, C., Barbiero, M. Pozzo, T., Papaxanthis, C. & White, O. (2021). Actual and Imagined Movements Reveal a Dual Role of the Insular Cortex for Motor Control. *Cerebral Cortex, 31*(5), 2586–2594. https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa376

Rudolph, S., Badura, A., Lutzu, S., Pathak, S., Thieme, A., Verpeut, J., Wagner, M., Yi-Mei, Y. & Fioravante, D. (2023). Cognitive-Affective Functions of the Cerebellum. *The Journal of Neuroscience, 43*(45), 7554–7564. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1451-23.2023

Saab, A. S., Tzvetanova, I. D. & Nave, K. A. (2013). The role of myelin and oligodendrocytes in axonal energy metabolism. *Current opinion in neurobiology, 23*(6), 1065–1072. https://doi.org/10.1016/j.conb.2013.09.008

Sadeh, N., Spielberg, J., Warren, S., Miller, G. & Heller, W. (2014). Aberrant Neural Connectivity During Emotional Processing Associated with Posttraumatic Stress. *Clinical Psychological Science, 2*(6), 748–755. https://doi.org/10.1177/2167702614530113

Sánchez-Alcañiz, J. & Benton, R. (2017). Multisensory neural integration of chemical and mechanical signals. *Bioessays 39*(8), 1700060. https://doi.org/10.1002/bies.201700060

Sánchez-Lasern, A., Principe, A., Ley, M., Vaquerizo, B., Langohr, K. & Rocamora, R. (2023). Insular Role in Blood Pressure and Systemic Vascular Resistance Regulation. *Neuromodulation,* 1–20. https://doi.org/10.1016/j.neurom.2022.12.012

Sarmiento-Rivera, L. & Ríos-Flórez, J. (2017). The neural basis of the decision-making and emotional processes involved. Revista *Chilena de Neuropsicología, 12*(2), 32–37. https://doi.org/10.5839/rcnp.2017.12.02.06

Sarnat, H. & Netsky, M. (2002). When does a ganglion become a brain? Evolutionary origin of the central nervous system. *Seminars in Pediatric Neurology, 9*(4), 240–253. https://doi.org/10.1053/spen.2002.32502

Sarter, M., Avila, C., Kucinski, A. & Donovan, E. (2021). Make a Left Turn: Cortico-Striatal Circuitry Mediating the Attentional Control of Complex Movements. *Movement Disorders, 36*(3), 535–546. https://doi.org/10.1002/mds.28532

Sathyamurthy, A. (2023). Cerebellar Neurons Projecting to the Spinal Cord Regulate Motor Performance and Motor Learning. *IBRO Neuroscience Reports, 15*(1), S43–S44. https://doi.org/10.1016/j.ibneur.2023.08.2140

Sato, W., Usui, N., Sawada, R, Kondo, A., Toichi, M. & Inoue, Y. (2021). Impairment of emotional expression detection after unilateral medial temporal structure resection. *Scientific Reports, 11,* 20617. https://doi.org/10.1038/s41598-021-99945-y

Scheibel, A. (2009). *Reticular Formation and the Brain Stem. Encyclopedia of neuroscience.* Academic Press. 145–149. https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.02030-1

Scholz, J. (2014). Mechanisms of chronic pain. *Molecular Pain, 110*(1), O15. https://doi.org/10.1186/1744-8069-10-S1-O15

Schonewille, M., Girasole, A., Rostaing, P., Ayon, A., Nelson, A., Triller, A., Casado, M., de Zeeuw, C. & Bouvier, G. (2021). NMDARs in granule cells contribute to parallel fiber–Purkinje cell synaptic plasticity and motor learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS, 118*(37), e2102635118. https://doi.org/10.1073/pnas.2102635118

Schwarz, J., Lizarazu, M., Lallier, M. & Klimovich-Gray, A. (2024). Phonological deficits in dyslexia impede lexical processing of spoken words: Linking behavioural and MEG data. *Cortex, 171,* 204–222. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2023.10.003

Sedov, A., Devet'yarov, D., Semenova, Y., Zav´yalova, V., Ushakov, V., Medvednik, R., Ublinskii, M., Akhadov, T. & Semenova, N. (2016). fMRI Studies of the Dynamics of Human Brain Reactions on Execution of Voluntary Movements. *Neuroscience and Behavioral Physiology, 46,* 1031–1038. https://doi.org/10.1007/s11055-016-0349-z

Seo, D-O., Funderburk, S., Bhatti, D., Motard, L., Newbold, D., Girven, K., McCall, J., Krashes, M., Sparta, D. & Bruchas, M. (2016). A GABAergic Projection from the Centromedial Nuclei of the Amygdala to Ventromedial Prefrontal Cortex Modulates Reward Behavior. *The Journal of Neuroscience, 36*(42), 10831–10842. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1164-16.2016

Shafiee, N., Fonov, B., Dadar, M., Spreng, N. & Collins, L. (2024). Degeneration in Nucleus basalis of Meynert signals earliest stage of Alzheimer's disease progression. *Neurobiology of Aging, 139*(7), 54–63. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2024.03.003

Shah, R. (2024). *Reticular Activating System.* In: Alaa Abd-Elsayed (ed.). *Basic Anesthesia Review.* Oxford Academic. Chapter 197. https://doi.org/10.1093/med/9780197584569.003.0197

Shainline, J. (2019). Fluxonic Processing of Photonic Synapse Events. IEEE Journal of Selected *Topics in Quantum Electronics, 26*(1), 1–15. doi: https://doi.org/10.1109/JSTQE.2019.2927473

Shelton, A., Oliver, D., Lazarte, I., Grimstvedt, J., Kapoor, I., Swann, J., Ashcroft, C., Williams, S., Conway, N., Tir, S., Robinson, A., Peirson, S., Akam, T., Kentros, C., Witter, M., Butt, S. & Packer, A. (2024). Single neurons and networks in the claustrum integrate input from widespread cortical sources. *eLife, 13,* RP98002. https://doi.org/10.7554/eLife.98002.1

Sherman, M. (2017). Functioning of circuits connecting thalamus and cortex. *Comprehensive Physiology, 7*(2), 713–739. https://doi.org/10.1002/cphy.c160032

Sherman, M. (2022). *Thalamocortical Circuitry Matters.* In: Halassa, M., ed. *The thalamus.* Cambridge University Press. Chapter 4, 71–90. https://doi.org/10.1017/9781108674287.005

Shigeno, S., Andrews, P. L. R., Ponte, G. & Fiorito, G. (2018). Cephalopod brains: An overview of current knowledge to facilitate comparison with vertebrates. *Frontiers in Physiology, 9,* 952. https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00952

Shingai, Y., Kanamori, M., Shimoda, Y., Kayono, S., Nemoto, H., Mugikura, S., Saito, R. & Tominaga, T. (2023). Simulation of the occipital transtentorial approach incorporating visualization of the cerebellar tentorium using three-dimensional computed tomography angiography and gadolinium-enhanced T1-weighted magnetic resonance imaging: Technical note. *Neurosurgical Review, 46,* 259. https://doi.org/10.1007/s10143-023-02170-6

Siletti, K., Hodge, R., Albiach, A. M., Lee, K. W., Ding, L., Hu, L., Lönnerberg, P., Bakken, T., Casper, T., Clark, M., Dee, N., Gloe, J., Hirschstein, D., Shapovalova, N. V., Keene, C. D., Nyhus, J., Tung, H., Yanny, A. M., Arenas, E., . . . Linnarsson, S. (2023). Transcriptomic diversity of cell types across the adult human brain. *Science, 382,* 6667. https://doi.org/add7046

Silver, R., MacAskill, A. & Farrant, M. (2016). *Neurotransmitter-gated ion channels in dendrites.* In: Stuart G, Spruston N, Häusser M (eds) *Dendrites,* 3rd Ed. Oxford University. Press, New York, 217–257.

Silver, J., & Miller, J. H. (2004). Regeneration beyond the glial scar. *Nature Reviews Neuroscience, 5*(2), 146–156. https://doi.org/10.1038/nrn1326

Singh, A. (2018). Oscillatory activity in the cortico-basal ganglia-thalamic neural circuits in Parkinson's disease. *European Journal of Neuroscience, 48*(8), 2869–2878. https://doi.org/10.1111/ejn.13853

Skinner, B. F. (1938). *The behavior of organisms: An experimental analysis.* Appleton-Century-Crofts.

Slotnick, S. (2022). The hippocampus and long-term memory. *Cognitive Neuroscience, 13*(3–4), 113–114. https://doi.org/10.1080/17588928.2022.2128736

Snell, R. S. (2010). *Neuroanatomía clínica* (7.ª ed.). Wolters Kluwer. Ed. Lippincott Williams & Wilkins, Wolters Kluwer.

Soh, C., Hervault, M., Chalkley, N., Moore, C., Rohl, A., Zhang, Q., Uc, E., Greenlee, J. & Wessel, J. (2024). The human subthalamic nucleus transiently inhibits active attentional processes. *Brain,* awae068. https://doi.org/10.1093/brain/awae068

Soyman, E., Bruls, R., Ioumpa, K., Müller-Pinzler, L., Gallo, S., Qin, C., van Straaten, E., Self, M., Peters, J., Possel, J., Onuki, Y., Baayen, J., Idema, S., Keysers, C. & Gazzola, V. (2022) Intracranial human recordings reveal association between neural activity and perceived intensity for the pain of others in the insula. *eLife, 11,* e75197. https://doi.org/10.7554/eLife.75197

Spinelli, J. B., & Haigis, M. C. (2018). The multifaceted contributions of mitochondria to cellular metabolism. *Nature Cell Biology, 20*(7), 745–754. https://doi.org/10.1038/s41556-018-0124-1

Splittgerber, R. (2018). *Snell´s Clinical Neuroanatomy.* 8th Ed. Wolters Kluwer.

Splittgerber, R. (2024). *Snell´s Clinical Neuroanatomy.* 9th Ed. Wolters Kluwer.

Spruston, N., Häusser, M. & Stuart, G. (2014). *Information Processing in Dendrites and Spines.* Chapter 11. In: Fundamental Neuroscience, 4th Ed. Academic Press. 231–260. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385870-2.00011-1

Stalter, M., Westendorff, S. & Nieder, A. (2020). Dopamine Gates Visual Signals in Monkey Prefrontal Cortex Neurons. *Cell reports, 30*(1), 164–172.e4. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2019.11.082

Stevens, C. (1998). Neuronal diversity: Too many cell types for comfort? *Current Biology, 8*(20), PR708–R710. https://d10.1016/j.conb.2017.10.023

Stern, D., Wilke, A. & Root, C. (2023). Anatomical Connectivity of the Intercalated Cells of the Amygdala. *eNeuro, 10*(10), 0238–23. https://doi.org/10.1523/ENEURO.0238-23.2023

Strominger, N., Demarest, R. & Laemle, L. (2012). *The Reticular Formation and the Limbic System.* In: Noback's Human Nervous System, 7th Edition. Humana Press. Chapter, 379–395. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-779-8_22

Svodoba, K. & Li, N. (2018). Neural mechanisms of movement planning: motor cortex and beyond. *Current Opinion in Neurobiology, 49*(4), 33–41. https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.10.023

Syage, A., Pachow, C., Cheng, Y., Mangale, V., Green, K. & Lane, T. (2023). Microglia influence immune responses and restrict neurologic disease in response to central nervous system infection by a neurotropic murine coronavirus. *Frontiers in Cellular Neuroscience, 17,* 1291255. https://doi.org/10.3389/fncel.2023.1291255

Syeda, R., Takefumi, Y., Mitsunori, I., Takayuki, T., Kazuhiro, O., Kazuki, S. & Akira, K. (2024). Tensile Stress on Microtubules Facilitates Dynein-Driven Cargo Transport. *Nano Letters, 24*(30), 9129–9136. https://doi.org/10.1021/acs.nanolett.4c00209

Tassinary, L, Cacioppo, J. & Vanman, E. (2016). *The Somatic System.* In: Cacioppo, J., Tassinary, L., Berntson, G. eds. *Handbook of Psychophysiology.* Cambridge Handbooks in Psychology. Cambridge University Press; Chapter 8, 151-182.

Tatsuya, U., Tadashi, I. & Yukio, N. (2022). Temporal dynamics of the sensorimotor convergence underlying voluntary limb movement. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America - PNAS, 119*(48), e2208353119. https://doi.org/10.1073/pnas.2208353119

Tetsuya, W. (2022). *Resting electric potential and ionic currents in the cell.* In: Modeling Electrochemical Dynamics and Signaling Mechanisms in Excitable Cells with Pathological Case Studies. Academic Press. Chapter 5, 95–115. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-98803-2.00005-5

Tisserand, A., Philippi, N., Botzung, A. & Blanc, F. (2023). Me, myself and my insula: An Oasis in the Forefront of Self-Consciousness. *Biology, 12*(4), 599. https://doi.org/10.3390/biology12040599

Torisawa, T., Saito, K., Furuta, K. & Kimura, A. (2024). Active fluctuations of cytoplasmic actomyosin networks facilitate dynein-driven intracellular transport along microtubules. *bioRxiv, PrePrint,* 1–40. https://doi.org/10.1101/2024.05.23.595269

Toy, D. & Namgung, U. (2013). Role of glial cells in axonal regeneration. *Experimental Neurobiology, 22*(2), 68–76. https://doi.org/10.5607/en.2013.22.2.68

Trott, L., Hafezparast, M. & Madzvamuse, A. (2018). A mathematical understanding of how cytoplasmic dynein walks on microtubules. *Royal Society Open Science, 5*(171568), 1–25. http://dx.doi.org/10.1098/rsos.171568

Tsuboi, D., Nagai, T., Yoshimoto, J. & Kaibuchi, K. (2024) Neuromodulator regulation and emotions: insights from the crosstalk of cell signaling. *Frontiers in Molecular Neuroscience, 17,* 1376762. https://doi.org/10.3389/fnmol.2024.1376762

Uchida, A., Peng, J. & Brown, A. (2023). Regulation of neurofilament length and transport by a dynamic cycle of phospho-dependent polymer severing and annealing. *Molecular Biology of the Cell, 34*(7), 1–15. https://doi.org/10.1091/mbc.E23-01-0024

Uslaner, J. & Robinson, T. (2006). Subthalamic nucleus lesions increase impulsive action and decrease impulsive choice - mediation by enhanced incentive motivation? European *Journal of Neuroscience, 24*(8), 2345–2354. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.05117.x

Valencia, C., Kindler, L., Fillingim, R. & George, S. (2012). Investigation of Central Pain Processing in Shoulder Pain: Converging results from 2 musculoskeletal pain models. *The Journal of Pain, 13*(1), 81–89. https://doi.org/10.1016/j.jpain.2011.10.006

van der Heijden, M. & Sillitoe, R. (2021). Interactions Between Purkinje Cells and Granule Cells Coordinate the Development of Functional Cerebellar Circuits. *Neuroscience, 462,* 4–21. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.06.010

Van Essen, D. C., Smith, S. M., Barch, D. M., Behrens, T. E. J., Yacoub, E. & Ugurbil, K. (2013). The WU-Minn Human Connectome Project: An overview. *NeuroImage, 80,* 62–79. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.041

Vavladeli, A., Daigle, T., Zeng, H., Crochet, S. & Petersen, C. (2020). Projection-specific Activity of Layer 2/3 Neurons Imaged in Mouse Primary Somatosensory Barrel Cortex During a Whisker Detection Task. *Function: Journal of the American Pshysiological Society, 1*(1), zqaa008, https://doi.org/10.1093/function/zqaa008

Vermehren-Schmaedick, A., Olah, M., Ramunno-Johnson, D., Lidke, K., Cohen, M. & Vu, T. (2022). Molecular-Scale Dynamics of Long Range Retrograde Brain-Derived Neurotrophic Factor Transport Shaped by Cellular Spatial Context. *Frontiers in Neuroscience, 16*(835815), 1–14. https://doi.org/10.3389/fnins.2022.835815

Wahlstrom, K., Alvarez-Dieppa, A., McIntyre, C. & LaLumiere, R. (2021). The medial entorhinal cortex mediates basolateral amygdala effects on spatial memory and downstream activity-regulated cytoskeletal-associated protein expression. *Neuropsychopharmacology, 46,* 1172–1182. https://doi.org/10.1038/s41386-020-00875-6

Wan, B., Hong, S., Bethlehem, R. Floris, D., Bernhardt, B. & Valk, S. (2023). Diverging asymmetry of intrinsic functional organization in autism. *Molecular Psychiatry, 28,* 4331–4341. https://doi.org/10.1038/s41380-023-02220-x

Wang, B. & Dudko, O. (2020). A Theory of Synaptic Transmission. *eLife, 10,* e73585. https://doi.org/10.7554/eLife.73585

Wang, M., Li, P., Li, Z., da Silva, B., Zheng, W., Xiang, Z., He, Y., Xu, T., Cordeiro, C., Deng, L., Dai, Y., Ye, M., Lin, Z., Zhou, J., Zhou, X., Ye, F., Cunha, R., Chen, J. & Gou, W. (2023). Lateral septum adenosine A2A receptors control stress-induced depressive-like behaviors via signaling to the hypothalamus and habenula. *Nature Communications, 14,* 1880. https://doi.org/10.1038/s41467-023-37601

Wang, N., Perkins, E., Zhou, L., Warren, S. & May, P. (2017). Reticular Formation Connections Underlying Horizontal Gaze: The Central Mesencephalic Reticular Formation (cMRF) as a Conduit for the Collicular Saccade Signal. F*rontiers in Neuroanatomy, 11*(36), 1–20. https://doi.org/10.3389/fnana.2017.00036

Wang, Y., Jiang, Y., Song, B-L., Zou, H-W., Li, Z-L., Li, L-F. & Liu, Y-J. (2022). mGlu2/3 receptors within the ventral part of the lateral septal nuclei modulate stress resilience and vulnerability in mice. *Brain Research, 1779,* 147783. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2022.147783

Webb, J., Ma, M., Yin, C., Ptáček, L. & Fu, Y-H. (2022). An excitatory peri-tegmental reticular nucleus circuit for wake maintenance. *Proceedings of the National Academy of Sciences-PNAS, 119*(34), e2203266119. https://doi.org/10.1073/pnas.2203266119

Weigel, S., Kuenzel, T., Lischka, K., Huang, G. & Luksch, H. (2022). Morphology and Dendrite-Specific Synaptic Properties of Midbrain Neurons Shape Multimodal Integration. *The Journal of Neuroscience, 42*(13), 2614– 2630. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1695-21.2022

Welniarz, Q., Dusart, I. & Roza, E. (2016). The corticospinal tract: Evolution, development, and human disorders. *Developmental Neurobiology, 77*(7), 810–829. https://doi.org/10.1002/dneu.22455

Wernicke, C. (1874). *Der aphasische symptomencomplex: Eine psychologische Studie auf anatomischer Basis.* Cohn & Weigert.

Whyte, C., Redinbaugh, M., Shine, J. & Saalmann, Y. (2024). Thalamic contributions to the state and contents of consciousness. *Neuron, 112*(10), 1611–1625. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2024.04.019

Wolff, M., Morceau, S., Folkard, R., Martin-Cortecero, J. & Groh, A. (2021). A thalamic bridge from sensory perception to cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 120*(1), 222–235. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.11.013

Wu, X-B., Zhu, Q., Gao, M-H., Yan, S-H., Gu, P-Y., Zhang, P-F., Xu. M-L. & Gao, Y-J. (2023). Excitatory Projections from the Prefrontal Cortex to Nucleus Accumbens Core D1-MSNs and κ Opioid Receptor Modulate Itch-Related Scratching Behaviors. *The Journal of Neuroscience, 43*(8), 1334–1347. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1359-22.2023

Xu, N. (2013). On the Concept of Resting Potential—Pumping Ratio of the Na+/K+ Pump and Concentration Ratios of Potassium Ions Outside and Inside the Cell to Sodium Ions Inside and Outside the Cell. *The Journal of Membrane Biology, 246,* 75–90. https://doi.org/10.1007/s00232-012-9507-6

Xue, M., Shi, W-T., Zhou, S-B., Li, Y-N., Wu., F-Y., Chen, Q-Y., Liu, R-H., Zhou, Z-X., Zhang, Y-X., Chen, Y-X., Xu, F., Bi, G-Q., Li, X-H., Lu, J-S. & Zhuo, M. (2022). Mapping thalamic-anterior cingulate monosynaptic inputs in adult mice. *Molecular Pain, 18,* 1–13. https://doi.org/10.1177/17448069221087034

Yamaguchi, K. & Sakurai, Y. (2014). Spike-Coding Mechanisms of Cerebellar Temporal Processing in Classical Conditioning and Voluntary Movements. *Cerebellum 13,* 651–658. https://doi.org/10.1007/s12311-014-0580-5

Yang, Y., Yang, H., Yu, C., Ni, F., Yu, T. & Luo, R. (2023). Alterations in the topological organization of the default-mode network in Tourette syndrome. *BMC Neurology, 23,* 390. https://doi.org/10.1186/s12883-023-03421-1

Yankouskaya, A., Denholm-Smith, T., Yi, D., Greenshaw, A., Cao, B. & Sui, J. (2022). Neural Connectivity Underlying Reward and Emotion-Related Processing: Evidence from a Large-Scale Network Analysis. *Frontiers in Systems Neuroscience, 16,* 833625. https://doi.org/10.3389/fnsys.2022.833625

Yee, Y., Ellegood, J., French, L. & Lerch, J. (2023). Organization of thalamocortical structural covariance and a corresponding 3D atlas of the mouse thalamus. *NeuroImage, 285*(1), 120453. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2023.120453

Yi-Zhao, G., Li-Ai, L., Ning, J., Bing-Bing, Z. & Qing, J. (2023). Kinesin-microtubule interaction reveals the mechanism of kinesin-1 for discriminating the binding site on microtubule. *Chinese Physics B, 32*(10), 108701. https://doi.org/10.1088/1674-1056/acdfc1

Yildiz, F. & Temucin, C. (2023). Multimodal integration and modulation of visual and somatosensory inputs on the corticospinal excitability. *Neurophysiologie Clinique, 53*(3). 102842. https://doi.org/10.1016/j.neucli.2022.102842

Ying, X., Ping, Z., Zhao, Y. & Jun M. (2022). Response mechanism in a functional neuron under multiple stimuli. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications, 607*(12), 128875. https://doi.org/10.1016/j.physa.2022.128175

Young, J. Z. (1971). *The anatomy of the nervous system of Octopus vulgaris.* Oxford: Clarendon Press.

Zavalin, K. & Lagrange, A. (2023). *Pharmacology: GABAergic neurotransmission*. In: Primer on the Autonomic Nervous System. 4th Ed. Academic Press. Chapter 19, 109–112. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85492-4.00113-7

Zhang, X., Liu, L., Chai, Y., Zhang, J., Deng, Q. & Chen, X. (2024). Reimagining the meninges from a neuroimmune perspective: a boundary, but not peripheral. *Journal of Neuroinflammation, 21,* 299. https://doi.org/10.1186/s12974-024-03286-2

Zhu, B. (2022). Role of microtubules in neuro-electrical transmission: a hypothesis. *Brain Network and Modulation, 1*(4), 155–165. https://doi.org/10.4103/2773-2398.365025

Zhu, J., Hasanbegović, H., Liu, L., Gao, Z. & Li, N. (2023). Activity map of a cortico-cerebellar loop underlying motor planning. *Nature Neuroscience, 26,* 1916–1928. https://doi.org/10.1038/s41593-023-01453-x

Zinn, P., Habib, A., Deng, H., Gecici, N., Elidrissy, H., Alami, Y., Amjadzadeh, M. & Sherry, N. (2024). Uncovering Interoceptive Human Insular Lobe Function through Intraoperative Cortical Stimulation-A Review. *Brain Sciences, 14*(7), 646. https://doi.org/10.3390/brainsci1407064

Este libro se terminó de imprimir en
Divegráficas SAS en el mes de agosto del 2026.

Esta obra fue compuesta utilizando
las familias tipográficas Minion Pro y Segoe UI

¿Qué hace que pensemos, recordemos, sintamos o actuemos de cierta manera? *Fundamentos de neuroanatomía* responde esa pregunta convirtiendo la neuroanatomía en la clave para comprender el comportamiento humano desde dentro. Con un lenguaje accesible e integrador, esta obra guía al lector a través de las estructuras del sistema nervioso —sus bases embriológicas, químicas, funcionales y clínicas— para explicar cómo sustentan procesos como la percepción, la emoción, la memoria, el lenguaje, el movimiento y la toma de decisiones.

Diseñado para estudiantes y profesionales de psicología, medicina, neurociencias y disciplinas afines, este libro va más allá del enfoque anatómico tradicional: conecta morfología cerebral con comportamiento, estructura con experiencia. Una invitación a comprender el sistema nervioso como el núcleo biológico de nuestra identidad —un universo vivo que da forma a quiénes somos.

ISBN: 978-628-7782-19-8



TdeA
Institución Universitaria

SELLO EDITORIAL TdeA