

CAPÍTULO 11

SISTEMA NERVIOSO

Gustavo Zuccolilli y Vanina Cambiaggi



Índice del capítulo 11

Introducción

Sistema nervioso central

Médula espinal

Tronco del encéfalo

Médula oblongada

Mesencéfalo

Lóbulos ópticos

Cerebelo

Cerebro

Formaciones diencefálicas

Formaciones telencefálicas

Sistema nervioso periférico

Nervios

Ganglios nerviosos

Detalle de los nervios periféricos

Nervios espinales

Nervios craneales

Recuadro 10.1. La inteligencia de las aves

Bibliografía

Introducción

El **sistema nervioso** gobierna todas las funciones orgánicas, tanto aquellas que le permiten al individuo interactuar con su medio, como también las funciones necesarias para mantener la homeostasis del medio interno. Es un sistema complejo formado por un sólo tipo de tejido (tejido nervioso) derivado del ectodermo embrionario. Su organización y fisiología tisular es compleja en todos los vertebrados y recién en las últimas décadas han podido descubrirse parte de los mecanismos funcionales.

Los mecanismos nerviosos involucrados en el vuelo de las aves han sido estudiados en detalle y revelan un grado de integración y coordinación exquisito de las funciones motoras, pese a lo cual se consideró al sistema nervioso de estos animales como un sistema en estado evolutivamente precario en comparación con el de los mamíferos. En especial, la falta de una neocorteza estratificada, plegada y extensa, indujo a postular que las aves poseían un sistema nervioso similar a los reptiles con escasas modificaciones. Sin embargo, los estudios realizados durante los últimos 10 años han demostrado que muchas especies de aves son capaces de realizar tareas complejas, incluso con un grado de dificultad mayor a las pruebas que pueden resolver ciertos mamíferos. La capacidad de algunas aves para solucionar problemas por medio del uso de herramientas, la excelente memoria espacial utilizada por ciertos pájaros para almacenar semillas en distintos sitios, así como la creciente evidencia que algunas especies de aves pueden reconocer su imagen en el espejo, han revolucionado la neuroanatomía e inclusive han cambiado la nomenclatura utilizada, en especial al referirse a la estructura del cerebro aviar.

Las evidencias actuales sugieren que el patrón evolutivo del sistema nervioso a lo largo de la escala zoológica no es lineal, por el contrario, puede compararse más acertadamente con un patrón evolutivo arborizado a partir de un ancestro común (Fig. 11.1). La **teoría clásica** de la evolución encefálica (*scala natura theory*) propone que desde un cerebro simple se habría incrementado la complejidad del sistema por la incorporación de nuevas áreas que cubren y

comandan a las ya existentes. Por lo tanto, esta forma de evolución lineal sugiere que desde el encéfalo simple de un pez o de un anfibio, se habría avanzado en complejidad hacia un modelo de encéfalo representado por el de los reptiles y las aves, para luego incrementar e incorporar nuevas estructuras en los mamíferos y culminar en el más complejo de todos los encéfalos que pertenece al ser humano (Fig. 11.1A).

La **teoría moderna** propone un esquema distinto: una evolución ramificada donde las nuevas especies se desarrollan a partir de un antiguo ancestro común. El cerebro habría evolucionado por la reestructuración, el redimensionamiento y la modificación de las partes ya existentes en la forma ancestral. De manera que, si bien existe un crecimiento en el tamaño encefálico, este no es consecuencia de la aparición de nuevas estructuras, simplemente las estructuras presentes en los ancestros son modificadas (algunas incrementando y otras disminuyendo su tamaño y complejidad) y por lo tanto la estructura del encéfalo es la resultante de un ordenamiento heterogéneo de la antiguas estructuras debido a la modificación de los distintos componentes encefálicos (Fig. 11.1B).

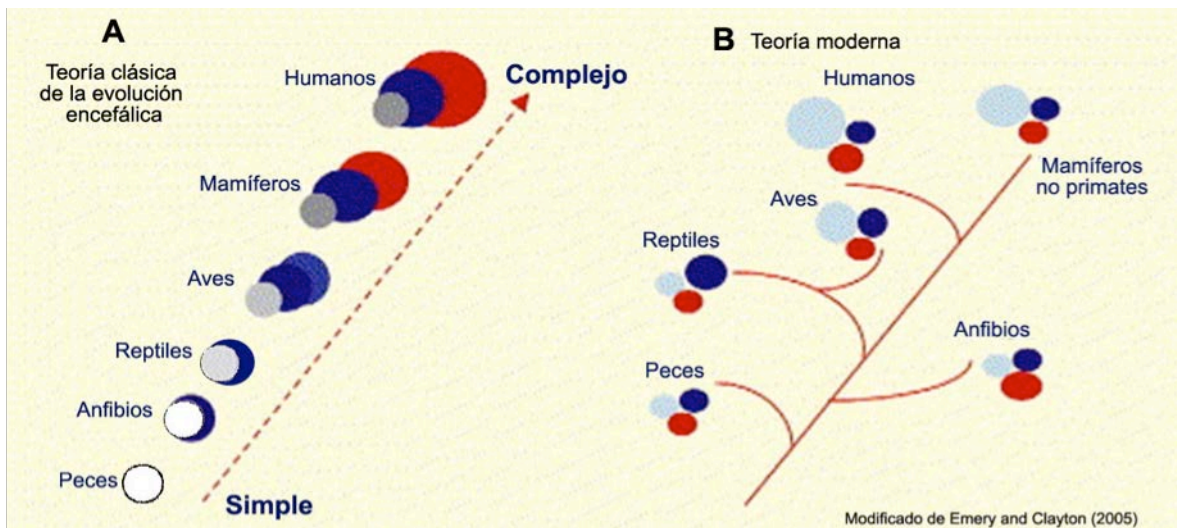


Figura 11.1. El gráfico presenta las teorías de la evolución encefálica en los vertebrados. Según la teoría clásica (A) la aparición de nuevas áreas aumenta el tamaño encefálico (los distintos colores indican distintos sectores cerebrales). De acuerdo con la teoría moderna (B), no aparecen nuevas estructuras, sino que los sectores preexistentes se modifican y reestructuran.

En las aves aparece una exigencia evolutiva particular debido a las modificaciones del organismo destinadas para el vuelo. Los grandes cambios anatómicos tienen como principal objetivo trasladar el mayor porcentaje del peso corporal hacia el centro de gravedad del individuo; esta modificación es acompañada por la obligada reducción del tamaño de los extremos corporales, por lo tanto, la cabeza disminuye considerablemente de tamaño, mientras que la cauda (cola) desaparece (Fig. 11.2).

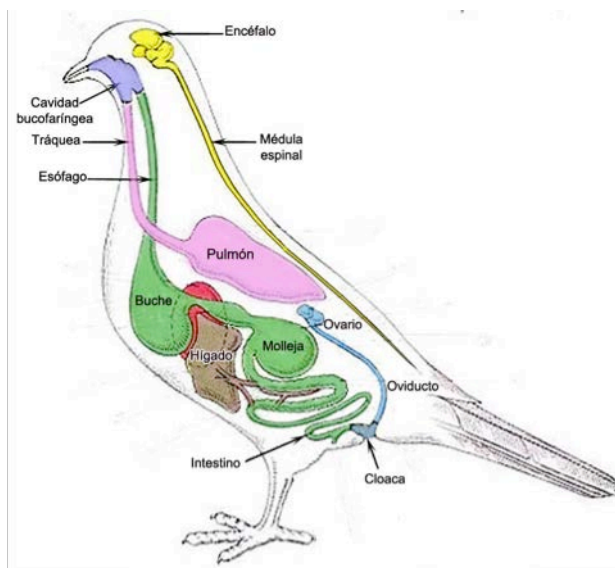


Figura 11.2. El esquema muestra los principales sistemas corporales de las aves. Puede apreciarse el pequeño tamaño de los órganos del sistema nervioso central y la disposición central intracavitaria de los órganos de mayor peso.

Es evidente que la pérdida de los dientes, la casi total desaparición de los potentes músculos de la masticación y la reducción del espesor de los huesos de la cabeza son determinantes para disminuir el peso de las regiones cefálicas. Sin embargo, la cabeza debe quedar provista por un sistema visual sumamente desarrollado y destinado a la observación desde grandes distancias. Debido a estos cambios radicales en la estructura corporal es frecuente ver que los ojos de las aves son de un tamaño mayor que el encéfalo en un gran número de especies. El reducido tamaño comparativo del encéfalo de las aves no debe considerarse como un índice estricto de las capacidades adaptativas de estas especies. Como se explica más adelante, el encéfalo aviar posee una arquitectura particular y distintiva en la cual importantes regiones

cerebrales se han modificado de una forma completamente diferente al modelo encefálico que poseen los mamíferos.

En las aves, el sistema nervioso se describe siguiendo los mismos lineamientos generales utilizados en las otras clases de vertebrados. A partir de un criterio anatómico se diferencia un **sistema nervioso central** (SNC) formado por la médula espinal y el encéfalo (tronco del encéfalo, cerebelo y cerebro) y un **sistema nervioso periférico** (SNP) representado por la totalidad de los nervios y ganglios nerviosos distribuidos en el organismo (Fig. 11.3). Por otro lado, cuando se utiliza una perspectiva más funcional, se reconoce un **sistema nervioso somático** que comanda y coordina la actividad de los músculos esqueléticos y un **sistema nervioso autónomo** o visceral que controla las funciones vegetativas a través de la actividad de las glándulas, el músculo liso y el músculo cardíaco (Fig. 11.3).

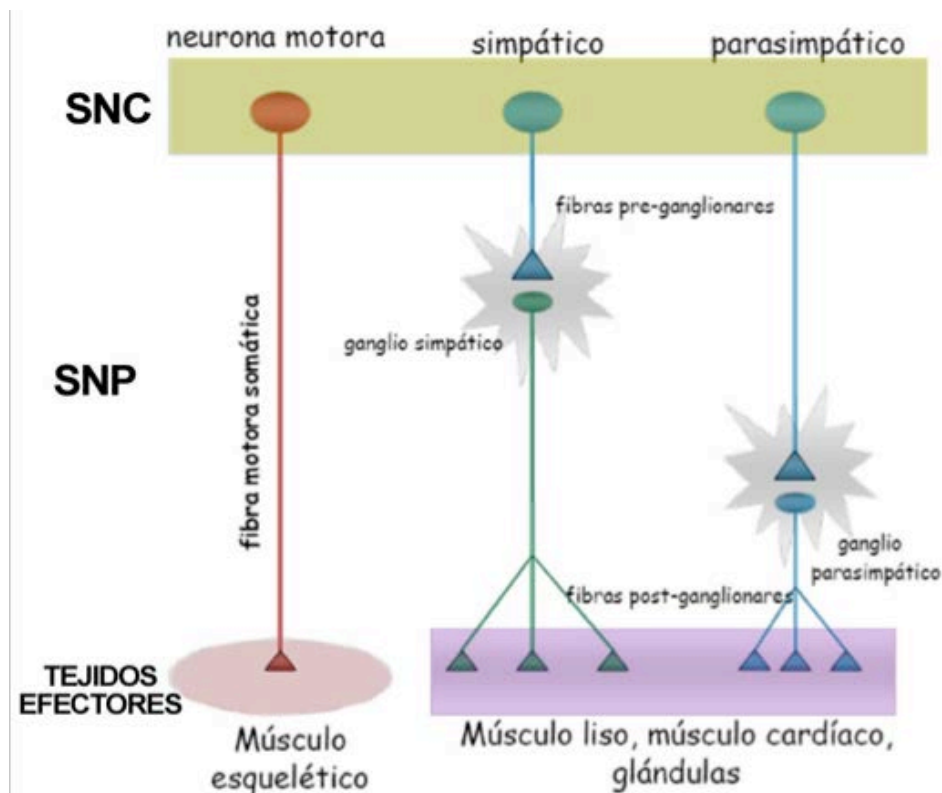


Figura 11.3. Esquema de las divisiones funcionales del sistema nervioso (somático y autónomo) y los distintos tejidos efectores gobernados por cada división.

Sistema nervioso central

La médula espinal y el encéfalo están tapizados externamente por tres **hojas meníngicas** que se prolongan hasta el origen de los nervios espinales y craneales. Estas hojas meníngicas o **meninges** son la **duramadre**, la **aracnoides** y la **piamadre**. La **duramadre** es la lámina más externa, de color blanco y estructura fibroelástica densa, representa una verdadera cubierta protectora para los órganos nerviosos. Esta envoltura se adhiere íntimamente al periostio en la cavidad craneal y se ubica en el interior del canal vertebral formando un tubo fibroso separado de las vértebras por el espacio epidural. Este estrecho espacio es de mayor tamaño en la región cervical y lumbar, donde contiene una cantidad variable de grasa fluida, de aspecto gelatinoso, que colabora en la protección de la médula espinal. La **aracnoides** es una lámina conjuntiva delicada que se adhiere íntimamente a la duramadre por su cara profunda y se prolonga en forma de delgadas trabéculas hacia la piamadre. Las trabéculas aracnoideas están formadas por tejido conjuntivo laxo y fibroblastos que delimitan cavidades ocupadas por líquido cefalorraquídeo. El conjunto de estas cavidades forma el espacio subaracnoideo por donde circula el citado líquido. Finalmente, se observa la **piamadre** que es una delgada capa conjuntiva que adhiere a la superficie de los órganos nerviosos y se continúa sin demarcación evidente con el tejido conjuntivo que rodea a los vasos sanguíneos. Ambas superficies de la aracnoides, la superficie interna de la piamadre y las trabéculas están tapizadas por un epitelio plano.

Médula espinal

La **médula espinal** es un largo cordón de tejido nervioso que ocupa toda la longitud del canal vertebral y se extiende desde el agujero magno hasta las vértebras que forman el pigostilo. Este órgano es un cilindro delgado y atenuado que aparece rodeado por las tres envolturas meníngicas.

Externamente se observan dos ensanchamientos (intumescencias) muy marcados, uno presente a nivel cervical en correspondencia con el nacimiento de los nervios destinados a los músculos del vuelo y el otro a nivel lumbosacro que se asocia con el origen de los nervios de los miembros pelvianos. En el gallo doméstico la médula espinal mide 35 cm de longitud de los cuales la parte cervical representa el 50%, la porción torácica sólo el 20%, similar a la porción lumbosacra, mientras que el 10% restante corresponde a los segmentos caudales. El diámetro transversal en su origen (agujero magno) es de aproximadamente 3-4 mm, alcanza 5 mm en el ensanchamiento cervical y su mayor diámetro aparece en la porción lumbosacra en donde puede medir hasta 7 mm.

La **estructura histológica** de la médula espinal en las aves es similar en muchos aspectos a la observada en los mamíferos (Fig. 11.4).

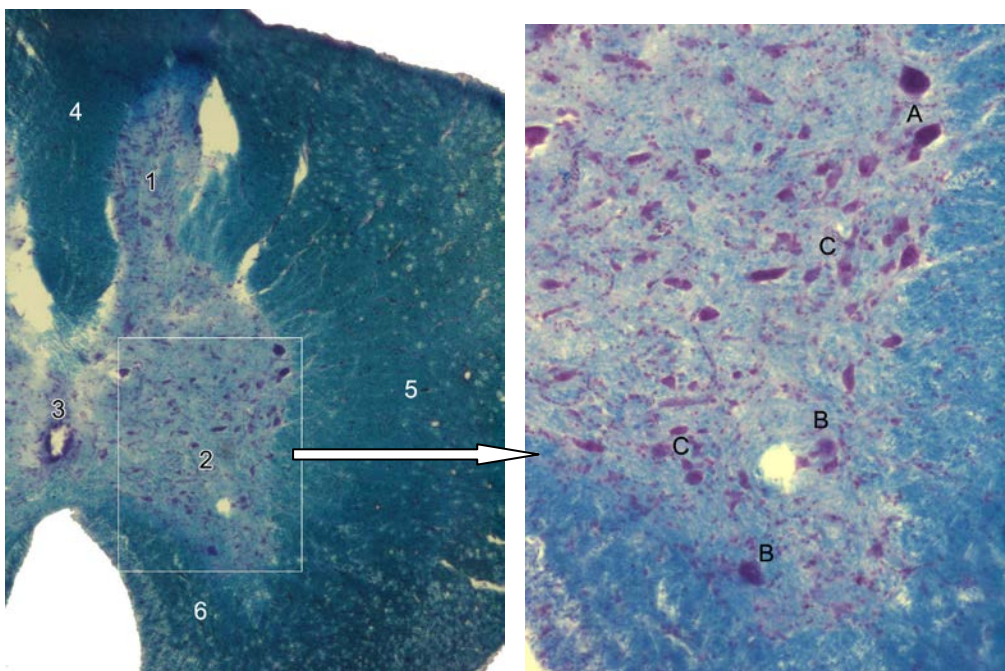


Figura 11.4. Microfotografía de una sección transversal (30 μ m) de la médula espinal de la gallina. Coloración de Küver-Barrera. En el panel de la izquierda (40x) se observa la sustancia gris interna con un asta dorsal (1), un asta ventral (2) y en la parte central el conducto central de la médula espinal. La sustancia blanca periférica se encuentra dividida en un cordón dorsal (4), uno lateral (5) y uno ventral (6). El panel de la derecha es la imagen ampliada del asta ventral (100x) donde aparecen neuronas motoras viscerales grandes (A), neuronas motoras grandes (B) y neuronas motoras de tamaño intermedio (C).

Existe una clara segmentación del órgano evidenciado por la emergencia de los nervios espinales. La **sustancia blanca** formada por axones fuertemente mielinizados se ubica en forma periférica y queda dividida en tres cordones blancos (dorsal, lateral y ventral).

Los cuerpos neuronales se encuentran agrupados en una **sustancia gris** central que se asemeja a una mariposa o una letra H. Esta característica morfológica permite diferenciarse en dos astas dorsales (sensitivas) y dos astas ventrales (motoras), ambas con una población heterogénea de neuronas y células de la glía. Una comisura de sustancia gris une la hemimédula derecha con la hemimédula izquierda; en su parte central aparece el canal central de la médula espinal revestido por una capa de células ependimarias. Inmediatamente por debajo de la comisura gris aparece una delgada comisura blanca, formada por un conjunto de fibras nerviosas que cruzan hacia la hemimédula opuesta.

En las **astas dorsales** se encuentran neuronas medianas y pequeñas con diferentes formas (bipolares y multipolares), agrupadas en capas o estratos. Estas neuronas forman parte de las vías sensitivas que son elementos de los arcos reflejos medulares, o bien transportan la información sensorial hacia los centros encefálicos. Los estratos de neuronas más superficiales se asocian con la sensibilidad proveniente de receptores cutáneos y propioceptores ubicados en el aparato locomotor. Los estratos de neuronas más profundos reciben información sensitiva de las vísceras.

Las **astas ventrales** contienen neuronas multipolares de tres tamaños diferentes: grandes, medianas y pequeñas. Todas ellas poseen función motora pues sus axones abandonan la médula espinal para incorporarse a los nervios espinales y por medio de ellos llegan a los músculos estriados del aparato locomotor (motoneurona o neurona motora somática), al músculo liso de las vísceras y vasos sanguíneos, al músculo estriado cardíaco y a las glándulas (neurona preganglionar y postganglionar del sistema autónomo). Las neuronas motoras somáticas se ubican en la porción central y ventral del asta ventral, mientras que las neuronas vegetativas forman una deformación lateral-dorsal conocida como asta lateral.

La citoarquitectura descrita en los párrafos anteriores y mostrada en la Fig. 11.4, en general puede aplicarse a todos los segmentos medulares, pero los segmentos lumbares y sacros de la médula espinal muestran diferencias organizativas importantes. En esta porción de la médula espinal, los cordones dorsales de sustancia blanca se separan y dejan entre ellos un amplio espacio sobre la cara dorsal, llamado seno romboideo. El seno romboideo está ocupado por una masa de tejido con aspecto uniforme y consistencia gelatinosa que se denomina cuerpo de glucógeno. El **cuerpo de glucógeno** cubre la superficie dorsal de la porción lumbosacra de la médula, se encuentra apoyado directamente sobre la membrana limitante externa del tejido nervioso - formada por las terminaciones de los astrocitos en contacto con la piamadre-. En su estructura celular se han identificado grandes células poliédricas derivadas de los astrocitos que almacenan glucógeno en su citoplasma (Fig. 11.5).

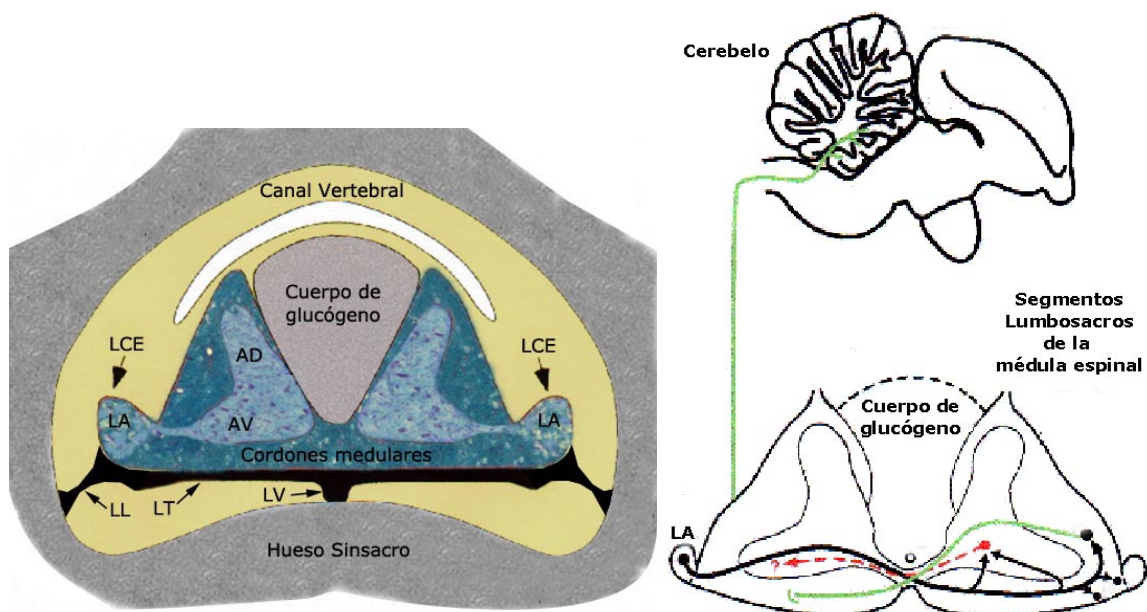


Figura 11.5. En el panel de la izquierda se observa el esquema de una sección transversa de la porción lumbosacra de la médula espinal de una paloma. Los cordones dorsales y las astas grises dorsales (AD) se separan y forman el seno romboideo ocupado por el cuerpo de glucógeno. Las astas grises ventrales (AV) poseen los lóbulos accesorios (LA) como columnas grises agregadas. El gran desarrollo del sistema de sujeción está formado por un ligamento lateral o dentado (LL), un ligamento medio (LM) y un ligamento transverso (LT). En el panel de la derecha se presenta la función sugerida para los lóbulos accesorios de la médula espinal y su relación con la propiocepción durante la marcha bípeda.

En la médula espinal, los somas neuronales se ubican en la sustancia gris, sin embargo, en todas las clases de vertebrados incluso en el ser humano existen algunos somas neuronales esparcidos en la sustancia blanca (células o neuronas paragriseas). El número de **neuronas paragriseas** de los segmentos lumbosacros de las aves es excepcionalmente alto y está relacionado con uno de los tractos espinocerebelosos que conduce información propioceptiva proveniente de mecanorreceptores.

La **intumescencia medular lumbosacra** posee lóbulos accesorios representados por engrosamientos o protrusiones laterales, ubicadas en forma segmentaria en el espacio que existe entre dos nervios espinales vecinos. Estos lóbulos accesorios de la médula espinal son verdaderas columnas grises marginales, poco visibles o inexistentes en el resto del órgano. Las secciones histológicas de estos lóbulos accesorios muestran la presencia de neuronas y astrocitos ricos en glucógeno (Fig. 11.5). Las prolongaciones dendríticas de algunas neuronas de estas columnas grises se extienden hasta unos canales meníngeos próximos y finalizan en proximidad del líquido cerebroespinal. Por medio de estudios electrofisiológicos se ha comprobado que estas neuronas poseen actividad mecanorreceptora. La aracnoides y la piamadre de la región lumbosacra se modifican para formar varios espacios en donde circula muy lentamente el líquido cefalorraquídeo. Estos canales meníngeos se encuentran separados entre sí por delicados tabiques conjuntivos ubicados en las anfractuosidades del hueso sinsacro y sostenidos firmemente por los gruesos ligamentos (transverso, lateral y medio) de la región (Fig. 11.5).

Las modificaciones del canal vertebral en el interior del hueso sinsacro incluyen un sector muy amplio contenido en un único hueso que resulta de la fusión de las vértebras lumbares y sacras, donde se encuentra firmemente sostenida la intumescencia lumbosacra de la médula espinal por las meninges. Por otro lado, en el mismo sector encontramos las adaptaciones de las meninges que forman verdaderos canales conteniendo líquido cefalorraquídeo y la particular estructura de los correspondientes segmentos de la médula espinal provistos de neuronas en los lóbulos accesorios con actividad mecanorreceptora. Todos estos elementos son los componentes de un sistema sensorial especial para la

detección del movimiento durante la marcha bípeda. Con base en estudios anatómicos y funcionales, actualmente se postula que las aves poseen dos sistemas sensoriales propioceptivos especiales: uno para el vuelo que utiliza los estímulos provenientes del sistema vestibular ubicado en el oído interno y otro diferente para la marcha bípeda que recibe y procesa los estímulos en los segmentos lumbares y sacros de la médula espinal.

Tronco del encéfalo

El **tronco del encéfalo** se encuentra formado por tres órganos que representan la continuación del tubo neural en el interior de la cavidad craneal: la **médula oblongada**, el **punte** y el **mesencéfalo**. Todos ellos poseen una citoarquitectura similar a la observada en la médula espinal, aun cuando incorporan dos columnas grises adicionales (branquiales) asociadas con la inervación de los derivados de los arcos branquiales embrionarios. A diferencia de los mamíferos, las aves en general no poseen un puente evidente separado por surcos transversos de los órganos vecinos. La ausencia de fibras transversales que conecten los hemisferios cerebelosos, escasamente desarrollados en las aves, permite que la cara ventral de la médula oblongada se continúe sin línea demarcatoria con los pedúnculos cerebrales. De esta forma, la emergencia de los últimos siete nervios craneales se observa en la cara ventral y lateral de la médula oblongada (Fig. 11.6).

Médula oblongada. La **médula oblongada** presenta una forma triangular con el vértice hacia caudal. Es notoriamente más ancha que la médula espinal, su cara ventral no presenta los cordones medulares muy marcados (Fig. 11.6) y se continúa insensiblemente con los pedúnculos cerebrales. La cara dorsal delimita la fosa romboidea que representa el piso del cuarto ventrículo y se encuentra cubierta por el cerebelo. La **citoarquitectura** del órgano es muy similar a la de la médula espinal. La sustancia blanca está localizada

periféricamente rodeando y separando los núcleos grises. Su estructura no es uniforme en toda su longitud, por esta razón las secciones histológicas muestran variaciones importantes según el sector rostrocaudal considerado.

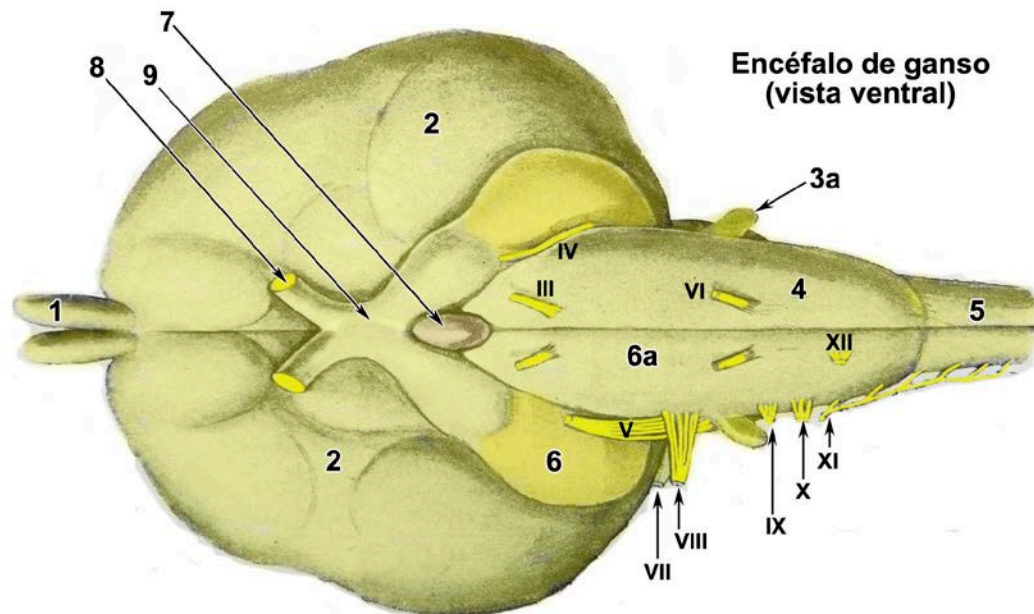


Figura 11.6. El esquema muestra la superficie ventral del encéfalo de ganso. Los bulbos olfatorios (1) aparecen como dos pequeños apéndices en la parte más rostral del cerebro. La porción ventral de los hemisferios cerebrales (2) carece de una cisura rinal que separe las porciones olfativas con el resto del cerebro. El gran tamaño de los nervios (8), el quiasma (9) y los lóbulos ópticos (6) son congruentes con el importante desarrollo de la vía visual en las aves. Las dos primeras estructuras se localizan por delante de la glándula hipófisis (7). En el tronco del encéfalo es evidente la ausencia de un puente y por lo tanto, los pedúnculos cerebrales (6a) se continúan sin demarcación con la médula oblongada (4), detrás de la cual aparece la médula espinal (5). Del cerebelo sólo aparece visible la proyección de la aurícula o flóculo cerebeloso (3a). Se indica la emergencia de los nervios craneales: III oculomotor, IV troclear, V trigémino, VI abducente, VII facial, VIII vestibulococlear, IX glossofaríngeo, X vago, XI accesorio y XII hipogloso.

Las neuronas se agrupan en los núcleos sensitivos, motores y autónomos de los nervios craneales, mientras que las fibras nerviosas están organizadas en fascículos ascendentes (sensitivos) y fascículos descendentes (motores). En la médula oblongada se encuentran los núcleos de origen de los nervios craneales V, VI, VII, VIII, IX, X, XI y XII. En este órgano está muy desarrollada la formación reticular compuesta por una vasta red de somas neuronales y fibras amielínicas. La formación reticular contiene importantes núcleos asociados a funciones vegetativas que resultan imprescindibles para el

mantenimiento de ciclos como el de sueño–vigilia y de funciones vitales (cardíaca, respiratoria, deglutoria, entre otras).

Mesencéfalo. La mayor modificación que puede observarse en el mesencéfalo de las aves se encuentra asociado con el sistema visual. Al igual que en los reptiles voladores extintos y los reptiles modernos, el mesencéfalo de las aves consta de una parte dorsal conformada por dos lóbulos ópticos (tectum óptico o tubérculos bigéminos) muy desarrollados. Estos lóbulos están ubicados lateral y ventralmente a los hemisferios cerebrales y cubren parcialmente a los pedúnculos cerebrales y la médula oblongada (Fig. 11.7).

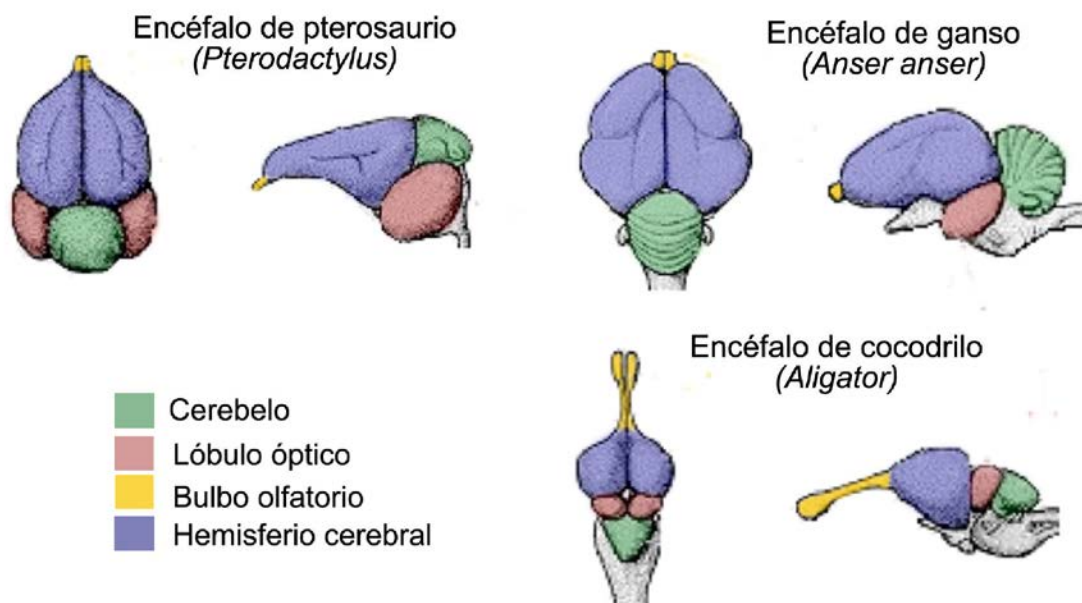


Figura 11.7. Esquemas comparativos del encéfalo de un reptil volador extinto (*Pterodactylus*), de un reptil actual (*Aligator*) y de un ave (*Anser*). Se observa tanto en las aves como en los reptiles voladores prehistóricos una notable reducción del sistema olfatorio y un mayor desarrollo de los lóbulos ópticos.

La cara basilar del mesencéfalo está formada por los pedúnculos cerebrales (Fig. 11.6). Como su nombre indica, son gruesos fascículos de axones ricamente mielinizados que descienden hacia las otras porciones del tronco del encéfalo y la médula espinal. Sobre estos fascículos se encuentra el tegmento mesencefálico que contiene importantes núcleos grises y la continuación de la formación reticular mencionada en la médula oblongada. Los nervios craneales

III y IV poseen sus núcleos motores de origen en este sector del encéfalo; la porción mesencefálica del núcleo sensitivo del nervio trigémino es el principal núcleo sensitivo. Además se observa la presencia de dos núcleos grises con grandes neuronas motoras multipolares: el núcleo rojo y la sustancia nigra asociados al control de los movimientos extrapiramidales. Existen varios fascículos de fibras (ascendentes y descendentes) que se ubican entre los distintos núcleos.

Lóbulos ópticos. El tectum óptico o lóbulos ópticos de las aves están muy desarrollados y se encuentran desplazados hacia el sector lateral del mesencéfalo por el cerebelo y los hemisferios cerebrales (Fig. 11.7 y 11.8).

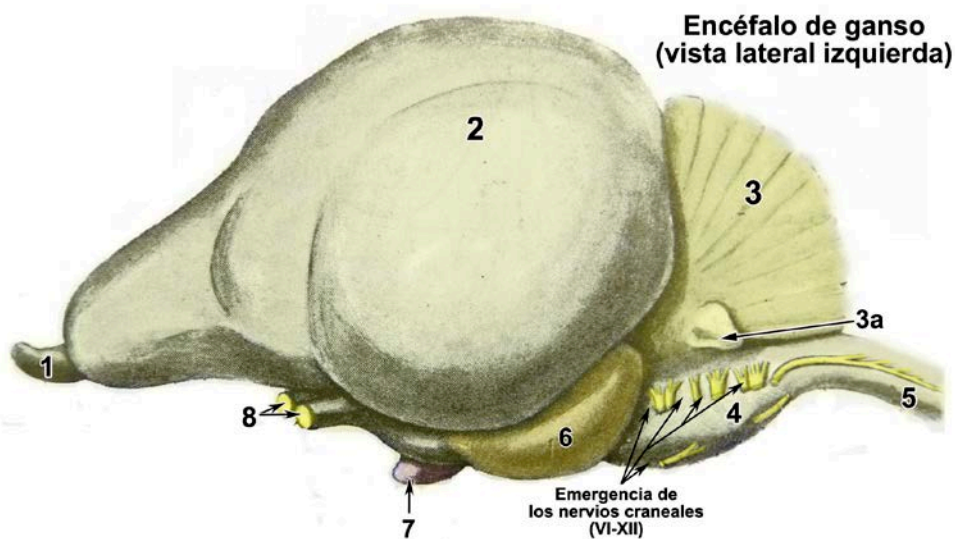


Figura 11.8. El esquema representa un encéfalo de ganso visto desde su superficie lateral izquierda. Los pequeños bulbos olfatorios (1) se ubican en la porción más rostral del cerebro. El hemisferio cerebral izquierdo (2) posee una superficie lisa, sin surcos y sin circunvoluciones evidentes. Hacia caudal del cerebro aparece el cerebelo (3) con un flóculo o aurícula (3a) de tamaño reducido. La superficie ventrolateral de la médula oblongada (4) posee las raíces de origen de los últimos seis nervios craneales y se continúa caudalmente con la médula espinal (5). En la región ubicada ventral al hemisferio cerebral, se observa parte del hipotálamo formado por la glándula hipófisis (7) y los nervios ópticos (8).

Existe abundante información sobre la anatomofisiología de los lóbulos ópticos de distintas especies de aves y todos los estudios reconocen su preponderante

función sensitiva. El nombre de esta estructura indica la importante correlación con los procesos visuales relacionados con el movimiento y de hecho, aproximadamente el 90% de los axones de las células ganglionares de la retina en aves que poseen ojos con ubicación lateral se proyectan a las capas superficiales del tectum óptico. Sin embargo, se han identificado fascículos que conducen información táctil, dolorosa y térmica de todo el cuerpo, incluyendo la cabeza.

En las aves al igual que en los reptiles, los lóbulos ópticos se encuentran extensamente laminados y existen distintos criterios para considerar el número de estratos presentes, algunos autores identifican hasta 15 capas diferentes. Las láminas alternan capas de axones fuertemente mielinizados (sustancia blanca) con estratos ordenados de neuronas de morfología diversa (sustancia gris). La observación microscópica de secciones del lóbulo óptico (Fig. 11.9 y 11.10) evidencia una capa de sustancia blanca superficial que corresponde a los axones del tracto óptico (estrato óptico) los cuales finalizan en un estrato de neuronas intercaladas con abundantes fibras nerviosas (estrato superficial de fibras y neuronas).

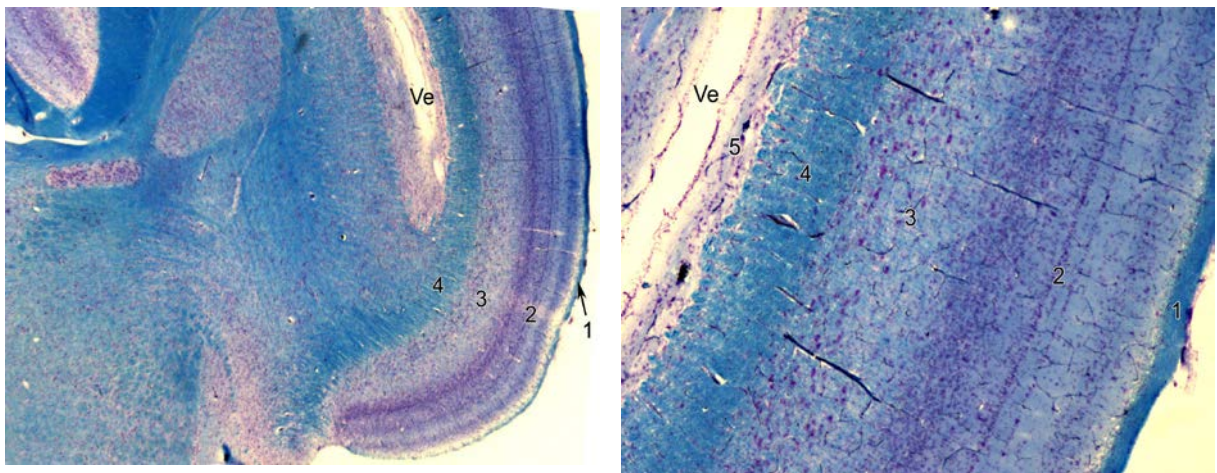


Figura 11.9. Sección coronal del mesencéfalo de la gallina. Coloración Küever-Barrera. Los estratos de los lóbulos ópticos aparecen como láminas concéntricas en el panel de la izquierda (12,5x) y de la derecha (40x): Estrato óptico ((1, axones del tracto óptico), estrato superficial de fibras y neuronas (2), estrato gris central (3), Estrato blanco central (4), estratos periventriculares (5) y ventrículo (Ve).

Más profundamente puede observarse una capa neuronal continua (estrato gris central) responsable de recibir conexiones de otras vías sensitivas (tacto,

temperatura y dolor). A continuación aparece una gruesa capa de axones mielinizados (estrato blanco central) y finalmente dos capas, una gris y otra blanca (estrato periventricular gris y blanco, respectivamente), que lo separan del epéndimo ventricular. En el centro de los lóbulos ópticos, también se ubican las neuronas del núcleo mesencefálico del nervio trigémino y la porción principal del núcleo del istmo.

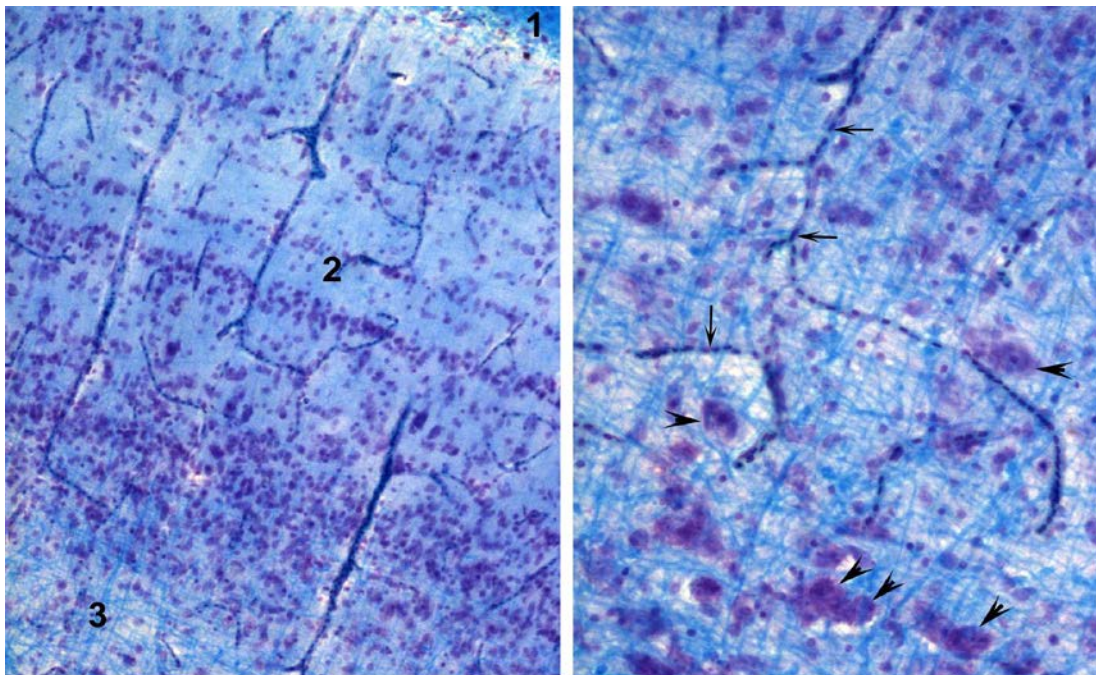


Figura 11.10. Detalle de la sección coronal del lóbulo óptico de la gallina. Coloración Küever-Barrera. En el panel de la izquierda (100x) se observan los estratos más superficiales: estrato óptico (1), estrato superficial de fibras y neuronas (2) y estrato gris central (3). En el panel de la derecha (200x) se observa la heterogeneidad de células nerviosas y los abundantes axones en el estrato gris central. Las puntas de flecha indican los grandes somas neuronales y las flechas señalan los núcleos de las células endoteliales intensamente teñidas de azul.

En referencia a la **vía visual** de las aves se ha investigado y observado que los eferentes de la retina viajan a través de los tractos ópticos hasta las capas superficiales del lóbulo óptico contralateral. La mayor parte de las capas profundas del lóbulo óptico reciben aferencias de campos visuales de gran amplitud (70-180 grados) y son sensibles al movimiento y direccionalmente selectivos. Además, las capas tectales más profundas, como la sustancia gris central, tienen células que demuestran un alto grado de adaptación ante la presentación de estímulos repetidos. El tamaño del campo receptivo y las

características de las respuestas observadas en los lóbulos ópticos de las aves son rasgos esperables en un área que procesa movimiento, como lo es la corteza sensorimotora de los mamíferos.

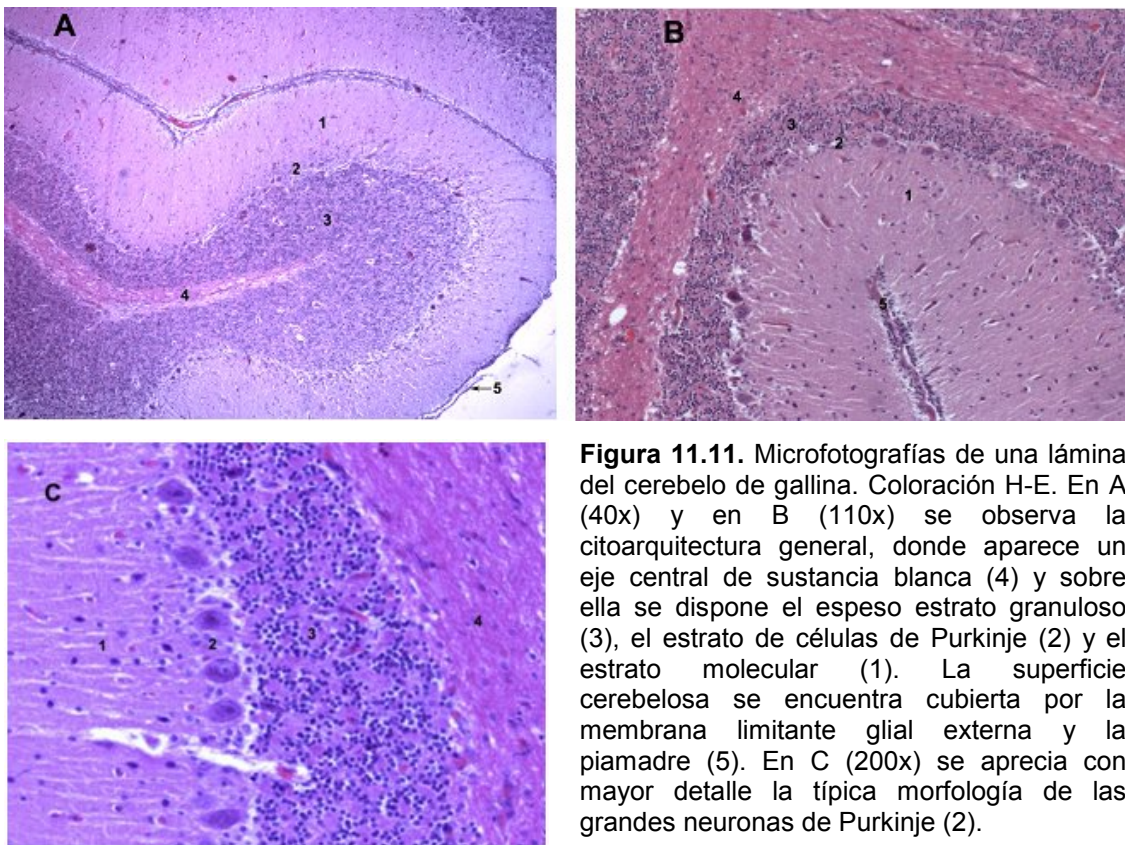
Cerebelo

En todos los vertebrados el **cerebelo** está asociado a la coordinación, modulación y sincronización de los movimientos y a la memoria motora. El control sobre los movimientos que ejerce el cerebelo depende de la información procedente de los sistemas vestibular, somatosensorial, visual y auditivo.

Las aves poseen un sistema vestibular y un cerebelo complejo que debe resolver la problemática de los complicados movimientos en las tres dimensiones del espacio durante el vuelo. Por lo tanto, el cerebelo se encuentra más expandido y extensamente plegado que el de los reptiles modernos (Fig. 11.7). Tanto en los mamíferos como en las aves, este órgano muestra una organización y estructura similar. En las aves se diferencian 10 lóbulos cerebelosos, al igual que en el vermis cerebeloso de los mamíferos (porción impar y mediana del cerebelo) aunque en estos están muy desarrollados los lóbulos de los hemisferios cerebelosos.

En las aves, el **cerebelo** está formado por una porción central compacta, dividida por numerosos surcos y una porción lateral muy pequeña llamada flóculo o aurícula. Por el contrario, en los mamíferos el cerebelo posee un vermis y dos voluminosos hemisferios cerebelosos. Esta configuración anatómica del cerebelo de las aves explica la ausencia del puente en el tronco del encéfalo (Fig. 11.6), ya que la porción ventral del puente está formada principalmente por las fibras nerviosas transversas que conectan ambos hemisferios cerebelosos. Por lo tanto, es esperable en las aves que carecen de hemisferios cerebelosos muestren una ausencia de las fibras transversas en esta porción del tronco del encéfalo.

La **citoarquitectura** del cerebelo de las aves es en todo similar a las capas que se observan en los mamíferos. Una masa de sustancia blanca central contiene a los voluminosos núcleos grises y se prolonga en forma digitiforme para constituir el eje central de las láminas y laminillas cerebelosas. Sobre el eje de sustancia blanca se dispone la corteza formada por tres capas concéntricas: un estrato molecular cubierto por la piamadre, un estrato de células de Purkinje y el estrato granuloso que descansa sobre la sustancia blanca (Fig. 11.11 y 11.12). En las aves, los núcleos grises profundos del cerebelo muestran importantes variaciones entre especies. En algunas aves se han identificado cuatro grandes masas nucleares que recuerdan la estructura de los mamíferos; sin embargo, en otras aves es difícil reconocer cúmulos organizados de neuronas.



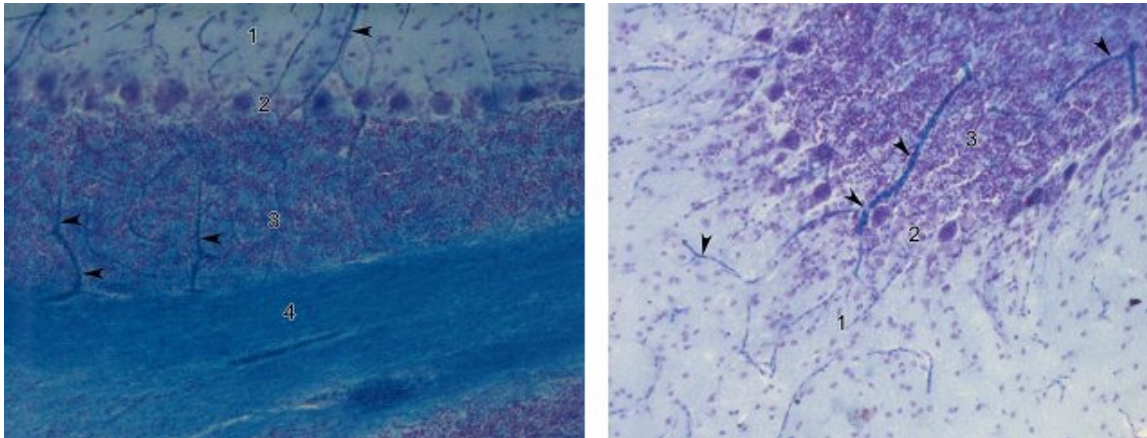


Figura 11.12. Microfotografías (100x) de una lámina del cerebelo de gallina. Coloración Küver-Barrera. El panel de la izquierda muestra los estratos molecular (1), de células de Purkinje (2) y granuloso (3) de la corteza cerebelosa y su relación con la sustancia blanca (4) subyacente. En el panel de la derecha se aprecia con mayor detalle el abundante estrato granuloso (1) que caracteriza a las aves. Las puntas de flecha indican los vasos sanguíneos intensamente teñidos con azul luxol.

El funcionamiento del cerebelo es muy similar en todos los vertebrados. La información propioceptiva general después de recorrer la médula espinal asciende directamente o bien, alcanza los núcleos olivares de la médula oblongada e ingresa finalmente al cerebelo para alcanzar sin sinapsis previas, la corteza del órgano. De forma similar, la información referida a la posición de la cabeza recogida por el sistema vestibular (propiocepción especial) se proyecta a las mismas capas corticales. La información ya procesada se dirige hacia los núcleos profundos del cerebelo donde realiza la primera sinapsis y desde aquí se proyecta mayoritariamente al núcleo rojo, la formación reticular y los núcleos vestibulares que son verdaderos centros para el control de los movimientos extrapiramidales.

Cerebro

En las aves, los derivados del prosencéfalo embrionario poseen diferencias notables, tanto con los reptiles como con los mamíferos. Llama la atención el pequeño tamaño del cerebro de las aves que, en algunos casos, es aun menor que el del globo ocular. Sin embargo, el cerebro de un ave es 10 veces más

grande que el de un reptil del mismo peso. Existe una gran variación de tamaño entre las especies, por ejemplo cuando se estudian diferentes aves de aproximadamente 90-100 g de peso corporal, se comprueba que en la codorniz (*Coturnix coturnix*) el cerebro pesa sólo 0,90 g pero en el pájaro carpintero (*Pico picapinos*) puede alcanzar 2,9 g. Si bien no existen resultados definitivos sobre la capacidad de las aves para resolver problemas, las pruebas de inteligencia muestran que en la parte más baja de la escala se encuentran las aves de corral mientras que los mejores resultados se obtuvieron con búhos y loros.

La observación macroscópica del cerebro revela que se trata de un órgano compacto de superficie lisa, sin surcos y sin circunvoluciones (animales lisencéfalos) y evidencia la reducción de los componentes olfatorios, que se encuentran notablemente disminuidos en comparación con los reptiles y los mamíferos macrosmáticos como los roedores y los artiodáctilos. Sobre la superficie dorsal (Fig. 11.13) aparece una profunda cisura interhemisférica pero es notable la ausencia de un cuerpo caloso que comunique ambos hemisferios cerebrales.

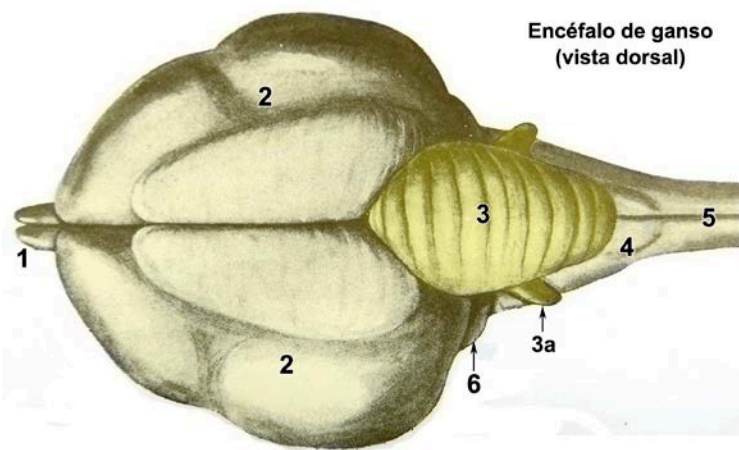


Fig. 11.13. El esquema muestra un encéfalo de ganso visto desde su cara dorsal. Los pequeños bulbos olfatorios (1) aparecen en la parte más rostral de cada hemisferio cerebral y evidencian el poco desarrollo de esta porción encefálica (animales microsmáticos). Se observa la cisura interhemisférica que separa los hemisferios cerebrales (2) de superficie lisa, pues no existen surcos, ni circunvoluciones cerebrales en las aves (cerebro lisencéfalo). El cerebelo (3) es una masa compacta subdividida por pequeños surcos, de la cual se destaca la prominencia de la aurícula o flóculo del cerebelo (3a). También es visible parte de la cara dorsal de la médula oblongada (4) que se continúa sin demarcación manifiesta con la médula espinal (5). El lóbulo óptico (6) es la única parte visible del mesencéfalo que se aprecia como una pequeña protuberancia ventral y caudal del hemisferio cerebral.

La **citoarquitectura** de los hemisferios cerebrales de las aves es completamente distinta a la organización estratificada que se observa en los mamíferos. En las aves se encuentran acúmulos compactos de neuronas semejantes a núcleos grises separados por pequeñas láminas de sustancia blanca. Esta organización presenta a los somas neuronales formando áreas telencefálicas y diencefálicas definidas aunque no tan estrictamente delimitadas. Sin embargo, diferentes estudios sobre el desarrollo han demostrado que los derivados telencefálicos de los mamíferos, las aves y los reptiles proceden de sectores embrionarios similares (Tabla 11.1).

Tabla 11.1. Desarrollo comparativo del telencefalo en mamíferos, aves y reptiles.

	Mamíferos	Aves	Reptiles
<i>Pallium</i> medial	Formación hipocampal (arquicorteza)	Formación hipocampal	Corteza medial y dorsomedial
<i>Pallium</i> dorsal	Estratos celulares de la neocorteza	<i>Hiperpallium</i>	Corteza dorsal
<i>Pallium</i> lateroventral	Corteza piriforme (paleocorteza) Claustro y amígdala	<i>Mesopallium</i> <i>Nidopallium</i> Corteza piriforme Claustro y amígdala	Cresta dorso-ventricular Corteza piriforme Claustro y amígdala

La nomenclatura utilizada actualmente reconoce distintas regiones derivadas del pallium o corteza (*hiperpallium*, *mesopallium*, *nidopallium*, hipocampo y corteza piriforme) que cumplen funciones similares a algunos derivados encontrados en los mamíferos y reptiles (Fig.11.14 y Tabla 11.1).

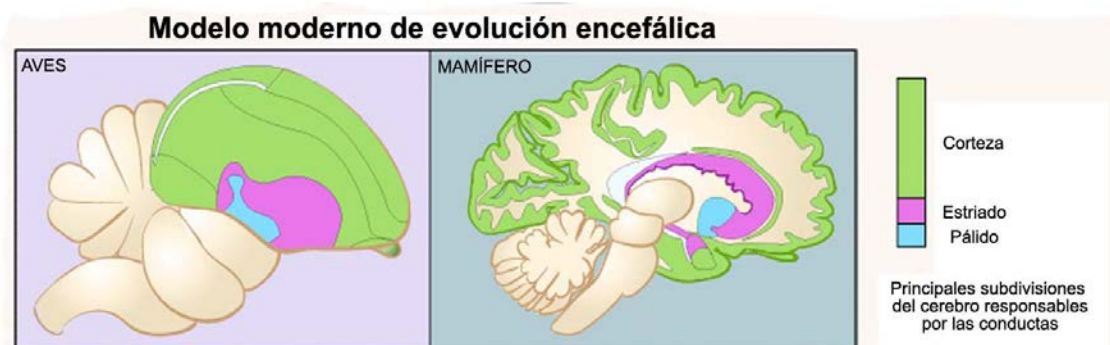


Figura 11.14. Los estudios sobre el desarrollo embrionario del encéfalo han permitido constatar que de la corteza o *pallium* telencefálico se forman, tanto en los mamíferos como en las aves, las estructuras cerebrales responsables de las funciones más complejas (aprendizaje y memoria).

Formaciones diencefálicas del cerebro aviar

El **diencefalo** de las aves está formado por tres regiones: **epitálamo**, **tálamo** e **hipotálamo**. La única parte visible se observa en la superficie ventral del encéfalo y está representado por el voluminoso quiasma óptico, la hipófisis y los tractos ópticos (Fig. 11.6). Las aves carecen de la eminencia llamada cuerpo mamilar que en los mamíferos aparece inmediatamente caudal a la hipófisis.

El **tálamo** se ubica profundamente y consta de dos masas simétricas de núcleos grises separados por delgadas láminas de fibras nerviosas. Los núcleos talámicos están formados por neuronas medianas, bipolares o multipolares que forman parte de circuitos sensitivos, motores o límbicos. A diferencia de los mamíferos, la parte caudal del tálamo (núcleos asociados a la vía visual) es pequeña y se encuentra en conexión con los abultados lóbulos ópticos.

En el **epitálamo** aparece la glándula pineal de las aves que se encuentra conectada por medio de fascículos de fibras con los núcleos habenuares. Los estudios citoquímicos realizados en esta glándula han demostrado la presencia de opsinas (pigmentos visuales) en pinealocitos de animales jóvenes y abundantes neuronas secretoras de melatonina en animales adultos.

El **hipotálamo** de las aves se confunde anatómicamente con el pálido ventral (Fig. 11.15). Los núcleos grises son poco diferenciados y se encuentran formados, principalmente, por neuronas bipolares. Muchas de estas neuronas tienen función secretora y sintetizan las hormonas liberadoras e inhibidoras de las hormonas hipofisarias (sistema parvocelular), mientras que otras neuronas son de mayor tamaño y sintetizan oxitocina y vasopresina (sistema magnocelular) y secretan estas hormonas directamente desde el lóbulo neural de la hipófisis. Otros núcleos hipotalámicos controlan funciones autonómicas y existen centros asociados a la termorregulación, la saciedad, el ciclo circadiano, entre otros. La mayoría de las neuronas presentes en los distintos núcleos del hipotálamo sintetizan hormonas peptídicas y pueden ser

identificadas por medio de técnicas inmunohistoquímicas utilizando anticuerpos específicos contra péptidos o enzimas necesarias para su síntesis.

El tercer ventrículo aparece ubicado entre los núcleos grises del tálamo y presenta un extremo nasal que conduce al infundíbulo hipofisario. Una evaginación dorsal del diencéfalo conecta con el epitálamo y otra evaginación ventral se prolonga para formar la porción neural de la hipófisis.

Formaciones telencefálicas del cerebro aviar

El **telencéfalo** de las aves, al igual que el de los reptiles, presenta una citoarquitectura muy diferente a la que se observa en los mamíferos. La organización cortical en estratos típica en la neocorteza de los mamíferos no aparece en las aves y los reptiles. Por el contrario, en las aves los derivados telencefálicos se organizan como núcleos grises compactos con funciones equivalentes a las áreas corticales de los mamíferos (Fig. 11.14 y 11.15).

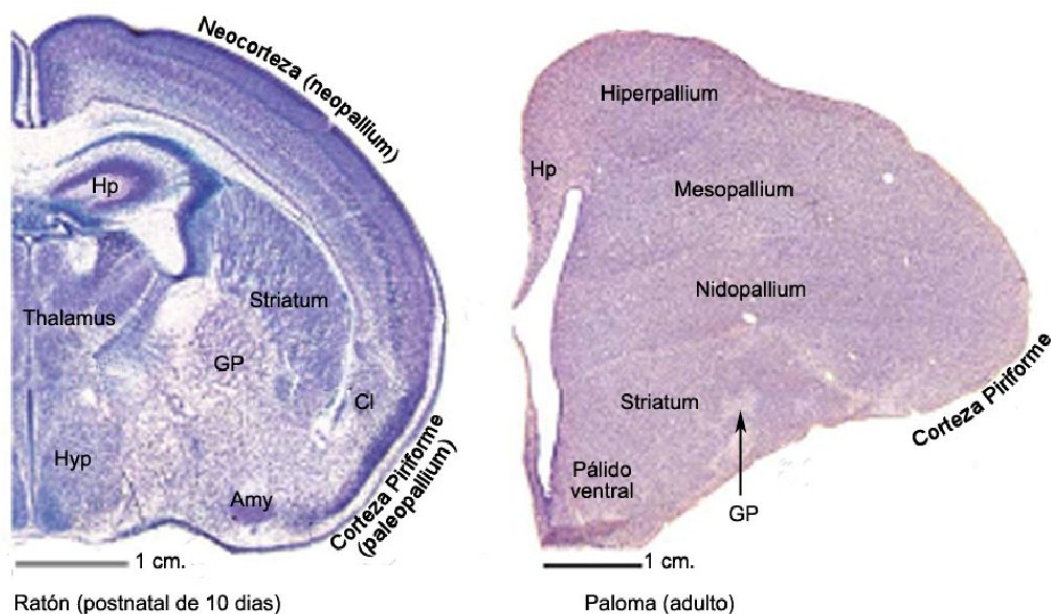


Figura 11.15. Microfotografías de una sección coronal (transversa) del cerebro de un ratón postnatal y de una paloma adulta coloreada con la técnica de Nissl. Se observa la ausencia de capas neuronales en el cerebro de la paloma y la presencia de núcleos grises derivados del *pallium* dorsal y lateroventral. Amy: Amígdala, Cl: *Clastrum*, GP: Globo pálido, Hyp: Hipotálamo, Hp: Hipocampo.

El *hiperpallium* es el único derivado embrionario del *pallium* dorsal y por lo tanto homólogo a la neocorteza de los mamíferos. Distintos estudios inmunohistoquímicos para evidenciar sustancia P, tiroxina hidroxilasa y colina acetil transferasa han demostrado la homología entre los elementos corticales y subcorticales de aves y mamíferos. Este tipo de estudios permiten correlacionar las funciones más complejas (aprendizaje y memoria) del encéfalo con los estudios conductales (véase Recuadro 11.1).

Recuadro 11.1

La inteligencia de las aves

Durante los últimos 15 años, distintas especies de aves se han utilizado ampliamente en estudios destinados a investigar la memoria, el aprendizaje y la correlación de estas habilidades con el desarrollo de las estructuras encefálicas. El término inteligencia posee demasiadas acepciones de significado y por lo tanto es difícil precisar a qué tipo particular de inteligencia nos estamos refiriendo. Sin embargo, está científicamente reconocido que la capacidad de resolver problemas mediante el uso de herramientas es una habilidad que posee sus principales circuitos en las áreas evolutivamente más nuevas de la corteza cerebral de los mamíferos. Como las aves poseen una corteza cerebral poco desarrollada y sin plegamientos, no parecían “*a priori*” buenos candidatos para obtener resultados interesantes en pruebas que cuantifican la capacidad para resolver problemas. Sin embargo, la sorpresa de los investigadores fue enorme al observar que los cuervos (*Corvus moneduloides*, Fig. 11.16 izquierda) podían utilizar y modificar herramientas para acceder a depósitos de alimento. Pero mayor fue la sorpresa cuando confirmaron que este conocimiento podía ser transferido a sus congéneres por aprendizaje social.

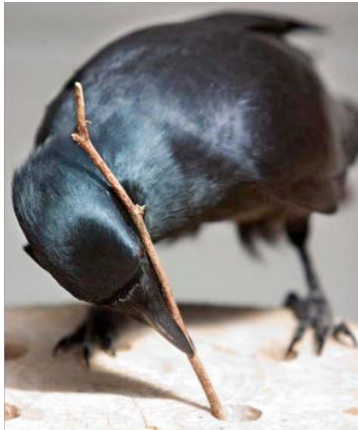


Figura 11.16. Se observa a la izquierda a un cuervo utilizando una rama como herramienta para acceder a la comida depositada en los compartimientos. A la derecha un loro gris africano en su sesión para diferenciar los objetos por color y reconocerlos a través de palabras.

Las habilidades de los loros grises africanos (*Psittacuserithacus*, Fig. 11.16 derecha) para aprender palabras y utilizarlas para comunicarse con los seres humanos son bien conocidas, pero durante estos estudios también se reconoció la habilidad de estas aves para usar las palabras en conceptos numéricos y de relación entre las partes.

Las investigaciones avanzaron hasta reconocer que la citoarquitectura cerebral de las aves ha seguido un modelo evolutivo diferente al de los mamíferos. Las aves no poseen una corteza extensamente desarrollada pero las neuronas se agrupan en los hemisferios cerebrales formando áreas compactas semejantes a núcleos grises. Estas áreas derivan de los sectores del *pallium* (*hiper*, *meso* y *nidopallium*) que en los mamíferos forman la corteza cerebral y comparten su extensa conectividad multimodal necesaria para el procesamiento de una gran cantidad de información sensitiva. Por esta razón las aves con mayor desarrollo del *meso* y *nidopallium* son las que han mostrado mejor desempeño en las pruebas de resolución de problemas mediante el uso de herramientas.

Las estructuras subcorticales (pálido ventral, globo pálido, *striatum*, *claustrum* y parte de la amígdala) están muy desarrolladas en las aves y se encuentran separadas del *nidopallium* por delgadas láminas de sustancia blanca (Fig. 11.15 y 11.17). Sin embargo, el *mesopallium* y el *nidopallium* deben

considerarse, basado en los estudios de desarrollo (véase Tabla 11.1), como formaciones corticales con funciones en conductas complejas, tales como la resolución de problemas mediante el uso de herramientas y el reconocimiento espacial de espacios específicos para el almacenaje de alimento.

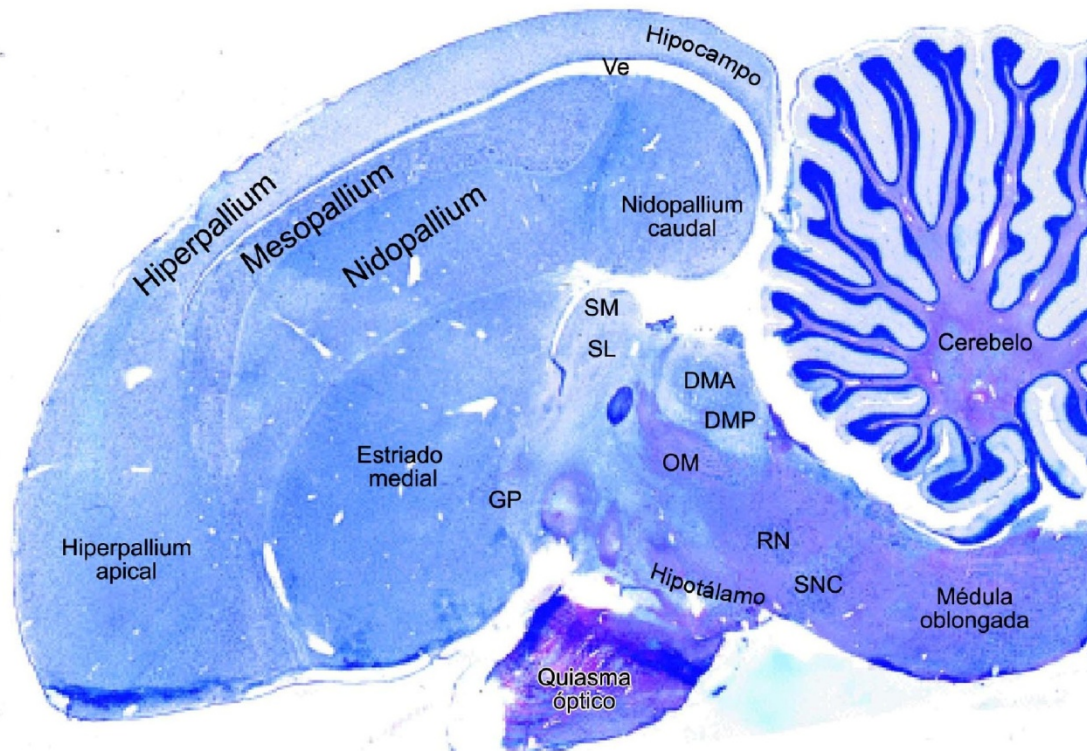


Figura 11.17. Microfotografía de una sección sagital del encéfalo del cuervo japonés (*Corvus macrorhynchos*) teñida con violeta de cresilo y azul luxol rápido. El plano de sección se encuentra 2 mm lateral al plano mediano. Se observan los principales componentes telencefálicos y diencefálicos: núcleo dorsal anterior del tálamo (DMA), núcleo dorsal posterior del tálamo (DMP), globo palido (GP), tracto occipitomesencefálico (OM), núcleo rojo (RN), sustancia nigra compacta (SNC), ventrículo (Ve).

Numerosos estudios sobre la habilidad de las aves para manipular herramientas en la resolución de problemas han correlacionado positivamente el tamaño del *mesopallium* y *nidopallium* con esta capacidad. El incremento del tamaño de los hemisferios cerebrales debido al crecimiento de estas porciones cerebrales ha demostrado ser el mejor predictor sobre la inteligencia de las aves. El *mesopallium* contiene áreas primarias multimodales para el procesamiento de la información; por otro lado, si bien en el *nidopallium* se han identificado áreas terciarias de distintas modalidades sensitivas, también contiene áreas primarias que reciben información somatosensitiva y visual. En

consecuencia el *nidopallium* posee los campos anatómicos específicos y necesarios para mediar la conducta de manipulación de herramientas a partir de la integración de la información visual con la información sensitiva somática.

Sistema nervioso periférico

El **sistema nervioso periférico** está formado por el conjunto de **nervios** y **ganglios nerviosos** que conectan el sistema nervioso central (encéfalo y médula espinal) con el resto de los sistemas del organismo. En otras palabras, es el conjunto de “cables biológicos” que transporta impulsos eléctricos en ambos sentidos. En las aves puede observarse una organización y estructura similar a los reptiles y mamíferos. Se distinguen doce pares de nervios craneales (encefálicos) y un número de pares de nervios espinales variable según la especie (41 pares en la gallina).

Nervios

Los **nervios** están formados por fibras nerviosas (axones) mielínicos y amielínicos que se encuentran agrupadas y protegidas por envolturas de tejido conectivo (Fig. 11.18). La envoltura conjuntiva externa que reviste y protege al nervio se denomina **epineuro**. Entre estas capas de tejido conjuntivo se observan numerosos vasos sanguíneos y linfáticos. En forma similar, una envoltura conjuntiva rica en fibras colágenas, el **perineuro** recubre y separa los fascículos de fibras nerviosas.

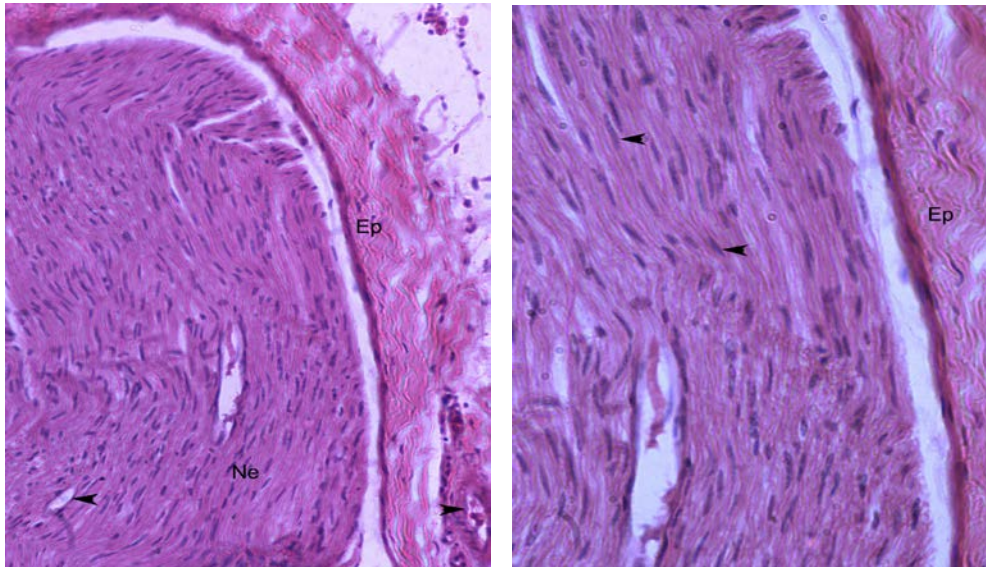


Figura 11.18. Microfotografías de un nervio periférico de gallina. Coloración H-E. En el panel de la izquierda (200x) se muestra el epineuro (Ep) y los fascículos de axones seccionados en forma longitudinal (Ne). Las puntas de flecha indican vasos sanguíneos. El panel de la derecha es un detalle del anterior (400x) y permite observar las fibras colágenas del epineuro (Ep) y los núcleos de las células de Schwann (puntas de flecha).

Un tejido conectivo laxo denominado **endoneuro** se ubica en el sector más profundo del nervio donde recubre las fibras individualmente y las mantiene unidas entre si formando fascículos.

Los axones que forman un nervio poseen distinto diámetro y su revestimiento de mielina es variable. Algunos carecen totalmente de mielina (fibras amielínicas), mientras otros poseen gruesas coberturas mielínicas (fibras mielínicas). Los distintos tipos de fibras nerviosas que posee un nervio han sido clasificados tanto por su diámetro, como por su cubierta de mielina y su velocidad para conducir los impulsos eléctricos. La fibra nerviosa es el axón de una neurona que posee su cuerpo alojado en el interior del sistema nervioso central (neurona motora) o en un ganglio nervioso (neurona sensitiva). Este axón se encuentra revestido internamente por su membrana plasmática (axolema) que separa el citoplasma axonal (neuroplasma) del líquido extracelular. En las fibras mielínicas se observa que el axón se encuentra recubierto por tramos con una gruesa capa rica en lípidos que le otorga un aspecto blanco y brillante. Se trata de la vaina de mielina que se forma a partir del enrollamiento del citoplasma de las células de Schwann sobre el axón.

Comúnmente el término fibra nerviosa indica el conjunto formado por el axón y las vainas que lo rodean.

Los nervios con un predominio de fibras amielínicas (nervios simpáticos y parasimpáticos) son de color blanco mate o gris y las fibras nerviosas que los forman se encuentran recubiertas por una envoltura simple del citoplasma de las células de Schwann, con una citoarquitectura muy similar a la encontrada en los mamíferos.

Desde una perspectiva funcional, en los nervios pueden reconocerse dos tipos de fibras: fibras **aférentes** (sensitivas) o fibras **eférentes** (motoras). Las primeras conducen la información desde los receptores hacia el sistema nervioso central. Algunas de ellas poseen gruesas vainas de mielina (fibras propioceptivas, táctiles y visuales), mientras otras están poco mielinizadas o son amielínicas (fibras nociceptivas e interoceptivas). Las fibras motoras se agrupan en dos componentes funcionales distintos. El componente somático le permite al individuo interactuar con el medio que lo rodea desarrollando funciones denominadas de la vida de relación (movimientos de desplazamiento, defensa, huida, etc.) pues son las fibras motoras que llegan hasta el músculo estriado esquelético. El componente visceral o autónomo controla las funciones vegetativas (respiración, digestión, circulación, estimulación glandular) y está formado por las fibras nerviosas que llegan a la musculatura lisa de las vísceras, a las glándulas y al corazón. El soma de estas neuronas está situado en el sistema nervioso central pero su axón realiza sinapsis en una neurona de un ganglio nervioso antes de llegar al tejido blanco. Por su distribución anatómica y su fisiología el sistema nervioso autónomo se divide en: sistema nervioso simpático, parasimpático y entérico.

Ganglios nerviosos

Los **ganglios nerviosos** que forman parte del sistema nervioso periférico pueden dividirse en dos categorías: los **ganglios raquídeos** o **espinales** que contienen cuerpos de neuronas que procesan información sensitiva (ganglio

incluido en la raíz dorsal de un nervio espinal o en el trayecto de un par craneal) y los **ganglios vegetativos o autónomos** que forman parte de los sistemas simpático y parasimpático.

Los **ganglios raquídeos, sensitivos o espinales** poseen somas neuronales de forma esférica u ovoide rodeados de una cápsula de tejido conjuntivo denso que se prolonga con la duramadre hacia el canal vertebral y con el epineuro hacia el nervio espinal o craneal. Internamente los somas neuronales están rodeados por las células satélites y una lámina basal; se disponen en grupos entre los fascículos de las fibras nerviosas mielínicas. El tejido conectivo más laxo del interior del ganglio es continuación de la cápsula del órgano, en el se encuentran vasos sanguíneos y linfáticos. Las neuronas ganglionares representan la neurona sensitiva primaria (protoneurona), se consideran de tipo pseudounipolares debido a que su axón se divide cerca del soma en dos largas prolongaciones: una de ellas (rama central) se dirige hacia la médula espinal y la otra (rama periférica) se encuentra en conexión con un receptor y forma parte del nervio espinal o craneal. Es importante señalar que en los ganglios sensitivos no se realizan sinapsis. Por otra parte, en los **ganglios autónomos o vegetativos** se localiza el soma de la segunda neurona (neurona posganglionar) que va a inervar a los músculos liso y cardíaco y las glándulas. En estos ganglios se realiza la sinapsis entre las neuronas pre y posganglionar. La estructura histológica de los ganglios autónomos es similar a la descrita para los ganglios espinales. Sin embargo, los somas neuronales son pequeños y generalmente multipolares. Los ganglios autónomos se encuentran agrupados y conectados entre si por fibras mielínicas y amielínicas. Las células satélites también rodean a los somas neuronales, pero son menos numerosas que en el ganglio espinal. El endoneuro que rodea las fibras nerviosas está muy bien desarrollado y estos ganglios presentan una gran vascularización. La cápsula de tejido conectivo denso se continúa con el epineuro.

El **sistema nervioso entérico** está formado por dos plexos nerviosos localizados en la pared del tubo digestivo, interconectados entre si y acoplados con los sistemas simpático y parasimpático. Estos plexos son: el plexo submucoso o deMeissner y el plexo mientérico o deAuerbach. Estos plexos

controlan la motilidad, las secreciones endocrinas y exocrinas y el flujo sanguíneo en el tubo digestivo. En la estructura histológica de los plexos se describen neuronas motoras y sensitivas, conectadas por interneuronas, células intestinales de Cajal, células gliales entéricas y haces de fibras nerviosas que pasan por los plexos.

Detalle de los nervios periféricos

Nervios espinales

Los **nervios espinales** poseen una **raíz dorsal** donde se ubica el ganglio espinal (cuerpos neuronales sensitivos) y una **raíz ventral**. Estas dos raíces se unen y forman el nervio espinal que luego se divide en una rama dorsal delgada y una rama ventral más gruesa. Las ramas ventrales de los últimos nervios cervicales y de los primeros nervios torácicos van a formar el **plexo braquial** que inerva los miembros torácicos del ave. Los restantes nervios torácicos forman los nervios intercostales destinados a los músculos intercostales y abdominales.

Las raíces ventrales de los nervios espinales 23 a 30 en la gallina forman el **plexo lumbosacro**. Este plexo está formado por una parte lumbar corresponde a las raíces 23 a 25 y una parte sacra que abarca las raíces 26 a 30. Los nervios que se originan del plexo lumbosacro se distribuyen en los miembros pelvianos del ave.

El **plexo pudendo** inerva la musculatura lisa, glándulas y mucosa de la región cloacal, esto incluye las porciones terminales de los sistemas digestivo, reproductor y urinario. El **plexo caudal** está formado por los cinco últimos nervios espinales caudales que contribuyen en su conjunto, a formar el nervio caudal medio que se distribuye en músculos relacionados con el pigostilo y la glándula uropigia.

Nervios craneales

Los **nervios craneales** de las aves domésticas poseen un número y una distribución similares a la observada en los mamíferos. El **nervio olfatorio** (I par) se ubica en relación con los bulbos olfatorios en la parte más rostral del encéfalo.

Los **nervios ópticos** (II par) miden en la gallina 2 o 3 mm de diámetro y 5 mm de longitud, una parte de sus fibras se entrecruzan para formar el quiasma óptico.

El **nervio oculomotor** (III par) emerge del sector ventral del mesencéfalo y se distribuye en los músculos extrínsecos del ojo como también en el músculo ciliar y el iris. Por el contrario, el **nervio troclear** (IV par) emerge por el sector dorsal del mesencéfalo entre los lóbulos ópticos y el cerebelo e inerva únicamente al músculo oblicuo dorsal del ojo.

El **nervio trigémino** (V par) posee dos raíces: una forma el nervio oftálmico y la restante es un tronco común que se divide para formar el nervio mandibular y el nervio maxilar. El nervio trigémino es el gran nervio sensitivo de la cabeza, inerva por medio del nervio oftálmico a la órbita, la cavidad nasal y la valva superior del pico. El nervio maxilar se subdivide en ramas sensitivas para el paladar y el borde del pico, además posee fibras vegetativas para la glándula lagrimal y las glándulas salivales. El nervio mandibular es mixto, su porción motora gobierna los músculos masticadores, mientras que las fibras sensitivas alcanzan el aparato táctil de la valva inferior del pico.

El **nervio abducente** (VI par) emerge de la médula oblongada y se distribuye en el músculo recto lateral del ojo y el aparato muscular del tercer párpado. El **nervio facial** (VII par) es delgado, se origina en la médula oblongada y su rama principal (nervio hiomandibular) se dirige hacia el cuello donde intercambia fibras nerviosas con los nervios cervicales.

El **nervio vestibulococlear** (VIII par) está relacionado con la audición a través de su porción coclear y con los reflejos de equilibrio a través de su porción vestibular.

El **nervio glossofaríngeo** (IX par) es un nervio mixto que recoge la sensibilidad (gusto) de la raíz de la lengua y de las paredes de la faringe. Sus ramas inervan la mucosa, las glándulas y la musculatura de la laringe, faringe y parte del esófago. Posee una gruesa rama lingual que reemplaza a la rama lingual del nervio trigémino.

El **nervio vago** (X par) posee un origen común con los nervios glossofaríngeo y accesorio, presenta un ganglio yugular y un ganglio torácico a la altura de la siringe. En su recorrido emite dos nervios recurrentes que se distribuyen principalmente en los músculos de la siringe. Su campo de inervación abarca las regiones cervicales y los órganos contenidos en la cavidad visceral.

El **nervio accesorio** (XI par) tiene un recorrido en común con el nervio vago y da ramas musculares al músculo cutáneo del cuello.

El **nervio hipogloso** (XII par) recibe fibras del primer par cervical e inerva músculos que derivan de los somitas embrionarios occipitales, la mayoría de ellos están unidos a la laringe y el esqueleto de la lengua.

Bibliografía

Bacha WJ, Wood LM (1991). Atlas color de Histología Veterinaria. Intermédica. Buenos Aires.

Butler AB, Hodos W (1996) Optic tectum en: Butler AB, Hodos W (ed). Vertebrate neuroanatomy. Wiley-Liss. New York. Pág. 235–258.

Estrada Flores E, Uribe Aranzábal MC (2002) Atlas de Histología de los Vertebrados. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Getty R, Sisson S, Grossman JD (1990) Anatomía de los animales domésticos. Tomo II. Salvat. Barcelona.

Huber JF (1936) Nerves roots and nuclear groups in the spinal cord of pigeon. Journal of Comparative Neurology 65: 43-91.

Hunt SP, Webster KE (1975) The projection of the retina upon the optic tectum of the pigeon. Journal of Comparative Neurology 162:433-446.

Kandel ER, Jessell TM, Schwartz JH (1998) Neurociencias y Conducta. Prentice Hall. Madrid.

Necker R (2006) Specializations in the lumbosacral vertebral canal and spinal cord of birds: evidence of a function as a sense organ which is involved in the control of walking. *Journal of Comparative Physiology A* 192: 439-448.

Puelles L (2001) Thoughts on the development, structure and evolution of the mammalian and avian telencephalic pallium. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 356: 1583-1598.

Rehkämper G, Frahm HD, Zilles K (1991) Quantitative development of brain and brain structures in birds (Galliformes and Passeriformes) compared to that in mammals (Insectivores and Primates). *Brain, Behavior and Evolution* 37: 125-143.

Schwarze E (1981) *Compendio de Anatomía Veterinaria. Tomo V. Anatomía de las aves.* Acribia. Zaragoza.

Schwarze E, Schröder, L Michel G (1970) *Compendio de Anatomia Veterinaria.* Acribia. Zaragoza.