

**UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA**

**DEPARTAMENTO DE MORFOLOGÍA**



**TESIS DOCTORAL**

**APORTACIONES A LA CONECTIVIDAD DEL TECHO ÓPTICO DEL  
LAGARTO GALLOTIA STEHLINI DESDE LA PERSPECTIVA  
SEGMENTARIA**

**LILIAN ROSA PÉREZ SANTANA**

Las Palmas de Gran Canaria, 1993

**UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA**

**DOCTORADO EN MEDICINA Y CIRUGIA**

**DEPARTAMENTO DE MORFOLOGIA**

**PROGRAMA DE: ASPECTOS BIOLÓGICOS ESTRUCTURALES Y  
FUNCIONALES DE LOS TEJIDOS ORGÁNICOS**

**TÍTULO DE LA TESIS:**

**APORTACIONES A LA CONECTIVIDAD DEL  
TECHO ÓPTICO DEL LAGARTO  
*GALLOTTIA STEHLINI* DESDE LA  
PERSPECTIVA SEGMENTARIA**

*Tesis Doctoral presentada por Dña. Lilián Rosa Pérez Santana  
Dirigida por el Dr. D. Luis Puelles López*

**El Director,  
(firma)**



**La Doctorando,  
(firma)**



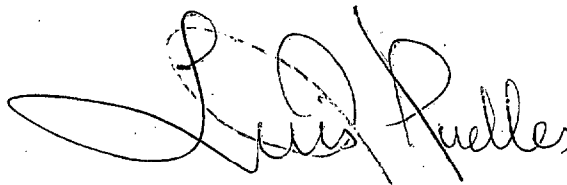
**Las Palmas de Gran Canaria, a 5 de Noviembre de 1993**

**D. LUIS PUELLES LOPEZ, CATEDRATICO DE ANATOMIA DE LA FACULTAD DE MEDICINA DE LA UNIVERSIDAD DE MURCIA**

**Informa:**

Que Dña. **Lilián Rosa Pérez Santana**, licenciada en Medicina y Cirugía, ha realizado bajo mi dirección el presente trabajo sobre: "**Aportaciones a la conectividad del TO del lagarto *Gallotia stehlini* desde la perspectiva segmentaria**", el cual considero apto para su defensa ante el tribunal, con el fin de optar al grado de Doctor en Medicina y Cirugía.

**Fdo.: D. Luis Puelles López**

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Luis Puelles López', written in a cursive style.

**Las Palmas de Gran Canaria, a 5 de Noviembre de 1993**

**A mis padres.**

**A Juanfra y a Jorge.**



## **AGRADECIMIENTOS**

**Quisiera expresar mi agradecimiento a todas aquellas personas que me han brindado su apoyo y ayuda en la realización de esta tesis, y con especial mención:**

**Al Prof. Dr. D. Luis Puelles López, director de esta tesis, persona de gran valor humano y científico, que me ha sabido transmitir su pasión por la Neurociencia, siendo para mi un ejemplo a seguir desde el punto de vista personal e investigador.**

**A Juan Francisco Loro Ferrer, por estar a mi lado prestandome toda la ayuda necesaria para la realización de esta tesis, por haber sabido soportar mis ausencias, y por animarme siempre a seguir adelante dandome todo su cariño y amistad.**

**A mis padres, por haberme sabido enseñar los valores humanos y por despertar en mi la necesidad de estudiar más, gracias a los cuales puedo optar hoy al título de doctora en Medicina.**

**Al Dr. D. José Regidor García, tutor de la tesis, que siempre me ofreció su apoyo.**

**A Pilar Díaz Herrera, a Juan Andrés Ramírez Gonzalez y a Francisco Ortega, profesores de Anatomía, que en todo momento me han ayudado a seguir adelante.**

**A Blanca Mompeo, a Lourdes Sarmiento y a María José Murillo, profesoras de Anatomía, con las que he compartido muchas horas de trabajo estando a mi lado siempre que las he necesitado.**

**Al resto de mis compañeros del Departamento de Morfología que de alguna manera me han ayudado en la elaboración de esta tesis.**

**Al Departamento de Anatomía y de Biología de la Facultad de Medicina de la Universidad de Murcia, especialmente a Margareth Martínez de la Torre y a María Caballero, por hacerme sentir en Murcia como en mi propia casa.**

**Al Departamento de Biología Celular de la Universidad de La Laguna, sobre todo a Loreta Medina y a Carmen Díaz, por ser las que me enseñaron a dar los primeros pasos en el laboratorio.**

**A la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, a la Fundación Universitaria y al Cabildo Insular por las becas concedidas para la realización de este proyecto.**

**A mis hermanos y familia por animarme siempre a terminar este trabajo.**

## INDICE

<b>1.-INTRODUCCION</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1.-Estructura del Techo Optico</b> .....	<b>1</b>
<b>1.2.-Techo Optico como estructura visuomotora</b> .....	<b>3</b>
<b>1.3.-Conectividad tectal</b> .....	<b>5</b>
<b>1.3.1.-Aferencias tectales</b> .....	<b>5</b>
<b>1.3.2.-Eferencias tectales</b> .....	<b>8</b>
<b>A.-Eferencias tectales descendentes</b> .....	<b>8</b>
<b>B.-Eferencias tectales ascendentes</b> .....	<b>9</b>
<b>1.4.-Conectividad y estructura segmentaria</b> .....	<b>10</b>
<b>1.5.-Estudio de la conectividad nerviosa como criterio</b> <b>para establecer homología</b> s .....	<b>13</b>
<b>2.-OBJETIVOS</b> .....	<b>15</b>
<b>2.1.-Generales</b> .....	<b>15</b>
<b>2.2.-Particulares</b> .....	<b>15</b>
<b>3.-MATERIAL Y METODO</b> .....	<b>17</b>
<b>4.-RESULTADOS</b> .....	<b>21</b>
<b>4.1.-INYECCIONES DE HRP EN TECHO OPTICO</b> .....	<b>21</b>
<b>4.1.1.-Tractos de fibras</b> .....	<b>21</b>
<b>A.-Tracto tecto-talámico ventral</b> .....	<b>21</b>
<b>B.-Tracto tecto-talámico dorsal</b> .....	<b>22</b>
<b>C.-Tracto tecto-bulbar directo</b> .....	<b>23</b>
<b>D.-Tracto tecto-bulbar cruzado o fascículo</b> <b>predorsal</b> .....	<b>23</b>

E.-Tracto tecto-ístmico . . . . . 25

F.-Fascículo mesencefálico del trigémino . . . . . 25

4.1.2.-Marcaje masivo del TO . . . . . 25

    Aferencias del TO . . . . . 26

        A.-Núcleos del Mesencéfalo . . . . . 26

        B.-Núcleos del Rombencéfalo . . . . . 29

        C.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . . 29

        D.-Núcleos del Parencéfalo Posterior . . . . . 30

        E.-Núcleos del Parencéfalo Anterior . . . . . 30

    Eferencias del TO . . . . . 32

        A.-Núcleos del Mesencéfalo . . . . . 32

        B.-Núcleos del Rombencéfalo . . . . . 33

        C.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . . 33

        D.-Núcleos del Parencéfalo Posterior . . . . . 34

        E.-Núcleos del Parencéfalo Anterior . . . . . 35

4.1.3.-Inyecciones en la zona Caudal del TO . . . . . 36

    Aferencias . . . . . 36

        A.-Núcleos del Mesencéfalo. . . . . 36

        B.-Núcleos del Rombencéfalo . . . . . 37

        C.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . . 38

    Eferencias . . . . . 38

        A.-Núcleos del Mesencéfalo . . . . . 38

        B.-Núcleos del Rombencéfalo . . . . . 39

        C.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . . 39

4.1.4.-Inyecciones en la zona Rostral del TO . . . . . 40

    Aferencias . . . . . 40

A.-Núcleos del Mesencéfalo . . . . .	40
B.-Núcleos del Rombencéfalo . . . . .	41
C.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . .	42
D.-Núcleos del Parencéfalo Posterior . . . . .	43
E.-Núcleos del Parencéfalo Anterior . . . . .	44
Eferencias . . . . .	44
A.-Núcleos del Mesencéfalo . . . . .	44
B.-Núcleos del Rombencéfalo . . . . .	45
C.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . .	45
D.-Núcleos del Parencéfalo Posterior . . . . .	46
E.-Núcleos del Parencéfalo Anterior . . . . .	47
<b>4.1.5.-Inyecciones en la zona Dorsal del TO . . . . .</b>	<b>47</b>
Aferencias . . . . .	47
A.-Núcleos del Mesencéfalo . . . . .	47
B.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . .	49
Eferencias . . . . .	50
A.-Núcleos del Mesencéfalo . . . . .	50
B.-Núcleos del Sinencéfalo . . . . .	50
C.-Núcleos del Parencéfalo Posterior . . . . .	51
<b>4.2.-EXPERIMENTOS CONTROL . . . . .</b>	<b>52</b>
4.2.1.-Marcaje en Núcleo Istmico Caudal . . . . .	52
4.2.2.-Marcaje en el Area Intercollicular . . . . .	54
4.2.3.-Marcaje en el Griseum Tectale . . . . .	56
a.-zona ventral . . . . .	56
b.-zona dorsomedial . . . . .	59

4.2.4.-Marcaje en Sinencéfalo . . . . .	61
4.2.5.-Marcaje en el núcleo Rotundo . . . . .	64
4.2.6.-Marcaje en la placa basal mesencefálica . . . . .	66
4.3.-ESTUDIO DE LA COMISURA DEL TECHO OPTICO . . . . .	67
5.-ICONOGRAFIA . . . . .	72
6.-DISCUSION . . . . .	134
5.1.-NUCLEOS Y LIMITES MESENCEFALICOS . . . . .	134
5.2.-ORTOGONALIDAD AXONAL Y LIMITES SEGMENTARIOS	136
5.3.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN REPTILES .	139
5.3.1.-Aferencias . . . . .	140
5.3.2.-Eferencias . . . . .	149
5.3.3.-Proyección intertectal . . . . .	157
5.4.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN PECES . . . .	159
5.4.1.-Aferencias . . . . .	160
5.4.2.-Eferencias . . . . .	161
5.5.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN ANFIBIOS . .	164
5.5.1.-Aferencias . . . . .	164
5.5.2.-Eferencias . . . . .	167
5.6.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN AVES . . . . .	170
5.6.1.-Aferencias . . . . .	170
5.6.2.-Eferencias . . . . .	177
5.7.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN MAMIFEROS	184
5.7.1.-Aferencias . . . . .	185
5.7.2.-Eferencias . . . . .	191



<b>5.8 -PERSPECTIVA GENERAL COMPARADA</b> .....	<b>196</b>
<b>7.-CONCLUSIONES</b> .....	<b>201</b>
<b>8.-BIBLIOGRAFIA</b> .....	<b>204</b>

## **INTRODUCCION**

### **1.1.-ESTRUCTURA DEL TECHO OPTICO**

El Techo Optico constituye la mayor porción de la placa alar del mesencéfalo de los vertebrados, siendo un importante centro receptor de aferencias retinales. El Colículo Superior es su estructura homóloga en los mamíferos, donde forma dos eminencias aplanadas en la mitad rostral del mesencéfalo.

Hay datos considerables de la organización interna tectal y de las aferencias tectales en varias especies de reptiles. Aunque principalmente es un centro visual, recibe otras entradas sensoriales, las cuales examinaremos en el presente trabajo.

En reptiles, las células y fibras del TO están dispuestas en láminas concéntricas desde el ventrículo a la superficie pial del tectum. Existe cierta diversidad en el desarrollo relativo de cada capa y en el número de láminas presentes en las diferentes especies de reptiles, lo cual supuso inicialmente un gran problema en la descripción tectal y en el establecimiento de una nomenclatura unificada. Ramón y Cajal (1896) fue uno de los pioneros en el estudio de la estratificación en capas del TO en los reptiles, distinguiendo 14 capas en el encéfalo del camaleón, hecho corroborado también por su hermano Pedro Ramón (1904) en *Lacerta muralis*. Huber y Crosby (1933) reagrupan en diferentes especies de reptiles estas 14 capas en 6 estratos constantes, terminología que actualmente es la más aceptada en estudios que no precisan una descripción muy detallada. Dicha estratificación se basa en observaciones comparadas más amplias, lo que permite una subdivisión válida para la mayoría de los vertebrados. Estos 6 estratos quedan establecidos de la siguiente manera:

- 1) Album periventricular (SAP): corresponde a la zona 2 de Ramón y Cajal.
- 2) Gris periventricular (SGP): corresponde a las capas 3, 4 y 5 de Ramón y Cajal.

- 3) Album central (SAC): corresponde a la capa 6 de Ramón y Cajal.
- 4) Gris central (SGC): corresponde a la capa 7 de Ramón y Cajal.
- 5) Fibroso y Gris superficial (SFGS): incluye desde las capas 8 a la 13 de Ramón y Cajal.
- 6) Estrato óptico (SO): corresponde a la capa 14 de Ramón y Cajal.

Esta nomenclatura ha sido ampliamente aceptada para reptiles (Armstrong, 1950, 1951; Burns y Goodman, 1967; Kosareva, 1967; Knaap y Kang, 1968; Davydova y Goncharova, 1970; Davydova, 1971; Repérant, 1975; Davydova y Smirnov, 1973; Halpern y Frumin, 1973; Davydova y col., 1976; Repérant y col. 1978, 1981; Schechter y Ulinski, 1979; Schroeder, 1981a,b ), incluyendo *Gallotia galloti* (Morales y col., 1989). También en algunos casos se ha aceptado en peces (Vanegas y col., 1974, Schroeder y Vanegas, 1977, Romeskie y Sharma, 1979, Sas y Maler, 1986), en aves se han hecho algunas modificaciones (Ariëns Kapper y col., 1965, Cowan y col., 1961, La Vail y Cowan, 1971a, Puelles y Bendala, 1978, Hunt y Brecha, 1984) al igual que en mamíferos (Kanaseki y Sprage, 1974, Paxinos y Watson, 1982, Huerta y Harting, 1984), mientras que en anfibios se continúa utilizando la nomenclatura numérica (Gaupp, 1899, Potter, 1969, Lázár, 1984, Roth y col., 1990).

En los tubérculos cuadrigéminos superiores aún se observan los rudimentos de la compleja estructura laminada que se encuentra en los vertebrados inferiores, estando igualmente formados por capas alternantes de sustancia gris y blanca.

La nomenclatura propuesta por Huber y Crosby (1933) tiene la ventaja de permitir comparaciones entre distintas clases de vertebrados, lo que no es posible cuando se utilizan nomenclaturas numéricas, debido a la gran dificultad de establecer homologías entre las láminas individuales.

En cuanto al número y desarrollo relativo de las láminas tectales en los

reptiles existe una considerable variación. El modelo más diferenciado se encuentra en las familias de lacértidos altamente visuales, que son los lagartos tipo II (Northcutt, 1984). Según este autor, en reptiles existen cuatro modelos principales de organización laminar:

1- Tectum que se caracteriza por poseer las láminas 3 y 5 claramente separadas, siendo la lámina 12 la de mayor contenido de fibras retinales. Este primer modelo es característico del tectum de cocodrilos, tortugas, Sphenodon, y de lagartos tipo I como el lagarto Gallotia galloti (Morales y col., 1989), y el lagarto Gallotia stehlini.

2- Tectum con láminas 3 y 5 claramente separadas, siendo la lámina 14 la de mayor contenido de fibras retinales. Este modelo se observa en lagartos tipo II, siendo el más complejo de los conocidos en reptiles (Northcutt, 1984).

3- Tectum con una sola lámina celular periventricular, que probablemente son las láminas 3 y 5 indiferenciadas, y no tienen lámina 14. Este tipo es característico de todas las serpientes vivientes.

4- Tectum con láminas 3 y 5 pobremente diferenciadas y la zona superficial reducida o ausente. Este modelo caracteriza a especies que presentan una visión reducida y especializaciones de vida subterránea.

## 1.2.-TECHO OPTICO COMO ESTRUCTURA VISUOMOTORA

Comenzando con los reptiles, la importancia de los colículos superiores en la discriminación visual disminuye progresivamente a medida que un número mayor de fibras ópticas establecen conexiones más extensas en el tálamo y se desarrolla la corteza visual. En el hombre estas estructuras coliculares se reducen en tamaño y sirven esencialmente como centros reflejos que influyen sobre la

posición de la cabeza y de los ojos como respuesta a los estímulos visuales, auditivos y somáticos (Gordon, 1972). El tuberculo cuadrigémino superior está relacionado principalmente con la computación de la dirección de movimiento de los objetos en el campo visual (Sterling y Wickelgren, 1969) en correlación con otros estímulos no visuales mediando los reflejos de orientación hacia estímulos sorprendidos o en movimiento.

La importancia funcional del TO se traduce fundamentalmente en la predominancia de aferencias múltiples. Así los estratos periventriculares forman parte del sistema acústico-óptico, y los estratos superficiales contienen aferencias, de las cuales destacan las fibras ópticas y fibras que conducen impulsos de dolor, tacto, temperatura y auditivos (Huber y Crosby, 1933). Según estos mismos autores, entre las capas aferentes periventriculares y superficiales, se encuentran los estratos eferentes centrales. Con todo ello vemos que el Techo Optico es un importante centro premotor, integrador de la información visual, somática y auditiva, a un nivel jerárquico alto del sistema motor, particularmente en vertebrados no mamíferos.

Las propiedades funcionales de las neuronas localizadas en las diferentes láminas tectales han sido estudiadas usando electrodos y correlacionadas con estudios histológicos. En tortugas (Robbins, 1972, Boiko y Davidova, 1973, Boiko y Gocharova, 1976), lagartos (Gaither y Stein, 1979) y serpientes (Kass y col., 1978), las neuronas superficiales, las cuales probablemente correspondan al Estrato Optico, y las más superficiales del Estrato Fibroso y Gris Superficial son excitadas solamente con entradas visuales. Los estudios de las neuronas que no responden principalmente a los estímulos visuales se han hecho en tortugas (Robbins, 1972), lagartos (Gaither y Stein, 1979), y serpientes (Hartline, 1972, 1974, Goris y Terashima, 1973). Al igual que en mamíferos, las neuronas no visuales se sitúan

debajo de la capa tectal ocupada por las neuronas visuales superficiales, y estas capas que contienen neuronas no visuales también contienen neuronas multimodales, siendo mínimo el contenido en ellas de neuronas primariamente visuales (Hartline, año libro). Además, el Techo Optico proyecta sobre un gran número de estructuras, especialmente subcorticales, muchas de ellas conectadas a su vez con distintos núcleos motores, lo que confiere al tectum su caracter como centro de integración motora, especialmente en relación con los movimientos de los ojos y la orientación de la cabeza.

Con todo ello concluimos que el Techo Optico de los vertebrados no mamíferos y el Colículo Superior de los mamíferos representa un importante centro integrador de la información sensorial y motora y es responsable de aspectos importantes del comportamiento visual del animal.

### 1.3.-CONECTIVIDAD TECTAL

La conectividad del Techo Optico es bastante similar en todos los vertebrados con excepciones que corresponden a las clases menos evolucionadas y a las especificidades del Colículo Superior de los mamíferos.

#### 1.3.1.- AFERENCIAS TECTALES

El tectum optico en reptiles, como en otros vertebrados, se caracteriza por entradas entradas de tipo sensorial, visuales, somáticas y auditivas, así como por otras aferencias clasificables como de control motor o reflejo de su actividad.

Las conexiones retinotectales constituyen la mayor entrada de información que alcanza el tectum, originandose principalmente en la retina contralateral. Esto

ha sido estudiado por Cruce y Cruce (1979), los cuales observaron que la retina conecta con el TO contralateral mediante conexiones densas, y con el TO ipsilateral con fibras de menor densidad. En todos los reptiles se encuentra esta proyección retinotectal (Ramón, 1896, Huber y Crosby, 1933, Shanklin, 1930, Senn, 1966, Butler y Northcutt, 1971, 1978, Repérant, 1973, Cruce y Cruce, 1978, Northcutt, 1978, Schroeder, 1981)

Elprana (1980) estudia las proyecciones corticotectales en el lagarto y demuestra que el cortex dorsal conecta con el techo óptico.

Las proyecciones del cortex cerebral al colículo superior son bien conocidas en los mamíferos (Casseday y col., 1979, Hollander, 1974, Magalhaes-Castro y col., 1975, Goldman y Nauta, 1976).

En vertebrados no mamíferos las conexiones entre estructuras telencefálicas y TO se han observado en aves, peces (Airhart, 1979, Ebbesson y Schroeder, 1971, Ito y Kishida, 1977) y en un anfibio (Kokoros y Northcutt, 1977).

El Torus Semicircularis o colículos inferiores es el núcleo diana de las fibras auditivas que ascienden por el tronco encefálico, y desde ahí se generan ciertas proyecciones que van al TO en el reptil (Foster y Hall, 1977). Sin embargo Ten Donkelaar y de Voer van Huizen (1981) no observa esta proyección en otro reptil. En mamíferos se ha observado que el Colículo Inferior (homólogo del Torus Semicircularis de vertebrados inferiores) proyecta al Colículo Superior (Tarlov y Moore, 1966, Casseday y col., 1976, Kudo y Niimi, 1980).

El núcleo Istmico Rostral envía una proyección no topográfica al tectum en la tortuga (Sereny y Ulinski, 1987). Esto también se ha visto en otros reptiles y en otros vertebrados (Welker y col., 1983, Dacey y Ulinski, 1986, Ten Donkelaar y col., 1987).

En muchos reptiles, excluyendo posiblemente las serpientes, hay conexiones



recíprocas entre el TO ipsilateral y el núcleo Istmico (Foster y Hall, 1975). El complejo ístmico siempre recibe una proyección organizada topográficamente desde el lóbulo tectal ipsilateral, y en anfibios, reptiles y mamíferos proyecta topográficamente al lóbulo tectal contralateral. Esta proyección procedente del núcleo ístmico (núcleo Parabigeminal de mamíferos) está presente en la mayoría de los vertebrados estudiados (serpiente: Dacey y Ulinski, 1986; Welker, Hoogland y Lohman, 1983, tortuga: Sereno y Ulinski, 1987, Medina y Smeets, 1991, aves: Martínez y Puellas, 1989, Gunturkun, 1987, Crossland y Uchwat, 1979).

Aferencias procedentes del tectum contralateral han sido descritas en varias clases de vertebrados (Teleosteos: Luiten, 1981, Vanegas y cal., 1984. Reptiles: Foster y Hall, 1975, ten Donkelaar, 1976, Ulinski, 1977, Schroeder, 1981). Sin embargo, la existencia de tales aferencias ha sido puesta en duda por varios autores, ya que después de inyectar HRP en un TO, en ocasiones no se observa marcaje retrógrado en el hemisferio contralateral (Wilczynski y Northcutt, 1977, Grover y Sharma, 1981, Smeets, 1981, Northcutt, 1982).

La proyección desde el Preteetum al techo óptico se ha estudiado en varios vertebrados, originándose en varios núcleos preteetales (Reptiles: Dacey y Ulinski, 1986; Ten Donkelaar y de Boer van Huizen, 1981; Medina y Smeets, 1991. Anfibios: Wilczynski y Northcutt, 1977).

También desde Tálamo ventral y desde el Tálamo dorsal van axones hasta el tectum mesencefálico (Anfibios: Wilczynski y Northcutt, 1977. Reptiles: Brauth y Kitt, 1980, Ten Donkelaar y de Boer van-Huizen, 1981, Welker, Hoogland y Lohman, 1983, Díaz, 1991. Aves: Martínez, 1987, Martínez y col., 1987, Mamíferos: Edwards y col., 1974, Swanson y col., 1974, Kawamura y col., 1978, Brauer y Schober, 1982, Beitz, 1989).

### **1.3.2.-EFERENCIAS TECTALES**

En general las eferencias tectales pueden dividirse en ascendentes y descendentes.

#### **A.-Eferencias tectales descendentes**

Todos los estudios de las eferencias tectales descendentes en reptiles están de acuerdo en que existe un tracto tecto-bulbar ipsilateral que cursa a lo largo del borde ventrolateral del cerebro posterior, y un tracto tecto-bulbar medial cruzado (predorsal) que se decusa a nivel del núcleo oculomotor y se divide luego caudalmente, cruzando el rombencéfalo inmediatamente lateral a la línea media (Foster y Hall, 1975, ten Donkelaar, 1976, Ulinski, 1977, Gruberg y col., 1979, Schroeder, 1981b). Ambos terminan en la formación reticular del cerebro posterior y probablemente alcanzan niveles espinales cervicales. Estos estudios además añaden que el tracto tecto-bulbar ipsilateral forma conexiones con el núcleo Profundo Mesencefálico.

Butler (1977) observa proyecciones desde el TO al Torus Semicircularis, a sus capas periventriculares y al núcleo central.

La proyección desde el TO al núcleo Istmico Caudal ha sido observada por muchos autores en teleosteos, anfibios, reptiles y aves, y también se ha observado la proyección de los colículos superiores al núcleo Parabigeminal, su homólogo en mamíferos (Anfibios: Rubinson, 1968, Lázár, 1969. Reptiles: Foster y Hall, 1975, Sereno y Ulinski, 1987. Aves: Güntünkün, 1987, Martínez y Puelles, 1989. Mamíferos: Linden y Perry, 1983, Sefton y Martin, 1984, Stevenson y Lund, 1982).

### B.- Eferencias tectales ascendentes

Aparte de la vía directa retino-talámica, dos vías ascendentes tectales conducen la información visual a núcleos del tálamo y al telencéfalo; estas vías son la retino-tecto-talámica y la retino-pretecto-talámica. En todas las especies de reptiles examinadas, las eferencias ascendentes tectales proyectan al pretectum y al tálamo ipsilateral y contralateral (Northcutt, 1984).

Las fibras eferentes tectales ascendentes salen del polo rostral y del borde ventrolateral del tectum y forman las vías tecto-talámica dorsal y ventral respectivamente. Estas vías circulan dentro o adyacentes al tracto óptico marginal, atravesando el diencefalo y terminando en varios núcleos talámicos y pretectales. Un gran número de eferencias tectales ascendentes cruzan al diencefalo contralateral vía la comisura supraóptica. Después de la decusación, las eferencias tectales terminan en la mayoría de los mismos núcleos que reciben entrada tectal ipsilateral (Northcutt, 1977). Algunas eferencias tectales esparcidas al pretectum contralateral y al tálamo cruzan por la comisura intertectal (Foster y Hall, 1975) y por las comisuras habenuar y posterior (Ulinski, 1977).

Según Butler (1977), en el lagarto Gekko gecko el modelo de proyecciones ascendentes tectales es tal que la retina conecta con el TO ipsilateral, y contralateralmente, a su vez del TO salen conexiones ipsilaterales y contralaterales al Tálamo y Pretectum.

En la literatura se observa que son muchos los núcleos Pretectales que reciben entrada tectal (Anfibios: Wilczynski y Northcutt, 1977. Peces: Ebbeson y Vanegas, 1976, Sligar y Voneida, 1976, Grover y Sharma, 1978, Luiten, 1981. Reptiles: Braford, 1972, Schroeder, 1981, Butler, 1978, Butler y Northcutt, 1971, Foster y Hall, 1975, Ulinski, 1977. Aves: Hunt y Kunzle, 1976. Mamíferos:

Berman, 1977, Graham, 1977, Takahashi, 1985).

Las proyecciones del tectum mesencefálico al Tálamo ventral y Tálamo dorsal Posterior han sido observadas en muchos vertebrados (Anfibios: Rubinson, 1968, Lázár, 1969. Reptiles: Braford, 1972, Schroeder, 1981, Butler, 1978, Butler y Northcutt, 1971, Foster y Hall, 1975, Ulinski, 1977, Díaz, 1991. Aves: , Karten y Revsin, 1966, Revsin y Karten, 1967, Hunt y Künzle, 1976. Mamíferos: Cosenza y col., 1984, Donnelly y col., 1983, Mason y Groos, 1981, Takahashi, 1985).

Tal como Foster y Hall (1975) describieron en el reptil Iguana iguana, el modelo general de las conexiones tectales ha sido observado de forma relativamente constante en todos los vertebrados estudiados, donde se incluyen los peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Esta amplia distribución indica que el modelo fue establecido tempranamente en la evolución y no ha sido radicalmente modificado en los diferentes vertebrados.

#### 1.4.-CONECTIVIDAD Y ESTRUCTURA SEGMENTARIA

Uno de los más desafiantes problemas en el desarrollo biológico es identificar el mecanismos que generan la compleja disposición y las interconexiones de las células del sistema nervioso de los vertebrados.

En base a la organización neuromérica del cerebro cabe esperar que los sistemas de conexiones formados durante el desarrollo del sistema nervioso se establezcan siguiendo unas reglas que regulan la navegación axonal a través de los segmentos del tubo neural. No obstante esta pregunta no queda suficientemente aclarada en la literatura, lo que sí existe en la literatura son evidencias de que existe una correlación entre la estructura segmentada del cerebro y las conexiones nerviosas, siendo estos trabajos sobre todo sobre la médula y el cerebro posterior.

Estudios morfológicos en cerebro posterior (Lumsden y Keynes, 1989; Lumsden, 1990) usando inmunohistoquímica y técnicas de marcaje de axones revelan patrones repetidos de organización y diferenciación neuronal, mientras que los experimentos con marcadores celulares (Fraser y col., 1989), muestran que los segmentos o rombómeros forman unidades, cada una de las cuales forma una pieza definida del cerebro posterior.

Todo este campo ha avanzado considerablemente al entender la base molecular de la segmentación en *Drosophila*, donde han sido identificados muchos de los genes envueltos en el proceso (Ingham, 1988). El tubo neural cefálico durante su desarrollo forma los neurómeros, especialmente prominentes en el cerebro posterior. ¿Podrían estos segmentos jugar un rol en la especificidad del patrón de desarrollo dentro del cerebro? Esta posibilidad es atractiva, ya que así la disposición de las células y sus conexiones pueden alcanzar un alto y variado grado de complejidad en sus diferentes regiones sobre la base de un número reducido de instrucciones genéticas. La segmentación del neuroepitelio puede ser un camino para construir un gran plan estructural que proviene de un patrón repetitivo de organización celular temprana que más tarde es ocultado por eventos morfogenéticos. Si esto es así, el estudio de la segmentación del cerebro puede proporcionar una valiosa aportación a cómo se genera la complejidad final del SNC (Lumsden, 1990). Este mismo autor después de hacer una revisión de los estudios hechos en este sentido, concluye afirmando que la segmentación es un proceso fundamental en el desarrollo del cerebro posterior. Así, la segmentación está basada en líneas de restricción tempranas y la activación de los genes reguladores. Fenómenos similares también ocurren dentro de prosencéfalo y mesencéfalo (Bergquist y Källen, 1954; Puelles y col., 1987; Figdor y Stern, 1993; Bulfone y col., 1993; Puelles y Rubenstein, 1993).

Estudios con acetilcolinesterasa "in toto" con embriones de pollo hechos por Puelles y col. (1987), muestran a los neuroblastos prosencefálicos con sus axones claramente orientados ya sea transversalmente o longitudinalmente en relación a los límites de su neurómero. Otras observaciones en diversos vertebrados relativas al desarrollo del primer entramado de axones longitudinales y transversales en el cerebro anterior, vinculan este patrón igualmente a la estructura segmentaria subyacente (Rossy col., 1992; Kimmel, 1993). En la médula espinal de varios vertebrados se han descrito neuronas distribuidas de forma segmentaria (Whiting, 1948, Bone, 1960, Myers, 1985, Eisen y col., 1986). Además, estudios sobre el desarrollo de grupos neuronales del cerebro posterior que proyectan a la médula espinal demuestran la existencia de agrupaciones neuronales segmentadas desde etapas muy tempranas en el desarrollo (anfibios: Nordlander y col., 1985, Roberts y Alford, 1986. Peces: Kimmel y col., 1982, 1985, Mendelson, 1986, Metcalfe y col., 1986. Aves: Glover y Petursdottir, 1988).

Las poblaciones reticulares que proyectan a diversos niveles rostrales y caudales en el lagarto *Varanus* (ten Donkelaar y de Boer van-Huizen, 1981, 1984a,b) muestran una distribución segmentaria con diferentes patrones de proyección según su origen. Las motoneuronas también parecen elegir el segmento por el que sus fibras salen al exterior, no coincidiendo siempre con el neurómero de origen (Roth y col., 1984, Simpson y col., 1986, Oka y col., 1987).

Otro de los mecanismos que parecen contribuir a guiar los axones hacia sus dianas es la inhibición por contacto. Este mecanismo se debe a la existencia de moléculas de la superficie celular o de la matriz extracelular que inhiben el avance de los conos de crecimiento (Díaz Delgado, 1991).

Además, cada vez hay más evidencias de que los conos de crecimiento axonal pueden ser orientados en respuesta a gradientes de moléculas

**quimioatrayentes (factores difusibles), relacionadas con las dianas intermedias o finales de los axones en desarrollo (Ramón y Cajal, 1909, revisión de Tessier-Lavigne y Placzek, 1991).**

**En un estudio sobre la orientación de axones comisurales en la médula de rata, Placzek y col. (1990) muestran que la placa basal guía a dichos axones hacia la línea media ventral durante el desarrollo embionario. La placa del suelo produce un factor (o factores) difusible que promueve el crecimiento de los axones comisurales en explantes de médula, desviando su trayectoria hacia fuentes celulares locales de este factor (Tessier-Lavigne y col., 1988). El papel del factor puede ser proporcionar una "pista" que asegure que los axones comisurales proyecten directamente a través de la columna motora hacia la línea media.**

**En conclusión en un ambiente local determinado las distintas trayectorias que siguen los axones pueden deberse a la superposición de varios de los mecanismos guías citados (Díaz Delgado, 1990). Es posible que cada grupo de fibras axónicas reconozca diferentes pistas dentro del mismo ambiente local debido a la regulación espacial y temporal de la expresión de ciertos receptores, en conjugación con cambios del ambiente que encuentran en la ruta a sus respectivas dianas. La existencia de una temprana especificación segmentaria de los patrones de diferenciación celular hace suponer que la distribución de propiedades determinantes de la navegación axonal se ajuste a un patrón segmentario.**

### **1.5.-ESTUDIO DE LA CONECTIVIDAD NERVIOSA COMO CRITERIO PARA ESTABLECER HOMOLOGIAS**

**En la Anatomía Comparada del sistema nervioso se utilizan varios criterios de comparación: embriológico, topográfico, hodológico y funcional, siendo el**

criterio embriológico la base más sólida (Díaz Delgado, 1991). El criterio topográfico sirve mas bien como referencia, pues, dependiendo de la actividad migratoria de los neuroblastos, poblaciones ontogenéticamente homólogas pueden situarse en diferentes lugares y tener distintas relaciones topográficas.

Según el criterio hodológico (de conectividad nerviosa), son comparables aquellos centros que poseen conexiones similares en sentido topológico y funcional, independientemente de su posición topográfica. Sobre este criterio prevalece el criterio embriológico, ya que suelen existir conexiones "paralelas", que dificultan la comparación hodológica.

A principios del siglo pasado se inició el estudio de la conectividad nerviosa, y desde entonces ha avanzado enormemente con diferentes técnicas, como son las técnicas de degeneración retrógrada y anterógrada y técnicas de transporte axonal de marcadores. También otras dos técnicas han sido usadas: la técnica de la desoxiglucosa y la técnica de tomografía transversa de emisión de positrones. Con la primera se determina la implicación de una zona en determinada función, estimulando una zona del cuerpo y observando el grado de actividad en el cerebro (previamente se ha inyectado glucosa y se observa su grado de degradación), mientras que la segunda permite detectar la presencia de sustancias marcadas con isótopos radiactivos emisores de positrones desde fuera del cerebro (con lo que se cartografían las estructuras cerebrales activas).



## **OBJETIVOS**

Según todo este planteamiento vemos que son necesarios más trabajos tendentes a establecer la relación existente entre la segmentación del cerebro y la conectividad nerviosa, así como las reglas generales de la conectividad nerviosa. La profundización del estudio neuroquímico del desarrollo (factores adhesivos o difusibles) requiere como fase previa un mejor conocimiento topológico de los territorios objeto de la navegación axonal embrionaria. Por todo ello nos hemos planteado los siguientes objetivos:

**2.1.-GENERALES:** Nos hemos propuesto reexaminar las conexiones del tectum mesencefálico del lagarto *Gallotia stehlini* (como modelo particularmente rico en ellas), y la relación de estas con la estructura segmentaria del cerebro, estableciendo un mapa topológico que sirva de base para la comparación con otras especies y el estudio de homologías en función del análisis comparado de dichas conexiones.

**2-PARTICULARES :**

- a. Estudiar la distribución segmentaria de las poblaciones aferentes del tectum mesencefálico.
- b. Estudiar la distribución segmentaria de los campos terminales de las proyecciones eferentes del tectum mesencefálico.
- c. Analizar la posición topológica y características hodológicas particulares de la comisura tectal.
- d. Estudiar la posición topológica de los tractos eferentes del Techo Optico mesencefálico.

e. Comparar los datos obtenidos con las conexiones tectales descritas en otras especies.

## **MATERIAL Y METODO**

Para nuestro trabajo experimental hemos utilizado ejemplares jóvenes del lagarto *Gallotia stehlini* (lagarto endémico de la isla de Gran Canaria), capturados la mayoría en las zonas de Arguineguín y Valsequillo. El peso medio aproximado de los lagartos era de 4 g.

A dichos animales se les aplicó la técnica de la Peroxidasa de rábano (HRP) *in vitro*, la cual consiste en el procedimiento que describimos a continuación:

**ANESTESIA Y PERFUSION:** Los animales fueron anestesiados con eter etílico, luego se les realizó una incisión en el tórax y se perfundieron por el ventrículo cardiaco con solución Ringer (20 ml).

**EXTRACCION DEL ENCEFALO:** Se levantaron los huesos craneales y se extrajeron cuidadosamente los cerebros. Bajo lupa binocular se eliminaron las meninges, con objeto de dejar la masa encefálica al descubierto.

**INYECCION DE LA PEROXIDASA:** Usando micropipetas de cristal se inyectó la peroxidasa (HRP Sigma tipo VI) previamente recristalizada en su extremo en unos lugares concretos del cerebro. En otras ocasiones se realizaron múltiples inyecciones para obtener marcaje masivo.

**INMERSION DE LOS CEREBROS EN CULTIVO:** Se sumergen los cerebros en un medio de cultivo (MEM Eagle's Medium), complementado con Penicilina y Estreptomocina y oxigenado con carbógeno (95% de aire + 5% de CO<sub>2</sub>); además le añadimos una gota de dimetilsulfóxido por cada 50 ml. de MEM, para aumentar la permeabilidad de las membranas. En este medio permanecieron a temperatura ambiente entre 24 y 48 horas, renovándolo varias veces.

**FIJACION:** Inmediatamente después los cerebros fueron fijados con glutaraldehído 1%, o con la mezcla glutaraldehído 2% y paraformaldehído 1%, en tampón fosfato 0.1 M ph 7.4, durante 5 horas.

**CRIOPROTECCION:** Luego los cerebros se introdujeron en una solución de sacarosa al 30% tamponada con tampón fosfato 0.1 M ph 7.4, durante al menos unas 12 horas; dicha solución actúa como crioprotectora. Tanto la fijación como la crioprotección se realizan a 4° C.

**SECCION DEL CEREBRO:** Posteriormente se procedió a cortar los encéfalos en microtomo de congelación o criostato. Los cortes se realizaron en diversos planos, aunque la mayoría fueron cortados según el plano sagital. El grosor de los cortes fue de 50-60 micras. Los cortes fueron montados sobre portas gelatinizados.

**HISTOQUIMICA:** Seguidamente se procesaron histoquímicamente con diaminobenzidina (DAB) intensificada con níquel-cobalto (procedimiento de Adams, 1981) o sólo con níquel.

El procedimiento de Adams (1981) para revelado de la HRP consiste en sumergir los cortes de cerebro en una solución de incubación compuesta por :

- DAB.....50 mg.
- Cloruro de Cobalto..... 25 mg.
- Sulfato Amónico de Níquel.....25 mg.
- Tampón fosfato 0.1 M, pH 7,4...100 ml.

En esta solución de incubación se mantuvieron los cortes durante 20

minutos. Transcurrido este tiempo se añadió 1'5 ml. de una dilución de agua oxigenada al 0.3 %, continuando la incubación unos 30 minutos más. Luego la reacción se paró con tres baños (de 15 minutos cada uno) de tampón fosfato 0.1 M, pH 7.4.

**CONTRATINCION:** Finalmente los cortes fueron contrateñidos con Violeta de Cresilo.

**ANALISIS DE LOS DATOS EXPERIMENTALES:** Fueron utilizados varios métodos iconográficos para representar los resultados obtenidos. Entre otros, se representó esquemáticamente sobre un modelo bidimensional del cerebro la posición de células, fibras y terminales marcados en cada caso. Muchos experimentos fueron dibujados con cámara lúcida, teniendo con ello una exacta representación de los tractos de fibras y células y terminales marcados con peroxidasa.

En otros casos concretos las células marcadas con peroxidasa y el lugar de inyección de la peroxidasa fueron mapeados en reconstrucción gráfica mediante proyección ortogonal procediendo de la siguiente forma: Los cortes fueron dibujados con cámara lúcida y todos orientados en la dirección y sentido correctos. Luego se eligió un plano para la reconstrucción sobre el mismo, representando cada corte por una línea en dicho plano, sobre el cual se proyectó ortogonalmente cada uno de los detalles de interés. La distancia entre cada dos líneas correspondió al intervalo entre cortes estudiados multiplicado por el factor de aumento de los dibujos de cámara lúcida.

Finalmente se dibujo el contorno del tectum o de su ventrículo y se representó cada célula en él, produciendo un mapa de la estructura, el lugar de

inyección y las células marcadas.

Los resultados significativos más prototípicos fueron fotografiados a diversos aumentos.

A efectos de la localización de estructuras en los diversos planos de corte, hemos tomado referencias de la literatura y, más particularmente, de las tesis doctorales de Martínez de la Torre (1985) y Díaz Delgado (1991), en donde se recoge la estructura segmentaria del prosencéfalo en el lagarto *Gallotia*.



## **RESULTADOS**

#### **4.1.-INYECCIONES DE HRP EN TECHO OPTICO:**

Desde un punto de vista práctico creemos oportuno describir primero el resultado de las inyecciones de HRP en el Tectum en términos de los tractos de fibras originados (o que tienen su diana) en poblaciones neuronales del techo óptico y que aparecen marcados de forma variable en todos los experimentos. Una vez establecido este marco general de vías de conducción abordaremos la descripción global de las poblaciones neuronales que proyectan sobre el techo óptico (afereencias) o reciben las proyecciones tectales (eferencias).

##### **4.1.1.-Tractos de fibras**

Los tractos originados en el techo mesencefálico se descomponen en tractos ascendentes, que ingresan en el diencéfalo y suelen alcanzar la comisura supraóptica para pasar al diencéfalo contralateral, y tractos descendentes, que entran en el rombencéfalo y en ocasiones alcanzan la médula espinal. Entre los tractos ascendentes distinguimos los tractos tecto-talámicos ventral y dorsal, mientras que son tractos descendentes los tractos tecto-bulbares directo y cruzado, así como el tracto tecto-ístmico. Ocupa una posición particular el tracto mesencefálico del trigémino, de trayecto igualmente descendente.

##### **A.- Tracto tecto-talámico ventral**

Se trata de un gran contingente de fibras que recorren superficial y longitudinalmente la parte más ventral de la placa alar, constituyendo el tracto tecto-talámico ventral. Este se origina en neuronas de la zona más alta de la capa

7 del T.O. y emerge por la zona caudal ventrolateral del techo óptico; se dirige rostralmente, pasando rostral y dorsal al núcleo ístmico magnocelular (IC), a lo largo del límite entre placas alar y basal del mesencéfalo. Estas fibras pasan luego superficial y ventralmente a la zona ocupada por los núcleos comisurales, yuxtacomisurales y precomisurales del pretectum (a los que ceden colaterales), atraviesan el núcleo posterior de la comisura supraóptica ventral (PCSV) y ceden fibras colaterales hacia el núcleo Rotundo, situado más profundamente en el tálamo dorsal; las fibras de este tracto prosiguen rostralmente a través del núcleo anterior de la comisura supraóptica ventral (ACSV) y del núcleo ventrolateral del tálamo ventral y cruza el hipotálamo anterior, ingresando en la comisura supraóptica ventral. Contralateralmente se puede seguir estas fibras hasta el núcleo Rotundo opuesto (figuras 1, 10, 32 y 42 B).

#### **B.-Tracto tecto-talámico dorsal**

Las fibras del tracto tecto-talámico dorsal se originan también en la zona más alta de la capa 7 del T.O. mesencefálico. Seguidamente salen del T.O. por la zona rostral de este, y se dirigen rostralmente, recorriendo primero longitudinalmente la placa alar del sinencéfalo (pretectum). Dichas fibras penetran en la placa alar del parencéfalo posterior (tálamo dorsal), haciéndose más profundas y atravesando el núcleo Rotundo, para terminar aparentemente en la placa alar del parencéfalo anterior (tálamo ventral) en el núcleo VL. En este núcleo observamos abundantes cuerpos neuronales y terminales marcados, demostrándonos que este tracto integra asimismo fibras descendentes y es por tanto bidireccional (figuras 2, 17 y 32).

### **C.-Tracto tecto-bulbar directo**

El tracto tecto bulbar directo está formado por un conjunto de fibras que surgen de la capa 6 en la zona caudal del T.O. dirigiéndose caudalmente a través del núcleo ístmico rostral (IR) y pasan luego ventralmente al núcleo ístmico caudal (IC). Recorren el rombencéfalo longitudinalmente por la sustancia reticular lateral (placa alar), ocupando una situación dorsolateral respecto a las fibras del tracto predorsal. Este tracto termina a la altura del puente mesencefálico, por lo que más propiamente lo podríamos llamar tracto tecto-pontino.

Aunque el tracto tecto-bulbar directo es en general un tracto ipsilateral, una muy pequeña cantidad de fibras lo abandonan y cruzan por la comisura ístmica hacia el tracto contralateral (figuras 3, 20, 23, 40 C y 41 C).

### **D.-Tracto tectobulbar cruzado (fascículo predorsal).**

El fascículo predorsal tiene un componente ipsilateral, el cual describiremos en primer lugar, y otro componente que forma el fascículo predorsal cruzado propiamente dicho.

En cuanto al componente ipsilateral, sus fibras parten de neuronas situadas en la capa 6 del T.O. mesencefálico. Estos axones convergen en el plano transversal medio del mesencéfalo y se reúnen ventrales al Area intercollicular y al Torus semicircular. El tracto prosigue su curso atravesando la placa basal mesencefálica (tegmento) en su parte media, discurriendo entre el núcleo del III par, caudalmente, y el núcleo Rojo, rostralmente. Este tramo es observable en preparaciones con tinción de mielina.

Dentro de la placa basal ipsilateral, este tracto cede dos tipos de fibras

colaterales: 1) componentes descendentes que se dirigen hacia el rombencéfalo ipsilateral y 2) componentes ascendentes que se dirigen hacia el sinencéfalo ipsilateral. Algunas fibras ascendentes se introducen en la comisura posterior, mientras que el resto de las fibras siguen avanzando longitudinalmente por la placa basal hacia los neurómeros diencefálicos más rostrales.

El fascículo predorsal cruzado está constituido por fibras del tracto inicial que, en vez de hacerse longitudinales, continúan ventralmente hasta alcanzar la comisura predorsal, situada ventralmente al núcleo oculomotor, por donde cruzan hacia el lado contralateral. El fascículo predorsal cruzado también se descompone luego en un componente ascendente y otro descendente.

El fascículo predorsal descendente (que incluye por tanto fibras ipsi- y contralaterales) se extiende a través del rombencéfalo (placa basal), donde discurre situado ventral a las fibras del tracto tecto-bulbar directo y termina en la zona más rostral de la médula espinal.

En el caso P 57 de marcaje masivo en T.O., el cual fué seccionado siguiendo el plano de corte horizontal corregido, observamos claramente la constitución del fascículo predorsal. Vemos en el lado ipsilateral al lugar de inyección fibras ascendentes recorriendo longitudinalmente la placa basal y fibras descendentes desde el techo óptico. En el lado contralateral al lugar de inyección vemos también grupos de fibras ascendentes recorriendo la placa basal y fibras descendentes desde el TO, pero al contrario que en el lado ipsilateral (donde son más abundantes las fibras ascendentes) en el contralateral las fibras más abundantes son las descendentes (figuras 4, 23, 31, 39 y 40 C).

### **E.-Tracto tecto-ístmico**

Sus fibras salen de la parte más superficial de la capa 7 y abandonan el TO por su zona caudal. Estas fibras cruzan el N. ístmico rostral (IR), que en realidad es aun mesencefálico, donde algunas fibras se incurvan (puede que formen sinapsis al pasar sobre las dendritas del IR). Seguidamente las fibras alcanzan la zona de los núcleos propiamente ístmicos, observándose neuronas y terminales marcados en el N. ístmico caudal (IC) (figuras 5, 14 B, 21 A, 22, 23 y 41 C).

### **F.-Fascículo mesencefálico del trigémino**

El núcleo mesencefálico del trigémino es un núcleo formado por células globosas grandes situadas en la zona intermedia del TO mesencefálico, en su capa 5. Los axones de dichas células se reúnen y abandonan el TO pasando dorsal al núcleo central del torus. A partir de esta zona sigue su trayecto descendente a través del istmo y puente alto hasta alcanzar el N. motor del trigémino, situado en el rombencéfalo medialmente a las fibras del tracto tecto-bulbar directo (figuras 6 y 42 A).

#### **4.1.2.- MARCAJE MASIVO DEL TECHO OPTICO**

Varios de nuestros experimentos han consistido en realizar depósitos múltiples de HRP en el TO mesencefálico, respetando los límites de esta región por la zona rostral, caudal y ventral, con el fin de obtener todo el conjunto de núcleos que mantienen aferencias y eferencias con el TO (figuras 7 a 17).

## AFERENCIAS DEL TECHO OPTICO

En muchos núcleos se observan neuronas marcadas retrógradamente tras realizar depósitos masivos de HRP en el TO (figura 7). Observamos que la mayoría de las conexiones del TO se realizan con estructuras de la placa alar del propio mesencéfalo o de los neurómeros vecinos en diencéfalo y rombencéfalo. A continuación describimos las aferencias que mantiene el TO con cada uno de los diferentes segmentos neurales.

### A.-NUCLEOS DEL MESENFALO

Torus Semicircularis (TSC): Es un núcleo que se encuentra en el neurómero mesencefálico, en su parte caudal, haciendo prominencia a cada lado de la línea mediodorsal tras el polo caudal del lóbulo óptico, y causando un pequeño abultamiento en la parte caudal del ventrículo mesencefálico. Caudalmente se relaciona con el cerebelo y lateralmente con los núcleos ístmicos. En este núcleo podemos diferenciar un neuropilo periventricular (zona contigua al ventrículo mesencefálico), una lámina densa periventricular (ocupada por abundantes células), el núcleo central (es la parte más extensa del Torus, en ella observamos un neuropilo y una población neuronal dispersa central), el Torus externo (en el límite entre Torus y TO) y el Torus superficial (o Paratorus) que se sitúa en la zona caudomedial del Torus.

Nosotros hemos observado neuronas marcadas retrógradamente en:

-la lámina periventricular, donde observamos una gran cantidad de neuronas de mediano tamaño marcadas con HRP.

-Torus externo: también en él hay una gran cantidad de neuronas que se marcan retrógadamente tras las inyecciones en el TO.

-Torus central: en todos los casos de inyecciones masivas en el TO observamos pocas neuronas marcadas en el Torus central, o incluso en algunos casos no observamos ninguna neurona marcada en esta región del Torus. Por ello podemos afirmar que el TO presenta aferencias predominantemente desde la lámina periventricular del Torus y desde el Torus externo, más que desde el N. Central del Torus, con el que está escasamente conectado.

Griseum Tectale (GT): El GT está situado a continuación del TO en su parte rostral, separándolo del pretectum. Este núcleo causa un pequeño abultamiento en la pared rostral del ventrículo mesencefálico. En el lagarto posee una capa fibrosa periventricular en continuación con la del tectum. Luego encontramos el estrato gris periventricular suprayacente, que es más grueso que en el TO. Luego le sigue una estrecha capa fibrilar profunda continua con el estrato album central tectal, sigue un estrato compacto profundo, estrato plexiforme intermedio y estrato reticular superficial (células dispersas al paso del tracto óptico).

Nosotros observamos neuronas de tamaño mediano-grande marcadas retrógadamente sobre todo en la capa gris periventricular, aunque también las observamos en la capa compacta profunda, siendo estas de menor tamaño que las anteriores.

Area Intercollicular (AIC): Es la región periventricular encajada entre los relieves ventriculares causados por el GT rostralmente y el TSC, caudalmente. Consta de un estrato periependimario fibroso, un estrato gris



periventricular, y una población externa de células de gran tamaño.

En nuestros experimentos observamos un gran número de neuronas de pequeño o mediano tamaño marcadas retrógradamente en el estrato gris periventricular.

Istmico Rostral (IR) o Liminar Caudal (LC): Es una población de grandes neuronas estrelladas formando una masa semilunar, superficial al territorio del AIC, y paralela e inmediatamente caudal al trato tecto-talámico ventral.

En todos nuestros casos de marcaje masivo del TO observamos un número considerable de grandes neuronas marcadas retrógradamente, más o menos dispersas, en IR.

Limen Laminae Alaris (LLA): El LLA mesencefálico se ha definido como el límite de la placa alar del mesencéfalo (Díaz,1991). En su textura presenta tres estratos: superficial, intermedio y periventricular. Su porción superficial se ensancha caudalmente, donde encontramos la población que constituye el IR.

En nuestros experimentos hemos observado células marcadas retrógradamente en la zona periventricular del LLA.

Sustancia Reticular Mesencefálica (SRm): En la placa basal del mesencéfalo sólo hemos observado pocas neuronas marcadas retrógradamente.

## **B.-NUCLEOS DEL ROMBENCEFALO**

**Istmico Caudal (IC):** Este es un núcleo que hace prominencia en la superficie dorsal del cerebro, contactando rostralmente con el IR. Pertenece en realidad al segmento ístmico del rombencéfalo.

En todos nuestros experimentos de marcaje masivo del TO encontramos un gran número de neuronas grandes muy intensamente marcadas con HRP en este núcleo.

## **C.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO**

### **Complejo Comisural:**

**Pretectal Externo (PE):** Este núcleo se encuentra en la superficie externa del complejo comisural, está encajado entre el griseum tectale mesencefálico y el núcleo geniculado pretectal, quedando situado bajo el tracto óptico.

En este núcleo observamos neuronas grandes marcadas retrógadamente tras la inyección masiva de HRP en el TO ipsilateral.

### **Complejo precomisural:**

**Geniculado pretectal (GP):** Es un núcleo extenso, situado superficialmente, que cubre lateral y dorsalmente al núcleo Precomisural Principal, caudalmente se relaciona con el complejo yuxtacomisural. Presenta una placa compacta medial y una plexiforme lateral, donde recibe

proyecciones ópticas.

Un número importante de neuronas marcadas de mediano tamaño están presentes en la parte compacta del núcleo geniculado pretectal.

#### **D.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO POSTERIOR**

**Perirotúndico(pR):** Núcleo superficial formado por una estrecha banda de células de mediano tamaño que queda comprimida por el aumento en superficie del Sinencéfalo y Parencéfalo Anterior. Este núcleo forma una cubierta ventrocaudal y rostrolateralmente en torno al núcleo Rotundo.

En el núcleo perirotúndico en nuestros experimentos observamos fibras que llegan a él y algunas neuronas dispersas de tamaño mediano-grande bien marcadas retrógadamente, tras la inyección en el TO.

**Lateroventral (LV):** Núcleo que ocupa el estrato intermedio del neurómero, contacta medialmente con el núcleo Medioventral (MV). En aves una población similar es denominada núcleo Posterointermedio.

En este núcleo también podemos apreciar neuronas marcadas retrógadamente en alguno de nuestros casos de marcaje masivo.

#### **E.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO ANTERIOR**

A la placa alar del Parencéfalo Anterior llega el contingente de fibras del tracto tecto-talámico dorsal, estas fibras atraviesan el núcleo Geniculado Ventral y al núcleo Ventrolateral antes de alcanzar la comisura supraóptica.

**Geniculado Ventral (GV):** El núcleo GV es un núcleo muy voluminoso situado en la zona superficial y caudal del parencéfalo anterior. Caudalmente se relaciona con el núcleo Peritrotúndico. Consta de una capa compacta interna y plexiforme externa, donde recibe proyecciones ópticas. Nosotros observamos neuronas de pequeño-mediano tamaño marcadas retrógadamente en la parte compacta del GV, intercaladas al paso del tracto tecto talámico dorsal. Estas neuronas en unos casos las encontramos bastante agrupadas y en otros un tanto más dispersas.

**Ventrolateral (VL):** núcleo situado en la zona superficial y rostroventral del Parencéfalo anterior, contacta caudalmente con el núcleo GV. Está formado por células grandes y posee un neuropilo superficial situado rostralmente en relación al neuropilo del GV, y una parte compacta más profunda.

El tracto tecto-talámico dorsal después de atravesar el núcleo GV llega al núcleo VL, observándose en este último neuronas de tamaño mediano-grande marcadas retrógadamente en la parte compacta del núcleo. En el caso 46-P de marcaje masivo del TO vemos abundantes neuronas grandes dispuestas dorso-ventralmente a lo largo de toda la parte compacta del VL. Más ventral al núcleo VL discurren las fibras del tracto tecto-talámico ventral.

**Ventromedial (VM):** Núcleo situado en el estrato intermedio de la placa alar del parencéfalo anterior. Contacta lateralmente con el núcleo VL.

En uno de nuestros casos de marcaje masivo del TO se nos han marcado neuronas retrógadamente en este núcleo.

## REFERENCIAS DEL TECHO OPTICO

Son varios los núcleos de los diferentes neurómeros en los que se pueden observar terminales neuronales marcados anterógradamente tras realizar varias inyecciones de HRP en el TO (figura 8). Las proyecciones eferentes del TO se producen sobre núcleos de la placa alar de los diferentes neurómeros, lo cual pasamos a estudiar seguidamente.

### A.-NUCLEOS DEL MESENCEFALO

Torus Semicircularis (TSC): En varios de nuestros experimentos con depósitos masivos de HRP en el TO, observamos terminales neuronales marcados anterógradamente en el neuropilo periventricular, lámina periventricular, núcleo central, Torus externo y en el Torus superficial, o sea vemos el TSC intensamente marcado, lleno de terminales neuronales que se han marcado anterógradamente desde el TO.

Griseum Tectale (GT): En este núcleo observamos constantemente terminales axonales marcados anterógradamente en todos los casos de marcaje masivo del TO. En él, los terminales más frecuentemente están presentes en la capa periventricular, tanto en la fibrosa periventricular como en la gris periventricular, aunque también aparecen en la capa fibrilar intermedia, y en la capa plexiforme intermedia.

## **B.-NUCLEOS DEL ROMBENCEFALO**

**Istmico Caudal (IC):** En este núcleo que limita rostralmente con el mesencéfalo observamos terminales neuronales separadas en dos neuropilos situados respectivamente rostral y caudal respecto a la placa celular densa del núcleo.

## **C.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO**

### **Complejo Comisural:**

**Pretectal Externo (PE):** En el PE observamos la presencia de abundantes terminales después de la inyección masiva de HRP en el TO.

**Subpretectal (SPr) y Pretectal Principal:** El núcleo subpretectal se sitúa ventral e interno al núcleo pretectal externo, lateralmente a las fibras de la comisura posterior. En su extremo dorsal se continua insensiblemente con una masa ovalada de neuronas rodeadas por un neuropilo estrecho. Se trata del núcleo pretectal principal.

En nuestros experimentos de marcaje masivo del TO encontramos el núcleo subpretectal intensamente lleno de terminales axonales marcados anterógradamente. Además el neuropilo que rodea al núcleo pretectal principal aparece también marcado anterógradamente.

**Posterodorsal (PD):** Núcleo retinorecistente que ocupa la porción más dorsal y medial del complejo comisural.

En él observamos abundantes terminales axonales marcados anterógradamente en los experimentos de marcaje masivo del TO.

Complejo yuxtacomisural:

Yuxtacomisural Lateral (YCL): Es un núcleo de posición intermedia en sentido radial. Está formado por una estrecha y densa banda de células situada entre el complejo comisural (caudal) y el complejo precomisural (rostral).

Nosotros observamos un contingente de fibras que entran al YCL y producen un intenso marcaje en su neuropilo.

Complejo Precomisural:

Geniculado Pretectal (GP): A este extenso núcleo superficial también llegan terminales desde el TO, observándose un conjunto muy denso de terminales marcados en su neuropilo, sobre todo en la parte más caudal.

D.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO POSTERIOR

Perirotúndico (pR): En esta estrecha banda de células, tras los depósitos masivos de HRP en el TO, observamos terminales a lo largo de toda ella, tanto en su parte profunda como en su parte superficial.

Rotundo (R): Este núcleo forma una gran masa ovalada que ocupa el centro del tálamo dorsal, estando constituido por células de tamaño

medio.

En nuestros experimentos de inyección masiva en el TO observamos un grupo de terminales difusas dispersas en el núcleo Rotundo.

Posterior de la comisura supraóptica ventral (PCSV): Este es un núcleo superficial que es ventral al Rotundo y al peritotúndico. Está formado por un grupo de células grandes situadas intersticialmente al paso de las fibras comisurales del tracto tecto-talámico ventral.

En los experimentos de marcaje masivo del TO observamos este núcleo intensamente marcado, totalmente ocupado por terminales marcados anterógradamente con HRP.

Posteroventral (PV): Es un núcleo situado ventrolateralmente al núcleo Rotundo, formado por una población difusa de células medianas y pequeñas inmersas en el tracto tecto-talámico.

En uno de los casos de inyección masiva del TO se observa el núcleo PV con un grupo denso de terminales marcados anterógradamente.

#### E.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO ANTERIOR

Geniculado Ventral (GV): Según ya hemos señalado, el GV consta de una capa compacta interna y un neuropilo superficial. Tras los experimentos de marcaje masivo se observan terminales en la parte profunda de su neuropilo superficial.

Ventrolateral (VL): Ya hemos reseñado que este núcleo está formado



por una parte compacta profunda y un neuropilo superficial. Encontramos terminales marcados anterógradamente tanto en su parte compacta profunda como en el neuropilo superficial.

#### 4.1.3.-INYECCIONES EN LA ZONA CAUDAL DEL TECHO OPTICO

(figuras 18 a 25)

##### AFERENCIAS

##### A.-NUCLEOS DEL MESENCEFALO

Torus semicircularis (TSC): En los casos en que la inyección de HRP se realizó en la zona caudal del TO se observan neuronas marcadas retrógradamente en la lámina periventricular del TSC; estas neuronas en la mayoría de los experimentos están presentes en número no muy abundante y son de mediano tamaño.

En el núcleo central del torus observamos también escasa neuronas de pequeño y mediano tamaño dispersas, que se han marcado con HRP.

El Torus Externo es la parte donde encontramos neuronas marcadas en número más abundante, estas son de pequeño o mediano tamaño.

Griseum tectale (GT): Este núcleo mesencefálico es un núcleo que se marca constantemente en todos los casos de inyecciones en el TO.

En las inyecciones de HRP en la zona caudal del TO observamos un escaso número de neuronas de pequeño tamaño en la capa fibrosa periventricular. También frecuentemente se observan pequeñas neuronas marcadas en poca cantidad en la capa gris periventricular.

Area intercollicular (AIC): En esta area comprendida entre el TSC y el GT se marcan retrógradamente neuronas pequeñas en escaso número en la capa gris periventricular, mientras que en el resto de las capas no se observa la presencia de cuerpos neuronales marcados.

Istmico rostral (IMR): En algunos de nuestros experimentos observamos la presencia de neuronas grandes marcadas retrógradamente, intercaladas al paso de las fibras del tracto tecto-istmico, estas neuronas están presentes de forma abundante.

Limen laminae alaris (LLA): Constantemente observamos numerosas neuronas grandes marcadas retrógradamente en la zona intermedia del LLA.

Sustancia negra (SN): En algunos de los experimentos se observan escasas neuronas marcadas en la parte compacta de la SN.

Sustancia reticular mesencefálica (SRm): Al igual que en los casos de marcajes masivos del TO, observamos neuronas grandes marcadas en la parte caudal de la SRm.

## B.-NUCLEOS DEL ROMBENCEFALO

Istmico caudal (IC): En nuestros casos de inyección de HRP en la zona caudal del TO observamos la llegada del tracto tecto-istmico y un número abundante de neuronas grandes bien marcadas con peroxidasa en el IC.

### C.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO

Núcleo Magnocelular de la comisura posterior (NCPm): Este es un núcleo intersticial de la comisura posterior; está formado por células multipolares grandes y su situación es ventral al núcleo parvocelular de la comisura posterior.

En el NCPm se observa, aunque no de forma constante, la presencia de unas pocas neuronas grandes marcadas retrógradamente tras la inyección de HRP en la zona caudal del TO.

### REFERENCIAS

#### A.-NUCLEOS DEL MESENCEFALO

Torus semicircularis (TSC): En varias partes del TSC se nos marca anterógradamente un conjunto de terminales neuronales después de haber inyectado peroxidasa en la zona caudal del TO. En el neuropilo periventricular se observa un importante conjunto de terminales marcados; también están presentes en gran número en el Torus central, y donde se observan en mayor cantidad y con mayor frecuencia es en el Torus externo, coincidiendo con que también es la zona donde se presentan mayor número de neuronas marcadas.

Griseum tectale (GT): Los terminales marcados están presentes en la capa fibrosa periventricular de forma constante; en la capa gris periventricular se marcan grupos de terminales también de forma frecuente. Menos constantemente observamos grupos de terminales marcados anterógradamente en

la capa fibrilar de la zona central del GT.

En algunos experimentos se observan terminales en la capa plexiforme intermedia y en la compacta profunda, pero no de forma tan frecuente como en el resto de las capas.

Limen laminae alaris (LLA): En la parte intermedia de esta zona límite entre la placa alar y la placa basal del mesencéfalo se nos presenta un importante plexo de terminales neuronales marcados anterógradamente desde la zona caudal del TO.

#### **B.-NUCLEOS DEL ROMBENCEFALO**

Istmico caudal (IC): En este núcleo, que limita con el IR se observa una proyección localizada del tracto tecto-ístmico, en ocasiones desdoblada en cada uno de los dos neuropilos que rodean a la placa celular. Estos terminales coinciden en posición con la de las neuronas marcadas retrógradamente, sugiriendo un patrón topográficamente organizado de tipo retinotópico.

#### **C.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO**

Pretectal principal (PP): Este es un núcleo redondeado de células pequeñas que posee un neuropilo interno y un neuropilo capsular que lo rodea lateralmente. Se sitúa en una posición más interna y dorsal que el núcleo Subpretectal.

En estos casos se ha observado un grupo de terminales neuronales no muy abundante marcados anterógradamente en el neuropilo alrededor del PP.

#### **4.1.4.-INYECCIONES EN LA ZONA ROSTRAL DEL TO**

(figuras 26 a 36)

#### **AFERENCIAS**

##### **A.-NUCLEOS DEL MESENCEFALO**

**Torus semicircularis (TSC):** Independientemente de la zona del TO donde se haya hecho la inyección de HRP, este es uno de los nucleos en los que invariablemente observamos la presencia de neuronas marcadas en sus diferentes estratos. Así en estos casos de marcaje en la zona rostral del TO se observa también la presencia de cuerpos celulares marcados, más frecuentemente en el Torus Externo, donde se observa un número abundante de grandes neuronas bien marcadas. También en el N. Central del Torus se marcan a menudo cuerpos celulares; estas neuronas son pocas y de pequeño o de mediano tamaño. Finalmente también observamos la presencia de cuerpos celulares marcados en la lámina periventricular del TSC; éstas son abundantes y de pequeño tamaño.

**Griseum tectale (GT):** Después de inyecciones de HRP en la zona rostral del TO se observan frecuentemente abundantes neuronas de pequeño o mediano tamaño marcadas retrógradamente en la capa gris periventricular; también las observamos en la capa compacta profunda, donde se nos presenta un importante número de neuronas medianas marcadas retrógradamente. También se observan neuronas marcadas dispersas al paso del tracto óptico en el estrato reticular superficial del GT. Con menor frecuencia se observan algunas neuronas pequeñas marcadas en la capa fibrosa periventricular.

Area intercollicular (AIC): En estos experimentos se observa abundante marcaje retrógrado en la capa gris periventricular de este núcleo. Estas neuronas son de mediano tamaño.

Istmico rostral (IR): En este núcleo se observa un número no muy abundante de grandes neuronas las cuales se han marcado retrógradamente, algunas con tenue marcaje, aunque la mayoría de ellas están intensamente marcadas.

Limén laminae alaris (LLA): Invariablemente en todos los experimentos de inyecciones rostrales en el TO se ha observado marcaje retrógrado en el estrato intermedio reticular del LLA; el número de neuronas marcadas no es muy abundante y su tamaño es pequeño o mediano.

## B.-NUCLEOS DEL ROMBENCEFALO

Istmico caudal (IC): Aunque no de forma constante, en algunos de los experimentos se han observado neuronas muy grandes y abundantes marcadas retrógradamente en el núcleo IC.

Semilunar (SL): Este es un núcleo no muy extenso situado caudalmente al núcleo IC. En algunos de los casos en los que hemos hecho inyección de HRP en la zona rostral del TO observamos cómo en este núcleo hay marcaje retrógrado, encontrándose en él alguna neurona grande bien marcada.

Istmico ventral (IV): Este núcleo ístmico es también de menor

extensión que el IC y se encuentra situado en una posición más ventral que éste. El IV sólo ha sido descrito en aves, pero hemos observado células que son posiblemente homólogas también en el lagarto.

Solamente ha sido observado marcaje retrógrado en el IMV cuando la inyección de HRP ocurrió en la zona rostral del TO. Estas neuronas son abundantes y de mediano tamaño.

### C.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO

#### Complejo comisural

Núcleo Magnocelular y Parvocelular de la comisura posterior (NCPm y NCPp): En los casos de inyección rostral del TO encontramos marcaje retrógrado en ambos núcleos intersticiales de la comisura posterior. En el NCPm observamos marcadas un número abundante de sus neuronas gigantes. En el NCPp también se ha observado un abundante número de sus neuronas marcadas.

Subpretectal (SPr): Observamos una subpoblación dispersa de neuronas medianas marcadas retrógradamente en este núcleo del complejo comisural.

Posterodorsal (PD): En algún caso no de forma constante, obtenemos marcaje retrógrado en el núcleo PD.

Principal pretectal (PP): También en algún caso de inyección rostral observamos marcaje retrógrado en el núcleo PP, apreciándose abundantes neuronas

marcadas de mediano tamaño.

**Pretectal externo (PE):** En alguno de los casos se observan neuronas marcadas en el PE.

#### **Complejo yuxtacomisural**

**Yuxtacomisural lateral (YCL):** Después de inyectar HRP en la zona rostral del TO observamos, de forma constante en todos los experimentos, marcaje retrógrado en este núcleo. Vemos abundantes neuronas de mediano tamaño, a veces ocupando todo el núcleo y otras veces ocupando solamente la parte más dorsal de éste.

#### **Complejo precomisural**

**Geniculado pretectal (GP):** En algunos de los experimentos de inyección de HRP en la zona rostral del TO, se ha obtenido marcaje retrógrado en la parte compacta del GP, siendo las neuronas marcadas abundantes y de mediano tamaño.

### **D.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO POSTERIOR**

**PeriRotúndico (pR):** De todos los núcleos del parencefalo posterior, sólo encontramos neuronas marcadas en el pR, estas neuronas se marcan en muy



escaso número.

### E.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO ANTERIOR

Geniculado Ventral (GV): En caso de inyección rostral en el TO se ha obtenido marcaje retrógrado en el GV. Estas células son escasas y de tamaño medio.

Ventrolateral (VL): También en algunos experimentos se observa como el tracto tecto-talámico dorsal asciende desde el TO, atraviesa el GV y llega hasta el VL, donde observamos neuronas de mediano tamaño que se han marcado retrógradamente desde la inyección de HRP en la zona rostral del TO.

### REFERENCIAS

#### A.-NUCLEOS DEL MESENCEFALO

Torus Semicircularis (TSC): En algunos de los experimentos en los que hemos realizado inyección de HRP en la zona rostral del TO se observan terminales axonales marcados anterógradamente en el N. Central del Torus. También en el neuropilo y en la lámina periventricular del Torus se han observado abundantes terminales neuronales tras las inyecciones en la zona rostral del TO.

Griseum Tectale (GT): En este núcleo se observa con mayor frecuencia que en el Torus la presencia de terminales neuronales marcadas anterógradamente. Estos grupos de terminales se observan en todas las capas del

GT, aunque se observa con menor frecuencia en las capas más superficiales.

Istmico Rostral (IR): En este núcleo de células grandes se observan en varios experimentos una abundante cantidad de terminales neuronales marcadas anterógradamente, tras la inyección rostral en el TO.

## B.-NUCLEOS DEL ROMBENCEFALO

Istmico Caudal (IC): Observamos proyecciones localizadas sobre este núcleo desde la zona rostral del TO. En el IC, en el caso 15-P, podemos observar abundantes grupos de terminales en los dos neuropilos del núcleo y en su capa celular.

Semilunar (SL): En este pequeño núcleo que contacta rostralmente con el IMC se observa un abundante grupo de terminales neuronales después de realizar inyección de HRP en la zona rostral del TO.

## C.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO

### Complejo Comisural

Subpretectal (SPr): En el núcleo SPr se obtiene un abundante grupo de terminales neuronales debido al transporte anterógrado que se produce desde la zona rostral del TO.

Principal Pretectal (PP): También se observa marcaje anterógrado

en el núcleo PP desde la zona rostral del TO.

**Pretectal Externo (PE):** En este núcleo se nos marca un gran número de terminales neuronales tras realizar inyección en la zona rostral del TO.

#### **Complejo Yuxtacomisural**

**Yuxtacomisural lateral (YCL):** De forma frecuente en nuestros experimentos con este tipo de inyección, obtenemos un abundante grupo de terminales neuronales, marcados anterógradamente en este núcleo.

#### **Complejo precomisural**

**Geniculado Pretectal (GP):** De forma muy frecuente se observa el núcleo GP con abundantes terminales en su neuropilo superficial, procedentes de neuronas que proyectan desde la zona rostral del TO.

### **D.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO POSTERIOR**

**PeriRotúndico (pR):** A lo largo de este núcleo se observa un importante grupo de terminales neuronales marcados anterógradamente desde el TO rostral. De un experimento a otro varía la cantidad de terminales que se observan.

**Rotundo (R):** En algunos de nuestros experimentos con este tipo de inyección, vemos importantes grupos de terminales marcados en el núcleo R.

Dorsolateral (DL): Núcleo superficial que se encuentra situado dorsalmente al R. Está constituido por una parte magnocelular y otra parte parvocelular, siendo ésta más rostral.

Tras realizar inyecciones en la zona rostral del TO se observan grupos de terminales neuronales en ambas partes, magnocelular y parvocelular, estos terminales están presentes en escasa cantidad.

#### E.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO ANTERIOR

Geniculado ventral (GV): De forma bastante frecuente en este tipo de experimento se observa la llegada de las fibras del tracto tecto-talámico a esta zona del parencefalo anterior y abundante cantidad de terminales neuronales marcados anterógradamente, sobre todo en el neuropilo del GV.

Ventrolateral (VL): Se observa un importante grupo de terminales neuronales a lo largo del núcleo VL, que proceden de neuronas del TO rostral.

#### 4.1.5.-INYECCIONES EN LA ZONA DORSAL DEL TO

(figuras 37 a 44)

#### AFERENCIAS

#### A.-NUCLEOS DEL MESENCEFALO

Torus Semicircularis (TSC): En el TSC constantemente se observan células marcadas en sus diferentes partes.

En todos los experimentos en los que hemos realizado inyección de

HRP en la zona dorsal del TO se observa alguna neurona aislada de pequeño tamaño en el neuropilo periventricular del TSC.

También de forma frecuente observamos un importante número de neuronas de mediano tamaño en el Torus Externo.

De forma constante en este tipo de experimentos se observan en la zona compacta o celular del N. Central del Torus un número abundante de neuronas marcadas retrógradamente siendo la mayoría de ellas de mediano tamaño.

Menos frecuentemente se observan neuronas pequeñas marcadas en la lámina periventricular del TSC.

Griseum Tectale (GT): En este núcleo constantemente se observan neuronas marcadas retrógradamente después de realizar la inyección de HRP en la zona dorsal del TO.

Con cierta frecuencia se observan pocas neuronas pequeñas marcadas retrógradamente en la capa fibrosa periventricular.

De forma constante en todos estos experimentos se observan abundantes neuronas de pequeño tamaño marcadas en la capa gris periventricular.

En la capa compacta profunda se suele marcar alguna neurona de pequeño o mediano tamaño y en escaso número.

Area intercollicular (AIC): En el AIC se observan neuronas de pequeño y mediano tamaño en cantidad abundante en su zona intermedia o estrato gris periventricular.

Limen Laminae Alaris (LLA): En esta zona limítrofe entre las placas

alar y basal se observan abundantes neuronas grandes marcadas retrógradamente tras la inyección de HRP en la zona dorsal del TO.

Istmico Rostral (IR): En el IR se observa con cierta frecuencia en este tipo de experimento, algunas neuronas grandes marcadas en escaso número.

## B.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO

### Complejo comisural

Parvocelular de la comisura posterior (NCPp): En varios de los experimentos en los que hemos realizado inyección de HRP en la zona dorsal del TO, hemos observado algunas pequeñas neuronas marcadas retrógradamente en el NCPp.

Subpretectal (SPr): También hemos observado neuronas dispersas de mediano tamaño en el Spr, tras inyección en la zona dorsal del TO.

### Complejo Yuxtacomisural

Yuxtacomisural Lateral (YCL): De forma constante en todo este tipo de experimentos se observa un número importante de neuronas marcadas en el YCL. Estas neuronas son de pequeño o mediano tamaño y se observan bastante marcadas con HRP.

## REFERENCIAS

### A.-NUCLEOS DEL MESENCEFALO

Torus Semicircularis (TSC): Tras realizar inyección de HRP en la zona dorsal del TO, se observan abundantes terminales marcados anterógradamente en el N. Central del Torus. En las demás porciones del TSC no se observan terminales marcados.

Griseum Tectale (GT): Después de la inyección de HRP en la zona dorsal del TO se nos marcan anterógradamente abundantes terminales en la capa fibrosa periventricular del GT.

Istmico Rostral (IR): En algún caso observamos abundantes grupos de terminales marcados entre las neuronas gigantes del IR.

Limen Laminae Alaris (LLA): En esta zona podemos observar también un abundante grupo de terminales neuronales que se han marcado anterógradamente tras la inyección de HRP en la zona dorsal del TO.

### B.-NUCLEOS DEL SINENCEFALO

#### Complejo Comisural

Subpretecal (SPr): En este núcleo del complejo comisural vemos una abundante proyección del TO dorsal, observándose en él muchos terminales

neuronales marcados con peroxidasa anterógradamente.

**Principal Pretectal (PP):** También están presentes en algunos casos con este tipo de inyección abundantes terminales celulares marcados en el neuropilo del PP.

### **C.-NUCLEOS DEL PARENCEFALO POSTERIOR**

**PeriRotúndico (pR):** En el Parencéfalo posterior se observa la llegada del tracto tecto-talámico ventral, y observamos abundantes terminales de este tracto a lo largo del núcleo pR.

**Posteroventral (PV):** También en este núcleo se marcan terminales del tracto tecto-talámico ventral.

**Posterior de la Comisura Supraóptica Ventral (PCSV):** Se observan los axones del tracto tecto-talámico ventral atravesando al núcleo PCSV y vemos abundantes terminales neuronales en el neuropilo de dicho núcleo.

**Dorsolateral (DL):** A veces se observan algunos terminales marcados anterógradamente en la parte posterior del núcleo DL.



## 4.2.-EXPERIMENTOS CONTROL

(figuras 47 a 50)

### 4.2.1.-MARCAJE EN NUCLEO ISTMICO CAUDAL

#### MESENCEFALO

En estos casos se observan abundantes neuronas marcadas en el lugar de la inyección de HRP en el IC; desde aquí salen fibras que atraviesan el IR donde también observamos una gran cantidad de neuronas marcadas. Seguidamente el conjunto de fibras se dirige a la zona mas caudal del TO entrando por la capa 6, por la que recorren el TO. En el TO observamos algunas fibras que se incurvan y penetran en la capa 7 del TO, en su zona de menor celularidad (7B).

Por otra parte, se observan en el TO neuronas que se han marcado retrógradamente en la capa 7A (en la zona de mayor celularidad de la capa 7); estas neuronas se corresponden con el tipo de neuronas en cayado (o arciformes tipo D) que describe Báez (1992), teniendo soma piriforme de tamaño mediano o pequeño que presenta una dendrita apical que se dirige radialmente hasta la capa 12; sólo en ocasiones presenta una dendrita basal sin ramificaciones.

Torus Semicircularis (TSC): En este núcleo se observan algunas neuronas marcadas retrógradamente en el Torus Superficial o Paratorus, y también en esta zona del núcleo se ha obtenido marcaje anterógrado, aunque en poca cantidad. Tanto las neuronas como los terminales están en la parte más superficial del Torus Superficial.

En el Torus Externo se observan también fibras de paso marcadas y algunos terminales debidos a marcaje anterógrado. Quizás esto sea debido a una

proyección coclear, cerebelosa o somestésica ascendente que pudo haber sido afectada por el pinchazo de HRP.

Se observan también fibras en la Comisura del Torus que cruzan al TSC contralateral.

Istmico Rostral (IR): En este núcleo se ha obtenido abundante marcaje retrógrado, estando marcadas muchas de sus grandes neuronas.

### SINENCEFALO

Precomisural principal (PCP): Se obtiene marcaje anterógrado, observándose terminales axonales en escaso número en su zona ventral periventricular.

### TELENCEFALO

Se observan terminales en el Septum Dorsal y Septum Ventral, quizás porque la inyección de HRP ha incluido al tracto ascendente que viene del Locus Ceruleus.

### CEREBELO

En uno de estos experimentos control en la región ístmica, que interesó también al pedúnculo cerebeloso, se observan las células de Purkinje (no marcadas) con fibras trepadoras marcadas a lo largo de sus árboles dendríticos, dato del cual no tenemos conocimiento de que haya sido descrito en reptiles hasta

ahora (figura 50).

#### **4.2.2.-MARCAJE EN EL AREA INTERCOLLICULAR**

(figuras 51 y 52)

##### **MESENCEFALO**

**Techo Optico (TO):** En el TO se observan abundantes neuronas marcadas. En la capa 3 se observan neuronas pequeñas periventriculares con prolongación descendente y apical.

En la capa 4 se observa solamente alguna neurona aislada de soma pequeño y dispuesto aproximadamente paralelo a la luz ventricular.

En la capa 5 del TO se observan neuronas de mediano y gran tamaño, perteneciendo unas al grupo de las neuronas periventriculares (presentes en la capa 3 y 5) y otras al grupo de las neuronas arciformes con prolongación basal y apical.

En la capa 6 se observa aisladamente alguna neurona de soma alargado.

En la capa 7, dentro de la subcapa 7A, es donde están presentes un mayor número de neuronas. Se observa abundante número de neuronas de tamaño mediano y grande; algunas son alargadas, con soma piriforme de mediano tamaño, con una dendrita apical que se dirige radialmente hasta las capas superiores y a veces presenta una dendrita basal. Otras neuronas son multipolares, de cuyo soma emergen prolongaciones basales y apicales.

En la capa 7B se observa aisladamente neuronas multipolares de mediano tamaño con prolongación basal y apical.

En las capas superiores no se observan neuronas marcadas.

En el TO las fibras marcadas están presentes desde la capa 1 hasta la 7, siendo más abundantes en la capa 6.

Istmico Rostral (IR): En este núcleo observamos abundantes neuronas grandes marcadas retrógradamente con HRP.

Limen Laminae Alaris (LLA): En esta zona intermedia mesencefálica se observa también un abundante número de grandes neuronas que se han marcado retrógradamente.

Torus Semicircularis (TSC): En el Torus externo se han marcado algunas neuronas de mediano tamaño; también hay neuronas marcadas en el neuropilo periventricular del TSC, siendo éstas escasas.

Griseum Tectale (GT): En el GT se observan neuronas marcadas sobre todo en sus capas centrales y menos en sus capas periventriculares.

### SINENCEFALO

Pretectal externo (PE): En este núcleo sinencefálico se marca retrógradamente abundante número de neuronas de mediano tamaño después de la inyección de HRP en el AIC.

### PARENCEFALO ANTERIOR

Geniculado Ventral (GV): En el GV se observan varias neuronas de

pequeño tamaño marcadas retrógradamente. También en este núcleo se observa marcaje anterógrado con abundantes terminales.

Ventrolateral (VL): Se observa el tracto tecto-talámico dorsal que sale desde el mesencéfalo, atraviesa el GV y llega hasta el VL, donde observamos abundantes neuronas grandes marcadas retrógradamente y un importante grupo de terminales marcados anterógradamente.

#### 4.2.3.-MARCAJE EN EL GRISEUM TECTALE (GT)

Dentro de este grupo de experimentos diferenciamos dos tipos, en uno se ha inyectado HRP en la zona ventral del GT, y en el otro tipo se ha hecho la inyección en la zona dorsomedial del GT.

##### a.-ZONA VENTRAL

(figura 53)

##### MESENCEFALO

Techo óptico (TO): Después de realizar la inyección en la zona ventral del GT se observa abundante marcaje retrógrado en el TO. En la capa 3 se observa alguna neurona periventricular y, más escasamente, alguna neurona alargada. En la capa 7 se observa un gran número de neuronas. Las neuronas multipolares y arciformes son las más abundantes, aunque también observamos alguna neurona alargada en menor cantidad. El conjunto de fibras marcadas aparecen en la capa 6.

Torus semicircularis (TSC): En el N. Central del Torus hay alguna neurona marcada de mediano tamaño en su parte más anterior. Donde se observa mayor número de neuronas marcadas es en el Torus Externo, encontrando en él un número abundante de neuronas marcadas de mediano tamaño. Están presentes también algunas fibras marcadas con HRP en el estrato fibroso periventricular del Torus.

Griseum tectale (GT): Ya hemos reseñado que la inyección de HRP se realizó en la parte más baja o ventral del GT. Se observan neuronas marcadas en los diferentes estratos de este núcleo (estratos periventricular, central y superficial).

Area intercollicular (AIC): Se observan abundantes neuronas marcadas con HRP de tamaño medio y grande en la mitad anterior del AIC, y también en la sustancia reticular subyacente a esta, donde se encuentran neuronas gigantescas marcadas.

## SINENCEFALO

### Complejo Comisural

Núcleos Magnocelular y Parvocelular de la Comisura Posterior (NCPm, NCPp): En ambos núcleos intersticiales de la comisura se observan abundantes neuronas marcadas con HRP, éstas son de tamaño grande o pequeño, respectivamente, en cada uno de los núcleos.

Pretectal Externo (PE): Aquí se observa un gran número de neuronas de mediano tamaño marcadas con HRP después de la inyección en GT.

#### Complejo Yuxtacomisural

Yuxtacomisural Lateral y Yuxtacomisural Medial (YCL, YCM): Se observa un abundante número de neuronas de mediano tamaño marcadas en el YCL y YCM.

#### Complejo Precomisural

Principal Precomisural (PCP): En este extenso núcleo se observan neuronas grandes en número abundante después de la inyección en el GT.

Geniculado Pretectal (GP): En este núcleo superficial se observa alguna neurona pequeña presente en escaso número.

### PARENCEFALO POSTERIOR

PeriRotúndico (pR): Se observan abundantes neuronas grandes marcadas retrógradamente sobre todo en la parte más ventral del pR.

Rotundo (R): En este núcleo extenso del parencefalo posterior se observa un grupo de terminales neuronales muy abundantes marcados anterógradamente tras la inyección en GT. Se observa también alguna neurona marcada en la zona ventral al R.

Dorsolateral (DL): En este núcleo situado dorsalmente al R están presentes algunos terminales neuronales no muy abundantes.

Posterior de la Comisura Supraóptica ventral (PCSV): Se observan fibras de paso marcadas en las proximidades de este núcleo y dentro de él. También observamos colaterales de las mismas, que se ramifican dando un importante grupo de terminales dentro del núcleo PCSV.

### PARENCEFALO ANTERIOR

Ventrolateral (VL): En el núcleo VL se nos ha marcado con HRP un número muy abundante de grandes neuronas a lo largo de todo el núcleo.

#### b.-ZONA DORSOMEDIAL

(figuras 54 y 55)

### MESENCEFALO

Techo Optico (TO): Tras este tipo de inyección en el GT se observan neuronas marcadas en muchas capas del TO. En la capa 3 se observa alguna neurona periventricular en escasa cantidad y alguna neurona arciforme. En la capa 5 hay un abundante número de neuronas periventriculares marcadas y neuronas arciformes en escasa cantidad. En la capa 7, al igual que ocurría en el otro caso de inyección en el GT, es donde encontramos el mayor número de neuronas marcadas, siendo la mayoría de ellas neuronas multipolares; luego le siguen en cantidad las neuronas alargadas, y las que están presentes en menor cantidad son las neuronas arciformes, de las cuales encontramos un escaso número. Las fibras



marcadas recorren longitudinalmente el TO en las capas 6 y 7, siendo más abundantes en esta última. Además en la capa 7B están presentes muchas fibras radiales que son las prolongaciones de las células citadas anteriormente. Se observaron abundantes fibras ópticas longitudinales que ocupan el TO desde su capa 8 a la 13. En el TO también se observan terminales axonales marcados anterógradamente. Estos se observan en la capa 6, en la capa 8 y en la capa 13. Los terminales de las capas más superficiales pueden ser terminales ópticas, pero desde la capa 8 hacia las capas más ventrales no está descrito que existan terminales ópticas.

La interconexión del GT y el TO parece que es retinotópica, porque se observa claramente cómo las neuronas y los terminales se localizan en la misma extensión del TO; vemos como ambos marcajes se interrumpen en el mismo lugar, a partir del cual ya no aparecen más neuronas y fibras marcadas.

## SINENCEFALO

### Complejo Comisural

Pretecal externo (PE): En este núcleo se observan abundantes neuronas grandes marcadas retrógradamente. También en él está marcado un amplio grupo de terminales axonales marcados anterógradamente.

Núcleo de la Raíz Óptica Basal (NROB): Se observa que este núcleo está atravesado por fibras marcadas. Es posible que estas fibras procedan del NROB contralateral, tras su paso por la comisura posterior, habiendo sido afectadas por la zona de marcaje en GT.

### PARENCEFALO POSTERIOR

PeriRotúndico (pR): En el pR hay algunos terminales marcados anterógradamente a partir de la inyección de HRP en el GT.

### PARENCEFALO ANTERIOR

Geniculado Ventral (GV): Se observa marcaje retrógrado en el GV, estas neuronas son abundantes y de tamaño medio y grandes.

Ventrolateral (VL): En este núcleo se observan neuronas medianas marcadas retrógradamente. También hay un grupo de terminales marcados en este núcleo, que quizás podrían ser terminales de la vía óptica.

#### 4.2.4.-MARCAJE EN SINENCEFALO

La inyección de HRP se ha realizado en la parte ventral del Pretectum, ventral a los núcleos yuxtacomisurales y subpretectal (figuras 56 a 58).

### MESENCEFALO

Techo Optico (TO): En este tipo de experimentos se observa que las neuronas marcadas en el TO se distribuyen por su zona rostral y caudal, no así por la zona dorsal del TO donde encontramos fibras marcadas, pero no neuronas marcadas. En la capa 6 se observa alguna neurona marcada retrógradamente; la mayoría de ellas son neuronas alargadas, encontrando también algunas neuronas

multipolares. En la capa 7, en la subcapa 7A, es donde se observa mayor número de células, siendo el tipo más abundante las neuronas multipolares. También se observan neuronas arciformes, y en menor cantidad alguna neurona alargada. Gran cantidad de las prolongaciones de estas células son horizontales, en sentido longitudinal al TO. En la capa 7B se encuentran las neuronas multipolares en mayor cantidad, seguido de neuronas alargadas. Sus prolongaciones van en sentido radial, atravesando la capa 7B. En este caso las fibras se observan recorriendo la capa 6 del TO. En la zona caudal del TO además de observar las fibras en la capa 6, también se observan en las capas superficiales del TO, más concretamente desde la capa 7 a la 14.

Griseum Tectale (GT): En el GT se observan abundantes neuronas de tamaño mediano y grande marcadas retrógradamente, tanto en las capas periventriculares como en las centrales y superficiales del GT.

Area Intercollicular (AIC): Se marcan retrógradamente abundantes neuronas de tamaño medio en la capa intermedia o celular del AIC.

Torus Semicircularis (TSC): Encontramos neuronas marcadas retrógradamente tras la inyección en Pretectum en el Torus Externo, donde se marcan algunas neuronas pequeñas, y también en el N. Central del Torus, donde se marcan muchas células de pequeño y mediano tamaño. Se observan terminales neuronales marcados anterógradamente en el neuropilo periventricular del Torus.

Istmico Rostral (IR): En este núcleo mesencefálico se observa también alguna neurona grande marcada.

**Sustancia Negra (SN):** En ella se marcan abundantes neuronas tras la inyección de HRP en Pretectum.

**Sustancia Reticular Mesencefálica (SRm):** Se observa un número abundante de las grandes neuronas de la SRm marcadas retrógradamente tras la inyección en Pretectum.

### **SINENCEFALO**

**Pretectal Externo (PE):** En este núcleo se observan abundantes neuronas grandes marcadas tras la inyección en la zona ventral del Pretectum.

También en este núcleo hay un grupo de terminales neuronales marcados.

**Pretectal Principal (PP):** En este núcleo se marca alguna neurona de mediano tamaño, así como un importante grupo de terminales neuronales.

**Yuxtacomisural (YCL):** Todo el grupo de los núcleos yuxtacomisurales aparece intensamente lleno de neuronas marcadas retrógradamente.

**Geniculado Pretectal (GP):** En él se observa marcada alguna neurona pequeña dispersa.

También en él hay marcados abundantes terminales.

### PARENCEFALO POSTERIOR

PeriRotúndico (pR): En él se observan numerosas neuronas medianas marcadas. También se marcan numerosos terminales.

Posterior de la Comisura Supraóptica Ventral (PCSV): En este núcleo se observan algunas neuronas grandes marcadas y un grupo importante de terminales neuronales.

### PARENCEFALO ANTERIOR

Ventrolateral (VL): Se observan fibras dentro del VL y se marcan numerosas neuronas grandes a lo largo de todo el núcleo, así como numerosos terminales neuronales.

#### 4.2.5.-MARCAJE EN EL NUCLEO ROTUNDO

(figuras 59 a 61)

### MESENCEFALO

Techo Optico (TO): Se observan marcadas las fibras del tracto tecto-talámicoventral y dorsal, y se observan neuronas marcadas en el TO, cuyo marcaje ha llegado por el tracto tecto-talámico.

La zona caudal del TO es la zona del TO donde se observa mayor marcaje. En la capa 5 vemos alguna neurona periventricular marcada.

En la capa 7A es donde vemos mayor número de neuronas grandes marcadas retrógradamente. La mayoría de estas neuronas son neuronas

multipolares de varias prolongaciones. También están presentes, aunque en menor cantidad, neuronas alargadas y arciformes. Las neuronas de esta capa tienen principalmente sus prolongaciones dirigidas radialmente a capas más superficiales del TO, aunque también se observan prolongaciones horizontales recorriendo longitudinalmente el TO.

Como ya hemos señalado, en este caso se ve cómo las fibras del tracto tecto-talámico ventral llegan al TO, y estas se distribuyen en las capas 6 y 7 del TO.

Las fibras marcadas en el TO se observan en escaso número en la capa 2, y bastante más abundantes en la capa 6.

En la capa 7B se observan fibras marcadas tanto radiales como longitudinales.

Siguiendo por las capas más superficiales vemos un grupo importante de fibras marcadas desde la capa 8 a la 12, siendo más abundantes en las capas 8, 9 y 12.

En las capas 8 y 9 también se observan terminales neuronales marcados.

En la zona rostral del TO se observan muy pocas neuronas marcadas, tan solo vemos alguna neurona alargada en la capa 6, y en la capa 7 están presentes neuronas multipolares y arciformes.

En la zona dorsal del TO sólo se observan fibras marcadas en las capas 2 y 6. No observándose ninguna neurona marcada.

Griseum Tectale (GT): Se observan fibras marcadas entrando y saliendo del GT y en él observamos abundantes neuronas marcadas a partir de la inyección de HRP en el R.

Se observan neuronas pequeñas en las capas más periventriculares, y en la capa gris central se observa un mayor número de neuronas de tamaño medio y grande.

También se marcan anterógradamente terminales neuronales en las capas centrales y periventriculares del GT.

#### **4.2.6.-MARCAJE EN LA PLACA BASAL MESENCEFALICA**

(figuras 62 y 63)

##### **MESENCEFALO**

**Techo Optico (TO):** Después de realizar inyección de HRP en la placa basal mesencefálica se observan fibras que entran en el TO, la mayoría de ellas por la zona caudal de éste, y también neuronas marcadas retrógradamente.

Las neuronas están presentes en la capa 2, en la cual vemos escasas neuronas de pequeño tamaño. En la capa 3 hay un número más o menos abundante de neuronas marcadas, siendo la mayoría neuronas periventriculares, y en menor cantidad son neuronas alargadas.

En la capa 5 también vemos algunas neuronas marcadas, siendo la mayoría multipolares y algunas periventriculares.

En la capa 6 hay escasas neuronas marcadas, siendo tanto multipolares como arciformes.

En la capa 7 hay escasas neuronas tenuemente marcadas, siendo casi todas neuronas arciformes.

Se observan fibras marcadas ocupando desde la capa 2 a la 6, estando presente en menor cantidad desde la capa 7 a la 11.

También se marcan anterógradamente terminales neuronales desde

la capa 2 a la 6, ambas incluidas.

Area intercollicular (AIC): Se marcan retrógradamente un gran número de neuronas grandes.

Istmico Rostral (IMR): También en él se marcan numerosas neuronas grandes.

Torus Semicircularis (TSC): En el Torus Externo se observan numerosas neuronas grandes marcadas, y en la lámina periventricular hay un gran número de neuronas marcadas de mediano tamaño.

#### ROMBENCEFALO

Istmico Caudal (IMC): En él hay numerosas neuronas grandes marcadas.

#### 4.3.-ESTUDIO DE LA COMISURA DEL TECHO OPTICO

En todos nuestros experimentos se puede observar que el conjunto de fibras del TO que conectan con el TO contralateral lo hacen por la zona límite entre la comisura del Griseum Tectalis (cGT) y la comisura del TO (cTO), entendida esta última como la línea media entre ambos TO. Esta zona límite entre ambas comisuras queda delimitada por la presencia de las células del núcleo Mesencefálico



del Trigémino, en la capa 5 del TO, las cuales se encuentran presentes en la cTO y no en la cGT. También otro dato de interés que señala el límite entre las 2 comisuras, es la capa 5, la cual en la cGT es laxa, mientras que la capa 5 en la cTO es más compacta.

Al estudiar nuestros casos de inyección en TO cortados en sentido longitudinal, observamos cómo las fibras marcadas del TO se agrupan en el límite entre las 2 comisuras, ocupando la parte más caudal de la cGT y la parte más rostral de la cTO (figura 65).

En nuestros experimentos cortados horizontalmente, en los cuales hemos realizado inyección de HRP en uno de los Techos Opticos, conservando ambos Techos, se observa que el conjunto de fibras que sale desde el TO marcado, pasa al TO contralateral por la zona comprendida entre la zona caudal de la cGT y la zona rostral de la cTO (figura 66). Esto se ha estudiado siguiendo 2 métodos, uno de ellos ha sido dibujando los cortes en cámara clara (figura 67), lo cual se ha complementado con el recuento del total de los cortes, y estudiando los cortes en los que aparecen fibras marcadas pasando por la comisura. Con ambos estudios se observa claramente que el paso de estas fibras intertectales se realiza por esta zona límite entre ambas comisuras, dato que ya habíamos observado en los cortes longitudinales, en los que el paquete de fibras del TO se dirige a esa zona límite concretamente. Siguiendo el recorrido de estas fibras en el TO contralateral se observa que recorren éste siguiendo su capa 6. En algunos experimentos se observa alguna neurona en número muy escaso marcada en el TO contralateral, ocupando la capa 3 de éste.

Para completar este estudio de las comisuras, se han realizado experimentos cuyas inyecciones han sido realizadas en la zona de la comisura del GT, como en el caso P-56, el cual hemos representado ortogonalmente, observándose que, tras

la inyección de HRP en la zona rostral de la comisura entre ambos Techos Opticos, las neuronas marcadas se distribuyen ampliamente por toda la superficie de ambos Techos Opticos. Esto es debido a que por el lugar de la inyección (zona rostral de la comisura) pasan fibras que se distribuyen por todas las zonas del TO, o sea, las fibras intertectales pasan por este punto concreto de la comisura. Las capas del TO donde se observan las neuronas marcadas son la 3 y la 5, mientras que las fibras en el TO circulan principalmente por la capa 6 (figuras 65 a 67).

## ABREVIATURAS

ACSV	núcleo anterior de la comisura supraóptica ventral
AIC	área intercollicular
C <sub>1</sub> -C <sub>14</sub>	las diferentes capas del techo óptico
cGT	comisura griseum tectale
cGT/cTO	transición comisura griseum tectale/comisura techo óptico
ci	comisura ístmica
cp	comisura posterior
cpd	comisura predorsal
csv	comisura supraóptica ventral
cTO	comisura techo óptico
Cs	córtex
DL	núcleo dorsolateral
DM	núcleo dorsomedial
fpd	fascículo predorsal
GD	núcleo geniculado dorsal
GP	núcleo geniculado pretectal
GT	griseum tectale
GTc	estrato compacto profundo
GTf	capa fibrosa periventricular
GTfp	capa fibrilar profunda
GTg	capa gris periventricular
GTpi	estrato plexiforme intermedio
GTr	estrato reticular superficial
GV	núcleo geniculado ventral
HRP	horseradich peroxidase (peroxidasa de rábano)
IC	núcleo ístmico caudal
IR	núcleo ístmico rostral
IV	núcleo ístmico ventral
LLA	limen laminae alaris (límite de la lámina alar)
LV	núcleo lateroventral
m	mesencéfalo
NCPm	núcleo de la comisura posterior magnocelular
NCPp	núcleo de la comisura posterior parvocelular
NROB	núcleo de la raíz óptica basal
NmV	núcleo mesencefálico del trigémino
NMV	núcleo motor del trigémino
pa	parencéfalo anterior
PCP	núcleo precomisural principal
PCSV	núcleo posterior de la comisura supraóptica ventral
PD	núcleo posterodorsal
PE	núcleo pretectal externo
pp	parencéfalo posterior
PP	núcleo pretectal principal
pR	núcleo peri-rotúndico
PT	pretectum
r	rombencéfalo

<b>R</b>	núcleo rotundus
<b>s</b>	sinencéfalo
<b>SAC</b>	estrato album central
<b>SAP</b>	estrato album periventricular
<b>SFGS</b>	estrato fibroso y gris superficial
<b>SGC</b>	estrato gris central
<b>SGP</b>	estrato gris periventricular
<b>SL</b>	núcleo semilunar
<b>SN</b>	sustancia negra
<b>SO</b>	estrato óptico
<b>SPr</b>	núcleo subpretectal
<b>SRm</b>	sustancia reticular mesencefálica
<b>tb</b>	tracto tecto bulbar
<b>tbd</b>	tracto tecto bulbar directo
<b>ti</b>	tracto tecto ístmico
<b>to</b>	tracto óptico
<b>TO</b>	techo óptico mesencefálico
<b>TSC</b>	núcleo torus semicircularis
<b>TSCc</b>	núcleo central del torus semicircularis
<b>TSCe</b>	torus semicircular porción externa
<b>TSClp</b>	lámina periventricular del torus semicircular
<b>tt</b>	tracto tecto talámico
<b>ttd</b>	tracto tecto talámico dorsal
<b>ttv</b>	tracto tecto talámico ventral
<b>VL</b>	núcleo ventrolateral
<b>VM</b>	núcleo ventromedial
<b>YC</b>	complejo yuxtacomisural
<b>YCL</b>	núcleo yuxtacomisural lateral

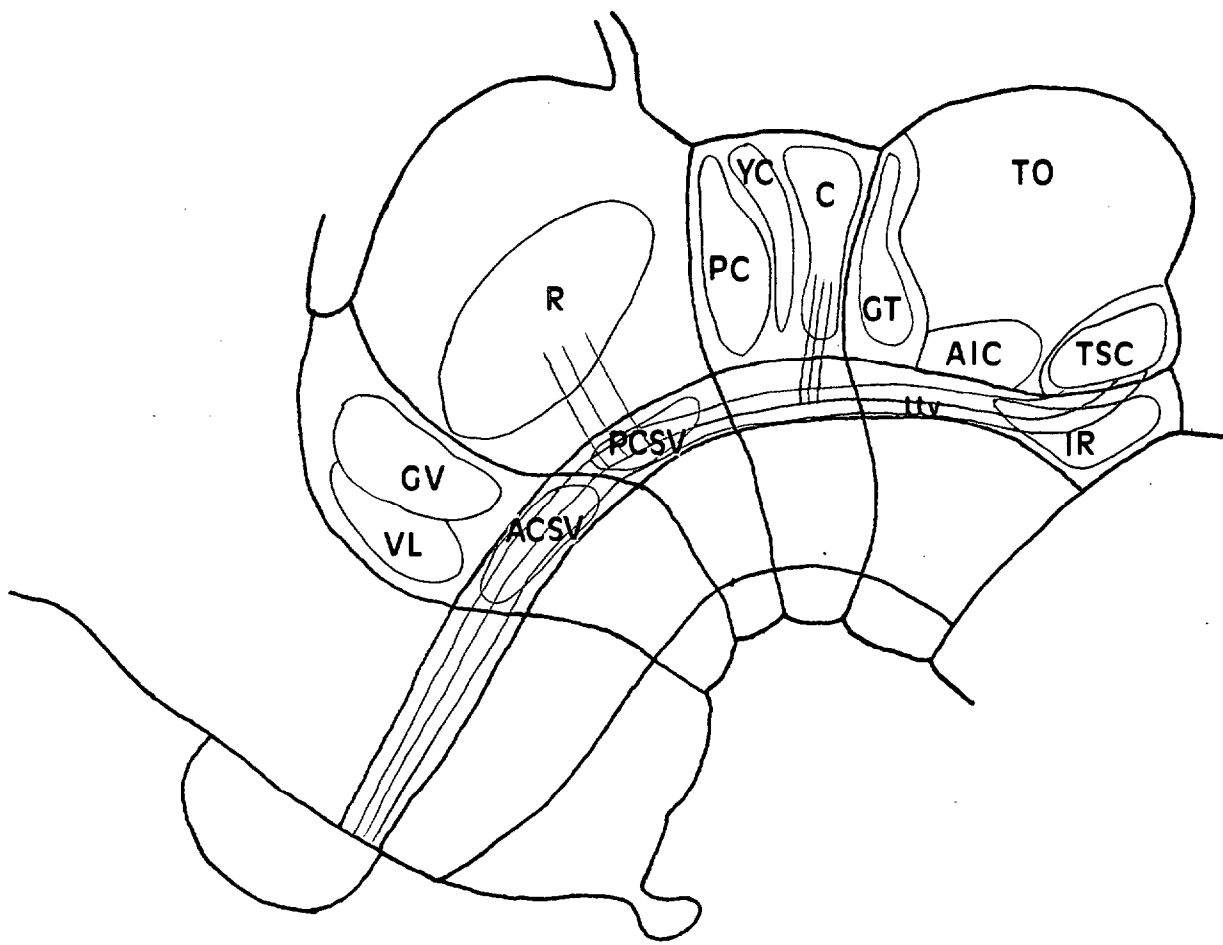
## **ICONOGRAFIA**

## Resultados

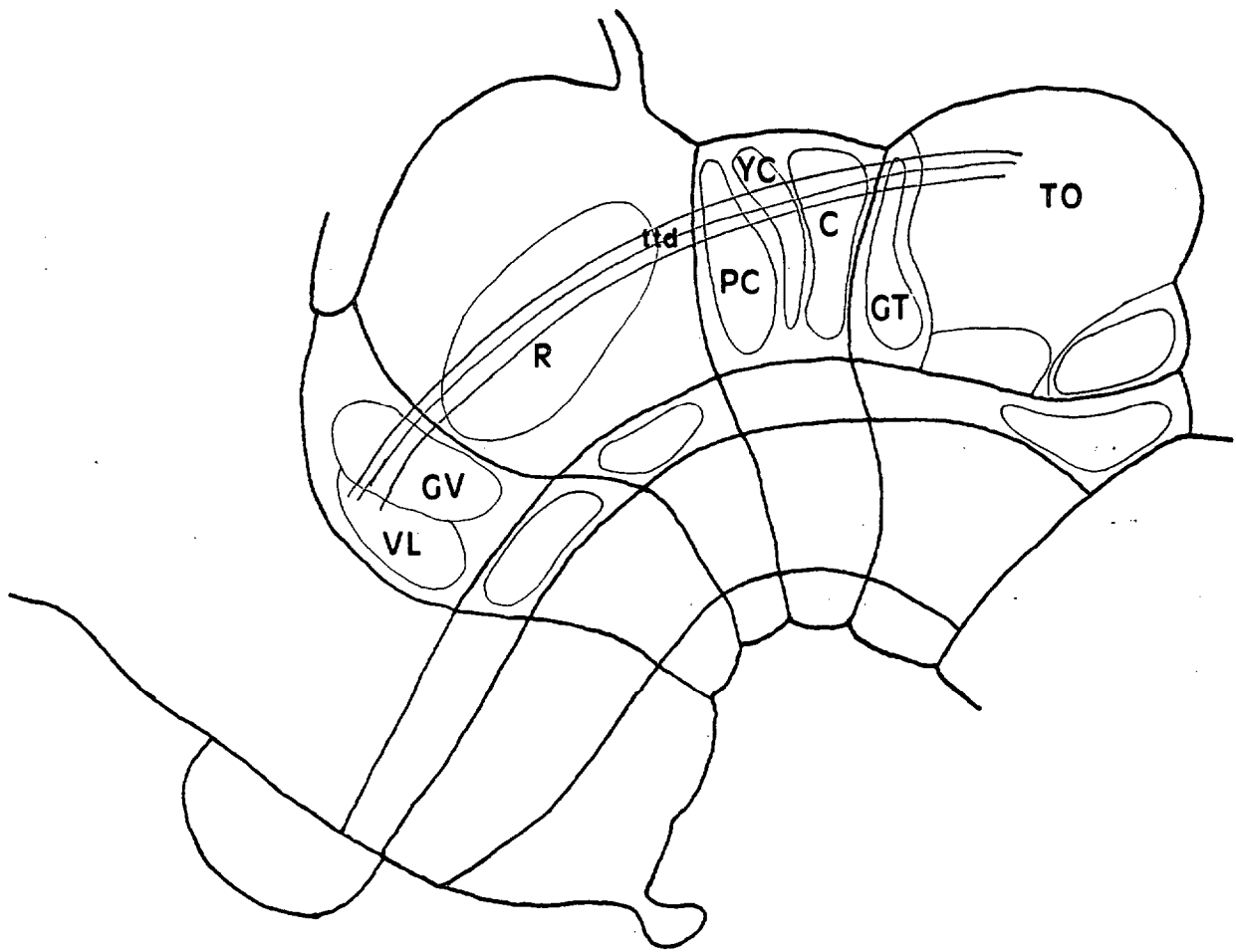
**Figura 1. Esquema del trayecto de las fibras del tracto tecto-talámico ventral, las cuales emergen por la zona caudal del TO y se dirigen rostralmente a lo largo del límite entre placas alar y basal del mesencéfalo, luego pasan ventralmente a los núcleos pretectales, atraviesan los núcleos posterior y anterior de la comisura supraóptica ventral e ingresan en la comisura supraóptica ventral.**

## Resultados

**Figura 2.** Esquema del trayecto del tracto tecto-talámico dorsal que emerge por la zona rostral del TO y se dirigen rostralmente recorriendo la placa alar del sinencéfalo, parencéfalo posterior y terminan en el núcleo VL del parencéfalo anterior.

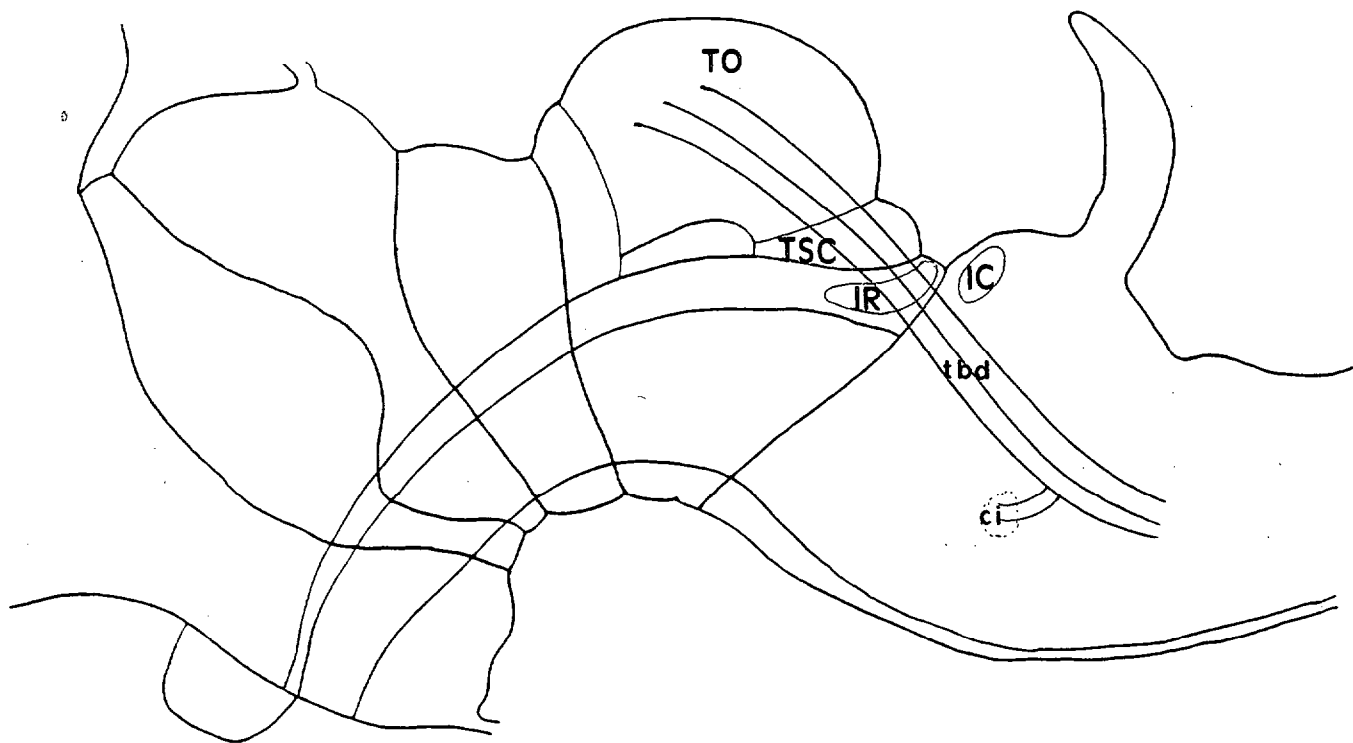






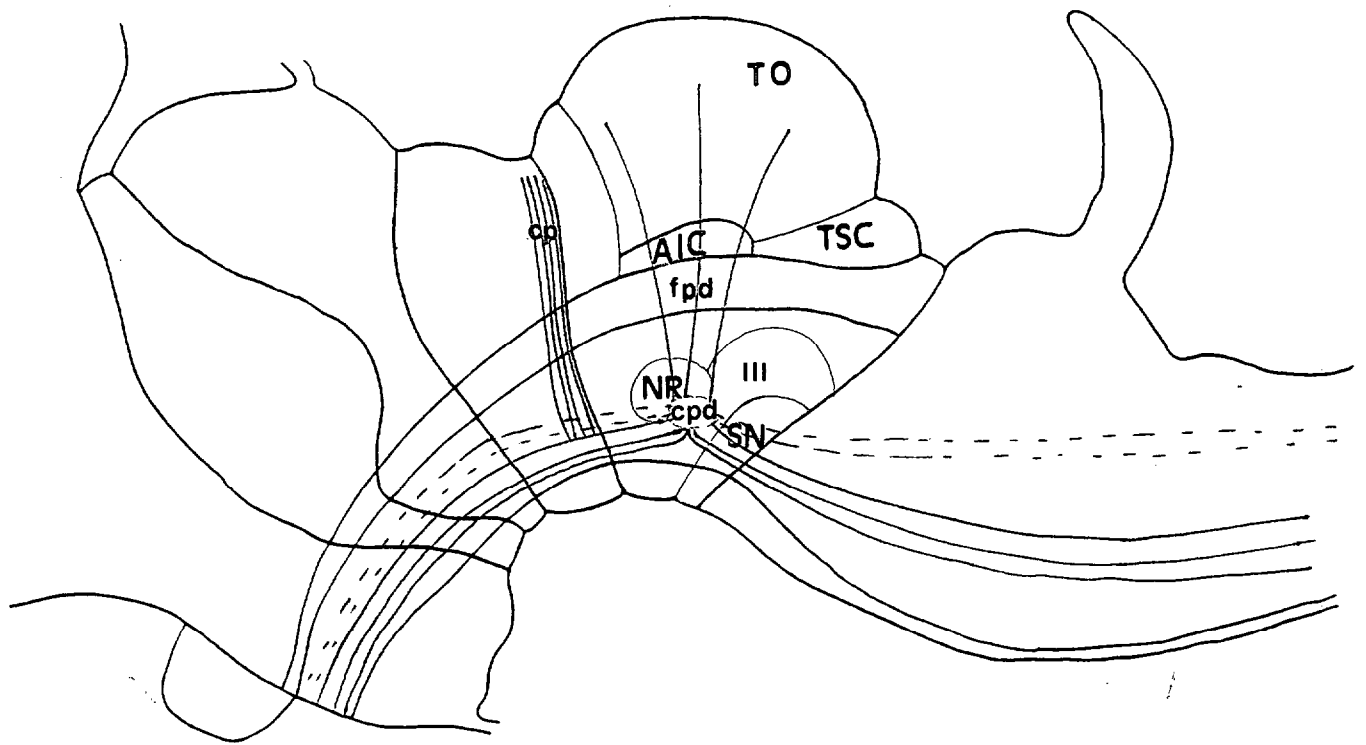
## Resultados

**Figura 3. Esquema del trayecto del tracto tecto-bulbar directo que abandona el tectum por su zona caudal y recorre la placa alar del rombencéfalo terminando en el puente mesencefálico. Algunas fibras abandonan este tracto y cruzan por la comisura ístmica al tracto contralateral.**



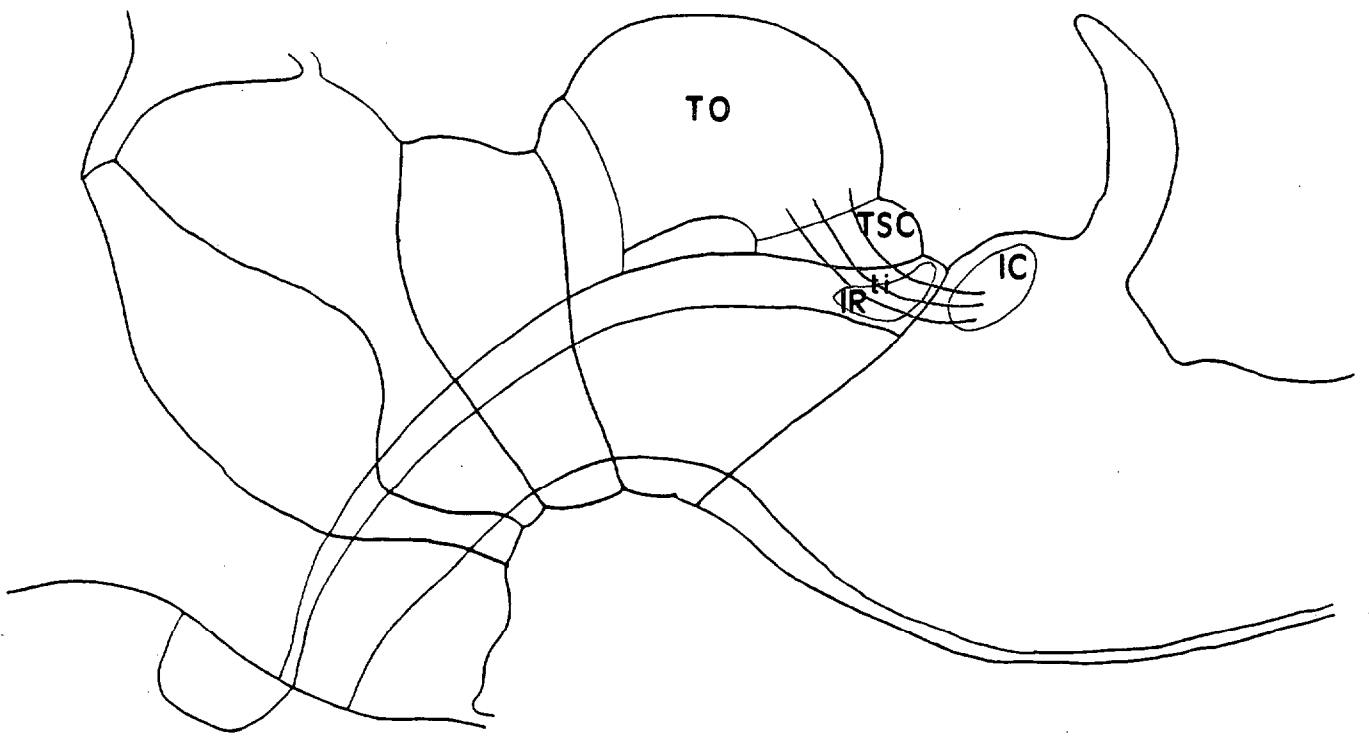
## Resultados

**Figura 4.** Esquema del trayecto del tracto tecto-bulbar cruzado o fascículo predorsal. Este fascículo tiene un componente ipsilateral (representado por líneas continuas) el cual sale del TO y se reúnen ventrales al Área Intercollicular y al Torus Semicircularis, atravesando la placa basal mesencefálica y da colaterales ascendentes y descendentes. El fascículo predorsal cruzado (representado por líneas discontinuas) son ramas del fascículo descrito anteriormente que cruzan al lado contralateral por la comisura predorsal.



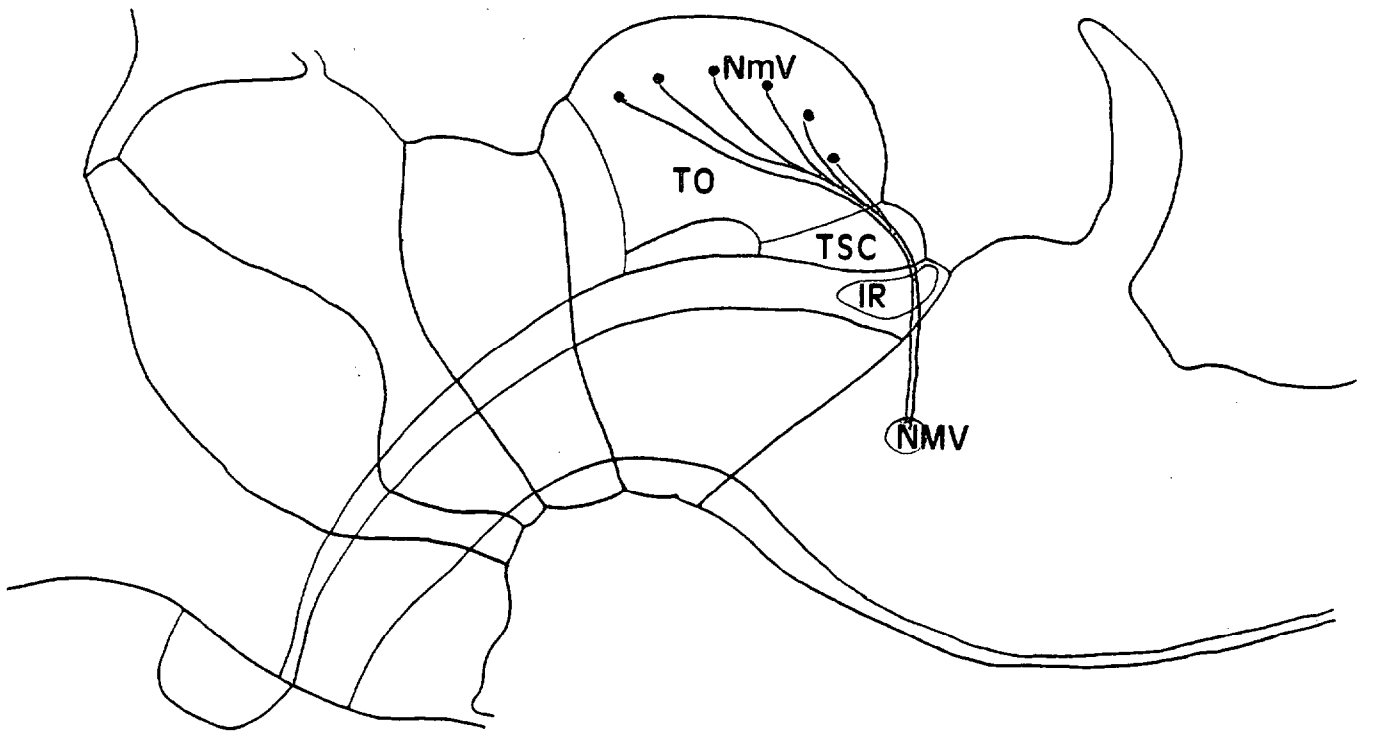
## Resultados

**Figura 5. Esquema del tracto tecto-ístmico que sale por la zona caudal del TO y se dirige hasta el núcleo ístmico caudal.**



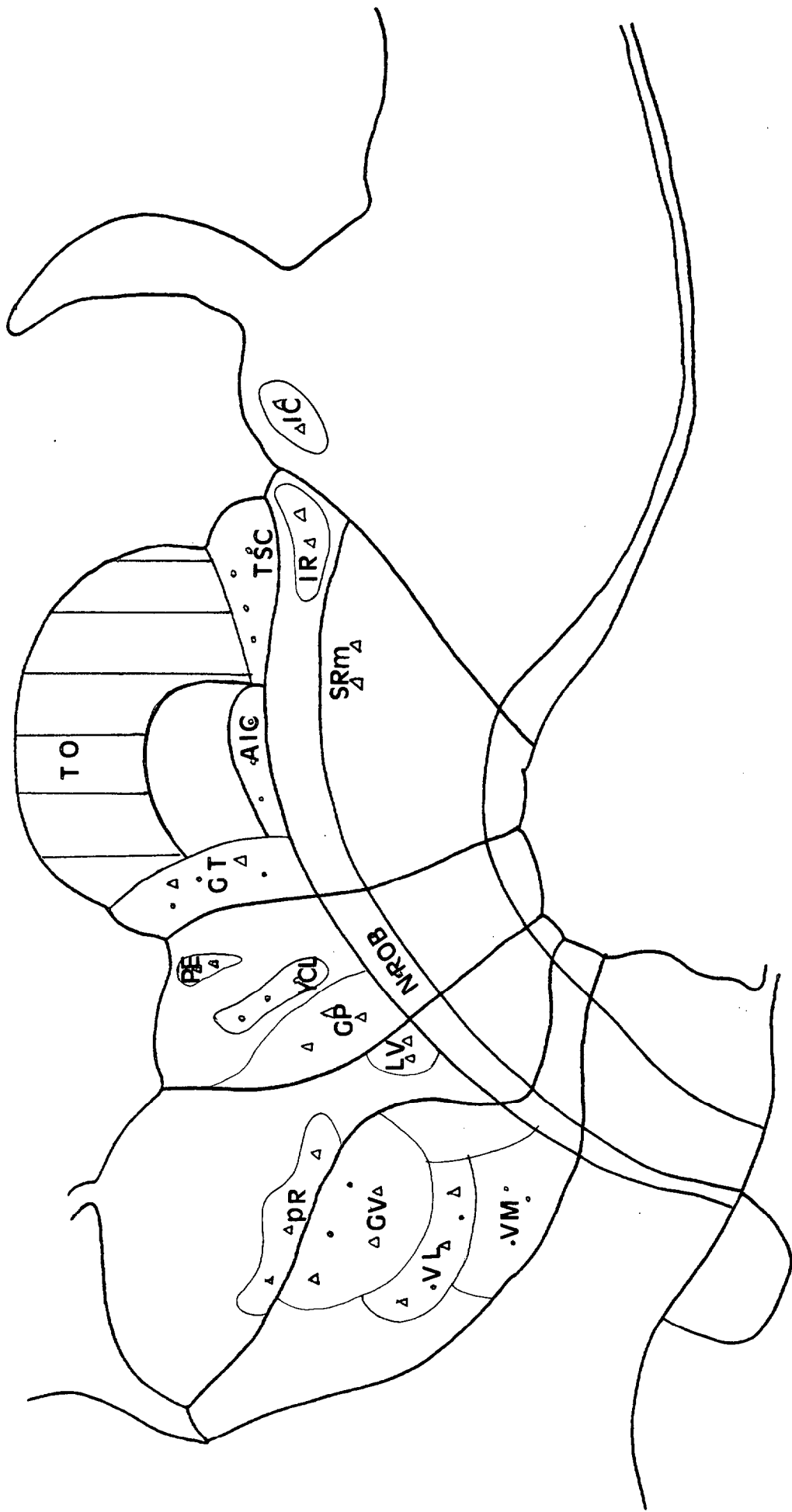
**Figura 6.** Esquema del fascículo mesencefálico del trigémino que se origina en el N. Mesencefálico del trigémico (situado en el TO), se reúnen sus axones y abandonan el TO pasando dorsalmente al N. Central del Torus, dirigiéndose al rombencéfalo donde llega al N. Motor del trigémico.

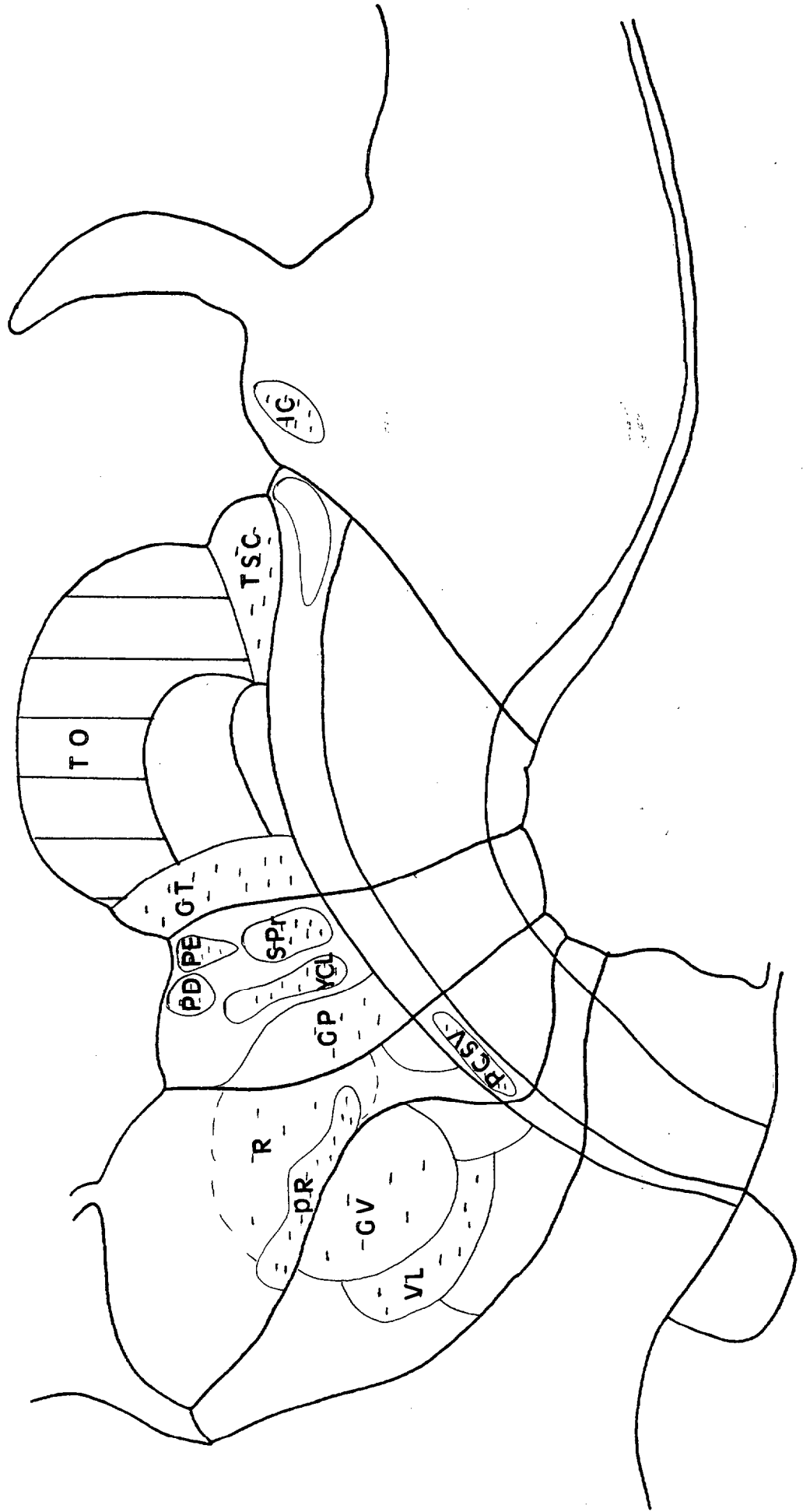




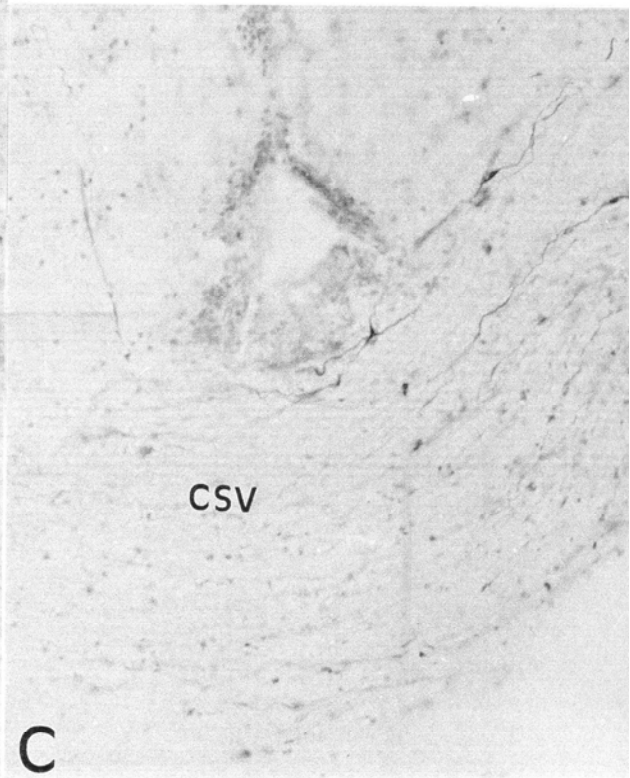
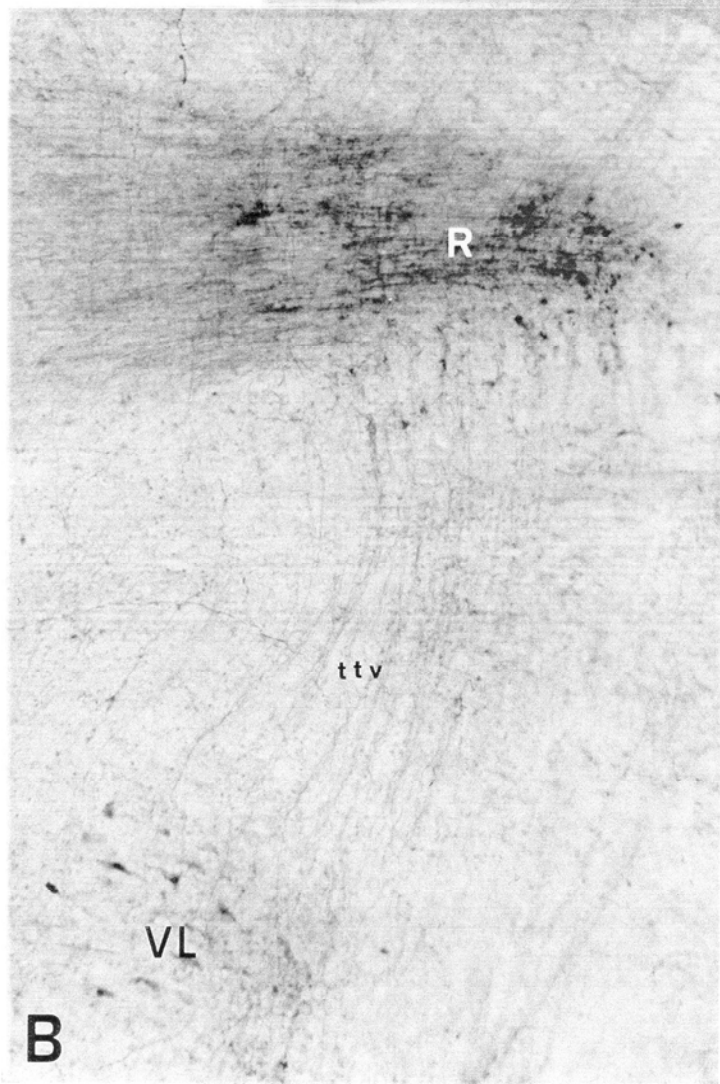
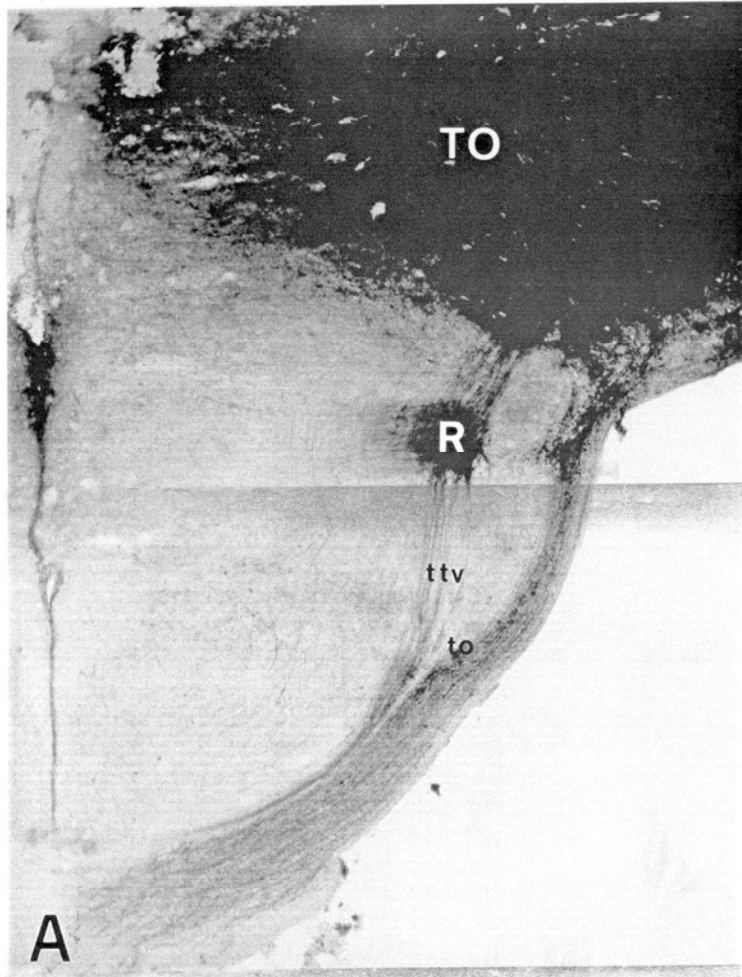
## Resultados

**Figura 7 y 8.** Esquemas en que se resume la distribución del marcaje retrógrado (Aferencias, figura 7) y anterógrado (Eferencias, figura 8) al realizar inyección masiva de HRP *in vivo* en el TO del lagarto *Gallotia* (varias inyecciones en el TO). Nótese el predominio de conexiones con N. de la placa alar de todos los neurómeros (ver explicación en el texto). Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo las representadas por triángulos de mayor tamaño somático; los terminales se simbolizan con pequeñas rayitas. La zona de inyección de HRP se representa por líneas rojas verticales paralelas.

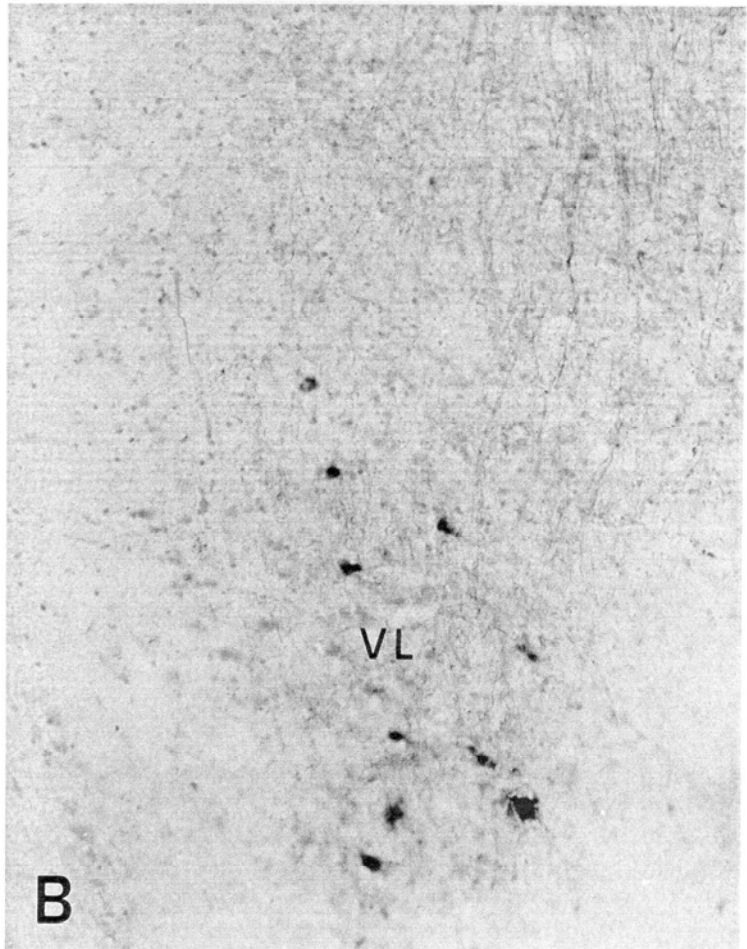
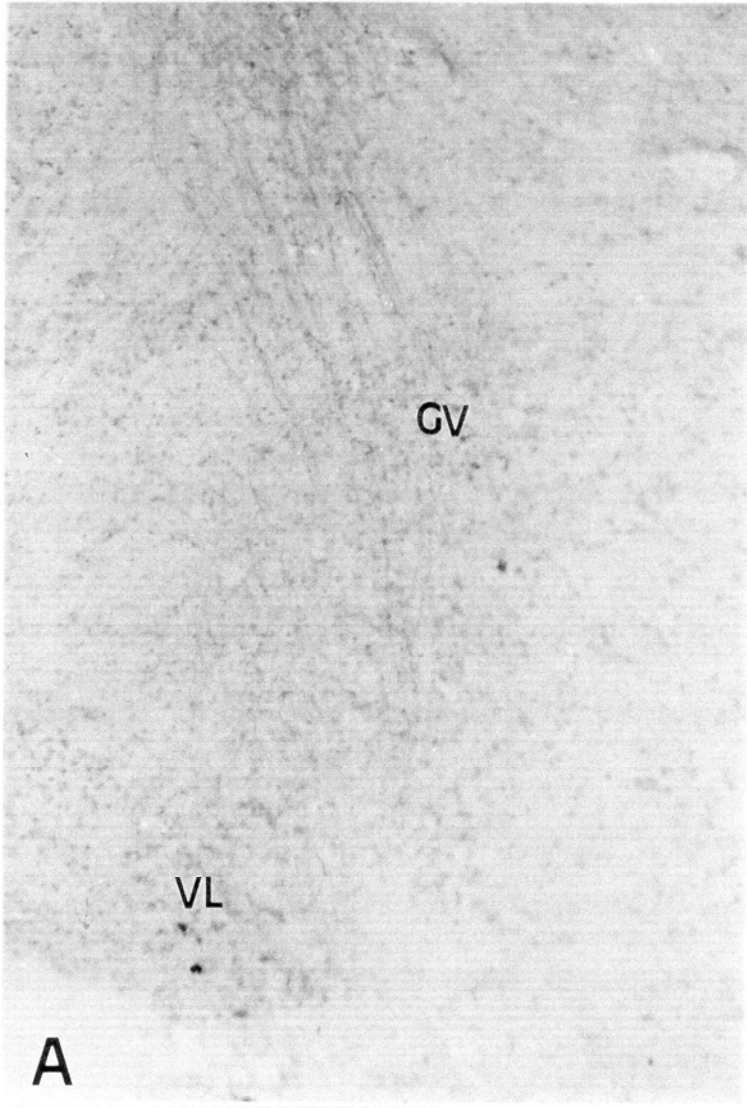




**Figura 9.** Inyección masiva de HRP en TO derecho **A.** Sección horizontal del encéfalo de *Gallotia* donde observamos el intenso marcaje producido por la inyección en el TO derecho y la salida del tracto tecto-talámico ventral que se dirige a la comisura supraóptica. Dicho tracto da colaterales al núcleo Rotundo produciendo en él intenso marcaje. Más superficial a este tracto se observa el marcaje de las fibras del tracto óptico. **B.** Detalle donde se observa el tracto tecto talámico marcado y abundante marcaje en el núcleo Rotundo, con un gran campo de terminales neuronales marcados anterógradamente. Las fibras del tracto tecto talámico continúan hacia el núcleo Ventro Lateral, donde se observan neuronas y terminales marcados. **C:** Se observan fibras del tracto tecto talámico ventral pasando a través de la Comisura Supraóptica al lado contralateral del encéfalo, donde alcanzan el núcleo Rotundo contralateral. Contratación con Violeta de Cresilo. **A:** X50; **B:** X210; **C:** X330.



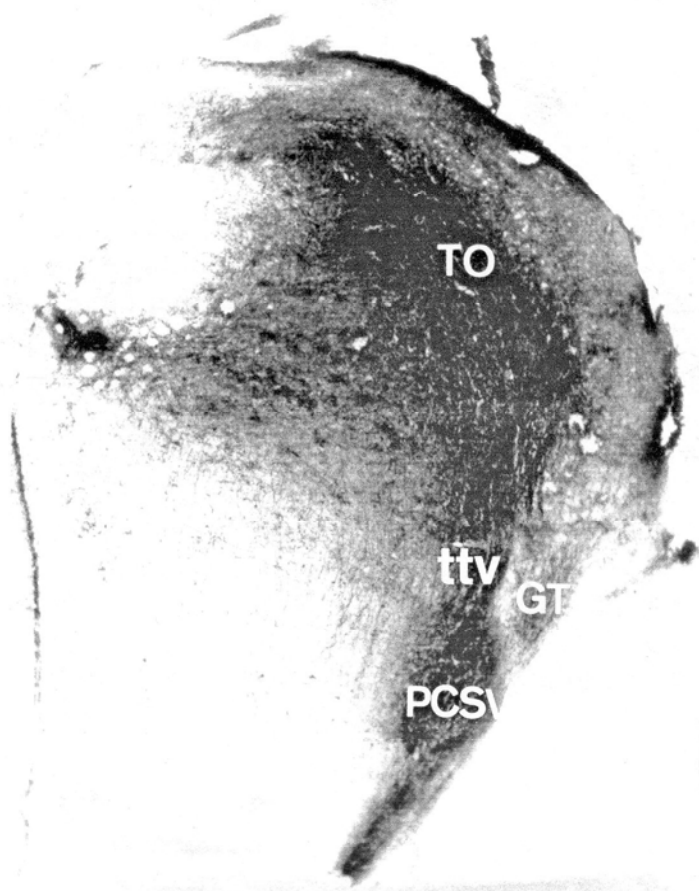
**Figura 10. Inyección masiva de HRP en TO. A. Detalle de las fibras marcadas del tracto tecto talámico dorsal que atraviesa el núcleo Geniculado Ventral y el núcleo Ventro Lateral. Obsérvese neuronas marcadas en el núcleo Geniculado Ventral y Ventro Lateral. B. Imagen en la que se muestra con mayor detalle la llegada de las fibras del tracto tecto talámico al núcleo Ventro Lateral y un grupo de neuronas y terminales marcados en dicho núcleo. Contratación con Violeta de Cresilo. A: X210; B: X330.**





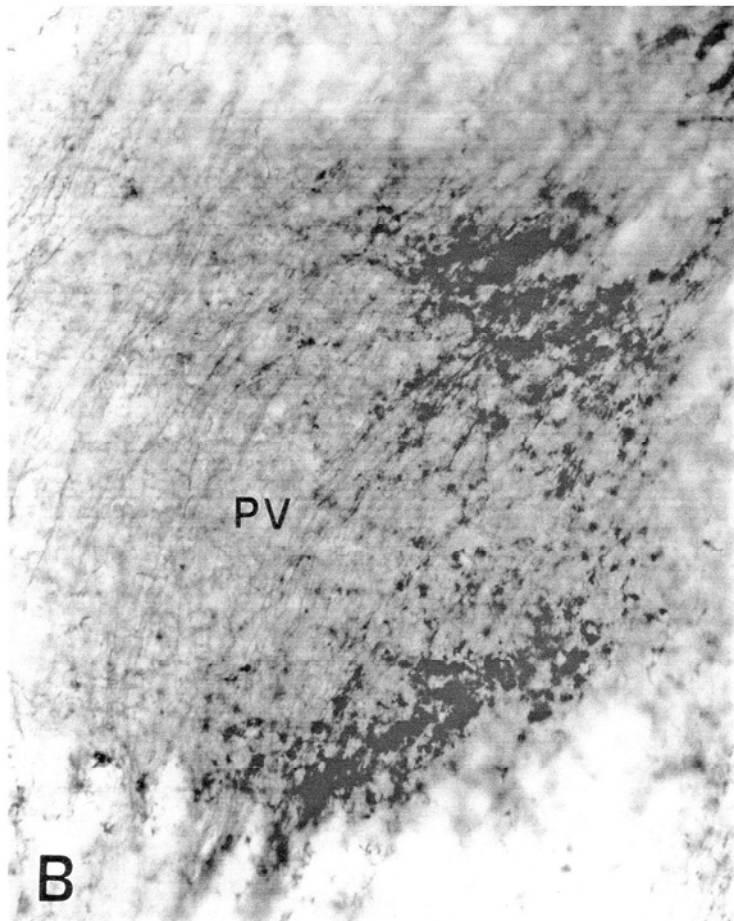
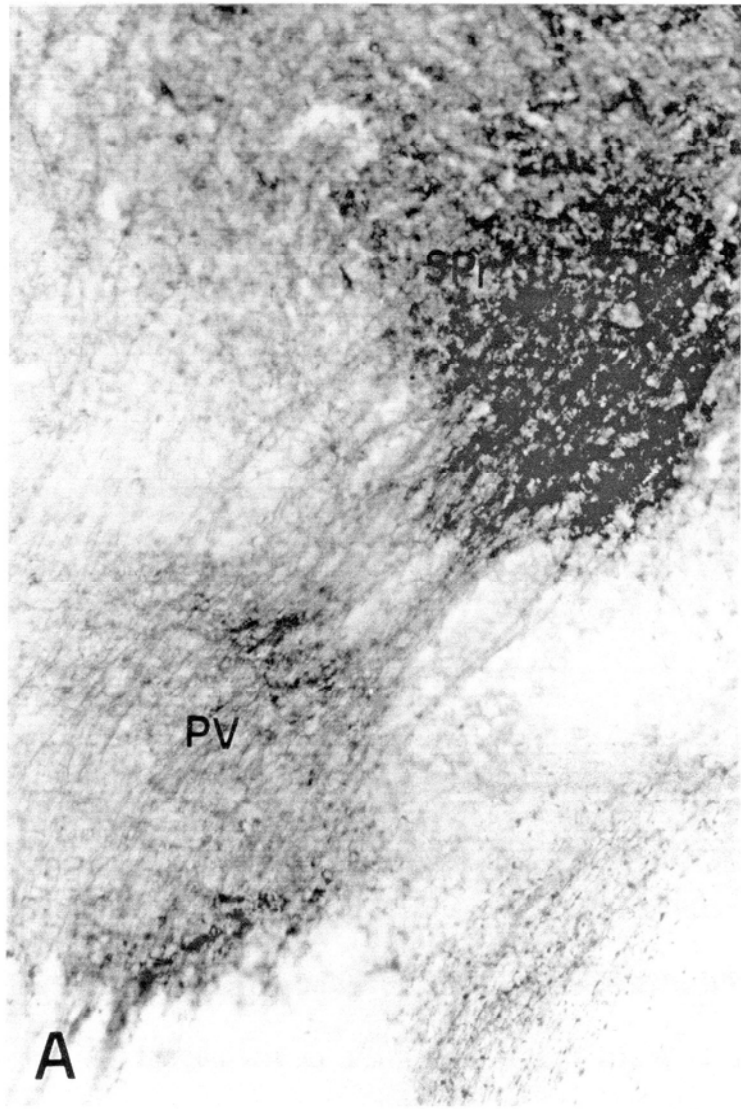
## Resultados

**Figura 11.** Corte transversal del cerebro de *Gallotia stehlini* donde se observa el lugar de inyección masiva de HRP en TO y el intenso marcaje de las fibras tecto-talámicas ventrales y del núcleo Posterior de la Comisura Supraoptica Ventral. Contratación con Violeta de Cresilo. X50.



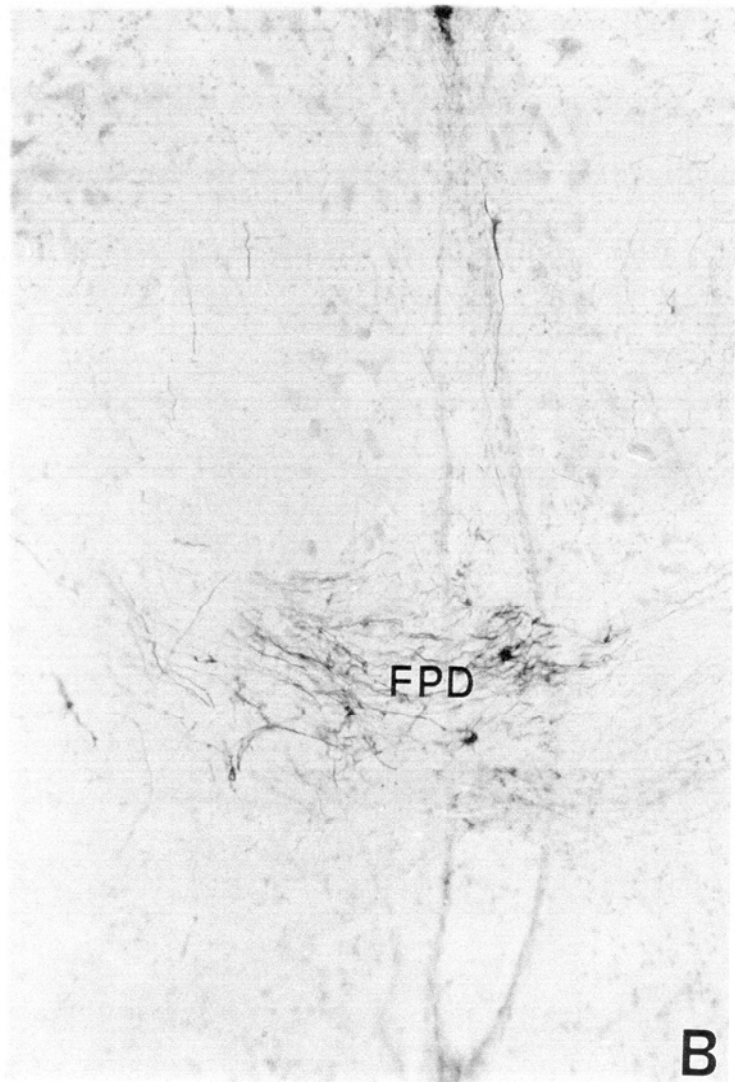
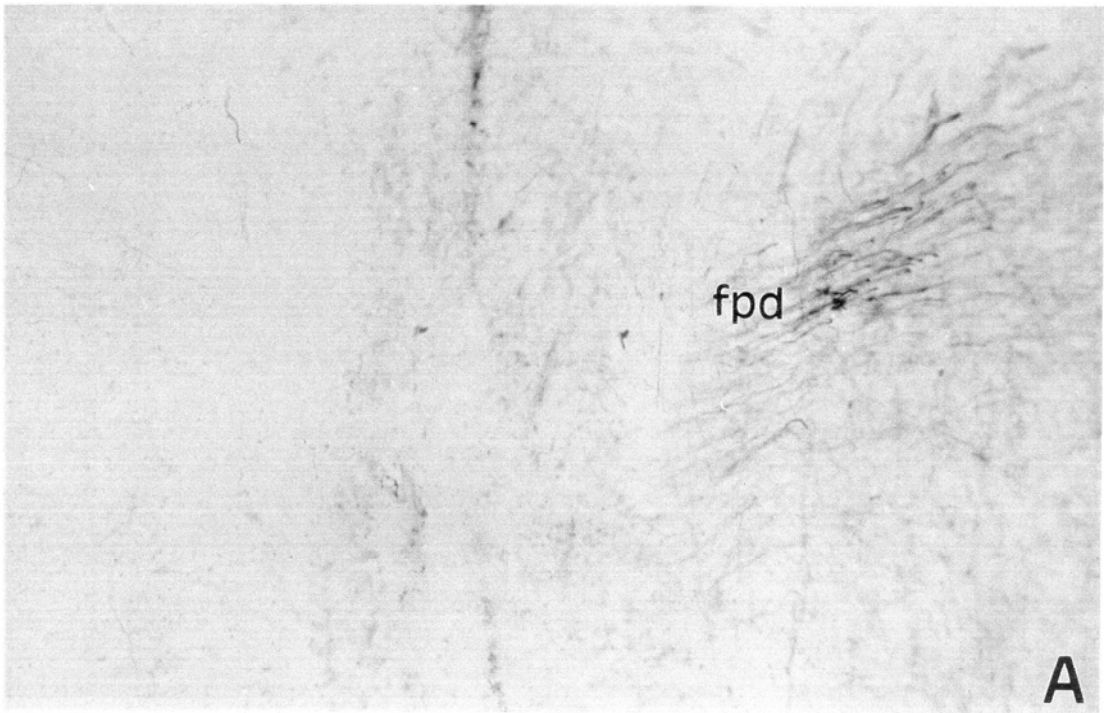
## Resultados

**Figura 12. A.** Microfotografía de un caso de inyección masiva en TO unilateral (se trata del experimento de la figura 11) donde se observan abundantes grupos de terminales neuronales en el núcleo Subpretectal y en el núcleo Postero Ventral ipsilateral. También se observa marcaje del tracto tecto talámico ventral que atraviesa ambos núcleos. **B.** Detalle de la figura A donde se observa, a mayor aumento, el gran campo de terminales neuronales presentes en el núcleo Posteroventral. **Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X210; B: X330.**

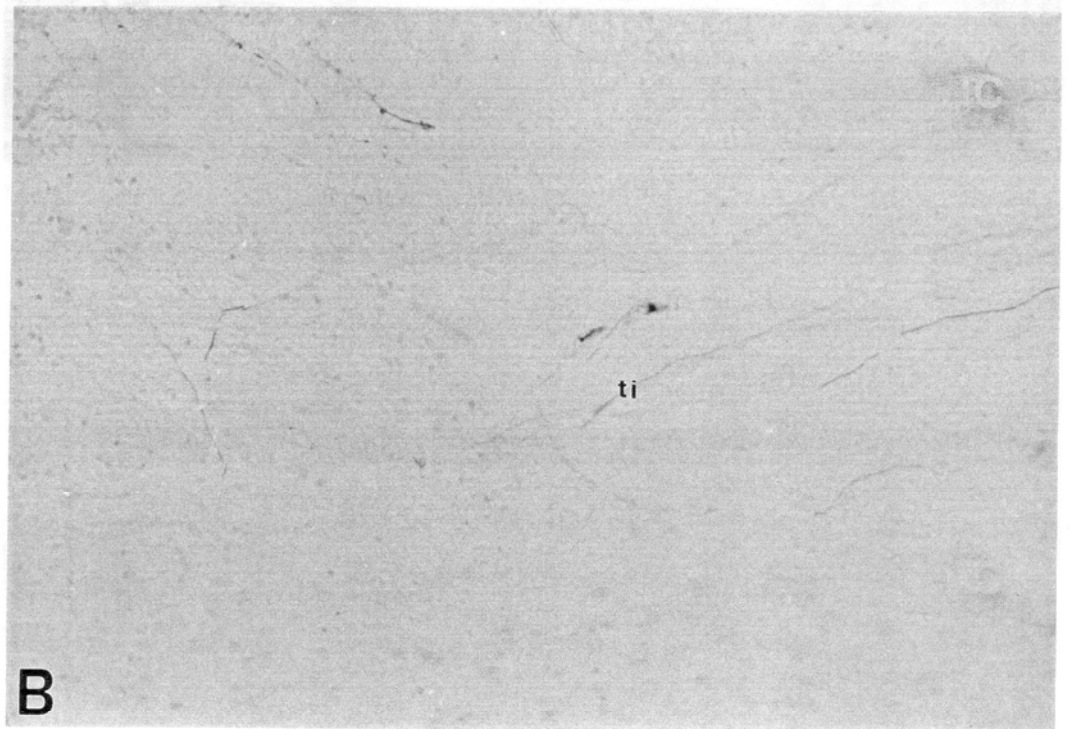
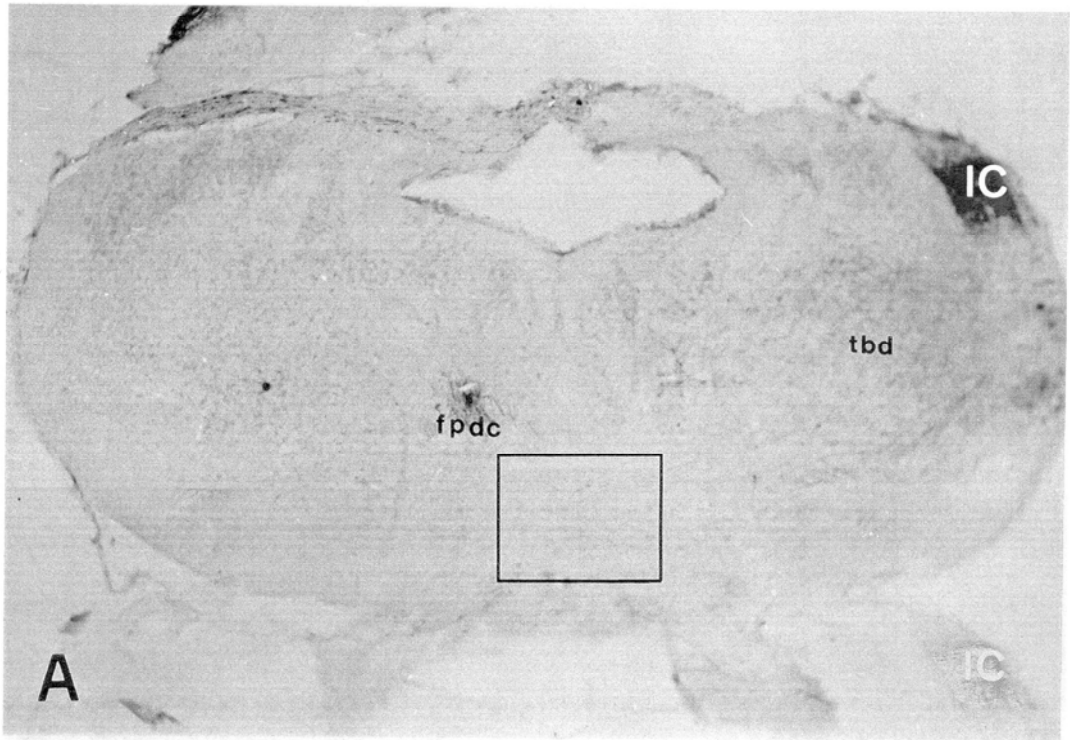


## Resultados

**Figura 13.** Microfotografías en las que se observa la secuencia del paso del fascículo predorsal atravesando la línea media del encéfalo, después de recorrer transversalmente la placa basal. Obsérvese el núcleo del III par (Oculomotor) situado dorsal al fascículo predorsal. Contratinción con Violeta de Cresilo. X330.



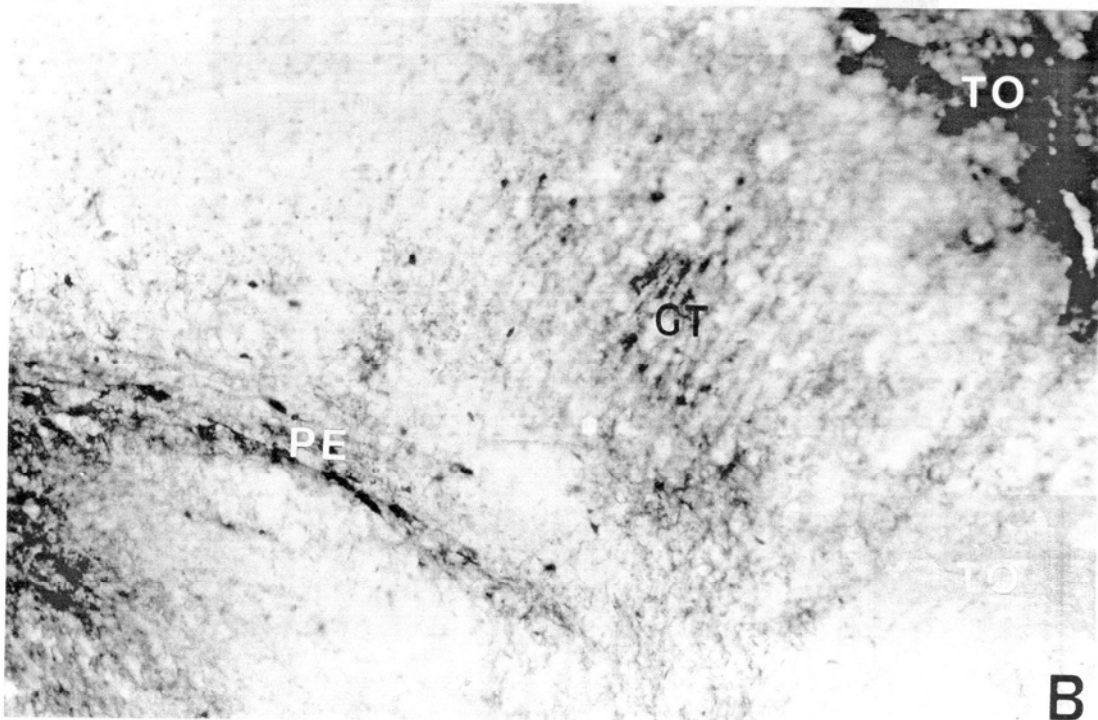
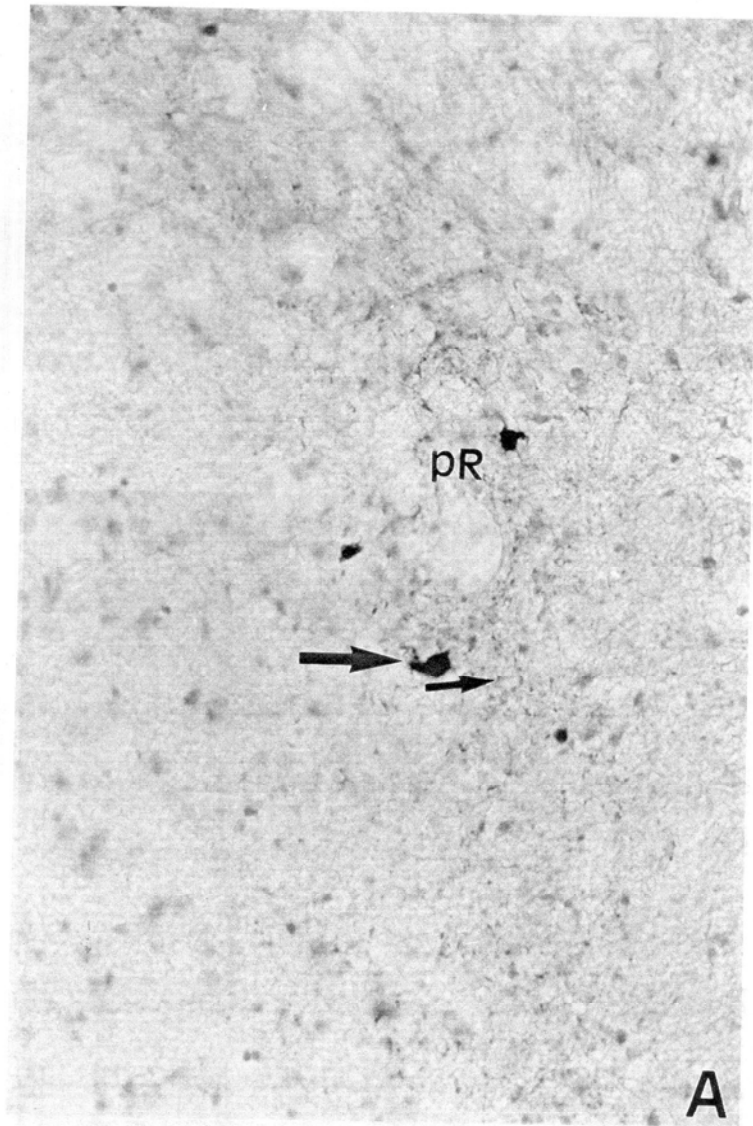
**Figura 14. Inyección masiva de HRP en TO unilateral. A. Corte transversal del encéfalo de Gallotia donde se señala el tracto tecto-bulbar directo y el tracto predorsal cruzado (obsérvese las fibras marcadas de este último) en el lado contralateral al lugar de inyección. La zona encuadrada se corresponde con la ampliación mostrada en fig. B. B. Microfotografía en la que se observan algunas fibras del tracto tecto ístmico cruzando la línea media para llegar al lado contralateral del encéfalo. Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X330.**





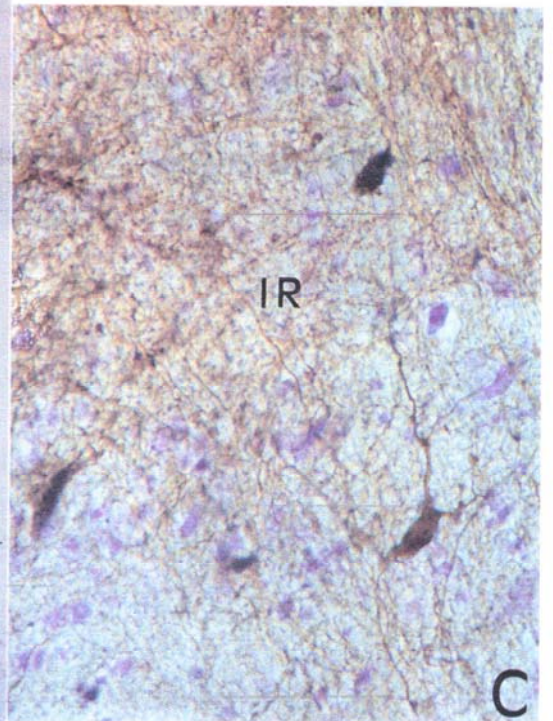
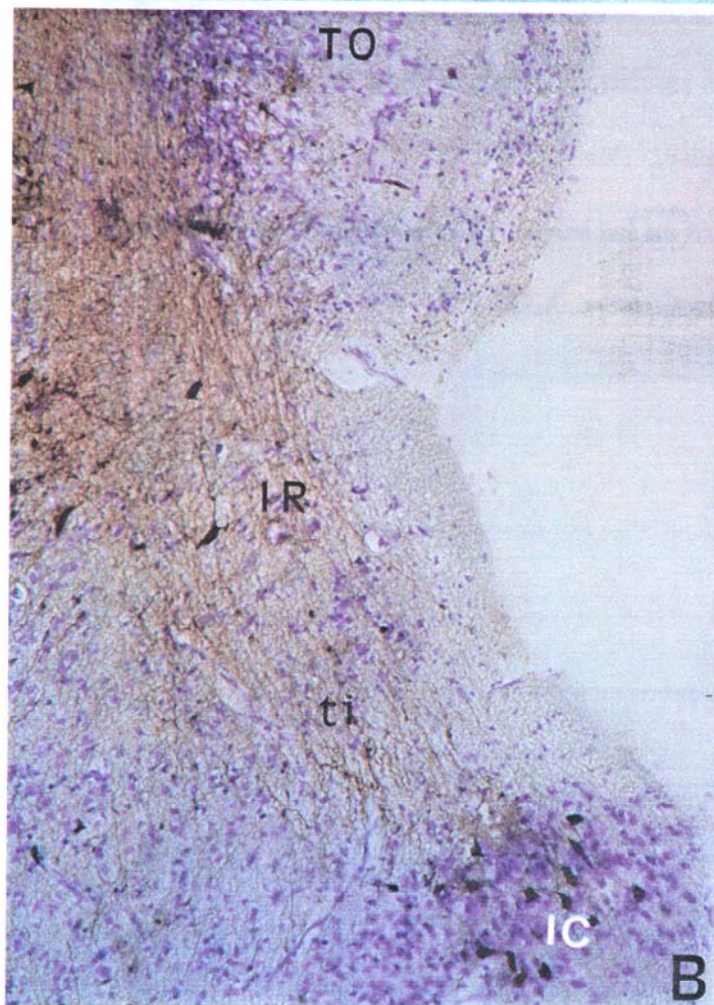
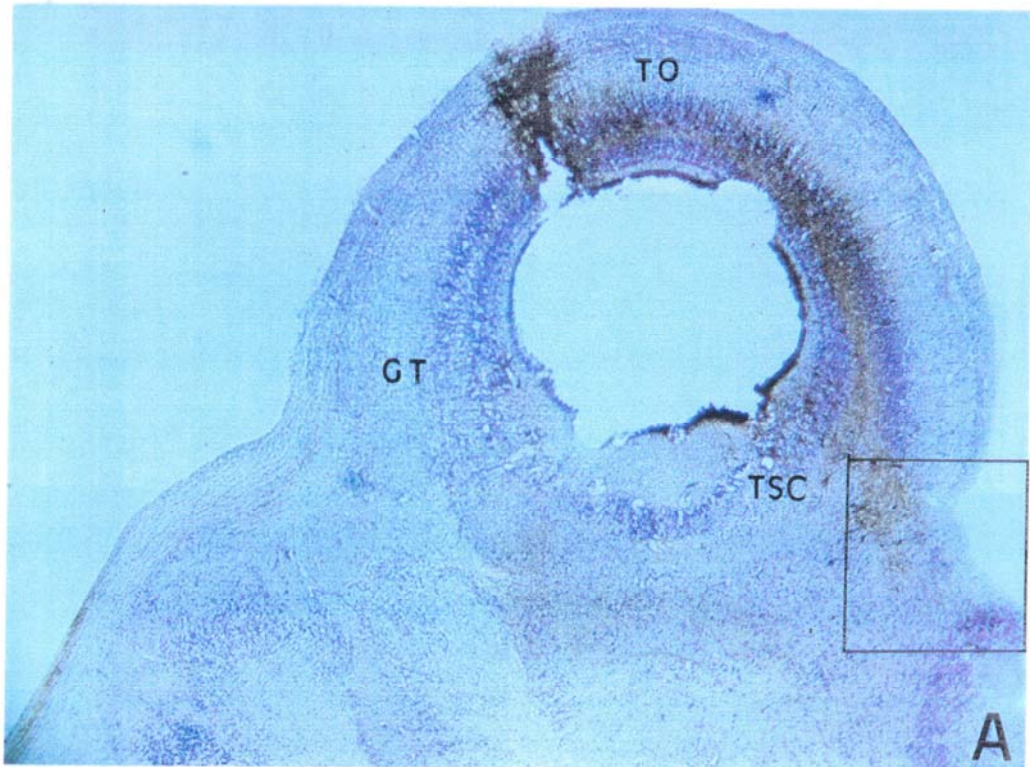
Resultados

**Figura 15. A.** Microfotografía de una sección transversal del encéfalo de *Gallotia* mostrando un detalle de neuronas (flecha larga) y terminales (flecha corta) marcados en el núcleo Peritotúndico después de una inyección masiva de HRP en el TO ipsilateral. **B.** Detalle de neuronas y terminales marcados en el Griseum Tectale y Pretectal Externo después de inyectar HRP en el TO ipsilateral. La sección se ha hecho en sentido transversal. Contratación con Violeta de Cresilo. **A: X530; B: X210.**



## Resultados

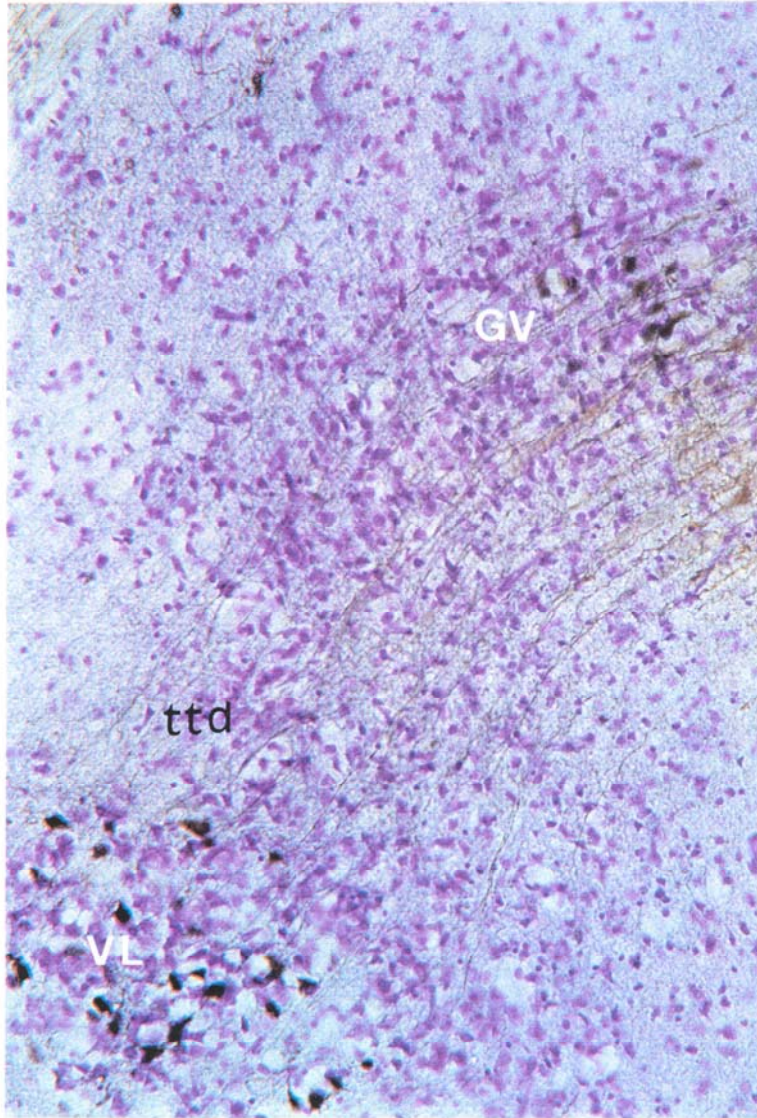
**Figura 16. A.** Imagen sagital del cerebro de *Gallotia* en el que se han realizado varias inyecciones de HRP en el TO. La zona enmarcada se corresponde con la ampliación mostrada en B. **B.** Se muestra una imagen que comprende la zona caudal del TO, el núcleo Istmico Caudal e Istmico Rostral, en los cuales se observan grandes neuronas marcadas con HRP. Las neuronas del Istmico Rostral se encuentran dispuestas al paso del tracto tecto ístmico. **C.** Detalle de neuronas del núcleo Istmico Rostral. Contratinción con Violeta de Cresilo. **A:** X50; **B:** X210; **C:** X330.





## Resultados

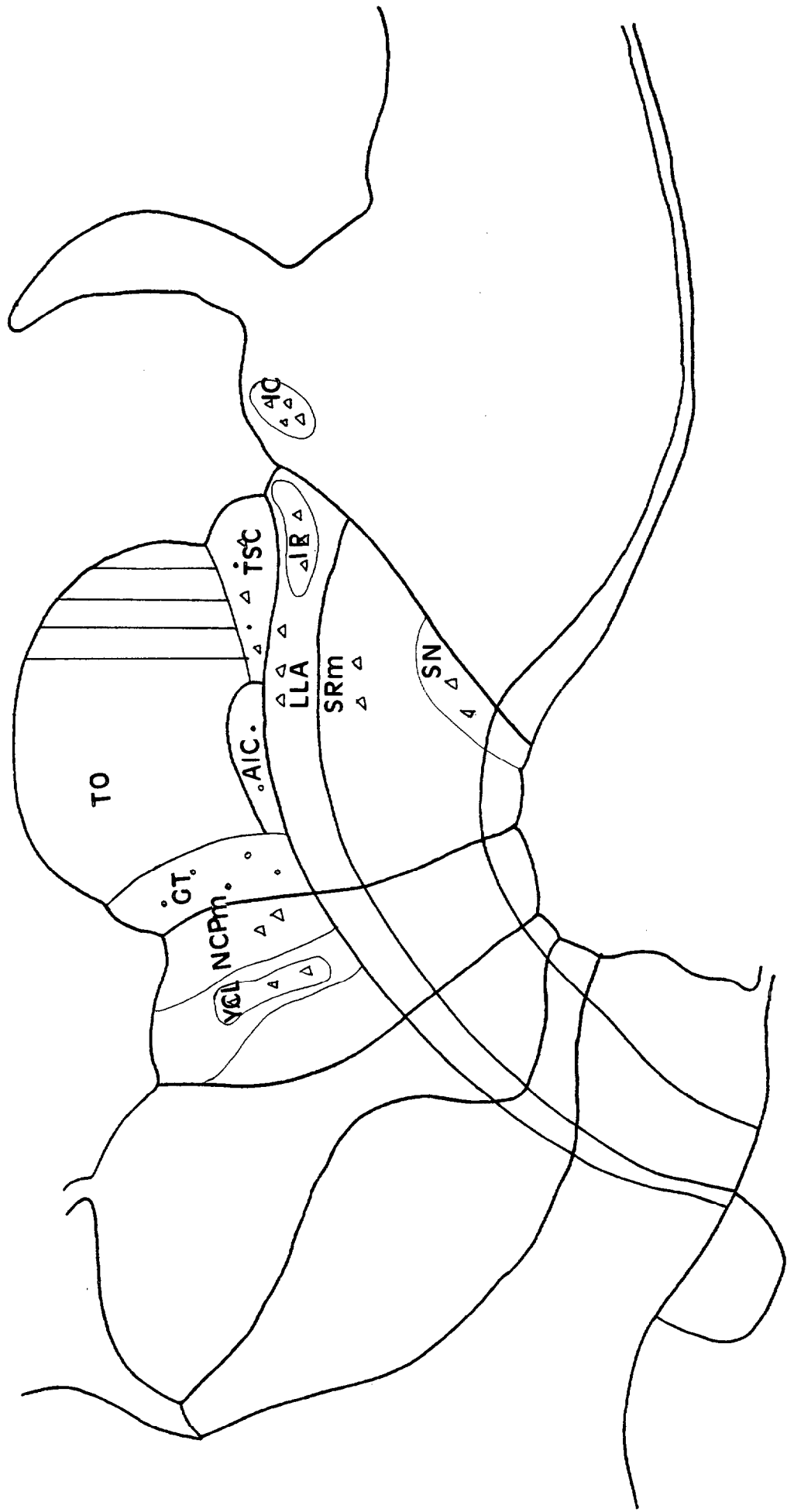
**Figura 17. Microfotografía mostrando un detalle de las fibras marcadas del tracto tecto talámico dorsal que atraviesa el núcleo Genuculado Ventral y llega al núcleo Ventrolateral del parencéfalo anterior. Por medio de este tracto se marcan retrógradamente abundantes neuronas en los núcleos Genuculado Ventral y Ventro Lateral. Contratinción con Violeta de Cresilo. X330.**

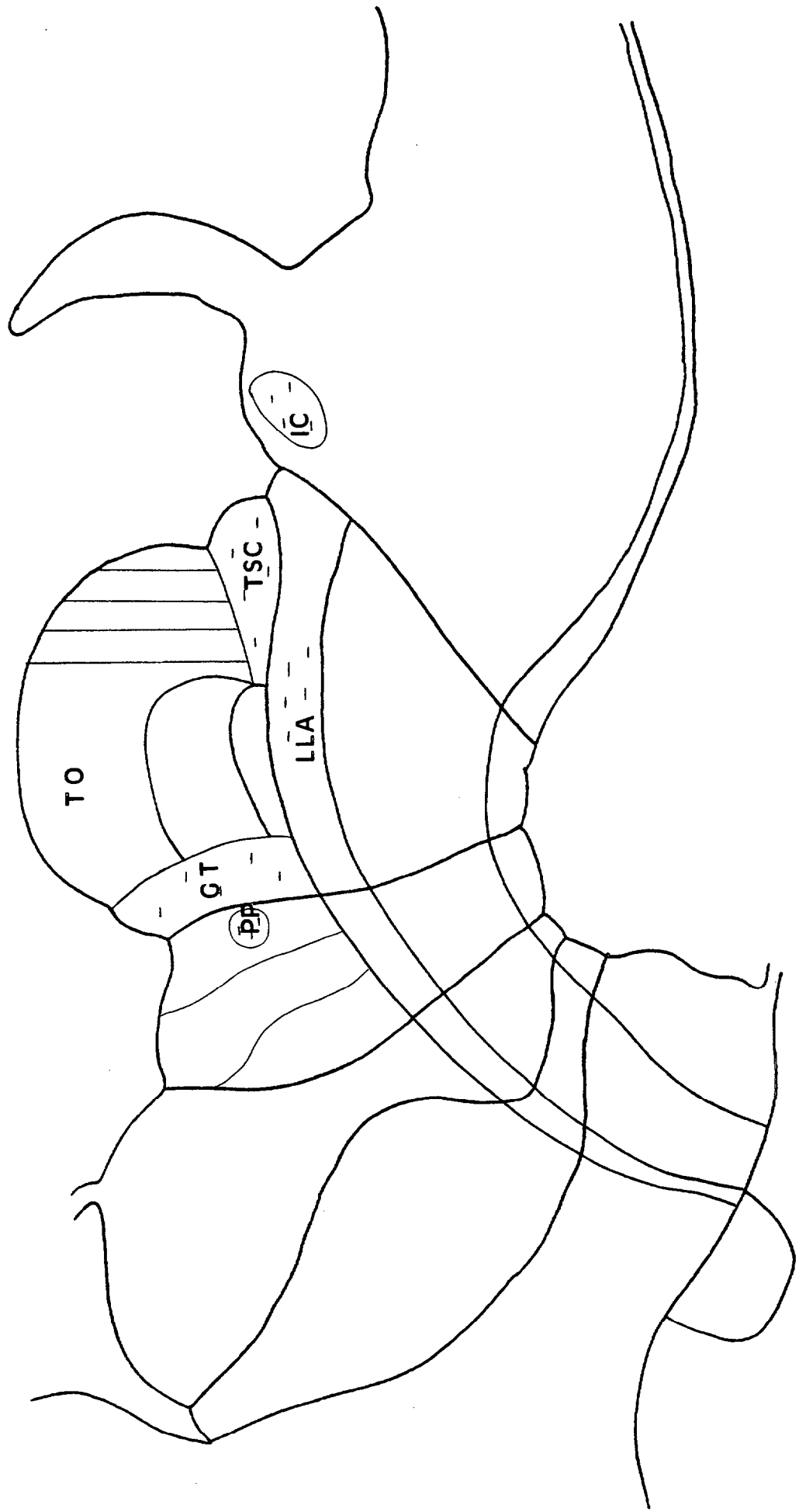




**Figura 18 y 19.** Esquemas en que se resume la distribución del marcaje retrógrado (Aferencias, figura 18) y anterógrado (Eferencias, figura 19) al realizar inyección de HRP *in vitro* en la zona caudal del TO del lagarto *Gallotia stehlini*. Nótese el predominio de las conexiones alares. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo las representadas por triángulos las de mayor tamaño somático; las terminales se simbolizan con pequeñas rayitas. La zona de marcaje se representa por líneas rojas verticales paralelas.

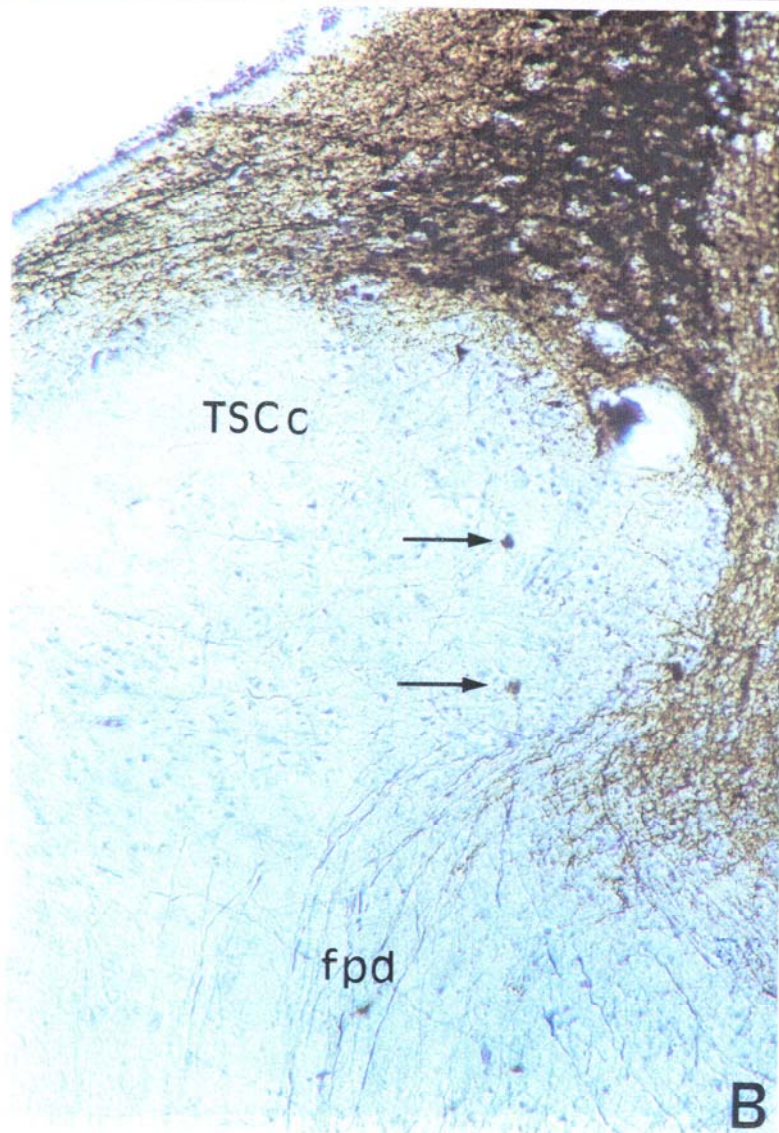
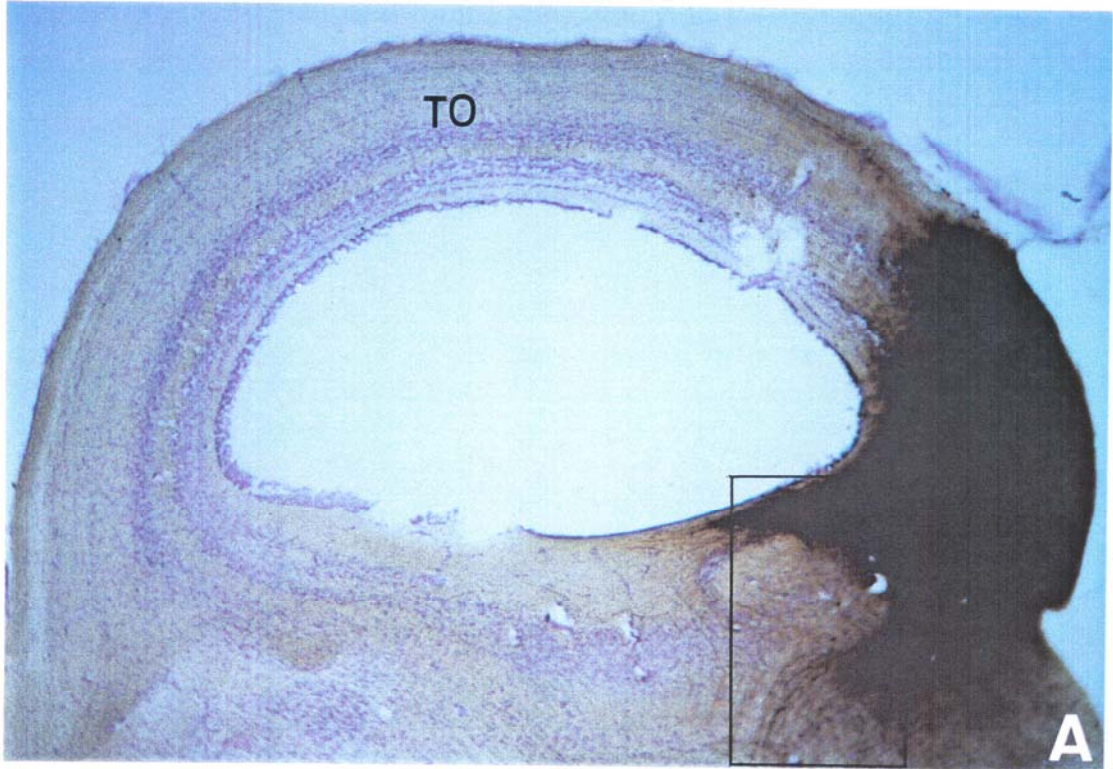






## Resultados

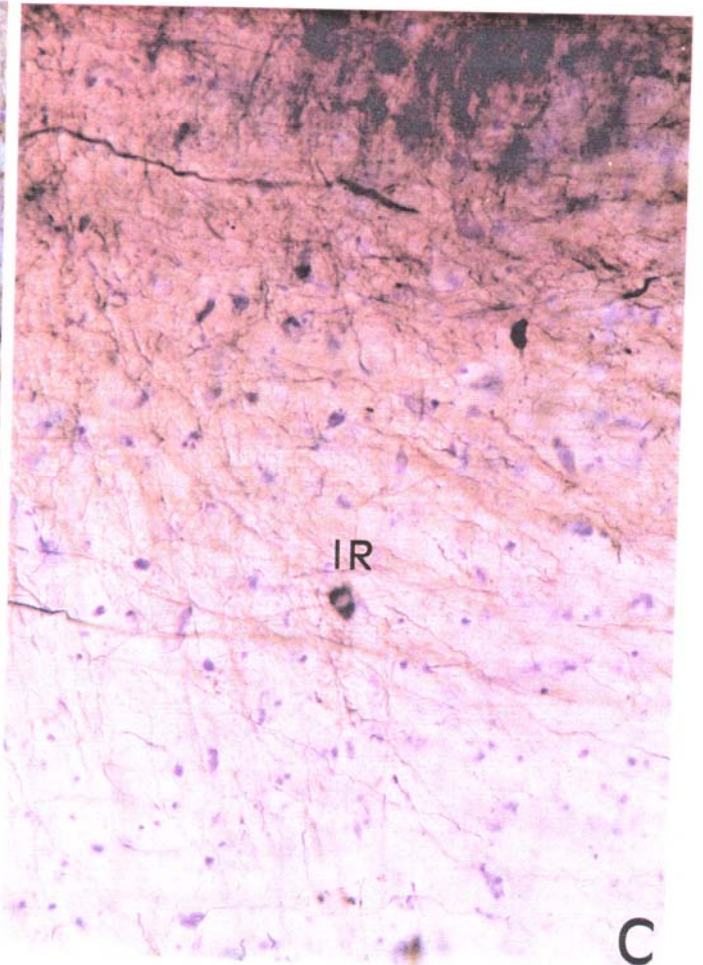
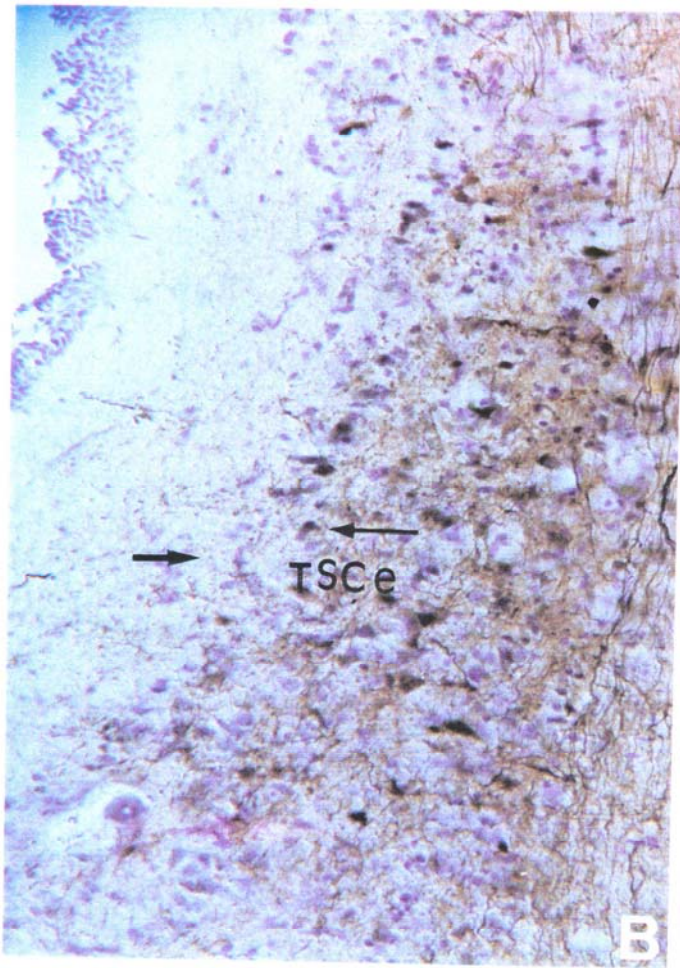
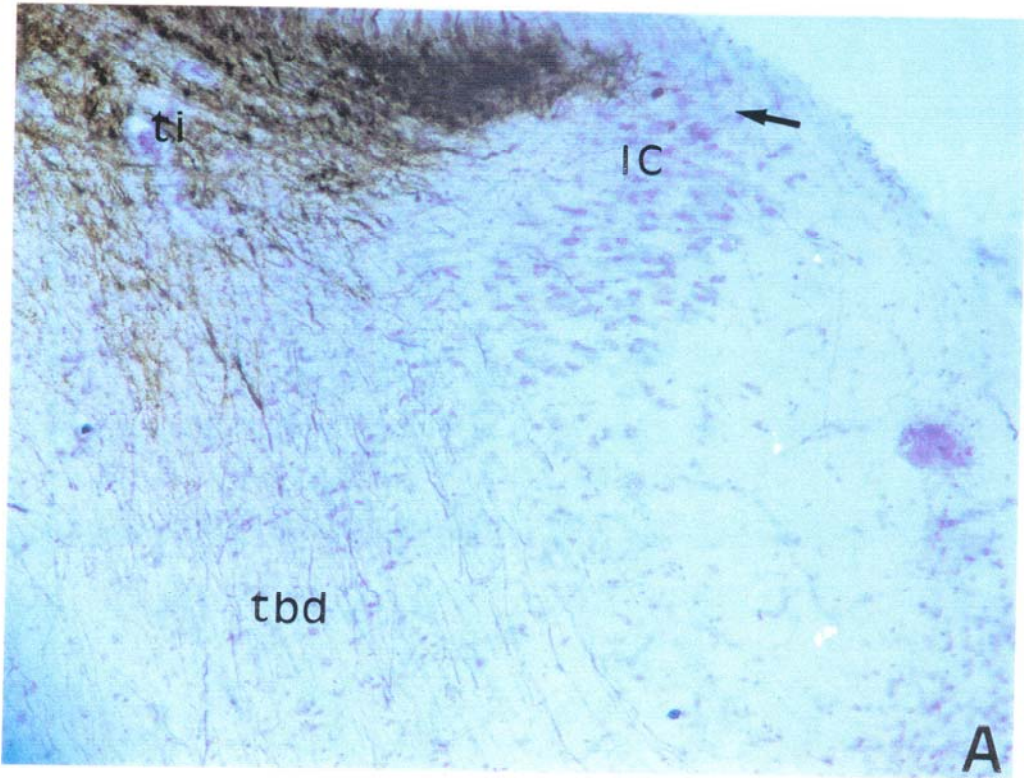
**Figura 20. A.** Sección sagital de un cerebro de *Gallotia stehlini* donde se observa el lugar de inyección de HRP en la zona caudal del TO. La zona encuadrada se corresponde con la ampliación mostrada en B. **B.** El Torus Semicircularis aparece enmarcado por el intenso marcaje y en él se observan neuronas marcadas retrógradamente (señaladas con una flecha) en la zona central del Torus Semicircularis (en la zona celular). Las fibras del fascículo predorsal aparecen marcadas dirigiéndose hacia la zona ventral del mesencéfalo. Contraintinción con Violeta de Cresilo. **A:** X50; **B:** X330.



## Resultados

**Figura 21.** Inyección de HRP en zona caudal del TO **A.** Se muestra marcaje del tracto tecto ístmico y su llegada al núcleo Istmico Caudal donde se marcan algunas neuronas y terminales marcados. Observese el marcaje de las fibras del tracto tecto bulbar directo (señalado con una flecha) que atraviesa el núcleo Istmico Rostral y pasa ventralmente al Istmico Caudal para dirigirse caudalmente hacia el puente encefálico. **B.** Detalle del marcaje de terminales (señaladas con flecha corta) y neuronas (señaladas con flecha larga) en la porción externa del TSC del mismo experimento de la figura A. **C.** Se observan neuronas marcadas en el núcleo Istmico Rostral en medio de las fibras de los tractos tecto ístmico, tecto bulbar y tecto talámico ventral. Contratinción con Violeta de Cresilo. **A:**X330; **B:**X330; **C:** X330.

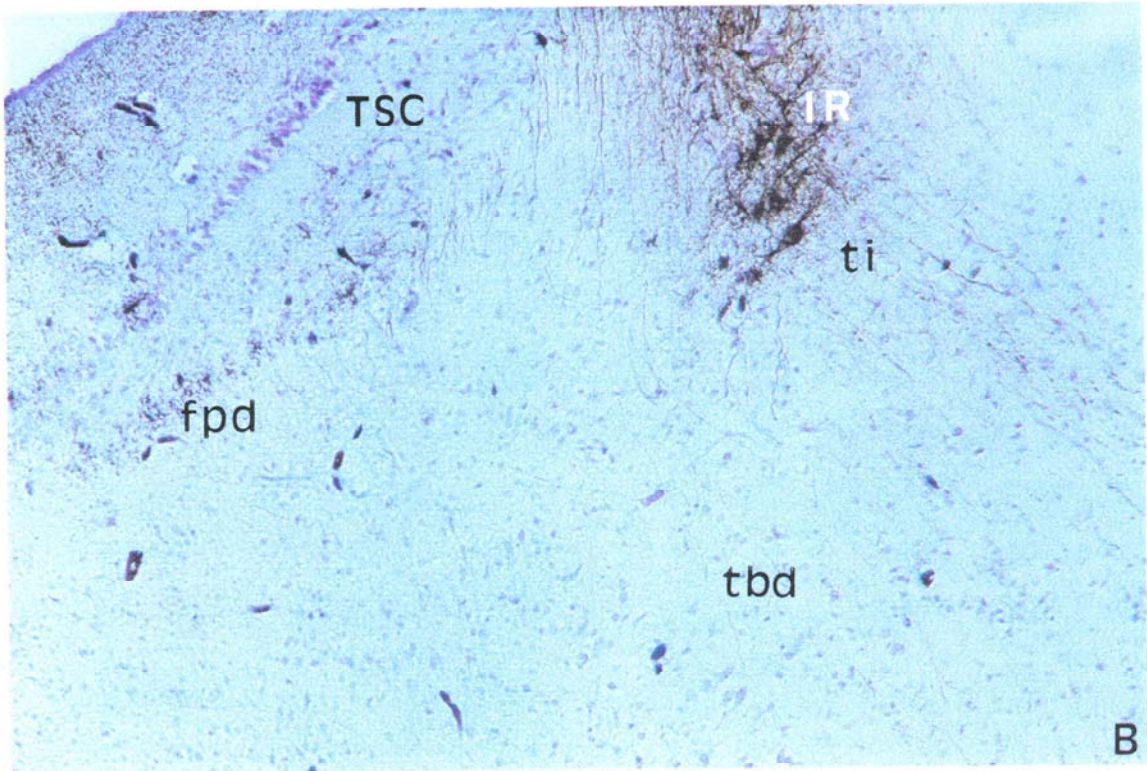
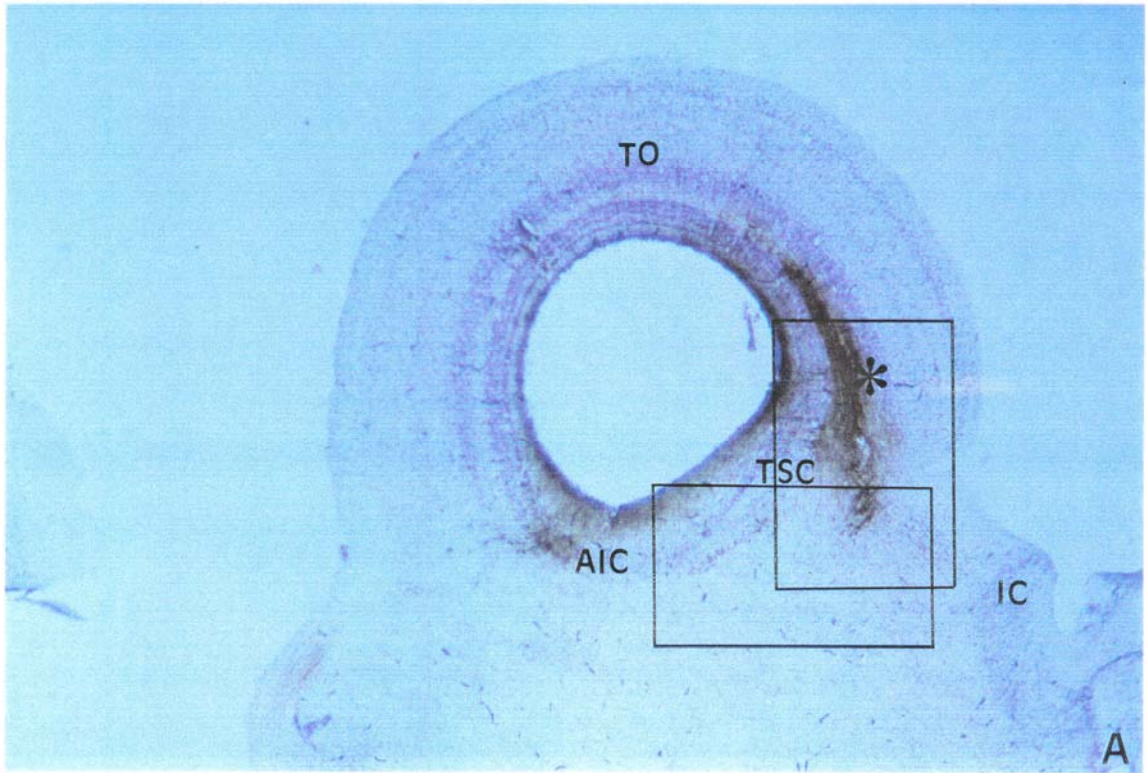




## Resultados

**Figura 22. A. Sección sagital a nivel superficial de un cerebro de Gallotia después de inyectar HRP in vitro en la zona caudal del TO (el asterisco muestra el lugar de inyección). Las zonas encuadradas se corresponden con las ampliaciones mostradas en B y figura 23 respectivamente. B. Se observa como las fibras del fascículo predorsal se reúnen ventrales al Torus Semicircularis (TSC), desde donde se dirigen hacia la zona ventral. También se muestran neuronas marcadas en el TSC y en el núcleo Istmico Rostral. Contratación con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X330.**







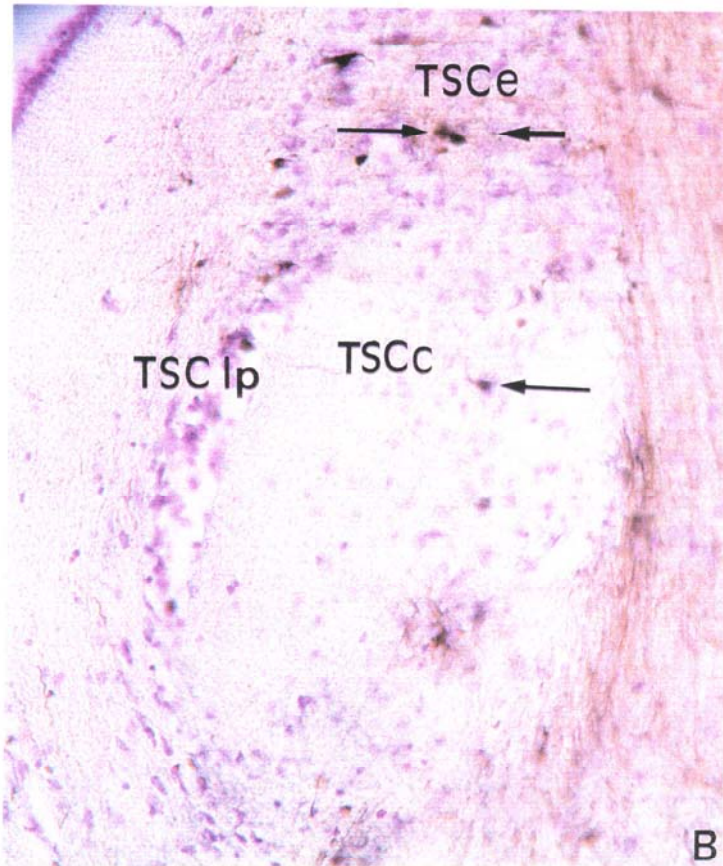
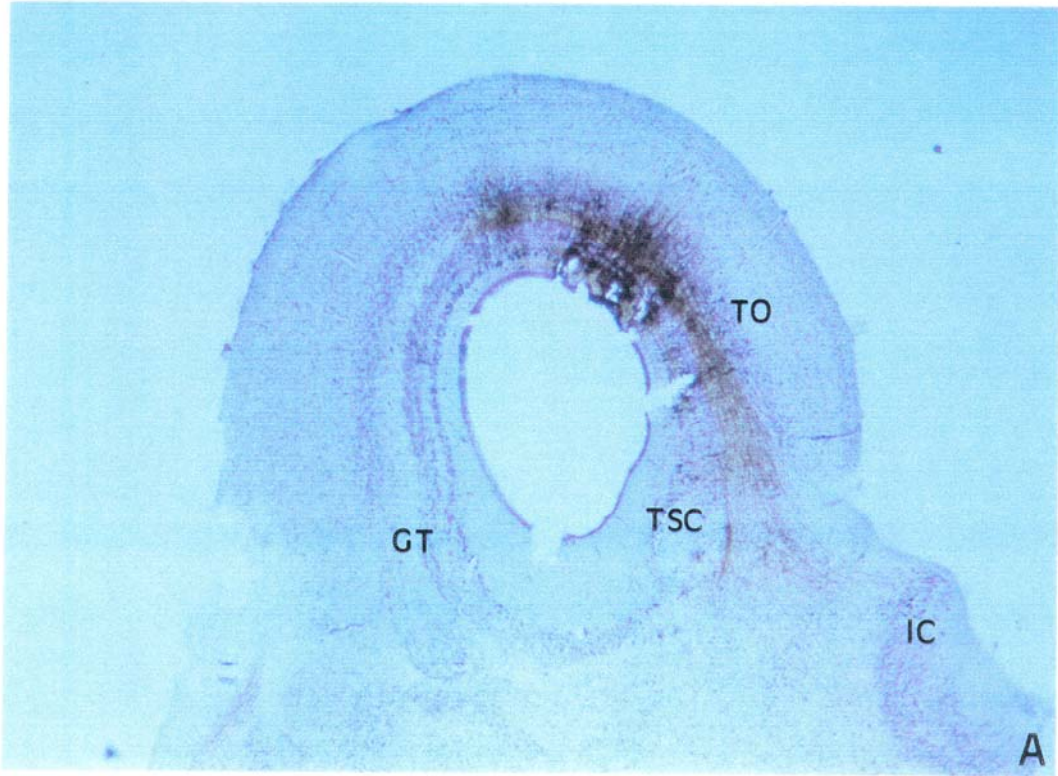
## Resultados

**Figura 23. Detalle de la figura 22 en la que se muestra la salida de tres tractos desde la zona caudal del TO: el tracto predorsal, el tracto tecto bulbar directo y el tracto tecto ístmico, el cual atraviesa el núcleo Istmico Rostral (IR) y se dirige a la zona de los núcleos ístmicos. Además se observa detalle de las grandes neuronas (señaladas con flecha larga) del Istmico Rostral muy marcadas y abundantes terminales marcados (señaladas con flecha corta). Contraintinción con Violeta de Cresilo. X210.**



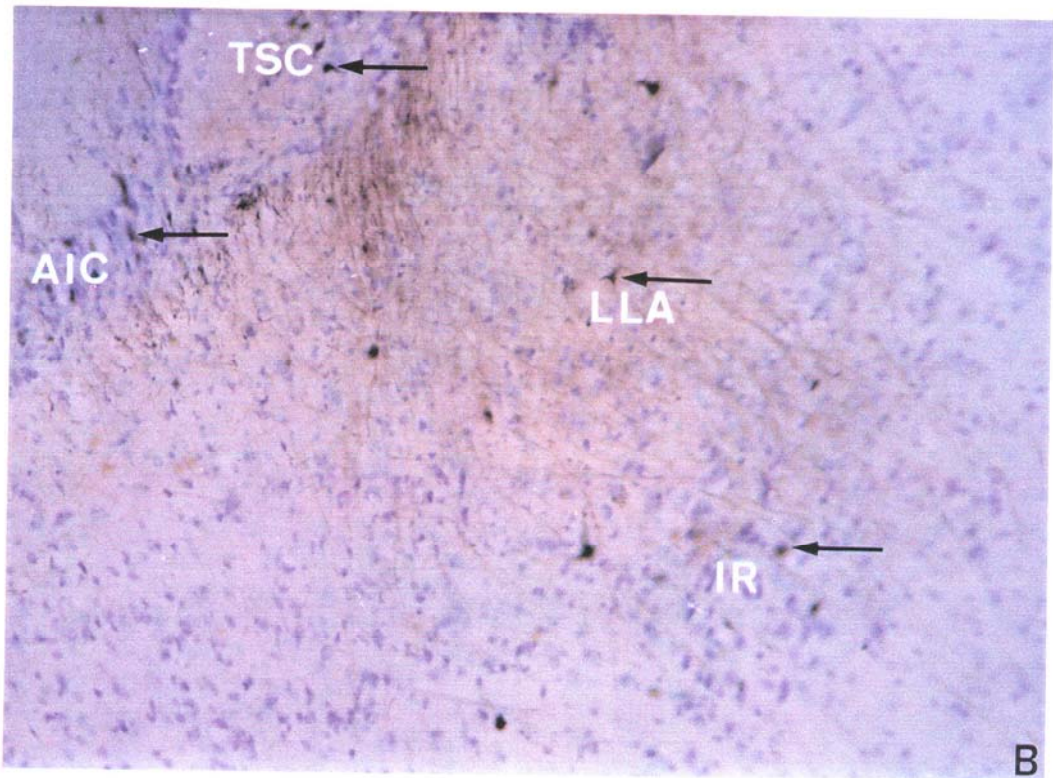
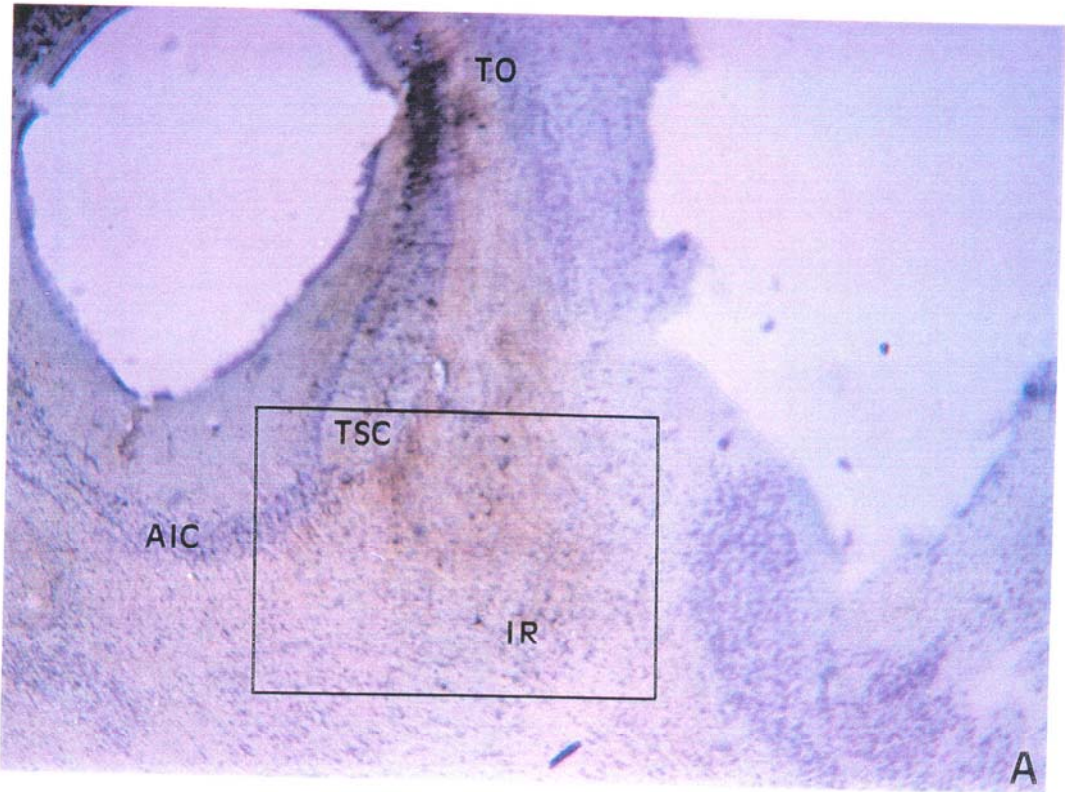
## Resultados

**Figura 24. A. Sección sagital de un cerebro de Gallotia donde se ha inyectado HRP in vitro en la zona caudal del TO y donde se observan neuronas marcadas en Torus Semicircularis (TSC) e Istmico Caudal. B. Detalle de la figura A donde se observan neuronas marcadas retrógradamente (señaladas con flecha larga) en el núcleo central del TSC, en la porción externa del TSC y en la lámina periventricular del TSC. Anterógradamente se marcan terminales en el Torus Externo y en el neuropilo periventricular del TSC (señaladas con flecha corta). Contraintinción con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X530.**

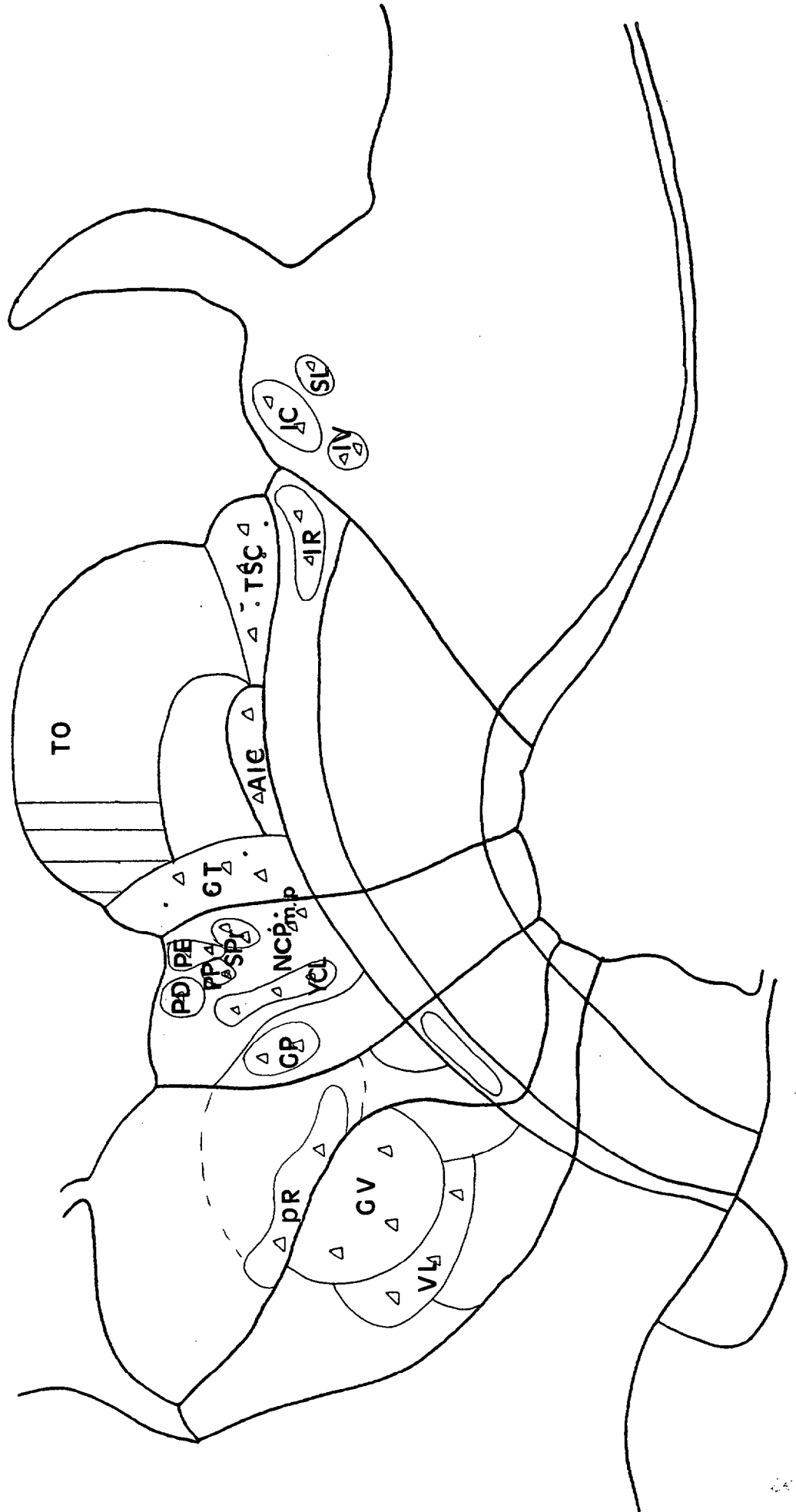


**Figura 25. A. Sección sagital de un cerebro de Gallotia donde se ha inyectado HRP in vitro en la zona caudal del TO. Corresponde al experimento de la figura 24. El recuadro se corresponde con la ampliación mostrada en B. B. Detalle de la foto anterior en la que se observa marcaje retrógrado en neuronas del núcleo Istmico Rostral, Area Intercollicular y del Limen Laminae Alaris (señaladas con una flecha). Contratación con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X330.**



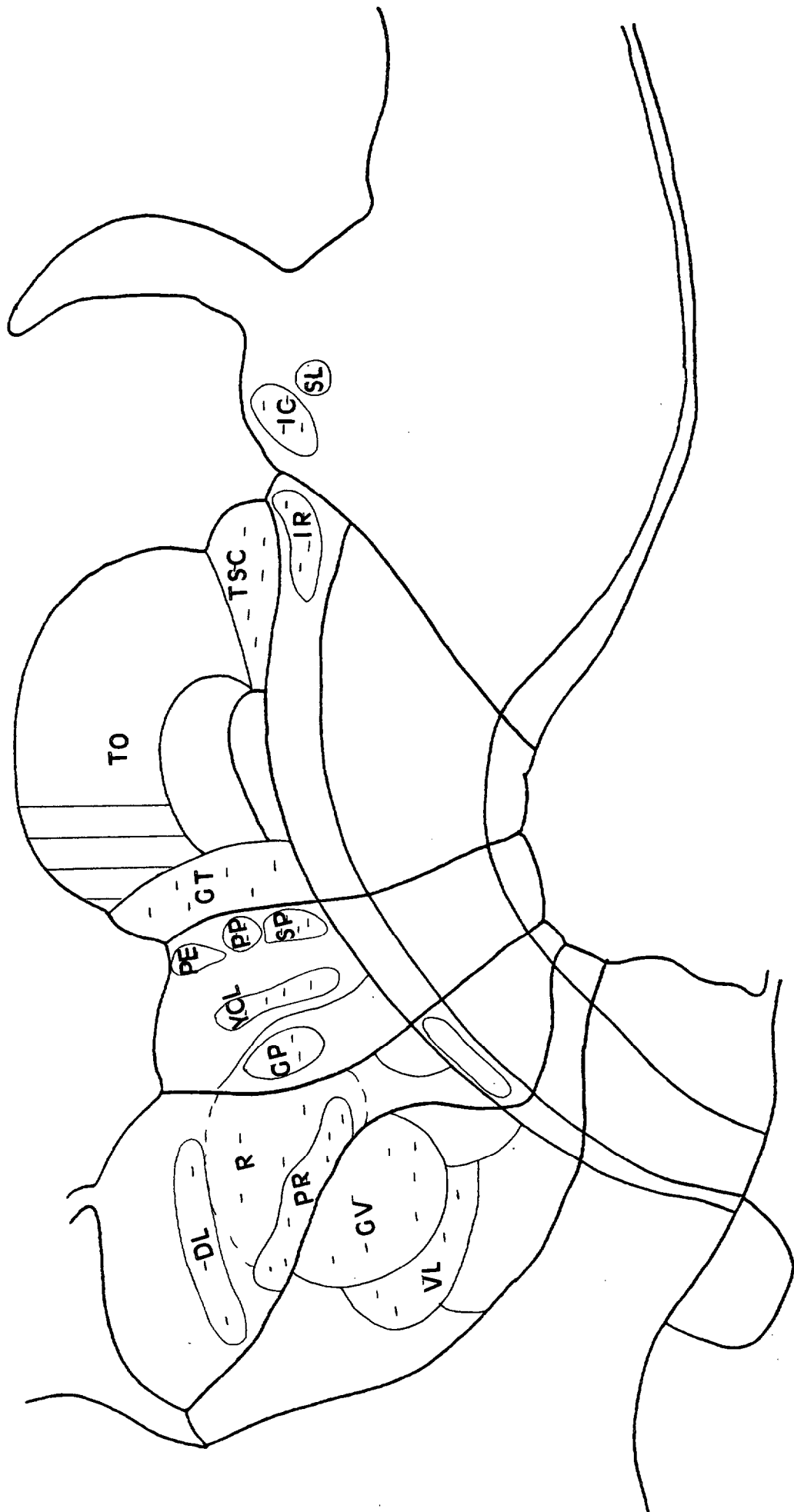


**Figura 26 y 27. Esquemas en que se resume la distribución del marcaje retrógrado (Aferencias, figura 26) y anterógrado (Eferencias, figura 27) al realizar inyección de HRP *in vitro* en la zona rostral del TO del lagarto *Gallotia stehlini*. Nótese el predominio de las conexiones alares. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo las representadas por triángulos las de mayor tamaño somático; las terminales se simbolizan con pequeñas rayitas. La zona de marcaje se representa por líneas rojas verticales paralelas.**



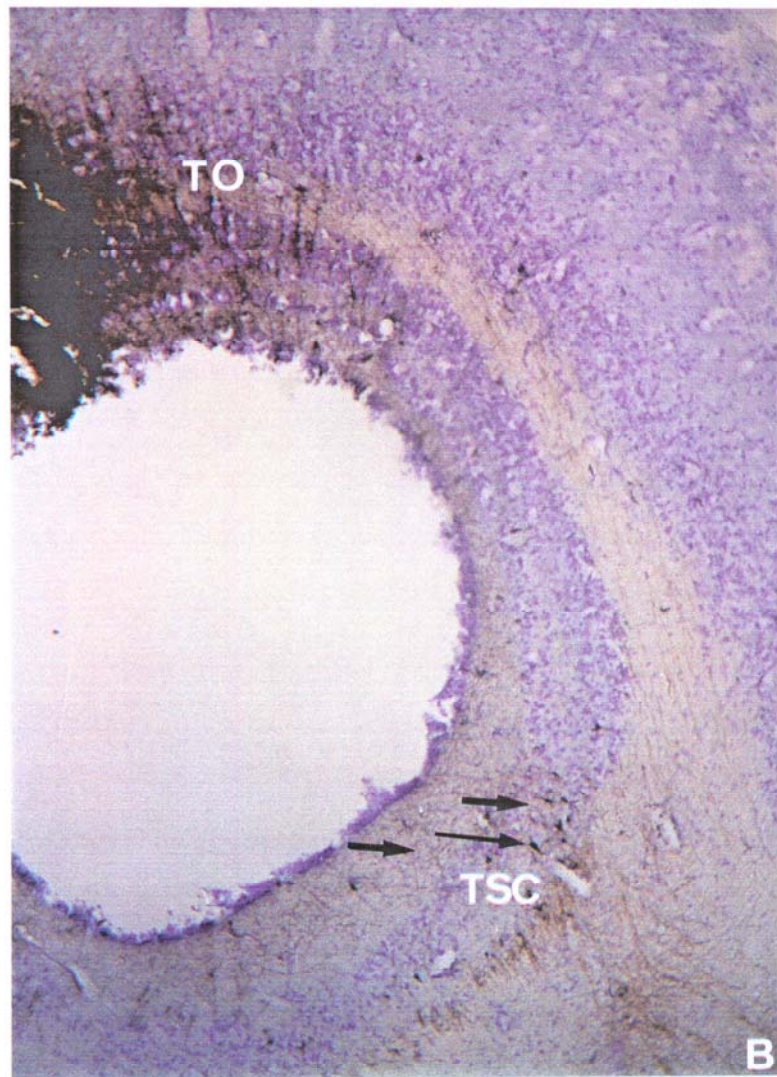
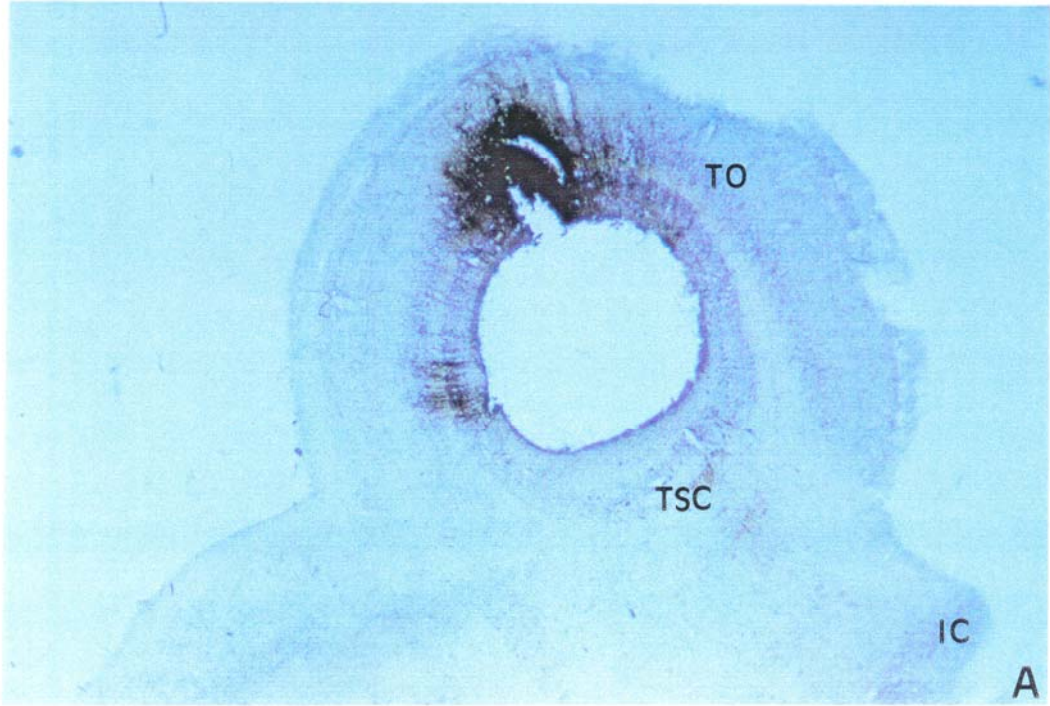
24





## Resultados

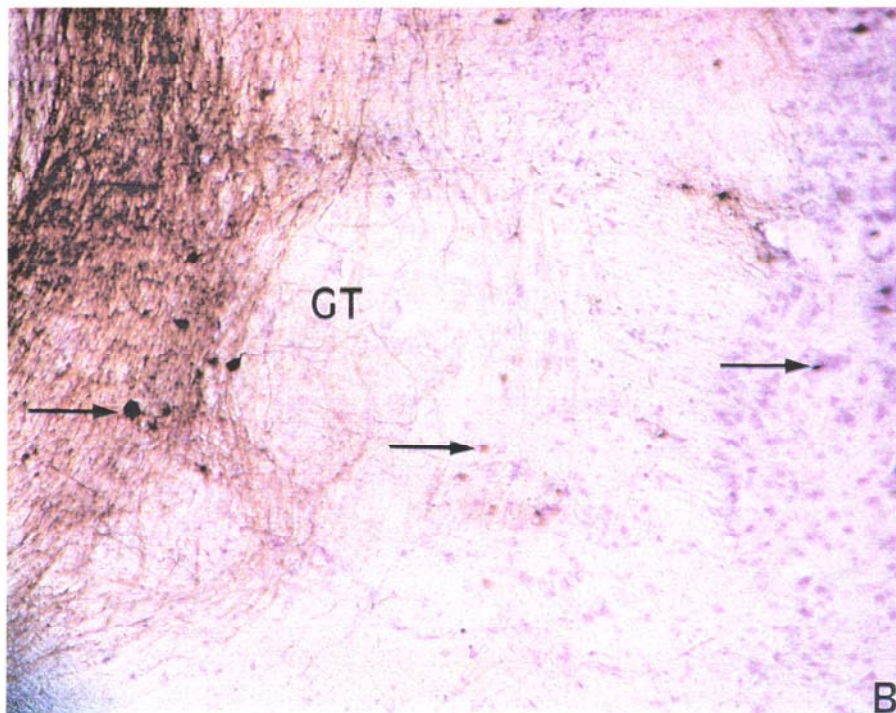
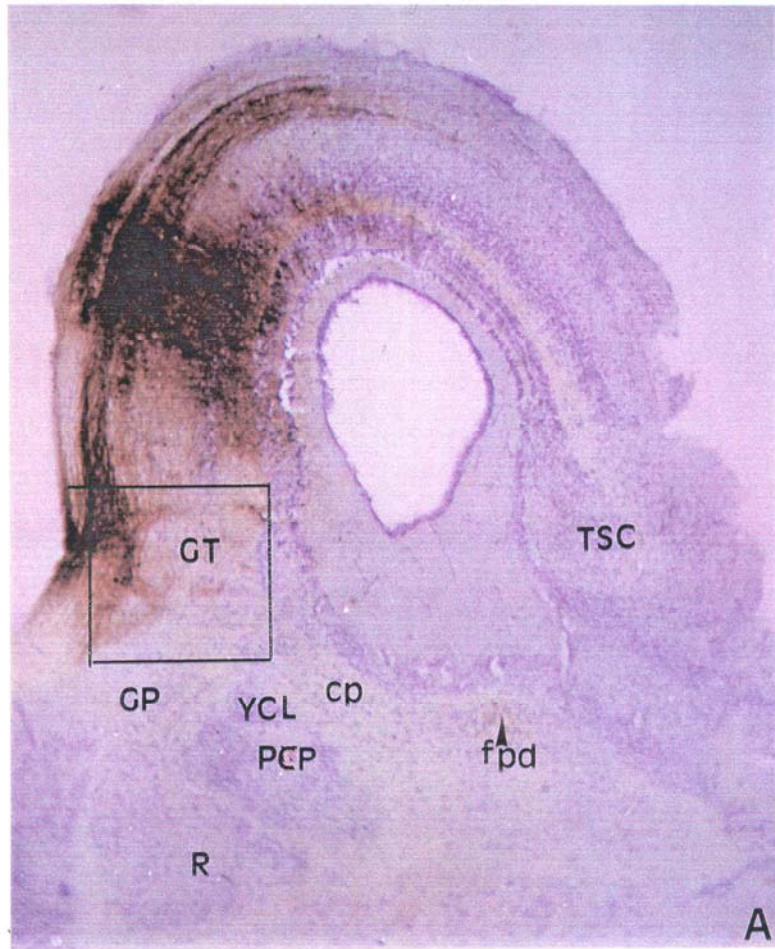
**Figura 28. A. Microfotografía del cerebro de Gallotia mostrando el lugar de inyección en la zona rostral del TO. B. Microfotografía que muestra un detalle del TO del lagarto donde se observa el lugar de inyección de HRP y el marcaje en el Torus Semicircularis (terminales en el neuropilo periventricular, terminales y neuronas en la porción externa del Torus). Los terminales se señalan con flecha corta. Las neuronas se señalan con flecha larga. Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X330.**



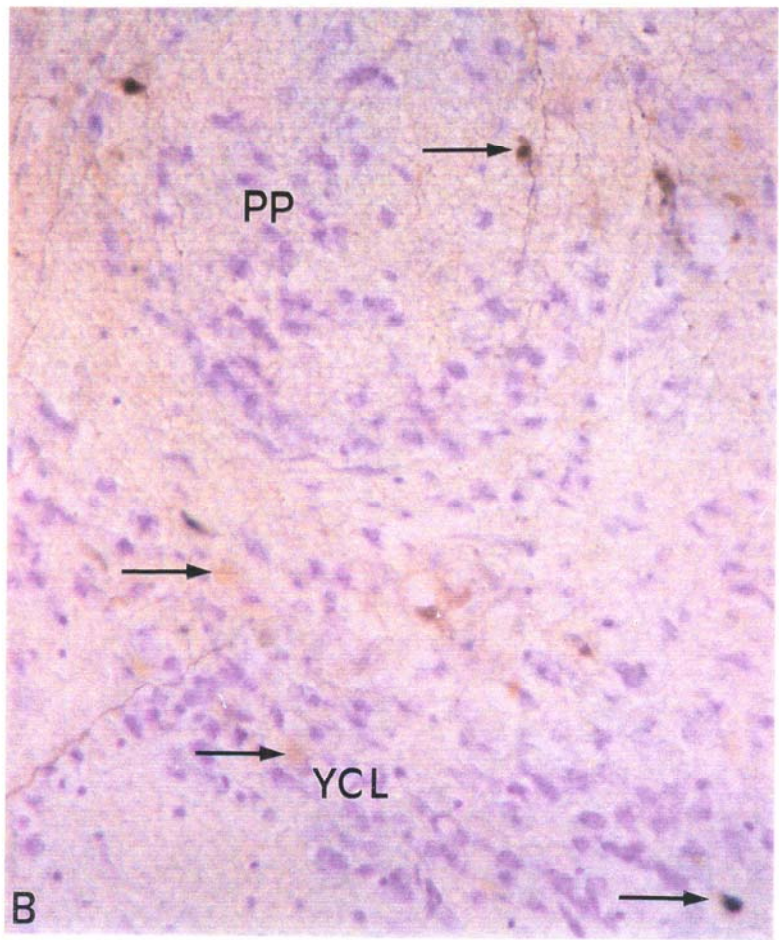
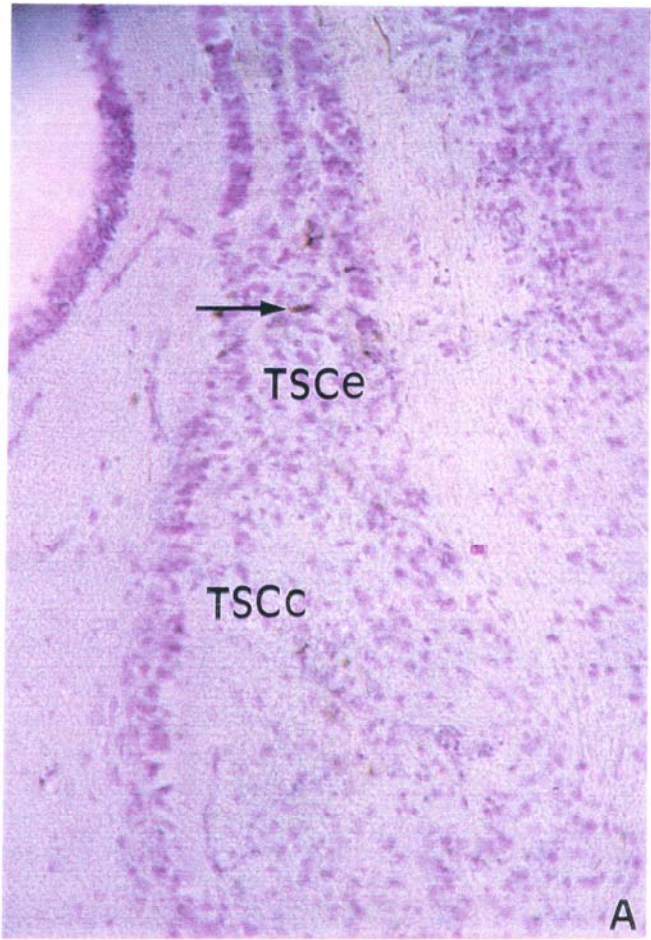
## Resultados

**Figura 29. A.** Corte sagital a nivel medial del cerebro de *Gallotia* donde se observa el lugar de inyección en la zona rostral del TO y la extensión del marcaje en sentido rostral y caudal. La zona encuadrada corresponde a la ampliación mostrada en B. **B.** Se muestra un detalle del Griseum Tectale (GT) donde se observan neuronas pequeñas marcadas en la capa gris periventricular y en la capa compacta profunda. Así mismo también se observan neuronas marcadas dispersas al paso del tracto óptico en el estrato reticular superficial del GT. En el estrato compacto profundo y en el plexiforme intermedio del GT se marcan terminales neuronales anterógradamente. Las neuronas marcadas se señalan con flecha. Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X330.





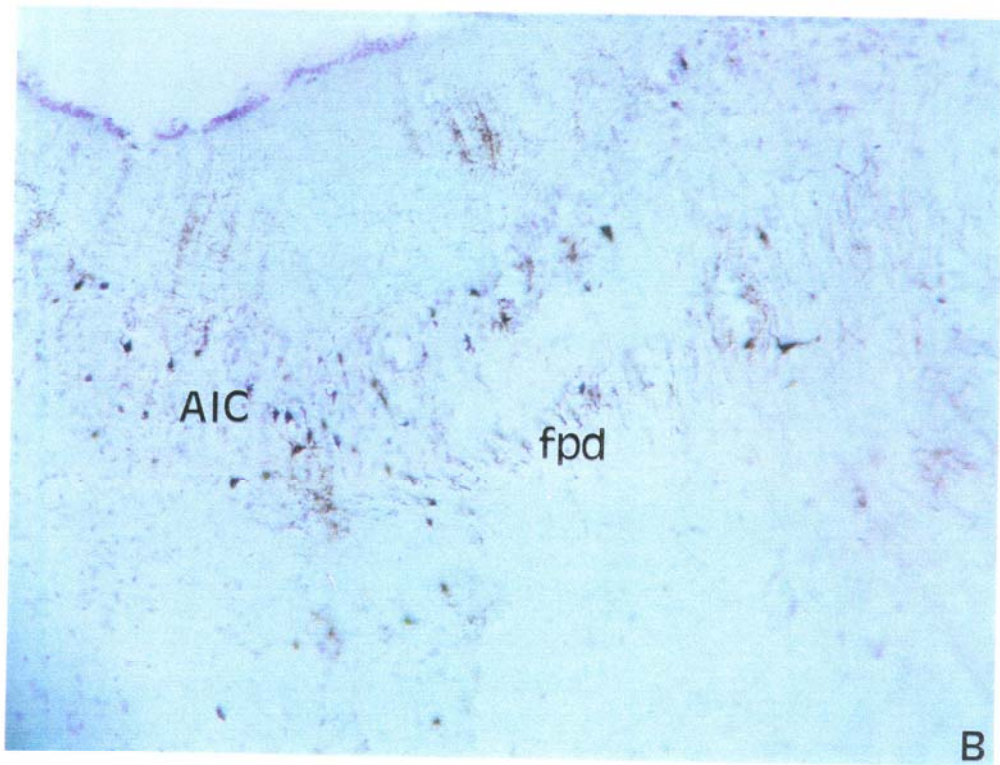
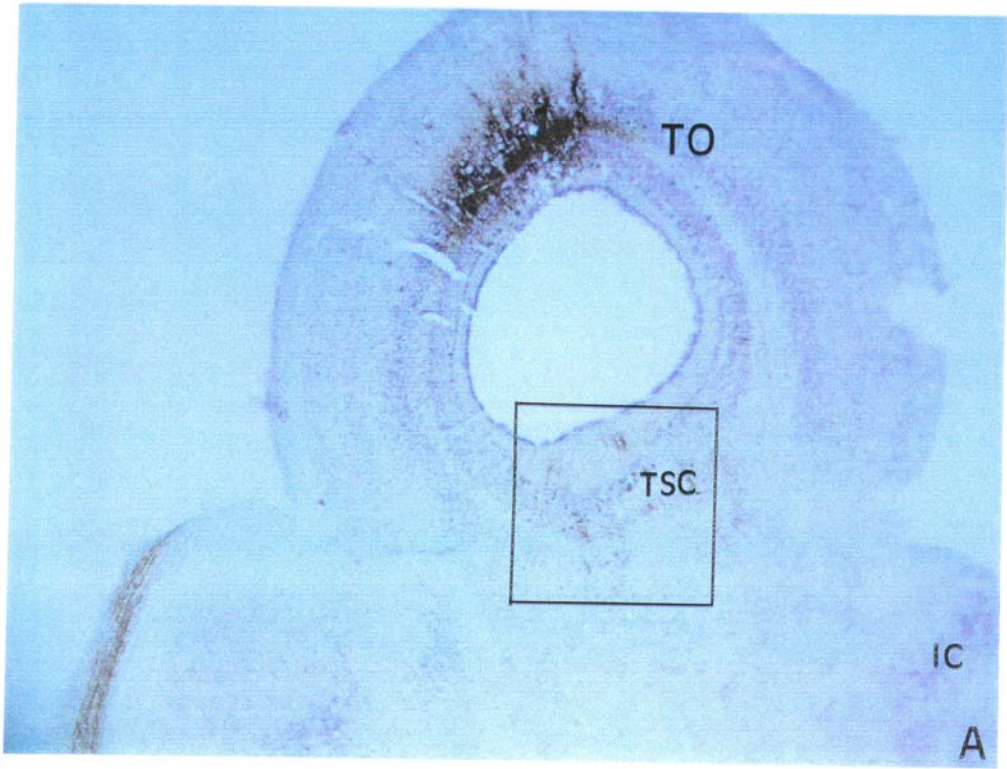
**Figura 30. Inyección de HRP en zona rostral del TO. A. Detalle de la figura 29 A donde se observan neuronas marcadas en la porción externa del Torus y en el Torus central. B. Microfotografía en la que se observan neuronas marcadas retrógradamente (señaladas con una flecha) en los núcleos sinencefálicos Pretectal Principal (PP) y Yuxtacomisural Lateral (YCL). Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X210; B: X330.**



## Resultados

**Figura 31. A. Sección sagital de un cerebro de Gallotia en el que hemos realizado inyección en la zona rostral del TO (pertenece al mismo experimento de la figura 30). Se observa marcaje en el Area Intercollicular. La zona encuadrada corresponde a la ampliación mostrada en la figura B. B. Se muestran neuronas marcadas retrógradamente en la capa gris del Area Intercollicular. Así mismo observamos marcaje en el conjunto de fibras del fascículo predorsal ventrales al Area Intercollicular y al Torus Semicircularis. Contratación con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X210.**

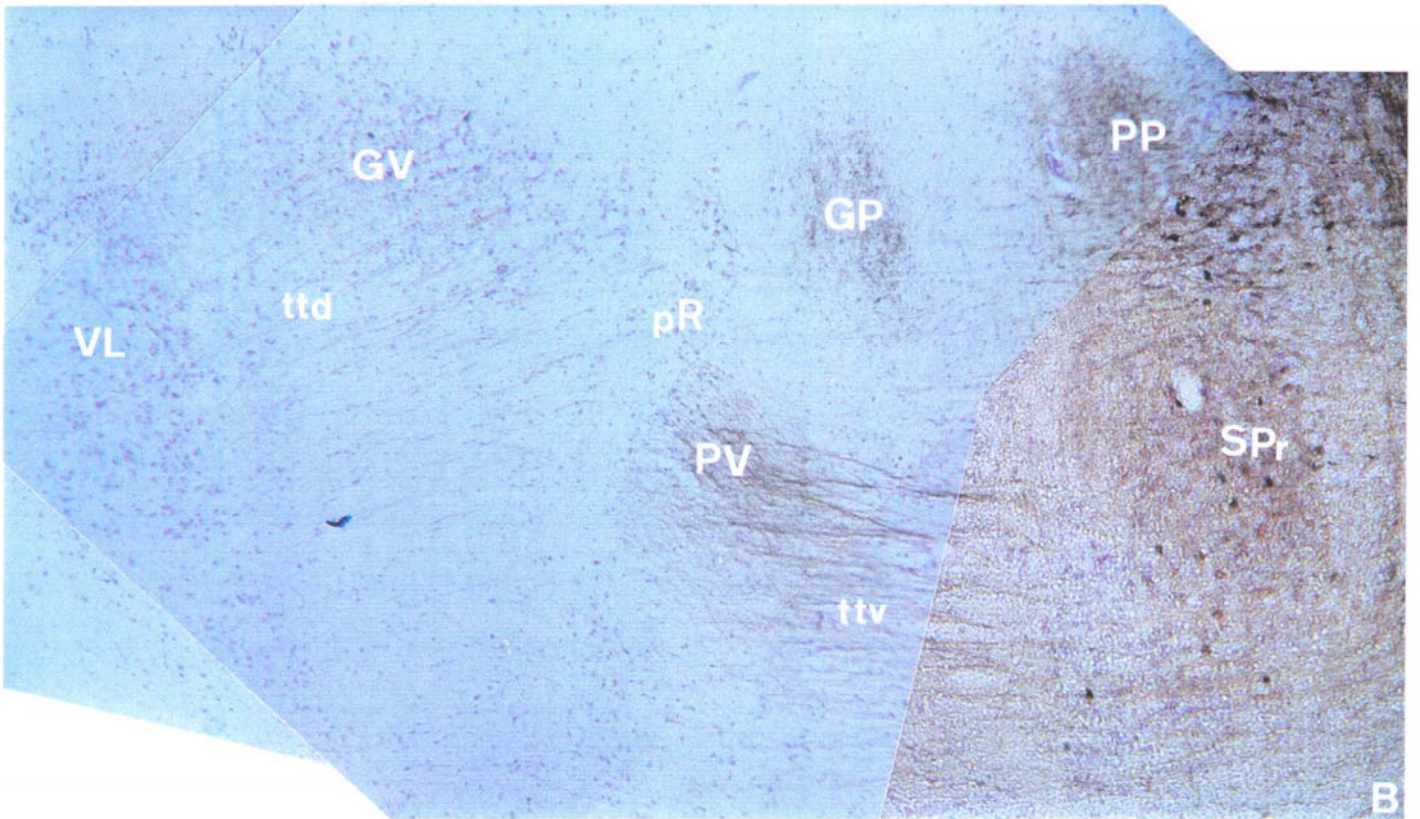
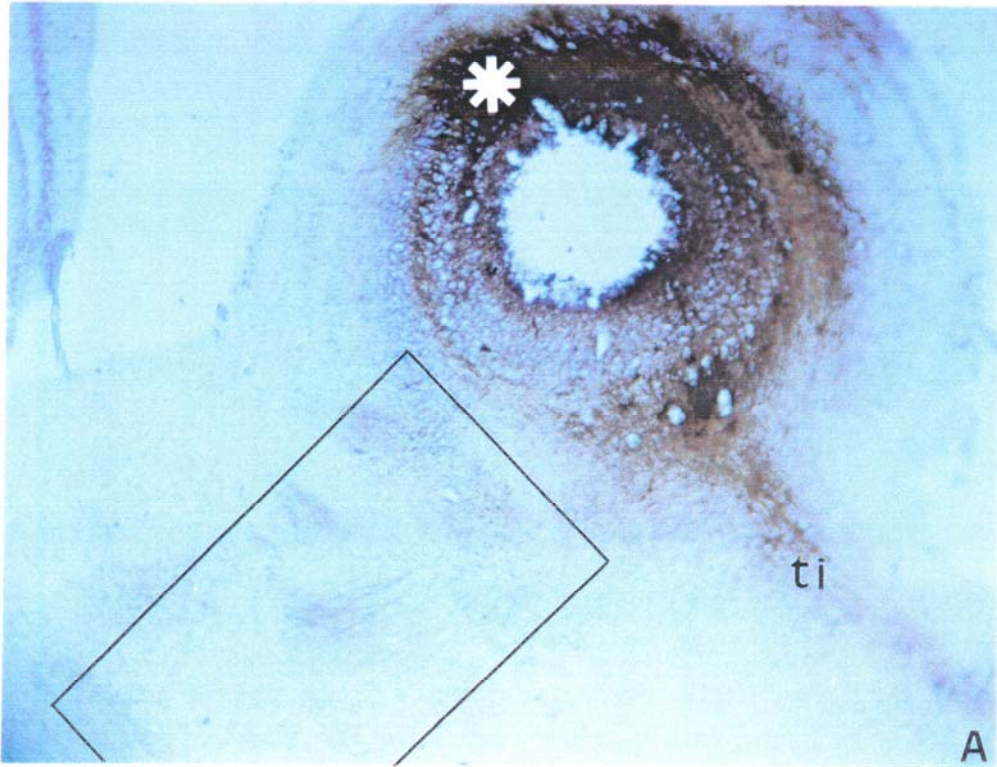




## Resultados

**Figura 32. A.** Sección sagital de un cerebro de *Gallotia* en el que hemos inyectado abundante HRP en la zona rostral del TO (señalado por un asterisco). Observese la gran cantidad de fibras marcadas que salen del TO. La zona encuadrada corresponde a la ampliación de la figura B. **B.** Se observa marcaje del tracto tecto talámico dorsal recorriendo dorsalmente el sinencéfalo, penetran en el parencéfalo posterior y terminan en el núcleo Ventro Lateral del parencéfalo anterior. A su vez se marcan intensos campos de terminales neuronales en los núcleos sinencefálicos Pretectal Principal y Genuculado Pretectal. El tracto tecto talámico ventral se observa que pasa ventral a los núcleos pretectales llegando al núcleo Posteroventral, donde se observa un grupo de terminales axonales marcado. Contratación con Violeta de Cresilo. **A:** X50; **B:** X130.

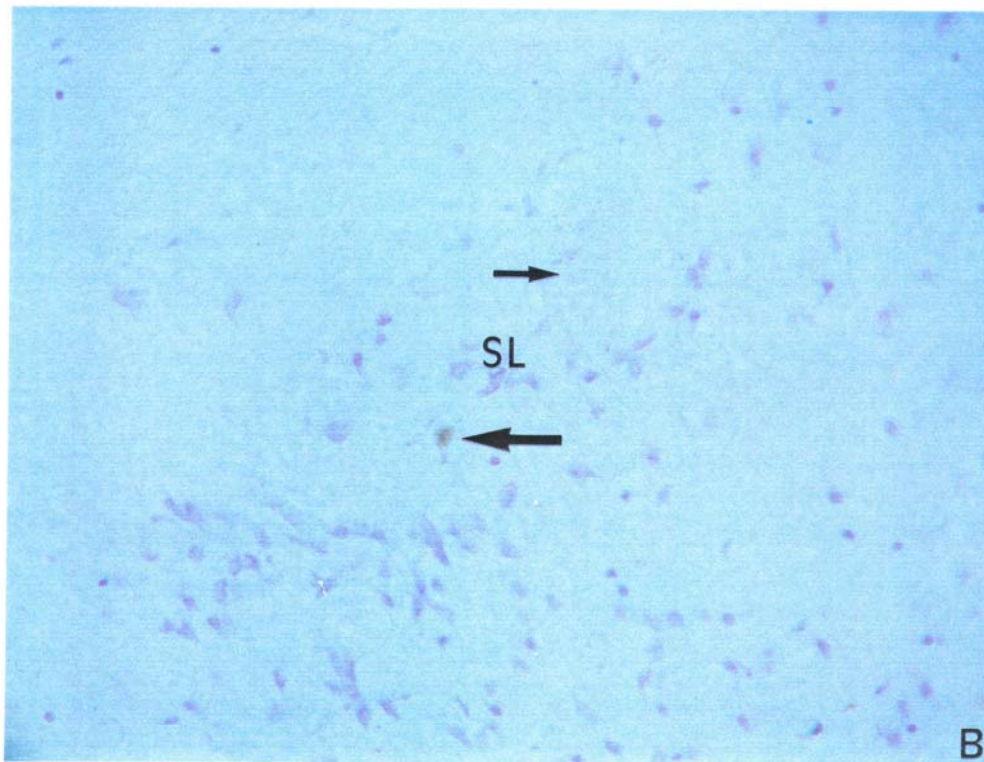
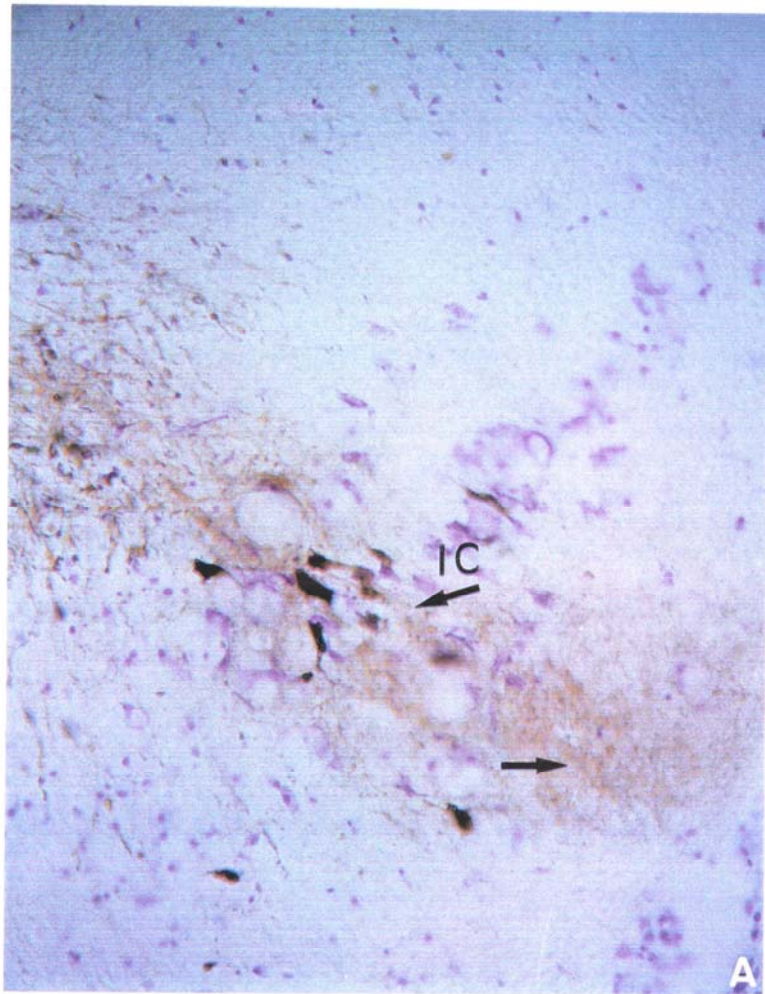




## Resultados

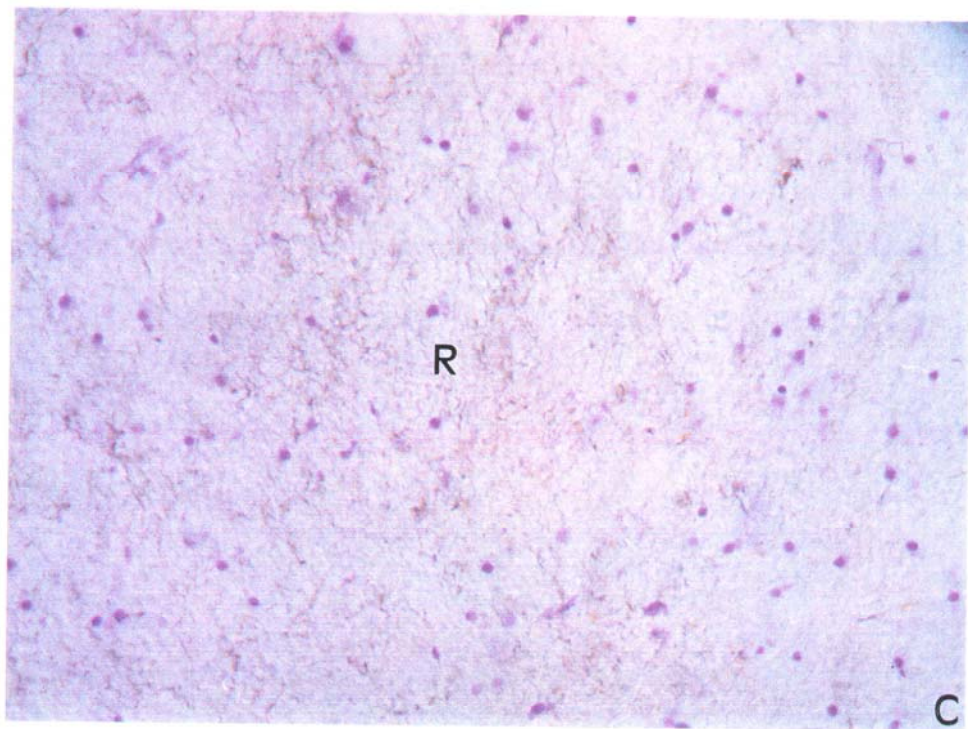
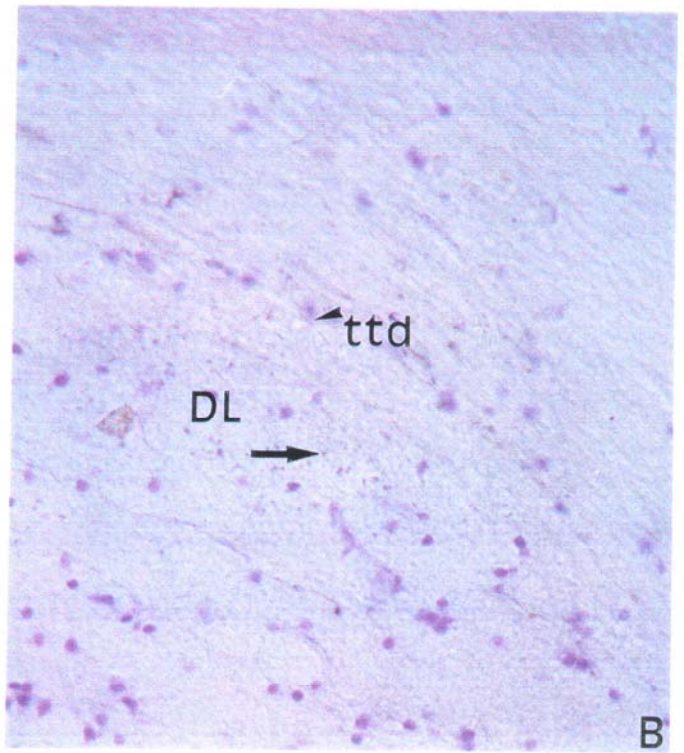
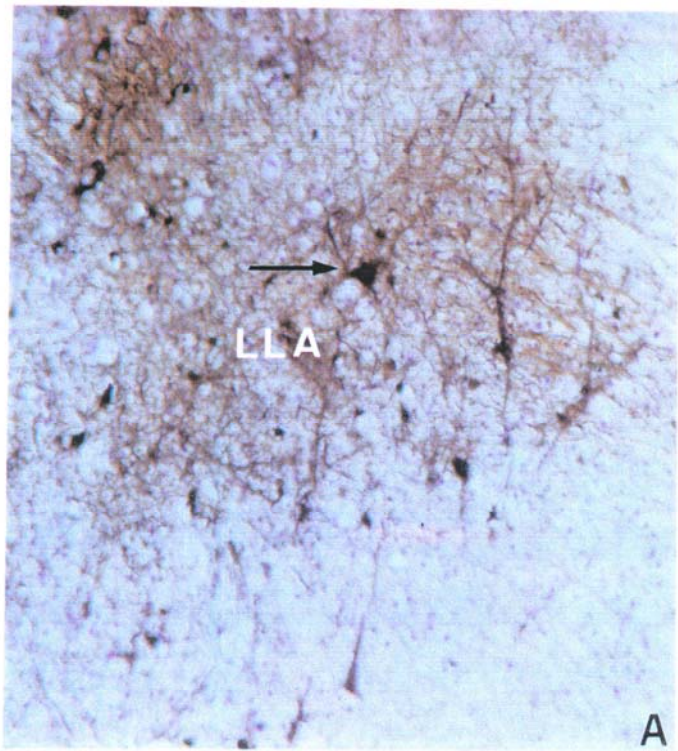
**Figura 33.** Marcaje de diferentes núcleos después de inyectar HRP en la zona rostral del TO. Detalles del experimento de la figura 32. **A.** Se observan terminales axonales (señalados con flechas) marcados en el neuropilo y en la zona celular del núcleo Istmico Caudal y grandes neuronas marcadas retrógradamente en su zona celular. **B.** Detalle del núcleo Semilunar del rombencéfalo donde se observan terminales neuronales marcados anterógradamente (flecha corta) y una neurona marcada retrógradamente (flecha larga). Contratación con Violeta de Cresilo. **A:** X330; **B:** X530.





**Figura 34. Detalles de marcaje producido después de inyectar HRP en la zona rostral del TO. Son detalles del experimento de la figura 32. A. Microfotografía mostrando marcaje de las neuronas gigantes del Limen Laminae Alaris . B. Se observan las fibras del tracto tecto talámico dorsal (punta de flecha) atravesando el núcleo Dorsolateral y terminales neuronales marcados en dicho núcleo (señalados con flecha). C. Se muestra un gran campo de terminales neuronales marcados anterógradamente en el núcleo Rotundus. Contratación con Violeta de Cresilo. A: X530; B: X530; C: X530.**

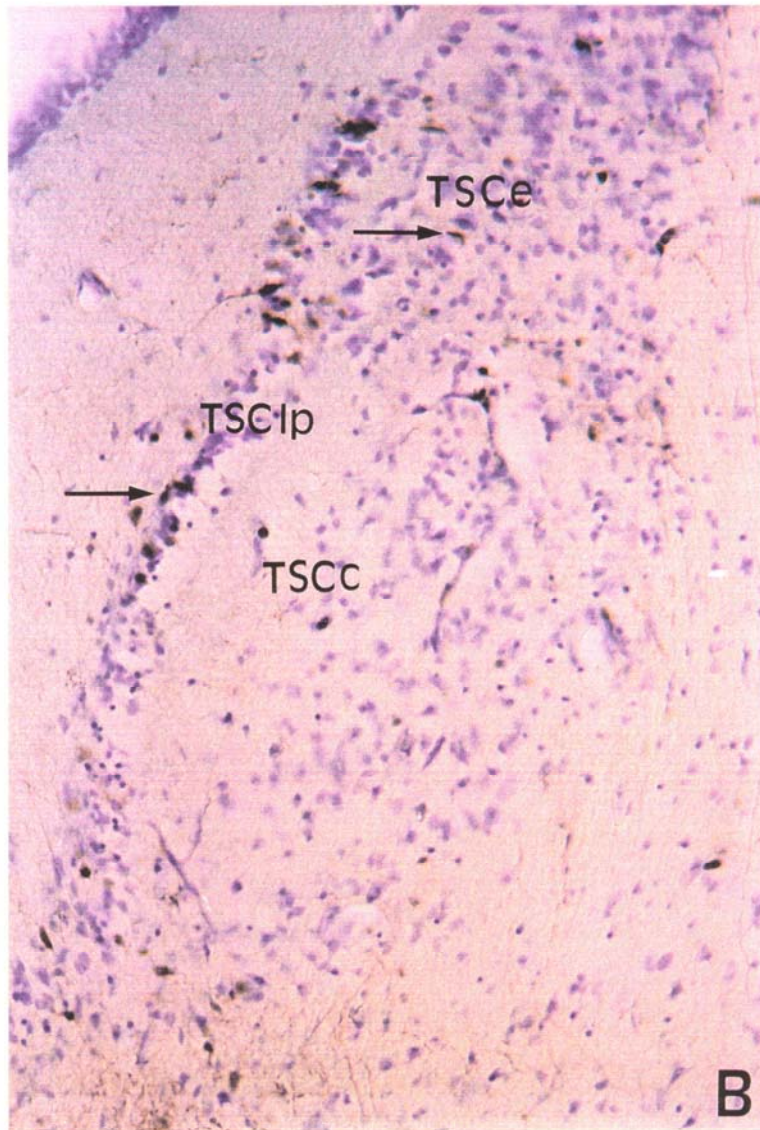
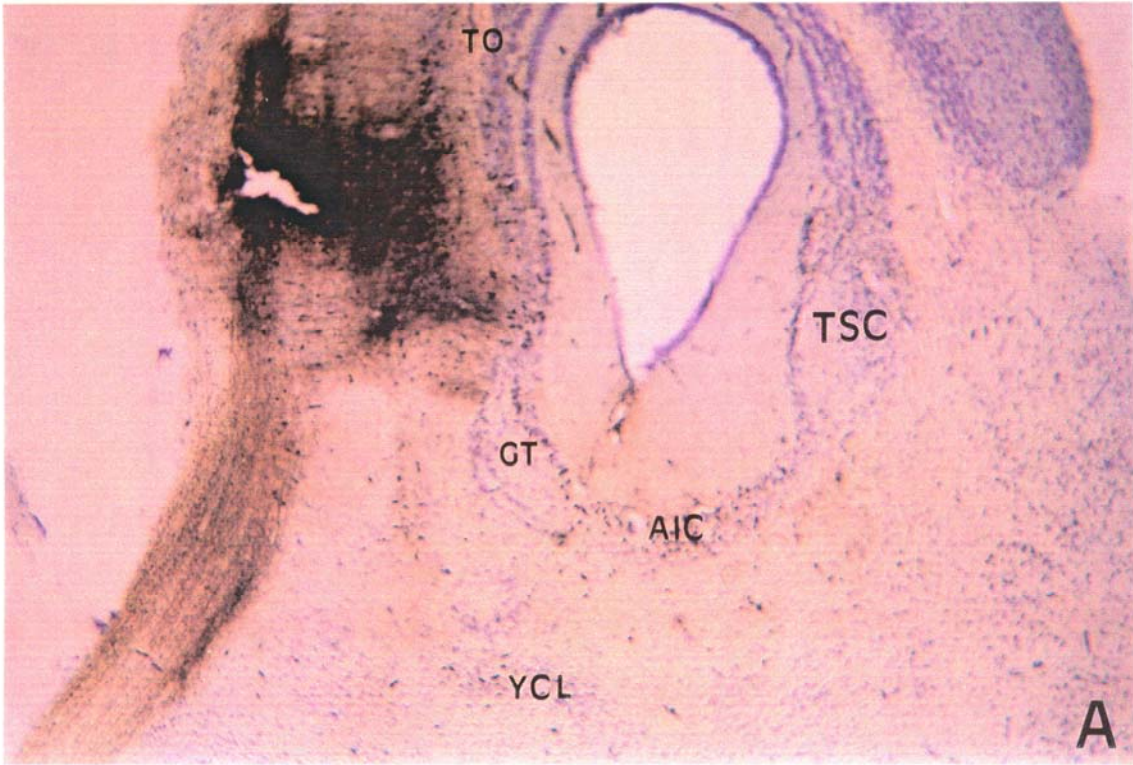




## Resultados

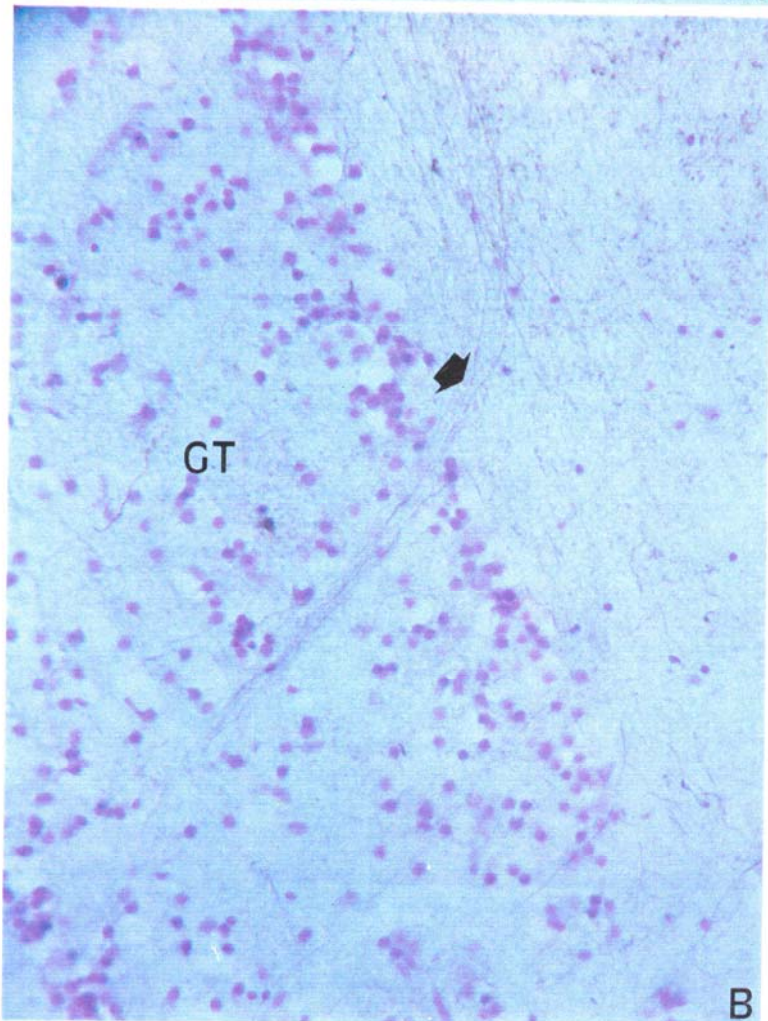
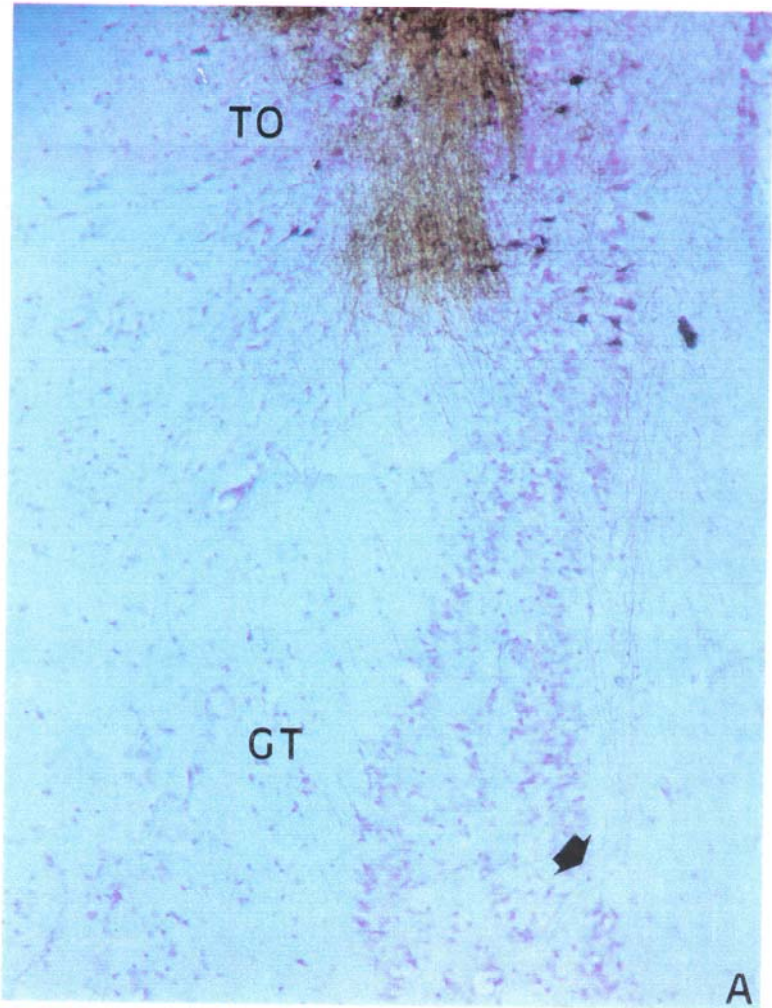
**Figura 35. A.** Microfotografía de una sección sagital del cerebro de *Gallotia stehlini* mostrando la zona de inyección de HRP situada en la zona rostral del TO y varias zonas de marcaje en el mesencéfalo. **B.** Detalle de la figura A donde se observan neuronas marcadas retrógradamente en la porción externa del Torus Semicircularis y en su lámina periventricular (señaladas con flecha). Contratinción con Violeta de Cresilo. **A:** X50; **B:** X330.



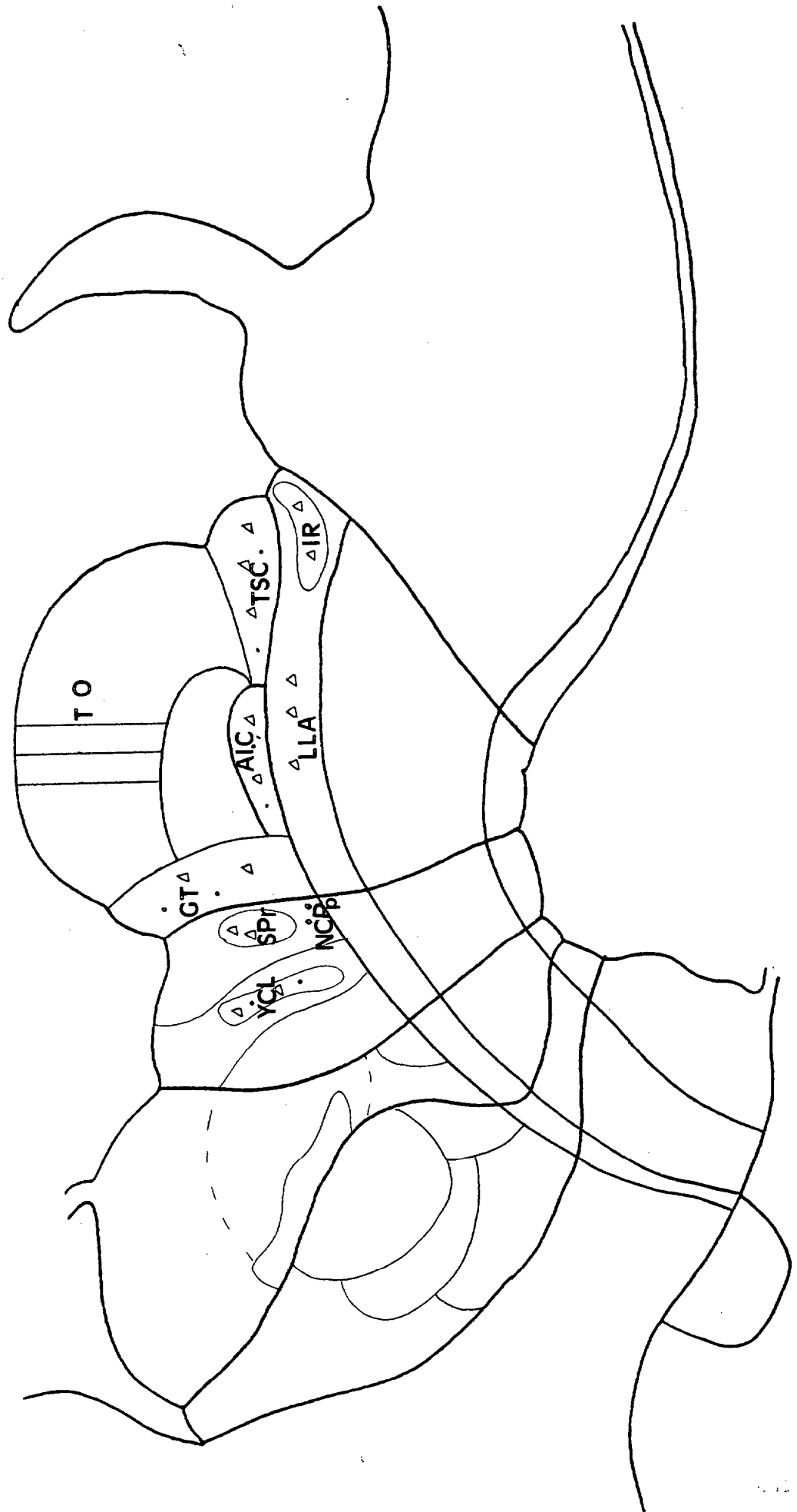


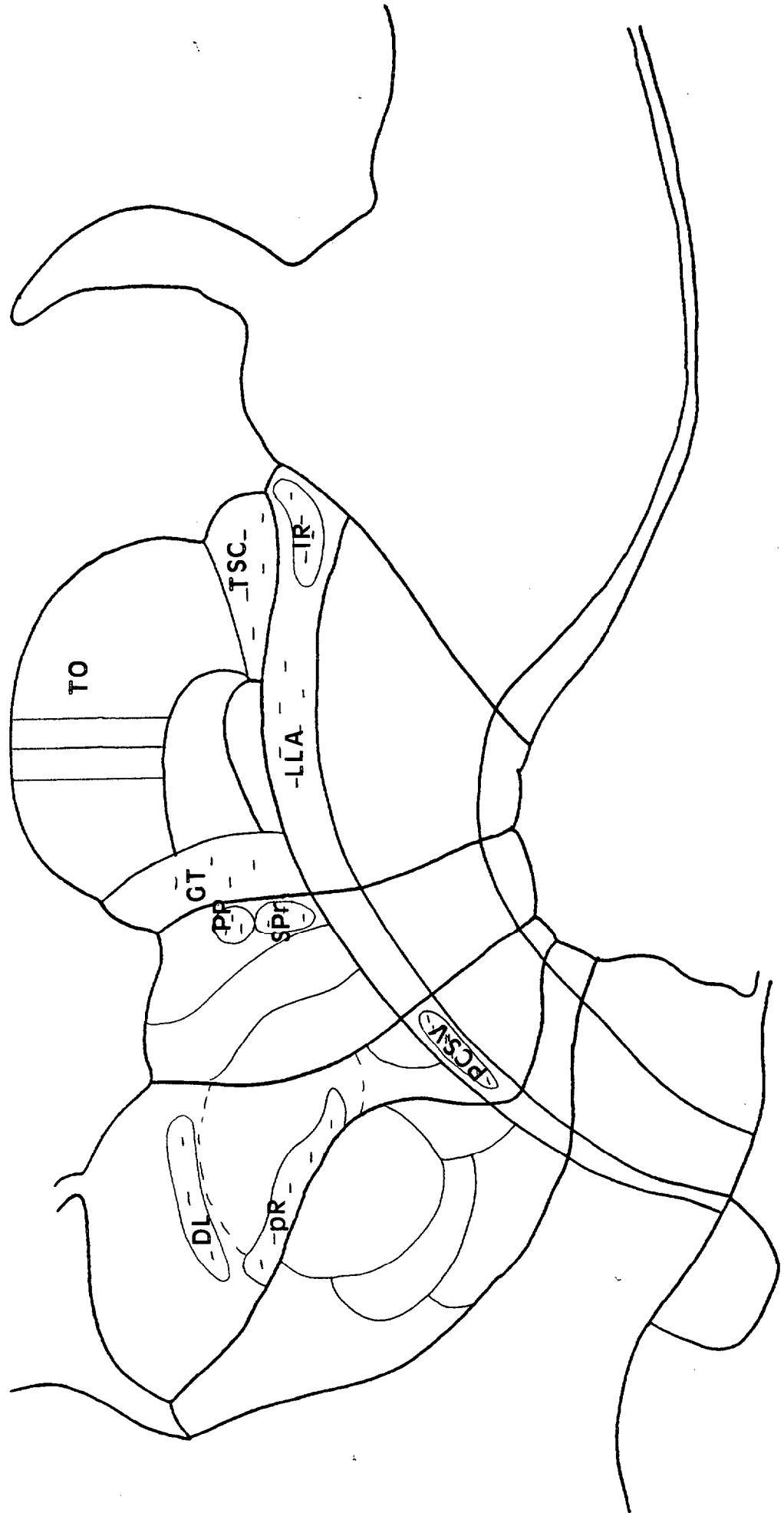
**Figura 36. A. Corte sagital del encéfalo de Gallotia donde se observan las fibras marcadas con HRP saliendo desde el lugar de inyección, situado en la zona rostral del TO, dirigiéndose hasta el Griseum Tectale. B. Se muestra un detalle de la figura 35 observándose la entrada en ángulo recto de los axones que desde el TO entran al Griseum Tectale. Contratación con Violeta de Cresilo. A: X210; B: X330.**





**Figura 37 y 38.** Esquemas en que se resume la distribución del marcaje retrógrado (Aferencias, figura 37) y anterógrado (Eferencias, figura 38) al realizar inyección de HRP *in vitro* en la zona dorsal del TO del lagarto *Gallotia stehlini*. Nótese el predominio de las conexiones alares. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo las representadas por triángulos las de mayor tamaño somático; las terminales se simbolizan con pequeñas rayitas. La zona de marcaje se representa por líneas rojas verticales paralelas.

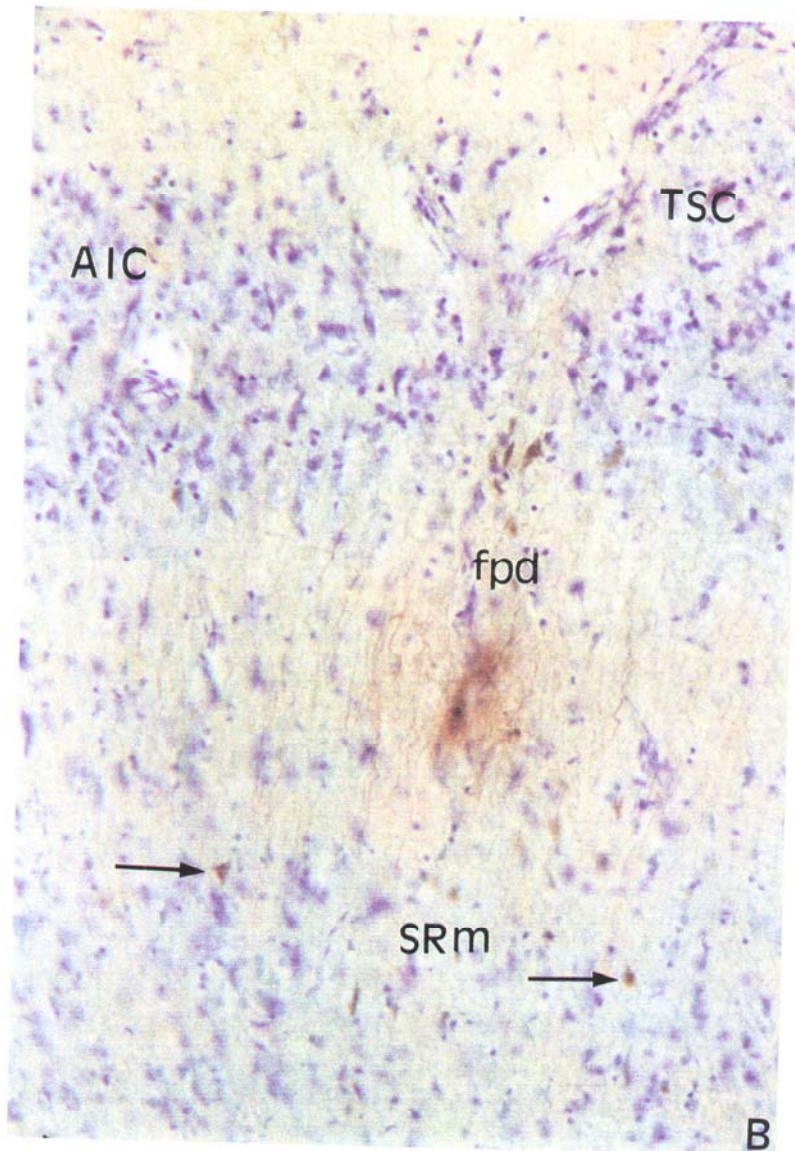
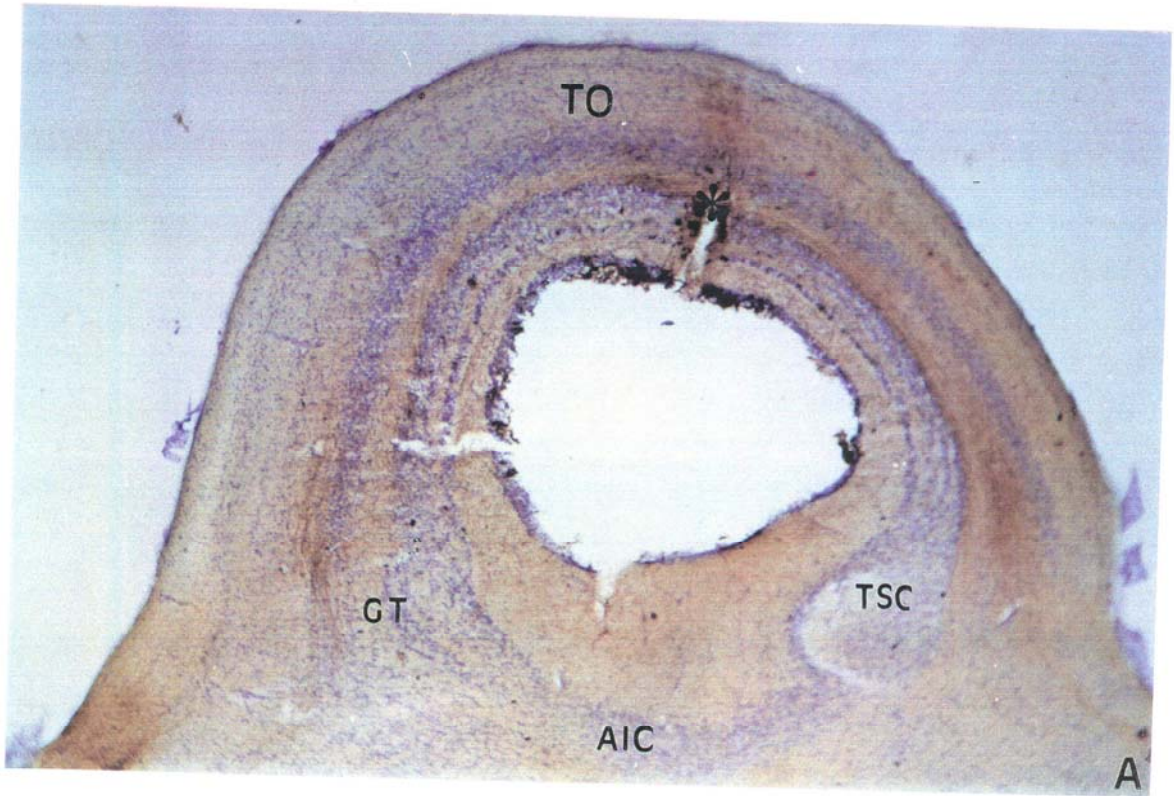




## Resultados

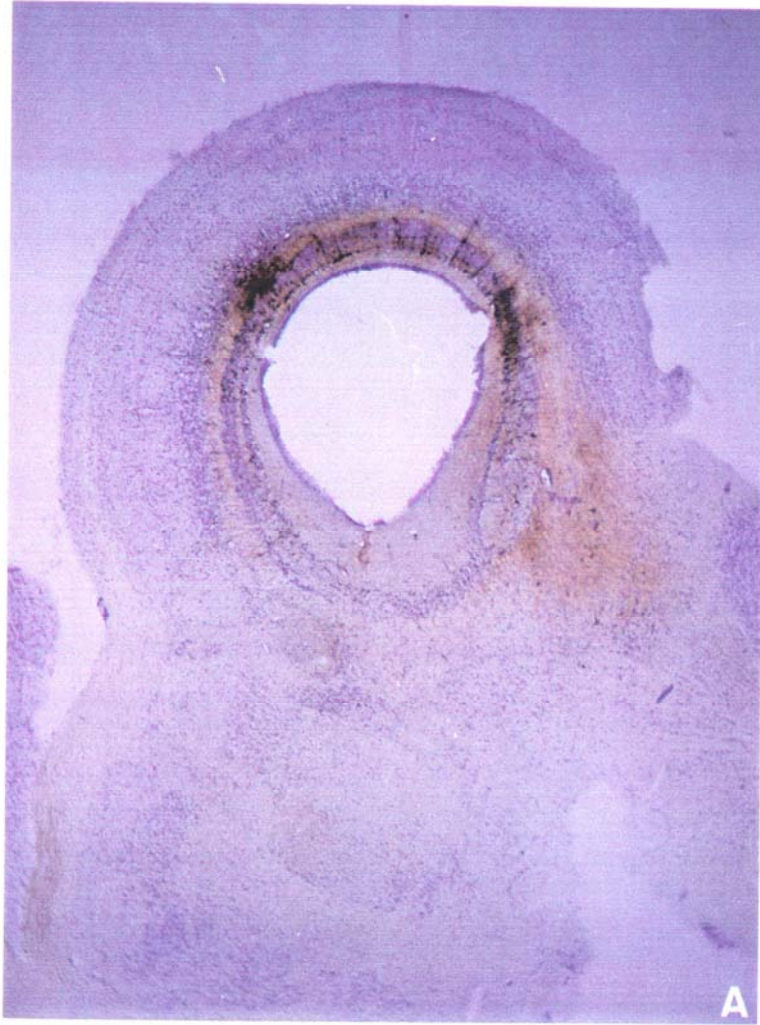
**Figura 39. A.** Microfotografía de corte sagital del cerebro de *Gallotia* donde observamos el lugar de inyección de HRP en la zona media del TO (señalado por un asterisco). **B.** Se muestra un detalle del fascículo predorsal agrupado ventral a la zona caudal del Area Intercollicular (AIC) y Torus Semicircularis (TSC), desde donde se dirige ventralmente hacia la placa basal mesencefálica, observándose además neuronas marcadas retrógradamente en la Sustancia Reticular Mesencefálica (SRm). Contratinción con Violeta de Cresilo. Contratinción con Violeta de Cresilo. **A: X50; B: X330.**



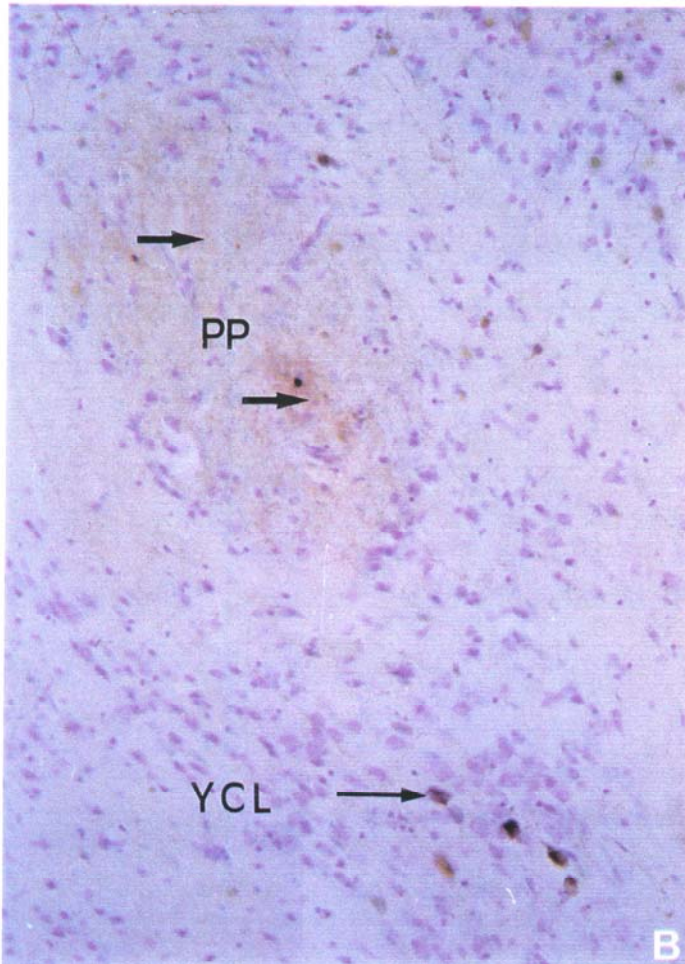




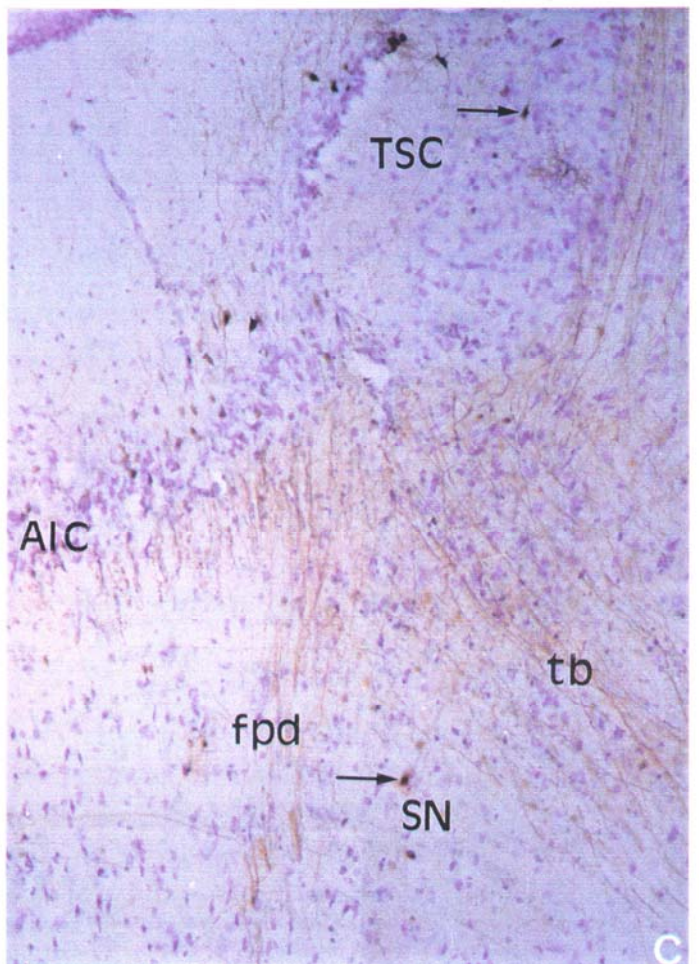
**Figura 40. A. Sección sagital de un cerebro de Gallotia donde hemos inyectado HRP en la zona media del TO. Las zonas encuadradas se corresponden con las ampliaciones de las fotos B, C y 41 A. B. Detalle en el que se muestra un grupo de terminales neuronales marcados retrógradamente en el núcleo Pretectal Principal (señaladas con flecha corta) y neuronas marcadas anterógradamente en el núcleo Yuxtacomisural Lateral (señaladas con flecha larga). C. Se muestran marcadas las fibras del fascículo predorsal y del tracto tecto bulbar, así como neuronas (marcadas con flechas) y terminales en la Sustancia Negra y en la zona central del Torus Semicircularis. Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X330; C: X210.**



A



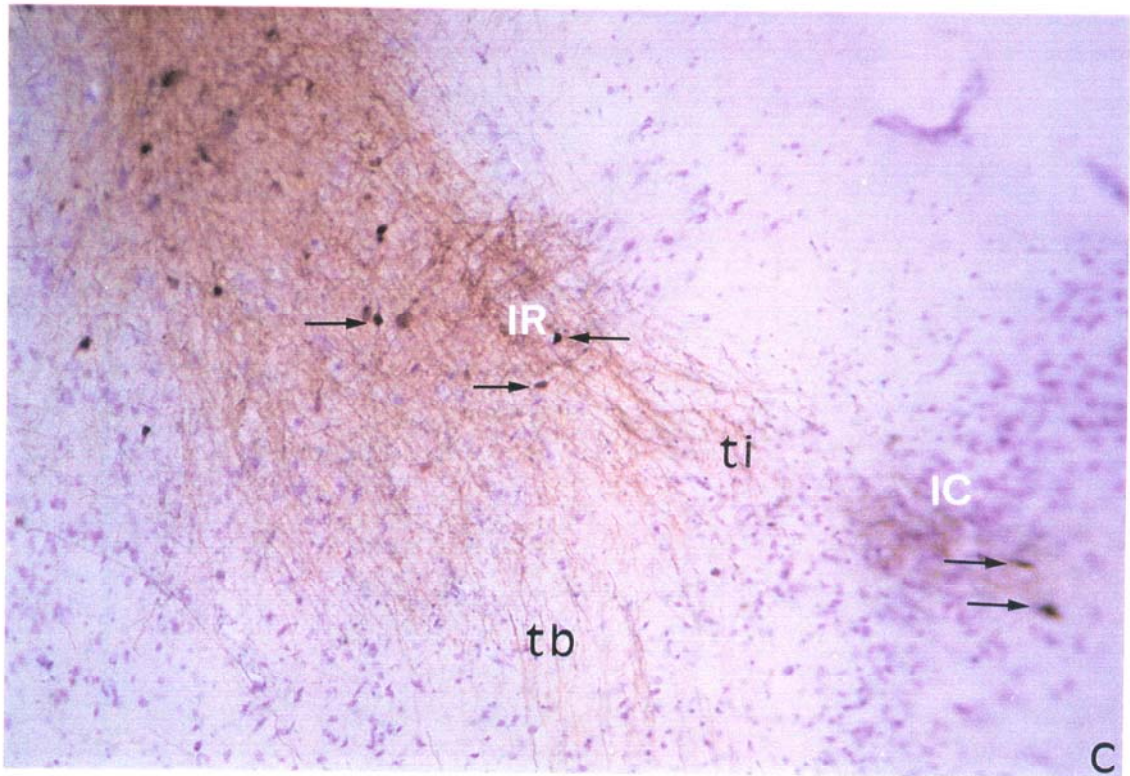
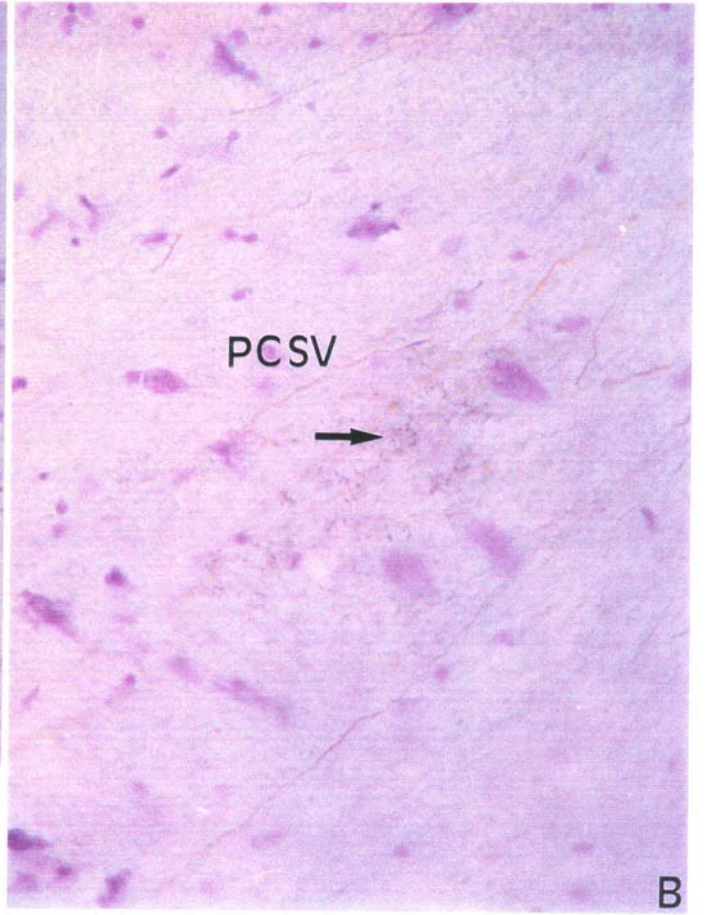
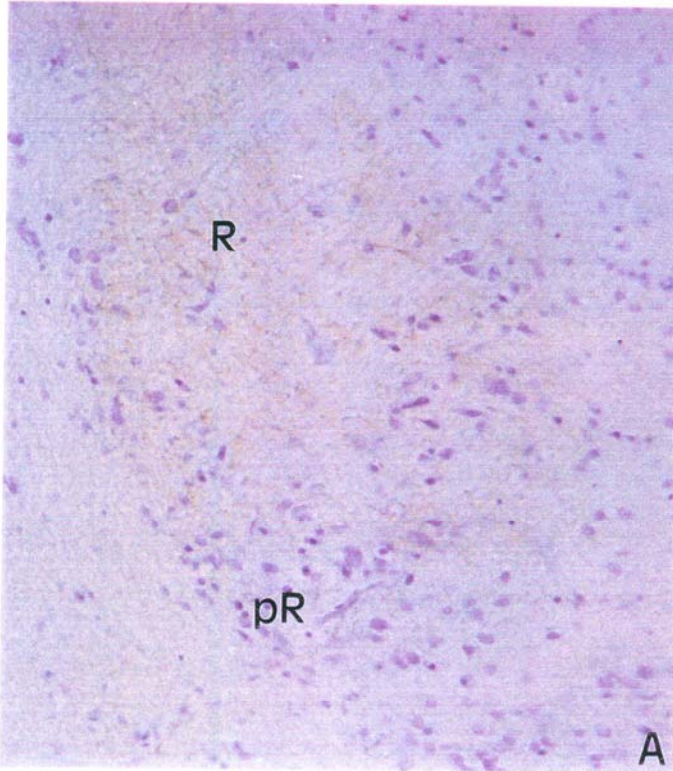
B



C

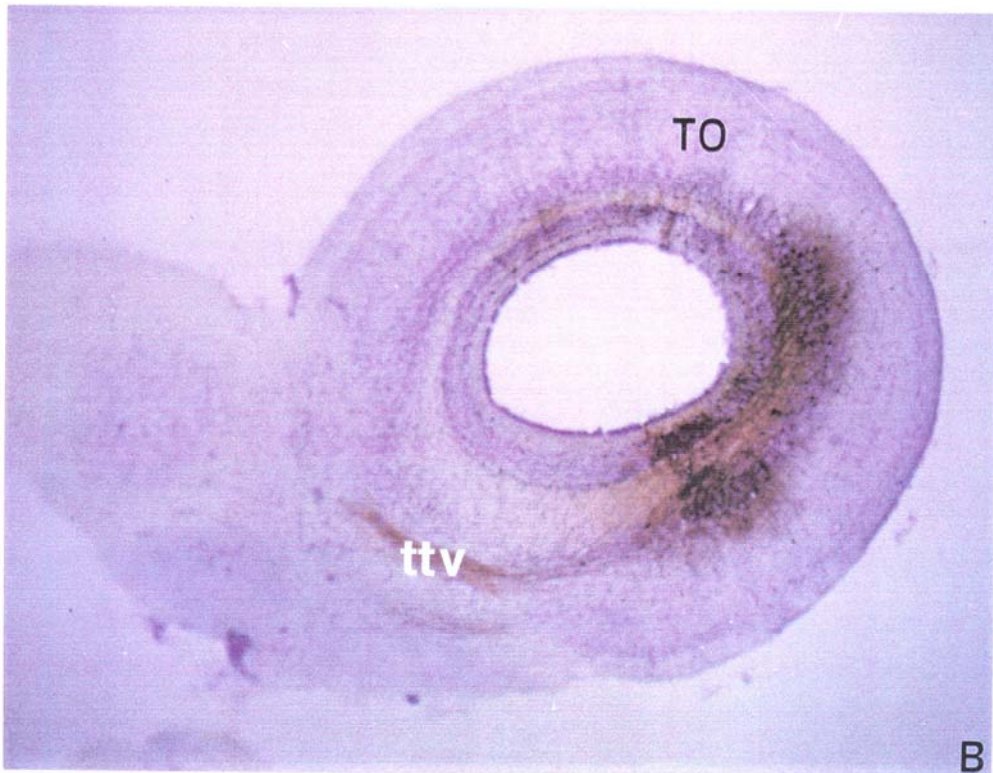
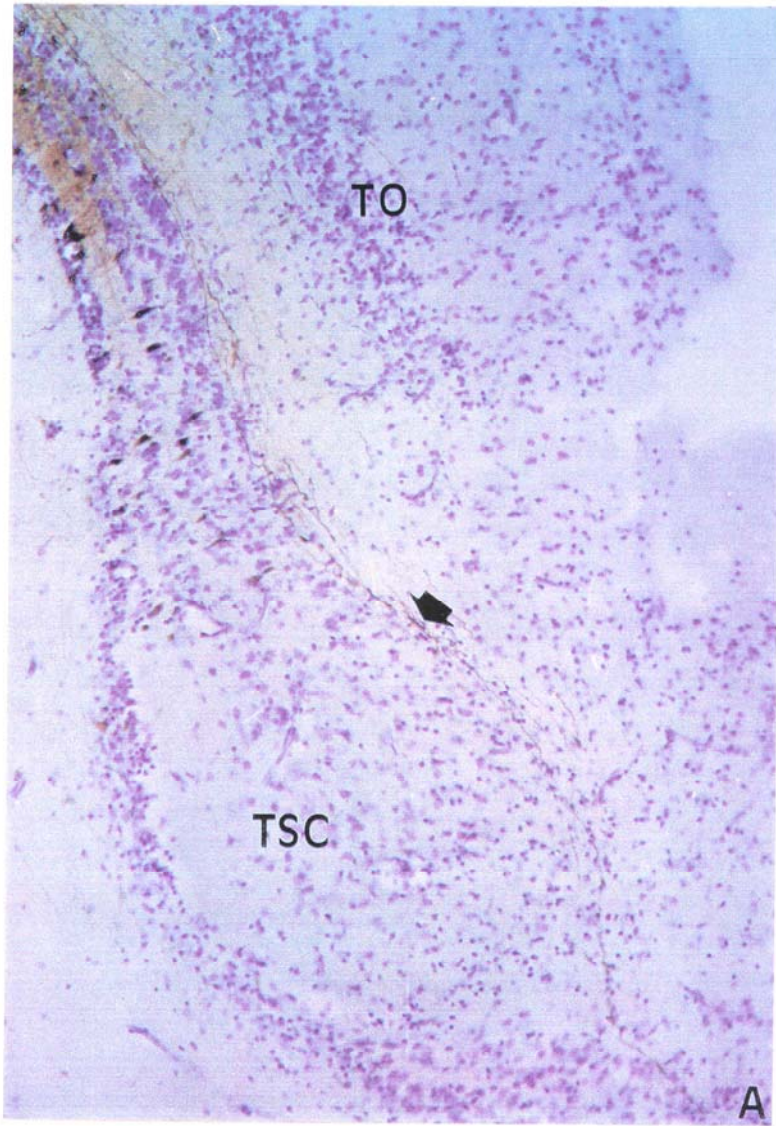
**Figura 41. Zonas de marcaje después de inyectar HRP en la zona media del TO (experimento de la figura 40 A). A. Detalle de la figura 40 A donde se observan terminales marcados en el núcleo Peritotúndico y Rotundus. B. Se muestran terminales marcados anterógradamente (señaladas con flecha) en el núcleo Posterior de la Comisura Supraóptica Ventral y el paso por este núcleo de las fibras del tracto tecto talámico ventral. C. Se muestra la salida, por la zona caudal del tectum, de las fibras de los tractos tecto bulbar y tecto ístmico, observándose neuronas marcadas retrógradamente en el núcleo Istmico Caudal y en el Istmico Rostral (señaladas con flechas). Contraintinción con Violeta de Cresilo. A: X330; B: X530; C: X210.**





**Figura 42.** Detalles del experimento 40 A en el cual se ha inyectado HRP en la zona media del TO. **A.** Se marcan las fibras del tracto mesencefálico del trigémino (marcado con flecha) que discurre dorsal al Torus Central. **B.** Visión panorámica de sección sagital del encéfalo a nivel superficial, observándose marcado el gran contingente de fibras del tracto tecto talámico ventral saliendo del TO por su zona caudal. Contratinción con Violeta de Cresilo. **A:** X210; **B:** X50.



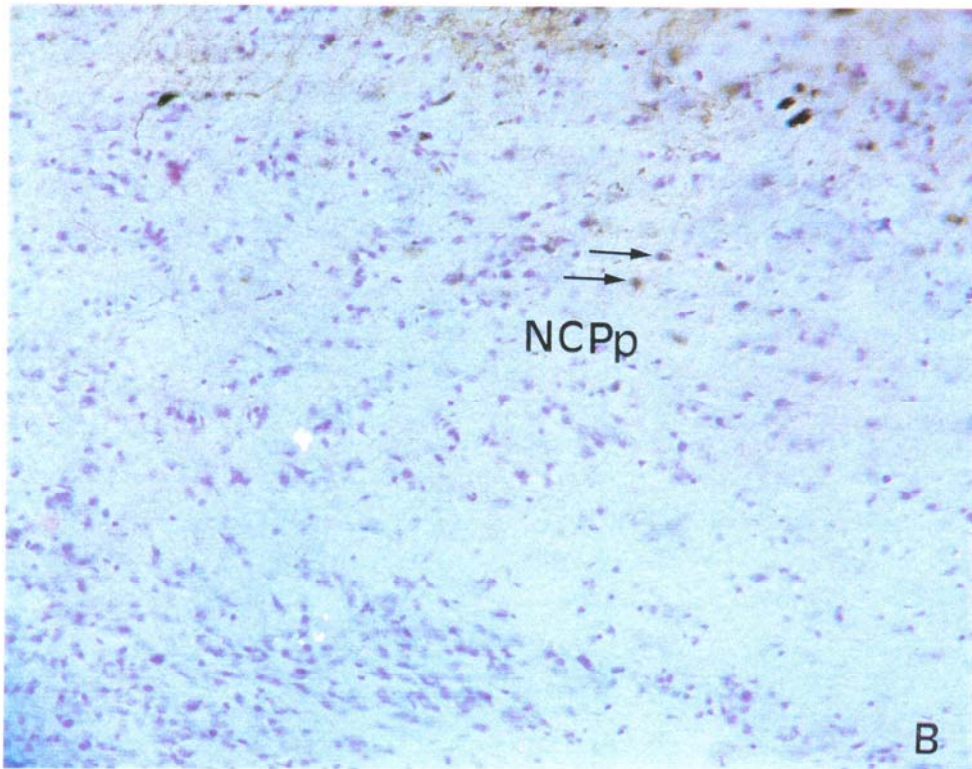
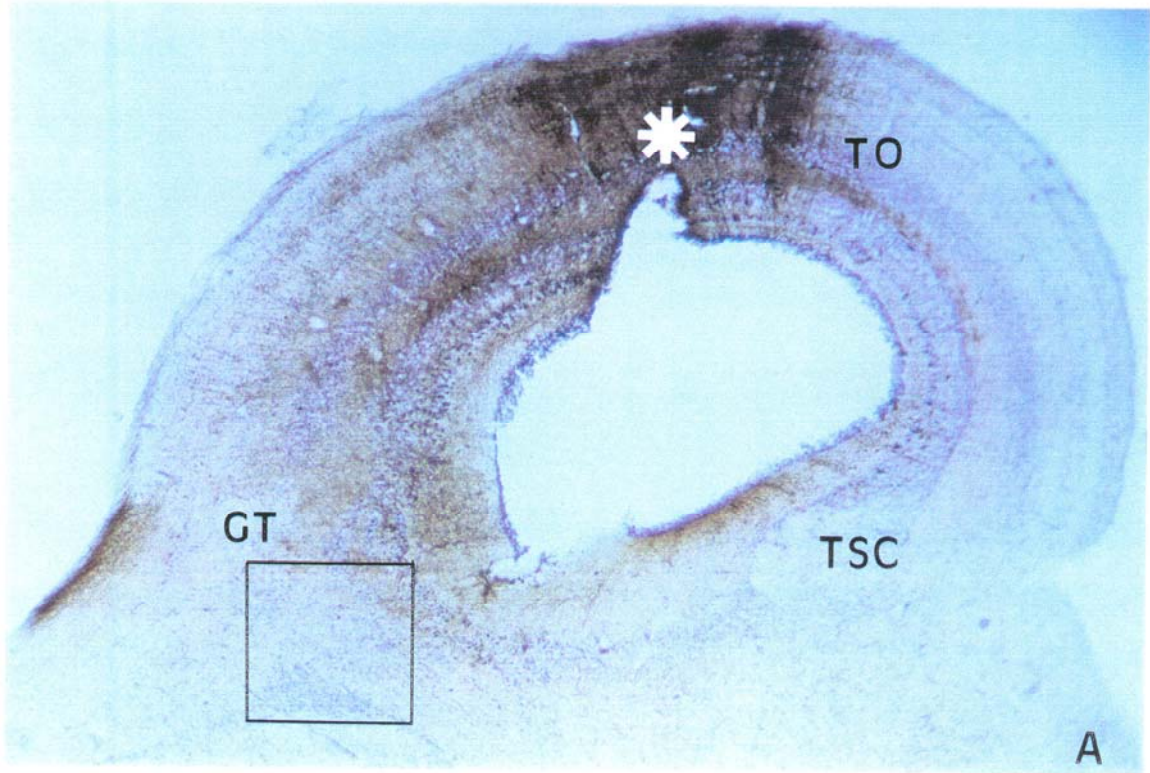


## Resultados

**Figura 43. A. Corte sagital del encéfalo de Gallotia a nivel medio-profundo donde se observa la zona de inyección en la zona media del TO. Se observa abundante marcaje en el Griseum Tectale y en el núcleo parvocelular de la Comisura Posterior. La zona encuadrada se corresponde con la ampliación mostrada en B.**

**B. Detalle de neuronas pequeñas marcadas retrógradamente en el núcleo parvocelular de la Comisura Posterior. Contraintinción con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X330.**

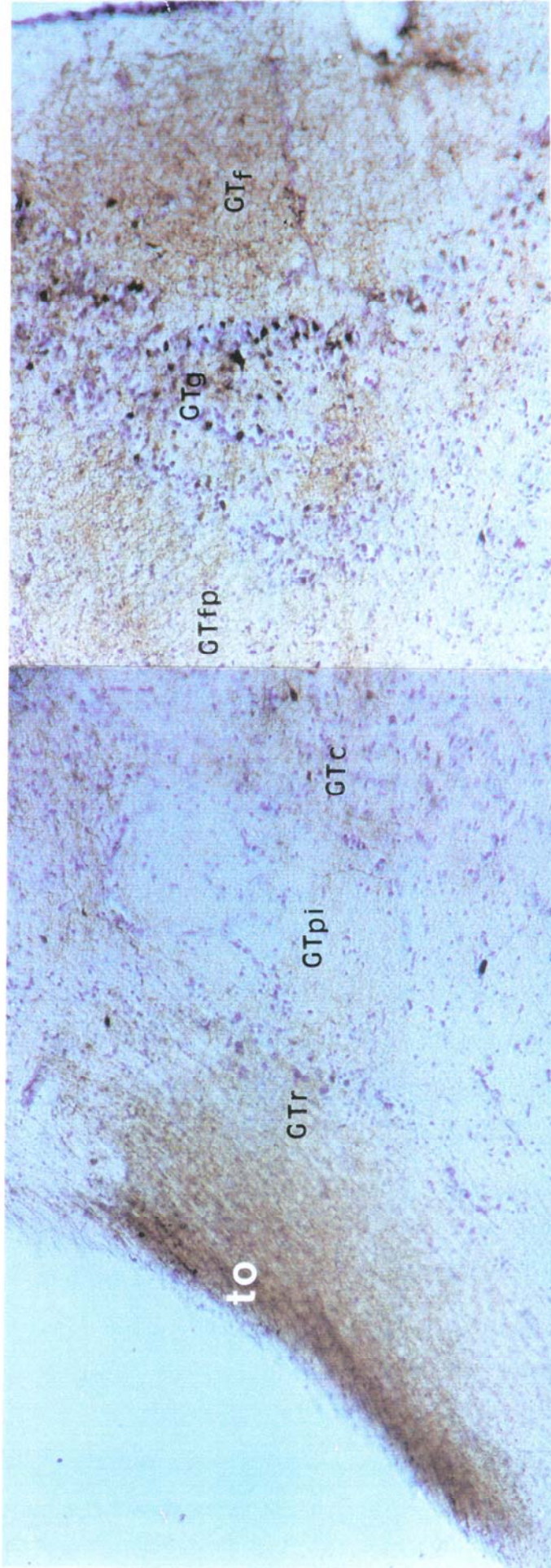






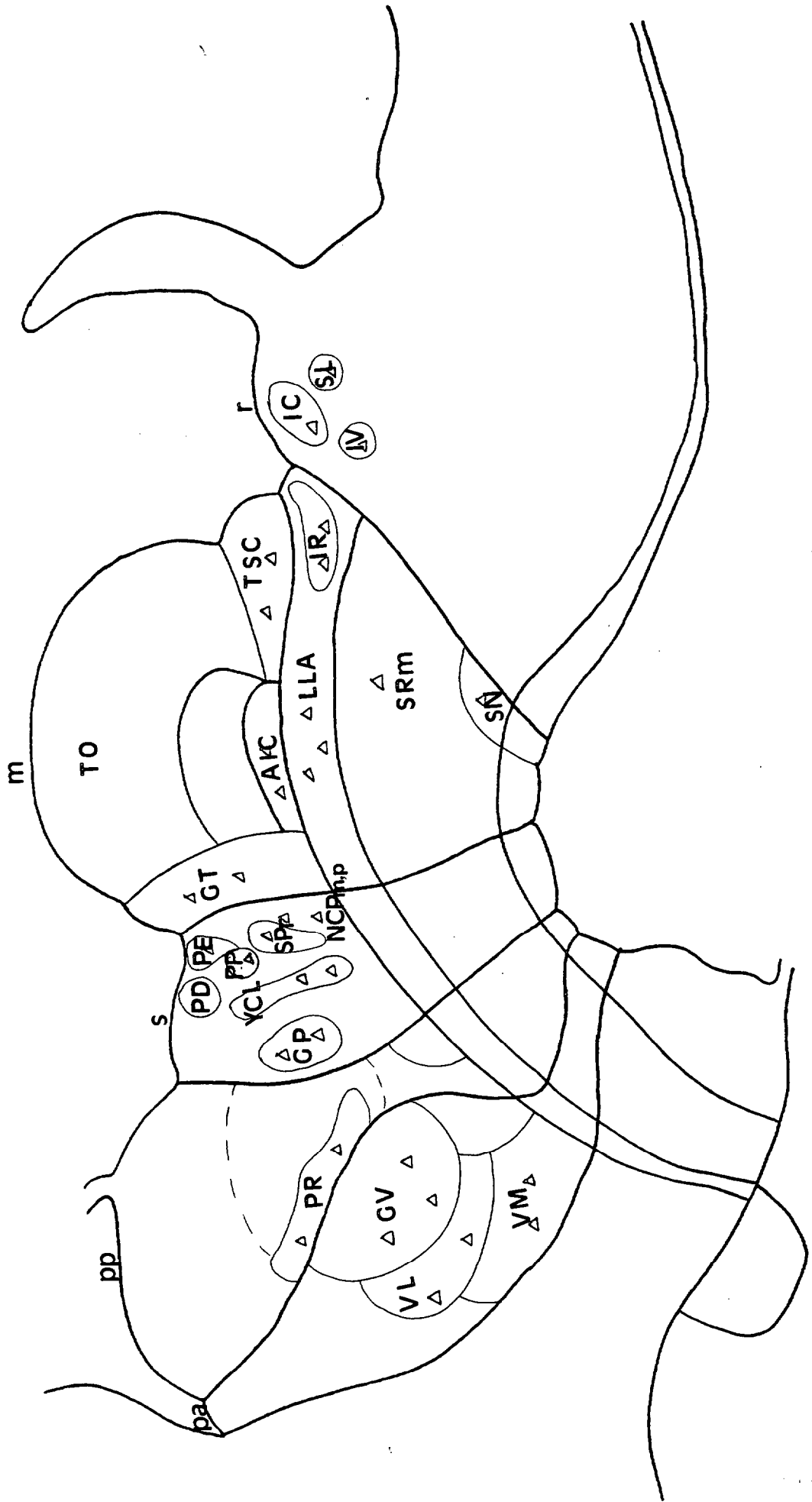
## Resultados

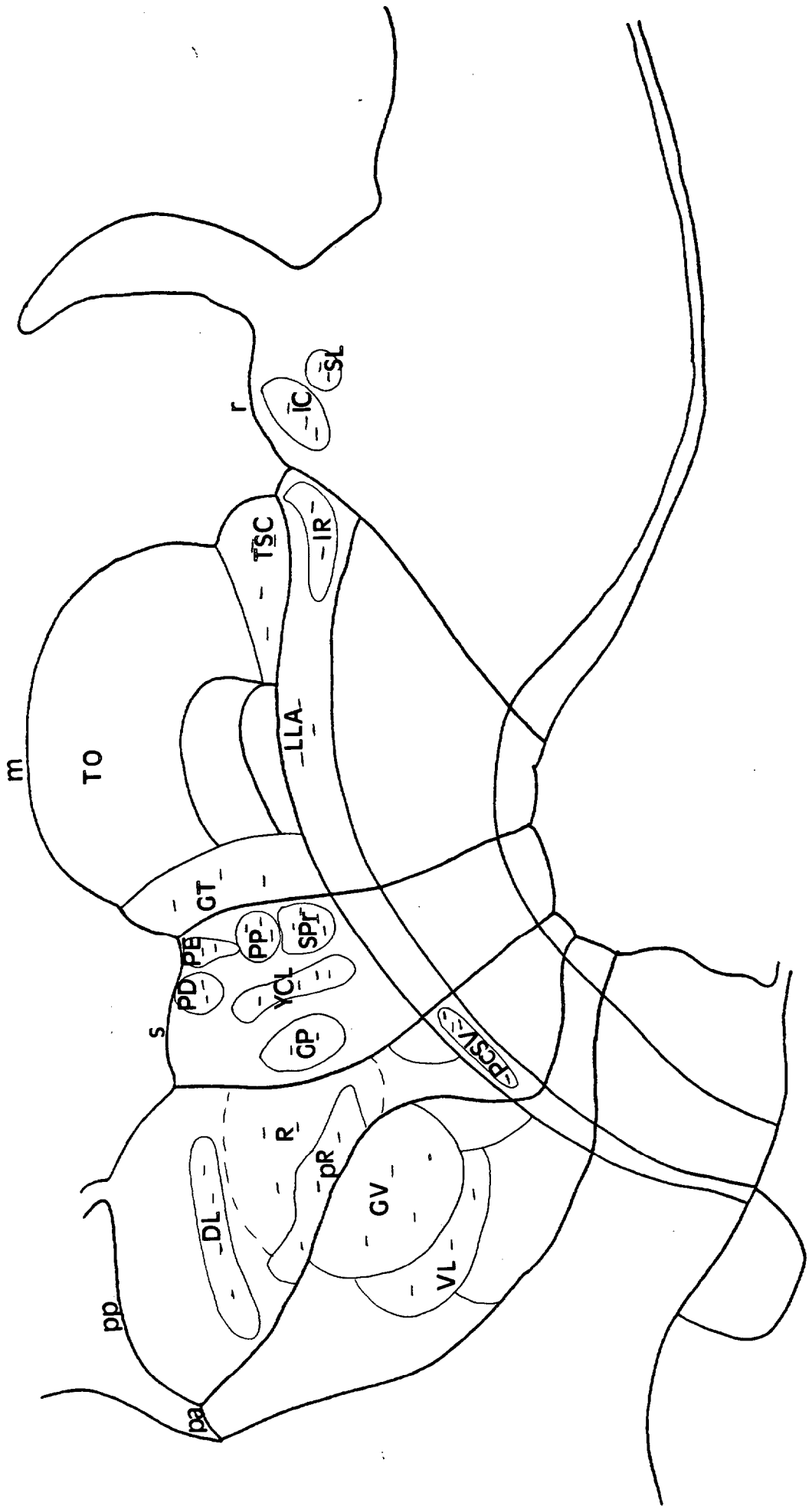
**Figura 44.** Detalle de la Figura 43. Microfotografía en la que se muestra el intenso marcaje en el Griseum Tectale. Hay terminales axonales marcados en la capa fibrosa periventricular (GTf), en la capa gris periventricular (GTg), en la capa fibrilar profunda (GTfp), estrato compacto profundo (GTc), estrato plexiforme intermedio (GTpi) y estrato reticular superficial (GTr). Se marcan muchas neuronas retrógradamente en la capa fibrosa periventricular, y en menor número en el estrato compacto profundo. Contratación con Violeta de Cresilo. X210.



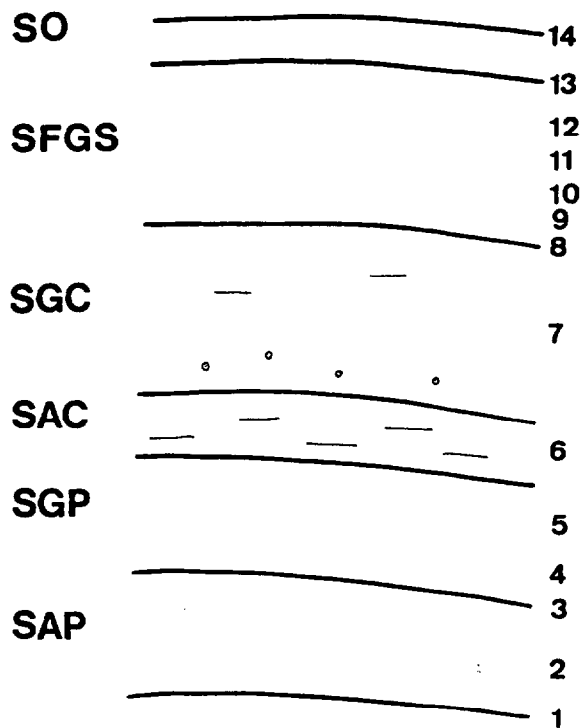
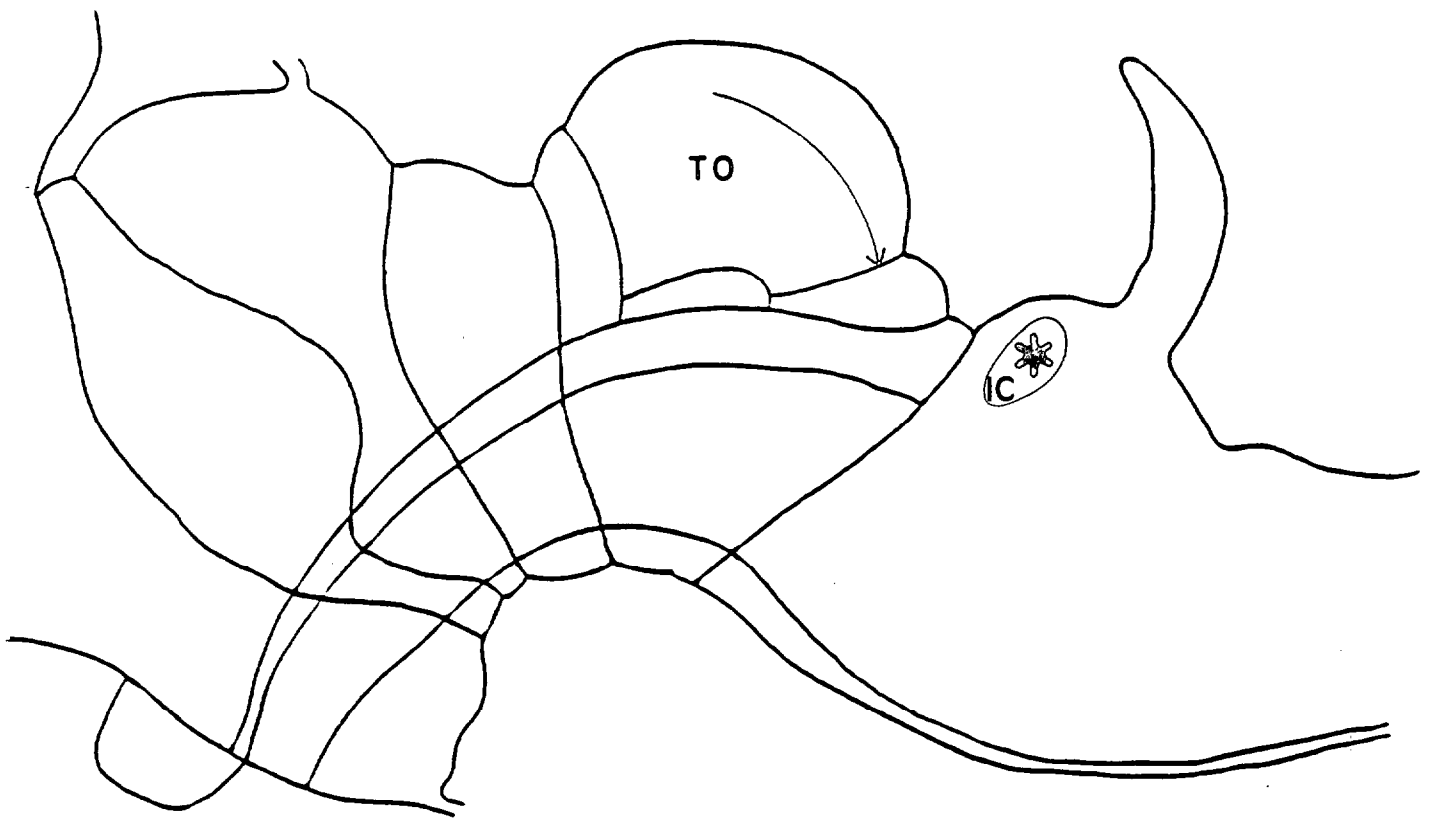
## Resultados

**Figura 45 y 46. Esquema en que se resumen las aferencias (figura 45) y eferencias (figura 46) del TO del lagarto *Gallotia stehlini*. Nótese el predominio de las conexiones alares. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo las representadas por triángulos de mayor tamaño somático; las terminales se simbolizan con pequeñas rayitas. La zona de marcaje se representa por líneas rojas verticales paralelas.**



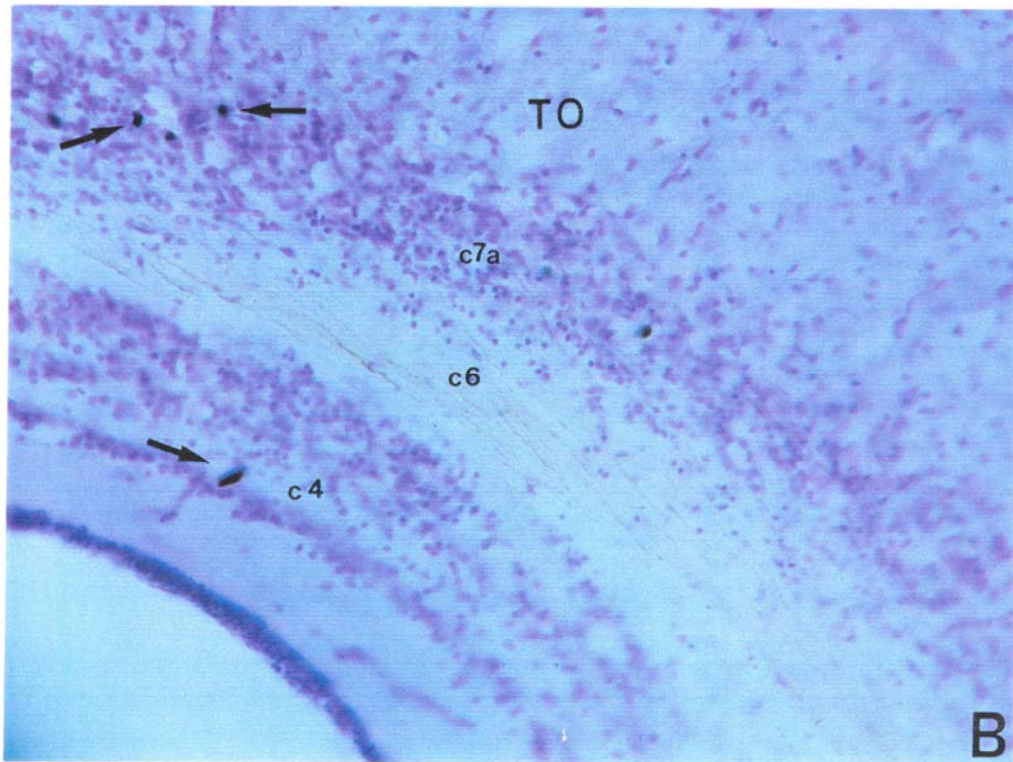
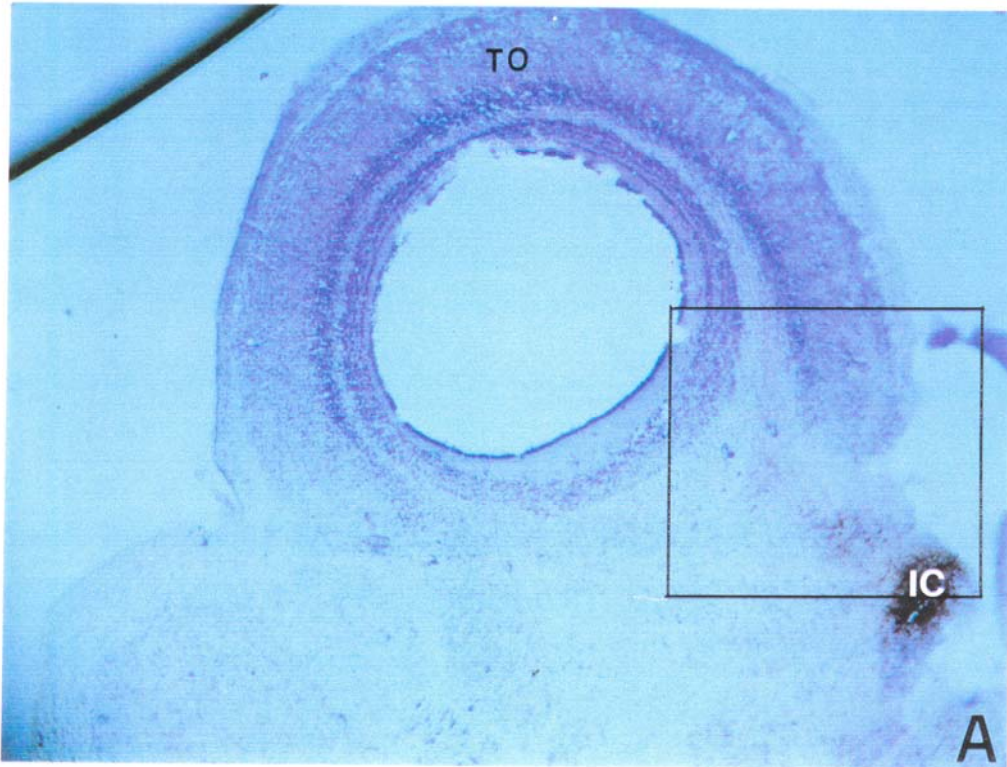


**Figura 47. A.** Esquema de una sección sagital del encéfalo de *Gallotia* en el que se representa la zona de inyección de HRP en el núcleo Istmico Caudal (marcada con un asterisco) y la extensión rostrocaudal del marcaje en TO. **B.** Esquema en el que se muestra un detalle del marcaje producido en el TO. Las pequeñas neuronas marcadas están representadas por círculos. Las fibras se representan por rayas rojas horizontales.



**Figura 48. A.** En esta imagen de corte sagital del encéfalo de *Gallotia* se muestra un control de marcaje de HRP en el núcleo Istmico Caudal. La zona encuadrada corresponde a la ampliación mostrada en B. **B.** Se muestra un detalle del marcaje en TO donde están presentes algunas neuronas marcadas (señaladas con flechas) en la capa 7A, y muy aisladamente se observa alguna neurona en la capa 4. Las fibras del tracto tecto ístmico recorren la capa 6 del TO. Contratación con Violeta de Cresilo. **A: X50; B: X330.**





## Resultados

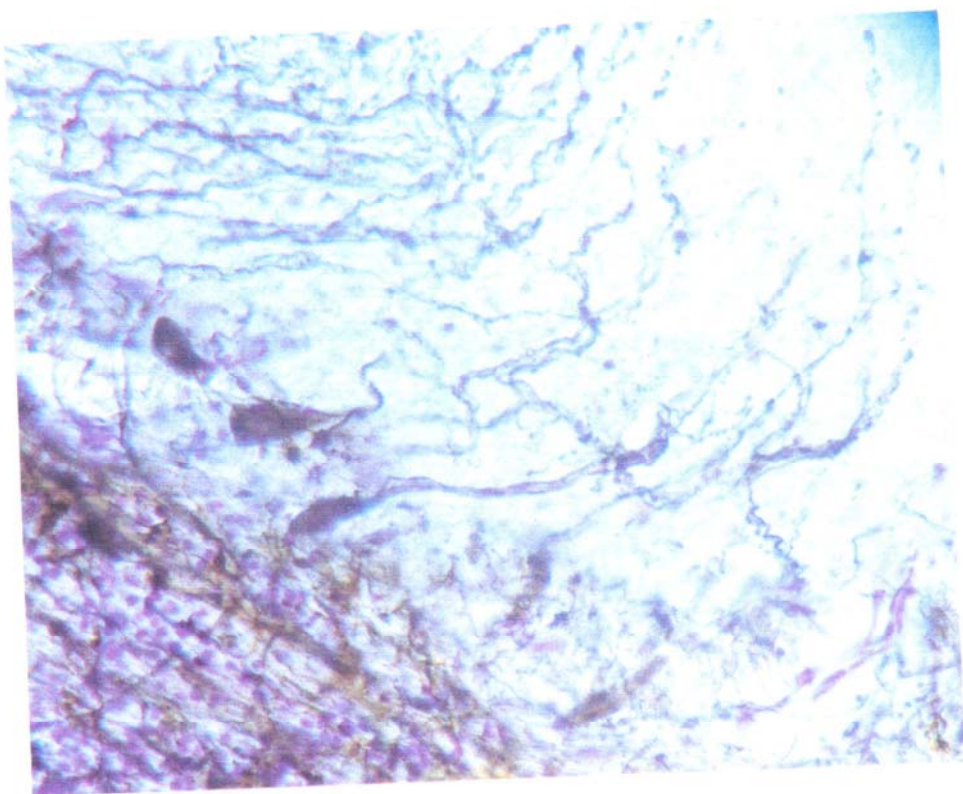
**Figura 49.** Detalle de la figura 48 donde se observa el intenso marcaje en el núcleo Istmico Caudal por ser el lugar de inyección (marcado con un asterisco), y desde ahí, las fibras del tracto tecto ístmico se dirigen al TO entrando en este por su capa 6. Así mismo también se observan las colaterales que da este tracto al Istmico Rostral, marcándose alguna neurona en dicho núcleo (señaladas con flechas). Obsérvese también las bifurcaciones de estos axones en ángulo recto, que se dirigen a zonas más rostrales del encéfalo (señaladas con puntas de flechas). Contratación con Violeta de Cresilo. X130.



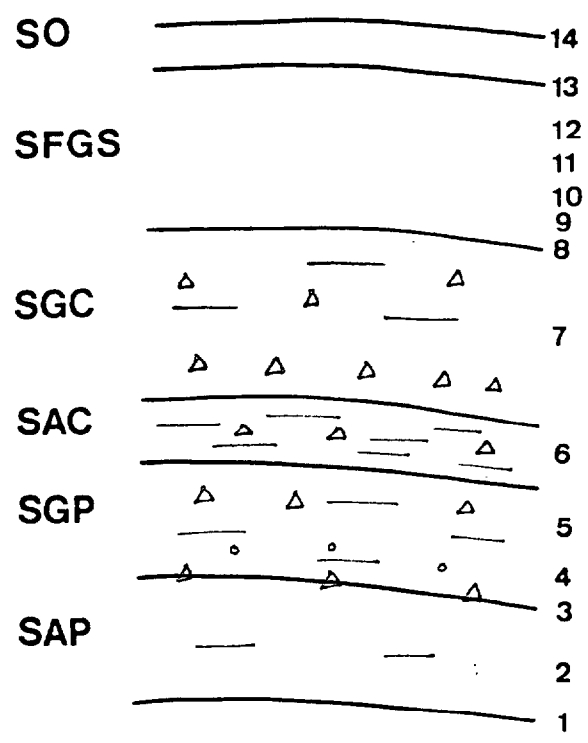
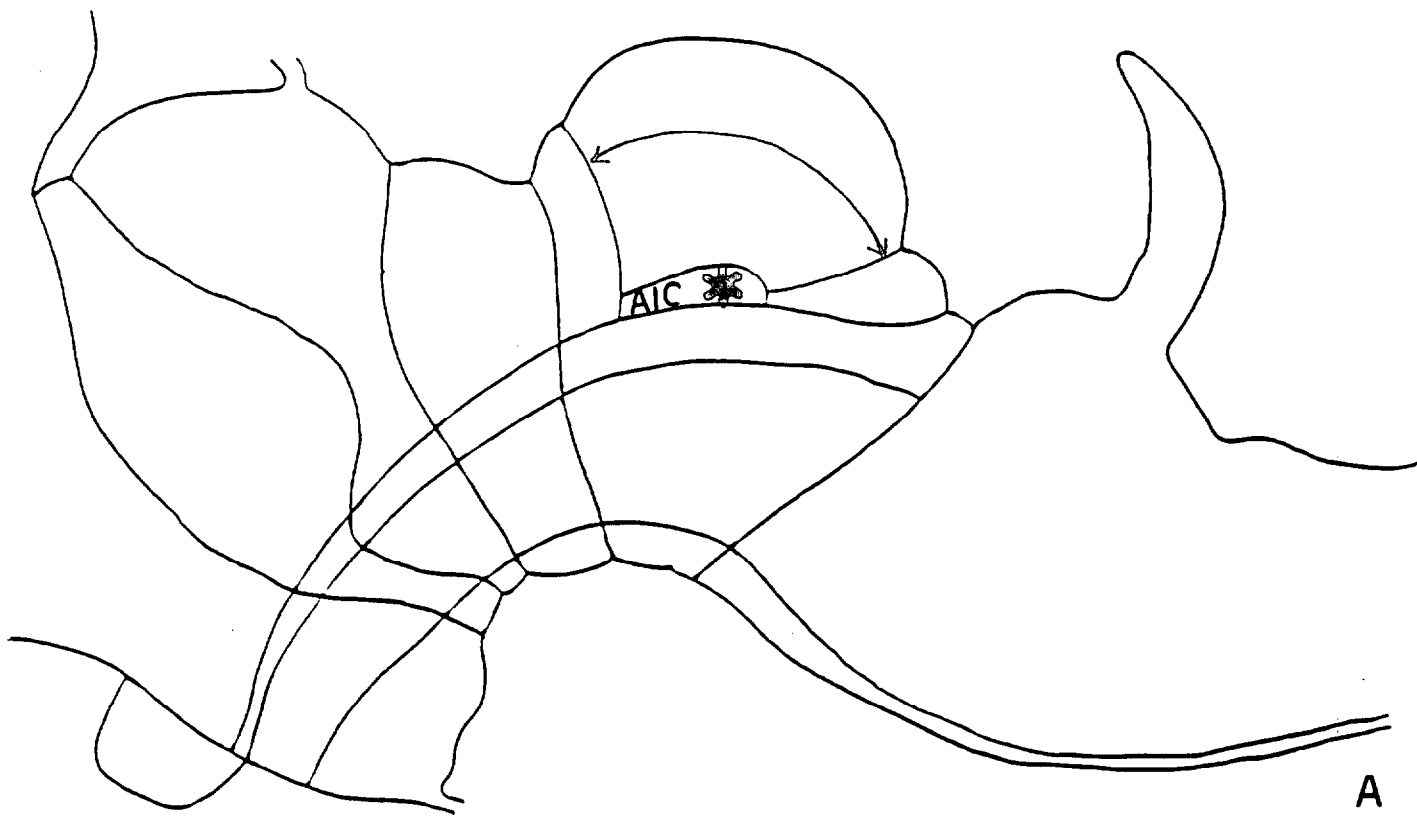
## Resultados

**Figura 50.** Microfotografía en la que se observan las células de Purkinje con fibras trepadoras marcadas a lo largo de sus árboles dentríticos. El lugar de inyección de HRP ha sido la región ístmica. Contratación con Violeta de Cresilo. X530.





**Figura 51. A. Esquema de una sección sagital del encéfalo de Gallotia en el que se representa la zona de inyección de HRP en el Area Intercollicular (marcada con un asterisco) y la extensión rostrocaudal del marcaje en TO. B. Esquema en el que se muestra un detalle del marcaje producido en el TO. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo estas últimas de menor tamaño somático. Las fibras se representan por rayas rojas horizontales.**

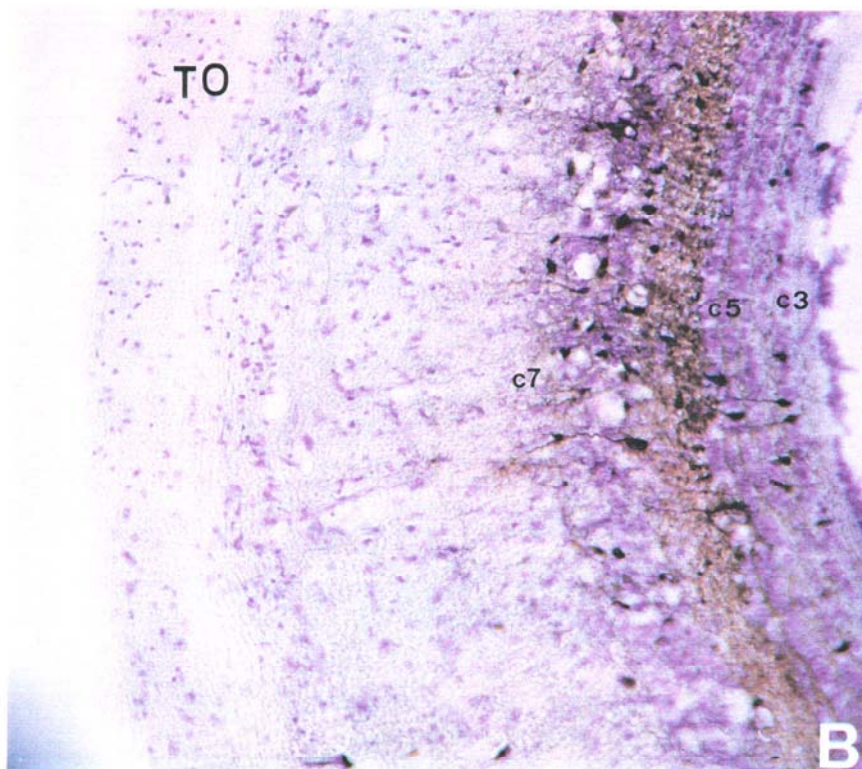
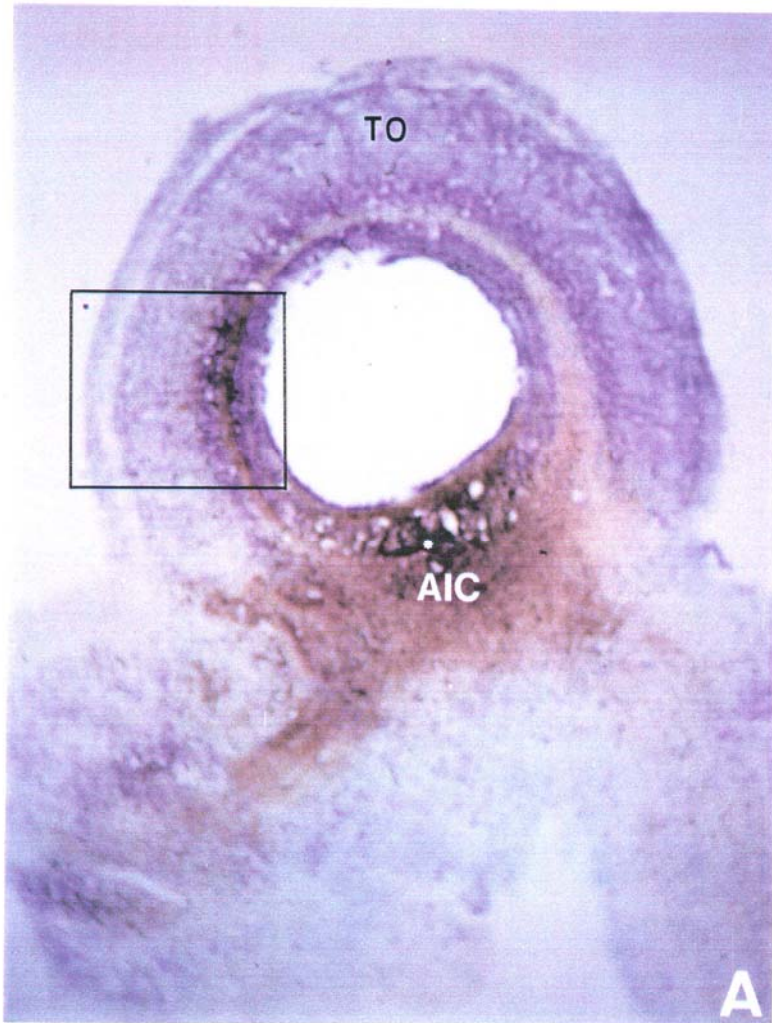


B

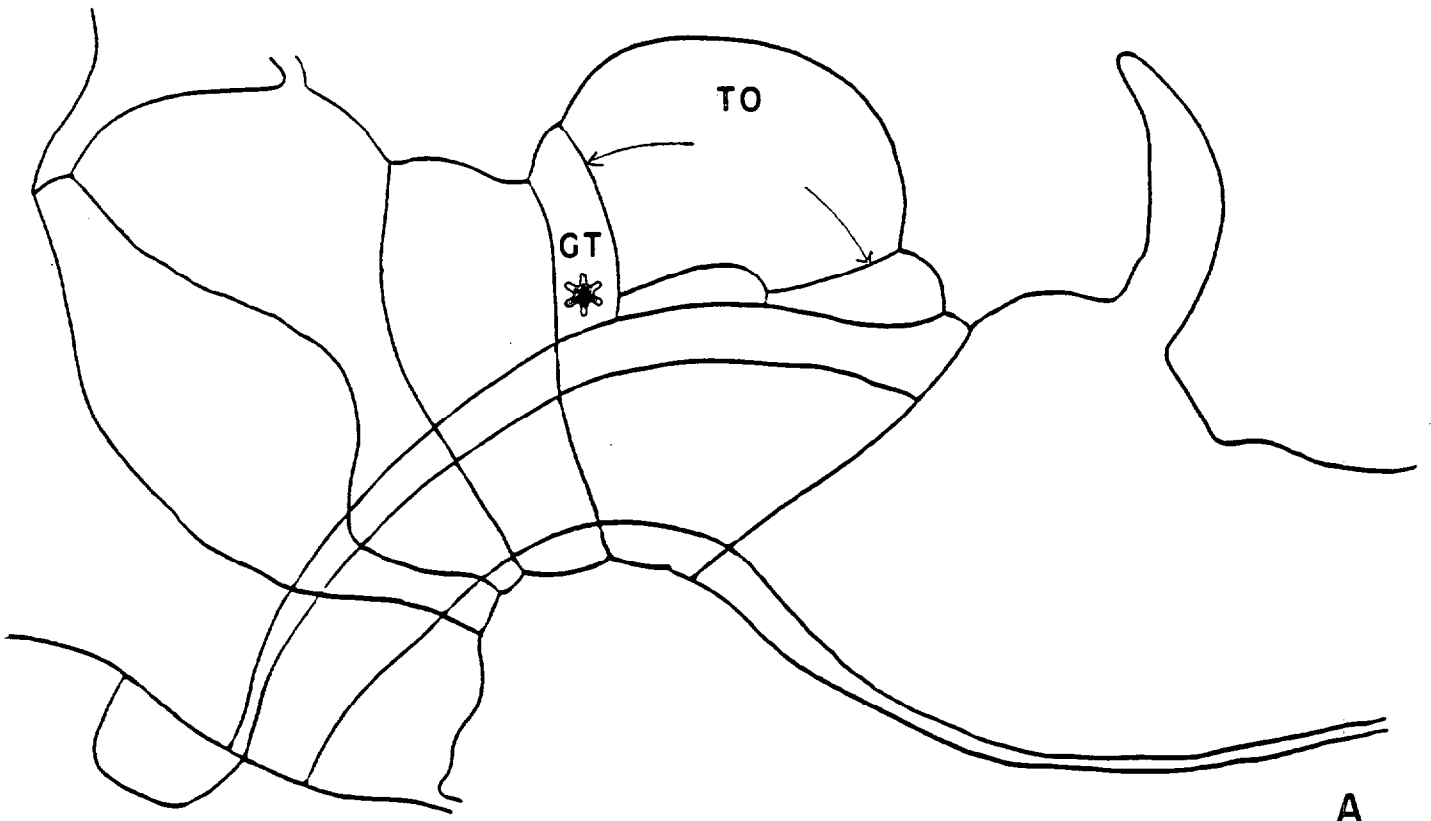
## Resultados

**Figura 52. A. Corte sagital del cerebro de Gallotia donde se observa la zona de inyección en el Area Intercollicular (señalado por un asterisco) y marcaje en el TO. La zona encuadrada corresponde a la ampliación mostrada en B. B. Se muestra un detalle del marcaje en TO. Se observan pequeñas neuronas marcadas en la capa 3. En la capa 4 se marca alguna neurona aislada. En la capa 5 se observa alguna neurona marcada de mediano tamaño. Aisladamente se observa alguna neurona aislada en la capa 6. En la capa 7A es donde se observa mayor número de neuronas marcadas. En la capa 7B se observa alguna neurona maracada aislada. En las capas superiores no observamos neuronas marcadas. Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X210.**

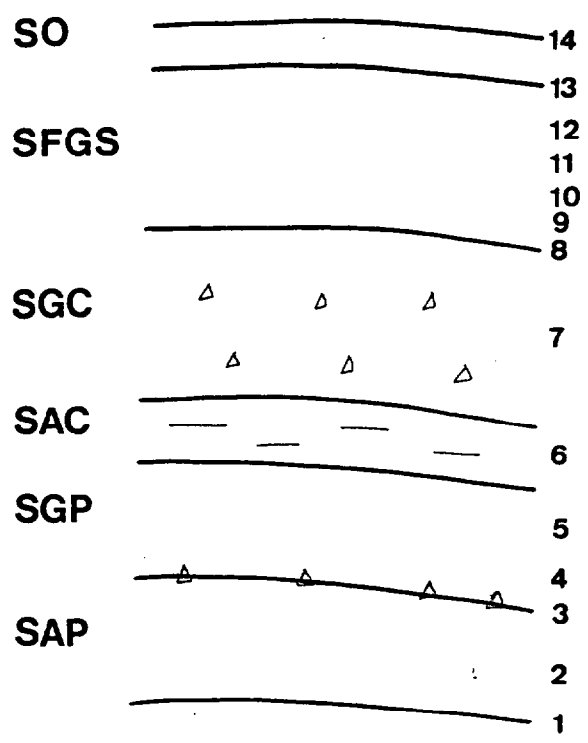




**Figura 53. A.** Esquema de una sección sagital del encéfalo de *Gallotia* en el que se representa la zona de inyección de HRP en la zona ventral del Griseum Tectale (marcada con un asterisco) y la extensión rostrocaudal del marcaje en TO. **B.** Esquema en el que se muestra un detalle del marcaje producido en el TO. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos. Las fibras se representan por rayas rojas horizontales.



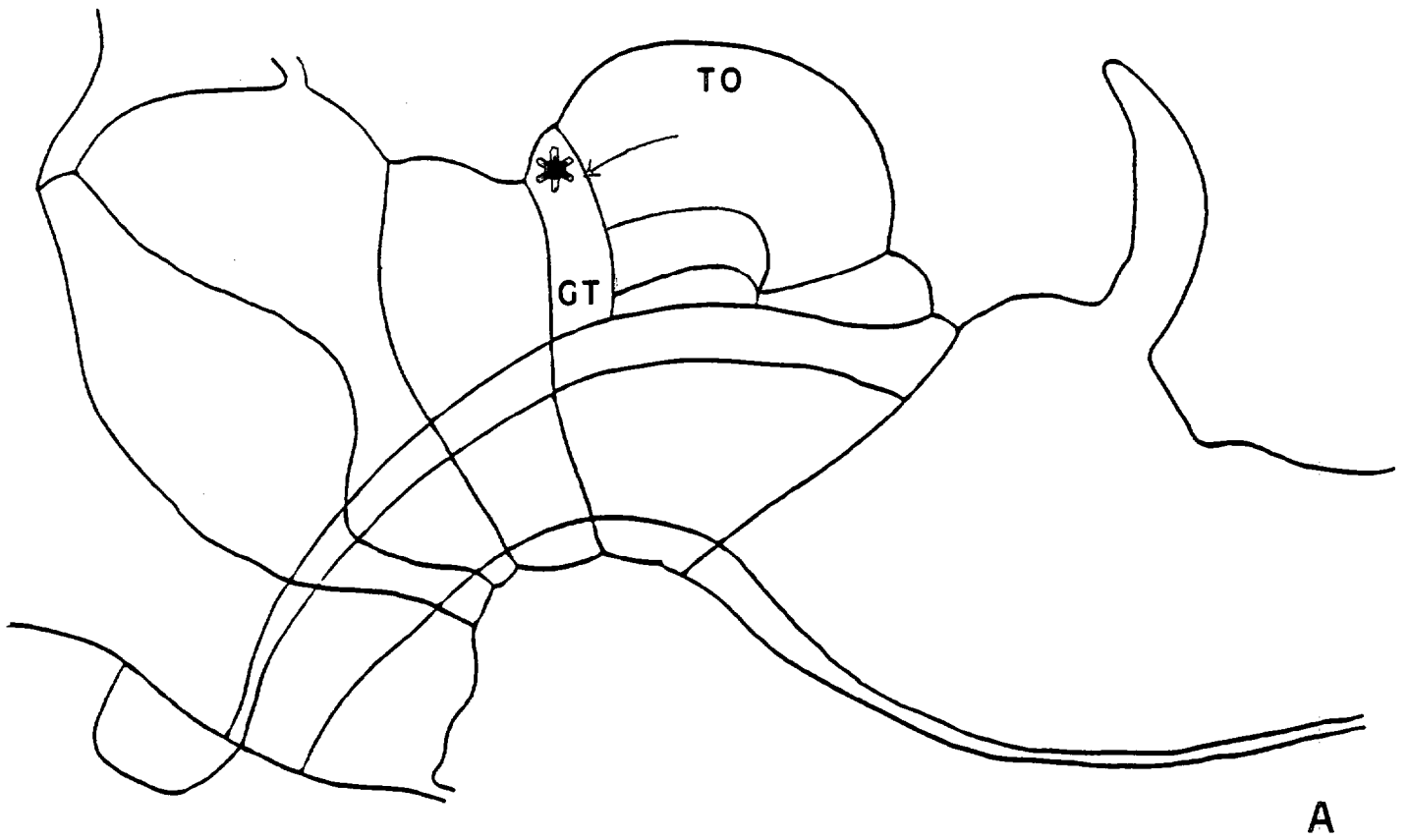
A



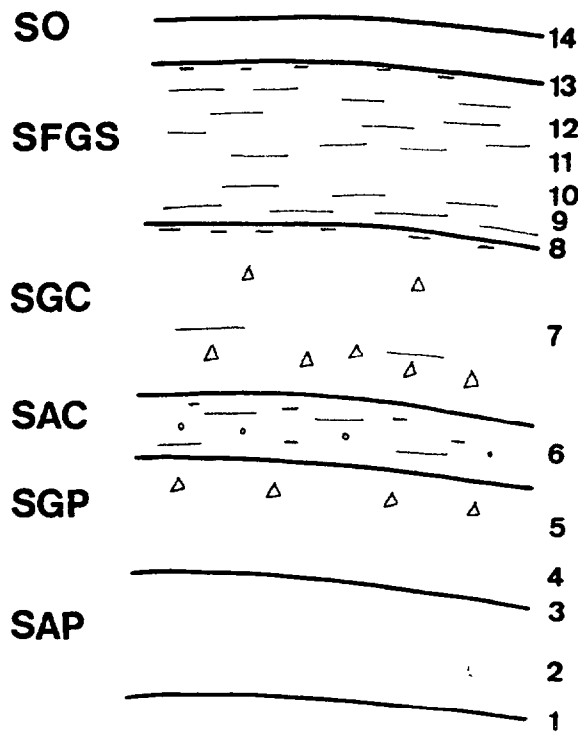
B

**Figura 54. A.** Esquema de una sección sagital del encéfalo de *Gallotia* en el que se representa la zona de inyección de HRP en la zona dorsomedial del Griseum Tectale (marcada con un asterisco) y la extensión rostrocaudal del marcaje en TO.

**B.** Esquema en el que se muestra un detalle del marcaje producido en el TO. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo estas de menor tamaño somático. Los terminales marcados se representan por pequeñas rayitas rojas. Las fibras se representan por rayas rojas horizontales de mayor tamaño.



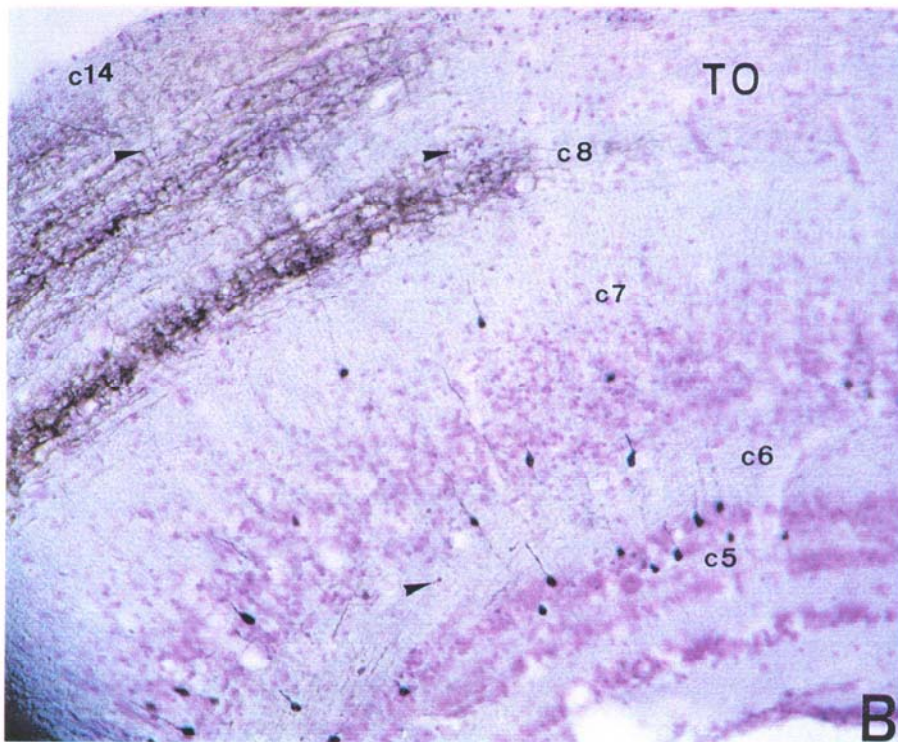
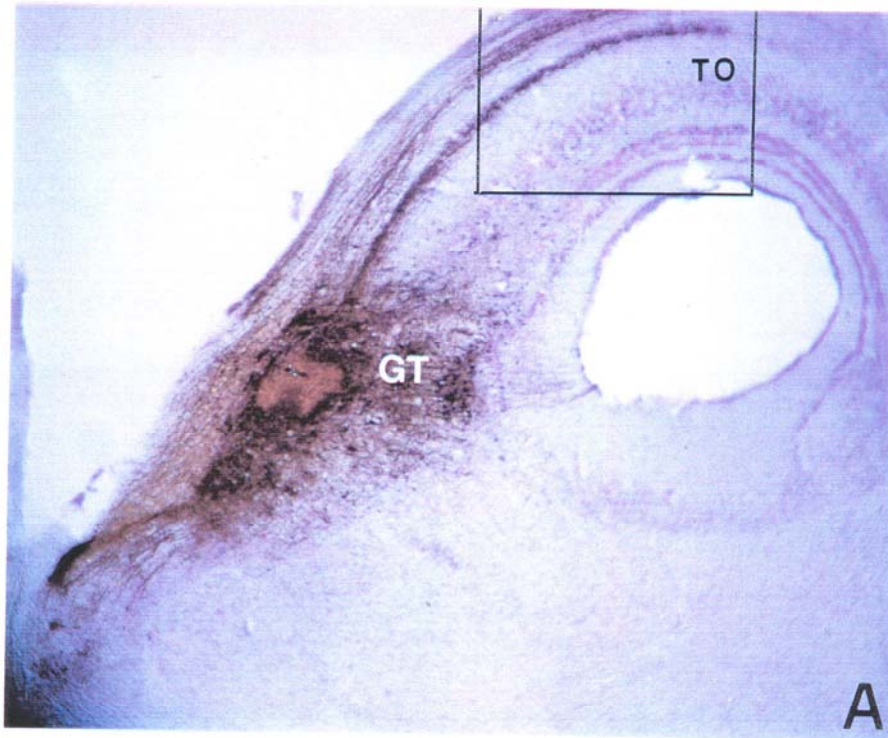
A



B

**Figura 55. A. Microfotografía de un caso de inyección control en el cerebro de Gallotia donde el lugar de inyección ha sido la zona dorsomedial del Griseum Tectale y en el que se observa marcaje abundante en TO. La zona encuadrada corresponde a la ampliación mostrada en B. B. Se muestra un detalle del marcaje en el TO observándose abundante número de neuronas periventriculares marcadas en la capa 5. En la capa 6 se marca aisladamente alguna neurona pequeña. En la capa 7 es donde se encuentra el mayor número de neuronas marcadas. Fibras longitudinales recorriendo el TO se observan mayoritariamente en las capas 6 y 7, además también de la 8 a la 13. En la capa 6, 8 y 13 se marcan anterógradamente terminales axonales (señaladas con punta de flecha). Contratación con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X210.**

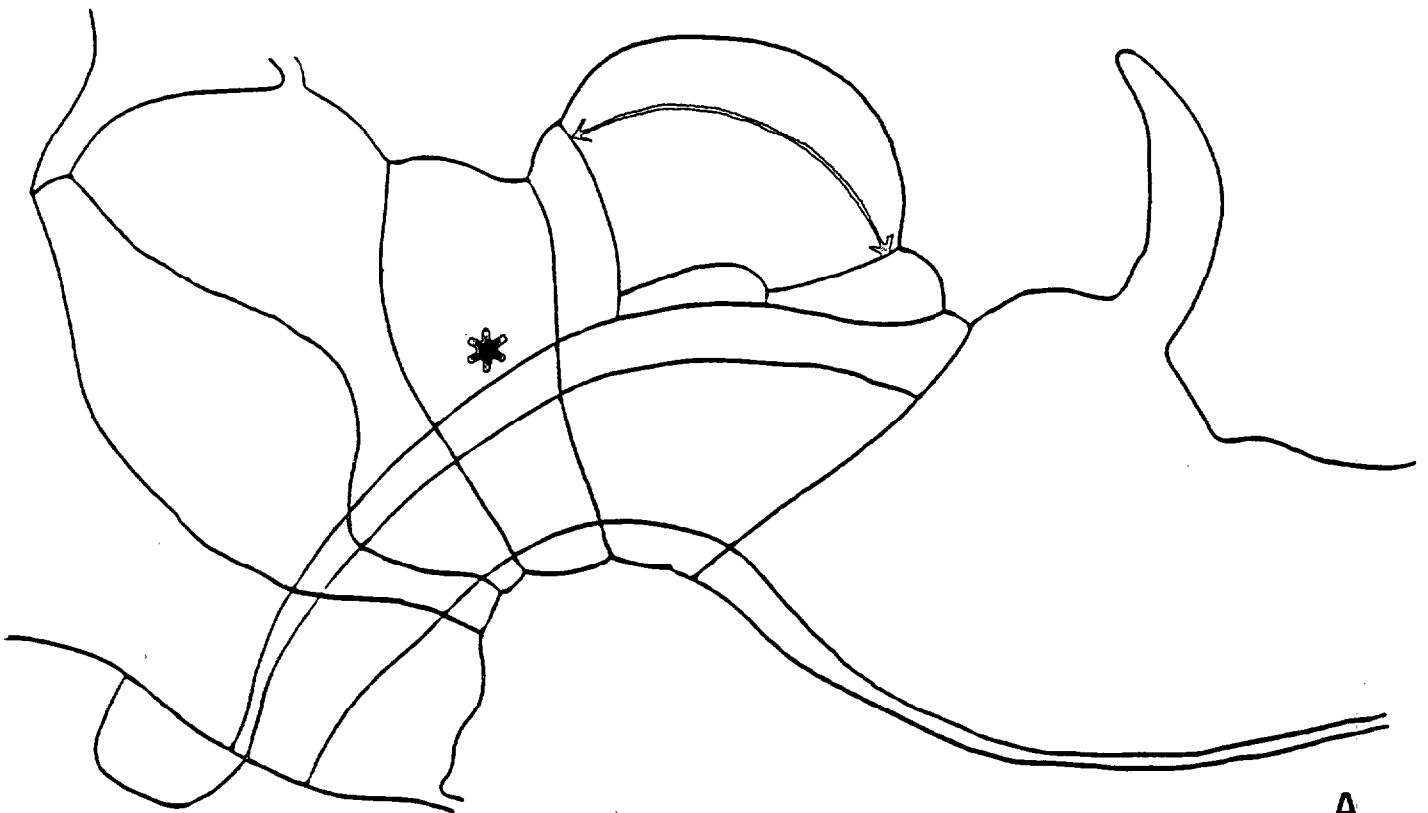




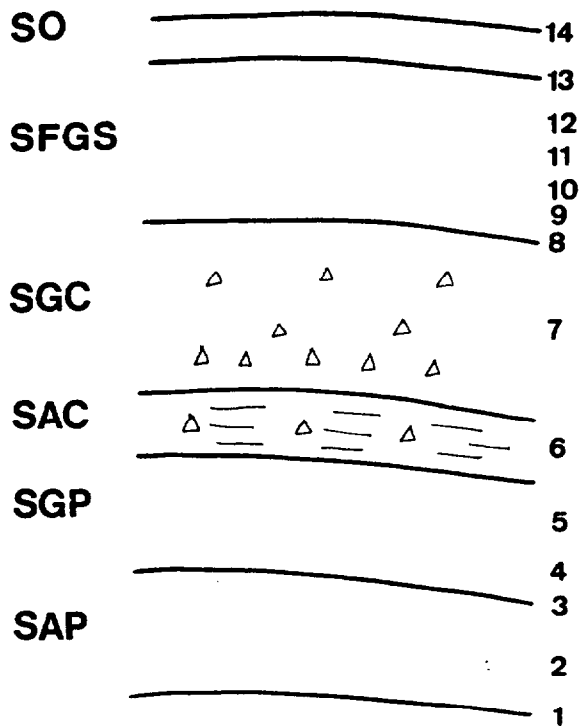
## Resultados

**Figura 56. A. Esquema de una sección sagital del encéfalo de Gallotia en el que se representa la zona de inyección de HRP en la zona ventral del Pretectum (marcada con un asterisco) y la extensión rostrocaudal del marcaje en TO. B. Esquema en el que se muestra un detalle del marcaje producido en el TO. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos. Las fibras se representan por rayas rojas horizontales.**



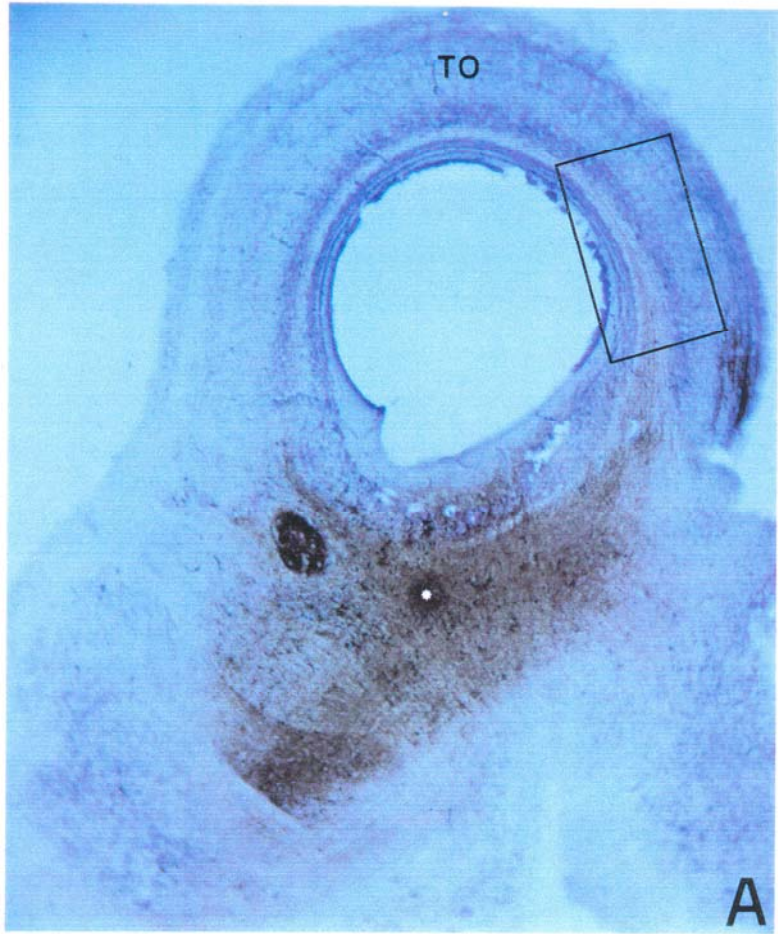


A



B

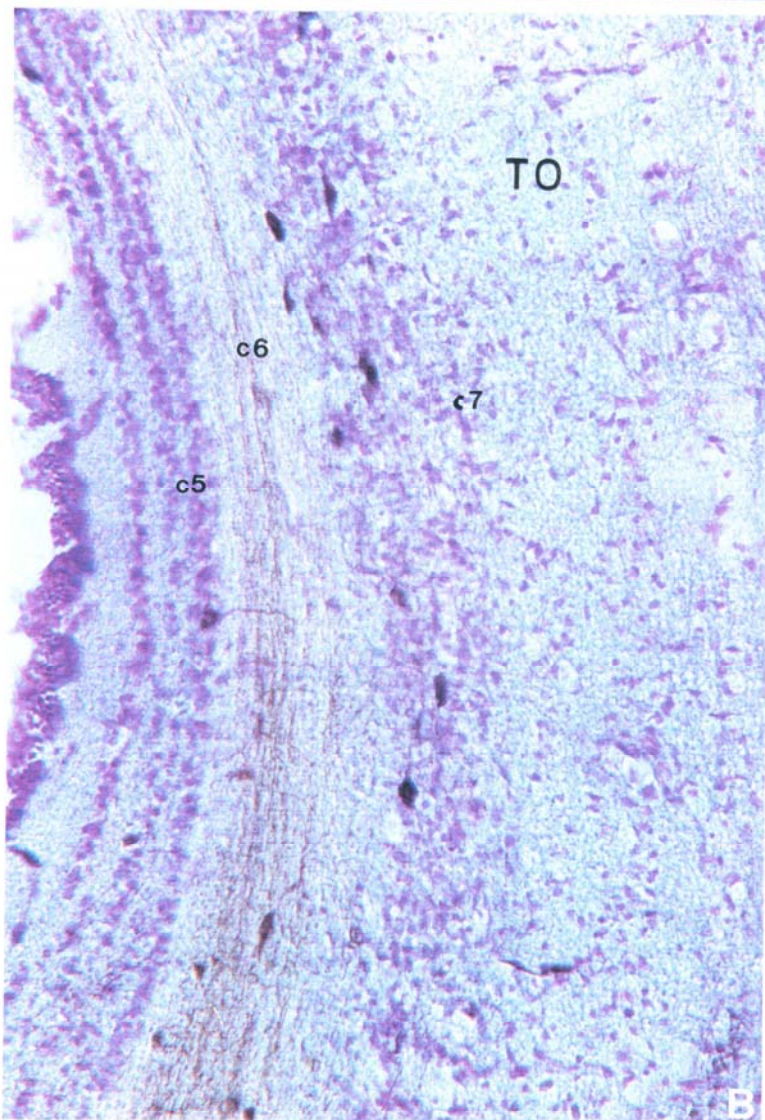
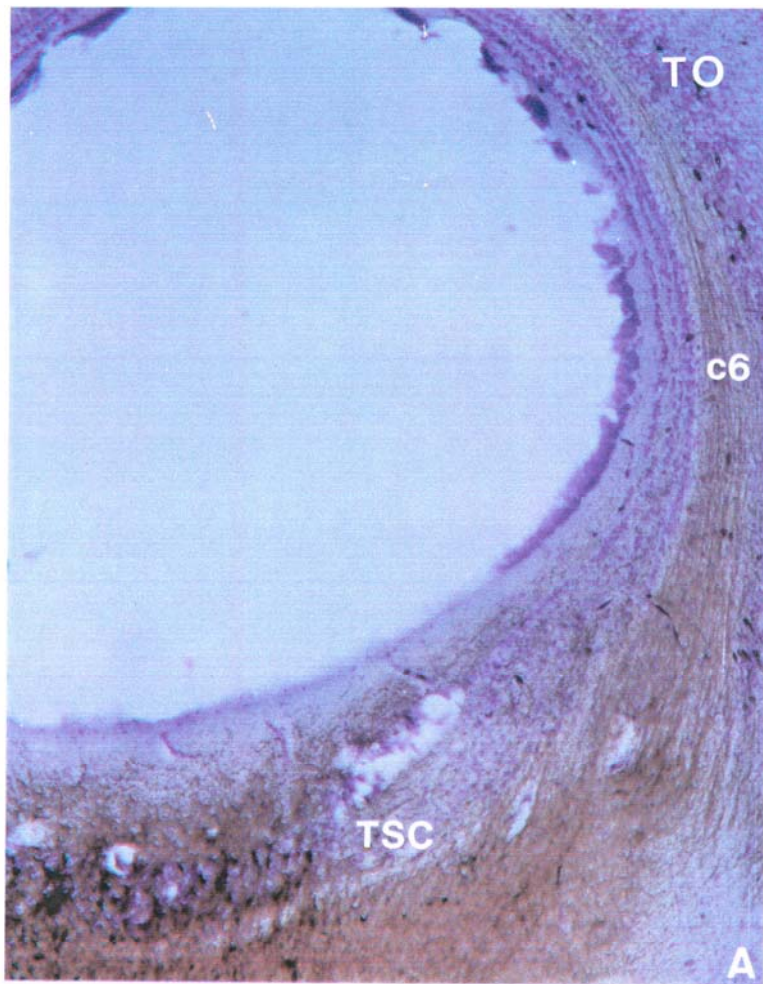
**Figura 57. A y B. Se muestran dos cortes sagitales del cerebro de Gallotia en el cual se ha realizado la inyección de HRP in vitro en la zona ventral del pretectum. La zona encuadrada se corresponde con la ampliación mostrada en la figura 58 B. Obsérvese en A el marcaje de núcleos mesencefálicos (Torus Semicircularis, Area Intercollicular, Griseum Tectale y la Sustancia Reticular mesencefálica), núcleos sinencefálicos (Pretectal Externo, Pretectal Principal, Yuxtacomisural Lateral, Geculado Pretectal, Principal Precomisural) y en los núcleos parencefálicos (Perirotúndico, Rotundus, Geculado Ventral y Ventrolateral). Se observa los límites de los neurónos sinencefálicos y parencefálico posterior. Contratación con Violeta de Cresilo. X50.**



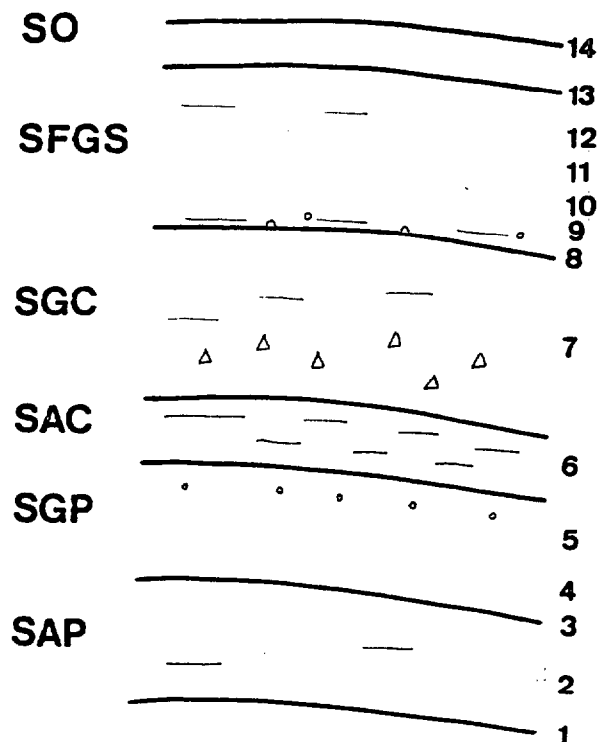
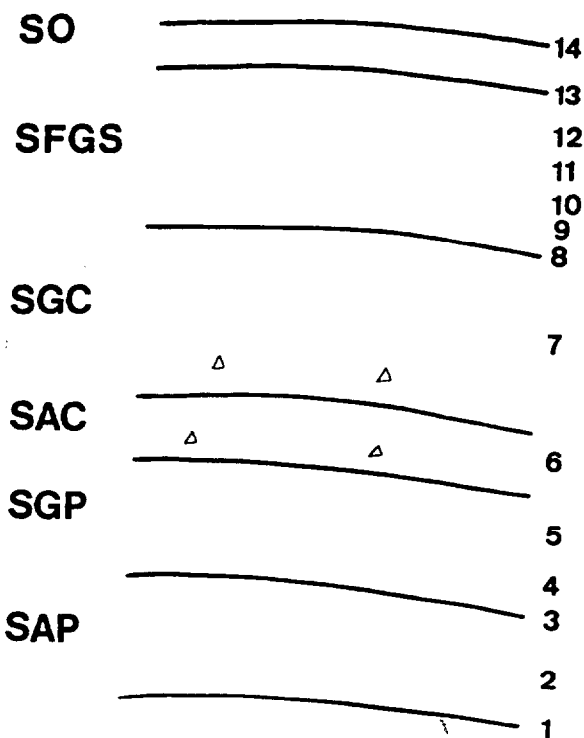
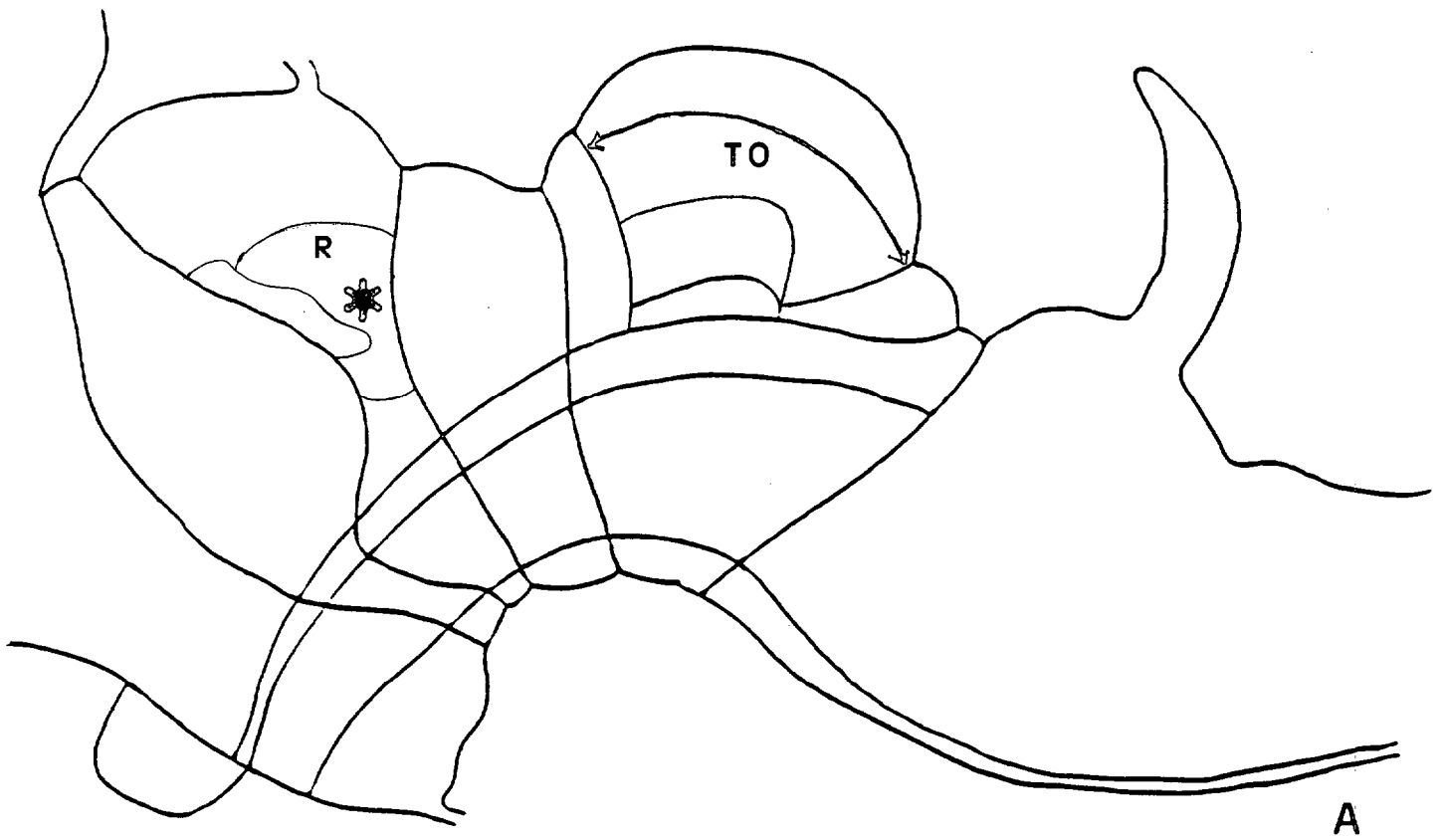
## Resultados

**Figura 58.** Se ha inyectado HRP en la zona ventral del pretectum. **A.** Se observa el conjunto de fibras marcadas que desde él ingresan en la zona caudal del TO, recorriendo la capa 6 de este. **B.** Detalle del marcaje en el TO. En las capas 5 y 6 se observan algunas neuronas marcadas retrógradamente; la mayoría de ellas son neuronas alargadas. En la capa 7, en la subcapa 7A, es donde se observa mayor número de células. En la capa 7B se encuentra alguna neurona. Las fibras se observan recorriendo la capa 6 del TO. Contratación con Violeta de Cresilo. **A:** X210; **B:** X210.





**Figura 59. A.** Esquema de una sección sagital del encéfalo de *Gallotia* en el que se representa la zona de inyección de HRP centrada en el núcleo Rotundus (marcada con un asterisco) y la extensión rostrocaudal del marcaje en TO. **B.** Esquema en el que se muestra un detalle del marcaje producido en la zona rostral del TO. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos. **C.** Esquema en el que se muestra el marcaje producido en la zona caudal del TO (nótese que es mayor que en la zona rostral). Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo estas de menor tamaño somático. Los terminales se representan por pequeñas rayitas. Las fibras se representan por rayas mayores rojas horizontales.



B

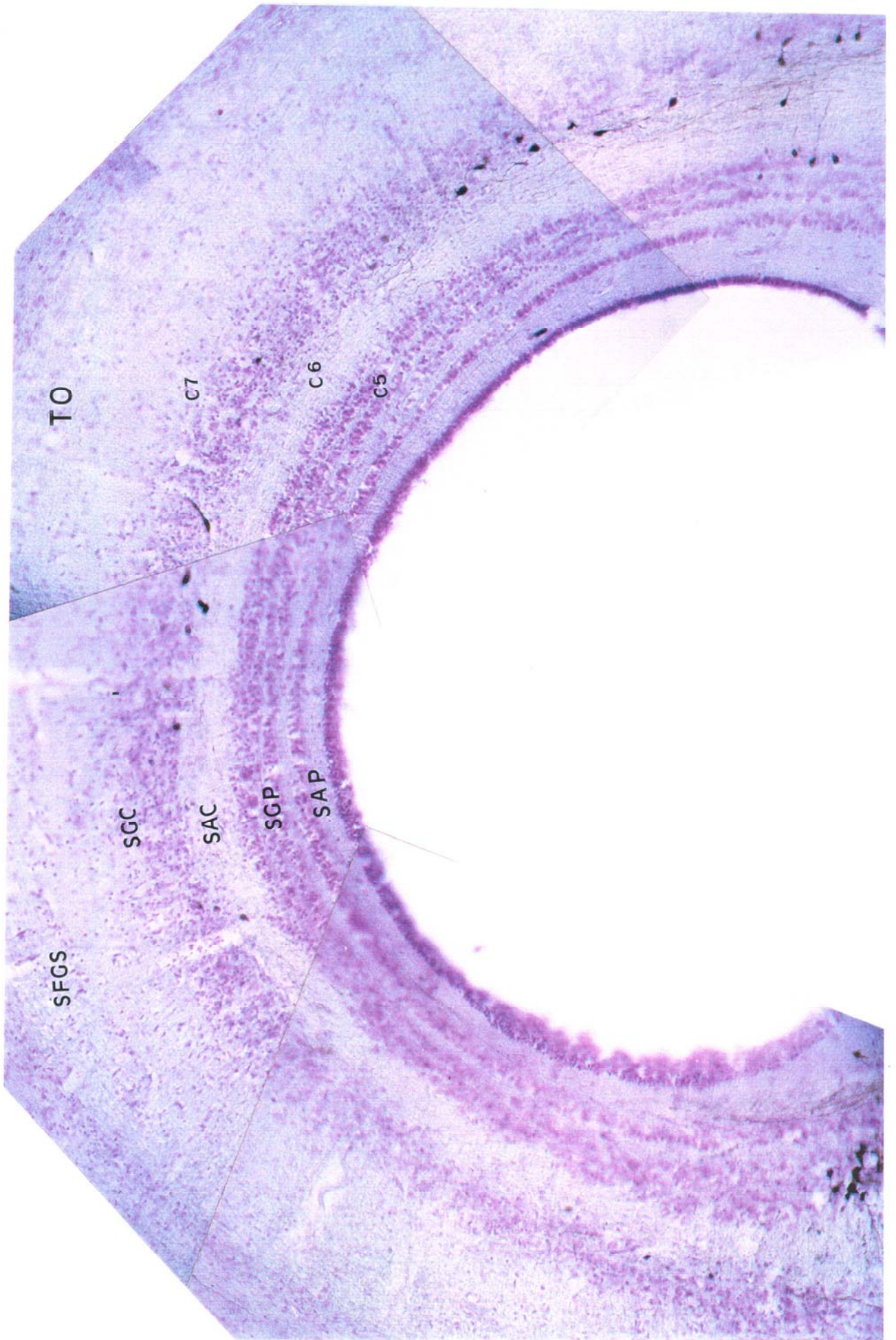
## Resultados

**Figura 60.** Se muestra un corte sagital del cerebro de *Gallotia* donde se observa la zona de inyección centrada en el núcleo Rotundus y extendiéndose a zonas circundantes. Contratación con Violeta de Cresilo. X50.



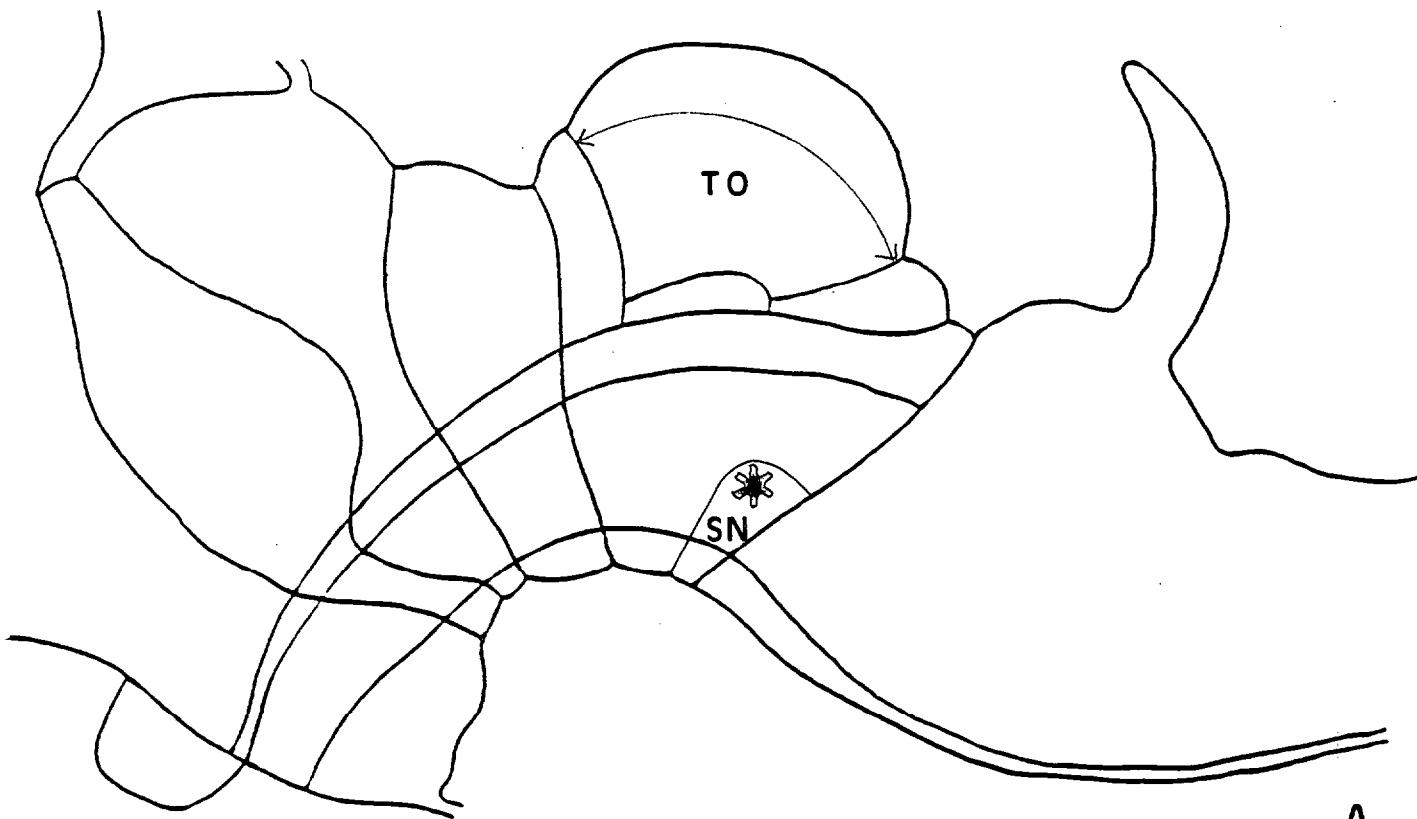


**Figura 61.** Detalle de la figura 60 donde se observa el marcaje en la zona caudal del TO donde se marca alguna neurona periventricular en la capa 5, alguna neurona aislada en la capa 6, y un mayor número de neuronas marcadas retrógradamente en la capa 7A. También se observan fibras que se distribuyen en las capas 6, 7B, y desde la capa 8 a la 12 del TO. En las capas 8 y 9 se marcan terminales anterógradamente. En la zona rostral del TO se observan pocas neuronas marcadas; sólo están presentes en la capa 6 y 7 del TO. Contraintinción con Violeta de Cresilo. X210.

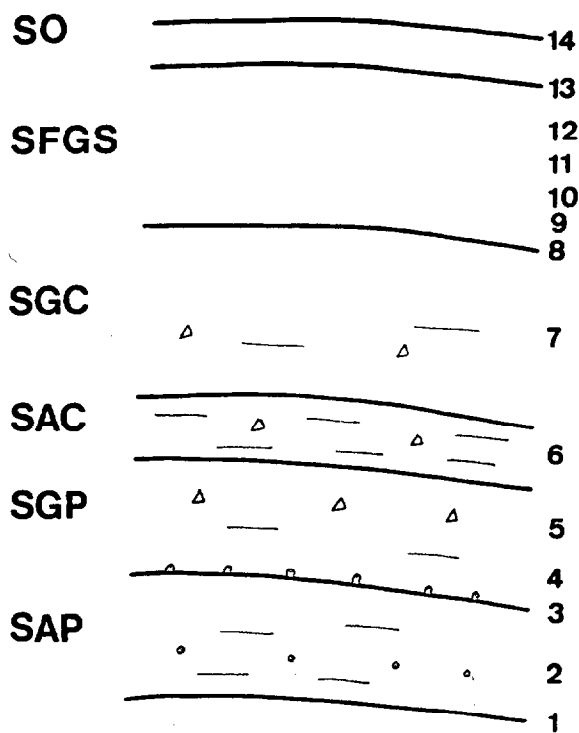


## Resultados

**Figura 62. A.** Esquema de una sección sagital del encéfalo de *Gallotia* en el que se representa la zona de inyección de HRP en la placa basal mesencefálica (marcada con un asterisco) y la extensión rostrocaudal del marcaje en TO. **B.** Esquema en el que se muestra un detalle del marcaje producido en la zona rostral del TO. Las neuronas marcadas están representadas por triángulos o círculos, siendo estas de menor tamaño somático. Las fibras se representan por rayas rojas horizontales.



A

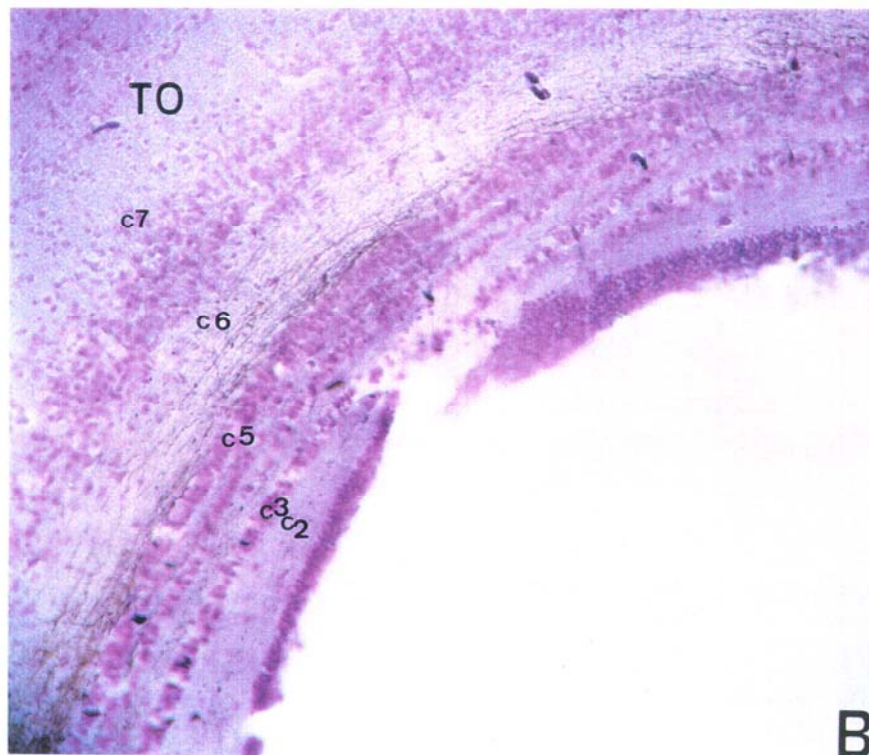
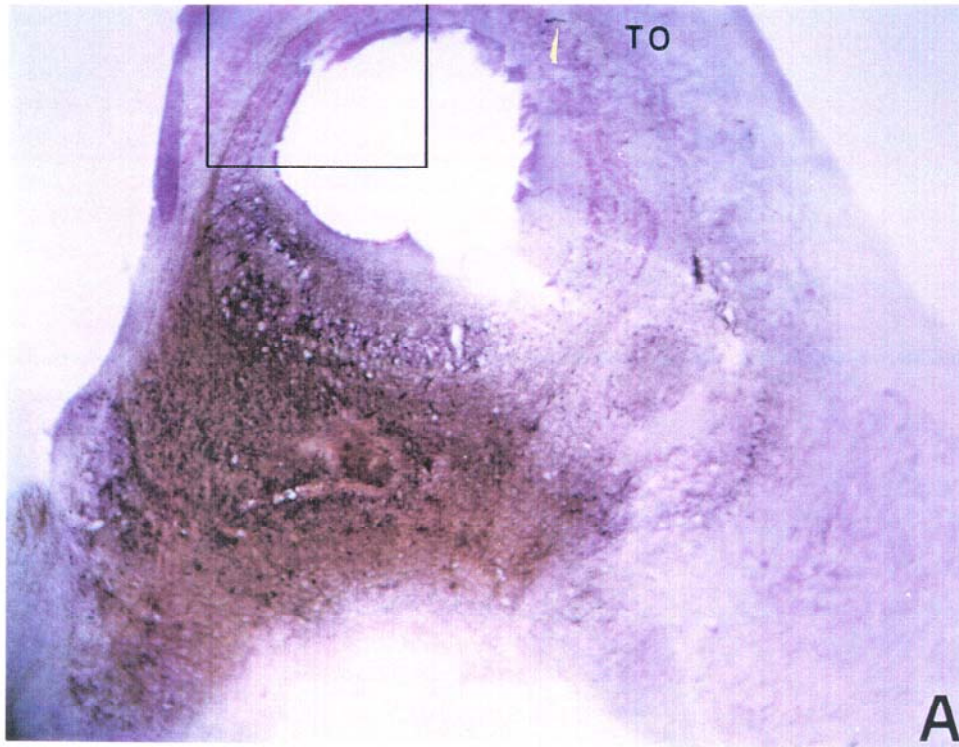


B

## Resultados

**Figura 63. A. Sección sagital del encéfalo de Gallotia donde se ha inyectado HRP en la placa basal mesencefálica. B. Detalle del TO en el que se observan neuronas marcadas retrógradamente en las capas 2, 3 y 5 de este. Fibras marcadas se observan de la capa 2 a la 6, y en menor número en la capa 7. Contratación con Violeta de Cresilo. A: X50; B: X210.**

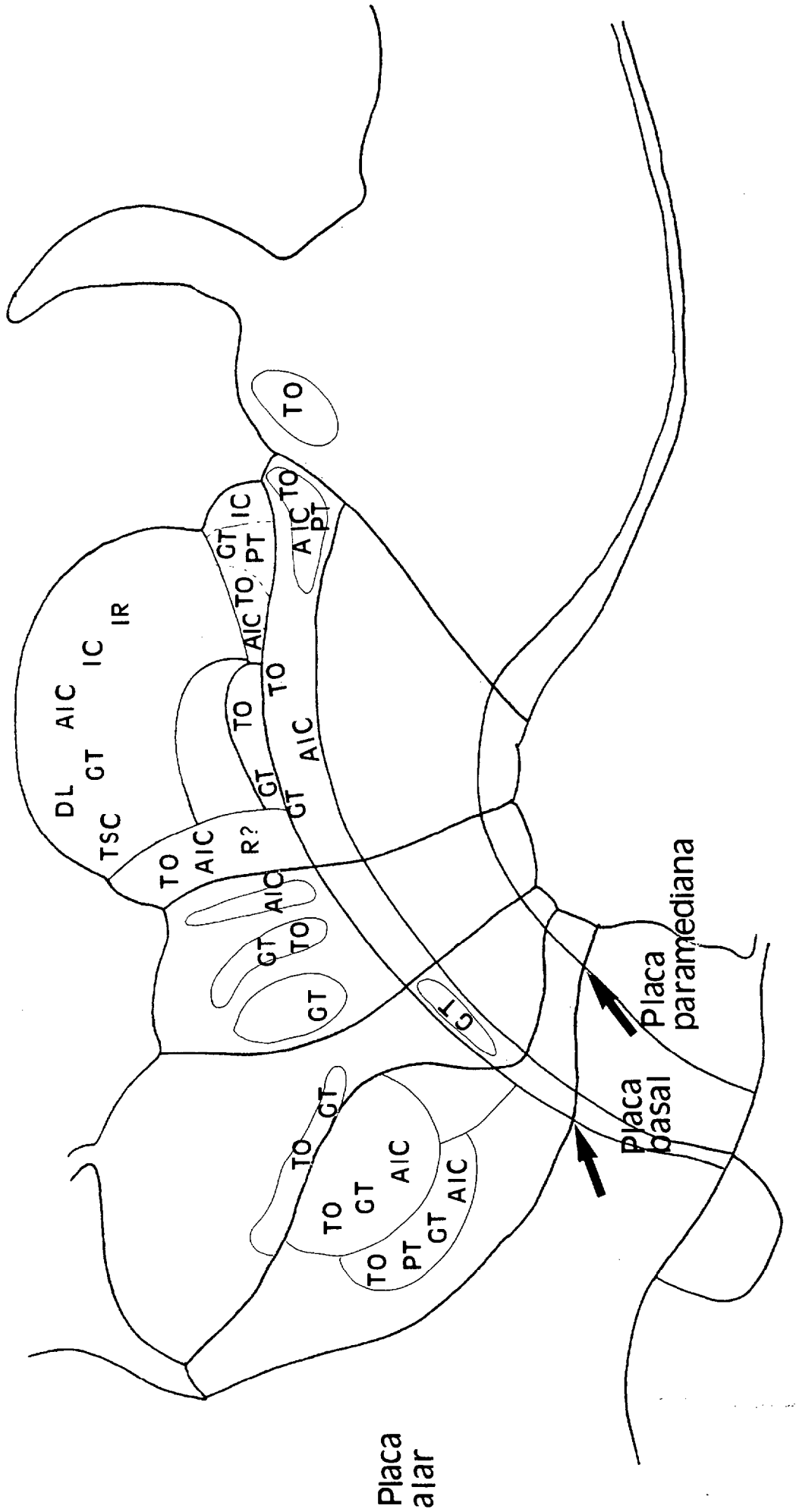




## Resultados

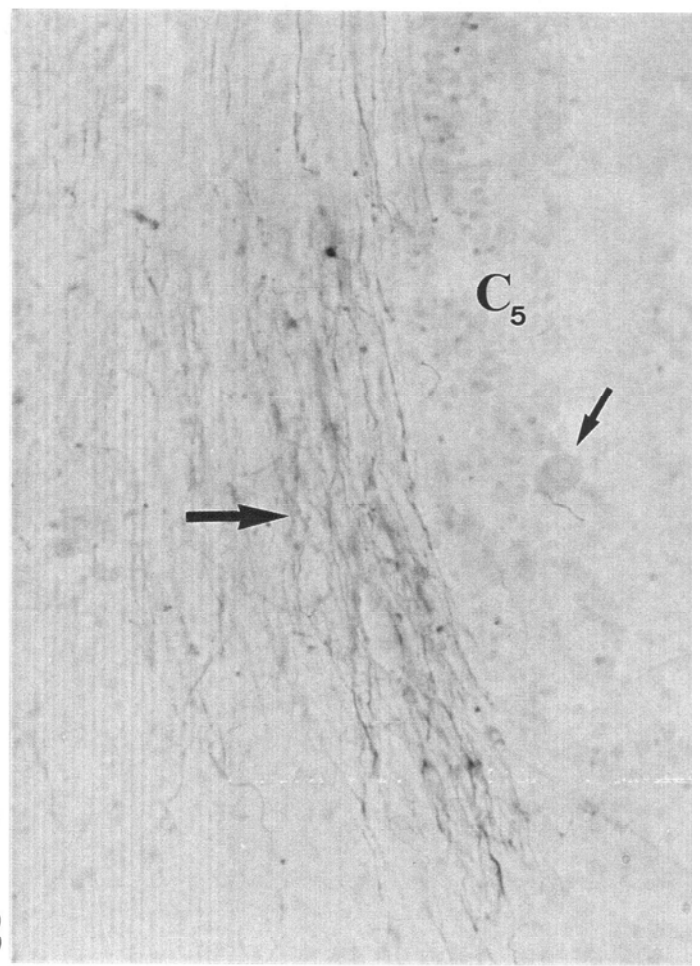
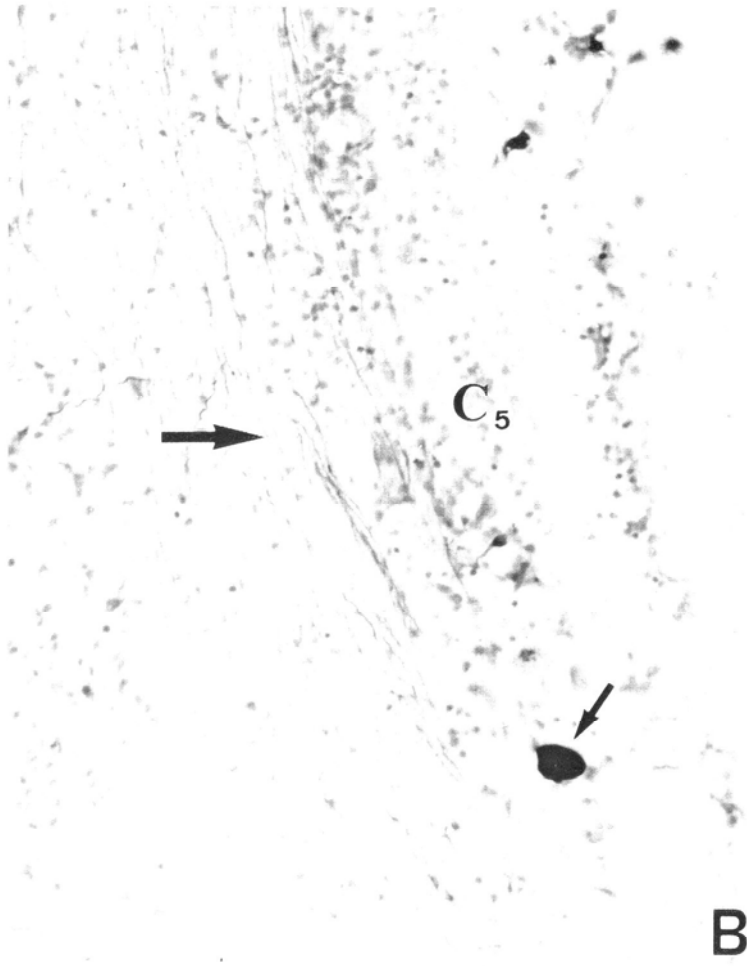
**Figura 64.** Esquema en el que se resumen las proyecciones de núcleos encefálicos de los diferentes neurómeros. Obsérvese el predominio de las proyecciones alares entre todas estas poblaciones.





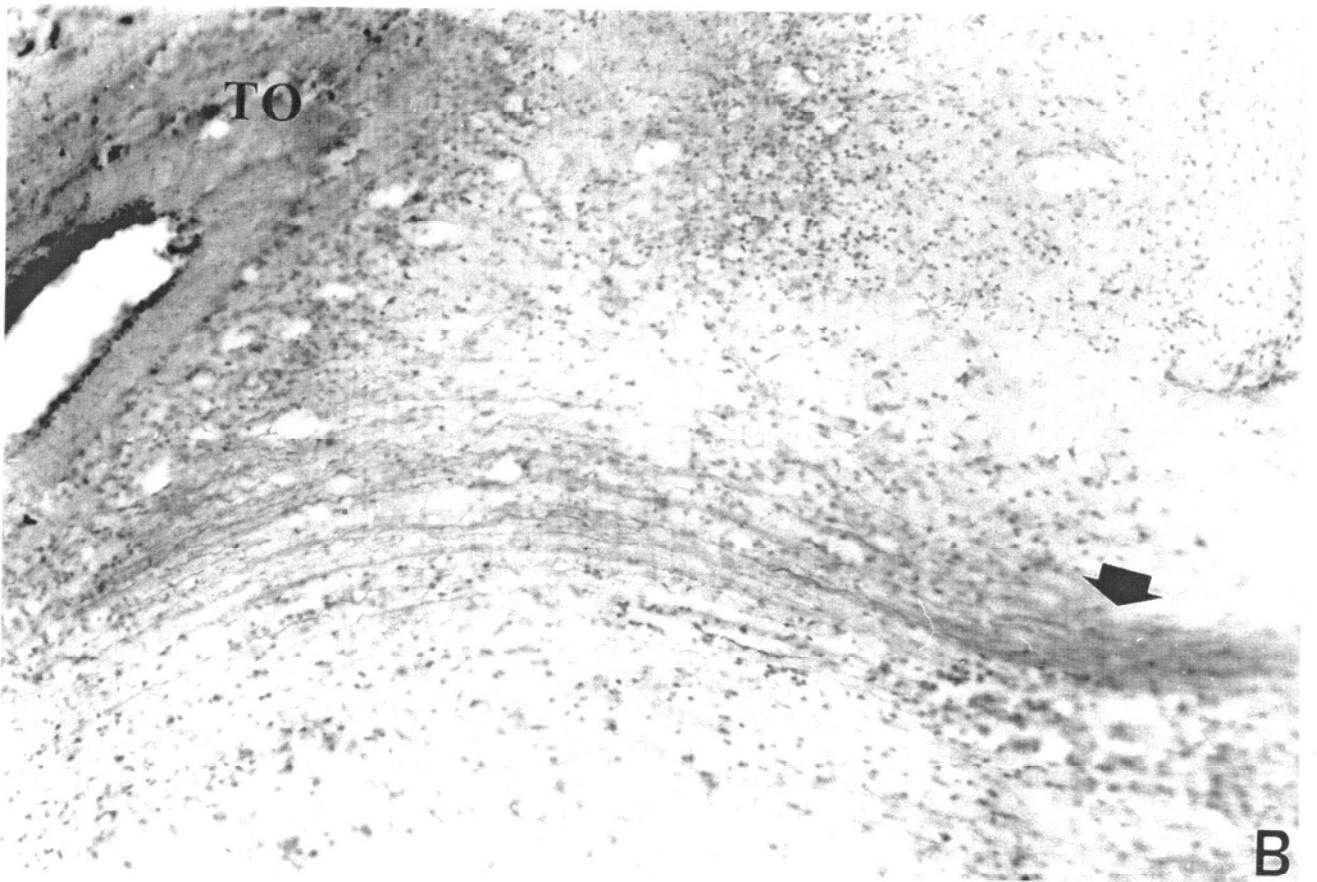
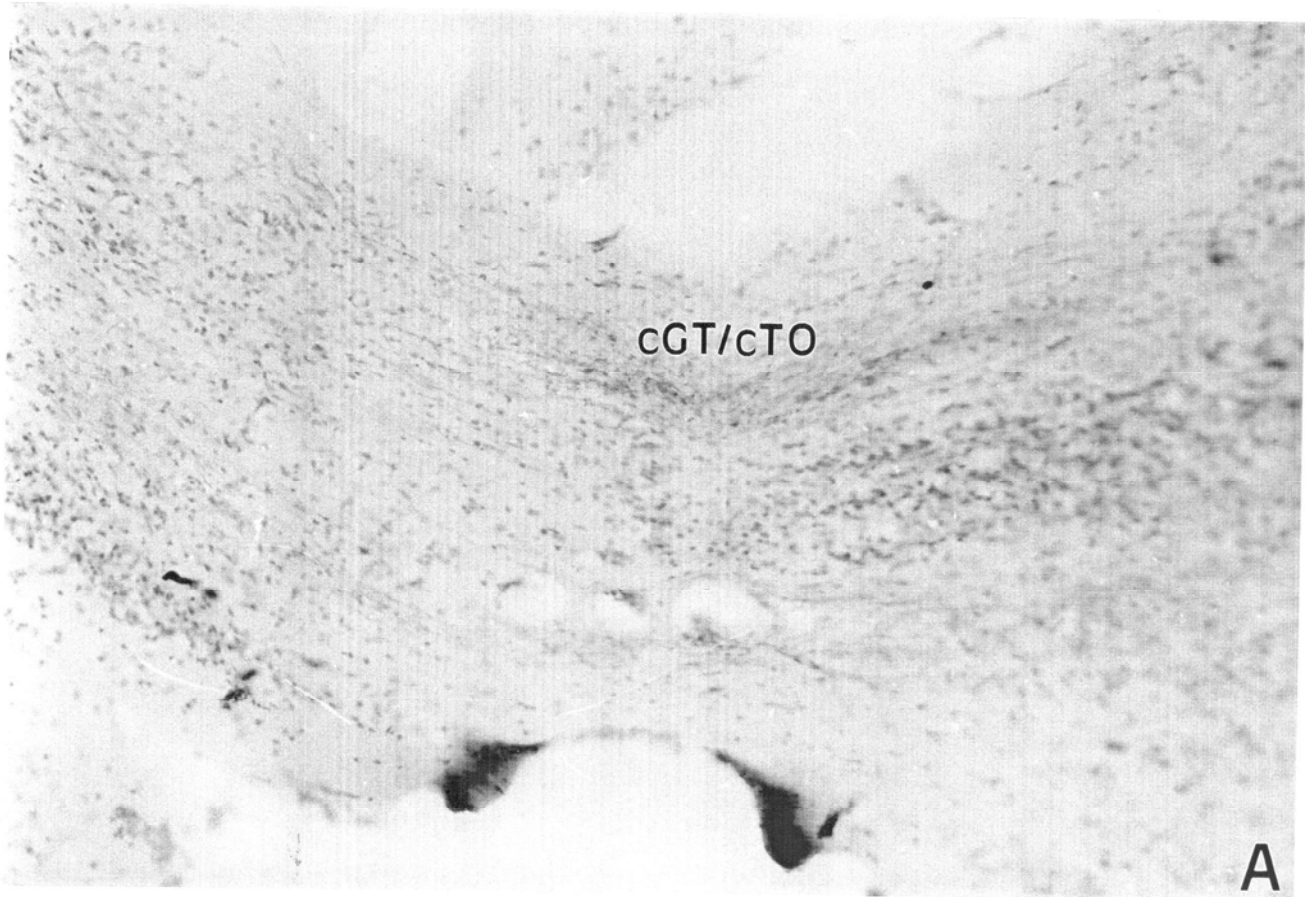
## Resultados

**Figura 65.** Microfotografías de secciones sagitales del TO mostrando las fibras intertectales agrupadas en la transición entre dos partes diferentes de la línea media dorsal, en la transición cGT/ cTO. Contratación con Violeta de Cresilo. **A.** Inyección Rostral. **B.** Inyección Dorsal. **C.** Inyección Caudal. **A:** X400; **B:** X400; **C:** X400.



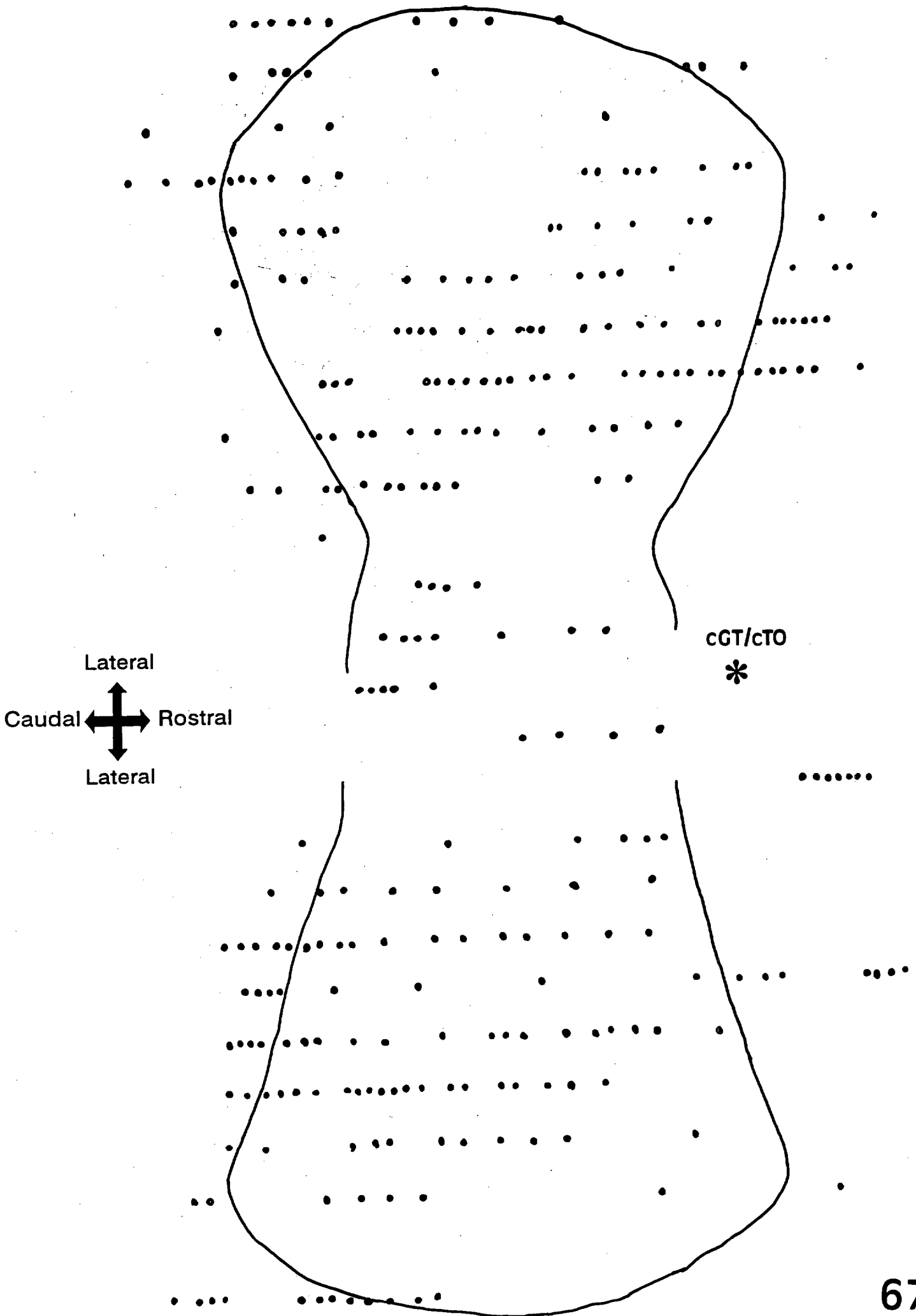
## Resultados

**Figura 66. A. Sección transversa a través de la transición cGT/cTO mostrando las fibras intertectales cruzando la línea media. B. Sección transversa a través del TO mostrando las fibras intertectales cruzando la línea media agrupadas en la transición cGT/cTO. Estas fibras fueron marcadas después de una inyección masiva tectal. Contratinción con Violeta de Cresilo. A: X400; B: X250.**

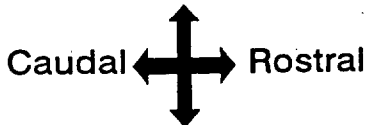


## Resultados

**Figura 67.** Mapeo de neuronas marcadas bilateralmente a través del TO después de inyectar HRP en la transición cGT/cTO. Obsérvese el contorno ventricular, las neuronas marcadas representadas por puntos y el lugar de inyección representado por un asterisco.



Lateral



CGT/cTO

\*

## **DISCUSION**



### 5.1.-NUCLEOS Y LIMITES MESENCEFALICOS

Aunque ya en la sección de resultados hemos hablado de los núcleos pertenecientes a los diferentes neurómeros, ahora nos centramos en los núcleos mesencefálicos y en los límites de este neurómero con el diencefalo, ya que la literatura no es consistente en este aspecto.

La placa alar del mesencéfalo está formada por una zona más voluminosa, el tectum, y una serie de estructuras en torno a él, que son: el TSC caudalmente, el GT rostralmente, quedando entre ambos el AIC. Ventralmente a estas estructuras se sitúa la estrecha banda del Limen Laminae Alaris.

El LLA mesencefálico presenta varios estratos: superficial, intermedio y periventricular (Díaz Delgado, 1991). Su porción superficial se ensancha caudalmente, formándose superficialmente el núcleo IR. En la porción rostral del mesencéfalo, en lugar similar al del IR, hay una agrupación neuronal independiente, el núcleo Liminar Rostral. Los estratos superficial e intermedio forman la parte alar (lateral) de la Sustancia Reticular del mesencéfalo (Díaz Delgado, 1991).

En la placa basal mesencefálica, en su zona caudal, se encuentra el núcleo oculomotor (III) y la Sustancia Negra. El III está subdividido en los núcleos Ventromedial, dorsomedial, dorsolateral y el núcleo accesorio de Edinger-Westphal. Dorsal a estos se sitúa la parte basal (medial) de la Sustancia Reticular. Rostralmente encontramos el núcleo de Darkschewitsch y el núcleo Rojo.

En la placa paramediana del mesencéfalo se encuentra el Area Tegmental Ventral (ATV), que queda situada rostral al núcleo interpeduncular, entre las raíces del III par craneal derecho e izquierdo.

A través de toda la literatura de reptiles se hace patente la gran confusión

que hay en cuanto a los núcleos pertenecientes a cada uno de los neurómeros del cerebro de reptil, teniendo en cuenta sobre todo que la mayoría de los autores no han seguido la división neuromérica (excepto Rendahl, 1924 y Bergquist y Kallen, 1954).

En cuanto al núcleo Istmico Rostral, la principal divergencia con la literatura se centra en su clasificación como núcleo propio del mesencéfalo (Martínez de la Torre, 1985). Clásicamente a veces también se describen como mesencefálicas las otras poblaciones ístmicas (N. ístmico parvocelular, N. semilunar, N. istmo-óptico). Sin embargo las observaciones hechas por Martínez de la Torre (1985) en pollos adultos y por Puelles y Martínez de la Torre (1987) en embriones confirman su origen rombencefálico. Así los núcleos ístmicos (parvocelular, semilunar e istmo-óptico), el N. interpeduncular y el N. troclear quedan asignados al rombencéfalo.

Kuhlenbeck (1939) en su trabajo específico sobre la región pretectal del pollo parte de un límite arbitrario diencéfalo-mesencefálico trazado por His (1893), que en principio también fue asumido por Kappers, Huber y Crosby (1936) y muchos otros autores subsiguientemente. Este límite sería una línea recta trazada desde la Comisura Posterior hasta el tuberculum posterior (detrás de la región mamilar). Este límite desde el punto de vista embriológico no es consistente con las observaciones (Palmgren, 1921; Rendahl, 1924; Haller, 1929; Bergquist y Kallen, 1954; Coggeshall, 1964; Vaage, 1969; Keyser, 1972, 1979). De acuerdo con este límite, los núcleos pretectales precomisurales son los únicos que formarían parte del diencéfalo y el resto pertenecería al mesencéfalo.

En nuestro modelo neuromérico la región pretectal aparece como representante alar del neurómero sinencefálico, estando subdividida en diversos territorios o áreas de migración. Rendahl (1924) diferencia los territorios comisural

y precomisural, que fueron considerados neurómeros independientes por Vaage (1969). Martínez de la Torre (1985) propuso la distinción de un territorio intermedio entre lo comisural y lo precomisural, denominado yuxtacomisural. Este concepto ha sido aceptado ya por otros autores (Díaz Delgado, 1991; Medina y col.,1993).

## **5.2.-ORTOGONALIDAD AXONAL Y LIMITES SEGMENTARIOS**

Durante el desarrollo del sistema nervioso de los vertebrados se producen dos procesos: la formación del patrón morfogenético (neuromería, parcelación longitudinal y transversal) y la diferenciación neuronal (neurogénesis) (Díaz Delgado, 1991). Ambos procesos son paralelos, al menos en el pollo (Puelles y colaboradores, 1987). Según Bergquist y Kallen (1954), Puelles y col.,(1987), y Trujillo y col., (1989) la conjugación desde estados tempranos del desarrollo neural de la subdivisión transversal (neuromérica) con la subdivisión en bandas longitudinales puesta de manifiesto por una neurogénesis diferencial (las áreas de neurogénesis más temprana aparecen en posición basal y los territorios alar y paramediano se diferencian más tarde) da lugar a una subdivisión de la pared neural en áreas histogénéticas a modo de mosaico (las "áreas de migración" de Bergquist y Kallen, 1954). Este patrón en mosaico se manifiesta con cierta deformación topológica en el cerebro adulto, debido a variaciones en el grado de proliferación celular y migración neuronal en áreas histogénéticas vecinas (Díaz Delgado, 1991).

Varios estudios de desarrollo del sistema nervioso en diferentes vertebrados

(Bergquist y Kallen, 1954; Vaage, 1969; Keyser, 1972; Martínez de la Torre, 1985; Puelles y col. 1987) muestran que las zonas limítrofes entre los neurómeros (límites interneuroméricos) son regiones de escasa o nula proliferación celular donde se diferencian tabiques esencialmente gliales. Estos sirven de guías que reconocen las neuronas inmaduras al migrar (lo cual tiende a mantener las neuronas de un área dentro de un determinado volumen de tejido limitado por estos tabiques), así como por los axones en crecimiento, los cuales bien los cruzan ortogonalmente (p.ej. las fibras talamotelencefálicas), o bien son incapaces de cruzarlos y crecen por tanto a lo largo de ellos (en paralelo). Así se observan en el adulto grandes tractos de fibras transversales (comisura posterior, fascículo retroflejo, tracto geniculado descendente, etc.) colindantes a los límites interneuroméricos. Dichos tractos nos sirven como marcas para la identificación de los límites interneuroméricos en el cerebro adulto (Díaz Delgado, 1991).

Por otra parte, parece establecido que las propiedades adhesivas de las diversas áreas histogénicas varían según su posición dorsoventral. Ello explica que ciertos grupos de axones tiendan a permanecer dentro de la región alar o basal del neuroeje, adoptando trayectos longitudinales que les llevan a cruzar uno tras otro los diversos segmentos (figuras 1 y 2), mientras que otros tractos "prefieren" dirigirse transversalmente de alar a basal (o viceversa) dentro del mismo segmento (trayecto llamado genéricamente "arciforme"). Las fibras arciformes en ocasiones alcanzan la línea media ventral y cruzan al lado contrario. En todo caso, es típico que, ya sea ipsilateral- o contralateralmente, cambien su orientación en la placa basal, haciéndose longitudinales (ascendentes, descendentes o bifurcándose en

ambos sentidos) (figura 4). Estas propiedades genéricas de la navegación axonal condicionan un cierto orden ortogonal de las conexiones cerebrales, ya que el conjunto de fibras tiende a disponerse en tramos transversos o longitudinales (Wilson y Easter, 1991).

En nuestros experimentos nosotros observamos diversos tractos relacionados con el techo óptico. En *Gallotia stehlini* se observa claramente el predominio de los trayectos transversales y longitudinales de las fibras marcadas.

El tracto tecto-talámico ventral recorre superficial y longitudinalmente la parte más ventral de la placa alar desde el mesencéfalo hasta el extremo rostral del encéfalo, donde ingresa en la comisura supraóptica ventral. Este haz de fibras cede colaterales axonales que entran transversalmente (trayecto ventro-dorsal en la placa alar) en diferentes neurómeros (sinencéfalo, parencéfalo posterior, parencéfalo anterior), manteniendo una característica de ortogonalidad. Es muy posible que la distribución ordenada de las diversas fibras sirva para mantener un orden retinotópico en muchas de las conexiones del techo óptico.

El tracto tecto-talámico dorsal circula también longitudinalmente por la zona alar dorsal del sinencéfalo y parencéfalo, extendiéndose aparentemente sólo hasta el parencéfalo anterior (no llega a la comisura supraóptica). A lo largo de este trayecto cede igualmente colaterales transversales, estableciendo conexiones con los principales núcleos retinorecipientes del diencefalo, presumiblemente de modo retinotópico.

El fascículo Predorsal también presenta este aspecto de ortogonalidad, pues sus fibras se dirigen ventralmente en un trayecto arciforme, atravesando la placa

basal mesencefálica y la línea media, originando bilateralmente componentes longitudinales descendentes y ascendentes.

Finalmente, los tractos tecto-bulbar directo y tecto-ístmico presentan ambos un trayecto longitudinal descendente por la placa alar del rombencéfalo y establecen conexiones con los diversos segmentos romboméricos.

Según todo lo expuesto hasta ahora, después de estudiar cómo circulan los tractos de fibras por los diferentes territorios neuroméricos, podemos señalar que la subdivisión longitudinal del prosencéfalo y del mesencéfalo en placas alar, basal y paramediana propuesta por Puelles y col. (1987), partiendo de evidencia embriológica, se confirma en nuestros experimentos. Cada una de estas placas constituye un territorio unitario, recorrido longitudinalmente por determinados tractos y sirve como punto de bifurcación o inflexión para los tractos transversales de origen segmentario. Así vemos que la arquitectura de las conexiones responde a una organización zonal de los neurómeros, y muchas veces presenta aspectos repetitivos, segmento a segmento, lo que nos releva una metamería oculta.

En nuestro análisis segmentario de la conectividad del techo óptico resalta que la gran mayoría de las conexiones aferentes y eferentes son alares en todos los neurómeros (figuras 45, 46 y 64), observándose solamente algún marcaje retrógrado en la placa basal del mesencéfalo (Sustancia Reticular y Sustancia Negra) y los componentes eferentes basales del tracto predorsal (sobre la Sustancia Reticular troncoencefálica y el Tegmento Prerubral diencefálico).

### **5.3.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN REPTILES**

### **5.3.1.-AFERENCIAS**

El techo óptico en reptiles, al igual que en otros vertebrados, se caracteriza funcionalmente por la computación de aferencias visuales, somáticas y auditivas.

En la mayoría de los reptiles la fuente mayoritaria de información que alcanza el techo óptico es la retina contralateral. Los axones de las células ganglionares de la retina contralateral se reúnen formando el nervio óptico y se decusan en el quiasma. Luego discurren a lo largo del tálamo como tracto óptico marginal y llegan al techo óptico, donde se distribuyen en las capas superficiales. Estas aferencias visuales al techo óptico se han estudiado ampliamente a lo largo de los últimos 20 años, tanto en reptiles como en el resto de las especies.

Además de estas aferencias retinales, de las cuales no nos hemos ocupado en el presente trabajo, al techo óptico entran axones procedentes de diversas partes del encéfalo (representadas en la figura 45), siendo éstos el objeto de nuestro estudio en este apartado. Dichas otras aferencias suponen la integración de la vía retinotectal con otros sistemas integradores, en particular del control de la mirada y de la orientación corporal ante diversos estímulos ambientales.

#### **Mesencéfalo**

En la bibliografía se ha estudiado ampliamente que el Torus Semicircularis (TSC) es el núcleo diana de las fibras auditivas del lemnisco lateral y que desde él parten fibras que van al TO (Foster y Hall, 1978). Lo que no queda suficien-

temente demostrado en la literatura es qué división del TSC es la que contribuye a dar las fibras que entran al TO.

Foster y Hall (1978) observaron que, tras producir lesiones en el núcleo Central del Torus en Iguana, aparecen fibras degeneradas y terminales en las capas del TO. Tales experimentos no excluyen que se haya lesionado axones de paso procedentes de otras subdivisiones. De hecho, ten Donkelaar y de Baer-van Huizen (1981) no observan células marcadas retrógradamente en el núcleo Central del Torus, después de inyecciones tectales de HRP en *Varanus exanthematicus*.

En todos nuestros casos de inyección de HRP en el TO se observan neuronas marcadas en diferentes zonas del Torus Semicircularis; hay neuronas en la lámina periventricular, neuropilo periventricular, Torus Externo y N. Central del Torus, siendo esta última parte del Torus donde hemos observado el menor número de neuronas marcadas retrógradamente. Se observa mayor número de neuronas marcadas en Torus Externo y en la lámina periventricular.

En *Varanus exanthematicus* Ten Donkelaar y colaboradores (1987) encuentran muchas neuronas marcadas retrógradamente en el núcleo Istmico Magnocelular del Mesencéfalo, refiriéndose con este nombre al núcleo que nosotros hemos llamado Istmico Rostral (IR), también marcado en nuestras preparaciones.

Sereno y Ulinski (1987), después de inyectar HRP en el TO de la tortuga *Pseudemys scripta*, observan que el núcleo IR envía axones hacia el TO ipsilateral. Las células marcadas se extienden a lo largo de todo el núcleo, siendo esta una conexión no topográfica. También Welker, Hoogland y Lohman (1983) en la serpiente *Python reticulatus* encuentran proyección desde el núcleo Profundo



Mesencefálico (nombre con el que también se denomina al IR) al TO.

Dacey y Ulinski (1986) publican que en la serpiente *Thamnophis sirtalis*, el TO recibe aferencias desde el núcleo Lateral Profundo Mesencefálico, refiriéndose al IR.

También Ten Donkelaar y colaboradores (1987) en el lagarto *Varanus exanthematicus*, describen a nivel del istmo muchas neuronas marcadas retrógradamente en el núcleo Istmico Magnocelular.

Igualmente Medina y Smeets (1991) estudiando varias especies de reptiles, publican que el núcleo Profundo Mesencefálico envía axones al TO.

Todos estos trabajos están de acuerdo con el marcaje producido en nuestros experimentos, donde hemos realizado las inyecciones de HRP en diferentes zonas del TO y constantemente se observan neuronas grandes dispersas marcadas retrógradamente en el IR. Esto ocurre porque cada pequeña parte del TO debe contener axones de neuronas de muchas partes del IR.

Ten Donkelaar y colaboradores (1987) encuentran en *Varanus exanthematicus* células de origen de aferencias tectales ipsilaterales en la formación reticular mesencefálica, en su parte dorsal.

Sin embargo Welker, Hoogland y Lohman (1983), tras inyectar HRP en el TO de la serpiente, encuentran escasas neuronas marcadas en la formación reticular mesencefálica.

Después de inyectar HRP en el TO de *Gallotia stehlini* se observan neuronas marcadas en la zona caudal de la SRm, aunque en número mas bien escaso, lo cual está de acuerdo con lo encontrado por Welker y colaboradores. Estas neuronas en

la SRm sólo aparecen en casos de inyecciones masivas y de inyecciones caudales del TO.

Medina y Smeets (1991) publican, tras estudiar varias especies de reptiles, que una de las vías que lleva la información desde los ganglios basales al TO hace relevo en la Sustancia Negra del tegmentum mesencefálico, y desde ella va al TO. Estas conexiones nigrotectales parecen ser un hecho común en los amniotas, y entre ellos en los reptiles (Reiner y colab., 1980; Ten Donkelaar y colab., 1987).

Sin embargo, en nuestros experimentos en *Gallotia stehlini*, tras inyectar HRP en el TO, se observan neuronas marcadas retrógradamente en la Sustancia Negra solamente en los casos en que hemos hecho inyecciones en la zona caudal del TO.

En experimentos control en *Gallotia*, tras inyectar HRP en la sustancia Negra, observamos terminales neuronales en capas profundas del TO (desde la capa 2 a la 6, ambas inclusive); ello corrobora la conclusión de Reiner y colab. (1980) de que la proyección de la Sustancia Negra al TO termina en las capas profundas del TO. Estos autores dedujeron esto porque este núcleo no se marcó tras inyectar HRP en las capas superficiales del TO.

Medina y Smeets (1991) observan que existe conexión desde el núcleo Intercollicular (llamado por nosotros Area Intercollicular) al TO.

Ten Donkelaar y colab. (1987) en *Varanus* encuentran que una porción ventrolateral al TSC proyecta al TO, y añaden que probablemente esa Zona sea parte del núcleo Intercollicular.

Nosotros en *Gallotia stehlini* observamos neuronas marcadas retrógradamen-

te en el AIC en todos nuestros tipos de inyección en el TO. Al realizar inyección control en el AIC no observamos terminales marcados en el TO; lo que sí está presente son fibras circunferenciales marcadas desde la capa 1 a la 7, siendo más abundantes en la capa 6 (album central). Ello podría indicar que las fibras hacen conexiones "en passant" sobre las células tectales en estas capas, si no es debido a deficiencias en la sensibilidad de nuestra técnica.

### Rombencefalo

La proyección del núcleo Istmico Caudal (IC) al TO se ha estudiado y demostrado en varios reptiles. En serpientes fue estudiada por Dacey y Ulinski (1986) y por Welker, Hoogland y Lohman (1983). Sereno y Ulinski (1987) tras realizar inyecciones de HRP en el TO de la tortuga *Pseudemys scripta*, observan una banda de somas neuronales marcados retrógradamente en el IC. Además añaden que la conexión del IC al TO es topográfica; cada abrahán termina en una columna más o menos cilíndrica radial con cientos de botones en la parte superficial de la capa Gris Central y Gris Superficial del TO.

También Foster y Hall (1975) y Medina y Smeets (1991) publican la conexión recíproca del núcleo Istmico al TO en varios reptiles.

En *Gallotia stehlini* también encontramos neuronas marcadas retrógradamente de forma topográficamente ordenada después de inyectar HRP en el TO. Sin embargo, al realizar inyecciones control en el IC solamente hemos observado axones recorriendo la capa 6 del TO (SAC), no observándose la presencia de

terminales neuronales en el tectum, muy probablemente por limitaciones de la técnica de HRP *in vitro*.

En el lagarto también hemos observado proyección desde los núcleos Semilunar e Istmico Ventral al TO, lo cual no está descrito en reptiles.

### Pretectum

Dacey y Ulinski (1986) publican que tras inyectar HRP en TO se marcan neuronas retrógradamente en el N Lentiformis Thalami (para nosotros PPC), en el cual nosotros no hemos obtenido marcaje celular alguno. También Medina y Smeets (1991) describen marcaje en el lentiformis thalami pars plicata. Cabe pensar que en ambos casos pudiese tratarse de una confusión con el marcaje en el complejo yuxtacomisural.

Ten Donkelaar y de Boer van Huizen (1981) en *Varanus exanthematicus*, así como Medina y Smeets (1991) y Reiner y colab. (1980), encontraron después de inyectar HRP en el TO neuronas marcadas en el N de la comisura posterior, denominación con la que se refieren a parte del complejo yuxtacomisural, igualmente marcado retrógradamente en nuestros casos. Por otra parte, ningún autor ha descrito previamente la proyección que también hemos encontrado nosotros en los núcleos intersticiales de la comisura posterior, tanto en el Magnocelular como en el Parvocelular.

Dacey y Ulinski (1986), Medina y Smeets (1991), Gruberg y colaboradores (1979) en *Crotalus* y Reiner y colaboradores (1980) en Caimán y *Crysemys*,

publican conexiones del Lentiformis mesencefálico (para nosotros P) al TO, conexión que también ha sido observada por nosotros en Gallotia.

Dacey y Ulinski (1986) publican la existencia de neuronas marcadas en el N Genuculado Pretectal de la tortuga, donde obtuvieron un gran marcaje. Este dato también ha sido observado por Gruberg y colaboradores (1979) en serpientes y por Medina y Smeets (1991) en lacértidos. Nosotros también hemos obtenido neuronas marcadas en este núcleo en Gallotia de forma muy frecuente.

Medina y Smeets (1991) en Gekko, Gallotia y Podarcis observan conexión del N Postero Dorsalis al TO, conexión que también está presente en nuestros experimentos tras inyectar HRP en la zona rostral del TO.

#### Parencéfalo anterior y posterior

Brauth y Kitt (1980) y Ten Donkelaar y de Boer van-Huizen (1981) en *Varanus exanthematicus* encontraron que el N Entopeduncular Posterior proyecta al TO. Este núcleo según nuestra división neuromérica no pertenece al Tálamo, sino al subtálamo. De todas forma no se nos han marcado células en este núcleo tras inyectar en el TO. Podría quizá tratarse de una confusión con el núcleo ventrolateral, que aparece siempre marcado en la región más rostroventral del tálamo ventral.

Welker, Hoogland y Lohman (1983), observaron que tras la inyección de HRP en el TO se marcaban células retrógradamente en el N Ventrolateralis Thalami y Ventromedialis Thalami. Esta conexión también es publicada por Foster

y Hall (1975), Northcutt (1984) y Medina y Smeets (1991) en varias especies de reptiles. Nuestras observaciones en *Gallotia stehlini* sitúan a ambos núcleos en el **Parencéfalo anterior**.

También Welker, Hoogland y Lohman (1983), publican neuronas marcadas en el **N Genuculado lateral dorsal y ventral** (GLD, GLV). El GLD de estos autores quizás se corresponde a nuestro N Ovalis, no siendo observada por nosotros ninguna proyección desde este núcleo al TO. El N GLV corresponde a nuestro N Genuculado Ventral del Parencéfalo anterior, donde observamos neuronas marcadas retrógradamente en casos de inyecciones masivas de HRP en el TO y en caso de inyección de HRP en la zona rostral del TO. Gruberg y colaboradores (1979), estudiando en *Crotalus* las proyecciones al TO observan que la división dorsal del N Genuculado lateral proyecta al TO; sin embargo, según los esquemas que publican, las células marcadas están realmente en la división ventral del núcleo, lo que está de acuerdo con lo que nosotros hemos observado en *Gallotia*. Ello asimismo también está de acuerdo con lo descrito por Ten Donkelaar y de Boer (1981) en *Varanus*, que observan que solo la Pars Ventralis del N Genuculado Lateral proyecta al TO.

Por otra parte, Medina y Smeets (1991) citan una conexión del N Genuculado lateral Pars Dorsalis con el TO, pero estas neuronas parecen corresponderse con las que nosotros vemos en el núcleo Peritúndico. Se trata en este caso de una población del parencéfalo posterior, cuya identidad fue reconocida en reptiles por primera vez por Martínez de la Torre (1985), corroborada por Díaz Delgado (1991).

Welker, Hoogland y Lohman (1983) también observan neuronas marcadas en el N Suprapeduncular. Esto nosotros sólo lo hemos observado en uno de nuestros casos en el que no podemos asegurar que la inyección de HRP esté restringida estrictamente al TO.

Estos mismos autores también publican neuronas marcadas en el N Periventricular del Hipotálamo, donde nosotros no hemos obtenido marcaje.

Medina y Smeets (1991) publican una conexión del Area triangular del Tálamo ventral al TO, la cual nosotros no hemos observado; quizás sea por limitaciones de la técnica de HRP, ya que dichos autores en sus experimentos han usado varios trazadores como HRP, Fluorogold y CTb. Alternativamente, podría tratarse de una confusión con el área perirrotúndica, que se sitúa inmediatamente detrás del area triangular.

#### Parencéfalo posterior

Díaz Delgado (1991) observa en *Gallotia galloti* tras inyectar en la zona ventral al N Rotundus (en NMV y LV) que al TO entran fibras por la zona caudal del mismo, por los estratos gris central y periventricular y por el estrato fibroso central. En ningún caso observa terminales o neuronas marcadas.

Nosotros tras inyectar en el N Rotundus observamos terminales neuronales marcados anterógradamente en las capas 8 y 9 (estrato fibroso y gris superficial). Alternativamente a la interpretación de que existe una conexión del N Rotundus al TO en *Gallotia stehlini*, podría pensarse que estos experimentos marcan axones de

paso de los núcleos Ventrolateral, Genuculado Ventral, Periotúndico, etc... hacia el TO, que atraviesan quizás el neuropilo del núcleo Rotundus.

### 5.3.2.-EFERENCIAS

En la literatura se ha estudiado ampliamente las eferencias tectales ascendentes y descendentes en varios tipos de reptiles. En el presente estudio las hemos estudiado en el lagarto *Gallotia stehlini* y se representan en la figura 46.

#### Mesencéfalo

Todos los estudios están de acuerdo que el tracto tecto-bulbar establece conexiones con el núcleo Profundo Mesencefálico, que nosotros llamamos núcleo Istmico Rostral. Esta conexión ha sido estudiada en particular por Sereno (1985) en la tortuga. Al estudiar las vías tectoreticulares, este autor observa que los axones del tracto tecto-bulbar dorsal emiten colaterales al núcleo Profundo Mesencefálico Rostral y Caudal; la mayoría de estas fibras terminan mediante múltiples colaterales en la formación reticular desde mesencéfalo a médula. En nuestros experimentos de inyección de HRP en TO no hemos obtenido clara evidencia de terminales marcadas en la Sustancia Reticular Mesencefálica, aunque sí en el núcleo IR. En todos nuestros casos de inyección de HRP en el TO



se han obtenido terminales marcados en el Torus Semicircularis (TSC), tanto en sus zonas periventriculares como en el Torus Externo y N. Central del Torus. Con estos resultados estamos de acuerdo con los obtenidos por Butler (1978), que también encuentra proyecciones a las capas periventriculares y al núcleo central del TSC.

En nuestros experimentos en *Gallotia* observamos de forma constante terminales axonales marcados anterógradamente en el Griseum Tectale (GT). Este dato no aparece en la bibliografía consultada, quizá debido a que la mayoría de los autores consideran al GT parte del TO y otros lo incluyen dentro del núcleo Lentiformis Mesencephali (de Lange, 1913). Nosotros también hemos hecho inyecciones control con peroxidasa en el GT. Una de ellas se situó en la zona ventral del GT observándose neuronas marcadas en las capas 3 y 7 del TO, otra inyección fue localizada en la zona medio-dorsal del GT, marcándose retrógradamente neuronas en las capas 3, 5 y 7 del TO.

### Sinencéfalo

Las eferencias ascendentes tectales al pretectum están presentes en todos los reptiles estudiados en la bibliografía.

En el núcleo Lentiformis Mesencefálico, el cual corresponde fundamentalmente a nuestro Pretectal Externo, se observa la entrada de aferencias tectales en diversos estudios hechos en reptiles (Ulinski, 1977; Gruberg y col., 1979; Butler,

1978). En *Gallotia* encontramos terminales neuronales marcados con HRP en el PE cuando inyectamos la peroxidasa en la zona rostral del TO o en los casos de inyecciones masivas, mientras que en los casos de inyecciones en la zona media y caudal no obtenemos terminales marcados en el PE.

En el núcleo Geniculado Pretectal se han visto proyecciones tectales en *Gekko* (Butler, 1978), en *Caimán* (Braford, 1972), en *Iguana* (Butler y Northcutt, 1971; Foster y Hall, 1975) y en serpiente (Gruberg, 1979). Nosotros hemos observado terminales axonales en el GT después de inyecciones masivas en el TO y al realizar inyecciones en la zona rostral.

El núcleo sinencefálico Postero Dorsal (PD) se caracteriza porque tiene un campo muy denso de terminales retinales y por recibir también aferencias tectales, habiendo sido estas últimas estudiadas en *Gekko* (Butler, 1978), en serpiente (Ulinski, 1977) y en *Caimán* (Braford, 1972). Nosotros hemos observado que después de realizar inyecciones masivas en el TO obtenemos un campo de terminales marcados en el núcleo PD, pero en otros casos de inyecciones más puntuales en el TO no obtenemos este marcaje; quizás esto ocurre porque las fibras que van hacia el PD se encuentran en alguna zona más localizada del TO, la cual no hemos cubierto con nuestras inyecciones puntuales y sí con las inyecciones masivas.

Butler (1978) en *Gekko* encuentra que el TO proyecta al núcleo Dorsal

Pretectal (nuestro Pretectal Principal), lo que coincide con nuestros resultados en Gallotia, obtenidos después de realizar inyecciones en cualquiera de los cuadrantes del TO.

Butler (1978) también observa eferencias del TO al núcleo Ventral Pretectal (para nosotros el núcleo Subpretectal). Nosotros en Gallotia obtenemos terminales en el núcleo Subpretectal en todos los tipos de inyecciones en el TO excepto cuando inyectamos en la zona caudal del TO; quizás ello sea por limitación de la técnica, al tratarse de una zona algo más alejada.

Sin embargo Butler (1978) no observa en Gekko proyecciones del TO al núcleo Pretectal Medial (nuestro núcleo Yuxtacomisural Lateral, YCL), lo que no está de acuerdo con los datos obtenidos en nuestros experimentos donde observamos terminales en el YCL al realizar inyecciones rostrales y masivas en el TO. También Foster y Hall (1975) en Iguana encuentran eferencias desde el TO al núcleo Pretectal Medial.

Ulinski (1977), en la serpiente observa que el TO proyecta al núcleo Optico Basal (nuestro núcleo de la Raíz Optica Basal, NROB). En nuestros experimentos vemos fibras contralaterales en el NROB después de realizar inyección masiva en el TO, pero no pudimos observar terminales. Sin embargo, hemos realizado inyecciones control en la parte ventral del sinencéfalo, en cuyo caso aparecieron marcadas neuronas en el TO, en la zona rostral y caudal de este, ocupando las

capas 6 y 7.

### Rombencéfalo

En la mayoría de los reptiles un componente lateral de eferencias tectales cursa ventral y caudalmente para terminar en el núcleo Istmico caudal, en la región precerebelar. Esto ha sido estudiado por Foster y Hall (1975) en *Iguana iguana* usando varios métodos como son el transporte de peroxidasa y la degeneración anterógrada tras lesión del TO. También Sereno y Ulinski (1987) estudiaron la conexión tecto-istmo-tectal en tortuga, observando que el complejo ístmico recibe proyección topográfica del TO.

Nosotros, después de inyectar HRP en las zonas tectales caudal y rostral y en las inyecciones masivas del TO, observamos terminales en el núcleo Istmico Caudal (IC); estas no aparecieron en las inyecciones realizadas en la zona dorsal del TO. En algún caso de inyección rostral los terminales fueron observados en los dos neuropilos y en la capa celular del IC.

Al inyectar HRP en el IC se observan neuronas marcadas en la capa 7 del TO y las fibras recorren su capa 6.

Además, cuando inyectamos en la zona rostral del TO de *Gallotia* observamos terminales en el núcleo Semilunar (SL). Este núcleo ha sido descrito recientemente por Medina y colab. (1993). Su conexión con el TO no había sido descrita en la bibliografía en reptiles, pero coincide con datos en aves (Martínez y

Puelles, 1989).

### Parencéfalo posterior

En algunos de nuestros experimentos en los que hemos realizado inyecciones en la zona rostral del TO, observamos terminales marcadas en el núcleo Dorsolateral Posterior (DLp) y en el núcleo Dorsolateral Medial (DLm). En un experimento de inyección en la zona media del TO observamos terminales en la zona posterior del N DL. Estos hallazgos no los hemos observado en la literatura, donde tampoco está descrito el DL posterior o Superficial Caudal, que quizás sea comprendido dentro de otra estructura.

En alguno de nuestros experimentos después de inyectar masivamente HRP en el TO observamos terminales en el neuropilo del núcleo Posterior de la Comisura Supraóptica Ventral (PCSV). Este es un nuevo hallazgo, no descrito previamente en reptiles.

Es aceptado generalmente que el núcleo Rotundus (R) recibe una masiva eferencia tectal y también que este núcleo proyecta a la cresta ventricular dorsal del telencéfalo o epistriatum (Northcutt, 1984). Esta conexión del TO al R ha sido observada en *Gekko gecko* por Butler (1978), que realizó inyecciones unilaterales del TO, y la autora apunta que esta conexión es densa ipsilateralmente y menos densa contralateralmente. También ha sido observada en Caimán por Braford (1972), en Iguana por Butler y Northcutt (1971) y Foster y Hall (1975). En *Gallotia galloti* fue descrita por Díaz Delgado (1991), quien después de realizar inyecciones

de peroxidasa en el núcleo Rotundus observa neuronas en el estrato Griseum Central del techo mesencefálico.

En nuestros experimentos en *Gallotia stehlini* después de inyectar HRP masivamente en el TO y al inyectar en la zona rostral del TO observamos terminales marcados en el núcleo Rotundus, más o menos dispersos. Hemos realizado una inyección control en el R y obtenemos neuronas marcadas retrógradamente en el TO en su zona rostral y caudal ocupando sobre todo el estrato Griseum Central (capa 7) y algunas neuronas en los estratos Album Central (capa 6) y Gris Periventricular (capa 5). Ello sugiere que los casos en que no obtuvimos marcaje anterógrado en el R ello fue debido a limitación técnica.

Después de realizar inyecciones masivas en el TO e inyecciones en la zona media y rostral del TO observamos terminales neuronales marcados en el núcleo Perirotóndico (pR). Muchos autores no describen este núcleo y otros lo incluyen en la denominación de Genuculado Lateral Dorsal. En todo caso, no se conocía anteriormente la conexión tectal con esta población.

Ulinski (1977), en serpiente y Butler (1978), en *Gekko*, encuentran que el TO proyecta al núcleo Habenular Lateral (HL), aunque Butler observa que esta conexión es poco densa. Nosotros no hemos observado esta proyección en *Gallotia sthelini*.

En un caso de inyección masiva en el TO obtenemos un denso campo de

terminales marcados anterógradamente en el núcleo Posteroventral (PV), denominado así por su similitud con el núcleo de este nombre en aves (Martínez de la Torre, 1985; Martínez de la Torre y colab., 1990), no encontrándose este núcleo descrito en la literatura de reptiles.

El núcleo Genuculado Lateral Dorsal de la literatura corresponde a una población independizada del núcleo Dorso Lateral Anterior medial (DLAm), que cubre dorsolateralmente al núcleo Rotundus (Martínez de la Torre, 1985). El núcleo Genuculado Lateral Dorsal recibe aferencias tectales en Gekko (Butler, 1978), en Nerodia (Ulinski, 1977) y en Crotalus (Schroeder, 1981). Nosotros no hemos encontrado esta proyección con el DLAm. Aquí quizás haya una confusión teniendo en cuenta la variedad en la nomenclatura; alguno de estos autores ha podido llamar Genuculado Lateral Dorsal a lo que es para nosotros el pR, donde sí hemos encontrado un gran campo de terminales neuronales que vienen desde el TO.

#### Parencéfalo anterior

La proyección del TO al núcleo Genuculado Lateral pars ventralis (GLv) fue observada por Butler (1978) en Gekko, por Ulinski (1977) en serpiente, por Foster y Hall (1975) en Iguana, por Butler y Northcutt (1971) en Iguana y por Gruberg y col. (1979) en serpiente (quien lo llama región genuculada lateral). Este núcleo GLV corresponde a nuestro núcleo Genuculado Ventral (GV) del Parencéfalo

Anterior, en el que observamos terminales al realizar inyecciones rostrales. Los terminales en el GV se encuentran en la parte profunda del neuropilo superficial. Esta restricción a un determinado estrato de neuropilo, profundo con relación a los terminales retinianos, no está descrito en reptiles, aunque sí en aves (Crossland, 1987).

También en *Gallotia* observamos eferencias del TO al núcleo Ventrolateral (VL). Después de inyectar HRP masivamente en el TO y en la zona rostral de este, se marcan terminales anterógradamente en la parte compacta y en el neuropilo del núcleo VL. Este hallazgo de la eferencia del TO al VL está de acuerdo con lo que describe Butler (1978) en *Gekko*, Braford (1972) en Caimán y Ulinski (1977) en *Nerodia*.

### 5.3.3.-PROYECCION INTERTECTAL

La comisura intertectal no ha sido nunca objeto de un estudio específico, por lo cual su localización, límites con otras estructuras comisurales como la comisura posterior y comisura toral, así como el origen de sus fibras en el TO han sido escasamente clarificados.

Trabajos con HRP en *Crotalus* (Gruberg, 1979) revelan fibras marcadas en la comisura intertectal cursando por la capa 6 del TO contralateral; sin embargo, no refiere transporte retrógrado en el TO contralateral.

Estudios similares en una amplia variedad de vertebrados (Wilczynski y



Northcutt, 1977; Brecha, 1978; Grover y Sharma, 1981; Smeets, 1981; Northcutt, 1982) revelan pocas o ninguna neurona marcada en el hemisferio tectal contralateral al lugar de inyección de HRP. Sin embargo en estos estudios se observan abundantes neuronas marcadas en el Torus Semicircularis (TSC) y en el tegmento mesencefálico. Estos resultados sugieren que muchas, o la mayoría, de las fibras que constituyen la comisura intertectal llegan desde el TSC y del tegmento, más que del TO (Northcutt, 1984). Butler (1978) en Gekko observa que las proyecciones tecto-tectales pasan vía la comisura tectal al TO contralateral y encuentra terminales esparcidas en la capa 5, en la parte más superficial de la Gris periventricular y en las capas fibrosas.

Ulinski (1977) en la serpiente *Natrix sipedon* observa que rostralmente salen las fibras del TO y entran en la comisura posterior, ascendiendo algunas de estas fibras en el TO contralateral; caudalmente, las fibras van por el estrato fibroso central, cruzan la línea media a través de la comisura tectal y van al TO contralateral. Algunas fibras individuales dejan la comisura y ascienden a través del estrato gris central. Una minoría de fibras se extiende en el estrato fibroso y gris superficial.

Nosotros, al realizar inyecciones de HRP en diferentes cuadrantes del TO, observamos que la mayoría de las fibras intertectales alcanzan el TO contralateral agrupándose en la transición entre dos partes diferenciadas de la línea media mesencefálica. La parte rostral más pequeña la hemos llamado comisura del Griseum Tectale (cGT), ya que se continua lateralmente con esa estructura, caudal

con relación a la comisura posterior. Las fibras que contiene esta parte posiblemente procedan del propio Griseum Tectale. La parte caudal más extensa la denominamos comisura tectal o del TO (cTO). El límite entre la cGT y la cTO está marcado citoarquitectónicamente en Gallotia por las células del núcleo Mesencefálico del Trigémino, las cuales están ausentes en la cGT, y por la aparición de la capa 5, que es más compacta en la cTO. Estos caracteres diferenciales que definen la extensión rostro-caudal de la comisura intertectal no habían sido analizados por los diferentes autores que la han estudiado, los cuales por tanto no la han localizado exactamente.

La escasez de fibras de la cTO en su parte caudal explica los resultados negativos obtenidos por muchos autores.

Al realizar inyecciones de HRP en la zona rica en fibras comisurales entre la cGT y la cTO observamos neuronas marcadas bilateralmente a través de todo el TO en las capas 3 y 5 (estrato gris periventricular) y las fibras comisurales discurren por la capa 6 (estrato album central).

#### 5.4.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN PECES

El TO en teleósteos es una estructura como una "concha" con una laminación muy diferenciada. Un hecho único del techo de los teleósteos es la presencia de una gruesa capa, el estrato marginal, recubriendo el estrato óptico. Esta capa está asociada con la presencia de una estructura par en la línea media conocida como el Torus Longitudinal (Vanegas y col., 1984).

El TO de los teleósteos ha sido dividido en capas por varios autores (Ramón y Cajal, 1955; Ariens-Kappas et al, 1936; Leghisa, 1955). Nosotros encontramos más conveniente la división de Vanegas et al (1974) que divide al TO en estrato marginal, estrato óptico, estrato fibroso y gris superficial, estrato gris central, estrato álbum central y estrato periventricular.

#### 5.4.1.-AFERENCIAS

##### Mesencéfalo

Se ha demostrado que el TO recibe aferencias desde el Torus Semicircularis (TSC). Varios autores han publicado que el TO recibe una proyección desde el núcleo Istmico Magnocelular en varios tipos de peces (Grover y Sharma, 1978, 1981; Luiten, 1981; Sakamoto et al., 1981; Williams y Vanegas, 1982). Esta proyección puede corresponder más probablemente al núcleo Istmico caudal que al núcleo istmico rostral, dada su posición relativamente cercana al cerebelo.

Grover y Sharma (1978, 1981) y Luiten (1981) observan que el TO recibe aferencias desde la formación reticular del SNC.

##### Sinencéfalo

También ha sido observado que el TO en peces recibe aferencias desde varios núcleos pretectales (Grover y Sharma, 1978, 1981; Luiten, 1981). La

equivalencia exacta de estos núcleos pretectales en peces con los descritos en *Gallotia* no es fácil, en parte por las dificultades de la nomenclatura y en parte por las diferencias topográficas de los núcleos.

#### Parencéfalo Posterior

Grover y Sharma (1978, 1981) y Luiten (1981) publican también que el TO recibe aferencias desde el núcleo Dorsomedial y Dorso lateral talámico, conexión que no ha sido observada en nuestros experimentos en el lagarto.

#### Parencéfalo Anterior

Ito y colaboradores (1986) observaron tras inyectar HRP en el núcleo Ventro Medial talámico del teleósteo *Sebasticus marmoratus*, que entran fibras al TO terminando en varios de sus estratos, coincidiendo dicha observación con la nuestra, que tras inyectar HRP en el TO se marcan retrógradamente neuronas en el núcleo Ventro Medial. Asimismo también se marcan neuronas en el núcleo Ventro Lateral del parencéfalo anterior.

#### 5.4.2.-REFERENCIAS

#### Mesencéfalo

Echterel (1984), después de realizar inyecciones por iontoforesis de HRP en el Torus medial en la carpa, obtuvo neuronas marcadas retrógradamente en el TO ipsilateral. Otros autores, como son Grover y Sharma (1979) y Luiten (1981) también observan terminales tectales en el TSC de algunos géneros de peces.

Vanegas y colaboradores (1984) detectaron la presencia de terminales en el TO contralateral, tras producir lesiones tectales, sobre todo en el estrato álbum central (SAC), aunque también las encuentran en el estrato gris central (SGC). Estos datos coinciden con que después de inyectar HRP en uno de los TO del lagarto observamos que las fibras pasan al TO contralateral por el SAC. Estas conexiones tectotectales han sido también estudiadas en peces por otros autores (Schroeder, 1974; Sligar y Voneida, 1976; Grover y Sharma, 1979).

### Rombencéfalo

El núcleo Istmico (nuestro IC) recibe una importante proyección desde el TO en teleósteos (Ebbesson y Vanegas, 1976; Grover y Sharma, 1981; Luiten, 1981; Sakamoto y col., 1981).

### Sinencéfalo

Axones tectales ascendentes terminan en grupos celulares pretectales en teleósteos (Ebbesson y Vanegas, 1976; Sligar y Voneida, 1976; Grover y Sharma,

1978; Luiten, 1981), tal como observamos en *Gallotia stehlini*.

### Parencéfalo Posterior

La proyección del TO sobre el núcleo Rotundus ha sido estudiada por otros autores en teleósteos (Ebbesson y Vanegas, 1976; Sligar y Voneida, 1976; Grover y Sharma, 1978; Luiten, 1981). El núcleo Rotundus ha sido llamado núcleo Pretalámico en algunos peces (Meador, 1934). El TO característicamente proyecta al núcleo Pretalámico o Rotundus en todas las clases de vertebrados (Ebbesson, 1972).

Ito y Vanegas (1984) después de inyectar HRP en el núcleo Pretalámico observaron la presencia de neuronas marcadas en el TO, en sus estratos periventricular, álbum central y gris central. Nosotros después de realizar inyecciones de HRP en el núcleo Rotundus de *Gallotia* observamos cuerpos neuronales marcados retrógradamente en los estratos gris central, álbum central y gris central (capas 5, 6 y 7), lo que está de acuerdo con los hallazgos anteriormente citados.

### Parencéfalo Anterior

Eferencias tectales ascendentes también terminan en grupos celulares localizados en la vecindad del núcleo Genuculado Lateral (nuestro GV) en algunos grupos de peces (Ebbesson y Vanegas, 1976). Estos grupos celulares podrían

corresponderse con el núcleo Ventro Lateral de Gallotia donde hemos observado terminales celulares después de inyectar HRP en el TO.

Ito y colaboradores (1986) inyectando HRP en el núcleo Ventro Medial talámico (Ventre Medial del Parencéfalo Anterior) observó neuronas marcadas retrógradamente en el estrato álbum central y estrato periventricular del TO ipsilateral. Este mismo autor, al inyectar en el TO observa fibras que salen desde este y terminan en el núcleo Ventro Medial.

### **5.5.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN ANFIBIOS**

El TO de los anfibios anuros, sobre los cuales se concentra casi toda la literatura, al igual que el de los peces, reptiles y aves consiste en capas alternantes de células y fibras (Huber y Crosby, 1933).

#### **5.5.1.-AFERENCIAS**

##### **Mesencéfalo**

Wilczynski y Northcutt (1977) observaron en ranas que el TO recibe unas pocas fibras de los núcleos tegmentales mesencefálicos anterodorsal, posterodorsal y posteroventral. El tegmento mesencefálico es el concepto clásico de lo que hoy conocemos como región basal de mesencéfalo. Nosotros en esta región hemos encontrado muy pocas neuronas marcadas, sólo en algunos de los experimentos, en

la Sustancia Reticular Mesencefálica y en la Sustancia Negra, después de inyectar en el TO.

Wilczynski y Northcutt (1977), Grobstein y col. (1978) y Gruberg y Udin (1978) describen conexiones istmo-tectales usando técnicas de transporte de HRP. También Straznicky y McCart (1987) después de extirpar el TO derecho en *Xenopus* observa la muerte neuronal en los núcleos Istmicos derecho e izquierdo, debido a que ha desaparecido el "blanco" mayor de las neuronas ístmicas. Tras realizar inyecciones de HRP en el TO de *Gallotia* se marcan de forma constante muchas neuronas en el núcleo Istmico Caudal.

### Sinencéfalo

El pretectum está implicado en la percepción visual de los anfibios (Ingle, 1973) y en otros vertebrados está implicado en la función oculomotora (Graybiel, 1974; Karten y Finger, 1976). Por ello el tectum debe recibir información colateral para modificar apropiadamente las reacciones de orientación, acomodación, etc., hacia los objetos en movimiento (Wilczynski y Northcutt 1977).

Wilczynski y Northcutt (1977) después de realizar inyecciones unilaterales de HRP en el TO en la *Rana leopardo* observa células HRP positivas en tres núcleos pretectales: Dorsal posterior, posterior y pretectal.

El núcleo Pretectal puede corresponder al núcleo Posterodorsal de los



reptiles (Ebbesson, 1972), el cual también nosotros hemos visto en *Gallotia* que proyecta al TO.

Otros núcleos pretectales que proyectan al TO en *Gallotia* son: PE, SP<sub>r</sub>, YCL y GP, siendo difícil precisar su correspondencia con los de la rana.

Nuestros resultados en el reptil no están del todo de acuerdo con los obtenidos por Wilczynski y Northcutt (1977) y por Trachtenbeg e Ingle (1974) en anfibios, ya que ellos encuentran que sólo pequeñas porciones del pretectum inervan al tectum directamente, y que algunas de esas proyecciones son menores.

#### Parencéfalo Anterior

Las proyecciones tálamo-tectales fueron estudiadas con una técnica de degeneración por Trachtenbeg e Ingle (1974) en *Rana pipiens*, y por Lázár (1969) en *Rana esculenta*. Ellos encuentran degeneración en el TO después de una lesión en el cuerpo Genuculado (nuestro Genuculado Ventral).

Wilczynski y Northcutt (1977) no confirman la existencia de una vía desde el Cuerpo Genuculado lateral al tectum.

Estos mismos autores encuentran que el TO recibe fibras desde el núcleo Suprapeduncular de ambos lados. Esta conexión del núcleo Suprapeduncular al TO sólo la hemos observado en un caso donde no podemos asegurar que la inyección esté restringida al TO. Estos mismos autores han visto proyección desde la médula

cervical, resultado que nosotros no hemos observado.

Tampoco hemos observado la proyección descrita por Wilczynski y Northcutt (1977) desde el núcleo Interpeduncular. Estos autores no han encontrado en anfibios aferencias tectales desde el telencéfalo, lo cual coincide con lo obtenido por nosotros en el reptil.

### 5.5.2.-EFERENCIAS

#### Mesencéfalo

Las proyecciones del TO en anfibios fueron estudiadas con detalle por Rubinson (1968) y Lázár (1969) con técnicas de degeneración, y sus resultados fueron corroborados por Wilczynski y Northcutt (1977) con técnicas de peroxidasa y por Lázár y colaboradores usando el cobalto (1983).

Rubinson (1968) en *Rana pipiens* sólo observa eferencias sobre centros del mesencéfalo en el tegmentum y en el TO contralateral. Lázár (1969) describe también estas mismas conexiones.

Nosotros en el reptil, en la placa basal mesencefálica (el tegmento clásico), no hemos encontrado eferencias desde el TO, pero, al inyectar HRP en la placa basal mesencefálica, sí obtenemos neuronas marcadas en el TO, desde la capa 3 a la 7, a lo largo de todo el TO (desde rostral a caudal). Sin embargo, este marcaje

es debido probablemente a la interrupción de fibras de paso del tracto predorsal.

En el Limen Lamina Alaris y en el núcleo Istmico Rostral sí hemos encontrado referencias desde el TO. Es posible que alguna de las poblaciones tegmentales descritas en rana se correspondan con estas formaciones, que en realidad forman parte de la placa alar y, por lo tanto, no serían en ese caso tegmentales.

Otras áreas mesencefálicas receptoras de proyección tectal en *Gallotia*, como GT, AIC y TSC, no han sido descritas en anfibios como conectadas al TO.

#### Rombencéfalo

La proyección del TO sobre el núcleo Istmico Caudal ha sido descrita por Rubinson (1968) en *Rana pipiens*, por Lázár (1969) en *Rana esculenta*, y por Wilczynski y Northcutt (1977) en la *Rana leopardo*. Estas referencias también han sido observadas en el reptil *Gallotia*.

#### Sinencéfalo

Wilczynski y Northcutt en ranas (1977) describen terminales tectales en el pretectum dorsal. En el lagarto después de inyectar HRP en el TO observamos terminales marcados en el Postero Dorsal, Pretectal Externo, Yuxtacomisural

Lateral, Pretectal Principal y Subpretectal. Quizás el pretectum dorsal de este autor se refiere a nuestro núcleo Postero Dorsal. También estos autores encuentran terminales en el núcleo Lateral del pretectum, que se podría referir quizá a nuestro Yuxtacomisural Lateral.

### Parencéfalo Anterior

Wilczynski y Northcutt (1977) no describen proyecciones del TO sobre el Parencéfalo Anterior en la rana. Rubinson (1968) y Lázár (1969) observan terminales en el núcleo Postero Lateral del tálamo y en el Cuerpo Genuculado Lateral ipsilateral. Nuestro Genuculado Ventral se corresponde con su Genuculado Lateral. El núcleo Postero Lateral de dichos autores quizá se corresponda más bien con una formación pretectal, posiblemente nuestro núcleo Genuculado Pretectal.

Rubinson (1968) en *Rana pipiens* distingue también terminales en la región postquiasmática del hipotálamo, hallazgo que no encontró Lázár (1969) y tampoco lo hemos observado nosotros en *Gallotia*.

### Otras referencias

Rubinson (1968) y Lázár (1969) describen eferencias tectales que alcanzan la médula espinal. Nosotros no hemos estudiado estas eferencias, ya que la técnica *in vitro* no muestra estructuras tan distantes.

Rubinson (1968) y Wilczynski y Northcutt (1977) observan eferencias en la Oliva superior. Estas no fueron observadas por Lázár (1969). En alguno de nuestros experimentos observamos fibras bastante caudales en el puente, próximas a la Oliva, no alcanzando a observar terminales en ella.

#### 5.6.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN AVES

Tal y como dice Martínez de la Torre (1985) : "en el mesencéfalo de ave destaca por su extensión y laminación el tectum. No hay diferencia significativa entre los dos sistemas usuales de denominación de sus capas: el sistema de Ramón y Cajal (1891,1911) seguido por su hermano Pedro (Ramón 1898, 1943), así como por autores franceses (Angaut y Reperant 1976), consiste en la numeración consecutiva, de la superficie a la profundidad, de las diversas láminas celulares y plexiformes". También otro sistema es el alfabético alternativo desarrollado inicialmente por Huber y Crosby (1933) y perfeccionado por Cowan y cols. (1961).

##### 5.6.1.-AFERENCIAS

Telencéfalo

En aves el TO recibe proyección del Wulst del telencéfalo, que se corresponde con una estructura supuestamente homóloga de la corteza visual (Hunt y Webster, 1972; Karten y col., 1973; Brecha, 1978; Casini y col. 1992). Alguno de estos estudios (Casini y col. 1992) se ha hecho usando transporte anterógrado de WGA-HRP y se ha observado que el Wulst proyecta a telencéfalo, diencéfalo y mesencéfalo, y dentro de este último al TO más concretamente.

También Zeier y Karten (1971) y Brecha (1978) observan que el TO de aves recibe aferencias desde otra zona del telencéfalo, el archistriatum intermedium (Ai), homólogo quizá de la amígdala en mamíferos.

En nuestros experimentos en *Gallotia stehlini* nunca hemos observado neuronas en el telencéfalo, posiblemente por fracaso de la técnica *in vitro* para alcanzar zonas tan distantes. Por otra parte, tal conexión del telencéfalo al TO no ha sido descrita nunca en reptiles.

Según Karten y Dubbeldam (1973) y Reiner y col. (1982) la vía de los Ganglios Basales al TO en aves ocurre vía sinapsis en el núcleo Espiriforme Lateral (homólogo del núcleo Yuxtacomisural Lateral en reptiles). Mientras que en reptiles existen dos rutas estriado-tectales, una menor que hace relevo en la Sustancia Negra del Mesencéfalo, y una mayor, vía núcleo Pretectal Dorsal de la Comisura posterior en tortugas (Reiner y col., 1980) y en el cocodrilo (Brauth y col., 1978;

Reiner y col., 1980; Brauth y Kitt, 1980). Este último núcleo se corresponde con el Yuxtacomisural lateral de nuestra descripción en Gallotia (Martínez de la Torre, 1985; Díaz Delgado, 1991). En lagartos, sin embargo, las proyecciones desde los ganglios basales irían a la Sustancia Negra pero no al pretectum (Hoogland, 1977; Voneida y Sligar, 1979; Ruschen y Jonker, 1988). Estos datos de conexiones del telencéfalo al TO los apuntamos como datos de interés, puesto que apenas los podemos discutir con nuestros experimentos porque la conexión de los ganglios basales con centros tectopetales no ha sido objeto de estudio en el presente trabajo. Es preciso notar, sin embargo, que solo obtuvimos una escasa conectividad entre la sustancia negra de Gallotia y el TO, pero sí observamos una marcada proyección del YCL sobre el TO.

Sin embargo, recientemente Puellas et al. (1993) han resaltado la existencia en aves de una posible tercera vía estriado-tectal, la cual presentaría una escala sináptica intermedia en el núcleo externo del torus semicircularis. Dado que la formación homóloga en Gallotia también presenta una importante proyección sobre el TO, cabe conjeturar que esta vía alternativa de control sobre el tectum también pueda existir en lacértidos.

### Mesencéfalo

El núcleo Parageniculatus Tecti Optici envía aferencias al TO en las aves

(Brecha, 1978); este núcleo según la nomenclatura usada por Kuhlenbeck (1939, 1975) sería nuestro *Griseum Tectale*.

Brecha (1978) también apunta que en aves, la Formación Reticular Mesencefálica envía aferencias al TO. Ya comentamos que su número es escaso en *Gallotia*.

En aves se ha descrito una conexión ordenada entre el núcleo Externo del Torus Semicircularis y el TO (Knudson y Konishi, 1987). Parecería homóloga a la observada aquí entre el Torus Semicircularis (externo) y el TO de *Gallotia*. Dicha conexión se sabe que vehicula información acústica codificada en relación a la localización de los estímulos hacia el TO y parece hallarse bajo control descendente desde los ganglios basales, tal como comentamos más arriba.

### Rombencéfalo

Las proyecciones tectales en aves incluyen el núcleo Istmico pars Parvocelular (Ipc) descrito por Ramón (1898), Hunt y col. (1977) y Brecha (1978). Este núcleo proyecta ipsilateralmente. Su homólogo aparente, en cambio, proyecta en reptiles al TO contralateral (Sereny y Ulinski, 1987). Nosotros en *Gallotia* hemos encontrado también proyección ipsilateral de este núcleo (IC) al TO del lagarto. La conexión cruzada en aves se corresponde con la población ístmica conocida como



núcleo Istmico Ventral (Martínez y Puelles, 1989), también descubierto por nosotros en el lagarto.

El núcleo Istmico parte magnocelular descrito en aves (Istmico Rostral en Gallotia) también proyecta al TO (Martínez y Puelles, 1989; Güntürkün, 1987; Crosland y Uchwat, 1979). Ramón (1898), Hunt y col. (1977) y Brecha (1988) dicen que esta conexión es posible, pero no aseguran su existencia.

El núcleo Semilunar también proyecta al TO (Ramón, 1898; Hunt y col., 1977; Brecha, 1978; Martínez y Puelles, 1989) en aves. En Gallotia, esta conexión la observamos sólo después de inyectar la peroxidasa en la zona rostral del TO.

### Sinencéfalo

Según Brecha (1978), el TO de la paloma recibe aferencias de varios núcleos pretectales, como son el núcleo Pretectalis, núcleo Pretectalis Medialis, núcleo Pretectalis Diffusus, Area pretectalis y núcleo Lentiformis Mesencephali. Estos núcleos se incluyen dentro del Pretectum en base a su localización topográfica (Kuhlenbeck, 1939).

El núcleo Pretectalis como ya hemos reseñado anteriormente, muy probablemente se refiera a nuestro núcleo Pretectal Principal, no estando presente la proyección desde dicho núcleo al TO en Gallotia.

El núcleo Pretectalis Medialis, comparando esta nomenclatura con la de

reptiles, probablemente sea el complejo espiriforme, que son nuestros núcleos Yuxtacomisurales (Martínez de la Torre, 1985; Díaz Delgado, 1991). En todos nuestros experimentos en Gallotia, de forma constante después de inyectar HRP en el TO, obtenemos neuronas marcadas retrógradamente en el núcleo Yuxtacomisural lateral. La conexión del núcleo homólogo en aves, el núcleo espiriforme lateral, con el tectum es bien conocida (Brecha, 1978).

Otro núcleo que proyecta en aves al TO es el núcleo Pretectal Difuso. Esta población de células dispersas se relaciona ventrolateralmente con el núcleo Pretectal Principal y podría corresponderse con el núcleo Posterodorsal en el lagarto, al igual que el Area Pretectalis (nomenclatura de Kuhlenbeck) con la cual forma un complejo unitario (el Area Pretectalis sería el neuropilo retinorecipiente vinculado a las neuronas del N. Pretectal Difuso).

El núcleo Lentiformis Mesencephali de aves sería comparable a nuestro núcleo Pretectal Externo (PE). En aves se sabe que este núcleo proyecta al cerebelo y otros centros pre-cerebelosos (Gamlin y Cohen, 1983). Cabe la posibilidad que nuestros marcajes sean debidos a transporte trans-dendrítico, ya que estas grandes neuronas cercanas al TO pueden tener alguna rama dendrítica dentro del TO, donde podrían tomar la HRP. Se sabe que participan en los reflejos de nistagmus optoquinético.

En Gallotia también observamos neuronas en el núcleo Subpretectal, marcadas desde el TO. Esto no ha sido descrito en aves.

### Parencéfalo Posterior

En la literatura consultada sobre conexiones del TO en las aves no se describe casi ninguna aferencia del TO procedente desde núcleos de la zona del Tálamo dorsal, que para nosotros sería Parencéfalo Posterior.

Solamente células del Area Periotúndica (ApR) han sido marcadas retrógradamente después de inyecciones en el TO en pollos (Martínez, 1987), también esta proyección ha sido demostrada por implantes tectales del marcador fluorescente DII (Martínez y col., 1991) en pollo. En nuestros experimentos en Gallotia se observan neuronas marcadas en el núcleo Periotúndico (pR) después de realizar inyecciones masivas en el TO e inyecciones rostrales .

Martínez (1987) y Martínez y col. ( 1991) también encuentran que el núcleo Intersticial del Tracto Optico (ITO) proyecta al TO en el pollo. Nosotros en el lagarto también hemos observado células aisladas marcadas retrógradamente dentro del tracto óptico a la altura del núcleo periotúndico, después de inyectar masivamente en el TO.

En el núcleo Lateroventral (LV) del Parencéfalo Posterior (núcleo ventral al Rotundus) obtenemos neuronas marcadas retrógradamente al realizar inyecciones masivas en al TO, lo que no hemos encontrado descrito en la literatura de aves. Este núcleo en aves se denomina núcleo Postero Intermedio y recibe proyecciones descendentes de los ganglios basales (ansa lenticularis)(Karten, 1976).

### Parencéfalo Anterior

Brecha (1978) observa en aves que el núcleo Ventrolateralis Thalami y el núcleo Genuculado Ventral Lateral envían axones al TO en aves.

En el lagarto hemos observado en las inyecciones masivas que el núcleo Ventro Medial (VM) proyecta al TO. Este dato no lo hemos visto descrito en aves, donde la población homóloga sería el N.Reticular Superior.

### Otras aferencias

En aves el núcleo Tegmenti pedúnculo-pontinus proyecta al TO (Brecha, 1978); se correspondería con la Sustancia Negra, que también presentó en nuestro material algunas neuronas marcadas retrógradamente.

También el Locus Coeruleus, y un núcleo del rafe, el núcleo Annularis (Brecha, 1978) proyectan al TO de las aves, pero tales conexiones no aparecen en Gallotia.

## 5.6.2.-REFERENCIAS

### Mesencéfalo

En aves la vía tectal descendente termina dentro de la formación reticular mesencefálica medial y lateral (Hunt y Künzle, 1976). Hunt y Künzle (1976) también observan que en aves el TO proyecta a núcleos del puente, conexión que tampoco hemos observado nosotros. Esto quizás no es de extrañar, ya que los núcleos pontinos, con proyección cruzada al cerebelo, no han sido descritos aún como tales en reptiles, y solo están escasamente desarrollados en las aves (Clarke, 1977). Sin embargo, su presencia tanto en aves como en mamíferos sugiere que pueden existir en forma rudimentaria en los reptiles.

Hunt y Künzle (1976) publican que existe una conexión del TO al núcleo Intercollicular. Probablemente se refieren al núcleo Intercollicular como una subdivisión medial del Torus, lo que sería quizá para nosotros el Area Intercollicular. Alternativamente, podrían referirse a una estructura homóloga a nuestro núcleo Toral Externo, que también recibe proyección tectal en nuestro material.

En Gallotia hemos observado además la eferencia del TO al Torus Semicircularis (TSC) de forma constante en todos los tipos de experimentos en los que hemos inyectado HRP en el TO. No se ha descrito tal conexión en aves.

El núcleo Parageniculatus tecti optici de aves (Kulenbeck, 1939, 1975) probablemente corresponde con el extremo ventromedial de nuestro Griseum Tectale (GT) (Martínez de la Torre, 1985), y sería la única porción del núcleo en que Kuhlénbeck (1939, 1975) describe varias capas. Este núcleo este autor lo incluye en el pretectum. Una conexión tectal con esta población fue sugerida por

Hunt y Künzle (1976). Esta proyección desde el TO al GT es encontrada por nosotros de forma constante en todos los tipos de inyección de HRP en el TO. Incluso al realizar inyecciones control en el GT se marcan retrógradamente neuronas en el TO (sobre todo en la capa 7 y algunas en las capas 3 y 5).

En nuestros experimentos hemos encontrado terminales marcados anterógradamente en el núcleo Istmico Rostral (IR), lo cual no hemos encontrado descrito en la bibliografía sobre aves.

En algunos casos de inyecciones medias y caudales en el TO observamos que el Limen Lamina Alaris (LLA) (Díaz Delgado, 1991) recibe proyección desde el TO. Esto en aves tampoco lo hemos encontrado descrito, quizás por la confusión creada por la diferencia de nomenclatura.

### Rombencéfalo

Nosotros los núcleos Istmicos de las aves los consideramos como derivados de los neurómeros rombencefálicos, aunque clásicamente el núcleo Istmico Mesencefálico (o núcleo Istmico Magnocelular), el núcleo Istmico Parvocelular, el núcleo Semilunar y el núcleo Istmo-óptico se suelen describir dentro del Mesencéfalo.

El complejo Istmico es conocido que tiene relación con el sistema visual. Martínez y Puelles (1989) después de inyectar HRP en el tectum de aves no

encuentran evidencia de transporte anterógrado de HRP en el núcleo Istmico Ventral (IV) ipsilateral al lugar de inyección, lo que coincide también con nuestros experimentos en los que en ningún caso observamos terminales en el núcleo Istmico Ventral de Gallotia.

El núcleo Istmico, pars parvocellularis (nuestro núcleo Istmico Caudal) también recibe una proyección tectal (Brecha, 1978; Hunt y Kunzle, 1976; Reperant y col., 1977; Güntürkün, 1987; Martínez y Puelles, 1989). El TO también proyecta al núcleo Semilunar (SL) de las aves (Ramón, 1898; Hunt y col., 1977; Brecha, 1978). En nuestros experimentos esta conexión ha sido observada solamente al realizar una inyección rostral en el TO. La posible homología del núcleo Semilunar de Gallotia con el de las aves, está apoyada asimismo por la existencia de neuronas colinérgicas en él en ambos grupos animales (Sörenson y colab., 1989; Medina y colab., 1993).

El núcleo Istmo-óptico (Hunt y Kunzle, 1976) también recibe una proyección topográfica del TO ipsilateral. Esta población neuronal, que proyecta a la retina contralateral, parece ser exclusiva de las aves. En todo caso, no es fácil identificarla en el lagarto, al no existir esta proyección a la retina desde el istmo.

### Sinencéfalo

Hunt y Kunzle (1976) publican que el TO proyecta a varios núcleos

pretectales en aves, como el núcleo Pretectal Principal, núcleo Subpretectalis, núcleo del intersticio pretecto-subpretectal, núcleo lentiformis mesencefálico y núcleo parageniculatus tecti optici o Griseum Tectale.

El núcleo Pretectal Principal, buscando semejanza con lo descrito en la literatura de reptiles (Shanklin, 1930) probablemente sea comparable a nuestro núcleo Pretectal Principal, núcleo que también nosotros hemos encontrado tiene eferencias desde el TO.

En cuanto al núcleo Subpretectalis (nuestro núcleo Subpretectal), nosotros también hemos encontrado que recibe proyección desde el TO, habiéndose obtenido marcaje en este núcleo en los casos de inyecciones masivas, medias y rostrales del TO.

El núcleo del Intersticio-pretecto-subpretectal pertenece a los núcleos comisurales sinencefálicos y se sitúa intersticialmente a las fibras que unen al núcleo Pretectal Principal (que se sitúa muy dorsalmente) y el núcleo Subpretectal (que se sitúa ventralmente). Este núcleo no es identificable en Gallotia porque el núcleo Subpretectal no se separa apenas del Pretectal Principal, formando ambos una masa más o menos continua.

El núcleo Lentiformis Mesencephali (sería probablemente nuestro Pretectal Externo, PE) también recibe proyección desde el TO en aves según Hunt y Kunzle (1976). Nosotros hemos encontrado terminales en el núcleo Pretectal Externo después de inyecciones masivas y rostrales en el TO.



En *Gallotia* se observa que el TO proyecta al núcleo Yuxtacomisural Lateral (YCL); esta conexión no ha sido descrita en aves, donde la población homóloga sería el núcleo Spiriformis Lateralis (Hunt y Künzle, 1976).

### Parencéfalo Posterior

El tracto tecto-talámico ventral en aves termina bilateralmente en el núcleo Rotundus (R) del tálamo dorsal (Karten y Revsin, 1966; Revsin y Karten, 1967; Hunt y Künzle, 1976); según la división neuromérica (Puelles y colab., 1987; Díaz Delgado, 1991) lo incluimos dentro del Parencéfalo Posterior. En *Gallotia stehlini* al realizar inyecciones masivas y rostrales observamos asimismo la presencia de terminales en el núcleo R.

El TO también proyecta en aves al núcleo Dorsolateral Anterior Thalami, pars lateralis y al Dorsolateral Posterior Thalami (Hunt y Künzle, 1976). En *Gallotia stehlini* se observa que el TO envía axones al núcleo Dorsolateral del parencéfalo posterior en casos de inyecciones medias y rostrales, aunque los terminales observados son escasos.

En la bibliografía de aves hay otro grupo celular estudiado que recibe proyección del TO, este es el núcleo Subrotundus, (Hunt y Künzle, 1976), este es un grupo celular talámico anteroinferior (Martínez de la Torre, 1985) del parencéfalo posterior. Nosotros no hemos podido identificar con seguridad este

grupo celular en *Gallotia*, aunque podría estar relacionado con nuestro núcleo Perirootúndico.

En el núcleo Triangularis de aves también Hunt y Künzle (1976) describen proyección desde el TO. Su homólogo no es fácilmente identificable en *Gallotia stehlini*, ya que puede ser considerado en realidad como una parte del núcleo Rotundus en *Gallotia* y en todo caso no se corresponde con el Area triangularis del Parencéfalo anterior.

En caso de inyecciones masivas en el TO de *Gallotia* se marcan anterógradamente terminales en el núcleo Postero Ventral (PV), dato que no hemos observado específicamente indicado en la bibliografía de aves, aunque la conexión correspondiente probablemente existe, por encontrarse este núcleo al paso de las fibras que entran al núcleo Rotundus (Martínez de la Torre, 1985).

En el lagarto estudiado también observamos que el TO proyecta al núcleo Posterior de la Comisura Supraóptica Ventral (PCSV) del Parencéfalo Posterior, conexión esta que no hemos encontrado descrita en aves.

### Parencéfalo Anterior

Hunt y Künle (1976) también publican que en aves existe conexión del TO al núcleo Genuculado Lateral Ventral (nuestro Genuculado Ventral). En *Gallotia stehlini* se observa que por el tracto tecto-talámico dorsal llegan axones que van a

dar terminales marcadas anterógradamente en este núcleo.

También estos mismos autores (Hunt y Künzle, 1976) observan que el TO también proyecta al núcleo Ventro-Lateral talámico, homólogo de nuestro núcleo Ventrolateral (VL) del Parencéfalo Anterior, donde en Gallotia también llegan terminales de axones desde el TO.

### **5.7.-AFERENCIAS Y EFERENCIAS TECTALES EN MAMIFEROS**

Como ya hemos apuntado anteriormente, el Colículo Superior es, en mamíferos, la estructura equivalente al TO de las demás especies.

En la pasada década, el Colículo Superior ha sido objeto de numerosos análisis fisiológicos, químicos y neuroanatómicos, debido al rápido desarrollo de sofisticados métodos neuroanatómicos (Huerta y Harting, 1984).

Para los estudios de conexiones se han usado los métodos de autoradiografía anterógrada, usando microscopio electrónico y óptico (Cowan y col. 1972; Kopriva, 1973), y el transporte anterógrado de HRP revelado con TMB (tetramethyl benzidine) (Colman y col., 1976; Mesulam, 1978) también ha sido muy usado. La HRP se ha usado sola (La Vail y la Vail, 1974) o conjugada con aglutinina de germen de trigo (HRP-WGA) (Gonatas y col., 1979).

El Colículo Superior de mamíferos está constituido por capas alternantes plexiformes y celulares. Estas capas aproximadamente van paralelas a la superficie

colicular y se visualizan mejor en el plano frontal. Esta organización laminar es similar en la mayoría de los mamíferos. Es característica la existencia de capas celulares superficiales al estrato óptico.

Las neuronas coliculares localizadas superficialmente pueden ser clasificadas como primariamente visuales; las células situadas dentro de las capas intermedias y profundas están relacionadas con estructuras asociadas con la visión, audición y somatoestesia, así como con núcleos que clásicamente se clasifican como motores. Las subdivisiones superficiales y profundas parecen estar íntimamente ligadas entre si (Huerta y Harting, 1984)

#### 5.7.1.-AFERENCIAS

La retina y el córtex visual (área 17) proporcionan las dos aferencias cuantitativamente más importantes a las capas superficiales coliculares (Huerta y Harting, 1984).

En reptiles también está ampliamente descrito en la literatura que las capas superficiales del TO presentan una densa entrada retinal (Ramón, 1896; de Lange, 1913; Huber y Crosby, 1926; Armstrong, 1950, 1951; Kosareva, 1967; Knapp y Kang, 1968; Hall y Ebner, 1970; Butler y Northcutt, 1971; Braford, 1973; Davydova y Mazurscaya, 1973; Foster y Hall, 1975; Repérant y Rio, 1976; Bass y Northcutt, 1981; Schroeder, 1981) al igual que ocurre con los colículos superiores

(Hokoc y Oswaldo-Cruz, 1979; Rapaport y col. 1981; Rowe y col. 1981; Brown, 1965; Fukuda, 1977; Chalupa y Thompson, 1980; Vaney y col. 1981).

La aferencia cortical mejor documentada de las láminas coliculares superficiales es el córtex visual primario (área 17, o Córtex estriado). Esta proyección ha sido estudiada en muchos mamíferos con una gran cantidad de métodos. Ya mencionamos más arriba en el apartado de Aves que no está clara la existencia de una conexión semejante en reptiles, aunque si parece existir en aves. Ello sugiere la necesidad de continuar su búsqueda, a efectos de asegurar que no se trata de un caso de evolución paralela.

### MESENCEFALO

La vía nigro-tectal ha sido objeto de muchas investigaciones, sugiriéndose que es un importante canal de control motor. Se han hecho estudios con transporte retrógrado en la rata, en el gato y en el mono, los cuales han mostrado que tras inyecciones de HRP en las capas intermedias y profundas del colículo superior resultan marcadas neuronas en la pars reticulata de la Sustancia Negra (Graybiel y Sciascia, 1975; Hopkins y Niessen, 1976; Rinvik y col. 1976; Faull y Mehler, 1978; Grofová y col. 1978; Beckstead y col. 1979, 1981; Edwards y col., 1979).

También Beitz (1989) observa la conexión de la sustancia Negra al colículo superior en la rata. En alguna de nuestras inyecciones en la zona caudal del TO del lagarto hemos obtenido marcaje en la Sustancia Negra.

Edwards (1979) indica que la Formación Reticular Mesencefálica proyecta a las capas coliculares; esta conexión también aparece, aunque escasamente desarrollada, en el lagarto *Gallotia sthelini*. También hay aferencias al tectum en el lagarto desde el núcleo Istmico Rostral; quizás este núcleo en los mamíferos quede incluido dentro de la Sustancia Reticular, toda vez que aparece constantemente en los demás vertebrados y no se describe, en cambio, en mamíferos.

Escolar (1982), después de inyectar HRP en el colículo superior del conejo, observa que las fibras intercoliculares aparecen en los estratos gris intermedio y profundo, al igual que las células marcadas retrógradamente en el colículo superior opuesto, que se encuentran en los mismos estratos. En el lagarto *Gallotia sthelini* se observa después de inyectar en un TO que las fibras terminan en las capas periventriculares (después de recorrer el estrato album central) y las neuronas de origen se sitúan en las capas periventriculares igualmente. La proyección del colículo inferior (el homólogo del Torus Semicircularis del reptil) al colículo superior ha sido estudiada en varias especies de mamíferos.

En conejo (Tarlov y Moore, 1963), gato (Moore y Goldberg, 1963; Kudo y Niimi, 1980), tree shrew (Casseday y col., 1976) y en el *Mono rhesus* (Moore y Goldberg, 1966), el colículo inferior proyecta a capas profundas coliculares. En la

musaraña arborícola y en el gato está limitada esta proyección a la mitad caudal del colículo superior (Casseday y col.,1976, Kudo y Niimi, 1980).

En Gallotia se observan aferencias al tectum desde el Area Intercollicular y el Limen Laminae Alaris. En el mamífero estas dos zonas quedan incluidas en la sustancia gris periacueductal, de la cual no hemos encontrado datos de que proyecte a los colículos superiores.

### ROMBENCEFALO

El núcleo Parabigeminal de mamíferos es considerado homólogo del núcleo Istmico Caudal de vertebrados inferiores (Sefton y Dreher, 1985). El núcleo parabigeminal envía una pequeña proyección al Colículo Superior ipsilateral (Stevenson y Lund, 1982; Watanabe y Kawana, 1979). También tiene un componente cruzado.

El núcleo parabigeminal puede ser el homólogo del núcleo Istmico Caudal de reptiles, quizá incluyendo al núcleo Semilunar y al núcleo Istmico ventral (componente cruzado). Nosotros hemos visto que los núcleos Istmico Caudal, Ventral y el Semilunar proyectan al TO en el lagarto.

### SINENCEFALO

En el lagarto hay aferencias al TO desde el Griseum Tectale, siendo aparentemente homóloga esta conexión a la que Kubota y colab. (1989) describen desde el núcleo Pretectal Posterior a los colículos superiores en el gato. Sin embargo, el GT es propiamente una formación mesencefálica. Si la homología es correcta, ello indicaría que el apelativo "pretectal posterior" es incorrecto.

El Colículo Superior también recibe entradas desde el complejo pretectal, especialmente desde el núcleo del tracto óptico (Edwards y col. 1979; Weber y Harting, 1980). El núcleo del tracto óptico puede ser el homólogo del Pretectal Externo de reptiles. Nosotros en *Gallotia stehlini* observamos, después de realizar inyecciones masivas y rostrales en el TO, neuronas marcadas retrógradamente en este núcleo.

La conexión homóloga a la que se describe desde el núcleo Genuculado Pretectal al TO del reptil correspondería, en mamíferos, a una proyección desde el núcleo Pretectal Anterior a los colículos superiores, de la cual no hemos encontrado referencia en la literatura.

El núcleo de la comisura posterior, el cual podría ser equivalente al núcleo Yuxtacomisural Lateral del reptil, proyecta a las capas intermedias y profundas del Colículo Superior (Carpenter y col. 1970; Berman, 1977; Grofova y col. 1978; Edwards y col., 1979; Beitz, 1989). Sin embargo, en *Gallotia* inyectando HRP en el TO hemos obtenido neuronas marcadas en los núcleos intersticiales de la comisura posterior (parvocelular y magnocelular), así como en el núcleo Yuxtaco-



misural Lateral, lo cual complica esta homología.

### PARENCEFALO POSTERIOR

En el lagarto hemos observado que el núcleo Peritrotúndico envía proyecciones al TO. En mamíferos, este núcleo corresponde a la laminilla intergeniculada que también parece proyectar a los colículos superiores (Brauer y Schober, 1982).

### PARENCEFALO ANTERIOR

El núcleo Genuculado Ventral Lateral en mamíferos (nuestro GV del parencefalo anterior) proyecta a capas superficiales y profundas del colículo superior (Edwards y col. 1974; Swanson y col. 1974; Brauer y Schober, 1982; Graybiel, 1974; Kawamura y col. 1978; Ribak y Peters, 1975; Beitz, 1989).

La Zona Incerta en mamíferos envía proyecciones al TO (Edwards y col. 1979; Kim y col., 1992; Beitz, 1989). La Zona Incerta corresponde quizá en parte en el reptil al núcleo Ventro Medial y quizás también incluya al núcleo Ventrolateral. En *Gallotia sthelini* se observa la proyección de ambos al tectum.

En mamíferos el núcleo Reticular del Tálamo proyecta al TO (Edwards y col. 1979). Es muy posible que el núcleo Ventro Medial y el núcleo Suprapeduncular de reptiles constituyan estructuras homólogas al núcleo Reticular Talámico de

mamíferos (Díaz y col., manuscrito en preparación).

### PARENCEFALO POSTERIOR

En mamíferos hay descritas aferencias del Tálamo dorsal al Colículo Superior (Grofova y col., 1978; Edwards y col., 1979) que nosotros no hemos observado en el reptil.

### OTRAS AFERENCIAS

También está descrita la conexión del cerebelo al Colículo Superior, la cual en el lagarto no existe (Earle y Matzke, 1974; Walsh y Ebner, 1973; Martin y col. 1974; Uchida y col., 1983; Angaut, 1969; Sugimoto y col., 1982; Lee y col., 1989).

Existen también conexiones del Locus Coeruleus y de otros niveles troncoencefálicos caudales y medulares a los Colículos Superiores. Estos niveles del Sistema Nervioso no han sido objeto de nuestro estudio por dificultades técnicas.

### 5.7.2.-REFERENCIAS

Las capas superficiales coliculares proyectan principalmente a núcleos relacionados con la visión. En contraste, las láminas intermedias y profundas

proyectan a diversas regiones incluyendo centros motores relacionados con movimientos de los ojos y de la cabeza.

### MESENCEFALO

En la rata está descrito que los colículos superiores proyectan a la región reticular lateral del mesencéfalo y a la región reticular del puente por medio del tracto tecto-reticular (Petrovicky, 1975). En los experimentos en *Gallotia* no hemos observado esta proyección desde el TO a la Sustancia Reticular mesencefálica (ver sin embargo más arriba los comentarios respecto a la posible consideración del núcleo Istmico rostral como homólogo de ésta). Con respecto a la Sustancia Reticular del puente, esta no ha sido objeto de nuestro trabajo, aunque es verosímil que los tractos tecto-bulbares directo y cruzado proyecten sobre ella.

En la literatura de mamíferos no está descrito que los Colículos Superiores proyecten a los Colículos Inferiores, sin embargo, nosotros observamos la proyección desde el TO al TSC (homólogo en reptil de los Colículos Inferiores de mamíferos).

En el *Mono rhesus* se ha visto la proyección de los Colículos Superiores al núcleo de Edinger-Westphal (Huerta y Harting, 1984) mientras que nosotros en el reptil no observamos dicha proyección.

En el lagarto está presente la proyección del TO al Griseum Tectale

mesencefálico, la cual es homóloga a la existente desde los colículos superiores al núcleo Posterior Pretectal.

### ROMBENCEFALO

El núcleo Parabigeminal es considerado homólogo al núcleo Istmico Caudal de vertebrados inferiores (homólogo del IC del reptil) y quizá incluya asimismo al núcleo Semilunar. El Colículo Superior proyecta topográficamente al núcleo Parabigeminal (Linden y Perry, 1983; Sefton y Martin, 1984; Stevenson y Lund, 1982). Esto puede ser homólogo a la proyección encontrada en reptil del TO al IC, la cual también es topográfica (Sereny y Ulinski, 1987), y que nosotros hemos observado en el lagarto. En Gallotia se han marcado terminales anterógradamente en el núcleo Semilunar al realizar inyecciones rostrales en el TO.

### SINENCEFALO

Los Colículos Superiores proyectan a los núcleos sinencefálicos siguientes: núcleo del tracto óptico, núcleo Posterior pretectal y núcleo Olivar pretectal (Takahashi, 1985; Berman, 1977; Graham, 1977; Kawamura, 1974; Lieberman y col., 1985).

El núcleo del tracto óptico puede ser homólogo del Pretectal Externo y

también nosotros hemos encontrado presente en reptil la conexión de este núcleo desde el TO.

Según Ebbesson (1972) el núcleo Posterodorsal de reptiles corresponde en mamíferos al area pretectal o núcleo Pretectal Olivar. Nosotros en Gallotia obtenemos terminales marcados anterógradamente en el núcleo Posterodorsal después de inyecciones masivas tectales, lo que confirma la similitud de dicha proyección entre reptil y mamífero.

En Gallotia observamos eferencia del TO al núcleo Genuculado Pretectal, cuyo homólogo en mamíferos es el núcleo Pretectal Anterior. En la bibliografía no hemos encontrado referencia de que los colículos superiores proyecten sobre este núcleo.

El núcleo Suprageniculado Pretectal del conejo presenta aferencias y eferencias bilaterales con el tectum (Caballero y col., 1993).

### PARENCEFALO POSTERIOR

El Colículo Superior proyecta al núcleo Lateral Posterior (Cosenza y col., 1984; Donnelly y col., 1983; Graham, 1977; Perry, 1980; Mason y Groos, 1981; Takahashi, 1985). Este núcleo es homólogo al núcleo Pulvinar en primates (Harting y col., 1972) y al Complejo Lateral Posterior Pulvinar en gatos (Berson y Graybiel, 1983; Updyke, 1983) y muy probablemente al núcleo Rotundus en reptiles y aves

(Ebbesson, 1972). En el lagarto nosotros hemos observado esta conexión desde el TO al núcleo Rotundus, lo que coincide con la proyección del Colículo Superior al núcleo Lateral Posterior.

En *Gallotia* también hemos observado que el TO proyecta al núcleo Perirotóndico, al dorsolateral (donde observamos algunos terminales después de inyecciones tectales) y al PCSV (cuyo equivalente en mamíferos es desconocido), y en la bibliografía de mamíferos no hemos encontrado ninguna otra proyección que pudiéramos homologar a estas encontradas en reptil.

El núcleo Genuculado Lateral Dorsal de reptiles es una población aparentemente especializada del complejo Dorsolateral, recubre superficialmente a la Zona Incerta y cubre la vertiente lateral del núcleo Rotundus (Martínez de la Torre, 1985).

El núcleo Genuculado Lateral Dorsal recibe proyección desde el Colículo Superior en el gato (Cosenza y col., 1984; Donnelly y col., 1983; Graham, 1977; Perry, 1980; Pasquier y Villar, 1982; Graybiel y Nauta, 1971), en el erizo (Hall y Ebner, 1970) y en la musaraña arborícola (Aplanalp, 1968). Sin embargo, Martín (1969) encuentra pocas o ninguna fibra tectal terminando en el núcleo Genuculado Lateral Dorsal del opossum, y Tarlov y Moore (1966) no las observan en el conejo.

Nosotros no hemos encontrado proyección del TO al núcleo Genuculado Lateral Dorsal, aunque sí al Perirotóndico, equivalente a la laminilla intergenuculada.

También hemos encontrado que el TO proyecta al núcleo Ventrolateral y al Posterolateral del Parencéfalo Anterior, lo que no hemos observado descrito en mamíferos.

### OTRAS REFERENCIAS

En mamíferos hay descritas proyecciones del Colículo Superior con el hipotálamo, las cuales no hemos observado en el lagarto *Gallotia sthelini*.

También en mamíferos hay descritas referencias de los Colículos Superiores a la médula, regiones del puente y oliva inferior, cuyos niveles no han sido objeto del presente trabajo.

### 5.8.-PERSPECTIVA GENERAL COMPARADA

En una síntesis final de las comparaciones puntuales realizadas en capítulos anteriores, procede plantear algunas consideraciones respecto al significado evolutivo de las mismas. La pregunta elemental a responder es si podemos detectar un patrón común a todos los vertebrados en el sistema de conexiones tectales del lagarto. Si ello es así, interesa identificar los caracteres plesiomórficos (primitivos o conservativos) del sistema, así como los caracteres sinapomórficos (derivados o variantes) en las diversas radiaciones estudiadas.

Hemos recogido en la Tabla I gran parte de los datos discutidos más arriba, con intención de facilitar una visualización global. Hemos excluido aquellos datos sobre los que nuestras limitaciones técnicas no nos permiten establecer comparación (conexiones con bulbo y médula espinal, fundamentalmente).

La separación de los diversos datos por grupos segmentarios facilita la constatación de posibles tendencias evolutivas independientes en determinados segmentos. Llama quizá la atención el mayor número de datos existente en reptiles. Ello es debido a que hemos incorporado los hallazgos resultantes de nuestro propio estudio segmentario (encuadrados), cuyo enfoque nos permitió identificar diversas poblaciones anteriormente desconocidas. En las otras especies no se ha realizado aun este tipo de análisis. Es de esperar que cuando esto suceda se añadan a las respectivas listas agrupaciones adicionales conectadas al techo óptico que permanecen hoy aun sin identificar. Los huecos vacíos representan cada uno ya sea una predicción de estructuras que pueden ser buscadas mediante las referencias comparadas tomadas del lagarto o al menos una incitación a la investigación continuada para lograr una mejor comprensión de la complejidad general y especial de este sistema neural en otros vertebrados.

A pesar de lo fragmentario del conocimiento existente, particularmente en peces, anfibios y mamíferos, es posible constatar elementos más o menos comunes. El primero de ellos es que el sistema conectivo aferente y eferente tectal se extiende en todos los casos desde el rombencéfalo (y muy probablemente, también desde la



médula) hasta al menos el parencéfalo anterior, presentando centros interconectados de diversa manera que pertenecen en su mayoría a la placa alar del neuroeje. Se trata por lo tanto de un sistema plurisegmentario con carácter plesiomórfico.

Por otra parte, el sistema presenta a nivel de cada segmento estudiado aspectos conservativos y aspectos más o menos derivados.

Los sinapomorfismos surgen aparentemente de modo independiente en determinados segmentos.

#### Aspectos conservados:

A nivel rombencefálico alto (ístmico) aparece de forma constante la conexión bidireccional entre el TO y el núcleo ístmico principal o "caudal". A esta vía se le añaden en reptiles, aves y mamíferos dos formaciones adicionales, cuyos representantes más desarrollados y mejor conocidos están en las aves : los núcleos ístmicos semilunar y ventral. En ambos casos se trata de poblaciones neuronales colinérgicas (Sörenson y col.,1989; Medina y col.,1993).

En el mesencéfalo, es constante la interconectividad intertectal, tecto-toral y tegmento-tectal. Otros centros mesencefálicos conectados al TO en el lagarto, como el IR, LLA, GT, AIC y SN parecen tener representantes, si no conocidos ya en todos los casos, al menos potencialmente, en reptiles, aves y mamíferos. Algunos de ellos pueden quizá hallarse presentes también en anfibios (GT, SN), por estar descritas agrupaciones celulares homólogas desde un punto de vista citoarquitectó-

nico (GT) o bien quimioarquitectónico (SN), faltando demostrar su conectividad tectal. Queda abierta a estudio su posible presencia en peces.

En el sinencéfalo, salvando las dificultades para comparar con la estructura pretectal de los peces, discernimos la constancia de poblaciones conectadas al tectum en los territorios comisural y precomisural. Es menos clara la generalidad de una interconexión tectal con el territorio pretectal precomisural.

En el parencéfalo posterior, región encefálica cuyas poblaciones neuronales mayoritariamente conectan con el telencéfalo, aparece de forma constante la escala rotúndica de la vía ascendente tectal. En reptiles, aves y mamíferos vemos asimismo la población perirotóndica, originada del extremo anterior del segmento, que se conecta bidireccionalmente con el tectum. Es posible que esta población exista también en anfibios (Trachtenberg y Ingle, 1974; Finkenstadt y col., 1983; Wicht y Himstedt, 1988) e incluso en peces (Smeets, 1982). Un carácter hodológico sinapomórfico en mamíferos parece ser la proyección de las capas superficiales del colículo superior sobre el núcleo geniculado lateral dorsal del tálamo.

El parencéfalo posterior presenta de forma prácticamente constante la conexión bidireccional con el TO de los núcleos geniculado ventral y ventrolateral (por medio del tracto tecto-talámico dorsal). Dada su presencia común en peces, reptiles y mamíferos, puede estimarse asimismo el carácter plesiomórfico de la conexión del núcleo ventromedial (o reticular del tálamo) sobre el TO, pendiente de su corroboración en anfibios y aves. El parencéfalo anterior parecería ser el

segmento más conservativo.

Finalmente, hacemos notar que sólo se conocen conexiones descendentes del telencéfalo al TO en aves y mamíferos. Es importante estudiar este aspecto con técnicas muy sensitivas en reptiles, ya que de no existir realmente en éstos, habría que concluir que estas conexiones han evolucionado de forma paralela desde los ancestros reptilianos carentes de la misma tanto en el linaje que condujo a las aves como en el que condujo a mamíferos. Ello supondría un cambio de gran importancia en la funcionalidad del sistema, al superponerse el control cortical, importante como es sabido en mamíferos, al control indirecto ejercido en anamniotas y reptiles via los ganglios basales y otras poblaciones intermedias en el pretectum yuxtacomisural, la sustancia nigra o el torus externo (ver comentarios más arriba).

En conjunto, este análisis sintético sugiere un alto grado de plesiomorfismo en el sistema hodológico tectal, acompañado por la aparición aparentemente discreta de algún que otro sinapomorfismo en diversos segmentos encefálicos en coincidencia con las transiciones anfibio/reptil y reptil/mamífero. Los saurópsidos (reptiles y aves) mantienen a grandes rasgos un esquema común. Este estudio revela asimismo diversos puntos oscuros en la literatura, que habrán de servir de punto de partida para nuevas investigaciones.

**Tabla I. Se muestran datos comparativos de las aferencias y eferencias tectales de diversos núcleos encefálicos a lo largo de la escala evolutiva. Con un asterisco se señalan las poblaciones que presentan aferencias y eferencias tectales. Con un triángulo se señalan las poblaciones que proyectan al tectum. Con una flecha se señalan las poblaciones que reciben proyecciones desde el tectum. Se muestran encuadrados los hallazgos resultantes de nuestro propio estudio.**

**TABLA I**

	<u>Peces</u>	<u>Anfibios</u>	<u>Reptiles</u>	<u>Aves</u>	<u>Mamíferos</u>
<u>Rombencéfalo</u>	I. Magnocelular *	n. Istmico *	IC * SL * IV Δ	IPp * SL * IV Δ	Parabigeminal *
<u>Mesencéfalo</u>	TO * TSC * ? ? SRm *	TO * ? ? ? n. Tegmentales (AD,PD,PV) ? n. Interped. ?	TO * IR * TSC * LLA * GT * AIC Δ SRm Δ SN Δ	TO IR TSC * ? GT * ? SRm Δ TPP Δ	C. Sup * SRI † C. Inf Δ ? Pretectal Posterior * ? SRm Δ SN
<u>Sinencéfalo</u>	Varios núcleos ? *	(DP y P) ?  P * ? PL † ?  Postlat. †	NCPm Δ NCPp Δ PP * SPr * PE * PD * YCL *  GP *	P SP LM PDif/AP PM/A	n. Tracto óptico * n. Pret. olivar † n. Com. Post Δ n. Supragen. Prelect. *
<u>Par. Posterior</u>	DM ? DL ? R (pT) †		pR * LV Δ R †  DL † PCSV †	pR * SR † R/T † PV † DLAI † DLP †	Lam. intergeniculada LP † ? GLD †
<u>Par. Anterior</u>	VL * VM *	Cuerpo Genic. * N. Supraped.	GV * VL * VM Δ	GV * VL * Reticular Tal.	GVL ZI
<u>Telencéfalo</u>			?	Wulst (Cx) Ai	Cx Visual

## **CONCLUSIONES**

- 1 - El sistema de conexiones aferentes y eferentes del techo óptico en *Gallotia stehlini* se distribuye sobre múltiples segmentos encefálicos, predominando las formaciones alares sobre las basales. Se presenta un mapa topológico de centros aferentes y centros receptores de proyección tectal.
- 2 - Estos múltiples centros se interconectan además densamente unos con otros.
- 3 - Las vías de conexión aferente/eferente del techo óptico son los tractos tecto-talámicos dorsal y ventral, tecto-bulbares directo y cruzado y tecto-ístmico. Todos ellos guardan relaciones ortogonales con la estructura segmentaria (límites transversos y longitudinales).
- 4 - Se hace un estudio sobre la localización de la comisura intertectal, así como de su origen en las capas periventriculares y la estratificación de sus terminales en el tectum contralateral. Se demuestra una acumulación de estas fibras comisurales en un corto segmento de la línea media detrás de la comisura del griseum tectale.

- 5 - Se describen 14 poblaciones nuevas que son origen de aferencias al tectum: En el istmo, los núcleos semilunar e ístmico ventral. En el mesencéfalo, aparte de las células tectales comisurales, el núcleo ístmico rostral, el limen laminae alaris, el griseum tectale y el area intercolicular. En el pretectum, los núcleos magno- y parvocelular de la comisura posterior y el núcleo pretectal principal. En el parencéfalo posterior o tálamo dorsal, los núcleos perirotúndico, lateroventral.
- 6 - Se describen algunas dianas adicionales del tectum. Varias de ellas representan asimismo poblaciones aferentes citadas en el punto anterior: SL, IR, LLA, GT, pR. Otras representan poblaciones meramente tectorecipientes: núcleo dorsolateral del tálamo dorsal y núcleo posterior de la comisura supraoptica ventral.
- 7 - Se demuestra la existencia de diversos componentes en el fascículo predorsal, los cuales circulan ipsi- y contralateralmente por el tegmento prosencefálico y troncoencefálico mediante fibras ascendentes y descendentes.
- 8 - Se define con precisión la conectividad existente entre el techo óptico y el torus semicircularis.



- 9 - La comparación de los datos obtenidos con la literatura relevante de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos muestra la existencia de huecos en el conocimiento así como de un buen número de dificultades de tipo terminológico, sugiriéndose la conveniencia de alcanzar una nomenclatura unificada y completar nuestro conocimiento comparado, quizá posible todo ello sobre la base del modelo segmentario.
  
- 10- La síntesis de datos propios y ajenos sugiere la existencia de un patrón en gran medida conservativo del sistema conectivo del techo óptico en vertebrados, particularmente en lo que respecta a su distribución plurisegmentaria y predominantemente alar. Se destacan diversos aspectos plesiomórficos y sinapomórficos en relación a la estructura segmentaria del sistema. Se plantea la posibilidad de una evolución paralela en aves y mamíferos de una modulación descendente del tectum desde la corteza cerebral.

## **BIBLIOGRAFIA**

- Angaut, P. (1969) "The fastigio-tectal projections. An anatomical experimental study". *Brain Res.* 13: 186-189.
- Angaut, P. and Reperant, J. (1976) "Fine structure of the optic fibre termination layers in the pigeon optic tectum: a Golgi and electron microscope study". *Neuroscience.* 1:93-105.
- Aplanalp, P. (1968) "An experimental neuroanatomical study of the visual system in Tree Shrews and Squirrels", Ph. D. dissertation, Massachusetts Inst. of Technol., Cambridge, Mass.
- Ariëns-Kappers, C. U., Huber, G. C. and Crosby, E. C. (1936) "The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man". Reprinted 1965. Hafner, New York.
- Armstrong, J. A. (1950) "An experimental study of the visual pathways in a reptile (*Lacerta vivipara*)". *J. Anat.* 84: 146-167.
- Armstrong, J. A. (1951) "An experimental study of the visual pathways in snake (*Natrix natrix*)". *J. Anat.* 85: 275-291.
- Bass, A. H. and Northcutt, R. G. (1981) "Primary retinal targets in the Atlantic loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*". *Cell Tissue Res.* 218: 253-264.
- Beckstead, R. M., Domesick, V. B., and Nauta, W. J. H. (1979) "Efferent connections of the substantia nigra and ventral tegmental area in the rat". *Brain Res.* 175: 191-217.
- Beckstead, R. M., Edwards, S. B., and Frankfurter, A. (1981) "A comparison of the intranigral distribution of nigrotectal neurons labeled with horseradish peroxidase in the monkey, cat and rat". *J. Neurosci.* 1: 121-131.
- Beitz, A. J. (1989) "Possible origin of glutamatergic projections to the midbrain periaqueductal gray and deep layer of the superior colliculus of the rat". *Brain Res. Bulletin.* 23: 25-35.
- Berman, N. (1977) "Connections of the pretectum in the cat". *J. Comp. Neurol.* 174: 227-254.
- Bergquist, H. y Kallén, B. (1954) "Notes on the early histogenesis and morphogenesis of the central nervous system in vertebrates". *J. Comp. Neurol.* 100: 627-659.
- Bergquist, H. and Karlén, B. (1955). "The archencephalic neuromery in *Ambystoma punctatum*. An experimental study". *Acta Anat. (Basel)* 24: 208-

214.

- Berson, D. M. and Graybiel, A. M. (1983) "Organization of the striate-recipient zone of the cat's lateralis posterior-pulvinar complex and its relations with the geniculostriate system". *Neurosci.* 9: 337-372.
- Boiko, V. P. and Davydova, T. V. (1973) "Comparative study of functional and morphological characteristics of mesencephalic neurons of the tortoise *Emys orbicularis*". *J. Evol. Biochem. Physiol.* 9: 476-478.
- Boiko, V. P. and Goncharova, N. V. (1976) "Morphological and functional organization of the tectal visual center in the turtles *Agrionemys horsfieldi* and *Emys orbicularis*." *J. Evol. Biochem. Physiol.* 12: 399-404.
- Bone, Q. (1960) "The central nervous system in *Amphioxus*". *J. Comp. Neurol.* 115: 27-64.
- Brauer, K. and Schober, W. (1982) "Identification of geniculo-tectal relay neurons in the rat's ventral lateral geniculate nucleus". *Exp. Brain res.* 45: 84-88.
- Braford, M.R.Jr. (1972) "Ascending efferent tectal projections in the South American spectacled caiman". *Anat. Rec.* 172:275-276.
- Braford, M.R.Jr. (1973) Retinal projections in Caiman crocodilus, *Am. Zool.* 13: 1345-1360.
- Brauth, S. E. and Kitt, C. A. (1980) "The paleostriatal system of Caiman crocodilus". *J. Comp. Neurol.* 189: 437-459.
- Brecha, N. C. (1978) "Some observations on the organization of the avian tectum : Afferent nuclei and their tectal projections." Ph. D. Dissertation, SUNNY at Stony Brook, NY.
- Brown, J. E. (1965) "Dendritic fields of retinal ganglion cells of the rat". *J. Neurophysiol.* 28: 1091-1100.
- Bulfone, A., Kim, H.J., Puelles, L., Porteus, M.H., Grippo, J.F. and Rubenstein, J.L. (1993) "The mouse *DI x-2* (*tes-1*) gene is expressed in spatially restricted domains of the forebrain, face and limbs in midgestation mouse embryos". *Mech Dev.* 40: 129-140.
- Bulfone A., Puelles, L., Porteus, M.H., Frohman M.A., Matin, G.R. and Rubenstein, J.L. (1993) "Spatially restricted expression of *DI x-1*, *DI x-2* (*Tes-1*), *Gbx-2*, and *Wnt-3* in the embrionic day 12.5 mouse forebrain defines potential transverse and longitudinal segmental boundaries".

*Neurosci* 13: 3155-3172.

Butler, A.B. and Northcutt, R.G. (1971) "Ascending tectal efferent projections in the lizard *Iguana iguana*". *Brain Research*. 35: 597-601.

Butler, A.B. and Northcutt, R.G. (1978) "New thalamic visual nuclei in lizards". *Brain Res.* 149: 439-445.

Caballero Bleda, M., Fernández, B. and Puelles, L. (1992) "The pretectal complex of the rabbit: distribution of acetylcholinesterase and reduced nicotinamide adenine dinucleotide diaphorase activities". *Acta Anat. (Basel)* 144: 7-16.

Carpenter, M. B., Harbison, J. W. and Peter, P. (1970) "Accessory oculomotor nuclei in the monkey: Projections and effects of discrete lesions." *J. Comp. Neurol.* 140: 131-138.

Casini, G., Porciatti, V., Fontanesi, G., Bagnoli, P. (1992) "Wulst efferents in the Little Owl *Athene noctua*: an investigation of projections to the optic tectum". *Brain Behav. Evol.* 39: 101-115.

Casseday, J. H., Diamond, I. T. and Harting, J. K. (1976) "Auditory pathways to the cortex in *Tupaia glis*". *J. Comp. Neurol.* 166: 303-315.

Casseday, J. H., Jones, D. R. and Diamond, I. T. (1979) "Projections from cortex to tectum in the tree shrew, *Tupaia glis*". *J. Comp. Neurol.* 185: 253-292.

Chalupa, L. M. and Thompson, L. (1980) "Retinal ganglion cell projections to the superior colliculus of the hamster demonstrated by the horseradish peroxidase technique". *Neurosci. Lett.* 19: 13-20.

Coggeshall, R. E. (1964) "A study of diencephalic development in the albino rat". *J. Comp. Neurol.* 122: 241-269.

Colman, D. R., Scalia, F., and Cabrales, E. (1976) "Light and electron microscopic observations on anterograde transport of horseradish peroxidase in the optic pathway in the mouse and rat". *Brain Res.* 102: 156-165.

Cowan, W.M., Adamson, L. and Powell, T.P.S. (1961) "An experimental study of the avian visual system". *Journal of Anatomy and Physiology.* 95:545-566.

Cowan, W. M., Gottlieb, D. I., Hendrickson, A. E., Price, J. C., and Woolsey, T. A. (1972) "The autoradiographic demonstration of axonal connections in the central nervous system". *Brain Res.* 37:21-51.

- Cosenza, R. M. and Moore, R. Y. (1984) "Afferent connections of the ventral lateral geniculate nucleus in the rat: an HRP study". *Brain Res.* 310: 367-370.
- Crossland, W. J. and Uchwat, C. J., (1979) "Topographic projections of the retina and optic tectum upon the Ventral Lateral Geniculate nucleus in the chick". *J. Comp. Neurol.* 185: 87-106.
- Cruce, J. A. F. and Cruce, W. L. R. (1978) "Analysis of the visual system in a lizard, *Tupinambis nigropunctatus*", en Behavior and Neurology of Lizards (N. Greenberg and P. D. MacLean, eds.), pp.79-90, DHEW Publication No(ADM) 77-491, NIH, Rockville, MD.
- Dacey, D. M. and Ulinski, P. S. (1986) "Optic tectum of the Eastern Garter snake, *Thamnophis sirtalis*. V. Morphology of brainstem afferents and general discussion". *J. Comp. Neurol.* 245: 423-453.
- Davydova, T. V. (1971) "The ultrastructure of nerve terminals in the tectum opticum of the turtle (*Emys orbicularis*). *Cytologia.* 13: 433-442.
- Davydova, T. V. and Mazurskaya, P. Z. (1973) "Ultrastructural features of the nerve terminal degeneration in the turtle tectum opticum after enucleation". *Cytologia.* 15: 22-30.
- Davydova, T. V. and Goncharova, N. V. (1970) "Cytoarchitectonics and neural composition of the midbrain tectum in the turtle (*Emys orbicularis*)". *Arkh. Anat. Gistol. Embriol.* 59: 53-61.
- Davydova, T. V. and Smirnov, G. D. (1973) "Retinotectal connections in the tortoise: An electron microscopic study of degeneration in optic nerve and midbrain tectum". *J. Hirnforsch.* 14: 473- 480.
- Davydova, T. V., Goncharova, N. V. and Bokyo (1976) "Retinotectal system of the tortoise, *Testudo horsfieldi*". Gray (Morpho-functional study in the norm and after enucleation). *J. Hirnsforsch.* 17: 463-472.
- De Lange, S. J. (1913) "Das zwischenhirn und das mittelhirn der reptilien" *Folia Neuro Biol.* 7:67-138.
- Diaz Delgado, C. (1991) "Contribución al estudio de la conectividad intersegmental diencefálica: Algunas poblaciones del Parencéfalo Posterior en *Gallotia galloti*". Tesis Doct. Univ La Laguna.
- Donnelly, J. F., Thompson, S. M. and Robertson, R. T. (1983) "Organization of projections from the superior colliculus to the thalamic lateral posterior

- nucleus in the rat". *Brain Res.* 288: 315-319.
- Earle, A. M. and Matzke, H. A. (1974) "Efferent fibers of the deep cerebellar nuclei in hedgehogs". *J. Comp. Neurol.* 154: 117-130.
- Ebbesson, S. O. E. (1972) "A proposal for a common nomenclature for some optic nuclei in vertebrates and the evidence for a common origin of two such cell groups." *Brain Behav. Evol.* 6: 75-91.
- Ebbesson, S. O. E. and Vanegas, H. (1976) "Projections of the optic tectum in two teleost species". *J. Comp. Neurol.* 165: 161-180.
- Ebbesson, S. O. E. and Schroeder, D. M. (1971) "Connections of the nurse shark's telencephalon". *Science.* 173: 254-262.
- Echteler, S. M. (1984) "Connections of the auditory midbrain in a Teleost Fish, *Cyprinus carpio*". *J. Comp. Neurol.* 230: 536-551.
- Edwards, S. B., Rosenquist, A. C. and Palmer, L. (1974) "An autoradiographic study of the ventral lateral geniculate projections in the cat". *Brain Res.* 72: 282-287.
- Edwards, S. B., Ginsburg, C. L., Henkel, C. K. and Stein, B. E. (1979) "Sources of subcortical projectios to the superior colliculus in the cat". *J. Comp. Neurol.* 184: 309-330.
- Eisen, J. S., Myers, P. Z. and Westerfield, M. (1986) "Pathway selection by growth cones of identified motoneurons in live zebra fish embryos". *Nature.* 320: 269-271.
- Elprana, D., Wouterlood, F. G. and Alones, V. E. (1980) "A corticotectal projection in the lizard *Agama agama*". *Neurosci. Lett.* 18: 251-260.
- Escolar, J. D. (1982) "Conexiones intracolicales y comisurales en el colículo superior del conejo". *An. Anat.* 31: 183-190.
- Faull, R. L. M., and Mehler, W. R. (1978) "The cells of origin of nigrotectal, nigrothalamic and nigrostriatal projections in the rat". *Neuroscience.* 3:989-1002.
- Finkenstadt, T., Ebbesson, S.O.E. and Ewer, J.P. (1983) "Projections to the midbrain tectum in *Salamandra salamandra*". *L. Cell. Tissue Res.* 234: 39-55.
- Foster R.E. and Hall W.C. (1975) "The connections and laminar organization of

- the optic tectum in a reptil (Iguana iguana). *J. Comp. Neurol.* 163: 397-426.
- Foster, R. E. and Hall, W. C. (1978) "The organization of central auditory pathways in a reptile, Iguana iguana". *J. Comp. Neurol.* 178: 783-832.
- Fukuda, Y. (1977) "A three-group classification of rat retinal ganglion cells: Histological and physiological studies, *Brain Res.* 119:327-344.
- Gaither, N. S. and Stein, B. E. (1979) "Reptiles and mammals use similar sensory organization in the midbrain". *Science.* 205: 595-610.
- Gaupp, E., Ecker's, A. and Wiedersheim's (1899). *Anatomic des Frosches, Zweite Abteilung. Lehre vom Nervensystem*, E. Vieweg, Branschweig.
- Glover, J. C. y Petursdottir, G. (1988) "Pathway specificity of reticulospinal and vestibulospinal projections in the 11-day chicken embryo." *J. Comp. Neurol.* 270: 25-38.
- Goldman, P. S. and Nauta, W. H. J. (1976) "Autoradiographic demonstration of a projection from prefrontal association cortex to the superior colliculus in the rhesus monkey". *Brain Res.* 116: 145-149.
- Gonatas, N. K., Harper, C., Mizunati, T., and Gonatas, J. O. (1979) " Superior sensitiviti of cojugates of horseradish peroxidase with wheat germ agglutinin for studies of retrograde axonal transport". *J. Histochem Cytochem.* 27: 728-735.
- Goris, R. C. and Tershima, S.-I. (1973) "Central response to infrared stimulation of the pit receptors in a crotaline snake, *Trimeresurus flavoviridis*". *J. Exp. Biol.* 58: 59-76.
- Graham, J. (1977) "An autoradigraphic study of the efferent connections of the superior colliculus in the cat." *J. Comp. Neurol.* 173: 629-654.
- Graybiel, A. M. (1974) "Visuo-cerebelar and cerebelo-visual connections involving the ventral lateral geniculate nucleus". *Exp. Brain Res.* 20: 303-306.
- Graybiel, A. M. and Sciascia, T. R. (1975) "Origin and distribution of nigrotectal fibers in the cat" *Soc. Neurosci, Abstr.* 1: 271-276.
- Graybiel, A. M. (1978) "A satellite system of the superior colliculus : Tha parabigeminal nucleus and its projections to the superficial collicular layers". *Brain Res.* 145: 365-374.
- Graybiel, A. M. and Nauta, W. J. H. (1971) "Some projections of superior



- colliculus and visual cortex upon the posterior thalamus in the cat". *Anat. Rec.* 169: 328.
- Grofova, I., Ottersen, O. P., and Rinvik, E. (1978) "Mesencephalic and diencephalic afferents to the superior colliculus and periaqueductal gray substance demonstrated by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase in the cat". *Brain Res.* 146:205-220.
- Grobstein, P., Comer, C., Hollyday, M. and Archer, S. M. (1978) "A crossed isthmo-tectal projection in *Rana pipiens* and its involvement in the ipsilateral visuotectal projection". *Brain Res.* 156: 117-123.
- Grover, B. G. and Sharma, S. C. (1978) "Tectal afferents in goldfish as revealed by retrograde HRP label". *Soc. Neurosci. Abstr.* 4: 99-101.
- Grover, B. G. and Sharma, S. C. (1979) "Tectal projections in the goldfish (*Carassius auratus*): A degeneration study". *J. Comp. Neurol.* 184: 435-454.
- Grover, B. G. and Sharma, S. C. (1981) "Organization of extrinsic tectal connections in goldfish (*Carassius auratus*)". *J. Comp. Neurol.* 196: 471-488.
- Gruberg, E. R. and Udin, S. B. (1978) "Topographic projections between the nucleus isthmi and the tectum of the frog *Rana pipiens*". *J. Comp. Neurol.* 179: 487-500.
- Gruberg, E.R., Kicliter, E, Newman, E.A., Kass, L. and Hartline P. H. (1979) "Connections of the tectum of the Rattlesnake *Crotalus viridis*: an HRP study". *J. Comp. Neurol.* 188: 31-42.
- Güntürkün, O. (1987) "A Golgi study of the isthmus nuclei in the pigeon (*Columba livia*)". *Cell. Tissue Res.* 248: 439-448.
- Hall, W. C., and Ebner, F. F. (1970) "Parallels in the visual afferent projections of the thalamus in the hedgehog (*paraechinus hypomelas*) and the turtle (*Pseudemys scripta*)". *Brain Behav. Evol.* 3:135-154.
- Haller, G. (1929) "Die gliederung des zwischen und mittelhirns der wirbeltiere". *Morph. Jb.* 63: 359-407.
- Halpern, M. and Frumin, N. (1973) "Retinal projections in a snake, *Thamnophis sirtalis*". *J. Morphol.* 141: 359-371.
- Harting, J. K., Hall, W. C. and Diamond, I. T. (1972) "Evolution of the pulvinar". *Brain Behav. Evol.* 6: 424- 452.

- Hartline, P. H. (1971) "Mid-brain responses of the auditory and somatic vibration systems in snakes". *J. Exp. Biol.* 54: 373-382.
- Hartline, P. H. (1972) "Responses of tectal units to infrared stimuli in rattlesnakes". Soc. Neurosci. Abstr. 2 nd Annual Meeting, p. 74.
- Hartline, P. H. (1974) "Thermoreception in snakes", in Handbook of Sensory Physiology III/3. Electoreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates (A. Fessard, ed.), pp. 297-312, Springer Verlag , Berlin , Heidelberg, New York.
- Hartline, P. H. (1984) "The optic tectum of reptiles: neurophysiological studies", en The Comparative Neurology of the Optic Tectum. (H. Vanegas, ed.), pags. 601-618. Plenum Press, New York.
- His, W. (1893) "Worschlage zur Ginteilung des Gehirus". *Arch. Anat. Physiol.* (Leipzig), III/IV: 172-179.
- Hokoc, J. N. and Oswaldo-Cruz, E. (1979) "A regional specialization in the opposum's retina: cuantitative analysis of the ganglion cell layer. *J. Comp. Neurol.* 185: 385.
- Hollander, H. (1974) "On the origin of the corticotectal projections in the cat". *Exp. Brain Res.* 21: 433-439.
- Hopkins, D. A., and Niessen, L. W. (1976) "Substancia nigra projections to the reticular formation, supeior colliculus and central gray in the rat, cat and monkey". *Neurosci. Lett.* 2: 253-259.
- Huber, G. C., and Crosby, E. C. (1926) "On thalamic and tectal nuclei and fiber paths in the brain of the American alligator". *J. Comp. Neurol.* 40: 98-224.
- Huber, G.C. and Crosby, E.C. (1933) "The reptilian optic tectum". *Journal of Comparative Neurology*". 57:57-163
- Huerta, M. F. y Harting, J. K. (1984) "The mammalian Superior Colliculus: Studies of its morphology and connectios" en The comparative neurology of the optic tectum. (H. Vanegas ed.), pags.: 687-775. Plenum Press. New York.
- Hunt, S. P. and Brecha, N. (1984) "The avian optic tectum : A sinthesis of morphology and biochemistri" en The Comparative Neurology of the Optic Tectum. (H. Vanegas, ed.) Pags. 619-644. Plenum Press, New York.
- Hunt, S.P. y Webster, K.E. (1972) "Thalamo -hiperstriate interrelations in the pigeon". *Brain Research.* 44: 647-651.

- Hunt, S.P. and Kunzle, H. (1976) "Observations on the projections and intrinsic organization of the pigeon optic tectum: an autoradiographic study based on anterograde and retrograde axonal and dendritic flow". *J. Comp. Neurol.* 170:153-172.
- Hunt, S.P., Streit, P., Kunzle, H. and Cuenod, M. (1977) "Characterization of the pigeon isthmo-tectal pathway by selective uptake and retrograde movement of radioactive compounds and by Golgi-like horseradish peroxidase labeling". *Brain Research.* 129: 197-212.
- Ingham, P. W. (1988) "The molecular genetics of embryonic pattern formation in *Drosophila*". *Nature.* 335: 25-34.
- Ingle, D. J. (1973) "Two visual system in the frog". *Science.* 181: 1053-1055.
- Ito, H. and Kishida, R. (1977) "Tectal afferent neurons identified by the retrograde HRP method in the carp telencephalon". *Brain Res.* 130: 142-145.
- Ito, H. and Vanegas, H. (1984) "Visual receptive thalamopetal neurons in the optic tectum of teleosts (Holocentridae)". *Brain Res.* 290: 201-210
- Ito, H., Murakami, T., Fukuoka, T. and Kishida, R. (1986) "Thalamic fiber connections in a teleost (*Sebasticus marmoratus*). Visual somatosensory, Octavolateral, Cerebelar relay region to the telencephalon". *J. Comp. Neurol.* 250: 215- 227.
- Kanaseki, T. and Sprague, J. M. (1974) "Anatomical organization of pretectal nuclei and tectal laminae in the cat". *J. Comp. Neurol.* 158: 319-330.
- Kappers, C. U. A., Huber, C. G. and Crosby, E. C. (1936) "Comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man". Macmillan, New York, 1936. (Reprinted by Hafner, New York, 1960).
- Karten, H. J. and Revzin, A. M. (1966) "The afferent connections of the nucleus Rotundus in the pigeon". *Brain Research.* 2: 368-377.
- Karten, H. J. and Dubbeldam, J. L. (1973) "The organization and projections of the paleostriatal complex in the pigeon (*Columba livia*). *J. Comp. Neurol.* 148: 61-90.
- Karten, H.J., Hodos, W., Nauta, W. J. H. and Revzin, A. M. (1973) "Neural connections of the visual Wulst of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotito cunicularia*)". *J. Comp. Neurol.* 150: 253-278.

- Karten, H. J. and Finger, T. E. (1976) "A direct thalamo-cerebellar pathway in pigeon and catfish". *Brain Res.* 102: 335-338.
- Kawamura, S. (1974) "Topical organization of the extrageniculate visual system in the cat". *Exp. Neurol.* 45: 451-461.
- Kawamura, S., Fukushima, N., Hattori, S. and Tashiro, T. (1978) "A ventral lateral geniculate nucleus projections to the dorsal thalamus and the midbrain in the cat". *Exp. Brain Res.* 31: 95-106.
- Kass, L., Loop, M. S. and Hartline, P. H. (1978) "Anatomical and physiological localization of visual and infrared cell layers in tectum of pit vipers". *J. Comp. Neurol.* 182: 811-820.
- Keyser, A. (1972) "The development of the diencephalon of the chinese hamster". *Acta Anat.* 83 (Suppl.59): 1-181.
- Keyser, A. (1979) "Development of the hypothalamus in mammals. An investigation into its morphological position during ontogenesis". En "The Hypothalamus". Vol. I. Eds. P. J. Morgane and J. Panksepp. Inc. new York. Basel. pp.: 65-136.
- Kim, U., Gregory, E., and Hall, W. C. (1992) "Pathway from the Zona Incerta to the superior colliculus in the rat". *J. Comp. Neurol.* 321: 555-575.
- Kimmel, C.B. (1993) "Patterning the brain of the zebrafish embryo". *Annu Rev Neurosci.* 16: 707-732.
- Kimmel, C. B., Powel, S., Metkalfe, W. K. (1982) "Brain neurons with project to the spinal cord in young larvae of the zebrafish". *J. Comp. Neurol.* 205: 112-127.
- Knapp, H., and Kang, D. (1968) "The retinal projections of the side-necked turtle (*Podocnemis unifilis*) with some notes on the possible origin of the pars dorsalis of the lateral geniculate body." *Brain Behav. Evol.* 1: 369-404.
- Kopriwa, B. M. (1973) "A reliable standardized method for ultrastructural electron microscopic autoradiographic". *J. Histochem.* 37: 1
- Kosareva, A. A. (1967) "Projection of optic fibers to visual centers in a turtle (*Emys orbicularis*).". *J. Comp. Neurol.* 130: 263-276.
- Kudo, M. and Niimi, K. (1980) "Ascending projections of the inferior colliculus in the cat: an autoradiographic study." *J. Comp. Neurol.* 191: 545-556.

- Kuhlenbeck, H. (1939) "The development and structure of the pretectal cell masses in the chick". *J. Comp. Neurology*. 71:361-383.
- Kuhlenbeck, H. (1975) "The Central Nervous System of Vertebrates". Vol.4. Spinal Cord and Deuterenkephalon. S.Karger. Basel.
- La Vail, J. H. and Cowan, W. M. (1971) "The development of the chick optic tectum. I. Normal morphology and citoarchitectonic development". *Brain Res.* 28: 391-419.
- La Vail, J. H., and La Vail, M. M. (1974) "The retrograde intra-axonal transport of horseradish peroxidase in the chick visual system: A light and electron microscopic study". *J. Comp. Neurol.* 157: 303-312.
- Lázár, G. (1969) "Efferent pathways of the optic tectum in the frog". *Acta Biol. Acad. Sci. (Hungary)*. 20: 171-183.
- Lázár, G., Tóth, P., Csank, G. and Kicliter, E. (1983) "Morphology and location of tectal projection neurons in frog: A study with HRP and cobalt-filling." *J. Comp. Neurol.* 215: 108-120.
- Lázár, G. (1984) "Structure and connections of the frog optic tectum", en *The Comparative Neurology of the Optic Tectum*. (H. Vanegas, ed.). Pags. 185-208. Plenum Press, New York.
- Lee, H. S., Kosinski, R. J. and Mihailoff, G. A. (1989) "Collateral branches of cerebellopontine axons reach the thalamus superior colliculus, or inferior olive: a double-fluorescence and combined fluorescence-horseradish peroxidase study in the rat." *Neurosci.* Vol., 28. 3: 725-734.
- Leghissa, S. (1955) "La struttura microscopica e la citoarchitettura dei pesci teleostei". *Z. Anat. Entwickl.Gesch.* 118:427-441.
- Lieberman, A. R., Taylor, A. M., Campbell, G. (1985) "Axons terminals of the projection from the superior colliculus to the olivary pretectal nucleus in the rat". *Neurosci. Lett.* 56: 235-239.
- Linden, R. and Perry, V. H. (1983) "Retrograde and anterograde-transneuronal degeneration in the parabigeminal nucleus following tectal lesions in developing rats". *J. Comp. Neurol.* 218: 208-281
- Luiten, P. G. M. (1981) "Afferent and efferent connections of the optic tectum in the carp (*Cyprinus carpio*).". *Brain Res.* 220: 51-65.

- Lumsden, A. (1990) "The cellular basis of segmentation in the developing hindbrain". *TINS*, 13: 329-335.
- Lumsden, A. and Keynes, R. (1989) "Segmental patterns of neuronal development in the chick hindbrain". *Nature*. 337: 424-428.
- Magalhães-Castro, H. H., Saraiva, P. E. S. and Magalhães-Castro, B. (1975) "Identification of corticotectal cells of the visual cortex of cats by means of horseradish peroxidase". *Brain Res.* 83: 474-479.
- Martin, G. F. (1969) "Efferent tectal pathways of the opossum (*Didelphis virginiana*)". *J. Comp. Neurol.* 135: 209-224.
- Martin, G. F., King, J. S. and Dom, R. (1974) "The projections of the deep cerebellar nuclei of the opossum, *Didelphis marsupialis virginiana*". *J. Hirnforsch.* 15: 545-573.
- Martinez de la Torre, M. (1985) "Estructura del mesencéfalo y diencefalo en aves y reptiles: Aportaciones a una síntesis en la búsqueda de homologías". Tesis. Universidad de Murcia.
- Martínez, S. (1987) "Estudio experimental de la conectividad tectal en relación con la región pretectal y la comisura posterior: aspectos estructurales, citoquímicos y ontogenéticos. Doct. Thesis. Murcia Univ.
- Martínez, S. and Puelles, L. (1989) "Avian nucleus isthmi ventralis projects to the contralateral optic tectum". *Brain Research.* 481: 181-184.
- Martínez, S., Alvarado-Mallart, R. M., Martínez de la Torre, M., and Puelles, L. (1991) "Retinal and tectal connections of embryonic nucleus superficialis magnocellularis and its mature derivatives in the chick". *Anat. Embryol.* 183: 235-243.
- Mason, R. and Groos, G. A. (1981) "Cortico-recipient and tecto-recipient visual zones in the rat's lateral posterior (pulvinar) nucleus: an anatomical study". *Neurosci. Lett.* 25: 107-112.
- Meader, R. G. (1934) "The optic system of the teleost, *Holocentrus*. I. The primary optic pathways and the corpus geniculatum complex". *J. Comp. Neurol.* 60: 361-407.
- Medina, L. and Smeets, W. J. A. J. (1991) "Comparative aspects of the basal ganglia-tectal pathways in reptiles." *J. Comp. Neurol.* 308: 614-629.

- Medina, L., Smeets, W.J., Hoogland, P.V. and Puelles, L. (1993) "Distribution of Choline acetyltransferase immunoreactivity in the brain of the lizard *Gallotia galloti*". *J Comp Neurol.* 331: 261-285.
- Mendelson, B. (1986) "Development of reticulospinal neurons of the zebrafish. II. Early axonal outgrowth and cell body position". *J. Comp. Neurol.* 251: 172-184.
- Messulam, M. M.(1978) " Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: a non carcinogenic blue reaction product with superior sensivity for visualiszing neural afferents and efferents." *J. Histochem. Cytochem.* 26: 106-117.
- Metcalf, W. K., Mendelson, B. y Kimmel, C. B. (1986) "Segmental homologies among reticulospinal neurons in the hindbrain of the zebrafish larva". *J. Comp. Neurol.* 251: 147-159.
- Moore, R. Y. and Goldberg, J. M. (1963) "Ascending projections of the inferior colliculus in the cat". *J. Comp. Neurol.* 121: 109-118.
- Moore, R. Y. and Goldberg, J. M. (1966) "Projections of the inferior colliculus in the monkey". *Exp. Neurol.* 14: 429-438.
- Morales, M. C., Monzón, M., Yanes, C., Díaz, C., Martín, A. and Marrero, A. (1989) "Neuronal tipology of *Gallotia gallotia* optic tectum". *J. Hirnforsch.* 30: 175-183.
- Myers, P. Z. (1985) "Spinal motoneurons of the larval zebrafish". *J. Comp. Neurol.* 236: 555-561.
- Nordlander, R. H., Baden, S. T. and Riba, T. M. J. (1985) "Development early brainstem projections to the tail spinal cord of *Xenopus*". *J. Comp. Neurol.* 231: 519-529.
- Northcutt, R. G. (1982) "Localization of neurons afferent to the optic tectum in longnose gars." *J. Comp. Neurol.* 204: 325-335.
- Northcutt, R.G. (1984). "Anatomical organization of the optic tectum in reptiles", en *The Comparative Neurology of the Optic Tectum.* (H. Vanegas, ed), pags.547-599. Plenum Press, New York.
- Oka, Y., Takeuchi, H., Masahiko, S. and Ueda, K. (1987) "Cobaltic lysine study of the morphology and distribution of the cranial nerve efferent neurons (motoneurons and preganglionic parasympathetic neurons) and rostral spinal motoneurons in the japanese toad." *J. Comp. Neurol.* 259: 400-423.

- O'Rourke, A.A. and Fraser, S.E. (1989) "Gradual appearance of a regulated retinotectal projection pattern in the *Xenopus laevis*". *Dev. Biol* 132(1): 251-265.
- Palmgren, A. (1921) "Embryological and morphological studies of the midbrain and cerebellum of vertebrates". *Acta Zool.* (Stockhol), 2: 1-94.
- Pasquier, D. A. and Villar M. J. (1982) "Subcortical projections to the lateral geniculate body in the rat". *Exp. Brain Res.* 48: 409-419.
- Paxinos, G. and Watson, C. (1982) "The rat brain in stereotaxic coordinates". Academic Press. A subsidiary of Harcourt. Brace Jovanovich, Publishers.
- Perry, V. H. (1980) "A tectocortical visual pathway in the rat". *Neurosci.* 5: 915-927.
- Petrovicky, P. (1975) "Projections from the tectum mesencephali to the brain stem structures in the rat. I. The superior colliculus". *Morphologica.* 41-48.
- Placzek, M., Tessier-Lavigne, M., Jessell, T. and Dodd, J. (1990) "Orientation of commissural axons in vitro in response to a floor plate -derived chemoattractant". *Development.* 110: 19-30.
- Potter, H. D. (1966) "Structural characteristics of cell and fiber populations of the optic tectum of frog (*Rana catesbeiana*). *J. Comp. Neurol.* 136: 203-232.
- Puelles, L. and Bendala, M. C. (1978) "Differentiation of neuroblasts in the chick optic tectum up to eight days of incubation: A Golgi study". *Neuroscience.* 33: 307-325.
- Puelles, L., Amat, J. A. y Martínez de la Torre, M. (1987) "Segment -related, mosaic neurogenetic pattern in the forebrain and mesencephalon of early chick embryos: I. Topography of AChE-positive neuroblasts up to stage HH18". *J. Comp. Neurol.* 266: 247-268.
- Ramón, P. (1896) "Estructura del encéfalo del camaleón". *Rev. trimest. microf.* 1: 46-82.
- Ramón, P. (1898) "Centros ópticos de las aves". *Rev. Trimestral Micrograf.* 1:46-82.
- Ramón, P. (1943) "Lóbulos ópticos de las aves". *Trab.Inst. Invest.Biol.* Universidad de Madrid. 25:3-20.
- Ramón, P. (1896) "Estructura del encéfalo del camaleón". *Rev. Trimest. Micrograf.* 1: 46-60.



- Ramón, P. (1898) "Centros ópticos de las aves". *Rev. Trim. Micrograf.* 3: 141 -197.
- Ramón y Cajal, S. (1955) "Histologie du systeme nerveux de l'homme et des vertébrés. Vol. 2, pp.217 ff, Consejo Superior de investigaciones científicas, Madrid.
- Ramón y Cajal, S. (1891) "Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques". *J.Int.Anat.Physiol.* 8: 337-391.
- Ramón y Cajal, S. (1909/1911) "Histologie du Système Nerveux de l'homme et des vertébrés". A.Maloine París. Re-edición CSIC. Madrid.
- Rapaport, D. H., Wilson, P. D. and Rowe, M. H. (1981) "The distribution of retinal ganglion cells in the retina of the North American opossum (*Didelphis virginiana*). *J. Comp. Neurol.* 199: 465-472.
- Reese, B. E. (1984) "The projection from the superior colliculus to the dorsal lateral geniculate nucleus in the rat". *Brain Res.* 305: 162-168.
- Reiner, A., Brauth, S. E., Kitt, C. A. and Karten, H. J. (1980) "Basal ganglionic pathways to the tectum: studies in reptiles". *J. Comp. Neurol.* 193: 565-574.
- Reiner, A., Brecha, N. C. and Karten, H. J. (1982) "Basal Ganglia pathways to the tectum: the afferent and efferent connections of the lateral spiriform nucleus of Pigeon". *J. Comp. Neurol.* 208: 16-36.
- Rendhal, H. (1924) "Embryologische und morphologische studien uber das zwischenhirn beim Huhn". *Acta zool. Stockholm.* 5: 241-344.
- Repérant, J. (1973) "Les voies et les centres optiques primaires chez la Vipère (*Vipera aspis*).". *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.* 62: 323-334.
- Repérant, J. (1975) "Nouvelles données sur les projections rétiniennes chez *Caiman sclerops*". Etude radio- autographique. C. R. Acad. Sci. (París). 280: 2881-2925.
- Repérant, J., and Rio, J. P., (1976) "Retinal projections in *Vipera* in *Vipera aspis*. A reinvestigation using light autoradiographic and electron microscopic degeneration techniques". *Brain Res.* 107: 603-625.
- Repérant, J; Miceli, D. and Raffin, J. P. ( 1977) "Transneuronal Transport of tritiated fucose and proline in the avian visual system". *Brain Res.* 121: 343-347.

- Repérant, J., Ríó, J. P., Miceli, D. and Lemire, M. (1978) "A radiographic study of retinal projections in type I and type II lizards." *Brain Res.* 142: 401-424.
- Repérant, J., Perichoux, J. and Ríó, J. P. (1981) "Fine structure of the superficial layers of the viper optic tectum. A Golgi and electron microscope study". *J. Comp. Neurol.* 199: 393-417.
- Revzin, A. M., and Karten, H. J. (1966-1967) " Rostral projections of the optic tectum and the nucleus rotundus in the pigeon". *Brain Res.* 3: 264-281.
- Ribak, C. E. and Peters, A. (1975) "An autoradiographic study of the projections from the lateral geniculate body of the rat". *Brain Res.* 92: 341-368.
- Rinvik, E., Grofova, I. and Otterson, O. P. (1976) "Demonstration of nigrotectal and nigroreticular projections in the cat by axonal transport of proteins". *Brain Res.* 112: 388-410.
- Roberts, A. and Alford, S. T. (1986) "Descending projections and excitation during fictive swimming in *Xenopus* embryos: neuroanatomy and lesion experiments". *J. Comp. Neurol.* 250: 253-261.
- Robbins, D. O. (1972) "Coding of intensity and wavelength in optic tectal cells of the turtle". *Brain Behav. Evol.* 5: 124-142.
- Romeskie, M. and Sharma, S. C. (1979) " The Goldfish optic tectum: A Golgi study". *Neuroscience.* 4: 625-642.
- Roth, G., Wake, D. B. and Rettig, G. (1984) "Distribution of accessory and hypoglossal nerves in the hindbrain and spinal cord of lungless salamanders, family Plethodontidae." *Neurosci. Lett.* 44: 53-57.
- Roth, G., Naujoks-Manteuffel, C. and Grunwald (1990) "Cytoarchitecture of the tectum mesencephali in Salamanders: A Golgi and HRP study". *J. Comp. Neurol.* 291: 27-42.
- Rowe, M. H., Wilson, P. D. and Rapaport, D. H. (1981) "Conduction velocity groups in the optic nerve of the North American opossum (*Didelphis virginiana*): Retinal origins and central projections. *J. Comp. Neurol.* 199:481-498.
- Rubinson, K. (1968) "Projections of the tectum opticum of the frog". *Brain Behav. Evol.* 1: 529-542.
- Sakamoto, N., Ito, H. and Ueda, S. (1981) "Topographic relations between the nucleus isthmi and the optic tectum in a teleost, *Navodon modestus*". *Brain*

Res. 224: 225-234.

Sas, E. and Maler, L. (1986) "The optic tectum of Gymnotiform teleosts *Eigenmannia virescens* and *Apterenotus leptorhynchus*: A Golgi study". *Neuroscience*. 18: 215-246.

Schechter, P. B. and Ulinski, P. S. (1979) "Interactions between tectal radial cells in the red-eared turtle, *Pseudemys elegans*: An analysis of tectal modules". *J. Morphol.* 162: 17-35.

Schroeder, D. (1974) "Some afferent and efferent connections of the optic tectum of a teleost, *Ictalurus*." *Anat. Rec.* 178: 458-472.

Schroeder, D.M. (1981) "Tectal projections of an infrared sensitive snake, *Crotalus viridis*". *J. Comp. Neurol.* 195: 477-498.

Schroeder, D. M. and Vanegas, H. (1977) "Cytoarchitecture of the tectum mesencephali in two types of silurid teleosts". *J. Comp. Neurol.* 160: 443-462.

Sefton, A. J. and Martin, P. R. (1984) "Relations of the parabigeminal nucleus to the superior colliculus and lateral geniculate nucleus in the hooded rat". *Exp. Brain Res.* 56: 154-158.

Sefton, A. J. and Dreher, B. (1985) "Visual system" en *The rat nervous system*. (George Paxinos, ed); vol. 1, cap.6, pags.:169-221 Academic Press Australia.

Sereno, Martin I. (1985) "Tectoreticular pathways in the turtles *Pseudemys scripta*. I. Morphology of tectoreticular axons". *J. Comp. Neurol.* 233: 48-90.

Sereno, Martin I. and Ulinski, P.S. (1985) "Tectoreticular pathways in the turtle *Pseudemys scripta*. II. Morphology of tectoreticular cells. *J. Comp. Neurol.* 233: 91-114.

Sereno, M. I. and Ulinski, P. S. (1987) "Caudal topographic nucleus isthmi and the rostral nontopographic nucleus isthmi in the turtle, *Pseudemys scripta*". *J. Comp. Neurol.* 261: 319-346.

Shankin, W. M. (1930) "The central nervous system of *Chamaleon vulgaris*". *Acta Zoológica.* 11: 425-491.

Simpson, H. B., Tobias, M. L. and Kelley, D. B. (1986) "Origin and identification of fibers in the cranial nerve IX-X complex of *Xenopus laevis*: lucifer yellow backfills "in vitro"." *J. Comp. Neurol.* 244: 430-444.

- Sligar, C. M. and Voneida, T. J. (1976) "Tectal efferents in blind cavefish *Astynax hubbsi*". *J. Comp. Neurol.* 165: 107-124.
- Smeets, W. J. A. J. (1981) "Efferent tectal pathways in two chondrichthyans, the shark *Scyliorhinus canicula* and the ray *Raja clavata*." *J. Comp. Neurol.* 195: 13-22.
- Sörenson, E.M., Parkinson, D., Dahl, J.L. and Chiappinelly, V.A. (1989) "Immunohistochemical localization of choline acetyltransferase in the chicken mesencephalon". *J. Comp. Neurol.* 281(4): 641-657.
- Sterling, P. (1971) "Receptive fields and synaptic organization of the superficial gray layer of the cat superior colliculus". *Vision Res.* (Suppl.). 3: 309-315.
- Stevenson, J. A. and Lund, R. D. (1982) "Alterations of the crossed parabigeminal projection induced by neonatal eye removal in rats." *J. Comp. Neurol.* 207: 191-202.
- Straznicky, C. and McCart, R. (1987) "The effects of tectal lesion on the survival of isthmic neurones in *Xenopus*". *Development.* 101: 869-876.
- Sugimoto, T., Mizuno, N. and Uchida, K. (1982) "Distribution of cerebellar fiber terminals in the midbrain visuomotor areas: An autoradiographic study in the cat". *Brain Res.* 238: 353-370.
- Swanson, L. W., Cowan, W. M. and Jones, E. G. (1974) "An autoradiographic study of the efferent connections of the ventral lateral geniculate nucleus in the albino rat and the cat". *J. Comp. Neurol.* 156: 143-164.
- Takahashi, T. (1985) "The organization of the lateral thalamus of the hooded rat." *J. Comp. Neurol.* 231: 281-309.
- Tarlov, E. C. and Moore, R. Y. (1966) "The tectothalamic connections in the brain of the rabbit". *J. Comp. Neurol.* 126: 403-422.
- ten Donkelaar, H. J. (1976) "Descending pathways from the brain stem to the spinal cord in some reptiles. II. Course and site of termination". *J. Comp. Neurol.* 167: 443-478.
- ten Donkelaar, H. J. and de Boer-van Huizen, R. (1981) "Basal ganglia projection to the brain stem in the lizard *Varanus exanthematicus* as demonstrated by retrograde transport of horseradish peroxidase". *Neuroscience.* 6: 1567-1592.
- ten Donkelaar, H. J. and de Boer-van Huizen, R. (1984a) "The fasciculus

- longitudinalis medialis in the lizard, *Varanus exanthematicus*. 1. Interstitiospinal, reticulospinal and vestibulospinal components ." *Anat. Embryol.* 169: 177-184.
- ten Donkelaar, H. J. and de Boer-van Huizen, R. (1984b) "Ascending and descending axon collaterals efferent from the brainstem reticular formation. Aretrograde fluorescent tracer study in the lizard, *Varanus exanthematicus*". *Brain Res.* 32: 184-188.
- ten Donkelaar, H. J., Bangma, G. C., Barbas-Henry, H. A., de Boer-van Huizen, R. and Wolters, J. G. (1987) " The Brain stem in a lizard, *Varanus exanthematicus*". *Adv. Anat. Embryol.*, vol. 107, Berlin Springer, 168, pp.
- Tessier-Lavigne, M., Placzek, M., Lumsden, A. G. S. , Dood, J. and Jessell, T. M. (1988) "Chemotropic guidance of developing axons in the mammalian central nervous system". *Nature.* 336: 775-778.
- Tessier-Lavigne, M. and Placzek, M. (1991) "Target attraction: are developing axons guided by chemotropism?." *Trends. Neurosci.* 14: 303-310.
- Trachtenberg, M. C. and Ingle, D. (1974) "Thalamo-tectal projections in the frog". *Brain Res.* 79: 419-430.
- Trujillo, C. M. , Martínez de la Torre, M., del Castillo, E. y Puelles, L. (1989) " Desarrollo de dominios neuroméricos en el diencéfalo de un lagarto. III Congreso nacional de la Sociedad Española de Neurociencia, Sevilla, p.141.
- Uchida, K., Mizuno, N., Sugimoto, T., Itoh. K. and Kudo, M. (1983) "Direct projections from the cerebellar nuclei to the superior colliculus in the rabbit: An HRP study". *J. Comp. Neurol.* 216: 319-338.
- Ulinski, Philip S. (1977) Tectal efferents in the Banded Water Snake, *Natrix sipedon*. *J. Comp. Neurol.* 173: 251-274.
- Updyke, B. V. (1983) " A reevaluation of the functional organization and cytoarchitecture of the feline lateral posterior complex, with observations on adjoining cell groups". *J. Comp. Neurol.* 219: 143-181.
- Vaage, S. (1969) "The segmentation of the primitive neural tube in the chick embryos (*Gallus domesticus*)". *Ergeb. Anat. Entwickl.* 41: 1-88.
- Vanegas, H., Laufer, M., and Amat, J. (1974) "The optic tectum of a perciform teleost. I. General configuration and cytoarchitecture". *J. Comp. Neurol.* 154: 43-81.

- Vanegas, H., Ebbesson, S. O. E. and Laufer, M. (1984) "Morphological aspects of the teleostean optic tectum," en *The Comparative Neurology of the Optic Tectum*. (H. Vanegas, ed.) pags.93-120. Plenum Press, New York.
- Vaney, D. I., Peichl, L., Wassle, H. and Illing, R.-B. (1981) "Almost all ganglion cells in the rabbit retina project to the superior colliculus". *Brain Res.* 212: 447-473.
- Walsh, T. M. and Ebner, F. F. (1973) " Distribution of cerebelar and somatic lemniscal projections in the ventral nuclear complex of the Virginia opossum". *J. Comp. Neurol.* 147: 427-452.
- Watanabe, K and Kawana, E. (1979) "Efferent projectios of the parabimeminal nucleus in rats: a hoorseradish peroxidase (HRP) study." *Brain Res.* 168: 1-11.
- Weber, J. T. and Harting, J. K. (1980) "The efferent projections of the pretectal complex: An autoradiographic and horseradish peroxidase analysis". *Brain Res.* 194: 1-38.
- Welker, E., Hoogland, P. V. and Lohman, A. H. M. (1983) "Tectal connections in Python reticulatus". *J. Comp. Neurol.* 220: 347-354.
- Whiting, H. P. (1948) "Nervous structure of the spinal cord of the young larval Brook-lamprey". *Q. J. Microsc. Sci.* 89: 359-384.
- Wicht, H. and Himstedt, W. (1988) "Topologic and connectional analysis of the dorsal thalamus of Triturus alpestris (Amphibia, Urodela, Salamandridae)". *J. Comp. Neural.* 267: 545-561.
- Wilczynski, W., and Northcutt, R.G. (1977) "Afferents to the optic tectum of the leopard frog: an HRP study ". *J. Comp. Neurol.* 173: 219-230.
- Williams, B. and Vanegas, H. (1982) "Tectal projections in teleosts: response of some target nuclei to direct tectal stimulation". *Brain Res.* 242: 3-18.
- Wilson, S. W. y Easter, S. S. (1991) "Stereotyped pathway selection by growth cones of earlyepiphysical neurons in the embryonic zebrafish". *Development.* 112: 723-746.
- Zeier, H. and Karten, H.J. (1971) "The archistriatum of the pigeon: organization of afferent and efferent connections". *Brain Res.* 31: 313-326.