

EL CEREBRO DE MARMOSA ELEGANS

Por GUILLERMO MANN F.

Encargado de la Sección Mamíferos Chilenos del Museo Nacional de Historia Natural.

Antes de entrar en materia, deseo cumplir con el grato deber de reconocerme deudor de la Dirección del Instituto de Biología de la Universidad de Chile por las valiosas facilidades que me brindó para el estudio de los problemas aquí tratados y, especialmente, para la confección de las láminas fotográficas.

INTRODUCCION

Tema.—El estudio de los mamíferos primitivos, escasamente diferenciados, presenta problemas particularmente interesantes, por cuanto es posible palpar en estas especies el puente de unión filogenética entre mamíferos y vertebrados inferiores. Cada una de estas formas, sin embargo, actualmente existentes ha sufrido ya la influencia, más o menos profunda, de la especialización en un sentido determinado cualquiera. Sólo el análisis de una gran cantidad de estos géneros primitivos será capaz, entonces, de llevarnos a conclusiones valiosas de carácter general.

El marsupial analizado en el presente estudio, ocupa indudablemente uno de los peldaños más inferiores de la escala mastozoológica. Pero ha experimentado ya una evolución específica bien notoria que le permite desempeñarse particularmente bien en un ambiente arbóreo. *Marmosa elegans* ha de-

jado por lo tanto el hábito cursor propio de los primeros mamíferos.

Es de interés la comparación entre esta pequeña comadreja y los primitivos marsupiales sudamericanos *Caenolestes*, *Orolestes* y afines. Prevalece la tendencia de considerar a estas formas como parientes de poliprótodontos australianos, negándose su relación más o menos directa con los géneros sudamericanos.

El estudio detallado de *Marmosa elegans* me ha permitido, sin embargo, establecer en todos los aparatos orgánicos, principalmente en cuanto a la miología y a los órganos genitales, importantes caracteres comunes que parecen indicar estrechas relaciones de parentesco entre los primitivos *Caenolestidos* y éstos, igualmente primitivos, *Didelphydos*.

Veremos en el curso del presente trabajo que también el cerebro contribuye a afianzar esta acepción.

El origen y la significación del cuerpo calloso de los mamíferos placentados es otro de los grandes problemas que se nos plantean al analizar los sencillos sistemas de asociación de *Marmosa elegans*. Trataremos de enfocar esta vieja cuestión bajo nuevos puntos de vista.

El análisis detallado de los distintos centros cerebrales y de sus conexiones nos permitirá elaborar una visión sintética de su conjunto expresable en un diagrama que podrá esclarecer las relaciones anatómicas que hacen de este sencillo, y por ello esquemático, encéfalo un maravilloso todo armónico.

Por último iremos todavía a la consideración del "mundo subjetivo propio" ("Merkwelt" de Uexküll) de nuestra comadreja que podemos esclarecer, por lo menos en parte, sobre la base anatómica elaborada en nuestro estudio.

Material.—Para el presente estudio nos hemos basado en el análisis de los cerebros de diez ejemplares, machos y hembras, de *Marmosa elegans*, todos ellos obtenidos en los alrededores de Santiago.

Como material comparativo se utilizaron en primer lugar encéfalos de *Dromiciops australis*, el segundo didélfido chileno, "monito del monte". Los cerebros de esta especie austral resultaron ser de un cercano parecido con los de *Marmosa elegans*. La principal diferencia estriba en el encajamiento telescópico que han sufrido sus bulbos olfatorios, de modo que la descripción establecida en las siguientes páginas

para *Marmosa calza* en su mayor extensión también con la estructura del cerebro de *Dromiciops australis*.

En segundo lugar hemos hecho un estudio comparativo de los cerebros del quiróptero *Lasiurus borealis blossevillei* y del roedor octodóntido *Abrocoma bennetti* para aclarar la evolución de la comisura ventral de nuestro marsupial.

Métodos.—La mayor parte de los cerebros a nuestra disposición se redujo a series de cortes microtómicos, para lo cual nos valimos de preferencia del micrótopo de congelación. Sin embargo, elaboramos también una serie de cortes sagitales y otra de frontales con cerebros incluidos en parafina.

Las series así obtenidas fueron sometidas luego a tres tinciones distintas: hematoxilina-eosina; tinción de Mallory; y, en tercer lugar, una tinción que la literatura consultada nos induce a suponer original.

Este tercer método tintorial, de valioso resultado muy superior a las dos tinciones anteriormente nombradas, se aplica en la siguiente forma:

1. Fijación en formol.
2. Cortes por el micrótopo de congelación o de parafina.
3. Inmersión durante 5 minutos en una solución de percloruro férrico al 10 %.
4. Lavado rápido en agua de la llave.
5. Tratamiento de los cortes por ácido tánico al 30 % durante 2 minutos.
6. Lavado con agua.
7. Inmersión en solución de sulfuro de sodio al 10 % durante 3 minutos.
8. Lavado con agua.
9. Volver los cortes al percloruro férrico durante 5 minutos.
10. Lavado, deshidratación y montaje en bálsamo.

Por este método se tiñen de ocre los núcleos de las células nerviosas y parte de sus prolongaciones.

Al no aplicar la 7.^a fase del método, es decir, la inmersión en sulfuro de sodio, se obtiene un resultado distinto coloreándose entonces el protoplasma celular en gris pizarra y las prolongaciones, neuríticas, principalmente, en negro.

La precipitación de la sal férrica en el seno de los tejidos puede alcanzarse también con otras sustancias, fuera del

ácido tánico, y así hemos obtenido buenos resultados con la aplicación del ferrocianuro de potasio y del ácido salicílico. El primero de estos compuestos proporciona delicadas tonalidades verdes obteniéndose con el segundo, coloraciones rojo pálidas.

Haremos objeto de un estudio próximo la aplicación práctica de estos distintos métodos.

DESCRIPCION ANATOMICA

AREA OLFATORIA PRIMARIA

Bulbo olfatorio.

Al observar un cerebro de *Marmosa elegans* recibiremos de inmediato una impresión realmente chocante debido al exagerado desarrollo alcanzado por aquellas estructuras cuyo conjunto corresponde al rinencéfalo, es decir, a los centros y vías de la olfacción (Figs. 1 y 6).

A todas estas formaciones vale de límite, hacia el neopallio en la cara externa de los hemisferios, la cisura rinal (Fig. 7) y en la interna, la cisura hipocámpica.

El polo frontal del rinencéfalo lo constituyen los *bulbos olfatorios*. Estos órganos elípticos alargados en el sentido ántero-posterior, alcanzan en longitud el 50 % de los hemisferios cerebrales mismos. Su extremo anterior finaliza en un vértice agudo. Su base se continúa con los pedúnculos olfatorios muy cortos y parcialmente encajados por adelante en el mismo bulbo y por detrás en las formaciones posteriores. De este modo corresponden dichos bulbos olfatorios, en cuanto a su implantación, al tipo sesil. Su cara interna es apañada por el contacto íntimo con el órgano simétrico opuesto. La cara externa suavemente convexa. La cara dorsal de su extremo posterior se halla sobremontada por el polo frontal netamente neopallial de los hemisferios mismos.

En los cortes histológicos frontales del bulbo olfatorio aparece el *ventrículo* propio de esta estructura (Lám. 3). Corresponde a una cavidad muy estrecha, pero alta, que viene a ser en realidad una hendidura vertical, algo rechazada hacia la cara interna que va disminuyendo tanto hacia el polo frontal como hacia la base de los bulbos para obliterarse casi completamente en la región de los pedúnculos olfatorios. Hay,

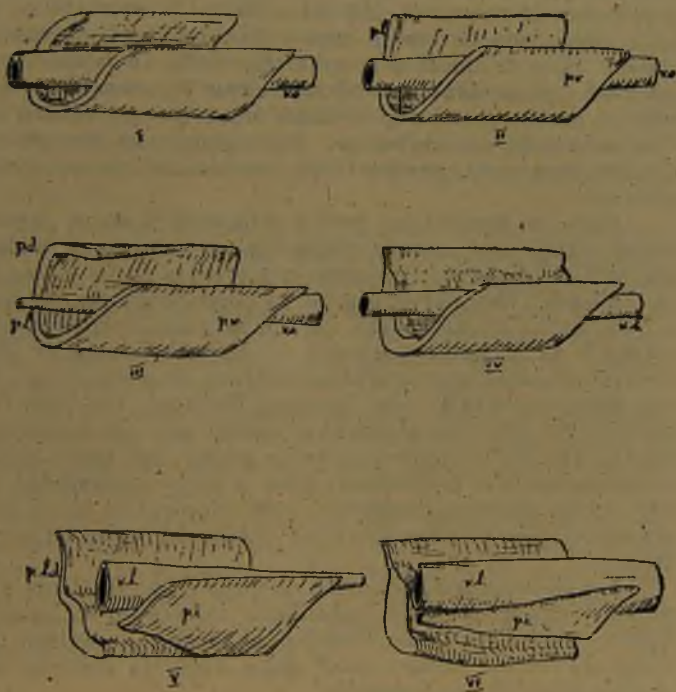


Fig. 1.—Raíz olfatoria externa e interna de *Marmosa e. elegans*: I-IV, zona bulbo-peduncular — V-VI, zona septal — p. d., porción dorsal de la raíz externa — p. i., raíz interna — p. l., porción lateral de la raíz externa — p. l. d., porción látero-dorsal de la raíz externa — p. v., porción ventral de la raíz externa — v. l., ventrículo lateral — v. o., ventrículo olfatorio.

pues, una comunicación directa, pero muy exigua, de los ventrículos laterales con los olfatorios (Fig. 5).

Alrededor de la cavidad ventricular se disponen los elementos celulares tan característicos del bulbo (Lám. 3).

Distinguimos una zona interna constituida por pequeñas *células granulosas*, de núcleo intensamente teñido con los colorantes básicos cuyo conjunto rodea en cinco o seis capas concéntricas al ventrículo. El más externo de estos anillos se halla distanciado de los de menor diámetro por un espacio mayor. Hace de límite a la zona intermedia en la que aparecen los típicos *elementos mitrales*, cuyas prolongaciones periféricas se vierten a los *glomérulos olfatorios* que rodean en filas toda la formación bulbar. Estos glomérulos son abocados, por otra parte, por los filetes centrales del *neuro-epitelio olfatorio*.

Hacia la base de los bulbos olfatorios y en su región dorsal aparece una pequeña formación que interrumpe y desorganiza esa disposición en capas concéntricas de las estructuras bulbares. Este nuevo órgano va adquiriendo mayor desarrollo hacia los pedúnculos olfatorios para desaparecer finalmente en el límite posterior del bulbo. Consta de elementos celulares que recuerdan bastante de cerca a los de esta última estructura, y así podemos distinguir una capa superficial de pequeños glomérulos seguida por una zona que aloja células voluminosas de grandes núcleos que remedan los elementos mitrales propiamente tales, y en la profundidad de este núcleo aparecen finalmente arcos concéntricos de células granulares que equivalen a la zona interna del bulbo olfatorio mismo.

Los glomérulos de este *bulbo olfatorio accesorio* (Lam. 4), propio también de otros mamíferos inferiores —Gudden, Ganser y Koelliker lo describen en los roedores— reciben los filetes del *nervio vomero-nasal* quien aboca la convexa superficie dorsal de esa formación.

Será de interés recordar aquí que Cajal afirma que este lóbulo, por lo fino y delicado de su organización, podría compararse con la foseta central de la retina, es decir, que representaría el lugar de la máxima acuidad olfativa.

Los elementos celulares del bulbo olfatorio propiamente tal y de su accesorio dan nacimiento a dos vías de conducción claramente individualizables.

Las fibras del primero de estos tractos se agrupan en el límite externo del ventrículo olfatorio ya muy reducido por hallarse en la región limítrofe entre bulbo y pedúnculo olfa-

torio. Esta vía, la raíz olfatoria intermedia, que va engrosando posteriormente por el aporte de fibras terciarias provenientes de áreas olfatorias secundarias, irá a constituir la fracción rinal de la gran comisura ventral (comisura blanca anterior de los mamíferos placentados) (Láms. 7 y 8).

La segunda vía, que corresponde a la raíz externa del bulbo olfatorio (Lám. 3), se localiza en un comienzo inmediatamente por fuera de la raíz olfatoria intermedia para abocar luego, en amplio arco, la superficie externa del bulbo y posteriormente del pedúnculo olfatorio (Fig. 1). Aquí se individualiza una porción cordonal que corresponde a la raíz olfatoria externa propiamente tal, macroscópicamente visible, y una fina cubierta fibrosa que tapiza las regiones adyacentes (Fig. 1).

La porción cordonal se aprecia como un fascículo blanco, estriado longitudinalmente, que rodea por fuera al tubérculo olfatorio (Lám. 3). Va adelgazándose posteriormente y desaparece, después de dirigirse en brusca curva hacia el plano medio, en el límite anterior del lóbulo piriforme. Aquí termina, después de profundizarse en un núcleo propio el "núcleo de la raíz olfatoria externa" (Fig. 1 y Lám. 8).

En este punto se produce la unión entre las dos cisuras que limitan esa raíz, es decir, la cisura endorinal, externa al tracto, y la rinal arqueada, interna, que circunscribe al tubérculo olfatorio (Fig. 1 y Lám. 5).

Esto, en cuanto a las porciones superficiales de la raíz olfatoria externa. El extremo inferior del arco fibroso ahora, encajado en la profundidad del pedúnculo, se individualiza posteriormente para constituir la raíz olfatoria interna que termina en un núcleo propio situado en el espesor del tubérculo olfatorio (Figs. 5 y 8).

AREAS OLFATORIAS SECUNDARIAS

Núcleo olfatorio anterior.

En el espacio entre la raíz olfatoria intermedia, situada en la profundidad del pedúnculo olfatorio, y la raíz externa, superficial, se localiza una gran formación celular que corresponde al núcleo más anterior del área rinal secundaria.

Este "núcleo olfatorio anterior" aparece frontalmente como una simple lámina celular vertical. Pero en dirección

posterior se operan fenómenos de delaminación en esta plancha que dan lugar a una formación circular cuyo arco externo corresponde al núcleo olfatorio anterior externo, y el interno, al núcleo olfatorio anterior lateral. Este círculo conserva, sin embargo, siempre su posición lateral con respecto al ventrículo (Fig. 2 a).

En la región superior de esta circunferencia se desarrolla luego una prolongación que se dirige hacia el ventrículo olfatorio sobrepasándolo y constituyendo el *núcleo anterior dorsal* (Fig. 2 b).

Ya en las regiones límites al tubérculo olfatorio desaparece la mayor parte del arco externo conservándose únicamente sus extremos inferior y superior que corresponden a la *porción dorsal y ventral del núcleo olfatorio anterior externo* (Fig. 2 d). Por otra parte, se aprecia un notable engrosamiento en el vértice de conjunción de los núcleos lateral y dorsal. Este nuevo acúmulo celular corresponde al primer vestigio, el más anterior, de la *corteza piriforme* (Fig. 2).

Un engrosamiento semejante se evidencia en el extremo interno del núcleo olfatorio anterior dorsal, punto de origen del *asta de Ammón* (Fig. 2).

Ventralmente se agrega a este esbozo hipocámpico una nueva laminilla celular que corresponde a la porción interna del núcleo olfatorio anterior (Fig. 2). De este modo se constituye un segundo anillo, que circunscribe al ventrículo olfatorio habiendo desaparecido, como vimos más arriba, el primero, externo, al ventrículo.

El complejo sistema de las estructuras celulares citadas, que forman en su conjunto al bizarro núcleo olfatorio anterior, ha ido rechazando, al crecer y aumentar de tamaño, las formaciones propias de los bulbos olfatorios cuyos últimos vestigios subsisten en la región más interna de los *pedúnculos olfatorios* en cuyo territorio nos hemos ido introduciendo insensiblemente (Lám. 4).

Las distintas partes del núcleo olfatorio anterior analizadas, finalizan caudalmente en la siguiente forma (Fig. 2).

a) *El núcleo olfatorio anterior lateral* se continúa con la corteza piriforme; pero emite una prolongación ventral que continúa inferiormente la corteza piriforme penetrando en semiluna hasta el espesor mismo del tubérculo olfatorio donde sobremonta la capa celular basal. Esta porción corresponde al núcleo olfatorio anterior posterior. Las relacio-

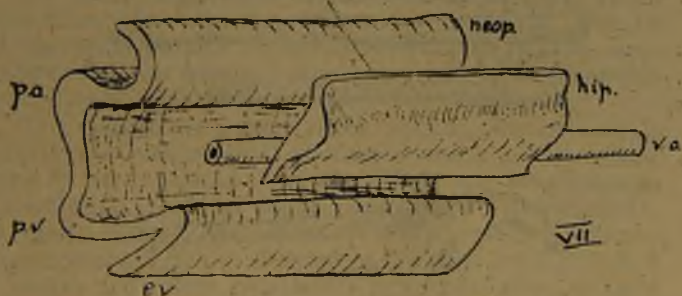
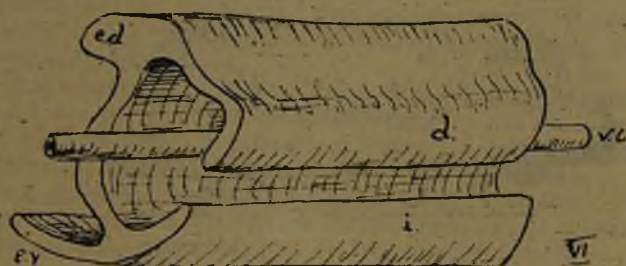
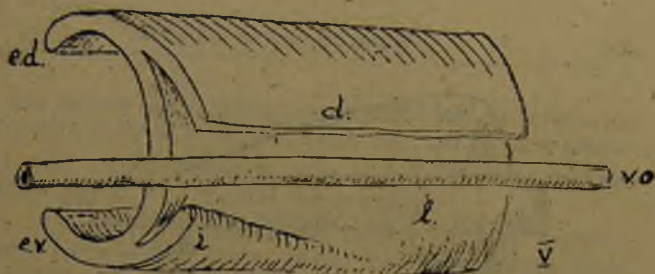
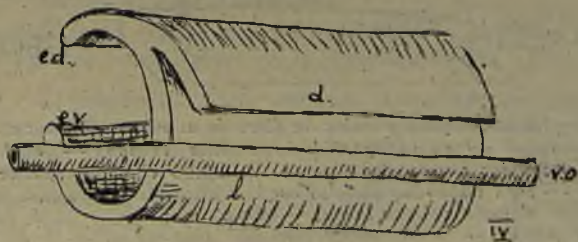
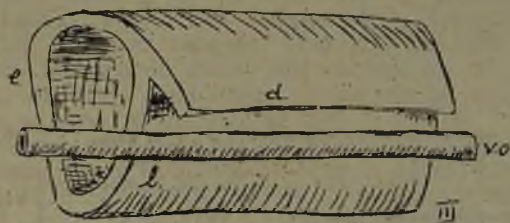
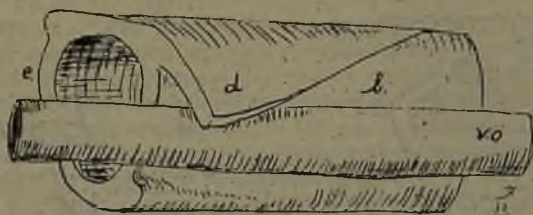


Fig. 2.—Núcleo olfatorio anterior de *Marmosa e. elegans*: d., núcleo olfatorio anterior dorsal — e., núcleo olfatorio anterior externo — e. d., núcleo olfatorio anterior externo dorsal — e. v., núcleo olfatorio anterior externo ventral — hip., esbozo hipocámpico — i., núcleo olfatorio anterior interno — l., núcleo olfatorio anterior lateral — neop., neopallio — p. a., corteza piriforme anterior — p. v., corteza piriforme látero-ventral — v. o., ventrículo olfatorio.



nes de este núcleo con el tubérculo olfatorio son de interés ya que recuerdan disposiciones semejantes descritas en el aligator.

b) *El núcleo dorsal* se hace superficial para confluir finalmente con el polo frontal del neopalio.

c) La laminilla interna del núcleo olfatorio anterior se incurva hacia el ventrículo, donde confluye y se confunde con el núcleo para-olfatorio lateral.

d) El núcleo olfatorio anterior externo ventral desaparece en el límite posterior del pedúnculo olfatorio después de disminuir progresivamente de volumen. La fracción dorsal del mismo núcleo, por último, que recuerda estructuras semejantes de la rata blanca, es mucho más efímera todavía, desapareciendo rápidamente.

Recordemos aquí que el curioso fenómeno de delaminación sufrido por el núcleo olfatorio anterior y que dió origen a los núcleos lateral y externo, se interpreta hoy día como el efecto de la fuerza neuro-biotáctica que equivaldría a la potente atracción efectuada por la raíz olfatoria externa. Las células más externas del núcleo anterior seguirían el llamado de este tactismo desencajándose de las capas profundas.

Esta explicación muy sugestiva calza fielmente con la disposición de estos núcleos olfatorio anterior externo dorsal y ventral en *Marmosa elegans*, donde se disponen en una línea exactamente paralela a los extremos superior e inferior del arco de la raíz externa.

En cuanto a las fibras originadas en el complejo núcleo olfatorio anterior, ellas siguen dos vías principales. Por un lado engruesan las filas de la fracción rinal de la gran comisura ventral y por otro se dirigen a la región septal formando parte del sistema de fibras ascendentes precomisurales.

Este importante sistema recibe, además, colaterales de la raíz olfatoria externa, de la porción olfatoria de la comisura ventral y del tubérculo olfatorio. Todo este conglomerado así constituido aboca la región septal (área precomisural), repartiendo fibras a los núcleos para-olfatorios, a la circunvolución hipocámpica y al neopalio, en cuyo polo frontal y por dentro del cuerno anterior del ventrículo lateral se agota finalmente.

Al lado de este fascículo existe también un tracto de corriente inversa y a este respecto es interesante constatar que en *Marmosa elegans* se observa claramente el paso de filetes nerviosos provenientes de esta vía córtico-septal al fascículo interno del cerebro anterior (telencéfalo). Este hecho viene a corro-

borar las ideas de otros autores, como J. Brown Obenchain, sobre la existencia en algunos mamíferos primitivos de un tracto equivalente a la vía septo-mesencefálica de los vertebrados inferiores (reptiles, aves).

Tubérculo olfatorio.

Pasemos ahora a la consideración del tercer centro rinal, el tubérculo olfatorio, que ocupa un espacio en la base de los hemisferios, situado inmediatamente por detrás de los pedúnculos olfatorios (Lám. 2). Macroscópicamente se presenta este órgano como una eminencia circular encajada entre el lóbulo piriforme y los pedúnculos, respectivamente bulbos olfatorios. Todo el tubérculo olfatorio se halla rodeado y limitado por una profunda cisura circular, la cisura rinal arqueada.

La estructura microscópica de este, tan importante, centro rinencefálico es de una complejidad asombrosa.

En términos generales podemos distinguir una capa celular basal que hace de piso a toda la formación. Pero esta lámina, constituida por elementos piramidales eosinófilos, no es de estructura uniforme ya que ofrece una superficie accidentada por múltiples pliegues irregulares.

Al lado de las células piramidales anotadas encuéntrase un segundo tipo celular muy característico. De núcleos intensamente teñidos y de muy escaso protoplasma, remedian aquellos elementos granulares a los linfocitos. Efectúan su distribución agrupándose en islotes de variadas formas, lo que les ha valido la denominación de "Islotes de Calleja", en atención a su descubridor (Lám. 5).

Estas formaciones no sólo siguen la disposición del estrato basal del tubérculo olfatorio sino que se localizan también en sus capas profundas. Todas ofrecen límites asombrosamente netos que nos hace confundirlas a primera vista con focos de origen patológico.

Algunas de estas formaciones han llegado a un desarrollo particularmente elevado, y entre ellas es de mencionar un islote de Calleja particular, resaltante por su volumen, que se desarrolla en la región ventral del área septal descendiendo caudalmente hasta enfrentar la porción rinal de la comisura ventral. Este islote engloba en su polo anterior, anular, un fascículo fibroso que finaliza en su espesor, formación que parece corresponder al núcleo de la raíz olfatoria interna (Lám. 5).

Debemos mencionar todavía que el tubérculo olfatorio se fusiona rostralmente con la cabeza del núcleo caudal tal como se constata corrientemente.

Queda por describir una impresionante avalancha de fibras en cuyo seno asientan numerosos nidos de células gigantes, fibras que atraviesan en semiluna el espesor del tubérculo olfatorio para abocar caudalmente el enorme "fascículo interno del cerebro anterior" (Láms. 7 y 8).

Es de interés recordar aquí que en la escala evolutiva de los mamíferos va reduciéndose este componente anterior del fascículo interno que recibe el nombre de "vía olfatoria basal". En cambio, adquieren mayor importancia los elementos posteriores como es el asa lenticular.

Región septal.

Pasaremos a ocuparnos de otros núcleos del área olfatoria secundaria, ampliamente desarrollados en nuestro marsupial: los núcleos para-olfatorios externo e interno dispuestos en la región septal (Láms. 5 y 7).

El primero se halla representado por un gran acúmulo celular, particularmente en la región precomisural del septo donde se sitúa por fuera del sistema de fibras precomisurales.

El segundo de estos núcleos, el para-olfatorio interno, ocupa las regiones ventrales del septo extendiéndose caudalmente hasta el "núcleo de la bandeleta diagonal de Broca".

Lóbulo piriforme.

Nos incumbe ahora, al proseguir nuestro análisis en sentido rostro-caudal del rinencéfalo, ocuparnos del lóbulo piriforme. En esta voluminosa estructura debemos considerar individualmente la corteza y los núcleos amigdalinos.

Los límites externos del territorio ocupado por la corteza piriforme son los siguientes:

- a) La cisura rinal, que se interpone entre el neopalio, dorsal, y el arqueopalio, ventral (Fig. 6).
- b) En la región anterior la cisura endorinal, la que separa la corteza que nos ocupa, de la raíz olfatoria externa y del tubérculo olfatorio (Lám. 2).
- c) Esta cisura es continuada ventralmente por la rinal arqueada que rodea al tubérculo olfatorio (Lám. 2).
- d) Por último, viene la cisura amigdalina que delimita ya en pleno lóbulo piriforme a la corteza de esta estructura de su complejo núcleo amigdalino (Láms. 8 y 9).

Hemos constatado más arriba, al analizar el núcleo olfatorio anterior, la continuidad directa entre este acúmulo celular y la corteza piriforme. Algunos autores (Cajal, principalmente) restringen la corteza de este lóbulo a las regiones posteriores; pero nos parece más natural la limitación que indicamos a continuación, de acuerdo con las ideas sostenidas por J. Brown Obenchain (1925).

Según ellas debemos distinguir una corteza anterior, en continuidad celular con el núcleo olfatorio anterior, un territorio piriforme medio y una zona posterior.

Entre estas tres regiones no encontramos límites netos. El paso de una a otra es insensible. Pero hay ciertas características histológicas importantes que fundamentan y permiten esa diferenciación.

Podemos considerar a la corteza piriforme, de un modo muy superficial por supuesto, integrada por dos tipos celulares, los unos granulares, de núcleo claramente visible, y los otros piramidales, es decir, de forma más o menos caprichosa y muy citoplasmáticos. Entonces es posible observar en la corteza que nos ocupa la disminución rostro-caudal de los elementos granulares en beneficio de los piramidales, polimorfos, cuya capa así aumenta posteriormente de espesor. Expresando lo mismo en otras palabras podríamos decir que las tres zonas de la corteza piriforme se diferencian por la mayor especialización que van sufriendo los elementos celulares de las regiones posteriores. La existencia de células gigantes en la tercera zona, que ha sido constatada en otros marsupiales, no me ha sido posible evidenciar aquí.

Al lado de estos cambios que se efectúan en el sentido ántero-posterior, establecimos otros muy manifiestos que se operan dorsoventralmente. Aquí aparece el hecho ya anotado de que las regiones inferiores de la corteza se caracterizan por su riqueza en elementos granulares, en contraposición a las superiores donde priman las células polimorfas:

Un estudio más detenido permite individualizar tres zonas principales que podemos denominar simplemente dorsal, media y ventral. La primera de estas áreas corresponde a la zona de transición entre neo y arquipalio hallándose situada inmediatamente por debajo de la cisura rinal; la zona media ocuparía la mayor parte del lóbulo piriforme revistiendo su convexidad, y la tercera, el área ventral, quedaría relegada a la invaginación de la corteza piriforme por encima de los núcleos amigdalinos en la región posterior y del tubérculo olfatorio en la anterior.



Fig. 3.—Circunvolución hipocámpica de *Marmosa e. elegans*. Cortes frontales: I, zona peduncular — II, zona septal — III, zona inmediatamente precomisural — IV, zona comisural — V, zona habenular — VI, zona posthabenular — VII, zona occipital — a, alveus — c. am., cuerno de Ammón — c. d., cuerpo dentado — g., zona glomerular — f. f. d., fisura fimbrio-dentada — fim., fimbria — neop., neopallio — ps., psalterium — v. l., ventrículo lateral.

Esta división, muy inferior en complejidad a la establecida para *Didelphys virginiana*, por Gray (1924), es, sin embargo, en nuestra opinión, la única aplicable prácticamente a *Marmosa elegans*.

Desde las regiones anteriores de la corteza piriforme se vierten fibras de tercer orden en el tracto olfatorio septal ya descrito y, lo que es más interesante, también abocan directamente las formaciones hipocámpicas anteriores.

La corteza piriforme posterior es el territorio de origen de una poderosa vía, el tracto tèmpero-ammoniano, que recibe el sistema del asta de Ammon y de la circunvolución dentada. Sin embargo, no es posible individualizarlo completamente en esta zona, ya que sus fibras se hallan entremezcladas con elementos de conexión provenientes del neopallio y de otros territorios piriformes anteriores. El conjunto de estos tractos sigue la vía del cíngulo ammoniano y del cíngulo dentado (Láms. 8 y 9).

Habiendo pasado revista a la corteza piriforme de nuestro pequeño marsupial intentaremos ahora el análisis del enorme y complejo núcleo amigdalino que ocupa la base y el espesor del lóbulo piriforme.

En el exterior de los hemisferios cerebrales resalta este núcleo por hacer eminencia en la región póstero-ventral del lóbulo que habita. Se halla separado de la corteza piriforme, como ya establecimos más arriba, por la cisura amigdalina, poco marcada en *Marmosa elegans*. El complejo celular que constituye esta región ofrece una serie de núcleos más o menos individualizados. Siguiendo la descripción de Johnston (1923), que estudió la región amigdalina en *Didelphys virginiana*, es posible diferenciar los siguientes núcleos (Láms. 8 y 9):

a) El núcleo de la raíz olfatoria externa ocupa la zona ventromedial de esta región. Se observa claramente el pasaje de fibras provenientes de la stria terminalis a su interior.

b) Por encima del núcleo descrito descansa el amigdalino central que contacta y aparentemente confunde con la lámina intercalar, acúmulo de células que se desarrolla en y acompaña a la stria terminalis.

c) Apenas diferenciado del núcleo central y confundiendo parcialmente con él encontramos al núcleo amigdalino interno.

d) La cápsula externa abriga en su concavidad un cuarto núcleo de este complejo, que corresponde al núcleo

amigdalino externo. Esta estructura se caracteriza por sus límites bien precisos.

e) Resaltante por sus grandes células es posible diferenciar al núcleo amigdalino basal situado por dentro del externo y que va aumentando de volumen a medida de la regresión de éste.

f) Por debajo de los dos últimos núcleos se dispone el núcleo amigdalino basal accesorio más pequeño.

g) Toda la capa celular superficial del complejo amigdalino corresponde a un gran núcleo extendido en superficie, el núcleo amigdalino cortical.

Los siete núcleos enumerados equivalen a las condensaciones celulares más resaltantes de la región que nos ocupa. Pero sería en extremo sencillo describir una gran cantidad de nuevos núcleos, lo que demuestra la espectacular complejidad de las zonas.

El sistema de fibras que se relaciona con la región amigdalina, se reúne en una vía común, la estría terminal, muy desarrollada en nuestra especie (Láms. 8 y 9). Johnston (1923) analizó este tracto llegando a diferenciar cinco fascículos. En mis preparaciones no es posible seguir estas vías una por una, por lo menos en el punto en que descansan todas reunidas sobre la cápsula interna. En sus regiones posteriores, sin embargo, en el área amigdalina, se observan por lo menos algunas de ellas, bien individualizadas.

CIRCUNVOLUCIONES HIPOCÁMPICAS

Habiendo analizado al lóbulo piriforme, primer centro terciario del rinencéfalo, nos corresponde ocuparnos de la circunvolución del hipocampo. En este trabajo consideramos, bajo el concepto de hipocampo, circunvolución hipocámpica ó formación hipocámpica, al conjunto de asta de Ammón y circunvolución dentada.

Hemos visto más arriba cómo los primeros vestigios hipocámpicos se hallan íntimamente ligados al núcleo olfatorio anterior y en continuidad, a través de esta formación, con la corteza piriforme. Este esbozo ammoniano confluye luego con el neopalio y con ello comienzan, incrementando en dirección caudal, los fenómenos de incurvación que darán lugar a las típicas formas del hipocampo.

Secciones transversales posteriores ya nos enseñan diversos cambios que se operan en el seno del esbozo ammoniano (Fig. 3). Así se observa la solución de la continuidad entre

corteza neopalial y ammoniana (subículo). Luego se aprecia también una neta diferenciación que sufren las células del extremo inferior de la figura hipocámpica y que consiste en la aparición de elementos granulares a este nivel.

La zona así individualizada se separa luego bruscamente del resto de la corteza y a pasos agigantados alcanza su independencia anatómica constituyendo la circunvolución dentada. Esta circunvolución (fascia dentata de otros autores) contiene, en el espacio angular que limita su corteza, un conglomerado celular que equivale al extremo ventral de la capa celular ammoniana (lámina terminal). ¿Deberemos considerar a este núcleo como estructura partícipe del asta de Ammón o corresponde ya al territorio de la circunvolución dentada? Las opiniones se hallan divididas a este respecto. Golgi, Duval, Saas y otros autores defienden la primera opinión; G. E. Smith, Ramón y Cajal y Schwalbe admiten, en cambio, la segunda. Nuestras observaciones en *Marmosa elegans* parecen confirmar más bien esta última acepción, es decir, la unidad morfológica entre circunvolución dentada y lámina terminal, la que merecería entonces la denominación de "nucleus fasciae dentatae", núcleo de la circunvolución dentada (G. E. Smith) (Fig. 3, Láms. 8 y 9).

La aparición, posterior, del ventrículo lateral permite una incurvación aún mayor de la porción restante del hipocampo que ya ahora merece la denominación de asta de Ammón. El nivel anatómico en que el hipocampo aparece diferenciado en sus dos componentes, corresponde a la región comisural, y en este mismo punto es posible apreciar el comienzo de la segunda incurvación del órgano, orientada no ya de adentro-afuera sino de adelante-atrás y de arriba-abajo, con lo cual se enrolla el hipocampo de *Marmosa elegans* de tal modo que podemos describirlo como un cilindro arqueado cuyo vértice inferior ya comienza a dirigirse de nuevo hacia el polo frontal del cerebro (Figs. 5 y 9). Pero, este vértice inferior corresponde en su totalidad a la circunvolución dentada sin que intervenga en él la sustancia del asta de Ammón — hecho que es de gran importancia en el sentido filogenético ya que este vértice tiende a prolongarse rostralmente en las especies superiores abarcando en las formas evolucionadas, en mayor o menor grado, al asta de Ammón. Esta regla debe aplicarse, sin embargo, con muchas precauciones porque existen excepciones a ella, y es así como *Notoryctes*, aquel marsupial dueño del cerebro mamífero más primitivo en cuanto a la extensión del neopalio, posee un polo temporal

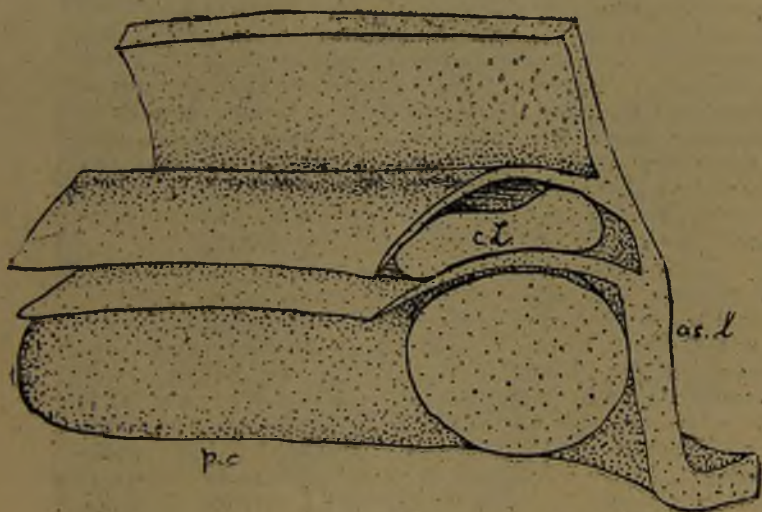


Fig. 4.—Asa lenticular de *Marmosa e. elegans*: as. l., asa lenticular — c. l., cuerpo de Luis — p. c., pedúnculo cerebral.

del hipocampo bien recurvado; pero estos casos son el producto de la adaptación exagerada a las funciones olfativas y por lo tanto podemos excluirlos del cuadro general.

Sabemos que la forma de las circunvoluciones hipocámpicas varía notablemente de especie a especie, y que, en la escala evolutiva de los vertebrados, es posible hallar todas las transiciones entre la figura tan sencilla propia del cerebro saurio (que corresponde más o menos al hipocampo precomisural de nuestro marsupial) y la tan distinta del hombre y de los primados, producto de la reducción completa del hipocampo superior gracias al desarrollo del cuerpo caloso.

Será entonces de alto interés enrolar el hipocampo de nuestra comadreja en el escalafón general, asignándole la posición precisa que le corresponde ocupar. La meritoria descripción del cerebro de *Caenolestes obscurus* por la tan citada investigadora J. Brown Obenchain permite establecer que el hipocampo de *Marmosa elegans* repite la misma disposición propia a *Caenolestes* y que, por lo tanto, debe ocupar un nivel algo inferior al alcanzado por este órgano en la comadreja norteamericana (*Didelphys virginiana*) en donde comienza a constatar la presencia del asta de Ammón en el polo temporal recurvado.

Los sistemas comisurales y de conexión provenientes de la circunvolución del hipocampo se reúnen en un impresionante tracto fibroso, el fornix. En él debemos distinguir dos tipos de fibras, una de orientación transversal y otras longitudinales. Las primeras constituyen la gran comisura interammoniana, la lira (psalterium) (Láms. 7 y 8), que a su vez ofrece dos regiones: una superior muy densa y que contendría, según Cajal, las fibras cruzadas del haz esfenammónico que se arborizaría en el asta de Ammón y la fascia dentata del lado opuesto, y otra porción inferior, el psalterium ventral colector de los cilindros ejes del asta de Ammón. En los cortes longitudinales aparece la comisura interammoniana en la forma de una escuadra de ángulo posterior. El brazo superior de esta figura corresponde al psalterium dorsal (limbo dorsal de G. E. Smith) y el inferior al ventral (limbo ventral), configuración ésta que es típica para los marsupiales.

Las fibras orientadas en sentido longitudinal, ahora, corresponden:

a) Al fornix precomisural que se vierte en los territorios rinales anteriores (Fig. 7). Este sistema precomisural sería homologable, siguiendo la interpretación de G. E. Smith.



Fig. 5.—Región de los cuerpos geniculados de Marmosa e. elegans: c. a., comisura ventral — g. a., cuerpo geniculado anterior — g. p., cuerpo geniculado posterior — n. 2, nervio óptico — t. c. a., tubérculo cuadrigémino anterior — t. c. p., tubérculo

a los pedúnculos del cuerpo calloso de homo y, en general, de los mamíferos superiores. El mismo autor asigna a este trayecto del trígono (fornix) el valor de una estación rinal intermedia entre el bulbo olfatorio y el hipocampo mismo.

b) A las estrías internas del Lancisi que yacen reunidas en dos fascículos sobre el psalterium dorsal para curvarse rostralmente hacia las regiones ventrales constituyendo el haz geniculado de Koelliker (knieförmiges Buendel) (Fig. 7). Sólo las estrías externas (laterales) de Lancisi, que se agregan a las internas en los mamíferos placentados, son, como ya lo hace notar Johnston, los rudimentos del hipocampo supra-caloso.

c) Corresponden también las columnas anteriores del fórnix (pilares anteriores) a este sistema de fibras longitudinales. Descansan sobre la comisura ventral, muy cercanos a la línea media, para penetrar posteriormente en la región hipotalámica (Fig. 7 y Láms. 7 y 8).

d) Por último cabe mencionar a la fimbria (pilar posterior del trígono). Ella colecta, digámoslo así, los haces fibrilares del alveus, para enviarlos a las regiones anteriores (Fig. 15).

CUERPO ESTRIADO

Sabemos que el cuerpo estriado de los mamíferos equivale al ganglio basal de los vertebrados inferiores, ya que sus células, como las de aquél, emiten prolongaciones (Cajal) cuyo trayecto descendente a través de los pedúnculos cerebrales es demostrable. Al lado de este tracto, del origen estriado, constataremos otro ascendente, probablemente sensitivo, característico también para los vertebrados inferiores. Pero, en los mamíferos vienen a agregarse a estos antiguos sistemas de conexión las fibras de proyección córtico-cerebrales que emiten, a su paso por esta estructura, colaterales destinadas a las células mismas del cuerpo estriado.

Estos elementos, típicos entonces para los mamíferos, ya han alcanzado un desarrollo considerable en nuestro marsupial.

La división clásica del cuerpo estriado en sus dos núcleos es perfectamente factible en *Marmosa elegans*. Así distinguimos un voluminoso núcleo caudado y un núcleo lenticular, entre los cuales se interpone la cápsula interna (Láms. 5, 7 y 8 y Fig. 5).

El primero de estos núcleos hace honor a su nombre con su original forma en coma. Su cabeza, anterior, se fu-

siona en un corto trayecto con el tubérculo olfativo. En esta región es posible evidenciar su porción septal constituyendo al núcleo acumbens.

La superficie ventricular del núcleo caudado ofrece un número de entrantes y salientes que le imprimen un relieve bastante caprichoso. Estos accidentes no son sino el molde de otros tantos, excavados sobre la cara ventricular del asta de Ammón, lo que nos viene a indicar el íntimo contacto que se efectúa in vivo entre estas dos estructuras opuestas. El gran volumen del ventrículo lateral, evidente en nuestras preparaciones, no es entonces real sino únicamente producto de las manipulaciones que exige la técnica histológica. Y efectivamente se comprueba esta suposición al observar cortes obtenidos por el micrótopo de congelación; aquí es realmente difícil evidenciar la estrecha hendidura, esta vez real, del ventrículo lateral.

Entre las eminencias mencionadas de la cara dorsal del núcleo caudado resalta una particularmente aguda (Lám. 7). Según Ziehen (Lit.) sería característica para los marsupiales en general, no encontrándose en los monotremas. Esta verdadera espina se adapta al ángulo que se establece en el punto de conjunción entre fórnix y región septal de la cara límite ventricular opuesta.

Hacia las regiones posteriores va disminuyendo de volumen el núcleo caudado hasta desaparecer por completo, siendo reemplazado en el suelo del ventrículo por núcleos del complejo amigdalino.

El núcleo lenticular, encajado entre los brazos de las cápsulas interna y externa, es, en contraposición al caudado, de forma sumamente caprichosa. Numerosos tractos constitutivos de la cápsula interna lo atraviesan desgarrándolo a su albedrío. Sin embargo, podemos subdividirlo en dos núcleos bastante individualizados. Uno, el putamen, ocupa las regiones anteriores y externas del lenticular. El segundo, el globus pallidus, aparece caudalmente rechazado hacia el plano interno de los hemisferios que aquí ya corresponde al límite talámico (Lám. 9).

La gran vía eferente estrio-talámica es susceptible de observarse en las regiones caudales y ventrales del striatum más o menos intercalada entre los tractos del fascículo interno del cerebro anterior (Lám. 8).

NEOPALIO

La corteza neopalial ocupa todo el territorio dorsal a la cisura rinal, incurvándose en la cara interna de los hemisferios hasta alcanzar la cisura hipocámpica que le hace de límite ventral en esta superficie.

Observando un cerebro de *Marmosa elegans* por su cara externa podemos apreciar la extensión relativa del neopalio cuya altura corresponde más o menos al 50 % del diámetro dorso-ventral total de los hemisferios (Fig. 6). La superficie dorsal de los hemisferios, netamente neopalial, es también de poco desarrollo, ya que no alcanza a cubrir y ocultar a los tubérculos cuadrigéminos anteriores ni mucho menos al cerebelo.

El neopalio de *Marmosa elegans*, tan reducido, supera, sin embargo, en extensión al de otros mamíferos. En este sentido ocupa el encéfalo de nuestro marsupial un nivel inmediatamente superior al de *Erinaceus* (erizo europeo) y, por lo tanto, superior también a los de *Caenolestes*, *Orolestes* y *Nothoryctes*.

La superficie neopalial de los hemisferios de *Marmosa* ofrece un solo, pero profundo surco intrínseco. Este surco, de dirección transversal, delimita al polo frontal que sobremonta a los bulbos olfatorios. Corresponde a la cisura orbital de Elliot Smith.

Los axones de los elementos celulares neopaliales se reúnen en dos sistemas de conducción, las cápsulas interna y externa. La primera de estas dos cápsulas tiene la misma configuración y el mismo trayecto como en todos los demás mamíferos. Corresponde a la gran vía de asociación entre neopalio y regiones posteriores del encéfalo. La cápsula externa, en cambio, ofrece en los marsupiales particularidades en extremo frapantes que la diferencian profundamente de la estructura homóloga en los mamíferos placentados. En efecto, sabemos que sus brazos, situados uno en el hemisferio derecho y otro en el izquierdo, se reúnen inferiormente constituyendo el grueso de la comisura ventral. A esta fracción neopalial se agregan todavía, como vimos más arriba, las fibras de la raíz olfatoria intermedia.

La gran comisura ventral de los marsupiales, así constituida, no es en absoluto homologable a la comisura blanca anterior de los mamíferos placentados con la cual frecuentemente se compara. Sus elementos neopaliales la colocan, más

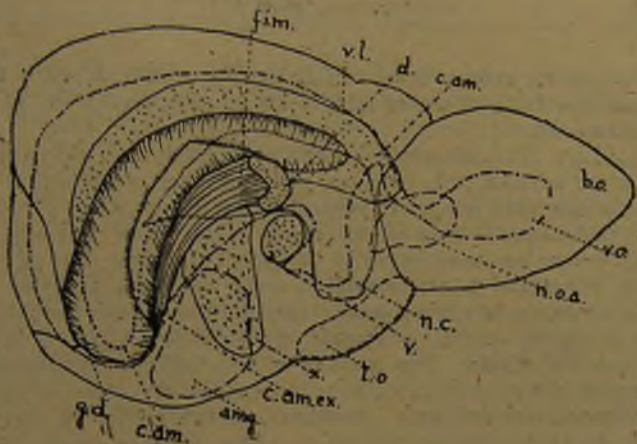


Fig. 6.—Reconstrucción gráfica del cerebro de *Marmosa e. elegans*: amg., núcleo amigdalino — b. o., bulbo olfatorio — c. am., cuerno de Ammón intraventricular — c. am. ex., cuerno de Ammón extraventricular — d., psalterium — fim., fimbria — g. d., circunvolución dentada — n. c., núcleo caudado — n. o. a., núcleo olfatorio anterior — t. o., tubérculo olfatorio — v. l., ventrículo lateral — x., comisura media del tálamo.

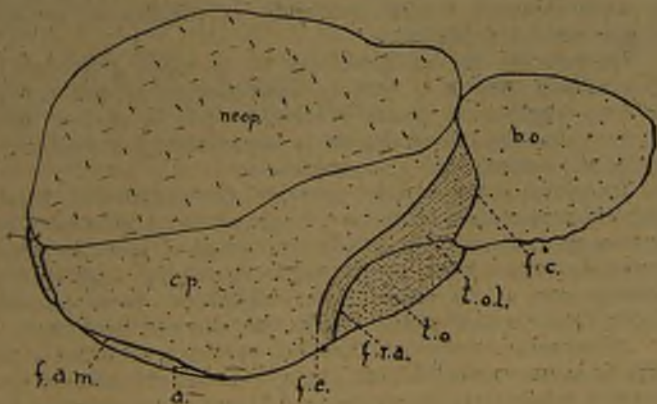


Fig. 7.—Zonas corticales de la cara externa del cerebro de *Marmosa e. elegans*: punteado, arquipalio — rayado, neopalio — a., zona amigdalina — b. o., bulbo olfatorio — c. p., corteza piriforme — f. a. m., fisura amigdalina media — f. c., fisura circular — f. e., fisura endorinal — f. r. a., fisura rinal arqueada — neop., neopalio — t. o., tubérculo olfatorio — t. o. l., tracto olfatorio lateral.

bien, en un mismo nivel con el cuerpo calloso de estos últimos, que falta, como es sabido, en su posición típica, en los marsupiales.

Hoy día conocemos ya una serie escalonada de cerebros que nos ofrecen toda la gama de situaciones morfológicas entre la comisura neopialial ventral de los marsupiales y monotremas y aquella otra dorsal cuyas fibras han buscado un nuevo camino constituyendo al cuerpo calloso. Las formas más sugestivas de este escalafón serán sin duda aquellas que nos ofrecen a la vez un pasaje comisural de fibras neopiales en la región ventral, y además, un segundo, dorsal, a la comisura del fórnix. Por fortuna se han hallado efectivamente géneros que demuestran tal organización, así como nosotros pudimos establecer esta interesante particularidad en el cerebro de un quiróptero chileno, *Lasiurus borealis varius*, y en el octodóntido *Abrocoma bennetti*.

¿Cuál es ahora la razón de que aparece esta nueva comisura el cuerpo calloso en los mamíferos superiores? Es natural que el aumento de las células neopiales hiciese imprescindible el incremento del sistema comisural. ¿Pero por qué no se vertieron estas nuevas fibras por la vía ya establecida de la comisura ventral, lanzando, en cambio, su avalancha por nuevos senderos?

La solución de este problema no ha sido, a mi saber, aun ensayada, pese a la enorme trascendencia de esta incógnita cuya explicación podrá evidenciar, por lo menos, uno de los modos fundamentales de la organización y evolución propios del sistema nervioso central.

Imaginemos un cerebro, anterior por supuesto, totalmente desprovisto de comisura. Llega ahora el momento en que una fuerza, oculta para nosotros, exige el paso de cierto número de axones desde el hemisferio derecho a izquierdo y viceversa, con el fin de establecer un puente entre las dos mitades del órgano correlacionando con ello sus funciones.

¿Cuál será el territorio cerebral que hará de lecho a las fibras de la nueva vía? Se ven desde luego las dificultades que tal tracto encontraría en atravesar el espacio que separa a los hemisferios, espacio que constituye una barrera insalvable al establecimiento de un puente fibroso. En cambio, se hará relativamente fácil el pasaje del cordón a través de todos aquellos puntos en que se halla establecida ya la unión protoplasática de los hemisferios.

La zona cerebral que cumple con este requisito corresponde a una lámina vertical que equivale al extremo anterior

del primitivo tubo nervioso embrionario, cuya evaginación bilateral a este nivel dió nacimiento a los hemisferios cerebrales. Los extremos superior e inferior de esta lámina se continúan hacia las regiones posteriores con el techo y el piso del tubo neural.

Entonces será a través de esta lámina, la lámina terminalis, donde establecerán su sendero las primeras fibras comisurales.

El encéfalo que vamos imaginando, tan primitivo, provisto recién de los comienzos de un sistema comisural, deberá buscarse entre los vertebrados más inferiores, y, efectivamente, lo encontramos en muchos peces. En estos cerebros, todavía del todo dedicados a la función olfativa, será puramente rinal también su única comisura, la comisura blanca anterior.

Con la aparición de nuevos centros rinales especializados de posición superior que constituyen al hipocampo, se establece una segunda vía comisural, el fórnix, entre estas estructuras, que también se aloja en la lámina terminalis, pero se desvía, para acortar camino, en su extremo dorsal.

En los vertebrados superiores, ahora, los monotremas y marsupiales, aparece un nuevo elemento, el neopalio, que igualmente debe relacionarse con su vecino por fibras comisurales. Estas fibras no encuentran dificultad en su pasaje interhemisferio, ya que pueden seguir el antiguo camino, establecido por elementos rinencefálicos en la comisura anterior.

Naturalmente ha ido aumentando de volumen, con este nuevo acúmulo, la comisura mencionada llegando el momento en que los elementos comisurales del neopalio ya no encuentran su cabida en esta comisura encarcelada por los límites de la angosta lámina terminalis; y en esta apremiante situación se produce la irrupción del excedente de fibras, todas neopaliales, a través del nivel superior de la segunda comisura, el fórnix, ya establecida. En esta fase de la evolución nace la tercera comisura telencefálica, el cuerpo calloso.

Hemos visto más arriba que el extremo superior de la lámina terminalis, que alojará de aquí en adelante al cuerpo calloso, se continúa caudalmente con el techo del tubo neural embrionario, y por lo tanto no habrá impedimentos para cualquiera extensión posterior necesaria de la comisura callosa.

Con la aparición de esta magnífica nueva vía se hace superflua la comisura ventral de los marsupiales, cuyas fibras neopaliales podrán agregarse a las del cuerpo calloso en cierne ya establecido que ofrece, fuera de la ventaja de sus po-

sibilidades de expansión, un trayecto más breve a los axones de la corteza de asociación. Y así podemos observar, en la escala ascendente de los mamíferos, la involución progresiva, en beneficio del cuerpo calloso, de la comisura ventral de los marsupiales que entonces vuelve a merecer el nombre de comisura blanca anterior por recordar muy de cerca aquella estructura que encontramos en los vertebrados inferiores constituida únicamente por elementos comisurales del rinencéfalo.

En ciertos casos de aplasia del cuerpo calloso en mamíferos superiores (caso de una mujer, Mingazzini, Lit. 14) reemplaza la comisura blanca anterior, que se hipertrofia entonces extraordinariamente, a esa comisura neopalial, reestableciéndose la organización comisural primitiva de los mamíferos aplacentados.

REGION TALAMICA

La substancia gris de las formaciones de la región talámica se agrupa en nuestra comadreja, en diversos islotes, pero los límites de estos núcleos son tan vagos que me inducen a no describirlos individualmente en esta ocasión por el peligro de llegar a conclusiones inexactas. Sin embargo, podemos anticipar que estos departamentos de substancia gris del tálamo óptico recuerdan más o menos la disposición humana, y así sería posible distinguir un núcleo anterior bien marcado que deslinda caudalmente con otro posterior. Los núcleos externo e interno son mucho más difíciles de demarcar (Láms. 8 y 9).

Al disecar macroscópicamente la totalidad de los pedúnculos encefálicos, cuya región anterior corresponde en su mayor parte a los tálamos ópticos, observaremos que estas estructuras se hallan enmascaradas en su casi totalidad por otras formaciones secundarias. Estas corresponden en primer lugar a las cintillas ópticas que ocultan su región inferior, y luego a los grandes cuerpos geniculados que cubren el resto de su extensión, con excepción de un pequeño triángulo antero-superior ocupado por la glándula epífisis (Fig. 4).

Entre los cuerpos geniculados ahora resalta el anterior por su volumen extraordinario (1). Se halla totalmente recubierto por un albo manto de fibras ópticas. El tubérculo

(1) Al respecto de la nomenclatura de los cuerpos geniculados seguiremos manteniendo aquella fundamentada en nuestro trabajo sobre el encéfalo de los octodóntidos (Lit. 12).

cuadrigémino anterior que lo sobremonta, se continúa casi directamente con él. El cuerpo geniculado posterior más pequeño, gris, sobremontado por el tubérculo cuadrigémino posterior, se halla reunido a este último por un grueso y blanco cordón el brazo conjuntival posterior.

La superficie látero-ventral de todo el tálamo óptico limita con un impresionante muro fibroso, que la encapsula. Esta gruesa pared de fibras, la lámina medular externa, encierra importantes vías de comunicación, aferentes y eferentes de los núcleos talámicos.

En nuestras preparaciones no pueden individualizarse correctamente todos los diversos componentes de esta avalancha de axones, cometido que exigiría la técnica de degeneración artificial. Sin embargo, es posible reconocer algunas de estas vías a través de su topografía.

En la zona interna de la cápsula, que contacta y aún envuelve en parte en las regiones posteriores, al núcleo rojo, caminan las fibras de la vía rubro-talámica (Láms. 8 y 9).

Inmediatamente por fuera de este tracto se disponen en semiluna una serie de vías sensitivas ascendentes, incluidas en la cinta de Reil interna. A ellas se agrega también la vía tálamo-olivar proveniente del fascículo central de la calota.

A la región externa de la lámina medular abocan los elementos de asociación tálamo-corticales, que han alcanzado un manifiesto desarrollo en nuestro marsupial. Todas las fibras de esta corona radiante convergen hacia la cápsula interna en cuyo seno arriban a la corteza cerebral.

Notables son las conexiones del tálamo óptico con el cuerpo estriado. En los cortes frontales inmediatamente prehabenulares se constata una avalancha de fibras que corresponde a esta radiación estrío-talámica, que proviene directamente del núcleo caudado. Las fibras de estos tractos siguen la vía capsular (Lám. 8).

En los cortes del tálamo post-habenular, en cambio, se aprecia la fracción lenticular de esta radiación (Láms. 9 y 10).

El asa lenticular que se origina en el putamen, corresponden a una cintilla aplanada, que sobremonta al pedúnculo cerebral, en cuyo lomo se divide en dos fascículos. Uno se interna en el tálamo, el otro se subdivide en dos ramas que abrazan y encapsulan al núcleo subtalámico o cuerpo de Luys.

Entre las conexiones del tálamo con la región infundíbulo-subóptica resalta el fascículo mamilo-talámico de Vicq-d'Azyr, que toma su origen en el tubérculo mamilar en un tronco común con el fascículo de la calota de Gudden, para



Fig. 9.—Asta de Ammón intraventricular de *Marmota e. elegans*: t. am., cuerno de Ammón — c. a. v., comisura ventral, fracción rinal — c. c., capsula externa — nuc. c., núcleo caudado. — t. o., tubérculo olfactorio.

expansionarse en la región rostral del tálamo óptico correspondiente al núcleo anterior (Fig. 7).

Al lado de esta gruesa vía se evidencian, además, varios delgados fascículos (por lo menos dos) que abocan al tálamo desde la región infundibular. Podríamos sospechar que corresponden al fascículo talámico de Forel y al fascículo del tuber (Fig. 7).

En cuanto a las conexiones del tálamo con el rinencéfalo, podemos individualizar en Marmosa cuatro vías principales (Fig. 7). La tenia talámica muy desarrollada, que reúne, como es sabido, a centros rinales anteriores con los grandes ganglios de la habénula, donde da origen a una comisura interhabenular; el fascículo de Vicq-d'Azyr más arriba mencionado; el grueso fascículo retroflejo de Meynert, de origen habenular que finaliza, cruzado, en el ganglio interpeduncular, notable en Marmosa por hallarse circunscrito por voluminosos vasos sanguíneos; en cuarto lugar señalaremos entre las vías tálamo-rinencefálicas a la tenia semicircular, puente de unión entre el complejo amigdalino y los centros olfatorios anteriores, que contiene algunas fibras talámicas.

En los cortes frontales del tálamo post-habenular se evidencia todavía un fascículo de orientación longitudinal que finaliza en un pequeño núcleo propio. Corresponde a los elementos frontales de la cintilla longitudinal posterior, que toma su origen a esta altura (Lám. 9).

EL "AMBIENTE SUBJETIVO" DE MARMOSA ELEGANS

Generalidades.

Es una verdad ya generalmente reconocida por la biología moderna —gracias, sobre todo, a los importantes trabajos de von Uexküll— que cada especie se desempeña en relación a un ambiente subjetivo propio, distinto del de los demás seres y determinado por la estructuración íntima y específica de su organismo. Se impone, pues, la tarea de penetrar, conocer y comprender estos distintos ambientes.

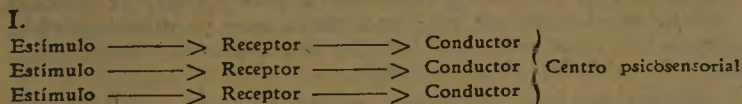
La realización de tales estudios tropieza desgraciadamente con serias dificultades ya que nosotros deberemos sobreponernos a nuestra propia organización cerebral específica, saltar las estrechas barreras de nuestro ambiente subjetivo, de nuestra experiencia profundamente arraigada, para llegar a vislumbrar la representación que otros seres se forman del ambiente "objetivo" en él que todos convivimos.

Para establecer aquellos distintos ambientes tendremos que confiarnos en cierto grado a nuestra capacidad intuitiva; pero al lado de este factor de trabajo excesivamente subjetivo y vago podremos echar mano del experimento animal que indicará la reacción visible ("Behavior") de un ser frente a diferentes estímulos permitiendo conocer, de este modo indirecto, la imagen subjetiva a que el estímulo aplicado da lugar en los individuos observados.

Este método experimental ha dado ya preciosos frutos en el estudio de los ambientes subjetivos; pero cabe preguntar si no hay todavía otro procedimiento que pueda conducirnos a solucionar el problema. Creemos en efecto que tal procedimiento sería la interpretación funcional de las estructuras anatómicas que son los instrumentos con que cada organismo se elabora su mundo ambiental subjetivo. Esta elaboración se inicia, en los seres superiores como los mamíferos, con la captación de los estímulos biológicamente importantes que los órganos receptores eligen entre los innumerables que son emitidos por el ambiente objetivo.

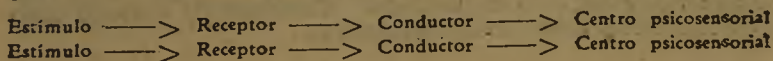
Es ahora de gran importancia para nuestras consideraciones recordar que, según la teoría formulada por Helmholtz, las corrientes nerviosas en las que los órganos sensoriales transforman los estímulos, son cualitativamente iguales en todas las vías nerviosas del organismo, cualquiera que sea el receptor que les haya dado origen, y que, por consiguiente, debe ser en los centros nerviosos anexos en donde se opera el maravilloso fenómeno de la diferenciación cualitativa entre distintas excitaciones, lo cual significa que el organismo podrá individualizar tantas clases de sensaciones como centros sensoriales primarios existan.

Si expresamos estos hechos en forma de un esquema, podemos trazar el siguiente cuadro:



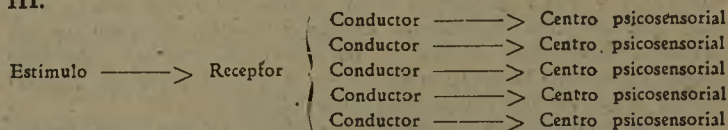
Diversos estímulos captados en distintos receptores producen una misma sensación.

II.



Cada estímulo o grupo de estímulos captado por un receptor propio produce una sensación propia.

III.



Los estímulos captados por un mismo receptor son analizados y recibidos en distintos centros especializados donde provocan sensaciones diversas.

Rol del olfato en *Marmosa elegans*.

Trataremos de entender, sobre la base de lo dicho, el caso particular del mundo subjetivo de nuestra comadreja.

El órgano receptor mayormente desarrollado en esta especie corresponde al aparato sensorial rinal. Las fosas nasales presentan una alta complejidad en su estructura ósea, hallándose las conchas etmoidales y nasales plegadas de modo de ofrecer una de las relativamente más extensas superficies observadas en los mamíferos. Esto significa que la mucosa olfatoria que reviste estos relieves óseos, es también de particular extensión.

Sigue en desarrollo al órgano sensorial olfativo el aparato de la visión que se caracteriza por los ojos muy grandes. Pero debemos tener en cuenta también el régimen de vida, eminentemente nocturno, que sigue nuestra comadreja. Entonces aparecen estos ojos tan grandes todavía insuficientes para captar los apagados estímulos ópticos.

Los hechos expuestos sugieren la idea de que el sentido del olfato es el receptor por excelencia que proporcionará a *Marmosa* las sensaciones que habrán de formar el "antimundo biológico" subjetivo de esta especie.

¿Podrá nuestra comadreja reconocer, en su ambiente subjetivo, la existencia de determinados "objetos" o recibirá ella únicamente estímulos aislados? Este es el problema cuya solución nos permitiría tender un puente, siquiera parcial, por sobre el abismo que separa nuestro propio mundo subjetivo de aquél de estos lejanos parientes. Tratemos de avanzar algo en este terreno sobre bases anatómicas.

La percepción de un objeto se halla supeditada, según Kant —cuya filosofía es en realidad el fundamento de la teoría de los "ambientes subjetivos"— al establecimiento de un esquema espacial.

Ahora, es opinión bastante generalizada que estos esquemas del espacio pueden originarse en el organismo casi exclusivamente a base de estímulos ópticos y táctiles con la intervención de sensaciones de movimiento y equilibrio. Si así fuera en realidad, *Marmosa elegans*, por orientar su vida preferentemente por el olfato, estaría en muy mala situación para constituir esos esquemas. Sin embargo ¿hay realmente el derecho de negar al sentido del olfato toda participación en la percepción del espacio? Citemos, en contra de tal afirmación, la tesis de W. James de que "la cualidad de lo voluminoso está contenida en todas las sensaciones incluso en las olfativas", a lo que aquel autor, con toda razón, agrega que "esa cualidad de extensión constituye la primitiva sensación de espacio".

Pero hay aun más: ¿Acaso no podemos constatar por experiencia que nos es perfectamente posible reconocer también la dirección en el espacio de un estímulo olfatorio cualquiera de suficiente intensidad? Y si luego combinamos la sensación olfatoria producida por un objeto desconocido con la experiencia que nos enseñará la función desempeñada por ese objeto en nuestro mundo subjetivo, podemos llegar a establecer un esquema espacial del objetivo.

La mayor o menor perfección de tal esquema espacial depende únicamente del análisis olfativo que el individuo respectivo sea capaz de efectuar. Ahora, mientras que a nosotros nuestra estructuración cerebral sólo nos permite realizar esta función analítica olfatoria dentro de estrechísimos límites, tenemos todo derecho para suponer que la comadreja, favorecida por una enorme cantidad de centros rinencefálicos individualizados, puede descomponer estímulos olfatorios que para nuestro obtuso sentido son indivisos, en una rica gama de cualidades cuya síntesis en el correspondiente "centro psicosensores" (Landois, Lit. 11), a su vez, dará lugar, en el antimundo biológico de *Marmosa*, a la imagen espacial del objeto respectivo.

Se ha constatado ya en varios mamíferos que estos centros psicosensores olfatorios —junto con los gustatorios— ocupan la circunvolución del hipocampo. Esta circunvolución es, como hemos visto en la parte descriptiva del presente trabajo, de un desarrollo particularmente elevado en *Mar-*

mosa, lo que ahora podemos explicar por la importancia de sus centros psicosensoriales que serán los encargados de construir los objetos del ambiente subjetivo de este marsupial.

El experimento deberá establecer cuáles son estos objetos que la comadreja puede reconocer como tales; pero es lícito suponer desde luego que la construcción anatómica de su encéfalo la capacita para representarse objetos, los que serán formados principalmente a partir de las sensaciones olfatorias.

Los objetos así construídos estarán compuestos, en primer lugar, por notas de índole química y, sólo en grado mucho menor, por notas referentes directamente a la configuración exterior. La importancia del primero de estos dos factores es de indudable transcendencia en un nocturno cazador de insectos cual lo es esta comadreja.

BIBLIOGRAFIA

- 1.—BUYTENDIJK, F. J. J. — Wege zum Verstaendnis der Tiere. Leipzig, 1939.
- 2.—CROSBY, E. C. — The Forebrain of Alligator mississippiensis. Journ. Comp. Neurol., 27, 1917.
- 3.—EDINGER, L. — Bau der nervoesen Zentralorgane. Leipzig, 1907.
- 4.—HERRICK, C. G. — The Brain of *Caenolestes obscurus*. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. 14, 1921.
- 5.—HOLMGREN, N. — Zur Anatomie des Gehirns von *Myxine*. Kungl. Svensk. Vetensk. Hand., Bd. 60. Stockholm, 1919.
- 6.—JAKOB, Chr. — El Pichiciego. Folia Neurobiológica, tomo II. Buenos Aires, 1943.
- 7.—JOHNSTON, J. B. — The Brain of *Acipenser*. Zool. Jahrb., Jena, 1902.
- 8.—JOHNSTON, J. B. — The Morphology of the septum, hippocampus and pallial comisures in Reptiles and Mammals, Journ. Comp. Neurol., 1913.
- 9.—JOHNSTON, J. B. — Further Contributions to the Evolution of the Forebrain. Journ. Comp. Neurol. 35, 1923.
- 10.—KLEINER, G. — Die commissura anterior der weissen Ratte. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1936.
- 11.—LANDOIS-ROSEMANN. — Lehrbuch der Physiologie. Wien, 1938.
- 12.—MANN F., GUILLERMO. — El encéfalo de los octodóntidos. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., tomo XIX. Santiago de Chile, 1941.
- 13.—MEYER, A. — Logik der Morphologie. Berlin, 1926.

- 14.—MINGAZZINI, G. — Osservazioni anatomiche intorno al corpo caloso e ad alcune formazioni che con esso hanno rapporto. *Ricerche Lab. Anat. Roma*. Tomo VI.
- 15.—NICOLAI, J. — Cerebro e inteligencia. Santiago de Chile, 1933.
- 16.—OBENCHAIN, JEANNETTE B. — The Brains of the South American Marsupials *Caenolestes* and *Orolestes*. *Field Mus. of Nat. Hist., Zool. Ser. Vol. XIV*, 1925.
- 17.—ONO, M. y KATO, H. — Beitrag zur Kenntnis von den Kleinhirnkernen des Kaninchens. *Anat. Anz.*, Bd. 86, 1938.
- 18.—RAMON y CAJAL, S. — *Corps strié*. *Bibliogr. Anat.*, Paris, 1894.
- 19.—RAMSTROEM, M. — On Corpora striatas, och Thalami Funktion. *Kungl. Svenska Vetensk. Hand.*, Bd. 49. Stockholm, 1912.
- 20.—SMITH, J. E. — The Connection between the Olfactory Bulb and the Hippocampus. *Anat. Anz.*, Bd. 10, 1894.
- 21.—SMITH, J. E. — The Cerebrum of the Marsupial Mole. *Zool. Anz.*, Bd. 11, 1895.
- 22.—SMITH, J. E. — The Fascia dentata. *Anat. Anz.*, Bd. 12, 1896.
- 23.—TESTUT, L. y LATARGET, A. — *Anatomia humana*. Barcelona, 1929.
- 24.—UEXKÜLL, J. V. — Ideas para una concepción biológica del mundo. Madrid, 1922.
- 25.—UEXKÜLL, J. V. — *Der Organismus und die Umwelt*. En Driesch-Wolterreck: *Das Lebensproblem*. Leipzig, 1931.
- 26.—VERWORN, M. — *Die Mechanik des Geisteslebens*. Leipzig, 1907.
- 27.—WUNDT, W. — *Grundzuege der physiologischen Psychologie*. 6. Aufl., Leipzig, 1908-1911.

EXPLICACION DE LAS LAMINAS

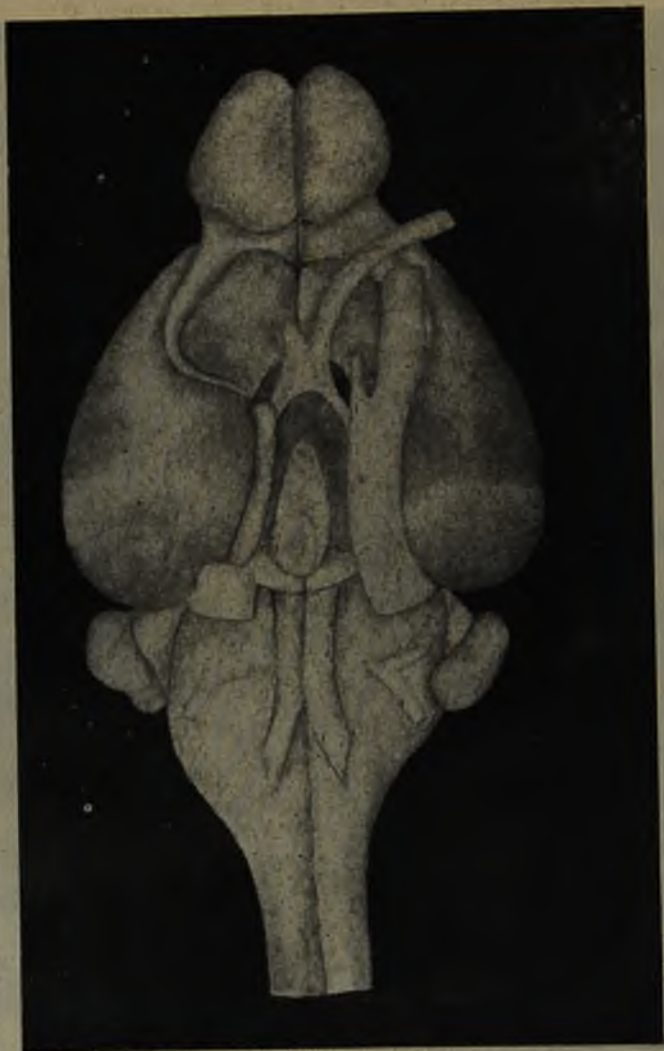
- Lám. 1.—Encéfalo de *Marmosa e. elegans*. Vista dorsal.
- Lám. 2.—Encéfalo de *Marmosa e. elegans*. Vista ventral.
- Lám. 3.—Fig. 1: Bulbo olfatorio de *Marmosa e. elegans*. Corte sagital. (Tinción de fibras). b. o. ac., bulbo olfatorio accesorio — g., glomérulos olfatorios.
Fig. 2: Bulbo olfatorio de *Marmosa e. elegans*. Corte frontal. (Hematoxilina-eosina). g., glomérulos olfatorios.
- Lám. 4.—Pedúnculo olfatorio de *Marmosa e. elegans*. Corte frontal (hematoxilina-eosina): b. o. ac., bulbo olfatorio accesorio — c. a., comisura ventral — c. p. a., corteza piriforme anterior — c. p. l. v., corteza piriforme látero-ventral — g., zona glomerular — neop., neopalio; nuc. o. a. i., núcleo olfatorio anterior interno — nuc. o. a. d., núcleo olfatorio anterior dorsal — t. o., tubérculo olfatorio — tr. o. l., tracto olfativo lateral.
- Lám. 5.—Región septal del cerebro de *Marmosa e. elegans*. Corte frontal (hematoxilina-eosina): al., alveus — c. am., cuerno de Ammon — c. a. r., comisura ventral, fracción rinal — c. d., cuerpo dentado — c. e., cápsula externa — c. i., cápsula interna — cl., claustro — c. p., corteza piriforme — c. r., corona radiada — f. med. t. l., fascículo interno lateral del cerebro anterior — f. p., fibras precomisurales — f. r., fisura rinal — n. 2, nervio óptico — n. po. e., núcleo paraolfatorio externo — n. po. i., núcleo paraolfatorio interno — n. tr. o. i., núcleo del tracto olfativo interno — nuc. c., núcleo caudado — t. o., tubérculo olfatorio — tr. o. l., tracto olfativo lateral.
- Lám. 6.—Suelo del ventrículo lateral de *Marmosa e. elegans*. c. am., cuerno de Ammon — nuc. c., núcleo caudado.
- Lám. 7.—Región comisural del cerebro de *Marmosa e. elegans*. Corte frontal (hematoxilina-eosina): c. a., comisura ventral — c. am., cuerno de Ammon — c. d., cuerpo dentado — c. e., cápsula externa — c. i., cápsula interna — cl., claustro — c. p., corteza piriforme — c. r., corona radiada — f. med. t. l., fascículo interno lateral del cerebro anterior — f. r., fisura rinal — n. 2, nervio óptico — n. po. e., núcleo paraolfatorio externo — nuc. c., núcleo caudado — ps. d., psalterium dorsal — ps. v., psalterium ventral — r. i., receso inferior — tr. o. l., tracto olfativo lateral — v. l., ventrículo lateral.
- Lám. 8.—Fig. 1: Región comisural del cerebro de *Marmosa e. elegans*. Corte frontal (ácido ósmico): a., alveus — c. a., comisura ventral — c. e., cápsula externa — c. f., columna de fornix — f. med. t., fascículo interno del cerebro anterior — ps., psalterium.

Fig. 2: Región comisural de *Marmosa e. elegans*. Preparación por disección: c. a., comisura ventral — c. e., cápsula externa — c. i., cápsula interna — ps., psalterium.

Lám. 9.—Región talámica anterior del cerebro de *Marmosa e. elegans*. Corte frontal (hematoxilina-eosina): al., alveus — c. am., cuerno de Ammón — c. d., cuerpo dentado — c. e., cápsula externa — c. g. l., cuerpo geniculado lateral — c. L., cuerpo de Luiys — c. o., cintilla óptica — fim., fimbria — g. hab., ganglio habenular — l. m. e., lámina medular externa — l. m. i., lámina medular interna — n. a. c., núcleo amigdalino central — n. a. i., núcleo amigdalino interno — n. a. l., núcleo amigdalino lateral — nuc. c., núcleo caudado — nuc. f. l. p., núcleo del fascículo longitudinal posterior — p. c., pedúnculo cerebral — st. t., stria terminal — v. 1., ventrículo lateral.

Lám. 10.—Región talámica media del cerebro de *Marmosa e. elegans*. Corte frontal (hematoxilinaeosina): al., alveus — as. l., asa lenticular — c. am., cuerno de Ammón — c. d., cuerpo dentado — c. e., cápsula externa — c. f., columna del fornix — c. g. l., cuerpo geniculado lateral — c. L., cuerpo de Luiys — c. p., corteza piriforme — c. r., corona radiada — f. h., fisura hipocámpica — fim., fimbria — f. r., fisura rinal — n. a. c., núcleo amigdalino central — n. a. l., núcleo amigdalino lateral — n. tr. o l., núcleo del tracto olfativo lateral — nuc. c., núcleo caudado — p. c., pedúnculo cerebral — pu., putamen — q. o., quiasma óptico — t. t., tenia talámica — v. l., ventrículo lateral — v. 3, tercer ventrículo.





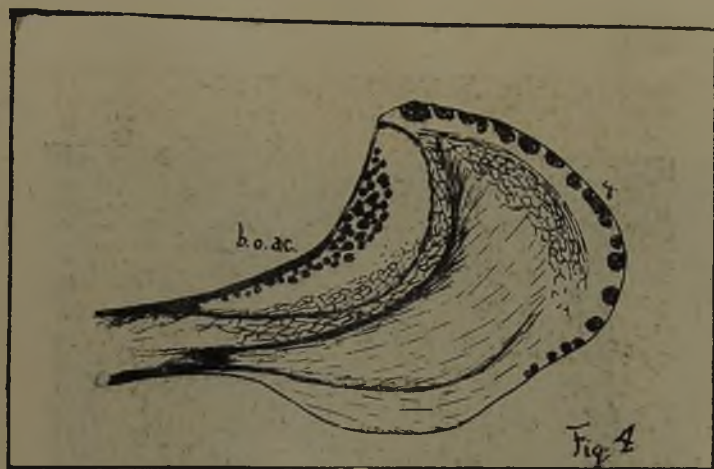


FIG. 1.



FIG. 2.



