

El tálamo: aspectos neurofuncionales

M.V. Perea-Bartolomé, V. Ladera-Fernández

NEUROFUNCTIONAL ASPECTS OF THE THALAMUS

Summary. Aim. To carry out a revision of the principal neurofunctional aspects of the thalamus. Development. Following the anatomical location of this cerebral structure in the diencephalon, we'll analyze the macroscopic characteristics of the thalamus establishing its anatomical limits. We'll study the main thalamic nuclei, taking into account different criteria: evolution, anatomical and functional, cytoarchitectonic, and connective fibers as well as the principal projections which reach and leave the thalamus, allowing an adequate information processing. The last part of this paper is dedicated to study of the aspects related with the participation of the thalamus in the basic psychofunctional processes and superior processes. Conclusions. The thalamus, in addition to its implication along with the cerebral cortex in the analysis and integration of sensitive and motor functions, is implied in superior functions like the attention, language, memory and executive function. The pulvinar nucleus, the lateral nuclear group and the anterior nuclear group take part in the language, fundamentally. In the mnemonic processes, the scientific studies show that the midline nuclei, mediodorsal thalamic nuclei and intralaminar nuclei of the thalamus are implied in this superior function. Lesions of the thalamus can cause alterations in the executive functions, attention, initiative and temporal organization of the conduct. The mediodorsal nuclei, the intralaminar nuclei and the midline nuclei has been shown to have a critical role in executive function. [REV NEUROL 2004; 38: 687-93]

Key words. Attention. Executive function. Language. Memory. Thalamic nuclei. Thalamus.

ASPECTOS ANATOMOFISIOLÓGICOS

El tálamo ocupa aproximadamente el 80% de la región diencefálica medial. El término 'tálamo' deriva de la palabra griega *thalamos*, que significa 'cámara interna' o 'lecho nupcial'. Galeno (130-200 d. C.) dio este nombre a las 'cámaras' ubicadas en la base del cerebro. Embriológicamente, deriva de la vesícula diencefálica, procedente a su vez de la vesícula prosencefálica: tras formarse los dos telencéfalos, se delimita una zona central que dará lugar al futuro diencefalo.

El tálamo tiene forma ovalada; es una estructura par y más o menos simétrica con relación a la línea media. En el ser humano, cada tálamo mide cerca de 3 cm de largo (anteroposterior) y 1,5 cm de ancho en su punto más amplio [1]. Está atravesado por una banda de fibras mielínicas, la lámina medular interna, que corre a lo largo de la extensión rostrocaudal del mismo, adopta una distribución especial en el polo anterior en forma de Y, y divide al tálamo en grandes bloques anatomofuncionales. Esta lámina contiene fibras intratalámicas que conectan los diferentes núcleos del tálamo entre sí. Otra banda medulada, la lámina medular externa, forma el límite lateral del tálamo, medial a la cápsula interna.

En el tálamo existen dos tipos de neuronas desde un punto de vista funcional:

- Neuronas principales o de proyección (transmiten información fuera del tálamo), que representan cerca del 75% de la población neuronal total.
- Interneuronas locales o de circuitos locales, que pueden recibir información de las mismas fuentes que las neuronas principales, pero sólo entran en contacto con células talámicas que participan en la misma etapa de procesamiento. Constituyen alrededor del 25%.

Las neuronas principales envían sus axones a la corteza cere-

bral, donde liberan un neurotransmisor excitatorio (glutamato, generalmente) para activar las neuronas corticales. El glutamato y el aspartato son neurotransmisores excitatorios y están presentes en las terminaciones corticotalámicas y cerebelosas y en las neuronas de proyección talamocortical. Una excepción lo constituyen las aferencias subcorticales de los núcleos grises de la base, que son gabérgicas, inhibitorias.

Las neuronas de los circuitos locales liberan ácido γ -aminobutírico (GABA) en las células de proyección para inhibirlas. Este neurotransmisor inhibitorio se localiza en las terminaciones que provienen del globo pálido, en las neuronas de los circuitos locales y en las de proyección del núcleo reticular y el cuerpo geniculado lateral. Son proyecciones gabérgicas las principales proyecciones del segmento palidial medial hacia el ventral anterior (parvocelular) y el ventral lateral (*pars oralis*) y las proyecciones de la parte reticular de la sustancia negra al núcleo ventral anterior (magnocelular) y dorsomedial (paralaminar). Estas aferencias desempeñan un papel fundamental en la función motora [2]. Las neuronas gabérgicas se han identificado en todas las láminas del cuerpo geniculado lateral y son más abundantes en las láminas 1 y 2 (magnocelulares).

Las aferencias procedentes de las regiones subcorticales y de la corteza cerebral que se dirigen hasta los núcleos talámicos excitan (despolarizan) a las neuronas de proyección y las interneuronas locales de dichos núcleos. A su vez, las neuronas de los circuitos locales inhiben (hiperpolarizan) a las neuronas de proyección y el neurotransmisor que se utiliza es el GABA. Así, las aferencias hacia el tálamo influyen sobre las neuronas de proyección (talamocorticales) a través de dos vías: una excitatoria directa y una inhibitoria indirecta, por medio de las neuronas de los circuitos locales. Las neuronas de los circuitos locales modulan la actividad de las neuronas de proyección, que envían sus axones a los destinos extratalámicos. Además, las células de proyección envían una rama colateral a las neuronas del núcleo reticular talámico, que contienen el neurotransmisor inhibitorio GABA y actúan como neuronas de los circuitos locales. Las células del núcleo reticular talámico envían ramas axónicas a las neuronas de proyección y de los circuitos locales, por lo que ambas se inhiben. La corteza cerebral, que recibió proyecciones aferentes excitatorias de las células talámicas de proyección,

Recibido: 31.05.03. Aceptado: 15.12.03.

Departamento de Psicología Básica, Psicobiología y Metodología. Facultad de Psicología. Universidad de Salamanca. Salamanca, España.

Correspondencia: Dra. M.^a Victoria Perea Bartolomé. Facultad de Psicología. Avda. de la Merced, 109-131. E-37005 Salamanca. E-mail: vperea@usal.es

© 2004, REVISTA DE NEUROLOGÍA

envía axones excitatorios de regreso a todos los tipos celulares talámicos, por lo que las aferencias corticales activan tanto a las neuronas de proyección como a las inhibitorias de los circuitos locales y del núcleo reticular.

De esta forma, el tálamo no sólo es un simple relevo de información entre los centros aferentes y la corteza, sino que es el encargado del procesamiento de la información, e influye por tanto sobre las funciones corticales [3].

Grupos nucleares talámicos

El tálamo contiene una organización nuclear muy rica. Se han identificado hasta 50 núcleos talámicos [4], varios de los cuales son subdivisiones microscópicas. La nomenclatura de los núcleos talámicos es muy compleja, y en algunos casos se desconocen sus conexiones y el significado funcional de los más pequeños [2]. Se han propuesto varias clasificaciones de los diferentes núcleos que integran el tálamo basadas en una perspectiva evolutiva [5], características compartidas de conectividad de fibras y funciones [6], criterios citoarquitectónicos [7,8] y criterios anatomofuncionales de los diferentes núcleos talámicos (Tabla).

Conexiones talamocorticales y corticotalámicas

La organización en el seno de la corteza cerebral de las proyecciones talamocorticales y corticotalámicas y las propiedades neurofisiológicas de las fibras que ascienden o descienden hacia o desde la corteza cerebral son la base de las complejas relaciones entre los diferentes núcleos talámicos y la corteza cerebral [9].

Fue Lorente de Nó [10] quien describió las aferencias talamocorticales como fibras talamocorticales específicas y fibras talamocorticales inespecíficas. Las primeras tienen su origen en los núcleos específicos del tálamo, forman sinapsis en la capa IV de la corteza y son portadoras de información de la sensibilidad general y especial (excepto la olfativa). Las segundas son fibras ascendentes con colaterales fundamentalmente a las capas I, II y VI. Estas vías inespecíficas están relacionadas con las vías talamocorticales difusas, procedentes de los núcleos de la línea media e intralaminares hacia el córtex cerebral [11,12] y relacionados con los mecanismos de *arousal* (vigilancia). Hemos de señalar también que existen proyecciones recíprocas de todos los núcleos de relevo y de algunos núcleos de asociación que van desde el tálamo a la corteza y desde la corteza al tálamo, a través de la cápsula interna, denominadas 'radiaciones talámicas'. A pesar de que estas radiaciones establecen conexiones prácticamente con todas las partes de la corteza, la riqueza de las conexiones varía entre diferentes áreas corticales. Las más abundantes se dirigen hacia la circunvolución precentral y poscentral, el área calcarina de circunvolución de Heschl, la región parietal posterior y las partes adyacentes del lóbulo temporal [2].

Para finalizar este apartado dedicado a los aspectos anatomofisiológicos del tálamo, hemos de señalar que esta estructura cerebral está irrigada, fundamentalmente, por finas ramas de la arteria cerebral posterior (ACP), junto con ramas de la arteria carótida interna y de la arteria comunicante posterior. Las arterias talamoperforantes (arterias posteromediales o paramedianas), que se originan en las partes mediales de la ACP y en la parte terminal de la arteria basilar, irrigan la región medial del tálamo (territorio talámico medial), concretamente los núcleos intralaminares (núcleo centromediano y parafascicular), dorsomedial (parte dorsal), ventral lateral, ventral anterior, ventroposterolateral y ventroposteromedial [13,14]. Las ramas talamogeniculadas (arterias posterolaterales) de la ACP irrigan la mitad caudal del tálamo

Tabla. Clasificación de los núcleos talámicos.

Criterios de clasificación	Principales núcleos talámicos
Perspectiva evolutiva [5]	<i>Arquitálamo</i> : núcleos de la línea media, intralaminares y reticulares <i>Paleotálamo</i> : cuerpos geniculados, núcleos ventrales posteriores, de relevo cerebeloso y anteriores <i>Neotálamo</i> : núcleos mediales, laterodorsal, lateral posterior y ventral anterior
Conexiones [6]	<i>Modalidad específica</i> : núcleos ventroposterolateral, ventroposteromedial, cuerpos geniculados, ventral lateral, ventral anterior, anterior y dorsolateral <i>Multimodales asociativos</i> : núcleo dorsomedial y complejo pulvinar-lateral posterior <i>Inespecíficos y reticulares</i> : núcleos intralaminares, de la línea media y reticulares
Función que desempeñan [6]	<i>Motores</i> : núcleos ventral anterior y ventral lateral) <i>Sensitivos</i> : núcleos ventroposterolateral y ventroposteromedial y cuerpos geniculados <i>Asociativos</i> : núcleo dorso medial y complejo pulvinar-lateral posterior <i>Inespecíficos y reticulares</i> : núcleos intralaminares, de la línea media y reticulares
Citoarquitectura [7,8]	<i>Grupo nuclear lateral</i> : complejo ventroposterior, núcleos ventral lateral, ventral anterior y ventral medial <i>Grupo nuclear medial</i> : núcleos intralaminares y núcleo dorsomedial <i>Grupo nuclear posterior</i> : complejo posterior, núcleos lateral posterior, pulvinar y geniculados <i>Grupo nuclear anterior</i> : núcleos anteroventral, anteromedial, anterodorsal y lateral dorsal <i>Núcleos reticulares</i>
Anatomofuncional	<i>Grupo nuclear anterior</i> : núcleos anteroventral, anterodorsal y anteromedial <i>Núcleo dorsomedial</i> <i>Grupo nuclear lateral</i> : núcleos dorsolateral, lateral posterior, ventral anterior, ventral lateral, ventroposterolateral y ventroposteromedial <i>Grupo nuclear posterior</i> : pulvinar, cuerpos geniculados <i>Núcleos de la línea media</i> : paratenial, paraventricular, <i>reuniens</i> , romboide <i>Núcleos intralaminares</i> : centromediano, parafascicular, paracentral, central lateral y central medial <i>Núcleos reticulares</i>

(territorio talámico posterolateral), que incluyen los siguientes núcleos: ventroposterolateral, ventroposteromedial, cuerpos geniculados (lateral y medial), pulvinar, dorsomedial, lateral posterior y reticulares. La arteria comunicante posterior irriga el territorio talámico anterolateral a través de la rama tuberotalámica (polar, óptica): ventral anterior, ventral lateral, dorsomedial y anteroventral. La arteria carótida interna irriga el territorio talámico lateral a través de su arteria coroidea anterior: el cuerpo geniculado lateral, ventroposterolateral, pulvinar y reticulares. El territorio talámico posterior está irrigado por la arteria coroidea posterior; aporta los nutrientes necesarios al cuerpo geniculado lateral, pulvinar, dorsolateral, dorsomedial y anteroventral.

El drenaje venoso cerebral depende de dos sistemas, el superficial y el profundo. El primero drena la corteza cerebral y la sustancia blanca subcortical, y en el segundo drenan el plexo coroideo, las regiones periventriculares, el diencéfalo y los nú-

cleos grises de la base. Las venas cerebrales profundas de interés son la vena cerebral interna, la vena basal (de Rosenthal) y la gran vena cerebral de Galeno. Las venas cerebrales internas reciben las venas coroideas superiores (drenaje del plexo coroido lateral), las del techo del ventrículo lateral (sustancia blanca profunda de los lóbulos frontal anterior y parietal posterior), las del asta posterior del ventrículo lateral (sustancia blanca de los lóbulos occipital y temporal posterior y fórnix) y las talámicas. Éstas drenan en la vena cerebral interna a través de pequeñas venas talamoestriadas, que son las encargadas del drenaje del tálamo.

ASPECTOS FUNCIONALES

Incidencia del tálamo en los procesos psicofuncionales básicos: sensitivomotor

El tálamo, junto con la corteza cerebral, desempeña un papel importante en el análisis e integración de las funciones sensitivas. Toda la información sensorial, excepto la olfativa (esta información se transmite directamente a la corteza temporal medial) se dirige al tálamo, donde hace escala y se proyecta a las correspondientes áreas corticales específicas.

El cuerpo geniculado medial está relacionado con la vía auditiva. La entrada es bilateral, aunque predominan las aferencias del oído opuesto. Las aferencias de este núcleo se dirigen hacia las áreas auditivas 41 y 42 (áreas auditivas primaria y secundaria) y hacia el complejo talámico asociativo dorsopulvinar, de donde salen eferencias hacia las áreas de la corteza cerebral 21 (área inferotemporal visual, circunvolución temporal, relacionada con la visión de la forma) y 22 (corteza auditiva superior, área de Wernicke).

El tálamo está implicado también en los mecanismos de la visión. Las aferencias procedentes de la retina terminan en el cuerpo geniculado lateral. Las eferencias se dirigen hacia la corteza visual (área 17) y hacia el complejo asociativo dorso-pulvinar, para proyectarse hacia las áreas 18 (corteza visual primaria), 19 (visual secundaria), 1b (somatosensorial primaria), 39 (asociativa parietotemporoccipital) y 37 (asociativa parietotemporoccipital) de la corteza cerebral.

El tálamo forma parte del sistema somatosensitivo y colabora en la percepción de estímulos mecánicos, térmicos y dolorosos. El núcleo ventral posterior recibe los tractos ascendentes largos que conducen las modalidades sensoriales, incluso del gusto, de la mitad contralateral del cuerpo y la cara. Este núcleo envía eferencias al pulvinar y al núcleo lateral posterior, y éstos, a su vez, envían eferencias a la corteza parietal y zonas relacionadas con el reconocimiento somatostésico.

Gracias a las proyecciones del ventral posterior hacia las áreas 5 (corteza sensorial somestésica terciaria, área asociativa parietal posterior), 7 (áreas asociativa parietal posterior, relacionada con la percepción visuomotora) y área 40 (asociativa parietotemporoccipital) es posible llevar a cabo funciones como el reconocimiento de los objetos por el tacto (esterognosia) y del propio cuerpo (somatognosia).

El núcleo ventroposterolateral actúa como relevo para la información somática del cuerpo y las extremidades, ya que dirige sus proyecciones hacia la corteza somestésica primaria en la circunvolución poscentral (área 3, 1, 2) en la que se analiza la información sensitiva cutánea, muscular, tendinosa, articular y visceral; de esta manera, son posibles las percepciones objetivas como la forma, el tamaño, la textura, la temperatura y el peso.

El núcleo ventroposteromedial sirve de centro de relevo sensitivotalámico de la cabeza y la cara. Las eferencias de este núcleo se dirigen a través de la cápsula interna hasta la corteza somestésica primaria del lóbulo parietal.

A través de las proyecciones de esta zona talámica hacia zonas frontales (áreas 4, 8, 6, 44 y 45), el tálamo está involucrado en la sensopercepción de los movimientos.

El tálamo está implicado también en los mecanismos del dolor. Los principales núcleos de destino de los axones ascendentes para el dolor y la temperatura se encuentran en el núcleo ventral posterior. El ventroposteromedial y el ventroposterolateral reciben la mayor parte de estas aferencias. El ventroposteromedial recibe información nociceptiva desde la cara, y el ventroposterolateral, del resto del cuerpo. La disposición similar de los estímulos mecanosensitivos y nocivos es la responsable de los mecanismos discriminadores del dolor [15].

Los núcleos talámicos intralaminares, en cuanto al dolor se refiere, participan en la evocación de la respuesta desencadenada por un estímulo nocivo a través de las proyecciones que llegan a estos núcleos desde la formación reticular.

Algunas modalidades sensitivas se perciben en el tálamo, hecho que se pone de manifiesto cuando existen lesiones o abla-ciones de la corteza cerebral. En estos casos, tras la lesión se pierde toda la sensibilidad contralateral a la lesión, y se recupera el dolor, la temperatura y la sensibilidad epicrítica (burda). En la clínica está bien descrito este cuadro, conocido como síndrome talámico. En estos casos, el umbral de estimulación que producen estas sensaciones es elevado y las modalidades sensoriales son exageradas y displacenteras; además, se suelen acompañar de una marcada respuesta afectiva, normalmente atribuible a la indemnidad del núcleo dorsomedial (frecuente en las lesiones vasculares).

Las lesiones vasculares que afectan al territorio talámico posterolateral (núcleos ventroposterolateral, ventroposteromedial, cuerpo geniculado medial, pulvinar y centromediano) pueden dar lugar a una pérdida sensorial contralateral, parestesias y dolor talámico. Ha sido bien descrito el síndrome de Dejerine y Roussy, caracterizado por un dolor intenso, persistente y paroxístico, a menudo intolerable, que se suele presentar en el momento de la lesión o después de un período de hemiparesia transitoria, hemiataxia y pérdida sensitiva hemicorporal.

La participación del tálamo en el control motor queda reflejada por las aferencias procedentes de los núcleos grises de la base, el cerebelo y la corteza motora que llegan a él y las eferencias que de él parten hacia la corteza motora y premotora. En el sistema motor intervienen fundamentalmente los siguientes núcleos: ventral anterior y lateral, intralaminares y reticulares; podemos destacar dos grandes sistemas: palidal y cerebeloso. La separación entre ambos circuitos se debe a que las aferencias son distintas y también sus eferencias hacia las áreas corticales a las que proyectan. Las alteraciones en las proyecciones del ventral lateral pueden dar lugar a trastornos motores (discinesias). Las lesiones en este núcleo disminuyen los movimientos anormales cerebelosos y de los núcleos grises de la base [6].

Las lesiones en el núcleo ventral intermedio (Vim), los núcleos ventrales caudales, el centromediano, los núcleos sensoriales y pulvinar pueden causar una gran variedad de alteraciones del movimiento, entre ellas distonías, temblor, balismo y corea [16-18]. Las lesiones vasculares que afectan a los núcleos ventral anterior, lateral, dorsomedial y núcleo anterior pueden causar hemiparesia contralateral y trastornos de los campos visuales.

Existen evidencias de que los núcleos intralaminares también están implicados en el control de los movimientos. Estos núcleos reciben aferencias principalmente de la formación reticular, del pálido, el putamen, los núcleos subtalámicos y las áreas corticales 6 y 4. Las conexiones que estos núcleos mantienen con el putamen y el caudado contribuyen al control motor subcortical.

El núcleo centromediano recibe aferencias del pálido, la sustancia negra (zona reticular), la zona incierta, los núcleos profundos del cerebelo, el córtex motor primario y los núcleos reticulares [19,20]. Envía amplias proyecciones glutamatérgicas excitatorias al putamen y proyecciones difusas al borde dorsolateral del núcleo caudado y los núcleos subtalámicos [21,22]. Los núcleos reticulares talámicos terminan de manera difusa en la corteza cerebral y permiten la activación necesaria para el correcto funcionamiento del sistema motor.

Existen trabajos que señalan cierta implicación de los núcleos de la línea media con el sistema motor. Lee y Marsden [17] señalan que las lesiones causantes de las distonías talámicas no hay que situarlas en los núcleos ventrales anterior y lateral, sino en zonas más posteriores o en los núcleos de la línea media.

Podemos describir una semiología motora que caracterizaría a las lesiones talámicas:

- Alteraciones del sistema motor voluntario: descoordinación cerebelosa contralateral, sincinesias homolaterales de imitación y contracturas.
- Alteraciones del sistema motor involuntario.
- Perturbaciones globales del movimiento: mano talámica, caracterizada por movimientos incesantes de los dedos, tanto en el plano horizontal como en el vertical.
- Alteraciones de la marcha [23].

Incidencia del tálamo en los procesos psicofuncionales superiores: atención, emoción, lenguaje, memoria y función ejecutiva

El tálamo regula las funciones de la corteza asociativa y es importante en funciones como el lenguaje, el habla y las funciones cognitivas, mediadas por la corteza [24].

Existen tres regiones importantes de la corteza asociativa –parietotemporooccipital, prefrontal y límbica– hacia las cuales proyectan diferentes núcleos talámicos. Así, la corteza parietotemporooccipital (áreas 39 y 40) está relacionada con las funciones perceptivas, la visión y la lectura y recibe información del pulvinar.

La corteza asociativa prefrontal es importante para la planificación de la conducta y los movimientos, la cognición, el aprendizaje, la memoria y el pensamiento. El núcleo dorsomedial proyecta sus fibras hacia esta zona cortical. Un estudio reciente que se realizó en monos, a los cuales se les hizo una ablación del núcleo dorsomedial, región magnocelular, ha puesto de manifiesto que las lesiones en esta zona talámica causan trastornos de la memoria debidos principalmente a la interrupción de la función entre este núcleo y el córtex prefrontal [25].

La corteza límbica, relacionada con el aprendizaje, la memoria y la emoción, recibe fundamentalmente aferencias del núcleo anterior talámico.

Tálamo y ámbito atencional

La participación del tálamo y de la formación reticular en la regulación del nivel de *arousal* se puso de manifiesto ya en la primera mitad del siglo XX con los trabajos pioneros que reali-

zaron Morison y Dempsey [26], Jasper [27], y Moruzzi y Magoun [28].

Los núcleos intralaminares están relacionados con la excitabilidad general de la corteza cerebral, al transmitir información procedente de la formación reticular mesencefálica a múltiples áreas corticales y al cuerpo estriado, y desempeñan un papel importante en el control del sueño y la vigilia. La estimulación eléctrica de estos núcleos provoca una activación generalizada de la corteza cerebral (*recruiting response*), que forma parte del sustrato anatómico del sistema reticular activador ascendente y, por tanto, de los mecanismos del sueño y la vigilia.

Los núcleos de la línea media parecen ser el lugar por el que el tálamo, junto con la formación reticular, controla las señales que acceden a la corteza cerebral. Los trabajos realizados en este campo indican que el tálamo regula el grado de *arousal* cortical a través de las conexiones talamocorticales que se originan en los núcleos dorsomedial, intralaminares y de la línea media, y a través de las interacciones intratalámicas con los núcleos reticulares [19,29].

Los estudios llevados a cabo en diversas especies animales han proporcionado evidencias de que los núcleos reticulares están relacionados con el ciclo de sueño y vigilia [19,29]. Se ha comprobado que las neuronas gabérgicas de los núcleos reticulares controlan la actividad de las neuronas talamocorticales, y así modulan la actividad cortical [29,30].

En estudios realizados en seres humanos con técnicas de neuroimagen funcional se ha observado que existen variaciones en el flujo sanguíneo talámico en función del grado de conciencia [31,32]. Kinomura et al [33] han demostrado cambios en el flujo sanguíneo de los núcleos intralaminares del tálamo y la formación reticular en función del nivel de *arousal* de sujeto.

En una investigación llevada a cabo por Fiset et al [34], donde se manipulaba el grado de conciencia de los sujetos utilizando propofol –fármaco con propiedades anestésicas que disminuye el flujo sanguíneo cerebral, lo cual se acompaña de una reducción del requerimiento metabólico cerebral de oxígeno y de la disminución de la presión intracraneal–, encontraron una relación negativa entre el flujo sanguíneo talámico (con PET) y la concentración de propofol que se utilizó. Los efectos de este anestésico son más pronunciados en la zona medial talámica, el giro cingulado, el giro orbitofrontal y el giro angular. Parece ser que las variaciones que se observaron en el tálamo (especialmente en la zona medial) están significativamente relacionadas con la actividad de la formación reticular. Estos autores sugieren que el sistema reticulotalámico desempeña un papel fundamental en la modulación de la conciencia.

En la clínica se ha observado que las lesiones vasculares en los núcleos intralaminares y dorsomediales pueden causar mutismo acinético y síndrome de Kleine-Levin (síndrome de hipersomnia y bulimia). Este síndrome se caracteriza por períodos recurrentes de excesiva somnolencia, hiperfagia, hipersexualidad y alteraciones de la memoria reciente.

Diferentes aspectos de la atención pueden ser atribuibles al córtex prefrontal y al núcleo dorsomedial [35]. Los infartos talámicos pueden causar negligencia y déficit atencionales del espacio extrapersonal contralateral a la lesión [36-38].

Tálamo y emoción

Los principales núcleos implicados son el ventral anterior, el dorsomedial y el grupo nuclear anterior. El ventral anterior recibe aferencias desde el cuerpo mamilar y proyecta fibras hacia el

cíngulo. El núcleo dorsomedial recibe desde el hipotálamo y la amígdala y envía sus fibras hacia el lóbulo prefrontal. El dorsomedial, con sus proyecciones hasta la corteza prefrontal y las estructuras límbicas, participa en la integración de la información visceral con el afecto, las emociones y el pensamiento. El grupo anterior media información visual y emocional. La estimulación eléctrica y la ablación de este núcleo inducen cambios en la tensión arterial y los impulsos motivacionales.

Tálamo y lenguaje

Penfield y Roberts, en 1959 [39], fueron los primeros en destacar que el tálamo, con sus extensas proyecciones corticales, está relacionado con funciones lingüísticas.

En el lenguaje intervienen, fundamentalmente, el pulvinar, el grupo nuclear lateral (fundamentalmente el ventroposterolateral y el ventroposteromedial) y el grupo nuclear anterior. Existen conexiones recíprocas entre el pulvinar y la corteza cerebral importantes para el lenguaje y el pensamiento simbólico (hacia la encrucijada funcional parietotemporoccipital). El ventroposterolateral y ventroposteromedial participan en el lenguaje gracias a las relaciones que mantienen con áreas somestésicas y a la integración específica que en ellos se produce.

Existen evidencias electrofisiológicas de la participación del tálamo en los aspectos motores del lenguaje. Mateer [40] encontró un incremento en la duración de la respuesta verbal después de estimular el tálamo izquierdo, dando como resultado una mala pronunciación de las palabras y cambios articulatorios. Posteriormente, Bhatnagar y Andy [41] observaron espasmos motores articulatorios tras la estimulación del núcleo centromediano izquierdo.

Johnson y Ojemann [42] señalan que la zona ventrolateral del tálamo izquierdo (especialmente la parte central) participa en la integración de los mecanismos motores del habla, entre ellos la respiración, ya que tras la estimulación de esta zona talámica se observa una inhibición de la respiración, un enlentecimiento del habla y la presencia de perseveraciones.

El pulvinar no está sólo intercalado entre las vías óptica y acústica, sino que proyecta a zonas corticales importantes para el lenguaje y el pensamiento simbólico (encrucijada parietotemporoccipital). Las lesiones en el núcleo anterior o en el pulvinar pueden causar anomia, parafasias semánticas y errores sintácticos [43].

Ojemann [44] encontró que, tras la estimulación de la zona anterior (parte más lateral) del tálamo, aparecen repeticiones de palabras que previamente se han denominado correctamente. Si la estimulación se realizaba en la parte central de la zona ventrolateral, aparecían perseveraciones. La estimulación de la parte posterior de la zona ventrolateral y pulvinar anterior daba lugar a la aparición de omisiones y errores en la denominación de objetos.

Tálamo y memoria

Parece ser que son los núcleos talámicos anteriores, los de la línea media, los dorsomediales y los núcleos talámicos intralaminares los implicados en los procesos de la memoria, aunque no existen evidencias concluyentes que indiquen cuál de estas estructuras es crucial para el buen funcionamiento de la memoria anterógrada [45].

Weiskrantz [46] señala que los déficit de memoria que suelen aparecer en los pacientes con lesiones talámicas son similares a los que se observan tras lesiones en el lóbulo temporal

medial: déficit en la codificación de nueva información que dan como resultado una alteración en la memoria anterógrada, mientras que la memoria permanece intacta a corto plazo.

Existen evidencias de alteraciones de la memoria tras lesiones talámicas específicas, en especial en el núcleo dorsomedial [47], el anterior [48, 49] y los núcleos intralaminares [50].

Parece ser que el núcleo anterior está relacionado con el proceso de consolidación de la información –permite la formación de trazos mnésicos– y con la memoria de trabajo [51].

Recientemente, Celerier et al [52] han demostrado en ratones que las lesiones en el núcleo anterior causan alteraciones en la ejecución de tareas de memoria. Según dichos autores, este grupo nuclear está relacionado con el mantenimiento de la información en el tiempo, independientemente de la naturaleza de la información, y con los procesos asociativos de la información unimodal y polimodal.

Los núcleos anteriores del tálamo están implicados en los procesos de organización temporal de la memoria [53]. Los núcleos intralaminares permiten la salida de trazos mnésicos ya memorizados, es decir, el proceso de activación.

En los procesos de organización temporal de los recuerdos recientes y antiguos interviene el núcleo dorsomedial. Las lesiones en estos núcleos pueden dar lugar a una desorganización temporal del recuerdo que afectaría no sólo a la información nueva, sino también a la antigua. Pueden aparecer fabulaciones, como las que se describen en el síndrome de Korsakoff. Victor et al [54] consideran en el 100% de los pacientes con síndrome de Korsakoff el núcleo dorsomedial está afectado, junto con los cuerpos mamilares. El déficit es más grave si están implicados el núcleo dorsomedial del tálamo y los núcleos de la línea media [55]. Además, en el síndrome de Korsakoff [56] se ha encontrado relación entre la amnesia anterógrada y el grado de atrofia en los núcleos de la línea media, sin que se evidenciara ninguna relación con la atrofia en los cuerpos mamilares, el hipocampo o el giro parahipocampal.

Gaffan y Parker [25], en un estudio realizado con monos, han encontrado que la parte magnocelular del núcleo dorsomedial desempeña un papel importante en la memoria. Una lesión en dicha zona da lugar a una alteración en esta función cognitiva atribuible a la desconexión con el córtex prefrontal. Sin embargo, y a pesar de estos resultados, todavía existe controversia sobre si las lesiones en el dorsomedial pueden causar déficit de memoria. En una extensa revisión que realizaron van der Werf et al [57], sobre los déficit neuropsicológicos que pueden aparecer tras los infartos talámicos, señalan que no existen evidencias suficientes para poder establecer la relación del dorsomedial con los problemas de memoria que se producen después de lesiones diencefálicas. Concluyen que los déficit de memoria que pueden aparecer y que son compatibles con un 'síndrome amnésico' dependen de la integridad del tracto mamilotalámico.

La participación del tálamo en el procesamiento de la memoria se ha puesto también de manifiesto a través de estudios electrofisiológicos. Ojemann [44] encontró que la estimulación ventrolateral talámica afecta a la memoria verbal a corto plazo. La estimulación de esta zona durante la presentación del material que posteriormente será evocado reduce el número de errores. La estimulación del pulvinar izquierdo altera el procesamiento memorístico verbal, mientras que la estimulación del pulvinar derecho altera el procesamiento memorístico no verbal [42].

Tálamo y función ejecutiva

Las lesiones en el tálamo también pueden causar alteraciones en las funciones ejecutivas, atención, iniciativa, inhibición y organización temporal de la conducta, funciones que se relacionan con el córtex prefrontal. Se ha propuesto que entre los núcleos talámicos implicados en la función ejecutiva se encuentran el dorsomedial, los intralaminares y los núcleos de la línea media. Algunos pacientes muestran un deterioro en el funcionamiento ejecutivo después de infartos selectivos del dorsomedial [48, 58]. Mennemeier et al [59] han señalado que los pacientes con lesiones talámicas pueden presentar dificultad para utilizar estrategias de memoria, más que padecer un defecto de codificación de la información. Se ha propuesto que una interrupción

entre el núcleo dorsomedial y el córtex prefrontal puede ser la responsable de la aparición de estos déficit. Sin embargo, existen datos que ponen de manifiesto la aparición de un deterioro similar en la función ejecutiva después de infartos talámicos que no implican al núcleo dorsomedial. Se ha descrito que las lesiones en los núcleos intralaminares y las partes adyacentes de los núcleos de la línea media pueden causar déficit en la función ejecutiva [48,59].

Van der Werf et al [57] señalan que las lesiones que implican a un único núcleo talámico no son suficientes por sí mismas para que aparezca deterioro en la función ejecutiva; es necesaria la afectación de dos o más núcleos (dorsomedial, intralaminares y de la línea media).

BIBLIOGRAFÍA

- Sherman SM, Guillery RW. Exploring the thalamus. San Diego: Academic Press; 2001.
- Carpenter MB. Neuroanatomía. Fundamentos. Buenos Aires: Médica Panamericana; 1994.
- Ralston HJ. Tálamo. In Wong-Riley MMT, ed. Secretos de las Neurociencias. Mexico: McGraw-Hill; 2001. p. 275-81.
- Amaral DG. Organización funcional de la percepción y el movimiento. In Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principios de Neurociencia. Madrid: McGraw-Hill Interamericana; 2001. p. 337-48.
- Elliot HC. Textbook of Neuroanatomy. Philadelphia: Lippincott; 1969.
- Afifi AK, Bergman RA. Neuroanatomía funcional. Texto y atlas. México: McGraw-Hill Interamericana; 1999.
- Morel A, Magnin M, Jeanmonod D. Multiarchitectonic and stereotactic atlas of the human thalamus. J Comp Neurol 1997; 387: 588-630.
- Hirai T, Jones EG. A new parcellation of the human thalamus on the basis of histochemical staining. Brain Res Rev 1989; 14: 1-34.
- Steriade M, Deschenes M. The thalamus as a neuronal oscillator. Brain Res Rev 1984; 8: 1-63.
- Lorente de Nó R. Cerebral cortex: architecture, intracortical connections, motor projections. In Fulton J, ed. Physiology of the nervous system. Oxford: Oxford University Press; 1938. p. 291-325.
- Macchi, G. The intralaminar system revisited. In Minciaccia D, Molinari M, Macchi MG, Jones EG, eds. Thalamic networks for relay and modulation. Oxford: Pergamon Press; 1993. p. 175-84.
- Jones EG. Viewpoint: the core and matrix of thalamic organization. Neuroscience 1998; 85: 331-45.
- Stephens RB, Stilwell DL. Arteries and veins of the human brain. Springfield IL: Charles C. Thomas; 1969.
- Tatu L, Moulin TH, Bogousslavsky J, Duvernoy H. Arterial territories of the human brain. Neurology 1998; 50: 1699-708.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Katz LC, LaMantia AS, McNamara JO. Invitación a la Neurociencia. Madrid: Médica Panamericana; 2001.
- Ghika J, Bogousslavsky J, Maeder P, Regli F. The 'Jerky dystonic unsteady hand': a delayed motor syndrome in posterior thalamic infarctions. J Neurol 1994; 241: 537-42.
- Lee MS, Marsden CD. Movement disorders following lesions of the thalamus or subthalamic region. Mov Disord 1994; 9: 493-507.
- Lee MS, Kim YD, Yang JW, Lyoo CH, Oh SH, Kim HS. Clinical and anatomical factors associated with thalamic dyskinesias. J Neurol Sci 2001; 182: 137-42.
- Steriade M, Parent T, Hada A. Thalamic projections of nucleus reticularis thalami of cat: a study using retrograde transport of horseradish peroxidase and fluorescent tracers. J Comp Neurol 1984; 229: 531-47.
- Royce GJ, Bromley S, Gracco C. Subcortical projections on the centromedian and parafascicular thalamic nuclei in the cat. J Comp Neurol 1991; 306: 129-55.
- Parent A. Extrinsic connections of the basal ganglia. Trends Neurosci 1990; 13: 254-8.
- Groenewegen HJ, Berendse HW. The specificity of the 'nonspecific' midline and intralaminar thalamic nuclei. Trends Neurosci 1994; 17: 52-7.
- Perea MV. Fundamentos de Neuropsicología. Psicobiología del movimiento. Salamanca: Universidad de Salamanca; 1989.
- Bhatnagar SC, Andy OJ. Neurociencia para el estudio de las alteraciones de la comunicación. Barcelona: Masson-Williams & Wilkins; 1997.
- Gaffan D, Parker A. Mediodorsal thalamic function in scene memory in rhesus monkeys. Brain 2000; 123: 816-27.
- Morison RS, Dempsey EW. A study of thalamocortical relations. Am J Physiol 1942; 135: 281-92.
- Jasper HH. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular system. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 1949; 1: 405-19.
- Moruzzi G, Magoun HW. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 1949; 1: 455-73.
- Steriade M, McCormick DA, Sejnowski TJ. Thalamic oscillations in the sleeping and aroused brain. Science 1993; 262: 679-85.
- Destexhe A, Contreras D, Sejnowski TJ, Steriade M. A model of spindle rhythmicity in the isolated thalamic reticular nucleus. J Neurophysiol 1994; 72: 803-18.
- Hofle N, Paus T, Rutens D, Fiset P, Gotman J, Evans AC, et al. Covariation of regional cerebral blood flow with delta and spindle activity during slow wave sleep in humans. J Neurosci 1997; 17: 4800-8.
- Paus T, Zatorre RJ, Hofle N, Caramanos Z, Gotman J, Pridies M, et al. Time-related changes in neural systems underlying attention and arousal during the performance of an auditory vigilance test. J Cogn Neurosci 1997; 9: 392-408.
- Kinomura S, Larsson J, Gulyás B, Roland PE. Activation by attention of the human reticular formation and thalamic intralaminar nuclei. Science 1996; 271: 512-4.
- Fiset P, Paus T, Daloz TH, Plourde G, Meurte P, Bonhomme V, et al. Brain mechanisms of propofol-induced loss of consciousness in human: a positron emission tomographic study. J Neurosci 1999; 19: 5506-13.
- Chudasama Y, Muir JL. Visual attention in the rat: a role for the prefrontal cortex and thalamic nuclei? Behav Neurosci 2001; 115: 417-28.
- Watson RT, Heilman KM. Thalamic neglect. Neurology 1979; 29: 690-4.
- Graff-Radford NR, Damasio H, Yamada T, Eslinger PJ, Damasio AR. Nonhemorrhagic thalamic infarction. Brain 1985; 108: 485-516.
- Barrett AM, Schwartz RL, Crucian GP, Kim M, Heilman, KM. Attentional grasp in far extrapersonal space after thalamic infarction. Neuropsychologia 2000; 38: 778-84.
- Penfield W, Roberts L. Speech and brain mechanisms. Princeton: Princeton University Press; 1959.
- Mateer C. Asymmetric effects of thalamic stimulation on rate of speech. Neuropsychologia 1978; 16: 497-9.
- Bhatnagar SC, Andy OJ. Alleviation of acquired stuttering with human centromedian thalamic stimulation. J Neurol Neurosurg Psychiatry 1989; 52: 1182-4.
- Johnson MD, Ojemann GA. The role of the human thalamus in language and memory: Evidence from electrophysiological studies. Brain Cogn 2000; 42: 218-30.
- Crosson B. Subcortical functions in language and memory. New York: Guilford Press; 1992.
- Ojemann GA. Asymmetric function of the thalamus in man. Ann N Y Acad Sci U S A 1977; 299: 380-96.
- Bentivoglio M, Aggleton JP, Mishkin M. The thalamus and memory formation. In Steriade M, Jones EG, McCormick DA, eds. Thalamus. Experimental and clinical aspects. Oxford: Elsevier Science; 1997. p. 689-720.
- Weinberger NM, McGaugh JL, Lynch G. Memory systems of the human brain: animal and human cognitive processes. New York: Guilford Press; 1985.
- Guberman A, Stuss DT. The syndrome of bilateral paramedian thalamic infarction. Neurology 1983; 33: 540-6.
- Graff-Radford NR, Tranel D, Van Hoesse GW, Brandt JP. Diencephalic amnesia. Brain 1990; 113: 1-25.

49. Parkin AJ, Rees JE, Hunkin NM, Rose PE. Impairment of memory following discrete thalamic infarction. *Neuropsychologia* 1994; 32: 39-51.
50. Calabrese P, Haupts M, Markowitsch H, Gehlen W. Case Report: The cognitive-mnesic performance profile of a patient with bilateral asymmetrical thalamic infarction. *Int J Neurosci* 1993; 71: 101-6.
51. Peru A, Fabbro F. Thalamic amnesia following venous infarction: evidence from a single case study. *Brain Cogn* 1997; 33: 278-94.
52. Celerier A, Ognard R, Decorte L, Beracochea D. Deficits of spatial and non-spatial memory and of auditory fear conditioning following anterior thalamic lesions in mice: comparison with chronic alcohol consumption. *Eur J Neurosci* 2000; 12: 2575-84.
53. Tranel D, Damasio AR. Neurobiological foundations of human memory. In Baddeley AD, Wilson BA, Watts FN, eds. *Handbook of memory disorders*. Chichester: Wiley; 1995. p. 27-47.
54. Victor M, Adams RD, Collins GH. The Wernicke-Korsakoff syndrome and related neurologic disorders due to alcoholism and malnutrition. Philadelphia: Davis; 1989.
55. Zola-Morgan S, Squire LR. Neuroanatomy of memory. *Annu Rev Neurosci* 1993; 16: 547-63.
56. Visser PJ, Krabbendam L, Verhey FR, Hofman PA, Verhoeven WM, Tuinier S, et al. Brain correlates of memory dysfunction in alcoholic Korsakoff's syndrome. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1999; 67: 774-8.
57. Van der Werf YD, Witter MP, Uylings HB, Jolles J. Neuropsychology of infarctions in the thalamus: a review. *Neuropsychologia* 2000; 38: 613-27.
58. Stuss DT, Guberman A, Nelson R, Larochelle S. The neuropsychology of paramedian thalamic infarction. *Brain Cogn* 1988; 8: 348-78.
59. Menneker M, Fennell E, Valenstein E, Heilman KM. Contributions of the left intralaminar and medial thalamic nuclei to memory. Comparisons and report of a case. *Arch Neurol* 1992; 49: 1050-8.

EL TÁLAMO: ASPECTOS NEUROFUNCIONALES

Resumen. Objetivo. Realizar una revisión de los principales aspectos neurofuncionales del tálamo. Desarrollo. Tras localizar anatómicamente esta estructura cerebral dentro del diencefalo, analizaremos las características macroscópicas del tálamo estableciendo sus límites anatómicos. Estudiaremos los principales núcleos talámicos, teniendo en cuenta diferentes criterios: evolutivos, anatomofuncionales, citoarquitectónicos y de conectividad de las fibras, así como las principales proyecciones que llegan hasta el tálamo y parten de él, que permiten un adecuado procesamiento de la información. La última parte de este trabajo está dedicada al estudio de los aspectos relacionados con la participación del tálamo en los procesos psicofuncionales básicos y en los procesos superiores. Conclusiones. El tálamo, además de su implicación junto con la corteza cerebral en el análisis e integración de las funciones sensitivas y motoras, está implicado en funciones superiores, como la atención, el lenguaje, la memoria y la función ejecutiva. En el lenguaje intervienen fundamentalmente el núcleo pulvinar y los grupos nucleares lateral y anterior. En el procesamiento de la memoria, los datos científicos ponen de manifiesto que son los núcleos de la línea media, los dorsomediales y los intralaminares los implicados en esta función superior. Las lesiones en el tálamo pueden causar alteraciones en las funciones ejecutivas, atención, iniciativa y organización temporal de la conducta. Entre los núcleos implicados en la función ejecutiva se encuentran el núcleo dorsomedial, los núcleos intralaminares y los de la línea media. [REV NEUROL 2004; 38: 687-93]

Palabras clave. Atención. Función ejecutiva. Lenguaje. Memoria. Núcleos talámicos. Tálamo.

O TÁLAMO: ASPECTOS NEUROFUNCIONAIS

Resumo. Objetivo. Realizar uma revisão dos principais aspectos neurofuncionais do tálamo. Desenvolvimento. Após localizar anatomicamente esta estrutura cerebral dentro do diencefalo, analisaremos as características macroscópicas do tálamo estabelecendo os seus limites anatómicos. Estudaremos os principais núcleos talâmicos, tendo em conta diferentes critérios: evolutivos, anatomofuncionais, citoarquitectónicos e de conectividade de fibras, assim como as principais projecções que chegam até ao tálamo e partem do mesmo, permitindo um adequado processamento da informação. A última parte deste trabalho é dedicada ao estudo dos aspectos relacionados com a participação do tálamo nos processos psicofuncionais básicos e processos superiores. Conclusões. O tálamo, além do seu envolvimento junto do córtex cerebral na análise e integração de funções sensitivas e motoras, está envolvido em funções superiores, como a atenção, a linguagem, a memória e a função executiva. Na linguagem intervêm fundamentalmente o pulvinar e os grupos nucleares lateral e anterior. No processamento mnésico, os dados científicos evidenciam que são os núcleos da linha média, núcleos mediodorsais e núcleos intralaminares os envolvidos nesta função superior. Lesões do tálamo podem causar alterações das funções executivas, atenção, iniciativa e organização temporal do comportamento. Entre os núcleos envolvidos na função executiva, encontram-se o núcleo mediodorsal, os núcleos intra-laminares e os da linha média. [REV NEUROL 2004; 38: 687-93]

Palavras chave. Atenção. Função executiva. Linguagem. Memória. Núcleos talâmicos. Tálamo.