

Sistematización morfo-funcional del complejo motor facial del perro. Análisis de las neuronas de origen de los ramos periféricos del nervio facial, identificadas por transporte axónico retrógrado de peroxidasa.

Alberto Prats Galino

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

UNIVERSIDAD DE BARCELONA

FACULTAD DE MEDICINA

' SISTEMATIZACION MORFO-FUNCIONAL DEL COMPLEJO MOTOR
FACIAL DEL PERRO. ANALISIS DE LAS NEURONAS DE ORIGEN
DE LOS RAMOS PERIFERICOS DEL NERVIO FACIAL, IDENTI-
FICADAS POR TRANSPORTE AXONICO RETROGRADO DE PERO-
XIDASA' .

Tesis Doctoral presentada para
aspirar al Grado de Doctor

Alberto PRATS GALINO

Barcelona, 1987

II. - ESTUDIO
CITOARQUITECTONICO,
CITOLOGICO Y
RECONSTRUCTIVO
DEL NUCLEO FACIAL.

IIA. - ESTUDIO CITOARQUITECTONICO Y CITOLOGICO
DEL NUCLEO MOTOR FACIAL

IIA. 1. - SUBDIVISIONES MORFOLOGICAS

En cortes transversales efectuados en los niveles medios del núcleo facial y teñidos por el método de Nissl, se reconocen tres regiones principales: una región lateral, una región intermedia y una región medial. Dentro de estas regiones es posible delimitar un total de seis áreas o subdivisiones citoarquitectónicas que corresponden a los seis subnúcleos que constituyen el núcleo facial (Fig. 7).

La región lateral comprende los subnúcleos ventrolateral (VL) y dorsolateral (DL), la región intermedia, el subnúcleo intermedio (I) y la región medial los subnúcleos ventromedial (VM), intermedio-medial (IM) y dorsomedial (DM) (Fig. 7. 2).

La delimitación entre las diferentes áreas citoarquitectónicas se establece en base a la existencia de zonas con un predominio de sustancia blanca y poca celularidad que constituyen, en algunas partes del núcleo, verdaderos tabiques fibrosos de separa-

ción. La posición relativa que ocupan los distintos elementos celulares en el interior del núcleo facial, sus características citológicas, así como su patrón de agregación, también se utilizan como criterios morfológicos en la demarcación de los subnúcleos.

Las subdivisiones del núcleo motor facial se extienden por distancias variables en dirección rostral y caudal, formando seis columnas celulares longitudinales delimitadas por un número idéntico de surcos que deprimen la superficie del núcleo (Fig. 7). El surco ventral es, junto con los surcos dorsales, el más profundo, y separa el subnúcleo ventromedial del subnúcleo ventrolateral. El surco lateral se interpone entre los dos subnúcleos que comprende la región lateral. Los surcos dorsolateral y dorsomedial delimitan al subnúcleo intermedio de los subnúcleos dorsolateral y dorsomedial respectivamente. Cuando los surcos ventral y dorsolateral son suficientemente profundos, aíslan por completo la región lateral del resto de la masa nuclear. Los subnúcleos dorsomedial e intermedio-medial están separados por un pequeño surco medial-posterior. El sexto surco o hendidura medial-anterior, habitualmente de escaso relieve, establece el límite interno entre el subnúcleo intermedio-medial y el subnúcleo ventromedial.

IIA. 2. - TOPOGRAFIA Y CARACTERISTICAS CITOLOGICAS
DE LAS SUBDIVISIONES

- SUBNUCLEO VENTROLATERAL

El subnúcleo ventrolateral se localiza en la vecindad de la superficie troncoencefálica. Posee una sección circular u oval cuyo eje mayor puede coincidir con el eje de orientación de la región lateral, es decir, oblicuo de dentro a fuera y de delante hacia atrás, o adoptar una inclinación medio-lateral.

Limita por dentro con el subnúcleo ventromedial, estando éstos separados por el surco ventral. Dicho surco suele estar interrumpido por puentes celulares que unen ambas masas ventrales. Este mismo surco separa, a veces de manera incompleta, el subnúcleo ventrolateral del subnúcleo intermedio. Su borde dorsolateral presenta frecuentes fusiones con el subnúcleo dorsolateral (Fig. 7).

Las neuronas del subnúcleo ventrolateral son de mediano tamaño, de morfología multipolar o triangular, con núcleo redondo, nucleolo de posición central, abundante citoplasma cromófilo y grandes grumos de Nissl (Fig. 8).

- SUBNUCLEO DORSOLATERAL

Presenta forma circular u oval en secciones transversales y conserva el mismo eje de orientación que la región lateral. En general es más alargado que el subnúcleo ventrolateral, aunque tiene un tamaño menor.

Por su borde ventromedial se relaciona con la columna ventrolateral, e internamente lo hace con el subnúcleo intermedio, a través del surco dorsolateral (Fig. 7).

Está constituido por células de mediano tamaño con características similares a la neuronas del subnúcleo ventrolateral. Son células multipolares, triangulares y fusiformes, con núcleo redondo, nucleolo central y citoplasma rico en sustancia de Nissl (Fig. 9).

- SUBNUCLEO INTERMEDIO

Al igual que los subnúcleos descritos muestra, en cortes transversales, un perímetro circular u oval, con un eje mayor paralelo al eje principal de la región lateral (Fig. 7).

Debido a las fusiones que presenta con el subnúcleo intermedio-medial y con el borde ventrolateral del subnúcleo dorsomedial es difícil precisar su límite ventromedial. También se relaciona, por fuera, con los subnúcleos latera-

les. Con frecuencia persiste una comunicación entre la masa intermedia y el subnúcleo ventrolateral. Igualmente pueden observarse células dispuestas en una estrecha banda que se dirige desde el borde dorsal del subnúcleo intermedio hasta el borde dorsal del subnúcleo dorsolateral.

Las células del subnúcleo intermedio responden al morfotipo motor (Fig. 10.1). Son neuronas multipolares de mediano y gran tamaño, de aspecto globuloso y citoplasma con grandes grumos de Nissl. Su nucleolo suele estar asociado a uno o varios cuerpos accesorios, partículas esféricas de tamaño muy reducido, en contacto o muy próximas al perfil nucleolar, que presentan propiedades tintoriales semejantes a las de éste (Fig. 10.2). Los cuerpos accesorios se encuentran comúnmente en las células de los subnúcleos intermedio y dorsomedial, pero se les puede observar en todas las divisiones del núcleo facial.

- SUBNÚCLEO VENTROMEDIAL

El subnúcleo ventromedial es la división de menor tamaño. Su sección es, por lo general, aplana en sentido ventro-dorsal y por consiguiente su diámetro mayor se orienta en el eje horizontal.

Sólo mantiene relaciones con el borde ventral del subnúcleo intermedio-medial, y ocasionalmente se une al subnúcleo ventrolateral por puen-

tes celulares (Fig. 7).

Posee neuronas de mediano tamaño y morfología multipolar, triangular y fusiforme, semejantes en muchos aspectos a las células de la región lateral. A diferencia de éstas suelen presentar una orientación espacial particular que coincide con la dirección del eje del subnúcleo. Su citoplasma contiene abundante sustancia de Nissl, fuertemente cromófila.

- SUBNÚCLEO INTERMEDIO-MEDIAL

En los niveles caudales del núcleo facial las células del subnúcleo intermedio-medial se agrupan en una masa única que va diferenciándose, a medida que progresa en dirección craneal, en dos porciones: una porción lateral, ubicada en la profundidad del núcleo, y una porción medial, totalmente superficial.

La porción lateral del subnúcleo intermedio-medial se sitúa por detrás del subnúcleo ventromedial, por dentro y delante del subnúcleo intermedio, y por delante del subnúcleo dorsomedial (Fig. 7).

Sus neuronas son de tamaño medio y presentan importantes semejanzas morfológicas con las células de la región lateral (Fig. 12.1). Son de morfología poligonal y no muestran una orientación espacial preferente. Cabe señalar, en ciertos niveles del núcleo, la existencia de una

delgada lámina celular que parte en dirección dorsal desde el límite posterior de esta porción, interponiéndose entre los subnúcleos intermedio y dorsomedial. Muchos de sus elementos celulares son fusiformes y se orientan según el eje ántero-posterior (Fig. 7).

La porción medial del subnúcleo intermedio-medial constituye el vértice más interno del núcleo facial (Fig. 7). Mantiene estrechas relaciones dorsales con el límite ventral del subnúcleo dorsomedial, estando ambas estructuras separadas, en la superficie, por el surco medial-posterior. Por el contrario, sus relaciones con el subnúcleo ventromedial son inconstantes, y dependen del grado de extensión medial que abarque la porción lateral del subnúcleo intermedio-medial.

Esta porción está constituida por células medianas y grandes, de morfología típicamente motora, multipolar, triangular o fusiforme (Fig. 12.2), dispuestas en su mayoría según un eje oblicuo de dirección ventro-lateral a dorso-medial. En esta misma porción del subnúcleo intermedio-medial se observan algunas neuronas muy grandes, comparables a las células de mayor tamaño del subnúcleo intermedio, y cuyos diámetros máximos pueden superar las 70 μm .

- SUBNUCLEO DORSOMEDIAL

Presenta habitualmente un contorno circular u oval mal definido.

Por su cara ventral se relaciona con el borde dorsal del subnúcleo intermedio-medial y por fuera con el subnúcleo intermedio, existiendo frecuentes puntos de fusión entre las tres masas celulares (Fig. 7). Alcanza un desarrollo máximo en los niveles medios y medio-caudales del núcleo motor facial, siendo en ellos la columna de mayor sección transversal.

Sus células presentan escasa afinidad por las anilinas, en relación a la intensa cromofilia que muestran otras regiones del núcleo, lo que le proporciona una apariencia poco compacta. - Consta de neuronas de mediano y pequeño tamaño, polimorfas, aunque con predominio de formas redondas y ovals (Fig. 13.1). Su citoplasma contiene una granulación bastante fina y en el núcleo se observan frecuentemente cuerpos nucleolares accesorios. La distribución que presentan los dos tipos celulares descritos no es homogénea en el interior de este subnúcleo, comprobándose la existencia de algunas áreas que sólo contienen elementos celulares pequeños, preferentemente en las porciones centrales y laterales del subnúcleo (Fig. 13.2).

IIA.3. - DIFERENCIAS TOPOGRAFICAS CAUDO-CRANEALES

El estudio detallado de las preparaciones histológicas seriadas de la región bulbo-protuberencial nos ha permitido observar que las características morfológicas, disposición y dimensiones de las seis columnas celulares longitudinales que constituyen el núcleo motor del nervio facial experimentan importantes variaciones regionales dependiendo del nivel caudo-rostral examinado. Presentamos las observaciones correspondientes al estudio de los cuatro niveles más representativos.

- NIVELES CAUDALES

El polo caudal del núcleo facial está representado específicamente por los subnúcleos laterales, mostrando el subnúcleo dorsolateral un mayor grado de desarrollo. Así mismo, empiezan a observarse las primeras células del subnúcleo intermedio (Fig. 14.1). Dorsales a éstas se encuentra el núcleo retrofacial, un acúmulo celular bien definido que corresponde a la porción oral del núcleo ambiguo. Sus células son multipolares, tienen una distribución concéntrica y presentan una acusada semejanza morfológica con las motoneuronas faciales. Ocasionalmente se observa una estrecha relación de vecindad entre las células más ventrales de esta formación y las células del borde dorsal del subnúcleo intermedio y del borde dorsomedial del subnúcleo dorsolateral.

En estos mismos niveles se comprueba la aparición

progresiva del subnúcleo intermedio-medial, existiendo paralelamente una disminución del tamaño del núcleo retrofacial y un distanciamiento de éste - respecto al núcleo facial (Fig. 14.2).

- NIVELES MEDIO-CAUDALES

En los niveles medio-caudales del núcleo ha desaparecido por completo el núcleo retrofacial, estando ya presentes las seis subdivisiones citoarquitectónicas (Fig. 15.1). Las neuronas de la masa lateral tienden a agruparse en dos subnúcleos individualizados, siendo los subnúcleos ventromedial y dorsomedial poco voluminosos. El subnúcleo intermedio-medial empieza a diferenciarse en una porción lateral, que permanece en contacto con el subnúcleo intermedio, y una porción medial, que forma un vértice convexo en la pared interna del núcleo facial.

Avanzando en sentido craneal, el desarrollo de los subnúcleos ventrolateral y dorsolateral es muy evidente, perdiéndose en algunos puntos el surco que establece el límite entre ambos (Fig. 15.2). Las divisiones ventromedial, intermedio-medial y dorsomedial también muestran un mayor grado de diferenciación, siendo máximo en el caso del subnúcleo dorsomedial. Las células del subnúcleo intermedio raramente rebasan el límite posterior del núcleo facial, límite que viene establecido por una línea hipotética trazada entre los bordes dorsales de los subnúcleos dorsolateral y dorsomedial.

- NIVELES MEDIO-CRANEALES

De los cuatro niveles caudo-craneales analizados, en los niveles medio-craneales el núcleo motor facial ofrece sus máximas dimensiones, habiéndose determinado un área de $1.54 \text{ mm}^2 (\pm 0.18 \text{ mm}^2)$, un perímetro de $6.35 \text{ mm} (\pm 0.21 \text{ mm})$, un diámetro máximo de $2.13 \text{ mm} (\pm 0.16 \text{ mm})$ y un diámetro mínimo de $1.11 \text{ mm} (\pm 0.05 \text{ mm})$, en comparación con unos valores de $1.35 \text{ mm}^2 (\pm 0.17 \text{ mm}^2)$ de área, $5.90 \text{ mm} (\pm 0.45 \text{ mm})$ de perímetro, $1.89 \text{ mm} (\pm 0.17 \text{ mm})$ de diámetro máximo y $1.11 \text{ mm} (\pm 0.07 \text{ mm})$ de diámetro mínimo, obtenidos en los niveles medio-caudales del núcleo (ver la Tabla del apartado IA.3).

Dada la profundidad que presentan los seis surcos o tabiques fibrosos que deprimen el contorno nuclear, pueden distinguirse fácilmente todas las subdivisiones citoarquitectónicas (Fig. 16.1). El gran desarrollo que adquiere el subnúcleo intermedio-medial se traduce tanto en su porción lateral, que llega a cubrir en su totalidad el borde dorsal del subnúcleo ventromedial, como en su porción interna, la cual constituye una zona muy sobresaliente en la región medial del núcleo (Fig. 16.1).

En las regiones más altas de los niveles medio-craneales se inicia una reducción progresiva del volumen de las masas ventrales, que afecta en mayor medida al subnúcleo ventromedial. Estas modificaciones parecen estar asociadas a un aumento de tamaño del cuerpo trapezoides (Fig. 16.2).

- NIVELES CRANEALES

El creciente desarrollo que adquieren las fibras - del cuerpo trapezoides y el complejo olivar superior, se acompaña de la desaparición prácticamente completa de los subnúcleos ventromedial y ventrolateral. También existe un mayor distanciamiento entre el límite ventral del núcleo facial y la superficie troncoencefálica. El resto de subdivisiones permanece sin cambios apreciables (Fig. 17. 1).

En el exámen de las regiones más orales del núcleo facial se observa la regresión paulatina del subnúcleo intermedio-medial, conservándose tan sólo algunas células pertenecientes a los subnúcleos dorsolateral, intermedio y dorsomedial. Este proceso regresivo evoluciona en sentido ventro-dorsal y afecta de forma primaria al subnúcleo dorsolateral, y secundariamente a las otras dos subdivisiones (Fig. 17. 2). Las columnas celulares intermedia y dorsomedial constituyen propiamente el polo craneal del núcleo, y suelen desaparecer simultáneamente en el mismo plano frontal.

IIB. - RECONSTRUCCION TRIDIMENSIONAL

Las Figuras 18 a 23 muestran un modelo tridimensional del núcleo motor facial representado en seis - proyecciones diferentes. Con la finalidad de comprender las relaciones espaciales que mantienen las columnas celulares que constituyen este núcleo, se presentan, para cada una de las proyecciones, dos tipos de reconstrucción: una reconstrucción completa de la superficie nuclear, y una reconstrucción parcial, que puede ser de la parte caudal del núcleo, en las proyecciones craneales, o de su mitad craneal, en el caso de proyecciones caudales.

Todas las proyecciones resultan de la aplicación de dos rotaciones sucesivas. Estas vienen expresadas en grados y se efectúan alrededor de los ejes de un sistema de coordenadas cuyo origen se localiza en el centro de gravedad del modelo. La primera rotación es de 20° respecto al eje x, y es común para todas las representaciones. Dicho ángulo corresponde a la inclinación que presenta el plano transversal del modelo respecto al plano horizontal del sistema de referencia. La segunda rotación condiciona la forma en que aparece proyectado definitivamente el modelo tridimensional, y se efectúa alrededor del eje y. Se considera rotación nula, o ángulo de 0° , a la que proporciona una visión frontal del modelo, es decir, a aquella transformación geométrica en la cual los planos sagitales (y-z) del modelo y del sistema de referencia son paralelos. También se adopta la convención de referir los giros en sentido antihorario.

Por el hecho de haber aplicado previamente una ligera rotación positiva alrededor del eje horizontal, los giros del modelo efectuados sobre el eje vertical que están comprendidos entre 270° y 90° , proporcionan una visión craneal del mismo. Contrariamente, los ángulos de rotación superiores a 90° e inferiores a 270° ofrecen visiones caudales. De las seis reconstrucciones del núcleo facial seleccionadas, las Figuras 18, 19 y 23 corresponden a visiones ventrales y craneales, con unos ángulos de rotación de 0° , 45° y 315° , respectivamente. Las Figuras 20, 21 y 22 ofrecen diversas visiones dorsales y caudales del núcleo, y se han obtenido por rotaciones alrededor del eje y de 135° , 180° y 225° , respectivamente.

El modelo tridimensional del núcleo motor facial ha sido reconstruido a partir de la digitalización de 25 cortes histológicos seriados, con un intervalo de $90 \mu\text{m}$ entre secciones adyacentes. En cada sección transversal se han seleccionado una serie de puntos equidistantes del perímetro del núcleo, separados por una distancia media de $60 \mu\text{m}$, totalizando una cifra superior a 1800 puntos. Se ha trabajado originalmente con un modelo generado por una malla poligonal que contenía más de 3600 elementos triangulares.

- PROYECCION CRANEO-VENTRAL

En la primera reconstrucción del núcleo facial - (Figs. 18.1 y 18.2), que representa una proyección

craneal y ventral, se observa el relieve de cuatro de sus columnas celulares longitudinales: los subnúcleos dorsolateral, ventrolateral, ventromedial e intermedio-medial. Los subnúcleos ventrales están separados por el profundo surco ventral, que aparece muy bien definido en las partes caudales del núcleo, desdibujándose en niveles progresivamente más orales a consecuencia de la desaparición de las masas que lo delimitan. En la profundidad de este surco se encuentra la pared anterior del subnúcleo intermedio. Así mismo, se aprecia el trayecto vertical del surco lateral, que separa al subnúcleo ventrolateral del dorsolateral, y la breve incisura medial-anterior, interpuesta entre los subnúcleos ventromedial e intermedio-medial.

Como se comprueba en la reconstrucción de la mitad caudal del núcleo (Fig. 18.2), la columna intermedio-medial constituye el vértice interno en las regiones centrales, donde alcanza su mayor grado de diferenciación. En los niveles craneales es sustituida por el subnúcleo dorso-medial (Fig. 18.1).

- PROYECCION CRANEO-VENTROMEDIAL

Las Figuras 19.1 y 19.2 corresponden a una visión craneal y ventromedial del núcleo. La columna dorso-lateral está prácticamente oculta por la columna ventrolateral y sólo es visible su prolongación craneal. Es difícil precisar el límite entre los subnúcleos ventromedial e intermedio-medial, que aparecen en esta proyección, y en superficie, como una columna celular única.

- PROYECCION CAUDO-DORSOMEDIAL

El modelo de la Figura 20.1 representa una proyección caudal y dorsomedial del núcleo facial. En éste se muestra, de atrás hacia delante, el relieve de los subnúcleos dorsolateral, intermedio, dorsomedial y la pared interna de la subdivisión intermedio-medial. Las dos primeras columnas recorren prácticamente toda la longitud del núcleo. El subnúcleo dorsomedial, por el contrario, no está presente en el plano más caudal, pero se prolonga hasta el polo craneal.

En la representación de la mitad craneal del núcleo (Fig. 20.2) se observa la orientación de los surcos dorsolateral y dorsomedial paralela a los ejes de la región lateral y del subnúcleo intermedio. No existe una clara delimitación entre los subnúcleos intermedio-medial y dorsomedial, dada la escasa definición que muestra, en esta proyección, el surco medial-posterior.

- PROYECCION CAUDO-DORSAL

En la Figura 21.1 puede observarse la superficie del núcleo motor facial según una visión caudal y dorsal. Están presentes las tres columnas dorsales del núcleo: las columnas dorsolateral (izquierda), intermedia (centro) y dorsomedial (derecha), separadas respectivamente por los profundos surcos dorsolateral y dorsomedial. En algunos niveles se apre-

cian pequeñas depresiones a nivel de la región medial que corresponden al inconstante surco medial-posterior. De nuevo se aprecia la gran extensión medial que alcanza el subnúcleo intermedio-medial en las regiones centrales del núcleo (Fig. 21.2).

- PROYECCION CAUDO-DORSOLATERAL

Los modelos de las Figura 22.1 y 22.2, reconstruidos según una proyección caudal y dorsolateral, empiezan a mostrar la columna ventrolateral, que aparece por detrás de la columna celular dorsolateral. En este tipo de proyección se observa frontalmente el fondo de los dos surcos dorsales, lo que permite asegurar que están orientados según el ángulo de rotación - del modelo, que es de 225° , es decir, presentan una inclinación próxima a los 45° en dirección dorsolateral.

- PROYECCION CRANEO-VENTROLATERAL

La última reconstrucción (Figs. 23.1 y 23.2) implica una visión craneal y ventrolateral del núcleo, siendo evidentes los contornos de los subnúcleos dorsolateral, ventrolateral y ventromedial. Entre los dos primeros queda delimitado el surco lateral, de escaso relieve en este tipo de proyección, interponiéndose entre las dos columnas ventrales el surco ventral.

A partir de la información proporcionada por las - distintas proyecciones del esquema tridimensional del núcleo facial, en relación a su configuración espacial, se ha elaborado un modelo 'sólido' del - mismo, cuya superficie ventral se representa en la Figura 24.

III. - ESTUDIO
HRP-NEUROHISTOQUIMICO Y
ANALISIS MORFOMETRICO.

IIIA. - RAMO
AURICULAR ANTERIOR.

IIIA. 1. - APLICACION DE LA ENZIMA

El ramo auricular anterior fue abordado, mediante una incisión preauricular paralela al borde anterior de la concha, en cuatro animales experimentales: PA7, PC3, PI2 y PI6 (Tabla II). En todos los casos se intervino el lado izquierdo, habiéndose practicado una sección del nervio a pocos milímetros - por encima de la bifurcación del ramo aurículo-palpebral (Fig. 25). Su extremo proximal fue bañado con un volumen variable (5-6 μ l) de una solución de HRP durante periodos de tiempo comprendidos entre 48 y 96 horas.

IIIA. 2. - TOPOGRAFIA GENERAL DEL MARCAJE

La Figura 26 muestra esquemáticamente un resumen de la localización, observada en siete niveles caudo-craneales representativos del núcleo motor facial, de las neuronas marcadas tras la aplicación de la enzima HRP en el ramo auricular anterior. Dichos niveles vienen identificados con un número cuyo valor, expresado de 0 a 10, indica la posición relativa que ocupan respecto a la longitud total del núcleo, correspondiendo el valor 0 al nivel más caudal del núcleo, y el valor 10 a su nivel oral.

El marcaje se limita al núcleo facial homolateral, no habiéndose detectado células HRP(+) en el núcleo contralateral, ni en otras estructuras troncoencefálicas.

La población auricular anterior forma una columna longitudinal continua que no alcanza el polo caudal del núcleo. En los niveles inferiores (nivel 0.8) sólo está representada por un escaso número de neuronas localizadas en el subnúcleo intermedio-medial, una subdivisión todavía poco desarrollada.

La distribución del marcaje retrógrado en los niveles 2.6 y 3.6 es extensa, y comprende el subnúcleo intermedio-medial, en sus porciones lateral y medial, las regiones dorsales del subnúcleo ventromedial y los bordes anterior y externo del subnúcleo dorsomedial. También pueden observarse células positivas dispersas en el propio espesor de las subdivisiones ventromedial y dorsomedial, aunque en

ésta última muestran una preferencia dorsal.

Este mismo patrón de distribución se mantiene en los tres niveles representados a continuación (niveles 5.5, 7.1 y 8.0). Ocasionalmente, existe cierto marcaje adicional en las neuronas más dorsales del subnúcleo intermedio, destacando así mismo la presencia de neuronas auriculares anteriores en la delgada lámina celular interpuesta entre los subnúcleos intermedio y dorsomedial.

La cifra de neuronas marcadas decrece en las regiones más craneales del núcleo facial (nivel 8.9), paralelamente a la reducción de tamaño del subnúcleo intermedio-medial. En el polo craneal del núcleo sólo persiste un leve marcaje a nivel de las células ubicadas en el límite ventral del subnúcleo dorso-medial.

IIIA. 3. - DISTRIBUCION DEL MARCAJE EN CUATRO NIVELES CAUDO-CRANEALES DEL NUCLEO FACIAL

- NIVELES CAUDALES

La Figura 27. 1a presenta un ejemplo de marcaje neuronal en la transición entre las regiones caudal y medio-caudal del núcleo facial, en el caso de inyección de peroxidasa en el ramo auricular anterior.

El depósito de HRP afecta preferentemente a las células del subnúcleo intermedio-medial, que pueden observarse con mayor detalle en la Figura 27. 1b. Junto a la población marcada se encuentran células de aspecto normal. También se detecta actividad peroxidásica en la banda celular que se dispone entre los subnúcleos intermedio y dorsomedial.

- NIVELES MEDIO-CAUDALES

El marcaje es más intenso que en el nivel anterior, como se pone de manifiesto en las Figuras 27. 2a y 27. 2b, pero su patrón de distribución es parecido. Este afecta al subnúcleo intermedio-medial, siendo más evidente en su porción lateral que en la medial. Continúan observándose precipitados en las células que separan los subnúcleos intermedio y dorsomedial. Algunas células HRP(+), generalmente dos o tres en cada sección, ocupan el borde dorsal de éste último.

- NIVELES MEDIO-CRANEALES

Las neuronas marcadas de la porción lateral del subnúcleo intermedio-medial, muy numerosas en estas regiones, se extienden hasta el límite posterior del subnúcleo ventromedial, e incluso pueden rebasarlo para distribuirse de forma dispersa en su espesor (Figs. 27.3a y 27.3b).

Paralelamente, las neuronas auriculares anteriores de la porción medial del subnúcleo intermedio-medial parecen extenderse hasta los límites ventrales de la columna dorsomedial, detectándose así mismo algunas células reactivas en las zonas más dorsales de los subnúcleos intermedio y dorsomedial (Fig. 27.3a).

- NIVELES CRANEALES

En las regiones orales del núcleo facial, la población auricular anterior sigue ocupando gran parte del subnúcleo intermedio-medial, como puede observarse las Figuras 27.4a y 27.4b. A partir de estos niveles las células marcadas con peroxidasa decrecen progresivamente, hecho que coincide con la desaparición de la columna intermedio-medial.

En la Figura 27.4b también se observa la existencia de neuronas HRP(+) dispuestas en el borde lateral del subnúcleo dorsomedial, y muy esporádicamente en su interior.

IIIA. 4. - CARACTERÍSTICAS MORFOLOGICAS

Las células de la población auricular anterior son de mediano tamaño y morfología multipolar o triangular, presentando en su citoplasma un precipitado que responde al patrón básico de transporte retrógrado de HRP. Este patrón puede variar entre una granulación citoplasmática fina de distribución homogénea, y un precipitado denso que oscurece el soma neuronal, extendiéndose hasta las porciones basales de las dendritas primarias (Fig. 28.1).

El axón de las motoneuronas auriculares anteriores tiene implantación somática o dendrítica, y adquiere un curso dorsal, que puede estar precedido por un trayecto horizontal en forma de asa (Fig. 28.1).

Las características morfológicas descritas, presentes habitualmente en las neuronas auriculares anteriores del subnúcleo intermedio-medial, también se observan en las células marcadas del borde dorsal del subnúcleo ventromedial, siendo las formas redondas y fusiformes predominantes en las neuronas de ubicación dorsomedial (Fig. 28.2).

El marcaje en la porción medial del subnúcleo intermedio-medial apenas interesa a las células de gran tamaño que pueblan esta región.

IIIA. 5. - CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS

En nuestro estudio hemos contabilizado, en secciones histológicas alternativas, una media de 543 (± 108) neuronas auriculares anteriores, con una cifra mínima de 437, y una máxima de 653 (Tabla 34), lo que supone casi el 22% de la suma total de células marcadas por aplicación de HRP en los seis ramos periféricos principales del nervio facial.

Las células de la población auricular anterior, denominada población R1 en el estudio morfométrico, presentan como estimación media, un área de 482.62 μm^2 ($\pm 138.04 \mu\text{m}^2$), un perímetro de 99.92 μm ($\pm 18.08 \mu\text{m}$), un diámetro máximo de 34.61 μm ($\pm 7.15 \mu\text{m}$), un diámetro mínimo 21.57 μm ($\pm 4.02 \mu\text{m}$) y un diámetro medio de 28.08 μm ($\pm 4.63 \mu\text{m}$), recogándose sus valores extremos en la Tabla 31.

A partir de las Tablas 1 y 2 y Gráficas 1 a 5, que representan las distribuciones observadas en estos cinco parámetros morfométricos expresadas como frecuencias relativas, pueden deducirse los siguientes datos acerca de la población R1:

- Area: En el 84% de las neuronas auriculares anteriores, el área celular está comprendida entre 300 y 700 μm^2 , siendo inferior a 300 μm^2 en un 8%, y superior a 800 μm^2 en el 8% restante, mostrando un rango de variación de 200 a 1000 μm^2 (Tabla 1, Gráfica 1).

- Perímetro: Varía en el intervalo de 60 a 160

um. pero las clases de 70 a 130 um reclutan el 93% de la población. existiendo un pico máximo en la clase de 90-100 um (Tabla 1, - Gráfica 2).

- Diámetro máximo: El 97% de la población R1 tiene un diámetro máximo superior a 20 um e inferior a 50 um, de las cuales más de la mitad están incluidas en la clase de 30-40 um. El pequeño porcentaje restante corresponde a las células con diámetros máximos superiores a 50 um (Tabla 2, Gráfica 3).
- Diámetro mínimo: Se distribuye fundamentalmente en dos clases. La clase de 10-20 um - incluye el 36% de las células, y la clase de 20-30 um, el 61%. Sólo un 2% tiene un diámetro mínimo superior a 30 um (Tabla 2, Gráfica 4).
- Diámetro medio: En dos terceras partes de la población está comprendido entre 20 y 30 um, y en una tercera parte, entre 30 y 40 um. Los diámetros medios inferiores a 20 um y superiores a 40 um tienen escasa representación (Tabla 2, Gráfica 5).

El comportamiento que muestran los valores medios del área, perímetro, y diámetro medio de las células que constituyen la población R1, ha sido analizado en 10 clases o niveles caudo-craneales consecutivos del núcleo motor facial, obteniéndose los resultados recogidos en la Tabla 3 y Gráficas 6, 7 y 8.

Tanto la clase 1. o polo caudal. como la clase 10. o polo craneal. no tienen representación en dicho estudio debido a la ausencia de marcaje neuronal en las regiones extremas del núcleo.

En las gráficas indicadas, se observa una cierta tendencia creciente de los valores medios en los tres parámetros morfométricos estudiados, a medida que se progresa en dirección craneal. Estadísticamente se han comprobado diferencias significativas entre las medias de las clases 2 y 4, y la media de la clase 8, siendo esta significación del 1% con la prueba de Tukey y del 5% con el método de Scheffé.

IIIB. - RAMO CIGOMATICO.

IIIB. 1. - APLICACION DE LA ENZIMA

El ramo cigomático, rama ventral del nervio aurículo-palpebral, se intervino experimentalmente en cinco animales: PC2, PH7, PH8, PH9 y PI5 (Tabla II), - habiéndose abordado en todos los casos el ramo cigomático del lado izquierdo, cerca del punto donde éste y el ramo auricular anterior convergen (Fig. 29). Una vez seccionado el nervio, se introdujo su extremo proximal en un tubo de polietileno conteniendo 4 a 5 μ l de una solución salina o acuosa de HRP, en la que permaneció inmerso durante 48-96 horas.

La aplicación de la enzima en el ramo aurículo-palpebral izquierdo (perro PC4) ha proporcionado un patrón de marcaje que combina las características del marcaje observado en los casos de inyección del ramo auricular anterior y del ramo cigomático.

IIIB.2. - TOPOGRAFIA GENERAL DEL MARCAJE

En la Figura 30 se señala de manera esquemática la distribución que presentan las neuronas HRP(+), consecutiva a la aplicación del marcador enzimático a nivel del ramo cigomático. Se seleccionan siete niveles caudo-craneales del núcleo motor facial, numerados entre 0 y 10 según la posición relativa que ocupan.

La población cigomática, al igual que la población auricular anterior, constituye una columna vertical continua, pero a diferencia de ésta, recorre el núcleo facial en toda su longitud. Como se observa en el nivel 0.6 de la Figura 30, se extiende hasta el polo caudal, ocupando la práctica totalidad del subnúcleo intermedio e incluso las regiones vecinas - del subnúcleo intermedio-medial.

En los niveles caudales del núcleo, representados por la sección 2.2 (Fig. 30), las neuronas de origen del ramo cigomático se concentran en la columna intermedia y en la porción lateral de la columna intermedio-medial. Basicamente, este principio de organización puede observarse en niveles sucesivos - del núcleo facial, acusando tan sólo ciertas adaptaciones topográficas. No es infrecuente, por ejemplo, comprobar el marcaje adicional de algunas células localizadas en el subnúcleo ventrolateral al examinar las regiones caudales del núcleo.

En la proximidad de los niveles medios del núcleo facial, representados en la Figura 30 por las sec-

ciones 4.6 y 5.4. la población cigomática adquiere un máximo grado de desarrollo. Las células marcadas más ventrales del subnúcleo intermedio-medial se disponen dorsalmente al subnúcleo ventromedial, y pueden alcanzar la superficie medial del núcleo. Por su parte, la población cigomática del subnúcleo intermedio ocupa una posición central, desde la que emite una larga prolongación en dirección externa que parece continuarse con las células más dorsales del subnúcleo dorsolateral, donde también se detectan algunas neuronas con producto de reacción.

La organización que muestra la población cigomática en regiones más craneales (niveles 6.8 y 8.4, Fig. 30) continúa limitándose a las columnas intermedia e intermedio-medial, siendo notable su progresiva concentración en las regiones profundas del núcleo, como resultado de la desaparición de la prolongación celular dorsolateral que partía del subnúcleo intermedio, y de la menor expansión interna que presentan las células reactivas del subnúcleo intermedio-medial.

Las células marcadas de las porciones orales son menos numerosas que en niveles previos y tienden a confluir en una masa única localizada centralmente, que se puede observar hasta el polo craneal del núcleo (sección 9.3, Fig. 30).

Contrariamente a la distribución heterogénea que caracteriza a la población auricular anterior a nivel del subnúcleo intermedio-medial, cabe subrayar la estricta ubicación de las motoneuronas cigomáticas en su porción lateral, quedando confinadas en

muchos niveles del núcleo a las zonas más laterales y ventrales de esta porción, casi siempre en contacto con la población cigomática del subnúcleo intermedio.

En todos los animales estudiados el marcaje ha permanecido homolateral a la zona de aplicación de la enzima, habiéndose observado algún caso de marcaje neuronal ectópico, es decir, fuera de los límites del núcleo motor facial.

III B. 3. - DISTRIBUCION DEL MARCAJE EN CUATRO NIVELES CAUDO-CRANEALES DEL NUCLEO FACIAL

- NIVELES CAUDALES

La preparación de la Figura 31.1a., cuyo detalle se muestra en la figura siguiente (Fig. 31.1b), representa un nivel en el que empiezan a delimitarse las seis subdivisiones del núcleo facial. El desarrollo del subnúcleo dorsomedial, y fundamentalmente del ventromedial, es incompleto.

Obsérvese que el marcaje afecta a la práctica totalidad de las células incluidas en el subnúcleo intermedio, y a una gran proporción de las neuronas localizadas en las partes laterales y ventrales del subnúcleo intermedio-medial.

También se detecta abundante producto de reacción en algunas células dispersas de los bordes ventral y dorsal del subnúcleo ventrolateral, sin una aparente relación topográfica con las zonas de máximo marcaje.

- NIVELES MEDIO-CAUDALES

La distribución de los somas marcados en los niveles medio-caudales del núcleo (Figs. 31.2a y 31.2b) sigue un patrón similar al descrito en la preparación anterior, si bien es más extensa.

Desde el punto de vista morfológico y topográfico

distinguimos, dentro de la población cigomática, dos subpoblaciones claramente diferenciadas. La primera es numericamente más importante y está constituida por motoneuronas multipolares de mediano y gran tamaño, que se agrupan de forma laxa en el subnúcleo intermedio. Es frecuente observar el marcaje de una banda celular que, partiendo de esta subpoblación, alcanza el borde dorsal del subnúcleo dorsolateral. Dicha disposición continua de células positivas a lo largo de una banda horizontal, presente en las secciones 4.6 y 5.4 de la Figura 30 y en la Figura 33.2, queda a veces interrumpida por la falta de elementos celulares que comunican el subnúcleo intermedio con el dorsolateral (Fig. 31.2a).

La segunda población que resulta marcada tras la exposición del ramo cigomático a la enzima peroxidasa, tiende a ocupar las zonas laterales y ventrales de la subdivisión intermedio-medial, confluyendo en algunos puntos con la población cigomática intermedia. Contiene células de morfología multipolar y triangular, semejantes a las descritas en la primera población, pero en general son de menor tamaño y están agrupadas de forma compacta.

En las Figuras 31.2a y 31.2b también se aprecia un intenso marcaje a nivel de una delgada lámina vertical dispuesta entre los subnúcleos intermedio y dorsomedial, integrada fundamentalmente por elementos de morfología poligonal y fusiforme, cuya orientación coincide con el eje de la lámina. Esta misma localización, como ya quedó reflejado en el apartado IIIA.2, es compartida por algunas células pertenecientes a la población auricular anterior.

- NIVELES MEDIO-CRANEALES

Las Figuras 31.3a y 31.3b muestran, a menor y mayor aumento, el aspecto que ofrece la población cigomática en los niveles medio-craneales del núcleo facial, pudiéndose delimitar perfectamente las dos subpoblaciones que la configuran.

Las motoneuronas cigomáticas del subnúcleo intermedio son abundantes y presentan una distribución local en la región central del núcleo, habiéndose perdido el marcaje que se prolongaba hacia el subnúcleo dorsolateral.

Las células de la segunda población se caracterizan por tener unas dimensiones más reducidas, y por estar concentradas en la porción lateral de la división intermedio-medial, por delante y por dentro de la subpoblación cigomática intermedia.

- NIVELES CRANEALES

La preparación de la Figura 31.4a corresponde a una sección transversal del núcleo motor facial efectuada a cierta distancia de su polo superior, cerca de la transición entre los niveles medio-craneal y craneal. En ésta se comprueba la ausencia prácticamente total de la columna celular ventromedial y un cierto retroceso en el desarrollo del subnúcleo ventrolateral.

La población cigomática continúa abarcando en estos niveles el subnúcleo intermedio, extendiéndose hasta las regiones próximas del subnúcleo intermedio-medial (Fig. 31.4b). No se han podido detectar células HRP(+) en otras divisiones citoarquitectónicas del núcleo, a excepción de un marcaje esporádico observado en las neuronas del límite dorsal del subnúcleo dorsolateral.

A nivel del polo superior del núcleo facial persiste el marcaje de la población cigomática intermedia, habiendo desaparecido en regiones inmediatamente caudales, la población cigomática asociada al subnúcleo intermedio-medial.

IIIB. 4. - LOCALIZACION ECTOPICA DEL MARCAJE

Dos de los cinco animales experimentales en los que fue intervenido el ramo cigomático, han presentado células reactivas de localización ectópica, es decir, fuera de los límites topográficos del núcleo facial principal y sin relación con otras estructuras nucleares específicas del tronco del encéfalo.

Un ejemplo demostrativo de este tipo de marcaje se recoge en la Figura 32.1, que corresponde a una sección histológica procesada enzimáticamente, deshidratada, pero no sometida a contratinción.

Las células ectópicas han sido observadas en la formación reticular, específicamente en el trayecto de la raíz ascendente del nervio facial, localizándose por detrás de su núcleo motor, a media distancia entre éste y la rodilla del nervio facial.

En la Figura 32.2 se aprecia un detalle del depósito del producto de reacción que presenta la célula ectópica situada en la parte superior de la Figura 32.1. Los pequeños gránulos de cromógeno se disponen densamente en el soma neuronal, respetando la región del núcleo de la neurona, que aparece en la microfotografía como un área de menor contraste. Se trata de una célula multipolar, aplanada en sentido látero-medial, orientada en la dirección de la raíz ascendente y provista de cuatro dendritas principales que emergen del extremo ventral y dorsal del pericarión. Estas prolongaciones conservan el mismo eje de orientación que la célula. También se obser-

va la primera dicotomización de la dendrita más -
larga situada ventralmente, dando lugar a dos den-
dritas secundarias. El axón tiene el aspecto de -
una prolongación delgada de curso rectilíneo, que -
parte del borde dorsal del soma, y se incorpora in-
mediatamente a los fascículos que constituyen la -
raíz ascendente del nervio facial.

IIIB. 5. - CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS

La población cigomática consta de neuronas multipolares, de tamaño mediano y grande, entre las que se encuentran una gran variedad de formas poligonales, provistas de un total de 5 a 9 dendritas por célula. Dependiendo de la región citoarquitectónica que ocupan las motoneuronas cigomáticas a nivel del núcleo facial, distinguimos dos categorías celulares o subpoblaciones: una población cigomática intermedia, distribuida en el subnúcleo intermedio, y una población cigomática intermedio-medial, localizada en el subnúcleo correspondiente.

Las Figuras 33.1 y 33.2 ofrecen una visión general de la disposición y características morfológicas - que presentan las células marcadas con HRP después de transcurrido un periodo aproximado de 72 horas - desde la aplicación de la enzima en el ramo cigomático. Corresponden a dos secciones histológicas no sometidas a contratinción, procedentes de las regiones medias del núcleo. La segregación de la población cigomática en dos subpoblaciones es muy aparente en ambas preparaciones, destacando también en esta última el marcaje adicional de algunas células que se extienden dorsolateralmente (DL).

Gran parte de las células cigomáticas de la población intermedia se hallan entre las neuronas con mayores dimensiones observadas en el núcleo motor facial. El resto de la población está constituida por células de mediano tamaño, siendo muy escasa la proporción de células pequeñas. Presentan las ca-

racterísticas citológicas propias de las células motoras, con pericariones de morfología multipolar. del que parten radialmente múltiples prolongaciones dendríticas (Figs. 33.3a y 33.3b). El diámetro principal del soma no muestra una orientación preferente, como tampoco se observa una distribución específica del árbol dendrítico, que puede extenderse en cualquier dirección. Las dendritas más largas tienen un curso relativamente rectilíneo (Figs. 33.1 y 33.3b), habiéndose podido comprobar en ellas una ausencia de colaterales durante trayectos superiores a 150 μm . En ciertas ocasiones, sin embargo, se observa una dicotomización temprana de los troncos dendríticos primarios, lo que puede apreciarse en las células centrales de las Figuras 33.3a y 33.3b.

Entre la población cigomática intermedio-medial se da un predominio de elementos celulares de mediano tamaño, existiendo también células algo mayores. Son neuronas que contienen un denso precipitado citoplasmático, lo cual dificulta la visualización del contorno nuclear (Figs. 33.4a y 33.4b). Si el marcaje es más tenue se puede llegar a observar una condensación del producto de reacción en forma de anillo perinuclear (célula de la derecha en la Fig. 33.4b).

Mórfologicamente son de tipo multipolar o triangular, y disponen de un delicado aparato dendrítico frecuentemente ramificado. En una de las tres células situadas en la parte inferior derecha de la microfotografía de la Figura 33.4a se aprecian sin dificultad dos bifurcaciones sucesivas en una de -

sus dendritas principales. El axón de estas células, en general de implantación somática, puede dirigirse originalmente hacia las regiones dorsales del núcleo facial (Fig. 33.4a), o por el contrario, adoptar un trayecto de dirección ventral o medial (Fig. 33.4b), viéndose obligado a efectuar una incurvación para corregir su curso e incorporarse con el resto de fibras radiculares en la raíz ascendente del nervio facial.

IIIB. 6. - CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS

La cifra de neuronas HRP(+) contabilizadas en secciones histológicas alternativas, en los casos de aplicación de la enzima a nivel del ramo cigomático, está en torno a las 420 (± 89) células, con un intervalo de variación comprendido entre 355 y 593 células (Tabla 34), lo cual constituye aproximadamente el 18% del promedio de motoneuronas que han resultado marcadas en el estudio de los seis ramos del nervio facial.

Se indican a continuación los resultados obtenidos en el análisis morfométrico efectuado sobre las poblaciones cigomática intermedia, cigomática intermedio-medial, y cigomática total, denominadas respectivamente: población R2I, población R2IM y población R2.

- POBLACION CIGOMATICA INTERMEDIA (R2I)

Sus células presentan unos valores promedio de - $1086.26 \mu\text{m}^2$ ($\pm 291.58 \mu\text{m}^2$) de área, $158.28 \mu\text{m}$ ($\pm 28.88 \mu\text{m}$) de perímetro, $51.78 \mu\text{m}$ ($\pm 8.45 \mu\text{m}$) de diámetro máximo, $34.72 \mu\text{m}$ ($\pm 6.80 \mu\text{m}$) de diámetro mínimo y $43.25 \mu\text{m}$ ($\pm 6.80 \mu\text{m}$) de diámetro medio, obteniéndose para cada uno de estos parámetros, los siguientes intervalos de variación: de $407.34 \mu\text{m}^2$ a $1985.22 \mu\text{m}^2$ en el área celular; de $83.30 \mu\text{m}$ a $257.94 \mu\text{m}$ en el perímetro; de $26.28 \mu\text{m}$ a $68.64 \mu\text{m}$ en el diámetro máximo; de $18.36 \mu\text{m}$ a $58.04 \mu\text{m}$ en el diá-

metro mínimo; y de 23.77 μm a 63.09 μm en el diámetro medio.

En las Tablas 4 y 5 y Gráficas 9 a 13 vienen indicadas las distribuciones calculadas sobre la población R2I, expresadas porcentualmente, en relación a los cinco parámetros morfométricos estudiados. A partir de estas distribuciones cabe señalar los datos siguientes:

- Area: Más del 95% de las células cigomáticas intermedias tienen un área comprendida entre 500 μm^2 y 1500 μm^2 , situándose en un 62% las que muestran áreas superiores a 1000 μm^2 . - Existe además un pequeño pico máximo de frecuencia en la clase correspondiente a 1100-1200 μm^2 , que alcanza un 17.74%. También es muy significativa la presencia de un 1.6% de células cuyas áreas miden entre 1800 μm^2 y 2000 μm^2 (Tabla 4, Gráfica 9).
- Perímetro: En el 93% de las células de la población R2I, el perímetro es superior a 100 μm e inferior a 200 μm , si bien en el 67% varía en el rango más limitado de 140 μm a 190 μm (Tabla 4, Gráfica 10).
- Diámetro máximo: Aproximadamente el 90% de estas células posee un diámetro máximo incluido en las clases de 40 a 70 μm , de las cuales más de la mitad pertenecen a la clase de 50-60 μm . El porcentaje residual se distribuye en el rango de 20 μm a 40 μm (Tabla 5, Gráfica 11).

- Diámetro mínimo: A las clases comprendidas entre 20 μm y 50 μm pertenece el 97% de toda la población R2I, perteneciendo el 54% de la misma a la clase de 30-40 μm (Tabla 5, Gráfica 12).
- Diámetro medio: Al igual que sucede en los diámetros máximo y mínimo, el diámetro medio neuronal se distribuye fundamentalmente en tres clases, entre 30 μm y 60 μm . En este caso también la clase media, que corresponde a la de 40-50 μm , contiene más del 50% de los valores. Únicamente en el 3% de las células cigomáticas intermedias, su diámetro medio varía en el rango de 20 μm a 30 μm (Tabla 5, Gráfica 13).

- POBLACION CIGOMATICA INTERMEDIO-MEDIAL (R2IM)

Morfométricamente se caracteriza por un área media de 868.94 μm^2 (\pm 275.42 μm^2), con un rango de variación entre 445.64 μm^2 y 1428.51 μm^2 ; un perímetro medio de 132.74 μm (\pm 26.91 μm), con un rango de variación entre 88.52 μm y 191.55 μm ; un diámetro máximo medio de 44.17 μm (\pm 8.72 μm), con valores comprendidos entre 28.19 μm y 58.70 μm ; un diámetro mínimo medio de 30.85 μm (\pm 6.74 μm), con valores mínimos de 22.47 μm y máximos de 48.09 μm ; y un promedio de 37.51 μm (\pm 6.74 μm) de diámetro medio, que puede variar entre 25.65 μm y 51.51 μm .

Los datos que aparecen en las Tablas 6 y 7, representados en las Gráficas 14 a 18, vienen a completar el estudio estadístico efectuado sobre la población cigomática intermedio-medial, y de cuyo análisis pueden destacarse los siguientes aspectos:

- Area: El 96% de la población R2IM presenta un área celular comprendida entre 400 μm^2 y 900 μm^2 , mientras que sólo en el 31% está comprendida entre 1000 μm^2 y 1500 μm^2 . El pico de frecuencia máxima corresponde a la clase de 700-800 μm^2 , que representa casi un 31%. (Tabla 6, Gráfica 14).
- Perímetro: Las células cuyo perímetro es mayor de 100 μm y menor de 170 μm , superan el 85% del total de la población. El porcentaje restante se distribuye uniformemente entre las clases inferiores a 100 μm y superiores a 180 μm (Tabla 6, Gráfica 15).
- Diámetro máximo: En el 92% de las células cigomáticas intermedio-mediales su diámetro máximo se distribuye de manera homogénea entre las clases de 30 μm a 60 μm . El otro 8% forman parte de la clase de 20-30 μm (Tabla 7, Gráfica 16).
- Diámetro mínimo: El 92% de estas neuronas poseen diámetros mínimos comprendidos entre 20 μm y 40 μm . De ellas, la mitad pertenece a la clase de 20-30 μm , y la otra mitad a la clase de 30-40 μm . Un 8% está representada en la -

clase inmediatamente superior. (Tabla . Gráfica 17).

- Diámetro medio: Varía en el rango de 20 μm a 60 μm , aunque más del 96% de los diámetros medios están incluidos en las tres primeras clases. Sólo el intervalo de 30 μm a 40 μm abarca al 54% de la población R2IM (Tabla 7. Gráfica 18).

- POBLACION CIGOMATICA TOTAL (R2)

Las células de las dos subpoblaciones cigomáticas -R2I y R2IM- presentan, consideradas conjuntamente, un área de 1086 μm^2 (\pm 299.55 μm^2), un perímetro de 153.84 μm (\pm 30.06 μm), y unos diámetros máximo, mínimo y medio de 50.46 μm (\pm 8.97 μm), 34.05 μm (\pm 6.93 μm) y 42.25 μm (\pm 7.11 μm), respectivamente. Estos valores medios, y los intervalos de variación observados en los mismos parámetros, figuran en la Tabla 31.

Los resultados obtenidos a partir del estudio de la distribución porcentual de los cinco parámetros morfométricos, a nivel de la población cigomática total, se indican en las Tablas 8 y 9, y aparecen representados en las Gráficas 19 a 23, pudiéndose destacar los siguientes puntos:

- Area: La práctica totalidad de las motoneuronas cigomáticas tiene un área celular en el rango que va desde 400 μm^2 hasta 1600 μm^2

existiendo un mínimo porcentaje de células (1%) cuyas áreas miden entre 1800 μm^2 y 2000 μm^2 . Sin embargo, más del 76% de la población R2 está incluida en el intervalo de 700 μm^2 a 1400 μm^2 . De los cinco parámetros analizados, el área parece ser el único índice morfométrico que sigue una distribución bimodal, alcanzando una primera cota máxima en las clases de 700-900 μm^2 , y una segunda cota en la clase de 1100-1200 μm^2 . Ambos sucesos coinciden, respectivamente, con los máximos registrados en el estudio parcial de las poblaciones R2IM y R2I (Tabla 8, Gráfica 19).

- Perímetro: Se distribuye a través de una amplia gama de clases, comprendidas entre 80 μm y 260 μm . Específicamente, el 93% de las células cigomáticas presenta un perímetro en el rango de 100 μm a 200 μm , existiendo una incidencia máxima del 16%, en la clase de 150-160 μm (Tabla 8, Gráfica 20).
- Diámetro máximo: Muestra un comportamiento semejante al observado en la población R2I, distribuyéndose el 97% en el intervalo de 30 μm a 70 μm , y alcanzando un pico máximo (45%) en la clase de 50-60 μm . En este caso se ven reforzadas, sin embargo, las dos clases inferiores de dicho intervalo, con un 2.7% la primera y un 12% la segunda, como consecuencia de los diámetros más reducidos que poseen las células cigomáticas intermedio-mediales (Tabla 9, Gráfica 21).

- Diámetro mínimo: Más del 52% de la población R2 tiene un diámetro mínimo comprendido entre 30 μm y 40 μm , el 28% entre 20 μm y 30 μm , y el 17% entre 40 μm y 50 μm . En el resto de la población, equivalente a un 2%, es superior a 50 μm o inferior a 20 μm . (Tabla 9, Gráfica 22).

- Diámetro medio: La mitad de los diámetros medios de la población cigomática se sitúa en la clase de 40-50 μm y una tercera parte en la clase de 30-40 μm . En un 10% es superior a 50 μm y sólo en un 5% no alcanza las 30 μm (Tabla 9, Gráfica 23).

Además de analizar la distribución porcentual que siguen los cinco parámetros morfométricos evaluados en las células de la población cigomática total, han sido estimados los valores promedio y desviaciones estándar del área, perímetro y diámetro medio neuronales, correspondientes a esta misma población, y en 10 niveles o clases caudo-craneales consecutivas del núcleo motor facial. Contrariamente a lo indicado en el estudio de la población auricular anterior, no ha sido necesario excluir ninguna de estas clases, debido a la extensión que presenta la población cigomática a lo largo de todo el núcleo.

Los resultados obtenidos en el presente análisis, recogidos en la Tabla 10 y representados en las Gráficas 24 a 26, sugieren la existencia de algunas

diferencias caudo-craneales relativas a la distribución de los tres parámetros morfométricos, habiéndose comprobado mediante las pruebas de Tukey y de Scheffé que tales diferencias adquieren significación cuando se compara la clase más craneal (10) con las clases 2, 3, 4 y 5.

IIIC. - RAMO
BUCOLABIAL SUPERIOR.

IIIC.1. - APLICACION DE LA ENZIMA

El ramo bucolabial superior, tercera rama periférica del nervio facial, fue abordado por medio de una incisión cutáneo-aponeurótica efectuada ventralmente al arco cigomático, y siempre en el lado izquierdo de la cara, en un total de seis animales experimentales: PC1, PF2, PF4, PG1, PG3 y PJ2 (Tabla II). Tras la apertura de los planos musculares superficiales, fue disecado y seccionado el ramo nervioso e introducido su extremo proximal en un pequeño tubo de polietileno (Fig. 34). El muñón terminal del nervio permaneció inmerso en 3 a 6 μ l de una solución salina o acuosa de peroxidasa al 30%, durante un periodo de supervivencia de 48 a 72 horas.

IIIC.2. - TOPOGRAFIA GENERAL DEL MARCAJE

La distribución observada de las motoneuronas bucolabiales superiores se esquematiza en siete secciones transversales del núcleo motor facial, cuya posición relativa viene expresada entre 0 y 10, en dirección caudo-craneal (Fig. 35). Como se aprecia en esta figura, la población bucolabial superior constituye una columna celular longitudinal ininterrumpida desde el polo caudal del núcleo hasta el polo craneal, y está limitada en gran parte de su extensión a la región lateral.

En las porciones más caudales del núcleo (nivel 0.4 de la Figura 35), y coincidiendo con la aparición de las células que pueblan la región lateral, empiezan a detectarse las primeras motoneuronas bucolabiales superiores, con una disposición predominantemente dorsolateral.

En niveles progresivamente más craneales, representados por las secciones 1.5, 2.6, 4.9, 6.2 y 8.5 de la Figura 35, se observa una tendencia de la población bucolabial superior a organizarse en dos poblaciones celulares. La población cuantitativamente más importante se distribuye en el subnúcleo dorsolateral, aunque cierta proporción de neuronas que también se localizan en este subnúcleo, no se ven afectadas por el marcaje retrógrado. La otra subpoblación, numericamente más reducida, ocupa el subnúcleo ventrolateral, existiendo en éste una mayor proporción de células con reactividad negativa que positiva.

Se ha comprobado, en los diferentes niveles examinados, la presencia de células marcadas por fuera de los límites de las divisiones laterales del núcleo facial, siendo el subnúcleo ventromedial y el borde externo del subnúcleo intermedio-medial las localizaciones más frecuentes de este marcaje irregular. En los niveles 6.2 y 8.5 de la Figura 35 - también se representan algunas motoneuronas HRP(+) dispuestas en la vecindad o en el propio espesor del surco ventral, que forman parte de los puentes celulares que habitualmente comunican entre sí las dos masas ventrales.

A medida que la columna bucolabial superior se prolonga hacia las regiones craneales del núcleo facial (nivel 8.5, Fig. 35) disminuye progresivamente el número de sus componentes, aunque éstos conservan la topografía señalada en niveles inferiores. No obstante, la reducción de elementos celulares es más acusada en la población ventrolateral, lo cual condiciona que, a nivel del polo craneal del núcleo (nivel 9.7, Fig. 35), sólo esté presente la población bucolabial superior dorsolateral.

En todos los animales experimentales estudiados, el marcaje ha resultado ser homolateral a la zona de aplicación de la enzima, estando exclusivamente asociado al núcleo facial principal.

IIIC. 3. - DISTRIBUCION DEL MARCAJE EN CUATRO NIVELES CAUDO-CRANEALES DEL NUCLEO FACIAL

- NIVELES CAUDALES

El aspecto que ofrece el marcaje enzimático de las motoneuronas bucolabiales superiores se muestra en las Figuras 36.1a y 36.1b. que corresponden a un corte histológico efectuado en un nivel caudal del núcleo facial en el que todavía no es posible establecer los límites entre los subnúcleos ventrolateral y dorsolateral, debido al escaso grado de diferenciación morfológica que presenta la masa lateral.

Se observa una disposición compacta de las células positivas en las porciones dorsolaterales de esta masa. En las porciones ventrolaterales, el marcaje es más discreto, existiendo una gran proporción de células con aspecto normal.

En el margen medial del surco ventral se descubren así mismo algunas células dispersas con abundante producto de reacción (Fig. 36.1b).

- NIVELES MEDIO-CAUDALES

La tendencia de las células HRP(+) a organizarse en dos subpoblaciones, dorsolateral y ventrolateral; es más evidente que en el nivel anterior (Figs. 36.2a y 36.2b). La primera de ellas contiene mayor número de elementos celulares, estando éstos densa-

mente agrupados. Por el contrario, las neuronas positivas localizadas en el subnúcleo ventrolateral presentan una distribución laxa que no parece seguir un patrón específico, aunque las células ubicadas más dorsalmente tienden a confluir y a disponerse cerca de la población dorsolateral (Fig. 36.2b).

En la Figura 36.2a también se observa, en la profundidad del surco ventral, un grupo de 4 ó 5 somas marcados que establecen un nexo celular entre el subnúcleo ventrolateral y la porción lateral del subnúcleo intermedio-medial.

Por fuera de los límites de la región lateral del núcleo, el marcaje tiene poca importancia y se circunscribe al subnúcleo ventromedial.

NIVELES MEDIO-CRANEALES

La distribución del marcaje en los niveles medio-craneales continúa afectando preferentemente al subnúcleo dorsolateral (Figs. 36.3a y 36.3b), siendo constante la presencia de algunos elementos arreactivos entremezclados con las células marcadas por transporte retrógrado de HRP.

En el subnúcleo ventrolateral se da una mayor proporción de células normales, extendiéndose las neuronas HRP(+) por toda la superficie del subnúcleo ventrolateral, bien de forma dispersa, o en pequeños acúmulos situados en la vecindad del surco lateral (Fig. 36.3b).

Se observa en la Figura 36.3a depósito de producto de reacción en algunas células ventromediales y en las células más externas del subnúcleo intermedio-medial, adyacentes al surco ventral.

- NIVELES CRANEALES

El aspecto general del marcaje es similar al observado en niveles anteriores, destacando la reducción progresiva que acusa la población bucolabial superior, y muy especialmente aquella fracción que ocupa el subnúcleo ventrolateral (Fig. 36.4).

La actividad peroxidásica en las células de la subpoblación dorsolateral puede detectarse ininterrumpidamente hasta el polo superior del núcleo facial.

En los niveles altos también suele persistir cierto marcaje neuronal en la región del surco ventral, por delante del subnúcleo intermedio (Fig. 36.4).

IIIC. 4. - CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS

De acuerdo con la distribución que presenta la población bucolabial superior en las dos áreas citoarquitectónicas que comprende la región lateral del núcleo motor facial, cabe distinguir dos subpoblaciones, que denominamos dorsolateral y ventrolateral. En la Figura 37.1, correspondiente a una sección histológica procesada enzimáticamente y sin contratinción, se muestra la diferente topografía de estas subpoblaciones en los niveles medios del núcleo, estando ambas separadas por la depresión del surco lateral.

La población bucolabial superior dorsolateral está constituida por células de mediano tamaño y morfología triangular o multipolar densamente agrupadas (Figs. 37.1, 37.3a y 37.3b). El abundante producto de reacción que contienen oscurece todo el citoplasma y los gruesos procesos que parten radialmente del soma, extendiéndose incluso hasta las ramificaciones de segundo orden. Aparentemente su árbol dendrítico no tiene una orientación específica.

La prolongación cilindroaxil de estas neuronas ha podido visualizarse tanto en su curso intranuclear, como en el propiamente radicular. Dentro de los límites del núcleo facial el axón adopta una dirección dorsomedial, aunque generalmente el tramo inicial es flexuoso (Fig. 37.1). En la raíz ascendente del nervio facial el trayecto de las fibras bucolabiales superiores es casi rectilíneo, con escasos

entrecruzamientos, formando fascículos paralelos - que se mantienen en el mismo plano hasta alcanzar la rodilla (Fig. 37.2).

Las motoneuronas bucolabiales superiores ventrolaterales presentan importantes semejanzas morfológicas con las células homólogas dorsolaterales, predominando las formas multipolares de mediano tamaño (Figs. 37.4a y 37.4b). Están provistas de un aparato dendrítico bien desarrollado, compuesto por 4 a 9 dendritas cuyo calibre decrece rápidamente en sentido centrifugo. Es frecuente distinguir en éstas una ramificación preterminal, pero también se han observado largos trayectos dendríticos sin dicotomización aparente.

En gran parte de estas células el axón no sigue un trayecto inicialmente dorsomedial, sino que se dirige medialmente hacia el surco ventral (Figs. 37.1, 37.2 y 37.4b), incurvándose en dirección dorsal después de un largo recorrido horizontal, posiblemente a nivel de la región que separa el subnúcleo intermedio del dorsomedial. Dicha incurvación podría estar motivada por la dificultad mecánica que representa para estas fibras su paso directo a través del subnúcleo intermedio.

Por último, las células reactivas localizadas en el subnúcleo ventromedial son de tipo multipolar, - triangular o fusiforme (Figs. 36.3a, 36.4 y 37.2); estando habitualmente su eje principal orientado en sentido horizontal.

IIIC. 5. - CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS

El promedio de células positivas contabilizadas en secciones histológicas alternativas, en los casos de aplicación de peroxidasa en el ramo bucolabial superior, fue de 505 (± 98), encontrándose una cifra mínima de 397 y una máxima de 593 células (Tabla 34). Esta población representa el 20% de la población facial total, estimada como la suma del número medio de neuronas marcadas en cada uno de los ramos periféricos del nervio facial estudiados.

Atendiendo a la sistematización adoptada anteriormente, en relación a la diferente topografía de las motoneuronas de origen del ramo bucolabial superior, se presentan los resultados obtenidos en el análisis morfométrico realizado sobre las poblaciones bucolabial superior ventrolateral, bucolabial superior dorsolateral y bucolabial superior total, denominadas respectivamente en el presente estudio, poblaciones R3VL, R3DL y R3.

- POBLACION BUCOLABIAL SUPERIOR VENTROLATERAL

(R3VL)

Las células bucolabiales superiores ventrolaterales muestran unos valores medios de: $611.34 \mu\text{m}^2$ ($\pm 176.89 \mu\text{m}^2$) de área, $110.34 \mu\text{m}$ ($\pm 19.74 \mu\text{m}$) de perímetro, $38.22 \mu\text{m}$ ($\pm 6.71 \mu\text{m}$) de diámetro máximo, $24.68 \mu\text{m}$ ($\pm 5.14 \mu\text{m}$) de diámetro mínimo y un diámetro medio

de 31.45 μm (\pm 5.08 μm), hallándose en estos cinco parámetros los siguientes intervalos de variación: en el área, de 236.52 μm^2 a 894.92; en el perímetro, de 64.51 μm a 161.96 μm ; en el diámetro máximo, de 22.75 μm a 53.55 μm ; en el diámetro mínimo, de 14.41 μm a 36.56 μm ; y en el diámetro medio, de 19.10 μm a 40.63 μm .

Las distribuciones porcentuales observadas en la población R3VL, respecto a los cinco parámetros morfométricos evaluados, figuran en las Tablas 11 y 12 y aparecen representadas en las Gráficas 27 a 31, pudiéndose destacar las siguientes características:

- Área: Varía en el rango de 200 μm^2 a 900 μm^2 estando sólo el 2% de la población representada en la clase inferior (de 200-300 μm^2). El 98% restante se distribuye, la mitad en el intervalo de 300 μm^2 a 600 μm^2 , y la otra mitad, en el intervalo de 600 μm^2 a 900 μm^2 (Tabla 11, Gráfica 27).
- Perímetro: En el 86% de las motoneuronas bucolabiales superiores ventrolaterales el perímetro celular mide entre 80 μm y 130 μm , existiendo un pico del 21% en la clase de 110-120 μm . En un 2% es inferior a 70 μm y en un 12% superior a 130 μm (Tabla 11, Gráfica 28).
- Diámetro máximo: Se distribuye fundamentalmente en 3 clases. Una sexta parte de la población R3VL está representada en la clase de 20-30 μm , la mitad en la clase de 30-40

um, y dos terceras partes en la clase de 40-50 um. Cerca del 2% de las neuronas de esta población presentan diámetros máximos entre 50 um y 60 um (Tabla 12. Gráfica 29).

- Diámetro mínimo: La clase de 20-30 um recluta más del 62% de toda la población R3VL, - mientras que las clases inmediatamente inferior y superior, comprenden el 26% y el 12%, respectivamente (Tabla 12. Gráfica 30).
- Diámetro medio: El 42% de las células de la población R3VL poseen diámetros medios comprendidos entre 20 y 30 um y el 49% entre 30 y 40 um. En un 2% es inferior a 20 um y en el 7% superior a 40 um (Tabla 12. Gráfica - 31).

- POBLACION BUCOLABIAL SUPERIOR DORSOLATERAL

(R3DL)

En cuanto a la población bucolabial superior dorsolateral, los valores medios de los diferentes parámetros analizados han resultado ser: 547.17 μm^2 (\pm 173.75 μm^2) de área, 103.76 μm (\pm 21.73 μm) de perímetro, 36.12 μm (\pm 8.05 μm) de diámetro máximo, 23.13 μm (\pm 4.68 μm) de diámetro mínimo y 29.63 μm (\pm 5.59 μm) de diámetro medio, habiéndose registrado unos valores extremos -mínimos y máximos- de: 188.26 μm^2 y 931.12 μm^2 en el área celular; 54.28 μm y 161.76 μm en el perímetro; 18.07 μm y 58.93 μm en el diámetro máximo; 14.24 μm y 33.72 μm en el -

diámetro mínimo: y 16.60 μm y 41.21 μm en el diámetro medio.

A partir de las Tablas 13 y 14 y Gráficas 32 a 36. que resumen las distribuciones porcentuales observadas en estos mismos parámetros morfométricos, se derivan los siguientes datos acerca de la población R3DL:

- Area: Está comprendida en el rango de 100 - μm^2 a 1000 μm^2 , midiendo en el 93% de las células entre 300 μm^2 y 900 μm^2 . Dos terceras partes de este porcentaje (el 62%) corresponde al intervalo de 300 μm^2 a 600 μm^2 y el tercio restante (el 31%), al intervalo de 600 μm^2 a 900 μm^2 (Tabla 13, Gráfica 32).
- Perímetro: Su rango de variación se encuentra entre 50 μm y 170 μm , pero en el 91% de la población R3DL varía entre 70 μm y 140 μm , con un pico máximo de frecuencia del 20% en la clase de 90-100 μm (Tabla 13, Gráfica 33).
- Diámetro máximo: También en la población bucolabial superior dorsolateral se distribuye en 3 clases principales: un 26% en la clase de 20-30 μm , un 43% en la clase de 30-40 μm y otro 26% en la clase de 40-50 μm , contabilizando menos del 6% las células de esta población con diámetros máximos fuera de estas clases (Tabla 14, Gráfica 34).
- Diámetro mínimo: Muestra unas distribuciones

porcentuales prácticamente idénticas a las observadas en la población ventrolateral, con un 62% en la clase de 20-30 μm , un 28% en la clase de 10-20 μm y un 10% en la clase de 30-40 μm (Tabla 14, Gráfica 35).

- Diámetro medio: En el 51% de la población -R3DL el diámetro medio mide entre 20 y 30 μm y en el 42% entre 30 y 40 μm . El 7% restante se distribuye por un igual entre las clases de 10-20 μm y de 40-50 μm (Tabla 14, Gráfica 36).

- POBLACION BUCOLABIAL SUPERIOR TOTAL (R3)

En el análisis morfométrico de las células que constituyen las dos poblaciones bucolabiales superiores -R3VL y R3DL-, consideradas conjuntamente, se han obtenido los siguientes resultados: un área celular de 567.92 μm^2 (\pm 176.69 μm^2), un perímetro de 105.89 μm (\pm 21.26 μm), un diámetro máximo de 36.80 μm (\pm 7.68 μm), un diámetro mínimo de 23.63 μm (\pm 4.87 μm) y un diámetro medio de 30.22 μm (\pm 5.47 μm). Estos promedios, sus desviaciones estándar y los valores máximos y mínimos observados en la población R3, correspondientes a los cinco parámetros indicados, se recogen en la Tabla 31.

Las Tablas 15 y 16 y Gráficas 37 a 41 presentan la distribución porcentual que siguen estos cinco parámetros morfométricos a nivel de la población bucolabial superior total, pudiéndose subrayar los -

siguientes datos:

- Area: Variable entre $100 \mu\text{m}^2$ y $1000 \mu\text{m}^2$, en el 95% de los elementos celulares está comprendida entre $300 \mu\text{m}^2$ y $900 \mu\text{m}^2$. Las tres primeras clases de este intervalo (de 300 a $600 \mu\text{m}^2$) incluyen el 57% de la población, y las tres siguientes (de 600 a $900 \mu\text{m}^2$), el 38% (Tabla 15, Gráfica 37).
- Perímetro: El perímetro de las células de la población R3 mide entre $50 \mu\text{m}$ y $170 \mu\text{m}$, aunque su rango de variación es de $70 \mu\text{m}$ a $140 \mu\text{m}$ en el 91% de las mismas. Sólo las clases centrales, de $90 \mu\text{m}$ a $120 \mu\text{m}$, representan más del 50% de la población (Tabla 15, Gráfica 38).
- Diámetro máximo: Se distribuye fundamentalmente en tres clases: un 22% en la clase de $20-30 \mu\text{m}$, un 45% en la clase de $30-40 \mu\text{m}$ y un 29% en la clase de $40-50 \mu\text{m}$. El porcentaje de neuronas con diámetros máximos inferiores a $20 \mu\text{m}$ y superiores a $50 \mu\text{m}$ no alcanza el 5% (Tabla 16, Gráfica 39).
- Diámetro mínimo: Más del 60% de la población R3 tiene diámetros mínimos comprendidos entre $10 \mu\text{m}$ y $20 \mu\text{m}$. En el 27% mide entre 10 y $20 \mu\text{m}$, estando el 10% restante representada en la clase de $30-40 \mu\text{m}$ (Tabla 16, Gráfica 40).
- Diámetro medio: Las clases de $20-30 \mu\text{m}$ y de

30-40 μm representan el 92% de las células bucolabiales superiores, con un 48% la primera y un 44% la segunda. Los diámetros medios comprendidos entre 10 y 20 μm tienen una incidencia del 3%, siendo ésta algo superior (5%) en la clase de 40-50 μm (Tabla 16, Gráfica 41).

En un segundo tipo de análisis efectuado sobre la población bucolabial superior total, ha sido calculado el valor medio y desviación estándar del área, perímetro y diámetro medio de sus células, distribuyéndolas en 10 clases caudo-craneales consecutivas del núcleo facial, numeradas entre 1 (clase más caudal) y 10 (clase más craneal). En este estudio se han incluido las 10 clases, puesto que la población R3 abarca el núcleo motor facial en toda su extensión.

De éste análisis, cuyos resultados se muestran en la Tabla 17 y se representan en las Gráficas 42 a 44, se desprende la existencia de un comportamiento creciente en las medias de los 3 parámetros considerados. Por ejemplo, en las células de la clase más inferior, el área es de $416.52 \mu\text{m}^2 (\pm 131.80 \mu\text{m}^2)$, el perímetro, de $94.89 \mu\text{m} (\pm 16.60 \mu\text{m})$ y el diámetro medio, de $26.54 \mu\text{m} (\pm 3.80 \mu\text{m})$, en comparación con las células que ocupan las regiones más altas del núcleo, caracterizadas por unas cifras de $676.27 \mu\text{m}^2 (\pm 183.00 \mu\text{m}^2)$, $121.68 \mu\text{m} (\pm 19.9 \mu\text{m})$ y $33.68 \mu\text{m} (\pm 4.60 \mu\text{m})$ en los mismos parámetros morfométricos. Mediante las pruebas de Tukey y de Scheffé se han comprobado diferencias significativas entre las me-

dias de la clases 1 y 4. respecto de la media de la clase 10.

IIID. - RAMO
BUCOLABIAL INFERIOR.

IIID. 1. - APLICACION DE LA ENZIMA

El ramo bucolabial inferior, cuarta rama periférica de nervio facial, se sometió a estudio en un total de 5 animales experimentales: PA5, PC5, PF2, PF3 y PG2 (Tabla II), habiéndose practicado para su abordaje una incisión de los planos cutáneo-musculares faciales, paralela al borde libre del cuerpo de la mandíbula, inmediatamente por encima del relieve de la glándula mandibular. Este ramo fue seccionado a cierta distancia del tronco principal del nervio facial (Fig. 38), introduciéndose su extremo proximal en un tubo de polietileno en el que fueron depositados 3 a 8 μ l de una solución salina de HRP al 30%. Los periodos de supervivencia variaron entre 48 y 96 horas.

En todos los casos se intervino el nervio del lado izquierdo, a excepción del perro PF2, que recibió una inyección simultánea a nivel de los ramos bucolabial superior izquierdo y bucolabial inferior derecho.

IIID. 2. - TOPOGRAFIA GENERAL DEL MARCAJE

La disposición caudo-craneal que presenta la población bucolabial inferior aparece en la Figura 39. Comprende 7 niveles transversales representativos del núcleo motor facial, cuya distancia al polo inferior viene expresada de 0 a 10, y resume la localización habitualmente observada de las motoneuronas marcadas por transporte axónico retrógrado tras la aplicación de peroxidasa en el ramo bucolabial inferior. Dicha población está constituida por una serie de elementos celulares dispuestos a lo largo de una amplia columna longitudinal continua, que abarca gran parte de la altura del núcleo, aunque suele respetar sus polos caudal y craneal.

La presencia de marcaje en el polo inferior del núcleo es escasa, encontrándose por lo general de 3 a 5 células positivas, localizadas en la región lateral (nivel 0.4, Fig. 39).

En las porciones inferiores del núcleo, representadas por los niveles 1.4 y 2.9 de la Figura 39, la población bucolabial inferior muestra un buen grado de desarrollo a nivel de la región lateral, pudiéndose diferenciar en ella dos subpoblaciones: una subpoblación bucolabial inferior ventrolateral, que contiene mayor número de células y se organiza en el subnúcleo ventrolateral, y una subpoblación bucolabial inferior dorsolateral, más discreta y ubicada en el subnúcleo dorsolateral.

La organización de las motoneuronas bucolabiales -

inferiores en dos subpoblaciones, ventrolateral y dorsolateral, persiste en los niveles medios del núcleo facial (niveles 5.1 y 6.5, Fig. 39). Estas células parecen distribuirse de forma dispersa en el área citoarquitectónica correspondiente, pero a veces pueden constituir pequeños grupos neuronales - bien individualizados. En el subnúcleo ventrolateral existe cierta proporción de células arreactivas, proporción que aumenta en el subnúcleo dorsolateral. Aparte de este marcaje generalizado descrito en la región lateral, se detectan células positivas esporádicas en el seno del surco ventral, e incluso en el subnúcleo ventromedial (niveles 5.1 y 6.1, Fig. 39).

En niveles más altos del núcleo facial (nivel 8.6, Fig. 39), y paralelamente al crecimiento de las fibras del cuerpo trapezoides, se observa un retroceso gradual de la subdivisión ventrolateral, junto con una reducción de la población bucolabial inferior, que afecta principalmente a su componente ventrolateral. En las secciones superiores del núcleo facial, representadas por el nivel 9.2 de la Figura 39, la población bucolabial inferior ventrolateral desaparece por completo y sólo algunas células dorsolaterales muestran producto de reacción en su citoplasma. El polo craneal del núcleo suele estar - desprovisto de neuronas marcadas.

El marcaje ha sido detectado sin excepción en el lado homolateral a la zona de aplicación de la enzima, circunscribiéndose exclusivamente al núcleo motor facial.

IIID. 3. - DISTRIBUCION DEL MARCAJE EN CUATRO NI-
VELES CAUDO-CRANEALES DEL NUCLEO FACIAL

- NIVELES CAUDALES

La Figura 40.1a es un ejemplo de la distribución - que presenta la población bucolabial inferior en las regiones caudales del núcleo motor facial. Corresponde específicamente a una sección transversal del núcleo practicada a cierta distancia de su polo inferior, siendo notable la escasa diferenciación que muestran todavía los subnúcleos ventromedial y dorsomedial. En la parte superior de la microfotografía se observa un denso grupo neuronal que constituye la extremidad craneal del núcleo ambiguo, denominado a este nivel núcleo retrofacial.

Las motoneuronas marcadas con peroxidasa se distribuyen estrictamente en la región lateral del núcleo facial, donde se organizan en una población ventrolateral y una población dorsolateral. La disposición de estas células en el interior de los subnúcleos laterales no parece regirse por un patrón específico. Ocasionalmente, tienden a asociarse en grupos compactos de hasta 8 ó 10 elementos, como se pone de manifiesto en un detalle del subnúcleo dorsolateral (Fig. 40.1b), cuya región central aparece ocupada por una de estas agrupaciones celulares intensamente reactivas.

- NIVELES MEDIO-CAUDALES

En los niveles medio-caudales del núcleo facial - (Figs. 40.2a y 40.2b) se comprueba un desarrollo muy importante de la población bucolabial inferior, a expensas fundamentalmente de su fracción ventrolateral, cuyas células más dorsales llegan a alcanzar el límite posterior del núcleo. Sigue observándose una disociación entre las subpoblaciones ventrolateral y dorsolateral, aunque entre ambas se establecen frecuentes puntos de contacto, a través del surco lateral.

En algunas zonas de la región lateral, la organización normalmente laxa que presentan las motoneuronas HRP(+) es sustituida por agrupaciones neuronales locales, delimitadas por áreas celulares completamente arreactivas (Fig. 40.2b). En tales grupos, el número de células suele ser reducido, y su disposición irregular.

Este marcaje generalizado observado en los subnúcleos ventrolateral y dorsolateral suele acompañarse de una discreta actividad peroxidásica localizada en algunas neuronas dispuestas en la zona de transición entre los subnúcleos ventrolateral y ventromedial, pudiendo afectar incluso a ciertas células del límite ventral de este último subnúcleo - (Fig. 40.2a).

- NIVELES MEDIO-CRANEALES

La distribución de la población bucolabial inferior en las regiones medio-craneales del núcleo motor facial (Figs. 40.3a y 40.3b) es parecida a la descrita en los niveles más caudales, estando sus células segregadas en una subpoblación ventrolateral, que aún recluta la mayor parte de las mismas, y una subpoblación dorsolateral, situada por detrás y por fuera de la anterior, con la que suele mantenerse en contacto.

Comparando las Figuras 40.2a y 40.3a, la población ventrolateral adopta una forma más regular (globular) en los niveles altos, y la superficie que ocupa disminuye, a consecuencia de los cambios morfológicos que experimenta el subnúcleo ventrolateral a medida que progresa en dirección craneal. Además, ha desaparecido el grupo de motoneuronas que se extendía hasta el límite posterior del núcleo, quedando ahora alineadas las neuronas más dorsales de la población ventrolateral con las células de la superficie ventral del subnúcleo intermedio.

En la Figura 40.3a se sigue distinguiendo, así mismo, un débil marcaje localizado en algunas células del borde anterior del subnúcleo ventromedial.

- NIVELES CRANEALES

La Figura 40.4a, ampliada en la Figura 40.4b, corresponde a una sección transversal efectuada en la zona de transición entre los niveles medio-craneales

les y craneales del núcleo facial. El marcaje obtenido por transporte axónico retrógrado de HRP a través del ramo bucolabial inferior se concentra en la región lateral del núcleo. Sin embargo, las proporciones que mantienen en estos niveles superiores las poblaciones ventrolateral y dorsolateral se invierten.

La reducción numérica de la población bucolabial inferior ventrolateral, iniciada en regiones inmediatamente caudales, se acentúa progresivamente hasta su completa desaparición. Las motoneuronas bucolabiales inferiores dorsolaterales constituyen un grupo celular compacto que se prolonga en dirección craneal. si bien no suele alcanzar el extremo superior del núcleo.

IIID. 4. - CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS

La población bucolabial inferior ventrolateral - consta de neuronas de mediano tamaño y morfología triangular o multipolar, cuyas prolongaciones dendríticas parten radialmente del soma sin presentar una configuración espacial específica (Fig. 41.1). En su citoplasma puede observarse un denso precipitado del producto de reacción, que adquiere un aspecto granular fino cuando se distribuye por los segmentos proximales tanto dendríticos como axónicos.

Los axones de estas células se han visualizado durante trayectos variables, comprobándose en ellos una orientación inicialmente ventral o dorsal, pero en general dirigidos hacia la línea media.

Como habíamos señalado anteriormente, con cierta frecuencia se ha detectado actividad peroxidásica en células organizadas en pequeños grupos neuronales. En la Figura 41.1 se aprecia un detalle de las estrechas relaciones que mantienen cinco células pertenecientes a dos de estos grupos. Agrupaciones celulares parecidas han sido también observadas durante el estudio de otros ramos periféricos del nervio facial. A pesar de su gran proximidad, se desconoce la existencia de contactos intercelulares especializados entre las mismas.

Las células bucolabiales inferiores de la población dorsolateral (Figs. 40.1b y 41.2) tienen caracterís-

ticas morfológicas semejantes a las células homólogas ventrolaterales. Su soma es habitualmente multipolar, de mediano tamaño, y poseen un aparato dendrítico bastante desarrollado, de organización radial. La Figura 41.2, obtenida a partir de una preparación histológica procesada enzimáticamente y sin contratinción, muestra una motoneurona multipolar típica de esta población, provista de cuatro dendritas primarias que, tras un corto trayecto rectilíneo, se bifurcan en ángulo agudo, cada una en un plano espacial diferente.

IIID. 5. - CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS

En los casos de aplicación de HRP a nivel del ramo bucolabial inferior se han observado por término medio, en secciones histológicas alternativas, 652 (± 123) células positivas, contabilizándose un mínimo de 490 y un máximo de 732 células (Tabla 34). Esta cifra de motoneuronas representa el 26% de la población facial total, es decir, una cuarta parte del promedio de neuronas que han resultado marcadas en el estudio de los seis ramos periféricos del nervio facial.

Se exponen a continuación los datos más significativos obtenidos en el análisis morfométrico y estadístico efectuados sobre las poblaciones bucolabial inferior ventrolateral, bucolabial inferior dorsolateral y bucolabial inferior total, denominadas en el presente estudio: población R4VL, población R4DL y población R4, respectivamente.

- POBLACION BUCOLABIAL INFERIOR VENTROLATERAL (R4VL)

Las motoneuronas de la población R4VL se caracterizan por unos valores medios de: 461.61 μm^2 ($\pm 99.00 \mu\text{m}^2$) de área, 98.36 μm ($\pm 13.33 \mu\text{m}$) de perímetro, 33.39 μm ($\pm 4.72 \mu\text{m}$) de diámetro máximo, 21.44 μm ($\pm 3.42 \mu\text{m}$) de diámetro mínimo y 27.41 μm ($\pm 3.34 \mu\text{m}$) de diámetro medio, observándose en los mismos parámetros morfométricos los siguientes intervalos de variación: 246.17 μm^2 a 730.79 μm^2 en el área -

celular: 70.64 μm a 126.03 μm en el perímetro: 23.30 μm a 45.08 μm en el diámetro máximo: 14.91 μm a - 29.25 μm en el diámetro mínimo: y 19.83 μm a 32.94 μm en el diámetro medio.

Las Tablas 18 y 19 recogen las distribuciones porcentuales (relativas) calculadas en la población R4VL, correspondientes al análisis de estos cinco parámetros, y sus resultados se representan en las Gráficas 45 a 49. De dicho análisis caben destacar los siguientes datos:

- Area: El intervalo de 300 μm^2 a 600 μm^2 incluye al 86% de las neuronas bucolabiales - inferiores ventrolaterales, distribuyéndose el 5% en la clase de 200-300 μm^2 y el 9% - restante en las clases de 600 μm^2 a 800 μm^2 (Tabla 18, Gráfica 45).
- Perímetro: Varía en el rango de 70 μm a 130 μm , aunque aproximadamente la mitad de estas células posee perímetros comprendidos entre 90 μm y 110 μm . El 29% están representadas en las dos clases inferiores -de 70 μm a 90 μm - y el 20% en las dos clases superiores -de 110 μm a 130 μm - (Tabla 18, Gráfica 46).
- Diámetro máximo: Se distribuye fundamentalmente en tres clases: en el 68% de las células de la población R4VL mide entre 30 μm y 40 μm , en el 23% mide entre 20 μm y 30 μm y casi en el 10% es superior a 40 μm (Tabla 19 Gráfica 47).

- Diámetro mínimo: En dos terceras partes de la población R4VL (68%) está comprendido entre 20 μm y 30 μm , y en un tercio de la misma (32%) varía entre 10 μm y 20 μm (Tabla 19 Gráfica 48).
- Diámetro medio: También se distribuye, al igual que el diámetro mínimo, en dos clases principales: un 74% de las células bucolabiales inferiores ventrolaterales pertenecen a la clase de 20-30 μm , y un 25% se incluye en la clase inmediatamente superior. Sólo el 1% posee diámetros medios inferiores a 20% (Tabla 19, Gráfica 49).

- POBLACION BUCOLABIAL INFERIOR DORSOLATERAL (R4DL)

Sus células presentan unos valores promedio de: - 482.71 μm^2 (\pm 128.86 μm^2) de área, 100.58 μm (\pm 15.72 μm) de perímetro, 34.22 μm (\pm 5.38 μm) de diámetro máximo, 22.09 μm (\pm 4.27 μm) de diámetro mínimo, y 28.15 μm (\pm 4.15 μm) de diámetro medio, habiéndose registrado unos valores mínimos y máximos correspondientes a estos cinco parámetros de: 237.78 μm y 838.60 μm^2 en el área celular; 68.03 μm y 135.99 μm en el perímetro; 23.93 μm y 46.70 μm en el diámetro máximo; 13.52 μm y 34.31 μm en el diámetro mínimo; y 19.39 μm y 37.12 μm en el diámetro medio.

En las Tablas 20 y 21 y Gráficas 50 a 54 figuran los resultados obtenidos en el análisis morfométrico.

co efectuado sobre la población R4DL, pudiéndose extraer de este estudio las siguientes conclusiones:

- Area: Tiene un rango de variación comprendido entre $200 \mu\text{m}^2$ y $900 \mu\text{m}^2$, estando el 73% de la población R4DL incluida en las clases de $300 \mu\text{m}^2$ a $600 \mu\text{m}^2$. El área celular mide menos de $300 \mu\text{m}^2$ y más de $600 \mu\text{m}^2$ en el 9% y en el 17% de las neuronas bucolabiales inferiores dorsolaterales, respectivamente. La clase de $400\text{-}500 \mu\text{m}^2$ presenta un pico máximo de frecuencia del 34% (Tabla 20, Gráfica 50).
- Perímetro: El 97% de esta células muestra perímetros entre $70 \mu\text{m}$ y $130 \mu\text{m}$, perteneciendo el 28% de las mismas a las clases de 70 a $90 \mu\text{m}$, el 41% a las clases de 90 a $110 \mu\text{m}$ y otro 28% a las clases de 110 a $130 \mu\text{m}$ (Tabla 20, Gráfica 51).
- Diámetro máximo: Se distribuye en las clases de $20\text{-}30 \mu\text{m}$, de $30\text{-}40 \mu\text{m}$ y de $40\text{-}50 \mu\text{m}$, estando representado un 23% en la primera, un 63% en la segunda y un 14% en la tercera (Tabla 21, Gráfica 52).
- Diámetro mínimo: El porcentaje de células bucolabiales inferiores dorsolaterales cuyo diámetro mínimo mide entre $10 \mu\text{m}$ y $20 \mu\text{m}$ es del 30%, alcanzando hasta un 69% las incluidas en la clase de $20\text{-}30 \mu\text{m}$. Aproximadamente el 1.5% posee diámetros mínimos superiores a $30 \mu\text{m}$ (Tabla 21, Gráfica 53).

- Diámetro medio: Aunque puede oscilar entre 10 μm y 40 μm , las dos clases superiores de este intervalo representan al 95% de toda la población R4DL, distribuyéndose el 59% en la clase de 20-30 μm y el 36% en la clase de 30 a 40 μm . El 5% restante corresponde a la clase de 10-20 μm (Tabla 21, Gráfica 54).

- POBLACION BUCOLABIAL INFERIOR TOTAL (R4)

A partir del análisis morfométrico efectuado sobre la población R4, considerada como el conjunto de las poblaciones bucolabiales inferiores ventrolateral y dorsolateral, han resultado los siguientes promedios: 470.74 μm^2 (\pm 112.96 μm^2) en el área celular, 99.32 μm (\pm 14.40 μm) en el perímetro, 33.75 μm (\pm 5.05 μm) en el diámetro máximo, 21.72 μm (\pm 3.81 μm) en el diámetro mínimo y 27.73 μm (\pm 3.71 μm) en el diámetro medio. En la Tabla 31 figuran las medias, desviaciones estándar y valores máximos y mínimos obtenidos en este análisis, en relación a los cinco parámetros morfométricos evaluados en la población R4.

En las Tablas 22 y 23 y Gráficas 55 a 59 se muestran las distribuciones porcentuales que presentan estos cinco parámetros, destacándose los siguientes aspectos acerca de la población bucolabial inferior total:

- Area: El área celular varía en el rango de 200 μm^2 a 900 μm^2 . En el 80% mide entre 300

μm^2 y $600 \mu\text{m}^2$, existiendo un pico máximo de frecuencia del 33% en la clase de $400-500 \mu\text{m}^2$. El 7% de esta población se incluye en la clase de $200-300 \mu\text{m}^2$ y el 13% posee un área superior a $600 \mu\text{m}^2$ (Tabla 22, Gráfica 55).

- Perímetro: Está comprendido entre $60 \mu\text{m}$ y $140 \mu\text{m}$, aunque las dos clases extremas -de 60 a $70 \mu\text{m}$ y de 130 a $140 \mu\text{m}$ - sólo representan el 1% de la población. El perímetro neuronal es de $70-90 \mu\text{m}$ en el 28% de sus células, de $90-110 \mu\text{m}$ en el 47%, y de $110-130 \mu\text{m}$ en el 24% (Tabla 22, Gráfica 56).
- Diámetro máximo: Dos terceras partes de la población R4 (66%) presenta diámetros máximos entre $30 \mu\text{m}$ y $40 \mu\text{m}$, distribuyéndose el tercio restante (34%) en la clase de $20-30 \mu\text{m}$, un 23%, y en la clase de $40-50 \mu\text{m}$, un 11% (Tabla 23, Gráfica 57).
- Diámetro mínimo: El 31% de las neuronas de esta población posee diámetros mínimos incluidos en la clase de $10-20 \mu\text{m}$, y el 68% - en la clase de $20-30 \mu\text{m}$, encontrándose diámetros mínimos superiores a $30 \mu\text{m}$ en una proporción de células prácticamente despreciable (0.7%) (Tabla 23, Gráfica 58).
- Diámetro medio: Aproximadamente en el 97% de las células bucolabiales inferiores su diámetro medio oscila entre $20 \mu\text{m}$ y $40 \mu\text{m}$. Aquellas que pertenecen a la clase de $20-30 \mu\text{m}$

representan un 68%, y un 30% las incluidas en la clase de 30-40 μm . Algo menos del 3% presenta diámetros medios inferiores a 20 μm (Tabla 23, Gráfica 59).

En la población bucolabial inferior total se han efectuado también comparaciones entre las medias del área, perímetro y diámetro medio neuronales, estimadas en 10 niveles o clases caudo-craneales consecutivas del núcleo motor facial. La numeración de estas clases va desde 1, o polo caudal, hasta 10, o polo craneal, habiéndose excluido del análisis estadístico las dos clases extremas, debido al escaso número de células bucolabiales inferiores que ocupan los polos del núcleo.

Los resultados obtenidos en dicho estudio se resumen en la Tabla 24, estando representados los promedios correspondientes a esos tres parámetros morfométricos en las Gráficas 60, 61 y 62. Mediante las pruebas de Tukey y de Scheffé se ha podido comprobar que las diferencias registradas entre las diferentes clases no alcanza un nivel de significación del 5% en ninguna de las comparaciones efectuadas.

IIIE. - RAMO CERVICAL.

IIIE.1. - APLICACION DE LA ENZIMA

El ramo cervical fue abordado experimentalmente en 4 animales: PE3, PG4, PI1 y PJ1 (Tabla II), siendo intervenido en todos los casos en el lado izquierdo. Este pequeño nervio tiene su origen en el tronco principal del nervio facial, o más frecuentemente a nivel del borde ventral del ramo bucolabial inferior. Pronto adquiere un curso ventral y caudal, dividiéndose en varios ramos colaterales durante el recorrido que efectúa sobre la superficie de la glándula mandibular. Precisamente, el ramo cervical fue seccionado en este trayecto supraglandular (Fig. 42), introduciéndose su extremo proximal en el interior de un tubo de polietileno que contenía de 3 a 5 μ l de una solución salina o acuosa de peroxidasa (HRP) al 30%, donde permaneció inmerso por un periodo de tiempo comprendido entre 48 y 72 horas.

IIIE.2. - TOPOGRAFIA GENERAL DEL MARCAJE

La Figura 43 resume la disposición espacial habitualmente observada de las neuronas de origen del - ramo cervical, según se muestra en siete secciones transversales del núcleo motor facial, numeradas en sentido caudo-craneal entre 0 y 10. Estas células constituyen una discreta columna longitudinal asociada al subnúcleo ventromedial, la cual no llega a extenderse hasta las regiones extremas del núcleo.

En las porciones más caudales, representadas por los niveles 0.8 y 1.7 de la Figura 43, la presencia de células HRP(+) es escasa, y sólo excepcionalmente se halla alguna célula marcada en el polo inferior del núcleo.

En las zonas intermedias del núcleo facial (secciones 3.4, 4.5, 6.6, y 7.6 de la Fig. 43) la población cervical se encuentra más desarrollada, aunque no suelen contabilizarse más de 6-9 células positivas por sección. Las motoneuronas cervicales muestran una marcada tendencia a organizarse en un único - grupo, en el espesor del subnúcleo ventromedial. Junto a estas células HRP-reactivas siempre se observa cierta proporción de somas neuronales desprovistos de producto de reacción.

Coincidiendo con la disminución de tamaño de las - masas ventrales del núcleo facial, que tiene lugar en su parte alta (nivel 9.0, Fig. 43), el número de células que contiene la población cervical decrece rápidamente. Dicha reducción es más acusada a medi-

da que se progresa en dirección craneal, estando el polo craneal del núcleo desprovisto de marcaje.

Todos los casos examinados han presentado células positivas en la región troncoencefálica homolateral a la zona de aplicación de la enzima, no habiéndose detectado marcaje por fuera de los límites del núcleo facial.

IIIE. 3. - DISTRIBUCION DEL MARCAJE EN TRES NIVELES CAUDO-CRANEALES DEL NUCLEO FACIAL

- NIVELES CAUDALES

La Figura 44.1a representa una sección transversal practicada en la zona de transición entre los niveles caudales y medio-caudales del núcleo facial. Se aprecia un importante desarrollo de la masa lateral, estando todavía los subnúcleos de la región medial, y especialmente los subnúcleos dorsomedial y ventromedial, poco diferenciados. El marcaje sólo afecta a algunas células de este último.

Las células de la población cervical, como también se aprecia a mayor aumento en la figura siguiente (Fig. 44.1b), son escasas y forman un pequeño grupo en el subnúcleo ventromedial.

- NIVELES MEDIOS

En las Figuras 44.2a y 44.2b se muestra un ejemplo del marcaje neuronal observado en las zonas medias del núcleo facial, en el caso de aplicación de HRP a nivel del cabo proximal del ramo cervical. El marcaje es en general poco intenso y sigue localizado en el subnúcleo ventromedial. Ocasionalmente puede detectarse reactividad entre las neuronas que forman parte de los puentes celulares que comunican los subnúcleo ventromedial y ventrolateral.

- NIVELES CRANEALES

Se ha seleccionado una sección del núcleo motor facial efectuada a media distancia entre su parte media y su polo craneal (Figs. 44.3a y 44.3b). En estos niveles, las células de origen de ramo cervical continúan mostrando el mismo patrón de distribución a nivel del subnúcleo ventromedial. De nuevo se observa, entremezclada con la población cervical, cierta proporción de células ventromediales sin marcaje retrógrado aparente.

IIIE. 4. - CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS

Las células de la población cervical poseen características morfológicas propiamente motoras (Figs. 45.1 y 45.2). Son neuronas multipolares o triangulares, de mediano tamaño, en cuyo pericarión el producto de reacción ofrece un aspecto granular fino. A veces se observa una condensación perinuclear de los grumos de cromógeno (Fig. 45.2), que puede generalizarse y oscurecer todo el citoplasma (Fig. - 45.1).

El diámetro principal de las motoneuronas cervicales tiende a orientarse de acuerdo con el eje horizontal, disposición que también adoptan la mayor parte de los troncos dendríticos primarios. Respecto al trayecto de sus axones, ninguna de las variantes ensayadas del método HRP-histoquímico, incluyendo los cambios en los tiempos de supervivencia, tipo de disolvente empleado, o volúmenes de la enzima inyectados, ha conseguido ponerlo de manifiesto.

Entre las poblaciones de origen de los seis ramos periféricos del nervio facial, la población cervical ha presentado constantemente el marcaje más débil, tanto por el escaso número de células que han demostrado un transporte de la enzima, como por la precipitación laxa del cromógeno en el soma neuronal. Esta reactividad disminuida de las células cervicales ha obligado a la utilización de objetivos de mayor potencia y a la observación sistemática de las preparaciones bajo iluminación en campo oscuro, para asegurar la detección de los precipitados.

IIIE. 5. - CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS

El promedio de células positivas, contabilizadas en secciones histológicas alternativas, tras la aplicación de HRP en el ramo cervical, ha sido de 84 (± 20), registrándose un número mínimo y máximo de 74 y 112 células, respectivamente (Tabla 34). Según los datos referidos, la población cervical representa algo más del 3% respecto a la población facial total, estimada como la suma de la cifra media de neuronas marcadas durante el estudio de los seis ramos periféricos del nervio facial.

A partir del análisis morfométrico efectuado sobre las células de la población cervical, denominada población R5 en el presente estudio, se han obtenido los siguientes resultados: 505.97 μm^2 ($\pm 164.99 \mu\text{m}^2$) en el área celular, 105.13 μm ($\pm 22.01 \mu\text{m}$) en el perímetro, 36.39 μm ($\pm 8.12 \mu\text{m}$) en el diámetro máximo, 22.15 μm ($\pm 5.35 \mu\text{m}$) en el diámetro mínimo y 29.01 μm ($\pm 5.50 \mu\text{m}$) en el diámetro medio. Estos datos figuran, junto con los intervalos de variación observados en los mismos parámetros morfométricos, en la Tabla 31.

Las distribuciones calculadas en cada uno de estos cinco parámetros se recogen en las Tablas 25 y 26. Vienen expresadas en porcentajes de frecuencia relativa y aparecen representadas en las Gráficas 63 a 67. De estas distribuciones cabe destacar los siguientes datos acerca de la población R5:

- Area: Su rango de variación es de 200 a 900

- μm^2 , estando el 9% de la población incluida en la clase inferior (200-300 μm^2). El 91% de las células cervicales se reparten entre las clases de 300 a 600 μm^2 , con un 63%, y las clases de 600 a 900 μm^2 , con un 29% (Tabla 25, Gráfica 63).
- Perímetro: El perímetro de las motoneuronas cervicales está comprendido entre 60 μm y 160 μm . Es superior a 80 μm e inferior a 130 μm en el 74% de las mismas, existiendo un pico máximo de frecuencia del 20% en la clase de 100-110 μm . El 11% poseen perímetros entre 60 μm y 80 μm , y el 14%, entre 130 μm y 160 μm (Tabla 25, Gráfica 64).
 - Diámetro máximo: Varía en el intervalo de 20 μm a 60 μm , midiendo en el 91% de las células de 20 μm a 50 μm . La clase de 20-30 μm representa el 20% de los diámetros máximos, la clase de 30-40 μm el 54% y la clase de 40-50 μm el 17% (Tabla 26, Gráfica 65).
 - Diámetro mínimo: Se distribuye fundamentalmente en 3 clases: de 10-20 μm , de 20-30 μm y de 30-40 μm . Las dos primeras clases representan, cada una, el 43% de la población R5, y la última clase, el 14% (Tabla 26, Gráfica 66).
 - Diámetro medio: Aproximadamente el 91% de las células cervicales tienen diámetros medios entre 20 μm y 40 μm , siendo de 20 a 30 μm en el 53% y de 30 a 40 μm en el 38%. En

el 6% de la población R5 el diámetro medio es inferior a 20 μm y sólo en el 3% es superior a 40 μm (Tabla 26, Gráfica 67).

En un segundo tipo de análisis estadístico efectuado sobre la población cervical ha sido estudiada la distribución que presentan los valores medios del área, perímetro y diámetro medio neuronales, calculados en 10 clases o niveles caudo-craneales del núcleo facial. En el presente análisis, al igual que en el estudio de la población R4, se ha excluido la clase 1, o polo caudal, y la clase 10, o polo craneal, debido a la escasa presencia de células marcadas en estas regiones extremas del núcleo, en los casos de aplicación de la enzima en el ramo cervical.

Los datos que aparecen en la Tabla 27, representados en las Gráficas 68 a 70, indican una tendencia claramente creciente en las medias de los tres parámetros evaluados, a medida que se progresa en dirección craneal. Las diferencias son máximas entre las células pertenecientes a la clase inferior (CL2), caracterizadas por un área de 438.10 μm^2 ($\pm 74.10 \mu\text{m}^2$), un perímetro de 95.64 μm ($\pm 11.10 \mu\text{m}$) y un diámetro medio de 26.85 μm ($\pm 3.10 \mu\text{m}$), y las células de la clase superior (CL9), con una cifras medias de 750.44 μm^2 ($\pm 261.80 \mu\text{m}^2$), 132.41 μm ($\pm 32.10 \mu\text{m}$) y 38.14 μm ($\pm 7.60 \mu\text{m}$), en los mismos parámetros.

IIIF . - RAMOS
AURICULARES POSTERIORES.

IIIF. 1. - APLICACION DE LA ENZIMA

Los ramos auriculares posteriores, generalmente en número de dos, fueron abordados mediante una incisión ventral y caudal al pabellón auricular, en tres animales experimentales: PE1, PI3 y PI4 (Tabla II). Ambos ramos suelen originarse del tronco principal del nervio facial, en el último segmento del conducto de Falopio, habiendo sido seccionados conjuntamente después de atravesar el orificio estilomastoideo.

Durante las intervenciones se evitó cualquier maniobra que pudiera lesionar la arteria aurícula mayor, un importante vaso asociado al trayecto de estos ramos. En todos los casos fueron seccionados los ramos auriculares posteriores del lado izquierdo, introduciéndose sus extremos proximales en un tubo de polietileno conteniendo 5-6 μ l de una solución salina o acuosa de HRP al 30% (Fig. 46). Se emplearon periodos de supervivencia variables entre 48 y 72 horas.

IIIF. 2. - TOPOGRAFIA GENERAL DEL MARCAJE

La Figura 47 resume la distribución observada de las motoneuronas de origen de los ramos auriculares posteriores en siete secciones transversales del núcleo motor facial, cuya posición respecto al polo inferior viene expresada entre 0 y 10.

La población auricular posterior constituye una importante columna celular longitudinal circunscrita en la región medial, que abarca gran parte de la extensión caudo-craneal del núcleo. Los elementos más caudales de esta población no suelen alcanzar el polo inferior, encontrándose en éste un máximo de 2 ó 3 células marcadas (nivel 0.7, Figura 47).

La sección 1.6 de la Figura 47 señala el límite caudal de la población auricular posterior, que a partir de estos niveles se concentra en el subnúcleo dorsomedial. Sólo algunas células positivas dispersas ocupan las regiones vecinas del subnúcleo intermedio-medial.

La distribución del marcaje en niveles progresivamente craneales del núcleo (secciones 2.5, 4.3, 6.1 y 7.9) continúa afectando al subnúcleo dorsomedial. Es constante la presencia de cierta proporción de somas neuronales sin trazas del producto de reacción, entremezclados con un mayor número de células mediana o intensamente reactivas. También se observa un ligero incremento del marcaje por fuera del subnúcleo dorsomedial, localizado en el subnúcleo intermedio-medial. En este último se pueden detec-

tar células HRP(+) en cualquier posición, aunque - éstas tienden a disponerse en las porciones mediales del subnúcleo intermedio-medial y en las zonas limítrofes entre los subnúcleos intermedio-medial y dorsomedial. Así mismo, muestran reactividad las - grandes células que pueblan el borde medial del - subnúcleo intermedio-medial.

En los niveles craneales del núcleo facial (sección 8.9, Figura 47) la disminución de tamaño del subnúcleo dorsomedial se acompaña de una rápida reducción de la población auricular posterior. Sin embargo, esta población se prolonga en dirección craneal hasta alcanzar la extremidad superior del núcleo. El marcaje que afectaba a las células más internas del subnúcleo intermedio-medial en niveles inmediatamente inferiores desaparece casi por completo, sustituyéndose por un marcaje esporádico en algunas células localizadas en el vértice medial - del núcleo.

El marcaje obtenido en los tres casos estudiados ha sido homolateral a la zona de aplicación de la enzima, no habiéndose registrado actividad peroxidásica en la región contralateral, ni en otras regiones troncoencefálicas distintas al núcleo facial.

IIIF. 3. - DISTRIBUCION DEL MARCAJE EN CUATRO NI-
VELES CAUDO-CRANEALES DEL NUCLEO FACIAL

- NIVELES CAUDALES

La población auricular posterior apenas tiene representación en el polo inferior del núcleo facial. Las primeras células positivas empiezan a observarse en la parte medial del subnúcleo intermedio-medial y por detrás del límite dorsal de éste, en la zona donde se asentará más cranealmente el subnúcleo dorsomedial (nivel 0.7, Figura 47).

A cierta distancia del polo inferior, en la región interpuesta entre los niveles caudales y medio-caudales del núcleo facial, la población auricular posterior aumenta (Fig. 48.1a). La mayoría de sus células se distribuyen irregularmente en el espesor del subnúcleo dorsomedial, persistiendo cierto marcaje a nivel de la porción medial del subnúcleo intermedio-medial (Fig. 48.2a).

- NIVELES MEDIO-CAUDALES

La Figura 48.2a demuestra la disposición de las células de origen de los ramos auriculares posteriores en una sección transversal efectuada en la parte alta del tercio inferior del núcleo motor facial. El marcaje, como se observa a mayor aumento en la figura siguiente (Fig. 48.2b), afecta principalmente al subnúcleo dorsomedial, existiendo una importante proporción de células dorsomediales en las

que no puede detectarse el producto de reacción.

En la zona que establece el límite entre los subnúcleos dorsomedial e intermedio-medial suelen hallarse abundantes células HRP(+), siendo también constante la presencia de marcaje en una banda medial del subnúcleo intermedio-medial.

- NIVELES MEDIO-CRANEALES

El patrón de distribución de las motoneuronas auriculares posteriores en los niveles medio-craneales del núcleo facial es similar al que presentaban en secciones anteriores (Figs. 48.3a y 48.3b). El marcaje en el subnúcleo dorsomedial no parece seguir un comportamiento específico y nunca afecta a la totalidad de sus células.

Aumenta, así mismo, el número de células positivas localizadas en el subnúcleo intermedio-medial, destacando entre ellas el marcaje de las células de gran tamaño ubicadas en el borde medial del núcleo facial, por delante de la división dorsomedial. En estos niveles puede ser difícil determinar si la localización de las células marcadas es dorsomedial o intermedio-medial, debido a la proximidad que mantienen ambas fracciones de la población auricular posterior, y a la falta de fronteras topográficas precisas que delimiten los dos subnúcleos.

- NIVELES CRANEALES

En la transición entre los niveles medio-craneales y los niveles propiamente craneales se aprecia una progresiva reducción de la población auricular posterior, perdiéndose en primer lugar la reactividad de aquellos elementos celulares cuya posición es más ventral (Figs. 48.4a y 48.4b). Sin embargo, las grandes motoneuronas internas del subnúcleo intermedio-medial aparecen constantemente marcadas, siendo observadas hasta regiones bastante altas.

El marcaje también disminuye en el subnúcleo dorso-medial, pero todavía en el polo craneal del núcleo una importante proporción de células dorsomediales conserva abundante producto de reacción en su citoplasma.

IIIF. 4. - CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS

Las Figuras 49.1 y 49.2 indican la disposición que presentan en el plano transversal las neuronas de la población auricular posterior localizadas en el subnúcleo dorsomedial. según se muestra en dos secciones histológicas pertenecientes a una serie sin contraindicación, y seleccionadas respectivamente de las regiones medias y medio-craneales del núcleo facial.

Dichas células se distribuyen ampliamente sobre la superficie del subnúcleo dorsomedial, adoptando en conjunto su misma configuración circular o elíptica. Como se observa en estas dos microfotografías, el marcaje retrógrado puede darse en algunas células dispersas, aunque en general las células marcadas tienden a confluír en pequeños grupos neuronales compuestos de 2 a 4 elementos.

Entre la población auricular posterior dorsomedial existen células triangulares y poligonales de mediano tamaño, predominando sin embargo las formas redondas o fusiformes pequeñas (Figs. 49.1, 49.2, 50.1, 50.2). Las células fusiformes suelen ser las más periféricas, disponiéndose su diámetro principal tangencialmente al perímetro que circunscribe a la población (Figs. 49.1 y 49.2).

El producto de reacción constituye en la mayor parte de los casos un denso precipitado que oscurece todo el citoplasma (Figs. 50.1 y 50.2), acumulándose en forma de gránulos esféricos en las 3-5 dendritas

primarias que parten radialmente del soma. En los segmentos iniciales de las dendritas secundarias el contenido granular es todavía más fino (Fig. 49.1).

La visualización de la prolongación cilindroaxil ha sido inconstante. Puede originarse directamente del cuerpo celular o de una dendrita, y su tramo inicial no adopta necesariamente una dirección dorsal.

Ejemplos del marcaje adicional detectado en algunas células internas del subnúcleo intermedio-medial se presentan en la Figura 51. En las Figuras 51.1a y 51.2a se aprecia la proximidad de estas motoneuronas al borde medial del núcleo facial. Son células de morfología poligonal y fusiforme, y están provistas de un aparato dendrítico bien desarrollado. El eje principal de los elementos fusiformes se orienta según una dirección oblicua ántero-posterior y látero-medial, siendo frecuentemente horizontal en las células poligonales. Estas últimas se encuentran entre las células más grandes del núcleo facial, pudiendo superar las 60 μm el diámetro medio de su pericarión.

IIIF. 5. - CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS

Tras la aplicación de la enzima peroxidasa en el extremo proximal de los ramos auriculares posteriores se ha contabilizado, en secciones histológicas alternativas, una media de 285 (± 54) células positivas, obteniéndose unas cifras mínimas y máximas de 214 y 320 células, respectivamente (Tabla 34). La población auricular posterior representa algo más del 11% de la población facial total, estimada como la suma del promedio de neuronas que han resultado marcadas en el estudio de los seis ramos periféricos del nervio facial.

Desde el punto de vista morfométrico, las motoneuronas de la población auricular posterior, denominada población R6 en el presente análisis, se caracterizan por un área celular de $498.93 \mu\text{m}^2$ ($\pm 262.35 \mu\text{m}^2$), un perímetro de $105.42 \mu\text{m}$ ($\pm 33.28 \mu\text{m}$), un diámetro máximo de $36.34 \mu\text{m}$ ($\pm 11.01 \mu\text{m}$), un diámetro mínimo de $22.52 \mu\text{m}$ ($\pm 7.12 \mu\text{m}$) y un diámetro medio de $29.45 \mu\text{m}$ ($\pm 8.54 \mu\text{m}$). Estos valores medios, sus desviaciones estándar, así como los valores extremos correspondientes a los cinco parámetros indicados se recogen en la Tabla 31.

Las Tablas 28 y 29 muestran las distribuciones calculadas respecto al área, al perímetro y a los diámetros máximo, mínimo y medio. Los resultados vienen expresados en frecuencias relativas porcentuales y están representados en las Gráficas 71 a 75. A partir de estas distribuciones cabe señalar los

siguientes datos acerca de la población R6:

- Area: Tiene un intervalo de variación comprendido entre $100 \mu\text{m}^2$ y $1700 \mu\text{m}^2$. En el 84% de las células auriculares posteriores el área mide de $200 \mu\text{m}^2$ a $600 \mu\text{m}^2$, siendo de 300 a $500 \mu\text{m}^2$ en el 60%. Sólo en el 1% es inferior a $200 \mu\text{m}^2$ y en el 15% es superior a $600 \mu\text{m}^2$. (Tabla 28, Gráfica 71).
- Perímetro: También muestra una amplia gama de variación, que va desde $50 \mu\text{m}$ hasta $240 \mu\text{m}$. El 3% de la población R6 tiene perímetros entre $50 \mu\text{m}$ y $70 \mu\text{m}$, el 84% entre $70 \mu\text{m}$ y $130 \mu\text{m}$ y el 13% restante se distribuye en las clases de 130 a $240 \mu\text{m}$ (Tabla 28, Gráfica 72).
- Diámetro máximo: El diámetro máximo de las motoneuronas auriculares posteriores está comprendido entre $20 \mu\text{m}$ y $80 \mu\text{m}$, siendo inferior a $50 \mu\text{m}$ en el 91% y superior a este límite en el 9%. Las tres primeras clases, es decir, de $20 \mu\text{m}$ a $50 \mu\text{m}$, representan el 32%, el 41% y el 18% de la población R6, respectivamente (Tabla 29, Gráfica 73).
- Diámetro mínimo: El 40% de estas células pertenecen, por su diámetro mínimo, a la clase de 10 - $20 \mu\text{m}$, y el 48% a la clase de 20 - $30 \mu\text{m}$. El otro 12% se distribuye en las tres clases siguientes (Tabla 29, Gráfica 74).

- Diámetro medio: En el 87% de las células de la población R6 mide entre 20 μm y 40 μm , de las cuales más de dos terceras partes (el 64%) pertenecen a la clase de 20-30 μm . El 3% presenta diámetros medios entre 10 μm y 20 μm . En el 10% es superior a 40 μm e inferior a 70 μm (Tabla 29, Gráfica 75).

Los resultados obtenidos en el estudio de la distribución de los valores medios del área, perímetro y diámetro medio en la población auricular posterior, calculados en 10 clases o niveles caudo-craneales del núcleo facial, figuran en la Tabla 30 y se representan en las Gráficas 76 a 78. La clase 1, o polo inferior, ha sido excluida del análisis a consecuencia del escaso número de células marcadas presentes en los niveles más caudales del núcleo en los casos de aplicación de HRP en los ramos auriculares posteriores.

Según los datos aportados por el análisis de la varianza aplicado a estas distribuciones, no son significativas las diferencias halladas entre los promedios calculados en cada clase caudo-craneal, en ninguno de los tres parámetros morfométricos evaluados.

IIIG. - MORFOMETRIA TOTAL.

CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS DE LA POBLACION FACIAL TOTAL

La Tabla 34 resume el número de células que han demostrado reactividad tras la aplicación selectiva de la enzima peroxidasa en el cabo proximal de los seis ramos periféricos del nervio facial, contabilizadas en secciones histológicas alternativas. Dichos valores están expresados en frecuencias absolutas y la suma de los mismos totaliza:

- Mínimo: 1967 células.
- Máximo: 2941 células.
- Media: 2491 células.

La representación de los valores medios puede observarse en la Gráfica 87.

El estudio morfométrico efectuado sobre las motoneuronas de la población facial total ha arrojado los siguientes resultados:

- Area: 620.30 μm^2 (\pm 305.76 μm^2).
- Perímetro: 113.49 μm (\pm 31.91 μm).
- Diámetro máximo: 38.56 μm (\pm 10.19 μm).
- Diámetro mínimo: 24.82 μm (\pm 7.30 μm).
- Diámetro medio: 31.68 μm (\pm 8.17 μm).

Los valores mínimos, máximos y medios correspondientes a estos parámetros se presentan en la Tabla 33.

Así mismo, en la Tabla 31 se expresan los valores medios, mínimos y máximos calculados en idénticos parámetros morfométricos, correspondientes al análisis estadístico efectuado sobre cada una de las poblaciones de origen de los seis ramos periféricos del nervio facial. La representación de los valores medios obtenidos en el área celular aparece en la Gráfica 79, en la Gráfica 80 se muestra la del perímetro, y en las Gráficas 81 a 83 la de los diámetros neuronales máximo, mínimo y medio. Estadísticamente, las diferencias registradas en cuanto al tamaño, entre las neuronas de la población R2 y el resto de poblaciones, son significativas en un 1%, y entre las motoneuronas bucolabiales superiores (R3) y bucolabiales inferiores (R4), en un 5%, según el análisis de la varianza practicado con estas seis poblaciones neuronales.

Los valores mínimos, máximos y medios calculados en tres parámetros morfométricos, área, perímetro y diámetro medio neuronales, se muestran en la Tabla 32, atendiendo a su distribución en 10 clases o niveles caudo-craneales consecutivos del núcleo facial. Estos datos corresponden al estudio efectuado sobre la población facial total, representándose los valores medios en las Gráficas 84 a 86.

El análisis de la varianza aplicado a estas distribuciones indica la existencia de diferencias significativas entre las medias calculadas en los 10 niveles caudo-craneales. La aplicación de las pruebas de Tukey y de Scheffé han demostrado que las diferencias observadas entre las medias de las clases 2

a 8 respecto de la clase 10 son significativas en un 1%, y entre la clase 9 y la clase 10. en un 5%. También alcanza una significación del 5% las diferencias halladas entre las clases 2 y 4 respecto de la clase 9, y de la clase 4 respecto de la clase 7, confirmándose en la población facial total la tendencia que muestran los elementos celulares más grandes a ocupar los niveles más craneales del núcleo.

Por último, en las Gráficas 88 a 95 se presentan una serie de histogramas tridimensionales que resumen las distribuciones observadas en las seis poblaciones de origen del nervio facial, en relación a los distintos parámetros morfométricos evaluados. Las diferentes poblaciones neuronales aparecen dispuestas a lo largo del eje x, representándose la población R1 a la izquierda y la población R6 a la derecha. La magnitud expresada en el eje y, es decir, la altura de las columnas es proporcional al porcentaje de células que pertenecen a una determinada clase. En el eje z quedan representados los diferentes intervalos de clase seleccionados en cada uno de los parámetros estudiados. Estos intervalos son de $100 \mu\text{m}^2$ en el área celular, y de $10 \mu\text{m}$ en el perímetro y diámetros máximo, mínimo y medio.

En las Gráficas 93 a 95 las subdivisiones efectuadas sobre el eje z corresponden a las 10 clases caudo-craneales en las que se ha fraccionado el núcleo facial, siendo creciente la disposición de estas clases en sentido ántero-posterior. El eje y expresa los promedios registrados tanto en el área

(Gráfica 93), en el perímetro (Gráfica 94) como en el diámetro medio (Gráfica 95).

Todos los histogramas han sido construidos a partir de las tablas donde figuran los datos morfométricos totales obtenidos en las seis poblaciones neuronales del núcleo facial. Específicamente, los datos representados en las Gráficas 88 y 89 proceden de las Tablas 1, 8, 15, 22, 25 y 28; las Gráficas 90 a 92, de las Tablas 2, 9, 16, 23, 26 y 29; y las Gráficas 93 a 95, de las Tablas 3, 10, 17, 24, 27 y 30.

DISCUSSION

El estudio experimental del núcleo motor facial del perro que hemos efectuado mediante técnicas histológicas estándar cito- y mielo- arquitectónicas, - complementado con métodos informáticos de reconstrucción tridimensional de la superficie externa del núcleo, de detección histoquímica de la enzima HRP tras su captación y transporte retrógrado desde el lugar de aplicación, y de caracterización morfológica y morfométrica de las células de origen de las seis ramas periféricas principales del nervio facial, utilizando técnicas de procesamiento digital de imágenes, nos ha permitido determinar con precisión la organización anátomo-funcional que presenta este importante centro nervioso.

Discutiremos en primer lugar los aspectos propiamente morfotopográficos y citoarquitectónicos observados en el núcleo motor facial. En segundo término, la representación topográfica de las ramas superficiales del nervio facial en su núcleo de origen, puesta de manifiesto en nuestras investigaciones, será contrastada en relación a los datos aportados por la bibliografía.

El núcleo motor VII del perro, como señala la mayo-

ría de autores, es un centro bulbo-protuberencial. La mitad caudal del núcleo protuye en la superficie ventrolateral del bulbo raquídeo, de la cual se distancia progresivamente a medida que aparecen las fibras más caudales del cuerpo trapezoides. Su polo craneal rebasa el límite inferior del núcleo olivar superior. Esta última estructura y el cuerpo trapezoides pertenecen, según MEYER (1964), al mielencéfalo, mientras que para TABER (1961), PAPEZ (1967) y ARROYO-GUIJARRO y cols. (1982) tienen significación pónica.

La localización bulbo-protuberencial también es compartida por el núcleo facial de otros carnívoros. En ciertos mamíferos marsupiales, roedores y lagomorfos su topografía es estrictamente bulbar, situándose en los primates, incluido el hombre, a nivel de la protuberancia (A. KAPPERS y cols., 1936; M. NISHI, 1965).

Para cuantificar el grado de extensión caudal que alcanza el núcleo motor facial y poder efectuar comparaciones intra- e inter- específicas, se ha utilizado como referencia la distancia comprendida entre el polo superior del núcleo olivar inferior y el polo caudal del núcleo facial. En nuestro material la distancia media que separa ambos núcleos ha sido de 0.59 mm en el lado izquierdo y de 0.62 mm en el lado derecho, cifras que coinciden con la distancia de 0.6 mm aportada por Van BUSKIRK (1945) en perros adultos. VRAA-JENSEN (1942) estima, también en perros adultos, que esta separación es de 1 mm, magnitud que se encuentra dentro de los límites de variabilidad observados por nosotros.

Respecto a las dimensiones del núcleo facial. VRAA-JENSEN (1942) señala una longitud caudo-craneal de 3 mm, un diámetro máximo de 2.5 mm en el plano frontal, y de 1.0 mm en plano sagital. Para Van BUSKIRK (1945) las dimensiones del núcleo son de 2.97 mm, 2.25 mm y 1.75 mm. Según nuestros datos, la altura media es aproximadamente de 2.14 mm, obteniéndose en los niveles medios del núcleo un diámetro medio transversal (DMAX.) de 2.24 mm y un diámetro medio sagital (DMIN.) de 1.24 mm.

Las diferencias más importantes se refieren a la altura del núcleo facial y pueden explicarse en función de la mayor edad de los animales experimentales en los que VRAA-JENSEN y Van BUSKIRK efectuaron sus determinaciones. Además, el material utilizado en el presente estudio para realizar tales mediciones ha sido sistemáticamente fijado, mediante perfusión trascardíaca, con paraformaldehído al 4% tamponado. En esta solución fijadora ha permanecido durante 10-14 días, mientras que VRAA-JENSEN emplea un simple método de fijación del encéfalo por inmersión, durante 48 horas, en una mezcla de alcohol-formol. Estas diferencias metodológicas pueden inducir cierta variabilidad en cuanto al grado de retracción que sufren los tejidos como resultado de su fijación.

Como se deduce de los datos morfométricos tabulados en apartado IA.3 de la Observaciones, el núcleo motor VII presenta mayores dimensiones en las secciones transversales practicadas en los niveles medios y medio-craneales, con respecto a las secciones pro-

cedentes de los niveles medio-caudales. La superficie que ocupa en las regiones centrales puede llegar a ser un 34% superior al área calculada a media distancia entre su centro y el polo inferior, existiendo sólo un decremento del 15% entre los niveles medios y medio-craneales.

Una estrecha relación de vecindad entre el límite dorsal del polo caudal del núcleo facial y el borde anterior de la extremidad craneal del núcleo ambiguo -o núcleo retrofacial- (J. OLSZEWSKI y D. BAXTER, 1954; E. TABER, 1961) ha sido señalada por MARINESCO (1899), Van GEHUCHTEN (1906), YAGITA (1910), VRAA-JENSEN (1942), NISHI (1965), COURVILLE (1966b) y RADPOUR (1977) en diversas especies. En el perro, hemos observado que dicha relación se establece especialmente con los subnúcleos intermedio y dorso-lateral del núcleo facial. Esta relación puede prolongarse hasta la transición entre los niveles caudal y medio-caudal del núcleo. VRAA-JENSEN (1942) ha identificado en 25 secciones histológicas sucesivas, de 10 μ m de espesor, las dos masas nucleares, estimando que ambos núcleos quedan enfrentados durante 250-300 μ m.

La perfecta continuidad de la columna eferente visceral especial, existente a nivel del bulbo raquídeo, podría sustentar una de las bases anatómicas que subyacen a la actividad coordinada de las neuronas branquiomotoras que participan en la inervación de las musculaturas facial, oral, laríngea y faríngea. El control de ciertas funciones viscerales, como la masticación, respiración, deglución, y

vocalización, depende de las células de esta columna, y la contigüidad entre el núcleo facial y el núcleo ambiguo facilitaría su coordinación.

NOMURA y MIZUNO (1983), en el gato, y WALLACH y colaboradores (1983), en el perro, han demostrado con técnicas HRP-neurohistoquímicas la representación de las neuronas de origen del nervio laríngeo superior en las porciones orales del núcleo ambiguo. Más concretamente, la aplicación selectiva de peroxidasa en el espesor del músculo cricotiroides proporciona un intenso marcaje en un grupo compacto de neuronas localizadas precisamente en el tercio rostral del núcleo ambiguo, caudal y dorsal al núcleo facial (C. F. L. HINRICHSEN y A. T. RYAN, 1981; R. PASARO y cols., 1983; P. J. DAVIS y B. S. NAIL, 1984). El cricotiroides es fundamentalmente un músculo tensor de las cuerdas vocales (E. MILLER y cols., 1964).

Las motoneuronas que inervan la musculatura faríngea y específicamente el músculo estilofaríngeo, implicados en funciones de vocalización y deglución, se organizan, así mismo, en las porciones más altas del núcleo ambiguo (S. NOMURA y N. MIZUNO, 1982; H. Van LOVEREN y cols., 1985).

Por otra parte, la musculatura nasolabial se halla representada en las regiones del núcleo facial que entran casi en contacto con el núcleo ambiguo, es decir, en los subnúcleos intermedio y dorsolateral. Esto ha sido comprobado mediante la inyección intramuscular de HRP en el ratón (K. W. ASHWELL, 1982; M. KOMIYAMA y cols., 1984) y en la rata (C. R. R. WATSON y cols., 1982; C. F. L. HINRICHSEN y C. D. WATSON,

1984), y por medio de la aplicación de la enzima a nivel de los ramos que la inervan (M. KUME y cols., 1978; S. RADPOUR y R. R. GACEK, 1980; A. PRATS-GALINO y cols., 1985; M. UEMURA-SUMI y cols., 1986). Esta musculatura participa en los mecanismos respiratorios (C. T. SASAKI y D. G. MANN, 1976; D. G. MANN y cols., 1977), siendo también activa durante la olfacción, la masticación (L. E. WINESKI y W. A. WEIJS, 1981) e incluso la vocalización (P. EKMAN, 1973).

Otras relaciones topográficas importantes del núcleo motor del nervio facial son establecidas, por su cara ventral, con las fibras del cordón anterolateral; dorsomedialmente, con la formación reticular gigantocelular; dorsal y lateralmente, con la formación reticular parvocelular; y por su borde externo, y a través de ésta última, con el núcleo y tracto espinal del nervio trigémino. En los niveles craneales la superficie ventral del núcleo contacta con las fibras caudales del cuerpo trapezoides y con las regiones caudales del complejo olivar superior.

A través del cordón antero-lateral, el núcleo facial recibe gran parte de sus aferencias espinales procedentes de los segmentos cervicales más orales, como ha sido puesto de manifiesto con el empleo de técnicas degenerativas (W. R. MEHLER y cols., 1960; R. M. DOM y cols., 1973; F. W. L. KERR, 1975; R. S. ERZURUMLU y H. P. KILLACKEY, 1979), y confirmado recientemente por aplicación de métodos trazadores enzimáticos (T. TANAKA y cols., 1978) y autorradiográficos

(G. HOLSTEGE y cols., 1977; K. NAKANO y cols., 1986).

Dorsal al núcleo facial, en las regiones correspondientes al núcleo reticular parvocelular y núcleo espinal del nervio trigémino, se ha descrito un complejo sistema propiobulbar, constituido por neuronas internunciales, que establece conexiones entre los núcleos motores de los pares craneales trigémino, facial, ambiguo e hipogloso (G. HOLSTEGE y H. G. J. M. KUYPERS, 1977; G. HOLSTEGE y cols., 1977; Y. TAKEUCHI y cols., 1979; J. B. TRAVERS y R. NORNGREN, 1983). Estas neuronas presentan una clara organización columnar, habiéndose postulado su participación en diversos reflejos oro-faciales (W. M. PANNETON y G. F. MARTIN, 1983; J. B. TRAVERS y R. NORNGREN, 1983). Contrariamente, parecen escasas las aferencias que recibe el núcleo facial procedentes del núcleo reticular gigantocelular (G. HOLSTEGE y H. G. J. M. KUYPERS, 1977; G. HOLSTEGE y cols., 1977; W. M. PANNETON y G. F. MARTIN, 1983).

También son conocidas, desde los trabajos clásicos de RASMUSSEN (1946), las conexiones olivo-faciales que, partiendo de las regiones caudales del complejo olivar superior, están en contacto o en la proximidad del núcleo motor facial. Estas conexiones, al servicio de reflejos acústico-faciales, estarían funcionalmente relacionadas con las fibras del cuerpo trapezoides que establecen sinápsis con cierta población de motoneuronas faciales (E. BORG, 1973).

En cuanto al trayecto intraencefálico del nervio facial, nuestras observaciones coinciden con las efectuadas por la mayor parte de autores (G. F. VRAA-JENSEN, 1942; M. NISHI, 1965; J. C. BROWN y B. HOWLETT, 1968). En el espesor del núcleo facial, las fibras radiculares sigue un trayecto sinuoso, dirigiéndose hacia los bordes dorsal y dorsomedial del núcleo. El axón de las motoneuronas faciales, como se ha demostrado con el método de Golgi (S. RAMON Y CAJAL, 1909-1911; W. M. FALLS y J. S. KING, 1976a) puede originarse directamente del soma neuronal o a partir de una dendrita primaria. El curso inicial del axón no es necesariamente dorsal, y en ocasiones adopta una dirección ventral u horizontal antes de incurvarse dorsalmente. Este trayecto en forma de asa ha sido descrito con detalle por SHAW y BAKER (1985) en motoneuronas inyectadas intracelularmente con peroxidasa, después de identificarlas mediante el registro de su activación antidrómica a través de electrodos implantados en el ramo cigomático.

Después de abandonado el núcleo facial, las fibras radiculares se organizan en pequeños fascículos de dirección dorsomedial que constituyen la raíz ascendente. Esta confluye en la parte externa del núcleo motor ocular externo y se sitúa por detrás del mismo (G. F. VRAA-JENSEN, 1942).

Según hemos descrito en nuestro material, la segunda porción, o raíz horizontal (rodilla), presenta una ubicación dorsomedial en relación al núcleo del VI par a lo largo de su trayecto subependimario, confirmando observaciones previas efectuadas por -

NISHI (1965).

De acuerdo con los resultados obtenidos, debe admitirse la ausencia de fibras decusadas en la raíz descendente y en los ramos periféricos principales del nervio facial, ya que no ha podido detectarse actividad peroxidásica en las motoneuronas del núcleo facial contralateral a la zona de inyección de la enzima, en ninguno de los 27 casos en los que se practicaron abordajes unilaterales. Quedan así confirmados los trabajos de YAGITA (1910), PAPEZ (1927), COURVILLE (1966b), FERGUSON y colaboradores (1977) y KOMIYAMA y colaboradores (1984), que demostraban cambios degenerativos unilaterales en las células de núcleo facial, tras la ablación del nervio del mismo lado.

Pruebas más recientes que confirman, así mismo, el origen exclusivamente homolateral de las fibras branquimotoras faciales, se basan en la aplicación directa de peroxidasa en el cabo proximal del tronco principal y de las ramas terminales del nervio facial (J. H. FERGUSON y cols., 1977; R. J. CONTRERAS y cols., 1980; E. SHOHARA y A. SAKAI, 1983; K. SEMBA, 1984), o en la inyección selectiva de la enzima a nivel de grupos musculares faciales específicos, en marsupiales (R. M. DOM y X. J. ZIELINSKI, 1977; J. PROVIS, 1977; R. M. DOM, 1982), en cobayas (M. UEMURA-SUMI y cols., 1986), en el ratón (K. W. ASHWELL, 1982; M. KOMIYAMA y cols., 1984), en la rata (C. R. R. WATSON y cols., 1982; C. F. HINRICHSEN y C. D. WATSON, 1984; B. G. KLEIN y R. W. RHOADES, 1985) y en el gato (S. RADPOUR, 1977; M. KUME y cols., 1978; S. RADPOUR y R. R. GACEK, 1980; M. D. SHAW y R. BAKER, 1985).

En contraposición, FERGUSON y colaboradores (1977), basándose en procedimientos autorradiográficos, no descartan la posibilidad de que exista un pequeño componente decusado. Sin embargo, refieren la ausencia tanto de cambios degenerativos contralaterales a la lesión nerviosa periférica del facial, como de marcaje enzimático retrógrado contralateral.

El marcaje bilateral observado en las porciones internas de la subdivisión medial del núcleo motor facial de la rata (E. FRIAUF y H. HERBERT, 1985) secundario a la inyección de HRP en el músculo interescutular, es también de difícil valoración, habiendo sido interpretado por los propios autores como el resultado de un problema metodológico de difusión de la enzima hacia la parte contralateral del músculo inyectado.

Las fibras que cruzan el rafe entre ambas rodillas del nervio facial, descritas por RAMON y CAJAL (1904), ZIEHEN (1925), WINDLE (1933), PEARSON (1947), NISHI (1965) y ARROYO-GUIJARRO y colaboradores (1982) en material histológico normal, tratado con métodos fibro- y mielo- arquitectónicos, pertenecerían posiblemente al pedúnculo olivar o haz olivococlear (J. W. PAPEZ, 1930; G. L. RASMUSSEN, 1946; J. C. BROWN y HOWLETT, 1968) y algunas de ellas tendrían origen vestibular (J. L. ADDENS, 1934; J. W. PAPEZ, 1967; E. TARLOV, 1975). Ambos sistemas, peduncular y vestibular, poseen componentes cruzados que se decusan en la vecindad de la rodilla.

Es improbable que estas fibras, tal como sugirió -

ADDENS (1934). sean de carácter visceromotor y procedan del núcleo salivatorio superior o del complejo lácrimo-muconasal. Así, por ejemplo, el depósito de cristales o soluciones de peroxidasa en el cabo proximal del nervio intermediario de Wrisberg (H. SATOMI y cols., 1979), en la cuerda del tímpano (H. SATOMI y cols., 1979; R. J. CONTRERAS y cols., 1980; J. E. NICHOLSON y C. M. SEVERIN, 1981; S. NOMURA y N. MIZUNO, 1981), en el nervio petroso superficial mayor (M. M. GOMEZ, 1979; R. J. CONTRERAS y cols., 1980; S. NOMURA y N. MIZUNO, 1983b) y en el nervio lingual (J. S. WAY., 1981), ha demostrado el origen homolateral de las fibras visceromotoras relacionadas con el nervio facial. Resultados análogos han sido aportados por CHIBUZO y CUMMINGS (1980), GONZALO y colaboradores (1981), y AZUMA y colaboradores (1983) aplicando directamente la enzima a nivel de las glándulas submandibular y sublingual, en el ganglio esfenopalatino y en el nervio vidiano, respectivamente.

Por el contrario, y sólo en los primates, se han aportado pruebas en relación a la localización bilateral, con predominio homolateral, de las neuronas parasimpáticas preganglionares que inervan la glándula submandibular (S. A. PERWAIZ y M. A. KARIM, 1982).

Parece así mismo improbable, que las fibras interpretadas como axones faciales decusados sean de carácter sensitivo. NOMURA y MIZUNO (1981), en un estudio efectuado en el gato, localizan los somas de origen del componente aferente de la cuerda del tímpano en el ganglio geniculado homolateral. En este ganglio, AZUMA y colaboradores (1983) ubican el

origen homolateral de las fibras aferentes del nervio vidiano. En los ganglios geniculado, yugular del neumogástrico y semilunar del trigémino, se hallan las neuronas sensitivas cuyas prolongaciones periféricas circulan homolateralmente por los ramos musculares extrapetrosos (L. THOMANDER y cols., 1982) y ramos glándulo-salivatorios del nervio facial (G. A. CHIBUZO y J. F. CUMMINGS, 1980). Las proyecciones centrales de las fibras aferentes asociadas al nervio facial han sido estudiadas con los métodos degenerativos de Nauta-Gygax y de Fink-Heimer (F. W. L. KERR, 1962; A. L. RHOTON, 1968) y con técnicas trazadoras enzimáticas (S. NOMURA y N. MIZUNO, 1981; Y. HO-SOYA e Y. SUGIURA, 1984). Se ha comprobado que su distribución, en diversas áreas del tronco del encéfalo (núcleo solitario, núcleos sensitivos del nervio trigémino) y del asta posterior medular, se conserva homolateral.

Las aportaciones morfológicas y electrofisiológicas sobre la localización de las neuronas de origen de las fibras destinadas a la musculatura facial profunda, parecen descartar la existencia de un componente branquiomotor 'profundo' entre las fibras yuxtependimarias que se decusan en la vecindad de la rodilla del nervio facial.

Las motoneuronas que inervan el vientre posterior del músculo digástrico son homolaterales y se concentran en el núcleo facial accesorio (VIIa), una pequeña agrupación neuronal dorsal al núcleo facial principal y medial a la raíz descendente del nervio facial (N. MIZUNO y cols., 1975; M. KUME y cols., 1978;

K. MATSUDA y cols., 1979; K. GRANT y cols., 1981; K. W. ASHWELL, 1982; C. R. R. WATSON y cols., 1982; E. SHOHARA y A. SAKAI, 1983; C. F. L. HINRICHSEN y C. D. WATSON, 1984; M. KOMIYAMA y cols., 1984).

Los axones destinados al músculo estapedio tienen origen homolateral y las neuronas que lo inervan - han sido descritas en la subdivisión medial del núcleo motor facial (G. F. VRAA-JENSEN, 1942; E. BORG, 1973), en las regiones que circunscriben a éste (M. J. LYON, 1978; M. D. SHAW y R. BAKER, 1983a) y en el núcleo accesorio del VII par (K. W. ASHWELL, 1982).

Por último, aunque son escasos los estudios efectuados acerca de la representación central del músculo estilohioideo, se le atribuye una representación homolateral, en el espesor del núcleo motor facial (J. SZENTAGOTHAI, 1984; M. KUME y cols., 1978), o en su núcleo accesorio (E. SHOHARA y A. SAKAI, 1983).

En el apartado X de la Introducción ('Subdivisiones morfológicas del núcleo motor facial'), han sido - descritos los diferentes criterios adoptados por - YAGITA (1910), PAPEZ (1927), VRAA-JENSEN (1942), Van BUSKIRK (1945) y NISHI (1965) en la subdivisión citoarquitectónica del núcleo facial del perro.

YAGITA (1910) refiere una división principal del - núcleo VII en tres regiones: ventral, intermedia y dorsal. De acuerdo con nuestras observaciones, esta segmentación no se efectúa según dos planos coronales, sino prácticamente parasagitales, lo que con-

firma la división del núcleo facial, propuesta inicialmente por VRAA-JENSEN (1942), en una región lateral, una región intermedia y una región medial.

Mediante la reconstrucción gráfica de la superficie del núcleo facial, hemos puesto de manifiesto la mayor profundidad y regularidad de los surcos ventral, dorsolateral y dorsomedial, en comparación con el curso más superficial de los surcos lateral, medial-posterior y medial-anterior. Aquellos proporcionan una división primaria del núcleo, en sentido ántero-posterior, en tres regiones; y estos últimos dan lugar a una división secundaria, en sentido látero-medial, en seis subnúcleos.

Frecuentemente se ha comprobado, en secciones transversales del núcleo, la confluencia de los surcos ventral y dorsolateral, por una parte, y de los surcos ventral y dorsomedial, por otra, quedando perfectamente delimitadas las tres regiones descritas. Los surcos medial-posterior y medial-anterior suelen ser poco profundos, lo cual determina que la región medial presente un menor grado de diferenciación morfológica.

En general, todos los autores consultados señalan cinco o seis territorios citoarquitectónicos en el núcleo de origen del nervio facial. Su división en los subnúcleos ventrolateral, dorsolateral, intermedio, ventromedial, intermedio-medial y dorsomedial, tal como se ha efectuado en el presente estudio, es homóloga a la organización observada por YAGITA (1910), quien reconoce los subnúcleos mediano-ventral, lateral-ventral, lateral-dorsal, medial-ven-

tral, intermedio y medial-dorsal.

A diferencia de YAGITA, hemos descrito una subdivisión del subnúcleo intermedio-medial en dos porciones. La porción medial, que constituye el vértice interno del núcleo facial, se relaciona con el subnúcleo dorsomedial. La porción medial, situada en la profundidad del núcleo, mantiene relaciones con el subnúcleo intermedio.

PAPEZ (1927) y Van BUSKIRK (1945) delimitan, en el núcleo facial del perro, los subnúcleos ventrolateral, lateral, dorsal, ventromedial, intermedio y medial, incluyendo este último una pars ventralis y una pars dorsalis. Sus descripciones acerca de las características topográficas y citológicas de estos grupos celulares, permiten establecer una correspondencia entre la pars ventralis del subnúcleo medial y el subnúcleo intermedio descrito por ellos, y las porciones medial y lateral en las que nosotros dividimos el subnúcleo intermedio-medial.

Para VRAA-JENSEN (1942), el núcleo facial presenta una división citoarquitectónica en 5 porciones: lateral, intermedia, ventromedial, medio-medial y dorsomedial. En esta terminología no se reconoce, por consiguiente, la diferenciación de la masa lateral en un grupo ventral y otro dorsal, como apoyan los trabajos YAGITA (1910), PAPEZ (1927), NISHI (1965) y PRATS-GALINO y colaboradores (1985). Probablemente, la región intermedia de VRAA-JENSEN resulta de la fusión, en un grupo único, de los subnúcleos intermedio e intermedio-medial (porción lateral) descritos en nuestro estudio.

El polo caudal del núcleo del VII par está constituido, según VRAA-JENSEN (1942) y NISHI (1965), por la masas laterales, y según Van BUSKIRK (1945), por los grupos lateral y dorsal (nuestro subnúcleo intermedio). En la mayor parte de casos hemos identificado las prolongaciones caudales de los subnúcleos ventrolateral y dorsolateral en las regiones más inferiores del núcleo, si bien confirmamos que el grupo intermedio está, con frecuencia, presente en estos mismos niveles. Hasta el polo superior del núcleo facial se extienden el grupo medial (C. Van BUSKIRK, 1945), el grupo intermedio (G. F. VRAA-JENSEN, 1942), o las tres columnas dorsales (M. NISHI, 1965). Las secciones histológicas practicadas en las regiones más orales del núcleo incluían, en nuestro material, los subnúcleos dorsomedial, intermedio y dorsolateral. En general, el subnúcleo dorsolateral no solía formar parte de la extremidad craneal del núcleo.

La organización musculotópica del núcleo motor facial ha sido estudiada, en perros, mediante la detección de cambios degenerativos secundarios a la lesión nerviosa de sus diferentes ramos periféricos (Fig. V).

MARINESCO (1898, 1899) aporta las primeras pruebas experimentales de la existencia de una segregación entre las neuronas de origen del 'facial superior',

que estarían localizadas en la parte dorsal del grupo intermedio, y las motoneuronas que controlan la musculatura 'facial inferior', agrupadas en las divisiones externas del núcleo.

YAGITA (1910) detecta signos evidentes de tigrólisis, en perros a los que se les secciona quirúrgicamente los ramos bucolabiales superior e inferior, en las neuronas de los subnúcleos mediano-ventral y lateral-ventral. Estos signos son más acusados en las células mediano-ventrales cuando aborda el ramo bucolabial inferior, y en las células látero-ventrales en los casos de lesión del ramo bucolabial superior. Las observaciones efectuadas por PAPEZ (1927) sugieren, sin embargo, una disociación completa de ambas poblaciones en el seno de los grupos laterales. Describe al subnúcleo lateral como el grupo de origen del ramo bucolabial superior, situando en el subnúcleo ventrolateral el origen del ramo bucolabial inferior.

VRAA-JENSEN (1942) refiere alteraciones cromatolíticas, tras la sección simultánea de los dos ramos bucolabiales, en la división lateral del núcleo facial, no pudiendo determinar si las neuronas bucolabiales superiores están total o parcialmente entremezcladas con la población bucolabial inferior.

Nuestros resultados apoyan las observaciones de YAGITA, reconociendo, además, el origen de cierta proporción de fibras bucolabiales a nivel del borde externo del subnúcleo ventromedial, e incluso en su espesor.

Los estudios realizados en gatos, por PAPEZ (1927) y KUME y colaboradores (1978), permiten suponer que, en esta especie, existe una diferenciación topográfica completa entre ambas poblaciones celulares. Idénticos resultados obtienen MARTIN y LODGE (1977) en la rata, utilizando la técnica de transporte axónico retrógrado de peroxidasa. Sin embargo, HINRICHSEN y WATSON (1984), en este mismo animal, describen una ausencia de segregación en el seno del subnúcleo lateral.

La interrupción de los ramos auricular anterior y cigomático induce cambios cromatolíticos en las células localizadas en las regiones centrales del núcleo facial (G.F. VRAA-JENSEN, 1942). Para YAGITA (1910) existe una representación topográfica diferente de estos ramos en su núcleo de origen. La población auricular anterior ocuparía el subnúcleo lateral-dorsal, mientras que el ramo cigomático procedería de las células situadas en la porción externa del subnúcleo intermedio.

Estos resultados difieren de los descritos en nuestro estudio. La aplicación selectiva de HRP en el extremo proximal del ramo cigomático, ha proporcionado un intenso marcaje en el subnúcleo intermedio, y también en la porción externa del subnúcleo intermedio-medial. La disposición de las células auriculares anteriores es, por el contrario, más difusa, y afecta al subnúcleo intermedio-medial, en sus porciones medial y lateral, y parcialmente a los subnúcleos dorsomedial y ventromedial. Así mismo,

el método enzimático ha sido capaz de poner de manifiesto la presencia de una pequeña proporción de motoneuronas cigomáticas a nivel del borde dorsal del subnúcleo dorsolateral.

PAPEZ (1927) ha observado, después de seccionar los ramos auriculares posteriores, cambios cromatolíticos e hiper Cromía en las células de pequeño tamaño que pueblan la pars dorsalis del subnúcleo dorsal. VRAA-JENSEN (1942) localiza, en esta zona, las neuronas que inervan la musculatura facial profunda, y advierte una intensa reacción degenerativa en el espesor del subnúcleo medio-medial secundaria a la ablación de los ramos auriculares posteriores. En ambas localizaciones, que se corresponden con nuestros subnúcleos dorsomedial e intermedio-medial (porción interna), pero preferentemente en la primera, hemos detectado abundantes elementos celulares marcados tras la exposición de los ramos auriculares posteriores a una solución de peroxidasa.

Aunque PAPEZ (1927) ha descrito el origen del ramo cervical a nivel de la pars medialis del subnúcleo medial, nuestros resultados, junto con los de YAGITA y VRAA-JENSEN, indican que la musculatura inervada, por dicho ramo está representada a nivel de las porciones dorsomediales del núcleo.

Estos datos apoyan la hipótesis, adelantada por PAPEZ, de que el patrón de subdivisión morfológica que presenta el núcleo facial de los mamíferos obedece

al plan de distribución de sus ramos periféricos, y está directamente relacionado con el grado de diferenciación que alcanza, en cada especie, la musculatura que inerva.

Desde el punto de vista morfométrico, las motoneuronas faciales identificadas por transporte axónico retrógrado de peroxidasa han presentado, como estimación media, un área celular de $620.30 \mu\text{m}^2$ ($\pm 305.76 \mu\text{m}^2$), un perímetro de 113.49 ($\pm 31.91 \mu\text{m}$), y unos diámetros máximo, mínimo y medio de $38.56 \mu\text{m}$ ($\pm 10.19 \mu\text{m}$), $24.82 \mu\text{m}$ ($\pm 7.30 \mu\text{m}$) y $31.68 \mu\text{m}$ ($\pm 8.17 \mu\text{m}$), - respectivamente. El diámetro medio, uno de los índices morfométricos más empleados en los estudios - neurocitológicos, ha mostrado unos valores extremos de $16.66 \mu\text{m}$ y $63.90 \mu\text{m}$.

Van BUSKIRK (1945) señala una variación del diámetro de las células del núcleo facial entre 20 y 50 μm , rango que incluye más del 95% de los diámetros neuronales determinados en nuestro análisis. Este mismo autor propone una clasificación de las motoneuronas faciales, atendiendo a su tamaño, en tres categorías: células grandes, con diámetros superiores a 40 μm ; células medianas, que miden entre 20 y 35 μm ; y células pequeñas, cuyo tamaño es inferior a 20 μm . En nuestro estudio hemos observado estas tres categorías celulares, a diferencia de NISHI (1965), que describe únicamente células multipolares grandes y de mediano tamaño en el núcleo VII del perro.

Dicha clasificación en tres tipos celulares ha sido

también descrita en el núcleo motor del nervio facial de algunas especies marsupiales (R. M. DOM y cols., 1973; W. M. FALLS y J. S. KING, 1976a, 1976b; J. PROVIS, 1977), del ratón (S. RAMON y CAJAL, 1909-1911), de la rata (M. R. MARTIN y cols., 1977) y del gato (C: Van BUSKIRK, 1945; J. COURVILLE, 1966b; E. TABER, 1961).

VRAA-JENSEN (1942) observa que la mayor parte de las motoneuronas faciales mide aproximadamente entre 40-50 μm , rango de variación muy elevado si lo comparamos con nuestros resultados. Las neuronas más pequeñas ocupan, según este autor, el subnúcleo dorsomedial y presentan un diámetro de 25 μm , mientras que las más grandes, localizadas en los subnúcleos intermedio y lateral, alcanzan un tamaño de 50-60 μm . Nuestros datos indican la presencia de motoneuronas de pequeño tamaño en todas las subdivisiones del núcleo facial, aunque su proporción es reducida en el subnúcleo intermedio, habiéndose observado las células más grandes en los subnúcleos intermedio e intermedio-medial (borde interno), tras la inyección de HRP en los ramos cigomático y auriculares posteriores.

Células con características morfológicas y morfométricas similares a la motoneuronas faciales descritas en nuestro estudio han sido observadas, empleando igualmente la técnica de transporte axónico retrógrado de peroxidasa, en diferentes núcleos branquiomotores del tronco del encéfalo. SHAW y BAKER (1983a) encuentran, en el gato, un diámetro medio de las motoneuronas orbitales oculares y estape-

dias comprendido entre 20 μm y 60 μm , y de 30 μm a 70 μm en las células que inervan el músculo tensor del tímpano. Las neuronas del núcleo motor del trigémino presentan, en cobayas, un diámetro medio de 29 μm , con un intervalo de variación de 14 μm a 46 μm (D. SUAREZ QUINTANILLA, 1985). En la rata, estas células tienen un diámetro de 25 μm ($\pm 6 \mu\text{m}$) y un área de 508 μm^2 ($\pm 233 \mu\text{m}^2$) (M. F. JACQUIN y cols., - 1983). La magnitud del pericarión también varía en el rango de 10-60 μm en las motoneuronas laríngeas del núcleo ambiguo del gato y del conejo (R. PASARO y cols., 1983; P. J. DAVIS y B. S. NAIL, 1984). En primates, el diámetro longitudinal de las células del núcleo ambiguo marcadas retrogradamente por incubación del nervio vago es de 20 a 60 μm , calculándose en 500-1000 μm^2 su área celular (J. H. McLEAN y D. A. HOPKINS, 1985).

No obstante, existen diferencias importantes entre el número de neuronas marcadas observado en nuestro estudio, que ha sido de unas 2500 células en secciones alternativas (es decir, una media de 5000 neuronas en todo el núcleo), y los datos aportados por otros autores. Van BUSKIRK (1945) contabiliza un promedio de 8600 neuronas, frente a las 15800 que describen BLINKOV y PONOMAREV (1965) en el núcleo facial del perro.

Posiblemente tales diferencias obedecen a los diferentes criterios adoptados en el conteo celular. Los valores determinados por estos autores fueron obtenidos contabilizando el número de nucleolos contenidos en secciones histológicas relativamente

delgadas (10-20 μm). Nuestras cifras expresan el número de motoneuronas marcadas periféricamente con HRP, en secciones de 50 μm de espesor. Además, en nuestro material no ha resultado marcada cierta proporción de células del subnúcleo dorsomedial, ni algunas de las neuronas más pequeñas del subnúcleo intermedio, lo cual puede sugerir la existencia de interneuronas en el espesor del núcleo motor facial, apoyando observaciones previas de FALLS y KING (1976a, 1976b), o la presencia en este centro de motoneuronas destinadas a la musculatura facial profunda, tal como han postulado PAPEZ (1927), VRAAJENSEN (1942), BORG (1973), DOM y colaboradores (1973), MARTIN y LODGE (1977) y ASHWELL (1982).

La sección de los diferentes ramos periféricos del nervio facial no parece ser un factor que determine cambios morfológicos significativos en las motoneuronas faciales, ni modifique su número o los parámetros morfométricos que las definen, durante el corto periodo que transcurre entre la aplicación de la enzima y la fijación del encéfalo. Dicho periodo ha sido, en todos los casos, inferior a 96 horas, aunque generalmente se han adoptado tiempos de supervivencia de 48 a 72 horas.

El examen de la morfología neuronal en las secciones teñidas por el método de Nissl, utilizadas como serie de control topográfico de las subdivisiones citoarquitectónicas del núcleo facial, ha puesto de manifiesto la ausencia de cambios citológicos degenerativos secundarios a la axotomía periférica.

No hemos hallado en ninguno de los animales experimentales signos celulares evidentes de desestructuración de la sustancia de Nissl, reducción de la basofilia citoplasmática, modificaciones nucleares - (excentricidad, aparición de 'nuclear caps', irregularidad del contorno nuclear) u otras alteraciones estructurales que se asocian con frecuencia a los procesos de degeneración nerviosa.

PASARO y colaboradores (1985) han comprobado, en el sistema oculomotor del conejo, que la morfología y organización de las motoneuronas del núcleo abducens, así como la disposición espacial de sus árboles dendríticos, no se alteran, a largo plazo, por efecto de la axotomía. Tampoco hallan en su análisis morfométrico diferencias significativas entre el diámetro medio del pericarión de las células control y de las motoneuronas lesionadas.

En este sentido, los trabajos realizados por SOREIDE (1981a, 1981b) en ratas, acerca de la relación que existe entre la intensidad de la reacción axónica a la axotomía y la edad del animal, indican que las lesiones del nervio facial practicadas a partir del día 14 post-natal causan, tras un periodo de 4 días, cambios cromatolíticos muy moderados en las neuronas de origen. Sólo se operan severas modificaciones citológicas en ratas recién nacidas y en aquellos animales con un evidente grado de inmadurez neuronal.

McLOON y LaVELLE (1981) y JONES y LaVELLE (1986) - coinciden con SOREIDE en señalar el importante papel que desempeña el nivel de maduración citomorfo-

lógica de la célula nerviosa en la severidad de la respuesta que se desencadena tras la interrupción de su cilindroeje, si bien esta reacción retrógrada también depende, entre otros factores, de la especie experimental seleccionada y del tipo de lesión efectuada. En nuestro estudio HRP-neurohistoquímico se han empleado perros jóvenes de 3 a 18 semanas con una edad promedio de 8 (\pm 4) semanas. Estos animales han superado, por consiguiente, los dos primeros periodos críticos de su desarrollo comportamental, que corresponden al periodo neonatal (1°-10° día post-natal) y de transición (15°-21° día post-natal) definidos por FOX (1964, 1972).

Los estudios efectuados a nivel de microscopía electrónica, en neuronas marcadas con peroxidasa, han revelado que las células afectadas por un traumatismo axónico de corta duración presentan características ultraestructurales practicamente normales, como se ha demostrado en las motoneuronas del núcleo ambiguo (J. H. McLEAN y D. A. HOPKINS, 1985) y del núcleo del nervio hipogloso (C. W. CHRISTMAN y J. T. POVLISHOCK, 1980). En estas células sólo se aprecia un aumento del número de vesículas, vacuolas y cuerpos multivesiculares electrodensos (K. KRISTENSSON e Y. OLSSON, 1971c; J. H. La VAIL y M. M. La VAIL, 1974; R. F. SPENCER Y P. STERLING, 1977; H. J. SPENCER y cols., 1978; K. A. CARSON y M-M. MESULAM, 1982), que son utilizados como orgánulos de almacenamiento, transporte y degradación de la enzima captada por la extremidad nerviosa, y constituyen un índice de la intensa actividad endocitaria y catalítica a las que han sido sometidas.

El efecto de la axotomía sobre la proporción de motoneuronas faciales que sobreviven a la lesión parece estar relacionado, así mismo, con el grado de maduración neurológica del animal experimental. THOMANDER (1984) y ALDSKOGIUS y THOMANDER (1986) han empleado, en ratas adultas, la técnica de marcaje con peroxidasa para el estudio de la regeneración del nervio facial. Trascurrido un periodo de varios meses desde la intervención, observan que la lesión periférica del facial, seguida de su reparación epineural, no se acompaña de una pérdida celular significativa a nivel del núcleo del VII par. Por el contrario, el número de células marcadas se encuentra sensiblemente disminuido cuando la lesión nerviosa se practica durante el estadio neonatal (H. ALDSKOGIUS y L. THOMANDER, 1986). En nuestro material histológico de control no hemos comprobado diferencias citológicas entre la neuronas del núcleo facial del lado operado y del lado contralateral que indiquen la presencia de signos degenerativos severos o necróticos secundarios a la axotomía, descartando que ésta haya influido negativamente en la cuantificación de las neuronas marcadas.

Existen ciertos factores experimentales que justifican, sin embargo, la aplicación directa del trazador enzimático en el extremo proximal del ramo nervioso seccionado, mediante la inmersión del mismo en una solución de HRP depositada en el interior de un tubo de polietileno convenientemente sellado, en lugar de inyectarlo intramuscularmente.

Aunque se desconoce el mecanismo preciso por el que la axotomía incrementa la intensidad del marcaje neuronal retrógrado con peroxidasa (J. L. De VITO y cols., 1974; K. KRISTENSSON e Y. OLSSON, 1974; J. C. ADAMS, 1977; K. TAKAHASHI y cols., 1980), se ha postulado que el traumatismo del axón facilitaría la difusión de la enzima hacia el axoplasma, potenciando la fase 'inespecífica' del proceso de endocitosis, debido fundamentalmente al aumento de permeabilidad, en la zona lesionada, de las barreras endoperineurales (K. KRISTENSSON e Y. OLSSON, 1971b, 1974; K. KRISTENSSON y J. SJÖSTRAND, 1972; D. L. WILSON y G. C. STONE, 1979; M. A. BISBY, 1980).

Al DMSO y a otros aditivos detergentes que suelen inyectarse conjuntamente con la enzima HRP, también se les ha atribuido un efecto lesivo local sobre la membrana plasmática, lo cual potenciaría el acceso de las moléculas de peroxidasa al citoplasma de la célula nerviosa y su posterior transporte retrógrado hacia el pericarión (M-M. MESULAM, 1982).

Por otra parte, el control de la posible difusión de HRP a estructuras anatómicas adyacentes, en los casos de inyección intramuscular, se ve particularmente dificultado y presenta importantes limitaciones técnicas. Hay pruebas experimentales que confirman el paso del trazador desde un músculo a otro. HAASE y HRYCYSHYN (1985) explican el marcaje de las motoneuronas que inervan un músculo troncular superficial de la rata, el músculo cutaneous maximus, tras la aplicación de peroxidasa en el músculo triiceps braquial, por un mecanismo de difusión de la enzima, a través del tejido conjuntivo de su fascia,

hasta la región muscular vecina. El marcaje bilateral observado por FRIAUF y HERBERT (1985) en el núcleo motor facial, cuando inyectan HRP en la musculatura retroauricular, ha sido igualmente interpretado como el resultado de la difusión tisular de la enzima, a través del músculo interescutular, hacia la región contralateral.

BAISDEN y colaboradores (1985), en un estudio acerca de la representación central del vientre anterior del músculo digástrico en el conejo, detectan cierto marcaje en una zona del núcleo facial que también resulta marcada por inyección subcutánea de HRP en el músculo platisma, oponiéndose a la concepción más generalizada que localiza las motoneuronas digástricas anteriores exclusivamente en el núcleo motor del nervio trigémino o en su núcleo accesorio (N. MIZUNO y cols., 1975, 1981; K. MATSUDA y cols., 1978, 1979; S. NOMURA y N. MIZUNO, 1983a; M. F. JACQUIN y cols., 1983; D. SUAREZ QUINTANILLA, 1985). Según BAISDEN y colaboradores, dado que el músculo digástrico del conejo carece de vientre posterior, y que éste y el platisma derivan de la misma lámina muscular superficial, sus resultados expresarían la incorporación de la masa embrionaria del vientre posterior, junto con su inervación original, en el vientre anterior del músculo digástrico primitivo. Frente a la hipótesis embriológica que explica la inervación facial común del platisma y del digástrico, la falta de datos experimentales que confirmen dichos resultados, la proximidad anatómica que existe entre ambos músculos, y la topografía prácticamente idéntica atribuida a sus motoneuronas a nivel del núcleo motor facial sugieren, por el contrario, un defecto técnico

de difusión de la enzima desde las regiones musculares profundas a las superficiales, y cuestionan la eficacia de las medidas antidifusorias adoptadas en estas experiencias.

El procedimiento empleado en nuestro estudio para controlar la posible difusión de la enzima ha consistido en la correcta inmovilización del tubo de polietileno y su sellado, mediante material de impresión dental, tras el depósito de la solución enzimática. Con la finalidad de determinar la distribución y el número de neuronas que han podido resultar marcadas por difusión accidental de la enzima, hemos realizado un control de ésta introduciendo un pequeño tubo de polietileno, sin precintar, conteniendo 5 μ l de HRP. Este tubo ha sido fijado a planos profundos, en la proximidad del conducto de Stenon, siguiendo la técnica quirúrgica habitual, pero omitiendo la lesión de la rama nerviosa periférica. Los resultados obtenidos demuestran un marcaje esporádico de células aisladas, inferior al 2% respecto al promedio de motoneuronas bucolabiales, que no presenta una clara preferencia topográfica.

CONCLUSIONES

En la presente Tesis Doctoral, tras el estudio del núcleo motor del nervio facial de 46 perros, mediante procedimientos cito- y mielo- arquitectónicos, aplicación selectiva de peroxidasa en los seis ramos periféricos principales del nervio facial, análisis morfométrico de las neuronas marcadas por transporte axónico retrógrado de esta enzima, y reconstrucción tridimensional de la superficie del núcleo utilizando recursos informáticos, hemos llegado a las siguientes conclusiones:

- 1.- Desde el punto de vista citoarquitectónico, el núcleo motor facial del perro consta de tres regiones principales: una región lateral, una región intermedia y una región medial.

La región lateral comprende los subnúcleos ventrolateral y dorsolateral. La región intermedia incluye el subnúcleo intermedio, y la región medial, los subnúcleos ventromedial, dorsomedial e intermedio-medial. Este último ha sido subdividido, a su vez, en una porción interna y otra externa.

- 2.- Estas subdivisiones se extienden por distan-

cias variables en dirección caudal y rostral, constituyendo seis columnas celulares longitudinales delimitadas por un número idéntico de surcos que deprimen la superficie del núcleo, y que denominamos surcos: ventral, lateral, - dorsolateral, dorsomedial, medial-posterior y medial-anterior.

3. - La reconstrucción gráfica del núcleo motor facial mediante la aplicación de recursos informáticos, a partir de la digitalización de sus límites topográficos, permite precisar la configuración tridimensional que presenta, y obtener un modelo 'sólido' del mismo a cualquier escala y en múltiples proyecciones espaciales. La resolución del modelo viene determinada por la distancia real que existe entre los nodos digitalizados y por la propia resolución del dispositivo gráfico utilizado.
4. - Los modelos tridimensionales de la superficie externa del núcleo ponen de manifiesto la disposición longitudinal de las seis columnas celulares y de los surcos que las delimitan, confirmándose la mayor profundidad y continuidad de los surcos ventral, dorsolateral y dorsomedial en relación al trayecto más superficial e irregular de los surcos lateral, medial-posterior y medial-anterior.
5. - La morfología, disposición y dimensiones de las seis columnas celulares longitudinales que constituyen el núcleo motor facial, experimentan importantes variaciones regionales, depen-

diendo del nivel caudo-craneal examinado. El polo caudal del mismo está representado por los subnúcleos laterales.

El mayor grado de desarrollo y de diferenciación morfológica de las divisiones citoarquitectónicas se alcanza en los niveles medios y medio-craneales del núcleo.

6. - La reducción progresiva del volumen del núcleo facial empieza afectando a las masas ventrales (subnúcleos ventrolateral y ventromedial), lo que parece estar asociado a un aumento del tamaño del cuerpo trapezoides.

La prolongación craneal de los subnúcleos intermedio y dorsomedial constituye el polo superior del núcleo.

7. - La localización de las neuronas marcadas por transporte axónico retrógrado de peroxidasa (HRP), tras la aplicación de la enzima en el extremo proximal de los seis ramos periféricos principales del nervio facial, ha sido exclusivamente homolateral a la zona de inyección, no habiéndose detectado reactividad en las motoneuronas del núcleo facial contralateral en ninguno de los casos en los que se practicaron abordajes unilaterales.

8. - Del total de neuronas que han resultado marcadas en el presente estudio el 22% corresponden al ramo auricular anterior, el 18% al ramo cigomático, el 20% al ramo bucolabial superior,

el 26% al ramo bucolabial inferior, el 3% al ramo cervical y el 11% a los ramos auriculares posteriores.

9. - Las neuronas de origen del ramo auricular anterior se distribuyen en el subnúcleo intermedio-medial, tanto en su porción medial como lateral, en las regiones dorsales del subnúcleo ventromedial, y en los bordes anterior y externo del subnúcleo dorsomedial. También se encuentran algunas células dispersas en el espesor de las subdivisiones ventromedial y dorsomedial.
10. - La población auricular anterior está constituida por motoneuronas de mediano tamaño que presentan, como estimación media, un área de $482.62 \mu\text{m}^2$, un perímetro de $99.92 \mu\text{m}$, y unos diámetros máximo, mínimo y medio de $34.61 \mu\text{m}$, $21.57 \mu\text{m}$ y $28.08 \mu\text{m}$, respectivamente.
11. - En los casos de aplicación de HRP a nivel del ramo cigomático se ha obtenido un intenso marcaje en el subnúcleo intermedio y en la porción lateral del subnúcleo intermedio-medial. El borde dorsal del subnúcleo dorsolateral contiene, así mismo, algunas neuronas cigomáticas.
12. - Dependiendo de la subdivisión citoarquitectónica que ocupan las motoneuronas cigomáticas, se distinguen dos subpoblaciones celulares, denominadas cigomática intermedia y cigomática intermedio-medial. La primera, contiene una gran

proporción de elementos celulares grandes. - mientras que en la segunda predominan las células de mediano tamaño.

Consideradas en conjunto, las neuronas cigomáticas se caracterizan por presentar un área de $1086.26 \mu\text{m}^2$, un perímetro de $153.84 \mu\text{m}$, y unos diámetros máximo, mínimo y medio de $50.46 \mu\text{m}$, $34.05 \mu\text{m}$ y $42.25 \mu\text{m}$, respectivamente.

13. - En algunos casos de aplicación de peroxidasa en el ramo cigomático se ha comprobado el marcaje de células ectópicas, localizadas en el trayecto de la raíz ascendente del nervio facial, a media distancia entre el núcleo y la rodilla del nervio facial.
14. - Las neuronas de origen del ramo bucolabial superior tienden a agruparse en dos subpoblaciones. La subpoblación cuantitativamente más importante se distribuye en el subnúcleo dorso-lateral. La otra subpoblación, numericamente más reducida, ocupa el subnúcleo ventrolateral. Se han observado motoneuronas bucolabiales superiores, en una proporción mucho menor, a nivel del subnúcleo ventromedial y en el borde externo del subnúcleo intermedio-medial.
15. - No se han hallado diferencias significativas, en la valoración de los distintos parámetros morfométricos, entre las células de las subpoblaciones bucolabiales superiores ventrolateral y dorsolateral.

Las neuronas de ambas subpoblaciones muestran, consideradas conjuntamente, un área de 567.92 μm^2 , un perímetro de 105.89 μm , y unos diámetros máximo, mínimo y medio de 36.80 μm , 23.63 μm y 30.22 μm , respectivamente.

16. - En la población de origen del ramo bucolabial inferior se pueden distinguir dos subpoblaciones: una subpoblación bucolabial inferior ventrolateral, que contiene mayor número de células y ocupa el subnúcleo ventrolateral, y una subpoblación bucolabial inferior dorsolateral, más discreta y ubicada en el subnúcleo dorsolateral. Además, cierta proporción de fibras que se distribuyen periféricamente por dicho ramo tiene su origen en el subnúcleo ventromedial.
17. - Las neuronas bucolabiales inferiores ventrolaterales no presentan diferencias de tamaño - respecto a las dorsolaterales. Las dos subpoblaciones se caracterizan, en conjunto, por un área de 470.74 μm^2 , un perímetro de 99.32 μm , y unos diámetros máximo, mínimo y medio de - 33.75 μm , 21.72 μm y 27.73 μm , respectivamente.
18. - El ramo cervical está representado a nivel del subnúcleo ventromedial.
19. - En las neuronas de la población cervical se ha determinado un área de 505.97 μm^2 , un perímetro de 105.13 μm , y unos diámetros máximo, mínimo y medio de 36.39 μm , 22.15 μm y 29.01 μm , respectivamente.

20.- La mayor parte de las neuronas de origen de los ramos auriculares posteriores se agrupan en el subnúcleo dorsomedial. También se han detectado células HRP-positivas en el subnúcleo intermedio-medial, preferentemente en su porción medial.

21.- Morfométricamente, la población auricular posterior se caracteriza por un área de 498.93 μm^2 , un perímetro de 105.42 μm , y unos diámetros máximo, mínimo y medio de 36.34 μm , 22.52 μm , y 29.45 μm , respectivamente.

Tras la aplicación de HRP a nivel de los ramos auriculares posteriores han resultado marcadas las grandes células que pueblan el borde medial del núcleo, cuyos diámetros máximos superan las 70 μm .

22.- Las motoneuronas de la población facial total presentan un área de 620.30 μm^2 , un perímetro de 113.49 μm , y unos diámetros máximo, mínimo y medio de 38.56 μm , 24.82 μm y 31.68 μm , respectivamente.

En la población facial total se observa una tendencia de los elementos celulares más grandes a ocupar los niveles más craneales del núcleo motor facial.

23.- Se confirma la existencia de una organización funcional específica, en el núcleo motor facial del perro, que se relaciona estrechamente

con las subdivisiones citoarquitectónicas descritas en el mismo:

- En los subnúcleos laterales están representados los ramos bucolabiales.
- Del subnúcleo intermedio y porciones mediales del subnúcleo intermedio-medial parten las fibras destinadas al ramo cigomático.
- Las motoneuronas auriculares se agrupan en los subnúcleos dorsomedial e intermedio-medial.
- El subnúcleo ventromedial da origen al ramo cervical, y a cierta proporción de fibras que se distribuyen a través de los ramos auricular anterior y bucolabiales.

BIBLIOGRAFIA

ADAMS, J. C. (1977)

"Technical considerations on the use of horse-radish peroxidase as a neuronal marker".
Neuroscience 2: 141-145.

ADDENS, J. L. (1934)

"A critical review of the occurrence of crossing root-fibres in the facialis, vestibular, glossopharyngeal, and vagus nerves".
Psychiat. Neurol. Bladen (Amsterdam) 38: 274-291.

ALSDROGIUS, H., and THOMANDER, L. (1986)

"Selective reinnervation of somatotopically - appropriate muscles after facial nerve transection and regeneration in the neonatal rat".
Brain Res. 375: 126-134.

ALLAN, F. D. (1960)

"Essentials of human embryology".
Oxford University Press. New York.

ALTMAN, J., and BAYER, S. (1982)

"Development of the cranial nerve ganglia and related nuclei in the rat".
Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol. 74.

ARROYO-GUIJARRO, J., BARASTEGUI, C.A., y RUANO GIL, D. (1982)

"Ontogénesis postnatal de la región del cuerpo trapezoides en el perro".

An. Anat. 31: 289-301.

ASHWELL, K.W. (1982)

"The adult mouse facial nerve nucleus: morphology and musculotopic organization".

J. Anat. 135: 531-538.

ASHWELL, K.W, and WATSON, C.R.R. (1983)

"The development of facial motoneurons in the mouse-neuronal death and the innervation of the facial muscles".

J. Embryol. Exp. Morph. 77: 117-141.

AUROUX, M., and HAEGEL, P. (1970)

"Embriología. Cuadernos prácticos".

Tuchmann-Duplessis. Toray-Masson S.A. Barcelona.

AZUMA, E., ASAKURA, K., and KATAURA, A. (1983)

"Central origin of canine vidian nerve studied by the HRP method".

Acta Otolaryngol. 96: 131-137.

BAISDEN, R.H., WOODRUFF, M.L., WHITTINGTON, D.L., and BENSON, A.E. (1985)

"The motor innervation of the single-bellied digastric muscle in the rabbit: a retrograde horseradish peroxidase study".

Neurosci. Lett. 56: 129-136.

BALINSKY, B. I. (1965)

"An introduction to embryology".

W. B. Saunders Company. Philadelphia. London. 2^a ed.

BARBAS-HENRY, H. A. (1982)

"The motor nuclei and primary projections of the facial nerve in the monitor lizard *Varanus exanthematicus*".

J. Comp. Neurol. 207: 105-113.

BARNARD, J. W. (1936)

"A phylogenetic study of the visceral afferent areas associated with the facial, glossopharyngeal, and vagus nerves, and their fiber connections. The efferent facial nucleus".

J. Comp. Neurol. 65: 503-602.

BARR, M. L. (1974)

"The human nervous system. An anatomical viewpoint".

Harper International edition. 2^a ed.

BEUTNER, E. H., NISENGARD, R. J., and ALBINI, B. (1983)

"Defined immunofluorescence and related cytochemical methods".

Ann. N. Y. Acad. Sci. Vol. 40. New York.

BISBY, M. A. (1980)

"Retrograde axonal transport".

Adv. Cell. Neurobiol. 1: 69-117.

- BLINKOV, S. M., and PONOMAREV, V. S. (1965)
"Quantitative determinations of neurons and -
glial cells in the nuclei of the facial and
vestibular nerves in man, monkey and dog".
J. Comp. Neurol. 125: 295-302.
- BORG, E. (1973)
"On the neuronal organization of the acoustic
middle ear reflex. A physiological and anato-
mical study".
Brain Res. 49: 101-123.
- BORKE, R. C. (1982)
"Perisomatic changes in the maturing hypoglos-
sal nucleus after axon injury".
J. Neurocytol. 11: 463-485.
- BRAZIER, M. A. B., and PETSCHKE, H. (1978)
"Architectonics of the cerebral cortex".
Raven Press. New York.
- BRODAL, A. (1981)
"Neurological anatomy in relation to clinical
medicine".
Oxford University Press. New York. Oxford. 3rd
ed.
- BROWN, J. C., and HOWLETT, B. (1968)
"The facial outflow and the superior salivato-
ry nucleus: an histochemical study in the rat".
J. Comp. Neurol. 134: 175-192.
- BULLOCK, G. R., and PETRUSZ, P. (1982)
"Techniques in immunocytochemistry". Vol. 1.

Academic Press. London. New York. Paris.

BULLOCK, T. H., ORKAND, R., and GRINNELL, A. (1977)

"Introduction to nervous systems".

W. H. Freeman and Co. San Francisco.

CARPENTER, M. B. (1976)

"Human neuroanatomy".

The Williams and Wilkins Company. Baltimore.

7^a ed.

CARPENTER, M. B., and HANNA, G. R. (1961)

"Fiber projections from the spinal trigeminal nucleus in the cat".

J. Comp. Neurol. 117: 117-132.

CARSON, K. A., and MESULAM, M-M. (1982)

"Electron microscopic tracing of neural connections with horseradish peroxidase".

En: "Tracing neural connections with horseradish peroxidase". M-M. Mesulam. John Wiley and Sons. Chichester. New York. pp: 153-184.

CLARKE, J. L. (1868)

Phil. Transactions (citado por G. F. Vraa-Jensen, 1942).

CONTRERAS, R. J., GOMEZ, M. M. and NORGREN, R. (1980)

"Central origins of cranial nerve parasympathetic neurons in the rat".

J. Comp. Neurol. 190: 373-394.

COURVILLE, J. (1966a)

"Rubrobulbar fibres to the facial nucleus and

the lateral reticular nucleus (nucleus of the lateral funiculus). An experimental study in the cat with silver impregnation methods".
Brain Res. 1: 317-337.

COURVILLE, J. (1966b)

"The nucleus of the facial nerve; the relation between cellular groups and peripheral branches of the nerve".
Brain Res. 1: 338-354.

COURVILLE, J., DE MONTIGNY, C., and LAMARRE, Y. (1980)

"The inferior olivary nucleus. Anatomy and physiology".
Raven Press. New York.

CREUTZFELDT, O. (1976)

"Afferent and intrinsic organization of laminated structures in the brain".
Exp. Brain Res. Suppl. 1. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York.

CROSBY, E. C., HUMPHREY, T., and LAUER, E. W. (1962)

"Correlative anatomy of the nervous system".
McMillan Co. New York.

CHAN-PALAY, V. (1977)

"Cerebellar dentate nucleus. Organization, cytology and transmitters."
Springer-Verlag. Berlin.

CHIBUZO, G. A., and CUMMINGS, J. F. (1980)

"Motor and sensory centers for the innervation of mandibular and sublingual salivary glands:

a horseradish peroxidase study in the dog".
Brain Res. 189: 301-313.

CHIBUZO, G. A., and CUMMINGS, J. F. (1982)

"An enzyme tracer study of the organization of the somatic motor center for the innervation of different muscles of the tongue. Evidence for two sources".
J. Comp. Neurol. 205: 273-281.

CHRISTMAN, C. W., and POVLISHOCK, J. T. (1980)

"Use of retrograde peroxidase flooding as an effective tool for morphogenic analysis".
Neurosci. Lett. 20: 223-231.

DAVIS, P. J., and NAIL, B. S. (1984)

"On the location and size of laryngeal motoneurons in the cat and rabbit".
J. Comp. Neurol. 230: 13-32.

DEITERS, O. (1865)

"Untersuchungen über gehirn und rückenmark des menschen und der säugetiere". (citado por G. F. Vraa- Jensen, 1942).

DE OLMOS, J. S. (1977)

"An improved HRP method for the study of central nervous connections".
Exp. Brain Res. 29: 541-551.

DE OLMOS, J. S., EBBESSON, S. O. E., and HEIMER, L. (1982)

"Silver methods for the impregnation of degenerating axoplasm".
En: "Neuroanatomical tract-tracing methods".

L. Heimer and M. J. RoBards. Plenum Press. New York. 2^a ed. pp: 117-170.

DE OLMOS, J. S. , HARDY, H. , and HEIMER, L. (1978)

"The afferent connections of the main and the accessory olfactory bulb formations in the rat: an experimental HRP-study".

J. Comp. Neurol. 181: 213-244.

DE OLMOS, J. S. , and HEIMER, L. (1977)

"Mapping of collateral projections with the HRP-method".

Neurosci. Lett. 6: 107-114.

DESMOND, J. E. , and MOORE, J. W. (1982)

"A brain stem region essential for the classically conditioned but not unconditioned nictitating membrane response".

Physiol. Behav. 28: 1029-1033.

DESMOND, J. E. , ROSENFELD, M. E. , and MOORE, J. W. (1983)

"An HRP study of the brainstem afferents to the accessory abducens region and dorsolateral pons in rabbit: implications for the conditioned nictitating membrane response".

Brain Res. Bull. 10: 747-763.

DE VITO, J. L. , CLAUSING, K. W. , and SMITH, O. A. (1974)

"Uptake and transport of horseradish peroxidase by cut end of the vagus nerve".

Brain. Res. 82: 269-271.

DOM, R. M. (1982)

"Topographical representation of the periphe-

ral nerve branches of the facial nucleus of the opossum: a study utilizing horseradish peroxidase".

Brain Res. 246: 281-284.

DOM, R. M., FALLS, W., and MARTIN, G. F. (1973)

"The motor nucleus of the facial nerve in the opossum (*Didelphis marsupialis virginiana*). - Its organization and connections".

J. Comp. Neurol. 152: 373-402.

DOM, R. M., and ZIELINSKI, X. J. (1977)

"Major subdivisions of the facial nucleus of the pouch young opossum, *Didelphis marsupialis virginiana*".

Anat. Rec. 187: 567.

DOMENECH MATEU, J. M. (1984)

"Desarrollo del nervio facial en el periodo embrionario y fetal humano".

Acta Otorrinolaringológica Española 35: 9-30.

ECCLES, J. C., ITO, M., and SZENTAGOTHAI, J. (1967)

"The cerebellum as a neuronal machine".

Springer-Verlag. Berlín. Heidelberg. New York.

EDWARDS, S. B., and HENDRICKSON, A. (1982)

"The autoradiographic tracing of axonal connections in the central nervous system".

En: "Neuroanatomical tract-tracing methods".

L. Heimer and M. J. RoBards. Plenum Press. New York. London. 2^a ed. pp: 171-205.

EKMAN, P. (1973)

"Darwin and facial expression. A century of research in review".

Academic Press. New York. London.

ERZURUMLU, R. S., and KILLACKEY, H. P. (1979)

"Efferent connections of the brainstem trigeminal complex with the facial nucleus of the rat".

J. Comp. Neurol. 188: 75-86.

FALLS, W. M., and KING, J. S. (1976a)

"The facial motor nucleus of the opossum: cytology and axosomatic synapses".

J. Comp. Neurol. 167: 177-204.

FALLS, W. M., and KING, J. S. (1976b)

"The facial motor nucleus of the opossum: synaptic endings on dendrites".

J. Comp. Neurol. 167: 205-226.

FERGUSON, J. H., COLE, M., and ALLEY, K. (1977)

"Is there a decussation of the facial motor - nerve root?. An experimental neuroanatomical study".

Trans. Am. Neurol. Assoc. 102: 51-53.

FOX, M. W. (1964)

"The ontogeny of behaviour and neurologic responses in dog".

Animal Behaviour 12: 2-3.

FOX, M. W. (1972)

"Canine Behaviour".

Charles C. Thomas Publisher. Springfield.

FRIAUF, E., and HERBERT, H. (1985)

"Topographic organization of facial motoneurons to the individual pinna muscles in rat (*Rattus rattus*) and bat (*Rousettus aegyptiacus*)".

J. Comp. Neurol. 240: 161-170.

FULLER, P. M., and PRIOR, D. J. (1975)

"Cobalt iontophoresis techniques for tracing afferent and efferent connections in the vertebrate C. N. S.".

Brain Res. 88: 211-220.

Functions of the septo-hippocampal system. (1978)

Ciba Foundation Symposium 58, new series. Elsevier/Excerpta Medica North-Holland. Amsterdam.

GASKELL, W. H. (1889)

"On the relation between the structure, function, distribution and origin of the cranial nerves; together with a theory of the origin of the nervous system of vertebrata".

J. Physiol 10: 153-211. (citado por R. Nieuwenhuys y cols., 1979).

GOMEZ, M. M. (1979)

"Central origin of greater superficial petrosal nerve efferents".

Anat. Rec. 193: 551.

GONZALO, L. M., INSAUSTI, R., y RODRIGUEZ C., J. M.
(1981)

"Estudio del núcleo lácrimo-muconasal en la -
rata, gato y hombre".

An Anat 30: 321-332.

GOWERS, W. R. (1888)

"Diseases of the nervous system". Vol 2. p:44.

(citado por A. Bruce and J. H. H. Pirie, 1908).

GRAHAM, R. C., and KARNOVSKY, M. J. (1966)

"The early stages of absorption of injected -
horseradish peroxidase in the proximal tubu-
les of mouse kidney: ultrastructural cytoche-
mistry by a new technique".

GRANT, K., GUEGAN, M., and HORCHOLLE-BOSSAVIT, G.
(1981)

"The anatomical relationship of the retractor
bulbi and posterior digastric motoneurons to
the abducens and facial nuclei in the cat".

Arch. Ital. Biol. 119: 195-207.

GROFOVA, I. (1979)

"Extrinsic connections of the neostriatum".

En: "The neostriatum". I. Divac and R. G. E. Öberg
Pergamon Press. Oxford. New York. pp: 37-51.

HÁASE, P., and HRYCYSHYN, A. W. (1985)

"Labeling of motoneurons supplying the cuta-
neous maximus muscle in the rat, following -
injection of the triceps bractii muscle with
horseradish peroxidase".

Neurosci. Lett. 60: 313-318.

HAMILTON, W. J., BOYD, J. D., and ROSSMAN, H. W. (1964)

"Embriología humana (Desarrollo prenatal de la forma y la función)".

Interamérica editorial. Buenos Aires.

HANKER, J. S., YATES, P. E., METZ, C. B., and RUSTIONI, A. (1977)

"A new specific, sensitive and non-carcinogenic reagent for the demonstration of horseradish peroxidase".

Histochem. J. 9: 789-792.

HARRISON, R. G. (1978)

"Clinical embryology".

Academic Press. London. New York. San Francisco.

HARVEY, J. A., LAND, T., and McMASTER, S. E. (1984)

"Anatomical study of the rabbit's corneal-VIth nerve reflex: connections between cornea, trigeminal sensory complex, and the abducens and accessory abducens nuclei".

Brain Res. 301: 307-321.

HERRICK, C. J. (1913)

"Anatomy of the brain".

En: "The reference handbook of the medical sciences". Vol. 2. Wood. New York. pp: 274-342 (citado por R. Niewenhuys y cols., 1979).

HERRUP, K., DIGLIO, T. J., and LETSOU, A. (1984)

"Cell lineage relationships in the development of the mammalian C. N. S. I. The facial nerve -

nucleus".

Dev. Biol. 103: 329-337.

HINRICHSEN, C. F. L., and RYAN, A. T. (1981)

"Localization of laryngeal motoneurons in the rat: morphologic evidence for dual innervation?".

Exp. Neurol. 74: 341-355.

HINRICHSEN, C. F. L., and WATSON, C. D. (1984)

"The facial nucleus of the rat: representation of facial muscles revealed by retrograde transport of horseradish peroxidase".

Anat. Rec. 209: 407-415.

HIS, W. (1888).

"Zur geschichte des gehirns sowie der centralen und periferischen nervenbahnen beim menschlichen embryo".

Abh. Math-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. 14: 339- 393. (citado por R. Niewenhuys, 1974).

HOLSTEGE, G., and KUYPERS, H. G. J. M. (1977)

"Propriobulbar fibre connections to the trigeminal, facial and hypoglossal motor nuclei. I. An anterograde degeneration study in the cat".

Brain 100: 239-264.

HOLSTEGE, G., KUYPERS, H. G. J. M., and DEKKER, J. J. (1977)

"The organization of the bulbar fibre connections to the trigeminal, facial and hypoglossal motor nuclei. II. An autoradiographic tracing study in cat".

Brain 100: 265-286.

HOSOYA, Y., and SUGIURA, Y. (1984)

"The primary afferent projection of the greater petrosal nerve to the solitary complex in the rat, revealed by transganglionic transport of horseradish peroxidase".

Neurosci. Lett. 44: 13-17.

HUBER, E. (1925)

"Phylogenetical development of facial musculature in vertebrates".

Anat. Rec. 29: 386.

HUBER, E. (1931)

"Evolution of facial musculature and facial - expression".

The Johns Hopkins Press. Baltimore. Humphrey Milford Milford Oxford University Press. London.

HUBER, E., and, HUGHSON, W. (1926)

"Experimental studies on the voluntary motor innervation of the facial musculature".

J. Comp. Neurol. 42: 113-163.

HUTSON, K. A., GLENDENNING, K. K., and MASTERTON, R. B. (1979)

"Accessory abducens nucleus and its relationship to the accessory facial and posterior - trigeminal nuclei in cat".

J. Comp. Neurol. 188: 1-16.

JACOBSON, M. (1978)

"Developmental neurobiology".

Plenum Press. New York. London. 2^a ed.

JACQUIN, M. F., RHOADES, R. W., ENFIEJIAN, H. L., and
EGGER, M. D. (1983)

"Organization and morphology of masticatory -
neurons in the rat: a retrograde HRP study".

J. Comp. Neurol. 218: 239-256.

JONES, K. J., and LaVELLE, A. (1986)

"Differential effects of axotomy on immature
and mature hamster facial neurons: a time -
course study of initial nucleolar and nuclear
changes".

J. Neurocytol. 15: 197-206.

KALIA, M., and MESULAM, M-M. (1980)

"Brain stem projections of sensory and motor
components of the vagus complex in the cat: II
Laryngeal, tracheobronchial, pulmonary, cardiac
and gastrointestinal branches".

J. Comp. Neurol. 193: 467-508.

KAPPERS, C. U. A., und FORTUYN, A. B. D. (1920)

"Vergleichende anatomie des nervensystems".

Haarlem. (citado por T. H. Bullock y cols., 1977).

KAPPERS, C. U. A., HUBER, G. C., and CROSBY, E. C. (1936)

"The comparative anatomy of the nervous system
of vertebrates, including man".

Macmillan. New York.

KARIM, M. A. , and NAH, S. H. (1981)

"Localization of motoneurons innervating the sternocleidomastoid muscle in the monkey, rat and rabbit: a horseradish peroxidase study".
Brain Res. 206: 145-148.

KARNOVSKY, M. J. (1965)

"A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of - high osmolarity for use in electron microscopy".
J. Cell. Biol. 27: 137A-138A.

KEILIN, D. , and HARTREE, E. F. (1951)

"Purification of horse-radish peroxidase and comparison of its properties with those of - catalase and methaemoglobin".
Biochem. J. 49: 88-104.

KELLER, J. T. , SAUNDERS, M. C. , ONGKIKO, C. M. , JOHNSON, J. ,
FRANK, E. , VAN LOVEREN, H. , and TEW Jr. , J. M. (1983)

"Identification of motoneurons innervating the tensor tympani and tensor veli palatini muscles in the cat".
Brain Res. 270: 209-215.

KERR, F. W. L. (1962)

"Facial, vagal and glossopharyngeal nerves in the cat. Afferent connections".
Arch. Neurol. Psychiat. (Chic.). 6: 264-281.

KERR, F. W. L. (1975)

"The ventral spinothalamic tract and other ascending systems of the ventral funiculus of the spinal cord".

J. Comp. Neurol. 159: 335-356.

KINDERMAN, N. B., and LaVELLE, A. (1976)

"Ultrastructural changes in the developing nucleolus following axotomy".

Brain Res. 108: 237-247.

KITAI, S. T., TANAKA, T., TSUKAHARA, N., and YU, H. (1972)

"The facial nucleus of cat: antidromic and synaptic activation and peripheral nerve representation".

Exp. Brain Res. 16: 161-183.

KITAMURA, S., and SAKAI, A. (1982)

"A study on the localization of the sternocleidomastoid and trapezius motoneurons in the rat by means of the HRP method".

Anat. Rec. 202: 527-536.

KLAPPER, M. H., and HACKETT, D. P. (1965)

"Investigations on the multiple components of commercial horseradish peroxidase".

Biochem. Biophys. Acta 96: 272-282.

KLEIN, B. G., and RHOADES, R. W. (1985)

"Representation of whisker follicle intrinsic musculature in the facial motor nucleus of the rat".

J. Comp. Neurol. 232: 55-69.

KLÜVER, H., and BARRERA, E. (1953)

"A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system".

J. Neuropathol. Exp. Neurol. 12: 400-403.

KOMIYAMA, M., SHIBATA, H., and SUZUKI, T. (1984)

"Somatotopic representation of facial muscles within the facial nucleus of the mouse. A study using the retrograde horseradish peroxidase and cell degeneration techniques".

Brain Behav. Evol. 24: 144-151.

KRISTENSSON, K. (1970a)

"Morphological studies of the neural spread of herpes simplex virus to the central nervous system".

Acta Neuropath. (Berl.) 16: 54-63.

KRISTENSSON, K. (1970b)

"Transport of fluorescent protein tracer in peripheral nerves".

Acta Neuropath. (Berl.) 16: 293-300.

KRISTENSSON, K., and OLSSON, Y. (1971a)

"Retrograde axonal transport of protein".

Brain Res. 29: 363-365.

KRISTENSSON, K., and OLSSON, Y. (1971b)

"The perineurium as a diffusion barrier to protein tracers. Differences between mature and immature animals".

Acta Neuropath. (Berl.) 17: 127-138.

KRISTENSSON, K., and OLSSON, Y. (1971c)

"Uptake and retrograde axonal transport of peroxidase in hypoglossal neurones. Electron microscopical localization in the neuronal perikaryon".

Acta Neuropath. (Berl.) 19: 1-19.

KRISTENSSON, K., and OLSSON, Y. (1971d)

"Uptake of exogenous proteins in mouse olfactory cells".

Acta Neuropath. (Berl.) 19: 145-154.

KRISTENSSON, K., and OLSSON, Y. (1974)

"Retrograde transport of horseradish peroxidase in transected axons. 1. Time relationships between transport and induction of chromatolysis".

Brain Res. 79: 101-109.

KRISTENSSON, K., OLSSON, Y., and SJÖSTRAND, J. (1971)

"Axonal uptake and retrograde transport of exogenous proteins in the hypoglossal nerve".

Brain Res. 32: 399-406.

KRISTENSSON, K., and SJÖSTRAND, J. (1972)

"Retrograde transport of protein tracer in the rabbit hypoglossal nerve during regeneration".

Brain Res. 45: 175-181.

KUME, M., UEMURA, M., MATSUDA, K., MATSUSHIMA, R., and MIZUNO, N. (1978)

"Topographical representation of peripheral branches of the facial nerve within the facial nucleus: a HRP study in the cat".

Neurosci. Lett. 8: 5-8.

LABANDEIRA GARCIA, J. L., GOMEZ SEGADE, L. A., y SUAREZ NUÑEZ, J. M. (1981)

"Organización de las motoneuronas en los nú-

cleos del tercero, cuarto y sexto pares craneales en el conejo".

An. Anat. 30: 347-366.

LANGMAN, J. (1981)

"Medical embryology".

Williams and Wilkins. Baltimore. London. 4^a ed.

LARSELL, O., and JANSEN, J. (1972)

"The comparative anatomy and histology of the cerebellum. The human cerebellum, cerebellar connections and cerebellar cortex".

University of Minnesota Press. Minneapolis.

LA VAIL, J.H., and LA VAIL, M.M. (1972)

"Retrograde axonal transport in the central nervous system".

Science 176: 1416-1417.

LA VAIL, J.H., and LA VAIL, M.M. (1974)

"The retrograde intraaxonal transport of horseradish peroxidase in the chick visual system: a light and electron microscopic study".

J. Comp. Neurol. 157: 303-358.

LAZAR, G.Y., and SZEKELY, G.Y. (1967)

"Golgi studies on the optic center of the frog".

J. Hirnforsch. 9: 329-344.

LORENTE DE NO, R. (1933)

"Studies on the structure of the cerebral cortex. I. The area entorhinalis".

J. Psychol. Neurol. (Lpz.) 45: 381-438.

LORENTE DE NO, R. (1934)

"Studies on the structure of the cerebral cortex. II. Continuation of the study of the ammonic system".

J. Psychol. Neurol. (Lpz.) 46: 117-177.

LUITEN, P. G. M. (1976)

"A somatotopic and functional representation of the respiratory muscles in the trigeminal and facial motor nuclei of the carp (*Cyprinus carpio* L.)".

J. Comp. Neurol. 166: 191-200.

LYNCH, G., GALL, C., MENSAH, P., and COTMAN, C. W. (1974)

"Horseradish peroxidase histochemistry: a new method for tracing efferent projections in the central nervous system".

Brain Res. 65: 373-380.

LYON, M. J. (1978)

"The central location of the motor neurons to the stapedius muscle in the cat".

Brain Res. 143: 437-444.

MANN, D. G., SASAKI, C. T., SUZUKI, M., FUKUDA, H., and HERNANDEZ, J. R. (1977)

"Dilator naris muscle".

Ann. Otol. 86: 362-370.

MARINESCO, G. (1898)

"L'origine du facial supérieur".

Rev. Neur. 6: 30. (citado por K. Yagita, 1910).

- MARINESCO, G. (1899)
"Nouvelles recherches sur l'origine du facial supérieur et du facial inférieur".
La Presse Médicale 65: 85-88.
- MARTIN, M. R., CADDY, K. W. T., and BISCOE, T. J. (1977)
"Numbers and diameters of motoneurons and myelinated axons in the facial nucleus and nerve of the albino rat".
J. Anat. 123: 579-587.
- MARTIN, M. R., and LODGE, D. (1977)
"Morphology of the facial nucleus of the rat".
Brain Res. 123: 1-12.
- MARTIN, M. R., and MASON, C. A. (1977)
"The seventh cranial nerve of the rat. Visualization of efferent and afferent pathways by cobalt precipitation".
Brain Res. 121: 21-41.
- MASON, C. A. (1975)
"Delineation of the rat visual system by the axonal iontophoresis-cobalt sulfide precipitation technique".
Brain Res. 85: 287-293.
- MASON, C. A., SPARROW, N., and LINCOLN, D. W. (1977)
"Structural features of the retinohypothalamic projection in the rat during normal development".
Brain Res. 132: 141-148.

MATSUDA, K., UEMURA, M., KUME, M., MATSUSHIMA, R., and MIZUNO, N. (1978)

"Topographical representation of masticatory muscles in the motor trigeminal nucleus in the rabbit: a HRP study".

Neurosci. Lett. 8: 1-4.

MATSUDA, K., UEMURA, M., TAKEUCHI, Y., KUME, M., MATSUSHIMA, R., and MIZUNO, N. (1979)

"Localization of motoneurons innervating the posterior belly of the digastric muscle: a comparative anatomical study by the HRP method".

Neurosci. Lett. 12: 47-52.

McALPINE, R. J. (1959)

"Selected observations on the early development of the motor neurons in the brain stem and spinal cord of the white rat as revealed by the alkaline phosphatase technique".

J. Comp. Neurol. 118: 211-243.

McLEAN, J. H., and HOPKINS, D. A. (1985)

"Ultrastructural studies of the nucleus ambiguus in cat and monkey following injection of HRP into the vagus nerve".

J. Neurocytol. 14: 961-979.

Mc'LOON, L. K., and LaVELLE, A. (1981)

"Tritiated leucine incorporation in the developing hamster facial nucleus with injury: a liquid scintillation study".

Dev. Brain Res. 1: 237-248.

MEHLER, W. R. , FEFERMAN, M. E. , and NAUTA, W. J. H. (1960)

"Ascending axon degeneration following anterolateral cordotomy. An experimental study in the monkey".

Brain. 83: 718-750.

MENDEL. (1887)

(citado por L. Testut y A. Latarget, 1966).

MESULAM, M-M. (1976)

"The blue reaction product in horseradish peroxidase neurohistochemistry: incubation parameters and visibility".

J. Histochem. Cytochem. 24: 1273-1280.

MESULAM, M-M. (1978)

"Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: A non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents".

J. Histochem. Cytochem. 26: 106-117.

MESULAM, M-M. (1982)

"Principles of horseradish peroxidase neurohistochemistry and their applications for tracing neural pathways. -Axonal transport, enzyme histochemistry and light microscopic analysis."

En: "Tracing neural connections with horseradish peroxidase". M-M. Mesulam. John Wiley and Sons. Chichester. New York. pp: 1-151.

MESULAM, M-M., and ROSENE, D. L. (1977)

"Differential sensitivity between blue and - brown reaction procedures for HRP neurohistochemistry".

Neurosci. Lett. 5: 7-14.

MESULAM, M-M., and ROSENE, D. L. (1979)

"Sensitivity in horseradish peroxidase neurohistochemistry: a comparative and quantitative study of nine methods".

J. Histochem. Cytochem. 27: 763-773.

MEYER, H. (1964)

"The brain".

En: "Anatomy of the dog". Capitulo 8. M. E. Miller, G. C. Christensen, and H. E. Evans. W. B. Saunders Company. Philadelphia. London. pp: 480-532.

MILLER, M. E., CHRISTENSEN, G. C., and EVANS, H. E. (1964)

"Anatomy of the dog".

W. B. Saunders Company. Philadelphia. London.

MIYAZAKI, T., YOSHIDA, Y., HIRANO, M., SHIN, T., and KANASEKI, T. (1981)

"Central location of the motoneurons supplying the thyrohyoid and the geniohyoid muscles as demonstrated by horseradish peroxidase method".

Brain Res. 219: 423-427.

MIZUNO, N., KONISHI, A., and SATO, M. (1975)

"Localization of masticatory motoneurons in the cat and rat by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase".

J. Comp. Neurol. 164: 105-116.

MIZUNO, N., MATSUDA, K., IWAHORI, N., UEMURA SUMI, M.,
KUME, M., and MATSUSHIMA, R. (1981)

"Representation of the masticatory muscles in
the motor trigeminal nucleus of the macaque
monkey".

Neurosci. Lett. 21: 19-23.

MOORE, K. L. (1973)

"The developing human clinically oriented em-
bryology".

W. B. Saunders Company. Philadelphia. London. To-
ronto.

NAKANO, K., TOKUSHIGE, A., HASEGAWA, Y., and KOHNO, M.
(1986)

"An autoradiographic study of the spinofacial
projection in the monkey".

Brain Res. 372: 38-344.

NAUTA, H. J. W., PRITZ, M. B., and LASEK, R. J. (1974)

"Afferents to the rat caudoputamen studied -
with horseradish peroxidase. An evaluation of
a retrograde neuroanatomical research method"

Brain Res. 67: 219-238.

NICHOLSON, J. E., and SEVERIN, C. M. (1981)

"The superior and inferior salivatory nuclei
in the rat".

Neurosci. Lett. 21: 149-154.

NIEUWENHUYS, R. (1974)

"Topological analysis of the brain stem: a ge-

neral introduction".

J. Comp. Neurol. 156: 255-276.

NIEUWENHUIJS, R., VOOGD, J., and VAN HUIJZEN, CHR.
(1979)

"The human central nervous system. A synopsis
and atlas".

Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. NewYork.

NISHI, M. (1965)

"The intramedullary course of the facial nerve,
and the facial, accessory facial and abducens
nervi of several mammals".

Okajimas Fol. Anat. Jap. 41: 233-265.

NOMURA, S., and MIZUNO, N. (1981)

"Central distribution of afferent and efferent
components of the chorda tympani in the
cat as revealed by the horseradish peroxidase
method".

Brain Res. 214: 229-237.

NOMURA, S., and MIZUNO, N. (1982)

"Central distribution of afferent and efferent
components of the glossopharyngeal nerve: an
HRP study in the cat".

Brain Res. 236: 1-13.

NOMURA, S., and MIZUNO, N. (1983a)

"Axonal trajectories of masticatory motoneurons:
a genu formation of axons of jaw-opening
motoneurons in the cat".

Neurosci. Lett. 37: 11-15.

NOMURA, S., and MIZUNO, N. (1983b)

"Central distribution of efferent components in the greater petrosal nerve of the cat".
Neurosci. Lett. 39: 11-14.

NOMURA, S., and MIZUNO, N. (1983c)

"Central distribution of efferent and afferent components of the cervical branches of the -vagus nerve. A HRP study in the cat".
Anat. Embryol. 166: 1-18.

NORGREN, R. (1978)

"Projections from the nucleus of the solitary tract in the rat".
Neuroscience 3: 207-218.

NYBERG-HANSEN, R. (1975)

"Anatomical aspects of the functional organization of the vestibulospinal pathways".
En: "The vestibular system". R. F. Naunton. Academic Press. New York. pp: 71-96.

OLSZEWSKI, J., and BAXTER, D. (1954)

"Cytoarchitecture of the human brain stem".
S. Karger. New York. (reedición de 1982).

ORTS LLORCA, F. (1977)

"Anatomía humana. -Sistema nervioso central y órganos de los sentidos. Sistema neurovegetativo-".
Editorial Científico-médica. Barcelona. Tomo II. 5ª ed.

- PALAY, S. L., and CHAN-PALAY, V. (1974)
"Cerebellar cortex. Cytology and organization"
Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York.
- PANNETON, W. M., and MARTIN, G. F. (1983)
"Brainstem projections to the facial nucleus
of the opossum. A study using axonal transport
techniques".
Brain Res. 267: 19-33.
- PAPEZ, J. W. (1927)
"Subdivisions of the facial nucleus".
J. Comp. Neurol. 43: 159-191.
- PAPEZ, J. W. (1930)
"Superior olivary nucleus. Its fiber connec-
tions".
Arch. Neurol. Psychiat. 24: 1-20.
- PAPEZ, J. W. (1967)
"Comparative neurology. A manual and text for
the study of the nervous system of vertebra-
tes".
Hafner Publishing Company. New York.
- PASARO, R., LOBERA, B., GONZALEZ-BARON, S., and DELGA-
DO-GARCIA, J. M. (1983)
"Cytoarchitectonic organization of laryngeal
motoneurons within the nucleus ambiguus of -
the cat".
Exp. Neurol. 82: 623-634.
- PASARO, R., TORRES, B., and DELGADO-GARCIA, J. M. (1985)
"Morphological effects of Vth nerve section -

in the kitten as revealed by horseradish peroxidase".

Neurosci. Lett. 58: 207-211.

PAXINOS, G., and WATSON, C. (1982)

"The rat brain in stereotaxic coordinates".

Academic Press. Sydney. New York. London.

PEARSON, A. A. (1946)

"The development of the motor nuclei of the facial nerve in man".

J. Comp. Neurol. 85: 461-476.

PEARSON, A. A. (1947)

"The roots of the facial nerve in human embryos and fetuses".

J. Comp. Neurol. 87: 139-159.

PEARSON, R. (1972)

"The avian brain".

Academic Press. London. New York.

PERNKOPF, E. (1968)

"Anatomía topográfica humana. -Anatomía de la cabeza-".

Editorial Labor, S. A. Barcelona. Madrid. Tomo IV. 2ª parte.

PERWAIZ, S. A., and KARIM, M. A (1982)

"Localization of parasympathetic preganglionic neurons innervating submandibular gland in the monkey: an HRP study".

Brain Res. 251: 349-352.

- PETERS, A., PALAY, S. L., and WEBSTER, H. F. (1976)
"The fine structure of the nervous system: the neurons and supporting cells".
W. B. Saunders Company. Philadelphia. London. Toronto.
- POWELL, G. M., BERTHIER, N. E., and MOORE, J. W. (1979)
"Efferent neuronal control of the nictitating membrane response in rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): a reexamination".
Physiol. Behav. 23: 299-308.
- PRATS-GALINO, A., ARROYO-GUIJARRO, J., and RUANO-GIL, D. (1985)
"Systematization of the study of neurons giving origin to the buccolabialis branches of the facial complex of the dog. A study with HRP- neurohistochemical techniques".
Verh. Anat. Ges. 79: 433-435 Supl.
- PROVIS, J. (1977)
"The organization of the facial nucleus of the brush-tailed possum (*Trichosurus vulpecula*)".
J. Comp. Neurol. 172: 177-188.
- RADPOUR, S. (1977)
"Organization of the facial nerve nucleus in the cat".
Laryngoscope 87: 557-574.
- RADPOUR, S., and GACEK, R. R. (1980)
"Facial nerve nucleus in the cat. Further study".
Laryngoscope 90: 685-692.

RAMON Y CAJAL, S. (1893)

"Estructura del asta de Ammón y fascia dentada"

An. de la Soc. Esp. de Hist. Natur. 22: 53-114.

RAMON Y CAJAL, S. (1904)

"Asociación del método del nitrato de plata - con el embrionario para el estudio de los focos motores y sensitivos".

Trab. Lab. Inv. Biol. 3: 65-96.

RAMON Y CAJAL, S. (1909-1911)

"Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés".

Vols. 1 y 2. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto Ramón y Cajal. Madrid. (reedición de 1972 y 1955, respectivamente).

RANSON, S. W., and CLARK, S. L. (1956)

"The anatomy of the nervous system. Its development and function".

W. B. Saunders Company. Philadelphia. London. 9^a ed.

RASMUSSEN, G. L. (1946)

"The olivary peduncle and other fiber projections of the superior olivary complex".

J. Comp. Neurol. 84: 141-219.

RHOTON, A. L. (1968)

"Afferent connections of the facial nerve".

J. Comp. Neurol. 133: 89-100.

RISPAL-PADEL, L. (1976)

"Spatial organization of the cerebello-thalamo-cortical pathway".

En: "Afferent and intrinsic organization of laminated structures in the brain". O. Creutzfeldt. Exp. Brain Res. Suppl. 1. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. pp: 118-123.

RISPAL-PADEL, L., CICIRATA, F., and PONS, C. (1985)

"Topographical aspects of cerebral cortex and dentate nucleus in the control of hand movements".

En: "Hand function and the neocortex". Goodwin, A. W. and Darian-Smith, I. Exp. Brain Res. Suppl 10. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. pp: 259-274.

SARNAT, H. B., and NETSKY, M. G. (1974)

"Evolution of the nervous system".

Oxford University Press. New York. London. Toronto.

SASAKI, C. T., and MANN, D. G. (1976)

"Dilator naris function. A useful test of facial nerve integrity".

Arch. Otolaryngol. 102: 365-367.

SATOMI, H., TAKAHASHI, K., ISE, H., and YAMAMOTO, T. (1979)

"Identification of the superior salivatory nucleus in the cat as studied by the HRP method".

Neurosci. Lett. 14: 135-139.

SCHWERDTFEGER, W. K. (1984)

"Structure and fiber connections of the hippocampus. A comparative study".

Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol. 83.

SEMBA, K. (1984)

"Topographical representation of peripheral - branches of the facial nerve in the facial - motor nucleus revealed by horseradish peroxidase transport in the rat".

Anat. Rec. 208: 162A-163A (Abst.).

SHANER, R. F. (1934)

"The development of the nuclei and tracts related to the acoustic nerve in the pig".

J. Comp. Neurol. 60: 5-19.

SHAW, M. D., and BAKER, R. (1983a)

"The locations of stapedius and tensor tympani motoneurons in the cat".

J. Comp. Neurol. 216: 10-19.

SHAW, M. D., and BAKER, R. (1983b)

"Direct projections from vestibular nuclei to the facial nucleus in cats".

J. Neurophysiol. 50: 1265-1280.

SHAW, M. D., and BAKER, R. (1985)

"Morphology of motoneurons in a mixed pool of the cat facial nucleus that innervate orbicularis oculi and quadratus labii superioris, stained intracellularly with horseradish peroxidase".

Neuroscience. 14: 627-643.

SHOHARA, E., and SAKAI, A. (1983)

"Localization of motoneurons innervating deep and superficial muscles in the rat: a horseradish peroxidase and electrophysiologic study".
Exp. Neurol. 81: 14-33.

SIDMAN, R. L. (1970)

"Autoradiographic methods and principles for study of the nervous system with thymidine-H³".

En: "Contemporary research methods in neuroanatomy" W. J. H. Nauta and S. O. E. Ebbesson. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. pp: 252-274.

SOREIDE, A. J. (1981a)

"Variations in the axon reaction in animals of different ages. A light microscopic study on the facial nucleus of the rat".

Acta Anat. 110: 40-47.

SOREIDE, A. J. (1981b)

"Effect of chromatolysis upon the incorporation of L-4,5-(³H)-leucine into axotomized neurons. Autoradiographic investigations on the facial neurons in rats and young rabbits".
Anat. Embryol. 163: 125-133.

SPENCER, H. J., LYNCH, G., and JONES, R. K. (1978)

"The use of somatofugal transport of horseradish peroxidase for tract tracing and cell labeling".

En: "Neuroanatomical Research Techniques". -
Capítulo 10. R. Robertson. Academic Press. New
York. pp: 291-316.

SPENCER, R. F., and STERLING, P. (1977)

"An electron microscope study of motoneurons
and interneurons in the cat abducens nucleus
identified by retrograde intraaxonal trans-
port of horseradish peroxidase".
J. Comp. Neurol. 176: 65-86.

STAINES, Wm. A., KIMURA, H., FIBIGER, H. C., and Mc
GEER, E. G. (1980)

"Peroxidase-labeled lectin as a neuroanatomical
tracer: evaluation in a C.N.S. pathway".
Brain Res. 197: 485-490.

STEWART, W. A., and KING, R. B. (1963)

"Fiber projections from the nucleus caudalis
of the spinal trigeminal nucleus".
J. Comp. Neurol. 121: 271-286.

STREIT, P., and REUBI, J. C. (1977)

"A new and sensitive staining method for axo-
nally transported horseradish peroxidase (HRP)
in the pigeon visual system".
Brain Res. 126: 530-537.

SUAREZ QUINTANILLA, D. (1985)

"Estudio experimental de la somatotopía de las
neuronas de la tercera rama del trigémino".
Tesis. Santiago de Compostela.

SUGIMOTO, R., TANAKA, K., KATO, M., and MORITA, A.
(1955)

"On the course of the intrapontine facial nerve of mammalia. II".

Arch. Hist. Jap. 9: 433-439. (citado por M. Nishi, 1965).

SZEKELY, G., and MATESZ, C. (1982)

"The accessory motor nuclei of the trigeminal, facial, and abducens nerves in the rat".

J. Comp. Neurol. 210: 258-265.

SZEKELY, G. Y., SETALO, G. Y., and LAZAR, G. Y. (1973)

"Fine structure of the frog's optic tectum: optic fibre termination layers".

J. Hirnforsch. 14: 189-225.

SZENTAGOTHAI, J. (1948)

"The representation of facial and scalp muscles in the facial nucleus".

J. Comp. Neurol. 88: 207-220.

SZENTAGOTHAI, J. (1975)

"The 'module-concept' in cerebral cortex architecture".

Brain Res. 95: 475-496.

SZENTAGOTHAI, J. (1984)

"Neocortical neuron circuit models reconsidered in the light of the new techniques".

En: "Sensory-motor integration in the nervous system". O. C. Creutzfeldt, R. F. Schmidt and W. D. Willis. Exp. Brain Res. Suppl. 9. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. pp: 347-358.

TABER, E. (1961)

"The cytoarchitecture of the brain stem of the cat. I. Brain stem nuclei of the cat".

J. Comp. Neurol. 116: 27-69.

TABER PIERCE, E. (1973)

"Time of origin of neurons in the brain stem of the mouse".

En: "Neurobiological aspects of maturation and aging". D. H. Ford. Progress in Brain Research. Vol. 40 Elsevier Scientific Publishing Co. Amsterdam. London. pp: 53-65.

TAKAHASHI, K., SATOMI, H., ISE, H., and YAMAMOTO, T. (1980)

"A method of HRP bathing of transected peripheral nerves using a rubber bag. Its technique and advantage".

Anat. Anz. 147: 251-254.

TAKEUCHI, Y., NAKANO, K., UEMURA, M., MATSUDA, K., MATSUSHIMA, R., and MIZUNO, N. (1979)

"Mesencephalic and pontine afferent fiber system to the facial nucleus in the cat: a study using the horseradish peroxidase and silver impregnation techniques".

Exp. Neurol. 66: 330-342.

TANAKA, T., TAKEUCHI, Y., and NAKANO, K. (1978)

"Cells of origin of the spino-facial pathway in the cat: a horseradish peroxidase study"

Brain Res. 142: 580-585.

TARLOV, E. (1975)

"Synopsis of current knowledge about ascending projections from the vestibular nuclei".

En: "The vestibular system". R. F. Naunton. Academic Press. New York. pp: 55-69.

TELLO, J. F. (1922)

"Les différenciations neuronales dans l'embryon du poulet, pendant les premiers jours de l'incubation".

Trab. Lab. Inv. Biol. 21: 1-93.

TESTUT, L., y LATARJET, A. (1966)

"Séptimo par: Nervio facial".

En: "Tratado de anatomía humana". Salvat editores, S. A. Barcelona. Madrid. 9ª ed. Tomo III. pp: 126-147.

THOMANDER, L. (1984)

"Reorganization of the facial motor nucleus - after peripheral facial nerve regeneration. An HRP study in the cat".

Acta Oto-Laryngol. (Stockh.) 97: 619-626.

THOMANDER, L., ARVIDSSON, J., and ALDSKOGIUS, H. (1982)

"Distribution of sensory ganglion cells innervating facial muscles in the cat. An anatomical study with horseradish peroxidasetechnique".

Acta Oto-laryngol. 94: 81-92.

TRIVERS, J. B., and NORGREN, R. (1983)

"Afferent projections to the oral motor nuclei in the rat".

J. Comp. Neurol. 220: 280-298.

TYRER, N. M., and BELL, E. M. (1974)

"The intensification of cobalt-filled neurone profiles using a modification of Timm's sulphide-silver method".

Brain Res. 73: 151-155.

UEMURA-SUMI, M., MANABE, Y., MATSUSHIMA, R., and MIZUNO, N. (1986)

"Correlation of the main peripheral branches of the facial nerve with the cytoarchitectonic subdivisions of the facial nucleus in the guinea pig".

Anat. Embryol. 174: 161-166.

ULLAH, M., and SALMAN, S. S. (1986)

"Localisation of the spinal nucleus of the accessory nerve in the rabbit".

J. Anat. 145: 97-107.

VAN BUSKIRK, C. (1945)

"The seventh nerve complex".

J. Comp. Neurol. 82: 303-335.

VAN GEUCHTEN, A. (1906)

"Facial nucleus".

En: "Anatomie du système nerveux de l'homme".

4^e ed. pp: 588 (citado por J. W. Papez, 1927).

VAN LOVEREN, H., SAUNDERS, M. C., CASSINI, P., and KELLER, J. T. (1985)

"Localization of motoneurons innervating the stylopharyngeus muscle in the cat".

Neurosci. Lett. 58: 251-255

VRAA-JENSEN, G. F. (1942)

"The motor nucleus of the facial nerve, with a survey of the efferent innervation of the facial nucleus. A normal-anatomical study".
Tesis. Ejnar Munksgaard. Copenhagen.

WALKER, E. (1938)

"The primate thalamus".
The University of Chicago Press. Chicago. London.

WALLACH, J. H., RYBICKI, K. J., and KAUFMAN, M. P. (1983)

"Anatomical localization of the cells of origin of efferent fibers in the superior laryngeal and recurrent laryngeal nerves of dogs."
Brain Res. 261: 307-311.

WARR, W. B. (1980)

"Efferent components of the auditory systems".
Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 89:114-120 suppl. 74.

WARR, W. B., DE OLMOS, J. S., and HEIMER, L. (1982)

"Horseradish peroxidase. The basic procedure".
En: "Neuroanatomical tract-tracing methods"
L. Heimer and M. J. Robards.
Plenum Press. New York. London. 2nd ed. pp: 207-262.

WÄSSLE, H., and HAUSEN, K. (1981)

"Extracellular marking and retrograde labelling of neurons".

En: "Techniques in neuroanatomical research".
Ch. Heym and W.G. Forssmann. Springer-Verlag.
Berlin. Heidelberg. New York. pp: 317-338.

WATSON, C. R. R., SAKAI, S., and ARMSTRONG, W. (1982)
"Organization of the facial nucleus in the -
rat".

Brain Behav. Evol. 20: 19-28.

WAY, J. S. (1981)

"Evidence for the site of the superior salivary
nucleus in the guinea pig: a retrograde
HRP study".

Anat. Rec. 201: 119-126.

WHALEN, L. R., and KITCHELL, R. L. (1983a)

"Electrophysiologic studies of the cutaneous -
nerves of the head of the dog".

Am. J. Vet. Res. 44: 615-627.

WHALEN, L. R., and KITCHELL, R. L. (1983b)

"Electrophysiologic and behavioral studies of
the cutaneous nerves of the concave surface of
the pinna and the external ear canal of the
dog".

Am. J. Vet. Res. 44: 628-634.

WILD, J. M., and ZEIGLER, P. H. (1980)

"Central representation and somatotopic orga-
nization of the jaw muscles within the facial
and trigeminal nuclei of the pigeon (Columbia
livia)".

J. Comp. Neurol. 192: 175-201.

WILSON, D. L., and STONE, G. C. (1979)

"Axoplasmic transport of proteins".

Ann. Rev. Biophys. Bioeng. 8: 27-45.

WINDLE, W. F. (1933)

"Neurofibrillar development in the central - nervous system of cat embryos between 8 and 12 mm long".

J. Comp. Neurol. 58: 643-723. (citado por J. L. Addens, 1934).

WINESKI, L. E., and WEIJS, W. A. (1981)

"Electromyographic studies of the vibrissal-operating facial muscles in the goldenhamster".

J. Anat. 133: 131.

YAGITA, K. (1910)

"Experimentelle untersuchungen über den ursprung des nervus facialis".

Anat. Anz. 37: 195-218.

ZIEHEN, T. (1925)

"Anatomie des zentralnervensystem".

En: "Microscopische anatomie des gehirns". Vol 4. F. Fischer. Jena.