

SECCIÓN III. PARTE SINTÉTICA. ENSAYO DE UNA ORGANOLOGÍA CORTICAL MORFOLÓGICA, FISIOLÓGICA Y PATOLÓGICA

En los capítulos anteriores se intentó presentar la estructura tisular de la corteza cerebral de los mamíferos, respecto a la participación que en ella tienen las células ganglionares, con exclusión de los componentes fibrosos y del intersticio, y en relación con la división arquitectónico-topográfica, expuesta en sus líneas generales. Puesto que el objetivo de este trabajo estaba dirigido principalmente a detectar los principios comunes de la división cortical en la serie de los mamíferos y establecer así las bases para una teoría comparativa de la localización, debió acumularse allí una serie de hechos especiales, que carecen de interés general. Se trataba solamente de encontrar en la infinita variedad de estructuras morfológicas de la corteza cerebral de los diversos grupos de mamíferos, aquéllas que fueran fundamento para cualquier cuestión de significado definitivo para esta teoría.

Así se comprende que en las descripciones antes presentadas, se encuentren elementos de gran importancia y otros que no lo son tanto, y que numerosos detalles histológicos hayan sido manejados con una

amplitud y extensión, que para cuestiones morfológicas posteriores podrían parecer secundarios. Para la deducción de las leyes de formación orgánica y para la presentación de un esbozo del plan de construcción de la corteza, esos detalles eran innecesarios. De la misma manera, se pudo mostrar la riqueza de las variaciones de la forma, su referencia a principios de diferenciación y la unidad del plan de organización, sólo a través de los más sutiles análisis de detalle. Pero quien se interese profundamente por la localización histológica, o desee responder preguntas sobre la localización por sí mismo, no lo logrará sin poseer el conocimiento de los más finos detalles histotopográficos.

Mientras que así, las dos primeras partes permitieron predominantemente una acumulación de hechos analítico-descriptivos, deseamos en la última parte dedicarnos a algunas cuestiones más generales; en especial nos ocupará la discusión del significado de nuestras comprobaciones para el problema del órgano, como así también sus relaciones con la fisiología y la histopatología.

CAPÍTULO VII.

LA LOCALIZACIÓN HISTOLÓGICA DE LA CORTEZA DESDE EL PUNTO DE VISTA DE LA MORFOLOGÍA

Como hemos visto repetidamente, hasta hace poco la doctrina de la unidad morfológica de la corteza cerebral estaba bastante generalizada y era ampliamente aceptada entre anatomistas y fisiólogos. La patología cerebral tampoco supo sustraerse a esta creencia a pesar de las observaciones clínicas que continuamente se le presentaban, y aún en nuestros días se encuentra dispersa, incluso en libros nuevos, la opinión de que la corteza cerebral, más allá de las notables modificaciones locales de su estructura, sería un órgano constituido unitariamente, no existiendo en ninguna parte límites claros en su constitución tisular.

Ante esto, pareció justo mostrar los puntos esenciales de nuestras demostraciones, aunque no contengan decididamente nada enteramente nuevo y a pesar de algunas repeticiones, colocarnos frente a ellos y discutir brevemente la validez legal de los principios localizados en la clase de los mamíferos, expuestos en sus relaciones.

I. LOS PRINCIPIOS BÁSICOS LOCALIZADORES

A) El principio de la diferenciación regional.

Cuando se examina el hemisferio de algún mamífero adulto mediante cortes transversales, se encuentra ya, en la observación macroscópica de la corteza, un núme-

ro de regiones distintas, que en el corte muestran una estructura muy específica que les es propia, y que permite diferenciarlas inmediatamente de su vecindad y de otras regiones.

Bajo el microscopio, en la revisión de series de cortes de todo el órgano, se reconoce en el ser humano y el resto de los mamíferos, que cada pequeña sección de la superficie cortical, ya sea limitada por un lóbulo o una circunvolución o que ocupe sólo una parte de una circunvolución, o finalmente que represente una parte de la superficie de un cerebro lisencéfalo, se destaca por una estructura de corte característica arquitectónicamente.

Las diferencias estructurales de las distintas localizaciones están en relación, como hemos visto, con muy distintas características tectónicas. Éstas son en parte de tipo cuantitativo, y consisten solamente en el espesor de la corteza, como así también en diferencias de las capas fundamentales, las cuales pueden estar densa o laxamente pobladas, ser más estrechas o más amplias; a veces se trata de diferencias cualitativas, como formación de nuevos tipos celulares, pérdida de capas, o asignación de las células al surgimiento de nuevos estratos corticales.

Contrariamente a la antigua creencia, llegamos así al principio de la diferenciación regional de la corteza cerebral. Éste es aplicable a toda la serie de los mamíferos y se expresa tanto en los más primitivos aplacen-

tarios como en los más altos placentarios. Expresa brevemente, que la corteza cerebral de todos los mamíferos presenta una amplia variabilidad de su constitución celular (y fibrilar) como así también diferencias locales según número, forma, agrupación y ordenamiento de las células ganglionares y las relaciones de tamaño de las capas constituyentes.

Como consecuencia de estas variaciones de las capas, la corteza cerebral muestra ya en el mismo animal, una variabilidad hasta ahora inimaginable de su organización interna y se puede decir sin exageración que en ningún otro órgano o sistema de órganos la especificación histológica ha sido llevada tan lejos como en la corteza cerebral y en ningún otro lado, las distintas partes están diferenciadas tan netamente como aquí. Como consecuencia, se puede delimitar en cada mamífero, un mayor o menor número de superficies estructurales dentro de la corteza cerebral, en otras palabras, realizar una localización tópica en base a características morfológicas. En la corteza humana existe un máximo de diferenciación regional y complicación anatómica.

B) El principio de la diferenciación similar de sectores de la corteza cerebral en diferentes mamíferos (homología de regiones y campos).

Una segunda serie de hechos constatados más arriba, es que en todos los mamíferos se encuentran formaciones en capas definidas en la superficie cortical, características por su estructura. Esto lleva a la formulación y delimitación de regiones anatómicas similares (homólogas) en la serie de los mamíferos, es decir a una teoría de la homología de la superficie cerebral de los mamíferos.

Según el carácter básico de la estructura en capas, se debe diferenciar primero una serie de grupos tectónicos básicos; éstos se subdividen en subgrupos o campos definidos, que en distintas especies han experimentado una muy variable estructuración e intensidad de diferenciación. En relación con la ontogenia, se distinguen en principio, dos formas principales de corteza, que han sido descritas más arriba como corteza homogenética y corteza heterogenética (Fig 144- 146).

1. Como **corteza homogenética** resumimos todas aquellas formaciones citoarquitectónicas cuya organización celular muestra un plan común, es decir el del tipo básico de seis capas, o que se puede deducir inmediatamente del mismo. La corteza homogenética se divide a su vez en dos tipos principales: estructuras homotípicas y estructuras heterotípicas.

a) *Áreas cerebrales homotípicas* son las que durante toda la vida conservan la división originaria en seis capas de manera más o menos evidente y en el curso de la ontogenia sólo dejan reconocer pequeñas desviaciones tectónicas.

b) *Estructuras heterotípicas* en cambio, son aquellas que en el estado definitivo de la corteza, no contienen una estructura en seis capas, a pesar de que originariamente estaba instituida, en parte porque durante la ontogenia ha sucedido una pérdida o disolución en la estructura original (disminución de capas), o porque

por división o separación de capas embrionarias originales, han aparecido secundariamente nuevas capas (aumento de capas).

2. Como **formaciones corticales heterogenéticas** se resumen todos aquellos territorios corticales que son diferentes de los homogenéticos ya desde su localización primaria, incluso en los estudios fetales tempranos, en que la arquitectura ulterior comienza a formarse ya tienen una estructura que se diferencia de la de seis capas. También ellas se pueden clasificar de acuerdo a su mayor o menor desarrollo estructural, en varios subgrupos. Primero, se pueden separar tres tipos principales: un *cortex primitivus*, un *cortex rudimentarius* y un *cortex (heterogeneticus) striatus*.

a) Como *cortex primitivus* designamos a aquellas masas corticales, que no presentan una separación en capas como el resto de las cortezas ni durante el desarrollo ontogénico ni en la historia filogénica, sino que desde el principio poseen una construcción diferente, extremadamente primitiva, constituida por variables acumulaciones irregulares de células ganglionares. Generalmente falta una capa claramente constituida de sustancia blanca subcortical y su pertenencia a la corteza sólo es referible a la historia del desarrollo, especialmente cuando se trata, como en algunos animales, de partes muy atróficas secundariamente. Pertenecen a este grupo de estructura primitiva de la corteza, el bulbo olfatorio, el tubérculo olfatorio, la sustancia perforada anterior y el núcleo amigdalino.

b) *El cortex rudimentarius* se caracteriza por el primer establecimiento de una división en capas, en el cual algunas de las capas básicas (I y VI) de la más joven "corteza homogenética" están presentes en un desarrollo bastante rudimentario, mientras que el resto de las capas básicas falta totalmente. Ejemplo de ello son el hipocampo con la fascia dentada, el subiculum, el *induseum griseum*, el *septum pellucidum* y el *área preterminalis*.

c) *El cortex striatus (heterogeneticus)* está constituido, contrariamente al rudimentarius, por una mayor cantidad de capas del tipo básico arquitectónico claramente desarrolladas, las que a su vez, por diferenciación secundaria ulterior, experimentaron un desarrollo muy poderoso y por escisión de subcapas, muchas veces han experimentado una división más rica que en muchas formaciones homogenéticas. En la mayoría, son las capas I, V y VI las que se acomodan así, mientras que el resto de las capas básicas de la corteza homogenética no se han desarrollado. A este cortex corresponden el área entorrinal, pararrinal, el área prepiriforme, el área presubicular y el área retrosubicular (quizá también el área ectoesplénial).

Según lo dicho, son muy variables las direcciones en las cuales se han diferenciado las distintas localizaciones de la superficie cortical en la serie de los mamíferos. En la tabla 7 se exponen las principales formas de diferenciación sinópticamente; al mismo tiempo se encuentra para el grupo homogenético del ser humano una lista de las regiones pertenecientes a los tipos principales. Se ve entonces que la corteza heterogenética pertenece predominante o casi completamente a

Tabla 7. División de la corteza de los mamíferos según los tipos tectónicos principales
(Los números entre paréntesis significan los campos de los mapas cerebrales)

Corteza heterogénica (falta de la estratificación en seis capas en la ontogenia y filogenia)			Corteza homogénica (Deducción de todas las formaciones del tipo básico de 6 capas)		
1. Corteza primitiva Sin capas	2. Córtex rudimentario Alguna capa rudimentaria	3. Córtex estriado. Varias capas secundariamente más desarrolladas	1. Formación homotípica Persistencia durante toda la vida de la estratificación en seis capas	2. Formación heterotípica Alteración secundaria de la estratificación en seis capas. a) disminución de capas b) aumento de capas	
Bulbo olfatorio Pedúnculo olfatorio Tubérculo olfatorio Sustancia perforada anterior Núcleo amigdalino	Hipocampo Fascia dentada Subiculum Induseum griseum Septum pelucidum Área preterminalis	Área presuicilar (27) Área retro-subicular. (48) Área entorrinal. (28,34) Área perirrinal (35) Área Prepiriforme.(51)	Región frontal (campos 8,9,10,11, 44,45,46,47) Región postcentral (1,2,3,43) Región parietal (5,7,39,40) Región temporal (20, 21, 22, 36, 37, 38, 41, 42, 52) Región occipital excepto campo 17.(18, 19) Subregión postcingular (23,31)	Región paracentral (cps 4 y 6) Subregión paracingular (24, 32, 33) Región retrosplenial (cps 26, 29, 30)	Región insular (cps 13-16) Área estriada (cpo 17)

las partes del hemisferio que los morfólogos han denominado rinencéfalo o también *archipallium*, mientras que la corteza homogénica está esencialmente limitada al *neopallium*.

C) El principio del desarrollo divergente de partes homólogas

A pesar de que una gran parte de la corteza hemisférica, ya sea en todos los mamíferos o sólo en un número de especies estrechamente emparentadas, se diferencia en principio de la misma manera y así ha modificado partes del mismo valor morfológico, es decir, homólogas, esas zonas suelen permitir reconocer desviaciones nada despreciables en las especies pariculares. Dichas variaciones tienen frecuentemente un carácter tan constante y extenso, que se puede reconocer a partir del tipo de estructura de una región cortical, el grupo al que pertenece el individuo. Se refieren por un lado, a la forma externa: tamaño y localización, y por otro, a la estructura interna de los correspondientes campos y regiones. Son, por lo tanto, en parte de tipo cuantitativo y en parte cualitativo.

Respecto a lo cuantitativo, se debe tener en cuenta ante todo, el volumen o, mejor dicho, el tamaño de la superficie de esos órganos. Hemos visto antes en varios ejemplos (capítulo VI), que la extensión de la superficie de un campo cortical o de una región principal en distintos animales puede variar poderosamente en su perímetro. Desearía ilustrar un caso especialmente extremo, en las figuras juntas 147 y 148. (Fig. 1.) Se trata de la región hipocámpica del hombre y el erizo

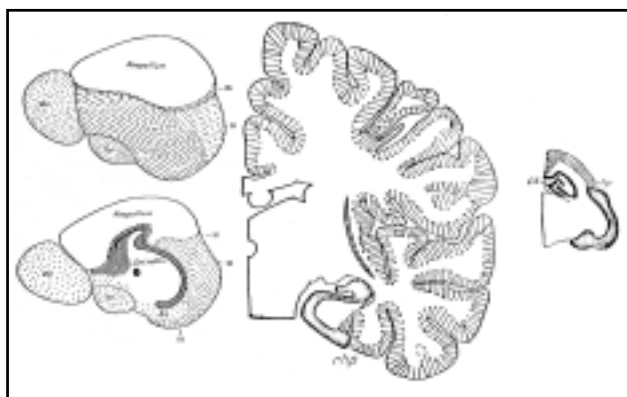


Fig. 1. Las superficies corticales neopallial y "rinencéflica" en el erizo. A la derecha, comparadas con las del hombre en un corte por la porción más extensa del hipocampo en éste.

presentada en dos cortes frontales a través de la zona más voluminosa de esa región en cada caso. En el erizo la extensión de la región representa más de la mitad, cerca de dos tercios (50- 66%) del perímetro del corte, en el hombre, alrededor de 1/20 es decir, solo 5% aproximadamente. Todavía se hace más notable la diferencia en las vistas de superficie de ese lugar (Figuras 144-146). Las mayores diferencias de volumen existen respecto de la región retrosplenial en distintos órdenes de mamíferos, como hemos visto en detalle en la descripción de los mapas cerebrales en el capítulo IV. Pero también el área estriada tan importante fisiológicamente, varía extraordinariamente entre amplios límites.

Las divergencias cualitativas de órganos corticales homólogos se dan en diferencias de la estructura histológica, para nuestro punto de vista, especialmente en la arquitectura del corte en capas. En principio se deben separar dos tipos de desarrollo emparentados en esencia, pero básicamente diferentes en resultado.

En un caso, un campo de una determinada especie experimenta una estructuración determinada de tal forma que su construcción interna (cito y fibro arquitectónica) se diferencia en forma similar sobre toda la superficie, mientras en otros grupos, construye células algo mayores o formas celulares numerosas de una determinada categoría o son elementos celulares totalmente nuevos, más finamente estructurados, o también pueden aparecer nuevas subcapas mediante la separación de formas celulares (p. ej. el tipo calcarina o campo 17 en el *Cebus*¹). Aquí el espesor de la corteza no necesita aumentar, puede permanecer el mismo que en especies emparentadas con una diferenciación incompleta del campo considerado, o bien puede estrecharse relativamente en una construcción estructural más compleja (p.ej. el área entorrinal, campo 28 en el hombre).

La segunda forma de desarrollo cualitativamente divergente consiste en que en un campo cortical, diferentes sectores se diferencian en forma distinta y cada uno en forma específica. Así se llega a la división de la zona, unitaria en otras especies, en varias regiones a menudo espacialmente separadas, o a la subdivisión de una región en varios subcampos. Un ejemplo notable del último tipo lo constituye el área retrosplenial (campo 29) de *lepus cuniculus* (figura 107), otro, la región postcentral de los primates.

Bajo las llamadas categorías principales de la estructuración divergente de la corteza entran todos aquellos surgimientos que nosotros en los capítulos III y IV conocimos como *polimorfismo de la estructuración de tipo*, así como *cambios progresivos o regresivos* de las áreas corticales. Ellos son el motivo de la sorprendente variedad de formas de organización de la corteza cerebral en las distintas especies de los mamíferos.

D) Las homologías especiales

Homología especial u homología en sentido estricto se denomina según C. Gegenbaur² a la relación entre órganos y partes de órganos del mismo origen que por lo tanto proviniendo de la misma formación, ofrecen un comportamiento morfológico idéntico". Dado un órgano, si éste se mantiene esencialmente sin cambios en su comportamiento morfológico en los distintos animales comparados, o si ha experimentado modificaciones por aparición o desaparición de partes en algunos especímenes, se pueden destacar distintos tipos de homología. Debemos entonces investigar si las distintas subdivi-

visiones de la homología especial establecidas por los morfólogos se pueden también identificar en la corteza de los mamíferos.

α) Una *homología completa* existe cuando un órgano se modifica en caracteres externos como forma, amplitud, etc., según localización y relaciones, pero su estructura interna se mantiene sin cambios y totalmente conservada. Construcciones de este tipo existen en la corteza cerebral en número significativo. Justamente, la homología puede ser completa sólo entre grupos próximos, puesto que en el curso de la filogenia a través de construcción y regresión mucho de lo más antiguo se pierde, de tal modo que rara vez un tipo cortical se mantiene indemne a través de la serie de los mamíferos. Con todo, hay suficientes ejemplos donde se debe aceptar una completa homología sobre amplios sectores, algunos de los cuales se describieron en el capítulo III como *tipos monomorfos* de la estructura cortical, como por ejemplo los de la región hipocámpica, campos 27, 28, 35, la propia corteza hipocámpica con la fascia dentata, para toda la serie de los mamíferos con pocas excepciones; más allá, el tipo gigantopiramidal de muchos órdenes como primates, prosimios, algunos carnívoros y ungulados; más lejos, algunas partes de la región retrosplenial para una mayor cantidad de especies, así el campo 29 en los prosimios, macroquirópteros, carnívoros y ungulados por un lado, y en muchos roedores por otro. En los primates esta región, como órgano regresivo, es completamente homóloga; en comparación con otros órdenes es defectivamente homóloga. Finalmente, respecto de *tipos polimorfos* individuales se puede aceptar una completa homología para algunas especies, p.ej. para el tipo calcarina de muchos primates, prosimios, carnívoros y macrópidos.

β) *Homologías incompletas (Gegenbaur)* consisten en que una región cortical en relación con otras por lo demás completamente homólogas, se ve esencialmente modificada en su cualidad interna, ya sea por crecimiento o por reducción de componentes. Para esto también tenemos ejemplos suficientes en nuestras elaboraciones previas, ya que corresponden aquí las arriba mencionadas divergencias cualitativas del despliegue cortical, más lejos, las diversas desviaciones esenciales de la división cortical descriptas en el capítulo VI. Dispersas se encuentran también ambas subformas de la homología incompleta que Gegenbaur ha distinguido: la *homología defectiva*, producida por pérdida de partes y la *homología aumentativa*, producida por el crecimiento de nuevas partes.

Hemos visto también en el capítulo I página 42, que se puede hablar en un sentido mucho más estricto de homología defectiva, no sólo en relación a áreas corticales, sino en relación a la estratificación dentro de una de ellas, y que en cierto sentido también aparecen *homologías imitatorias* (Furbringer) en la corteza cerebral.

2. EL PROBLEMA ORGANOLÓGICO

a) *Generación de órganos por diferenciación*. Junto a la generación (Zeugung) y crecimiento (Wachstum), la diferenciación (Divergentia) es la función fundamental

¹ *Cebus*: especie de mono antropoide del continente americano (platirrino).

² Gegenbaur C. (1826- 1903). Anatomista alemán. Trabajó en las relaciones entre Anatomía Comparada (morfológica) y evolución. Creador del término homología y su uso para este fin.

más importante que actúa durante el desarrollo de los individuos orgánicos y por la cual se alcanza toda formación superior y toda culminación de su realización. Este proceso, debido a una selección del desarrollo de partes diferentes a partir de una base similar para la adaptación a diferentes condiciones de existencia, división del trabajo desde el punto de vista fisiológico, ha llevado a una variabilidad monstruosa de la organización en la corteza cerebral de diversos animales, incluso en especies superiores.

De una formación unitaria común a todos los mamíferos, la placa primitiva (W. His) no estratificada, se desarrolla luego a través de la diferenciación morfológica en la corteza estratificada, y dentro de la misma, aparecen después, en base a procesos de diferenciación locales de variado tipo, numerosas y amplias modificaciones estructurales regionales. Como resultado final de este proceso de desarrollo, efectivo en toda la escala de los mamíferos, se llega a la particularización de complejos tisulares, delimitados del resto de las partes, que poseen una estructura unitaria y hasta donde podemos suponer, abastecen una misma función, en una palabra, a la generación de órganos. Lo que nosotros hemos conocido en los capítulos previos como una suma de áreas y regiones estructurales se presenta así, desde el punto de vista morfogenético, como una unión de órganos parte, subordinados a una unidad orgánica superior.

Organológicamente, la corteza cerebral debe ser vista en consecuencia, como un *complejo orgánico*, en otras palabras, como una suma o agregación de órganos parciales originados de una misma zona, entendidos como diferentes grados de progresión o regresión en parte coordinados, en parte subordinados, que por su constitución histológica específica, están delimitados regionalmente en mayor o menor grado.

Estos órganos corticales unitarios representan órganos compuestos o "*heteroplásticos*" (órganos de tercer orden según Haeckel³) puesto que están constituidos por la unión de formas tisulares de diferente tipo, es decir, además de las células y sus productos, están presentes los haces nerviosos, la neuroglia y el tejido conectivo, a diferencia de los "*órganos homoplásticos*" que están formados por un único tipo tisular. A un complejo orgánico de este tipo se lo podría denominar quizá, en el sentido de Haeckel, "*sistema orgánico*" u órgano de cuarto orden, puesto que como tales se comprenden aquellas unidades constituidas por una cantidad de órganos compuestos o heteroplásticos. En este sentido, la corteza cerebral sería un órgano de menor orden, subordinado al sistema nervioso central en su totalidad.

a) *Perfeccionamiento de la realización.* La formación de órganos corresponde a división del trabajo y ésta a la adaptación a una modificación de las condiciones de vida. Un órgano se modifica, como la totalidad del

organismo, según las circunstancias que sobre él influyen. Si una influencia en determinado sentido persiste por largo tiempo, el órgano consecuentemente modifica su función; se adapta a las nuevas relaciones, lo cual significa una ventaja para el organismo en su lucha por la existencia. Con la modificación de la realización se produce lenta y constantemente una modificación de la forma del órgano. A medida que se desarrollan pequeños cambios, partes del órgano cambian definitivamente y se diferencian morfológicamente. Las partes que han tomado a su cargo la nueva capacidad, conservan una cierta extensión, se diferencian más claramente de otras y así aparecen finalmente partes separadas espacialmente como nuevos órganos. La adaptación a través de la diferenciación condiciona así, una localización de funciones que corre paralela a la elevación del rendimiento total. Ciertas realizaciones que originariamente cabían al órgano en su totalidad, son asumidas ahora por determinadas partes, el rendimiento del órgano se separa en funciones parciales que expresan en su suma, el rendimiento total.

El proceso de diferenciación que se manifiesta fisiológicamente como división del trabajo y morfológicamente como complicación anatómica, está necesariamente asociado con un perfeccionamiento de la realización del órgano. La corteza cerebral contiene una mayor riqueza de áreas, es decir de órganos individuales. Con la mayor variabilidad e independencia de los diferentes sectores corticales, se hace más libre su acción y con el mayor número de partes autosuficientes se abre con la diferenciación, un mayor campo de acción. Así se construye, mediante la variación de la función, una modificación y perfeccionamiento de toda la corteza.

Frente a estos órganos complejos aparecidos por especialización, el órgano original unitario representa un "*órgano primitivo*" (Gegenbaur). En este sentido, se debería considerar a las regiones descritas más arriba en mamíferos organizados más simplemente, órganos primitivos respecto de la multiplicidad de campos corticales en que se ha dividido la región originaria en los más altamente organizados. En última instancia, esta cadena de procesos nos debería llevar a postular la existencia de un órgano primitivo de la corteza en su totalidad, es decir un tipo de corteza unitario no diferenciado, un estadio que la filogénesis sin embargo, ha superado.

Una pregunta que queda abierta es si el perfeccionamiento cortical por diferenciación es el producto de causas externas de acción mecánica, **o si más bien algunos surgimientos han sido autogenerados independientemente de las condiciones de vida y de la lucha por la existencia**, sino por una condición esencial de la sustancia viviente, la "*energía hacia el perfeccionamiento*" (R. Hertwig⁴) o, como expresa Naegeli⁵, a través de un "*principio de progresión*".

b) *Diversos grados de formación.*

La ley de divergencia o la divergencia del desarrollo de la corteza se expresa como hemos visto, en una

³ Ernest Haeckel (1834- 1919). Médico filósofo y biólogo alemán introductor de las ideas de Darwin en Alemania. Creó los términos ecología, ontogenia, filogenia, phylum y Pitecanthropus. Creó el monismo del que derivaron tendencias racistas.

⁴ Richard Hertwig (1850- 1937). Zoólogo alemán, discípulo de Haeckel, pero alejado de sus teorías filosóficas.

dirección doble: una forma de la divergencia consiste en que la evolución de una parte determinada de la corteza que parece en general del mismo tipo o del mismo origen, dentro de la serie comparativa, o cuya homología no parece tan segura, muestra en particular en una u otra especie caracteres extremadamente desviados (*diferenciación primaria de Haeckel*). Estos se presentan ya sea, como construcciones de mayor grado o de **desarrollo progresivo**, o como de menor grado, o de **cambios regresivos**.

La otra forma de la divergencia consiste en que distintas partes de la corteza del mismo cerebro, progresan o regresan de distinta forma (*diferenciación individual secundaria o diferenciación ontogenética*). Se deberán dejar de lado aquí las divergencias cualitativas o cuantitativas anteriormente discutidas, así como desarrollos progresivos y regresivos de sectores específicos.

Tanto la diferenciación filogenética que lleva a la transmutación de especies y al despliegue sucesivamente progresivo de algunas partes corticales en tipos y ramos evolutivos más organizados, como la diferenciación ontogenética, que condiciona la aparición de órganos corticales diferentes en el mismo individuo, son la expresión del fenómeno básico de la división del trabajo para la adaptación y transmisión hereditaria. Puesto que según la *ley de correlación de las partes* (Cuvier⁵) existen correlaciones entre los órganos de un individuo de tal forma que cambios locales en un sector, producen modificaciones en partes alejadas del cuerpo, así la división del trabajo en el curso del desarrollo produce, junto al progreso anatómico o formación en sentido estricto, también la regresión de otras partes. Progresión y regresión, complicación anatómica y simplificación no se excluyen entre sí, sino que van juntas y se condicionan mutuamente, según la ley de correlación, en cada parte y en todo momento.

La correlación se muestra en la corteza cerebral tomada groseramente, en el tamaño y forma de los órganos (áreas y regiones), así como en su número y localización. Si en un animal un campo cortical o un sector más grande aumenta su volumen relativo en forma importante, o aumenta notoriamente el número de los subcampos constituyentes, entonces vemos frecuentemente una reducción de otros sectores vecinos o alejados, y esto se muestra en una disminución de su masa, o de los campos constituyentes individuales. A veces la modificación por correlación lleva sólo a un estrechamiento espacial, es decir a un desplazamiento local de un órgano. En grados más altos, la reducción produce una "minimización", apareciendo así órganos cataplásticos o rudimentarios.

De todos estos procesos hemos conocido ejemplos abundantes en los capítulos anteriores. La vía por la que aparecen partes rudimentarias es evidentemente la misma por la que se forman nuevas partes. Pero la dirección del movimiento formativo es inversa.

"Así como en la formación de un nuevo órgano una serie de muchas generaciones acumula pequeños aumentos que llevan finalmente a la aparición de una nueva parte, también se producen, en la regresión de un órgano, pequeñas disminuciones en forma progresiva, hasta que después del paso de una gran serie generacional, finalmente desaparece. Aquí y allí, son la adaptación y la herencia los que colaboran y, en la lucha por la subsistencia, se reconoce la selección natural" (Haeckel). Hemos también aceptado más arriba, que en casos particulares no siempre se puede decidir qué parte ha regresado. Órganos corticales de desarrollo moderado dentro de una corteza inferiormente organizada, pueden diferir, poco o nada en cuanto a su valor morfológico, de órganos en regresión de un tipo cortical superior.

Se hace especialmente difícil protegerse contra la confusión de campos rudimentarios y órganos corticales emergentes o recientemente aparecidos. En la anaplasia o nueva construcción, las partes comprendidas pueden aparecer como regresivas o rudimentarias, es decir, sin valor funcional.

Lo mismo sucede con partes "indiferentes". La existencia de tales estados de indiferencia o "*formaciones disponibles*" debe ser sospechada dentro de la corteza cerebral, puesto que se trata de un órgano que se encuentra en un movimiento evolutivo progresivo, al menos en algunos animales, especialmente el hombre, como los probados procesos ana y cataplásticos. No se puede decir actualmente cómo reconocerlos y qué relaciones morfológicas los expresarían individualmente. Quizá sólo el conocimiento más exacto del proceso del desarrollo ontogenético individual, junto con el de la construcción del mismo órgano en animales emparentados, permitirán reconocer en algunos casos, si nos encontramos en presencia de progresión, regresión o indiferencia de una parte de la corteza. Las relaciones y la decisión se volverán significativamente más complejas sin duda, si distinguimos con Haeckel dos tipos de organización cortical: primero, "*tipos monotropos*" es decir, aquéllos que se adaptaron unilateralmente a determinadas condiciones fisiológicas y morfológicas y adquirieron una capacidad recíproca de desarrollo, y segundo, *tipos politropos*, es decir, aquéllos que se han especializado menos y unilateralmente y se mantienen en posibilidad de desarrollarse en otras direcciones. Puesto que tratamos del producto final de funciones en desarrollo, las constataciones de estos diferentes tipos serán el trabajo más importante, para la fisiología comparada.

3. EL SIGNIFICADO SISTEMÁTICO DE NUESTRAS OBSERVACIONES

El "sistema natural" cumple la tarea de demostrar, en base a un mayor o menor grado de parentesco morfológico, la consanguinidad de los organismos es decir, su árbol genealógico. Queremos ahora ocuparnos brevemente de la cuestión acerca de cuánto podrían aportar los hechos localizadores al conocimiento de la genealogía o comunidad filogenética de los mamíferos.

a) *Las relaciones filogenéticas en general.* Como

⁵ Georges Cuvier (1769- 1832). Zoólogo francés, padre de la anatomía comparada y de la paleontología. Emitió la teoría de la correlación de las partes en sus "Lecciones de Anatomía Comparada", entre 1800 y 1805.

primeros y más importantes documentos de la ascendencia reconocemos a la anatomía comparada y a la ontogenia. Las dificultades para sacar conclusiones de la filogenia son especialmente grandes, principalmente para un órgano tan altamente complicado y tantas veces modificado secundariamente como la corteza cerebral. Se refieren tanto a la falta de suficiencia del material como también y principalmente a los hechos de la cenogenia⁶ (Haeckel).

Hemos tenido que aceptar muchas veces, que nuestro material es extremadamente incompleto. Quizá se debe en parte a nuestro plan de investigación, que intentó tomar muestras aquí y allá, y en parte, a la propia discontinuidad de la escala zoológica. Muchos miembros intermedios de las formas hoy existentes están extinguidos, y otros no pudimos investigarlos. Por un lado, nos faltan muchas formas intermedias, por otro, a través del desarrollo embrionario, las "falsificaciones" cenogenéticas del proceso de desarrollo palinogenético⁷ han alterado de tal forma las relaciones morfológicas, que éstas no pueden ya ser explicadas filogenéticamente. Podemos pues aquí descifrar solamente las relaciones más generales de la genealogía.

Hemos encontrado como hallazgo más importante y significativo de la topografía comparada para nuestra pregunta, que la citoarquitectura de la corteza cerebral en todos los mamíferos permite reconocer, tanto en aplacentarios como en placentarios, un plan tectónico común, que es la distribución celular unitaria en capas. Pudimos diferenciar primero dos tipos separados (presumiblemente) *ab origine* de tales formaciones tectónicas corticales, heterogénica y homogénica, y cada uno de estos grupos estructurales se pudo distinguir con mayores o menores modificaciones básicamente en todas las especies. Pudimos además comprobar que la corteza homogénica a su vez, despliega una cantidad de variaciones en todos los mamíferos (tipos homólogos) que en conjunto, como muestra la ontogenia, provienen de una formación histológica común, el tipo tectónico originario de seis capas. Y finalmente, pudimos mostrar que aparentemente esas estructuras homólogas en toda la serie de los mamíferos, son referibles a una división de la corteza cerebral en general similar, en zonas localmente delimitadas u órganos corticales secundarios, que hemos denominado regiones y campos (áreas).

Estos hechos no se pueden explicar de otra forma, que no sea la suposición de una aparición estratificada de todas las formaciones corticales. Resulta decisivo también que tales formaciones corticales, que muestran en el estado adulto un despliegue completamente nuevo, una tectónica esencialmente modificada (disminución o aumento de capas), poseen en el desarrollo embrionario, aunque transitoriamente, el tipo permanente de seis capas. La estratificación en seis capas

⁶ Cenogenia: término acuñado por Haeckel referido a rasgos embrionarios que no recapitulaban la filogenia.

⁷ Palinogénesis: reproducción exacta de los caracteres de la herencia y filogenéticos.

debe ser interpretada por lo tanto (no decidido para algunas formas heterogénicas) como un estado atávico, y las estructuras más tardías representan variaciones secundarias surgidas por diferenciación.

Con esto, es extremadamente probable el origen común de al menos toda la corteza neopallial con todas sus modificaciones, y los hechos relatados de tectónica y localización comprueban el origen de todos los mamíferos de un tronco común, es decir, un origen monofilético.

Las relaciones de parentesco especiales de los miembros individuales de este tronco, no se tratarán aquí. El material disponible no sería suficiente, por lo que, para muchas formas, no existe el comprobante de la homología; en otros casos, la diferencia entre analogía y homología no se puede determinar. Al menos se puede decir que algunos grupos del sistema, aún en cuanto a la organización de su corteza, tienen relaciones filogenéticas más cercanas. Sobre esto tratamos en otra parte.

b) El puesto del hombre. Para Huxley⁸, el puesto del hombre en la naturaleza es "la pregunta de las preguntas". En efecto, teniendo en cuenta que se trata del órgano relacionado con las capacidades espirituales más altas del hombre, este problema, desde el punto de vista del desarrollo de la corteza, es de un significado tan fundamental, que no deseamos dejar pasar el hacer aquí al menos, algunas consideraciones aforísticas.

Huxley resume su punto de vista en la "frase pithecometra", que dice: "toda diferencia en la constitución corporal entre el hombre y los grandes primates subhumanos es menor que las diferencias existentes entre éstos y los monos inferiores".

Contra esta frase se han levantado recientemente muchas objeciones. Johannes Ranke⁹ ha sostenido en apoyo de la teoría de Cuvier y Blumenbach¹⁰ la afirmación "que a pesar del relativo acercamiento de hombre y mono, existe todavía una diferencia esencial y sistemáticamente comprensible entre ambos" más exactamente una diferencia en el tipo de formación del sistema nervioso central. Ranke sostiene como definitorio el predominio del cerebro sobre el sistema intestinal y piensa en sentido contrario a la posición de Linneo largamente reconocida, donde el hombre junto con los monos constituye el orden de los primates, que el hombre como "ser cerebral" debería ser separado del resto de los animales, "seres intestinales".

También Haeckel, el más consecuente representante de la teoría de la descendencia, sostiene decidida-

⁸ Thomas Henry Huxley (1825- 1895). Médico y biólogo inglés defensor acérrimo de la teoría de Darwin. Destacado investigador en antropología y pedagogo influyente en Inglaterra y el resto del mundo.

⁹ Johannes Ranke (1836- 1916). Médico y antropólogo alemán. El ángulo de Ranke: entre la horizontal y la línea que une el borde alveolar con la unión nasofrontal.

¹⁰ Johann Friedrich Blumenbach (1752- 1840). Antropólogo médico y psicólogo alemán. Sostuvo el origen unitario de la especie humana. Describió distintos tipos de acuerdo a caracteres craneométricos, físicos y psicológicos.

mente diferencias significativas entre la organización del hombre y sus parientes inferiores más cercanos, a saber: "el estado más diferenciado de la laringe (el lenguaje), del cerebro (el espíritu) y de las extremidades, y finalmente, la marcha erecta".

¿Cómo respondemos entonces la pregunta desde el punto de vista del desarrollo de la corteza? Según las elaboraciones previas queda establecido indudablemente el desarrollo monofilético de la corteza cerebral. La coincidencia interna y esencial en sus aspectos básicos habla a su favor, como el parentesco formal de la estructura corporal. Pero el parentesco más estrecho y especial del hombre con los primates surge de los hallazgos histológico-localizadores. El hombre aparece más cercano a los monos y especialmente a los antropoides, desde el punto de vista de la tectónica como también de la división topográfica de las áreas corticales. La estructura estratigráfica de un orangután estudiado por nosotros iguala básicamente y en relación a algunos tipos, al de un hombre joven.

Pero por otro lado, existen, pese al innegable parentesco, tan notables diferencias cuantitativas entre hombre y antropoides, que la vigencia general de la frase de Huxley queda fuertemente restringida. Las diferencias se refieren al desarrollo superficial y masa de todo el órgano, como a la estructura interna y división tónica.

En lo que concierne al primer punto, el desarrollo superficial de la corteza cerebral, no puede quedar ninguna duda de que el contenido superficial de toda la corteza cerebral del hombre sobrepasa fuertemente el de los antropoides. Según H. Wagner toda la corteza cerebral alcanza entre 187.000 y 200.000 mm²; R. Henneberg estimó, en base a un método más exacto –según números que me puso a disposición amablemente– una media de 110.000 mm² para un hemisferio. Si se estima la superficie cortical para el orangután en alrededor de 50.000 mm² y la de los monos inferiores en 30.000 mm², surge una relación diferente a la esperada por la frase de Huxley.

La relación se desplaza ilimitadamente en favor del hombre, cuando se toma como comparación la masa cortical total, es decir el cociente entre superficie y espesor del corte. Aun no existen medidas sistemáticas, pero son imprescindibles para una profundización del problema de la corteza. La simple apariencia visual muestra que tanto la extensión superficial como el espesor medio de la corteza cerebral en el hombre, predomina no sólo absoluta, sino también relativamente tan fuerte, que la situación de hombre y antropoides también en este sentido es notablemente mayor que la de los antropoides en relación con un mono inferior.

Lo mismo vale en relación a la división topográfica de la corteza cerebral. La riqueza de tipos de las diferencias tónicas en el hombre es inigualablemente más grande y variable que en el mono. Esto ya se expresa en el número de áreas corticales. En el hombre se pueden diferenciar alrededor de 50 áreas, en algunos monos girencéfalos inferiores hasta 30 y en los antropoides (orangután) aproximadamente los mismos, o sólo algunos más. Cuando se contempla la estructura fibrosa, la posición

de la corteza humana sobre la de los antropoides es todavía mayor. O. Vogt¹¹ distingue sólo en el lóbulo frontal del hombre más de 50 campos mieloarquitectónicos (en toda la corteza, más de 100). Th. Mauss ha podido delimitar mieloarquitectónicamente en monos inferiores 32 áreas correspondientes y en los antropoides, el gíbon y orangután, alrededor de 40 según transmisión personal.

Finalmente debemos recordar que la estructura interna del corte de la corteza cerebral en el hombre muestra una organización mucho más fina tanto desde el punto de vista de la construcción y el polimorfismo de los elementos, como por la complejidad de las conexiones, y que también en ello parece estar el hombre mucho más lejos de los antropoides, que éstos de un mono inferior. En todos estos hechos encontramos una evidente contradicción con el contenido de la frase de Huxley. Si otras investigaciones más finas podrán pasar un puente sobre este abismo, es una cuestión del futuro.

En último lugar, sería para subrayar en estas relaciones, el significado de la localización cortical para la antropología. Hay hallazgos positivos dispersos. Elliot Smith¹² fue el primero en asumir el punto de vista localizador, y mostró que en la corteza occipital (área striata) del cerebro de los egipcios se encuentran relaciones que hacen recordar en mucho el aspecto de la del orangután. Yo mismo he encontrado los mismos hallazgos en cerebro de javanés y más tarde, esencialmente lo mismo en otras razas, como hereros¹³ y hotentotes y a la vez comprobado que en esas extrañas razas, las relaciones localizatorias del área estriada se desvían esencialmente de las del cerebro europeo en un gran porcentaje permitiendo reconocer una mayor similitud con el cerebro de los antropoides.

Aunque se trata de un solo campo cerebral, creo que en relación con este hecho único, la investigación antropológica del cerebro necesita realizar hacia el futuro no sin entusiasmo como hasta ahora, la comparación de cisuras definitiva, y que hay algunas cuestiones de la antropología que pueden ser elaboradas también con éxito desde el punto de vista de la localización cerebral, aunque con mucho cuidado y años de trabajo comparativo progresivo y crítico.

¹¹ Oskar Vogt (1870- 1959) Médico y neurólogo alemán. Famoso por sus investigaciones neurológicas junto con su esposa Cécile. Antinazi declarado.

¹² Sir Grafton Elliot Smith. (1871- 1937). Médico anatomista y arqueólogo australiano. Autoridad mundial en anatomía comparada del cerebro.

¹³ Hotentotes. Khoikhoi. Raza de baja estatura y piel oscura. Nómades del sudoeste africano. Hotentot significa tartamudo en holandés antiguo, gente que explotaba la zona. Muy belicosos, parte de ellos estuvieron bajo dominio alemán en la colonia de África del sudoeste. Fueron exterminados en un 50% en guerras contra el Imperio, entre fines de S XIX y principios del XX. Primer genocidio del siglo. Herero. Etnia del grupo bantú en el sur de África. Combatieron por su independencia junto a los khoikhoi contra los alemanes. Con ellos y otras etnias, ocupan en minoría, Botswana, Namibia y Angola.