



A medio siglo de la muerte de Christofredo Jakob, 1956-2006: Fuentes de la concepción biológica de la Doble Corteza

por
Diego Luis Outes



El profesor Dr. Diego Luis Outes sucedió a Braulio Moyano en el liderazgo de nuestra tradición. Trabajó en este Laboratorio durante cuarenta y tres años, desde 1943 hasta 1986, y actualmente (2006), a veinte años de retirarse a su ciudad natal en el trópico argentino, Salta, continúa desde allí sus investigaciones. Además de la jefatura del Laboratorio, se desempeñó como catedrático titular de Anatomía y Fisiología del Sistema Nervioso y profesor adjunto de Clínica Neurológica en la Universidad de Buenos Aires y desde 1973 hasta 1982 fue director del Centro de Investigaciones Neurobiológicas del Ministerio de Salud.

Contacto / correspondence: [Postmaster\[-at\]neurobiol.cyt.edu.ar](mailto:Postmaster[-at]neurobiol.cyt.edu.ar)

Electroneurobiología 2006; **14** (2), pp. 3-28; URL

<<http://electroneubio.secyt.gov.ar/index2.htm>>

Copyright ©2006 *Electroneurobiología*. El presente es un artículo de acceso público; la copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación actual incluyendo la URL original (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with this article's full citation and original URL (above).

SUMMARY: Honoring Christfried Jakob's memory in the fifttieth anniversary of his demise (1956-2006), the author examines one of the most important concepts developed by the German-Argentine scientist: the double cortex (*Doppelrinde*) idea. It means, that all cortical regions possess a mixed functional character, so that neither purely motor nor purely sensory areas are describable anywhere. By the way, it is also revisited the notion that the deep cortical layers are motor and the superficial ones sensitive, tracking down three forerunners of the idea: J. Luys, F. Nissl, C. U. Ariens Kappers.

SUMARIO: Con motivo de cumplirse el quincuagésimo aniversario del fallecimiento del sabio germano-argentino Christofredo Jakob, el autor revisa nuevamente una de las concepciones jakobianas más trascendentes: la hipótesis de la "doble corteza" (*Doppelrinde*), según la cual todas las regiones corticales son de funcionalidad mixta (son sensomotoras), no existiendo cortezas motoras puras o sensoriales puras. Repasa, además, su idea de que los estratos corticales profundos son motores y los superficiales sensitivos o receptores, rastreando los precursores de esta concepción: J. Luys, F. Nissl, C. U. Ariens Kappers.

1. La contribución de Jakob al Congreso Internacional de Psicología de Munich

El 26 de noviembre de 1911, en el Congreso Internacional de Psicología reunido en Munich, Christofredo Jakob pronunció una conferencia. La disertación aparecería publicada el año siguiente (5) y se titulaba "Sobre la existencia simultánea de una doble función sensomotriz de la corteza cerebral como base de una nueva concepción biológica del órgano psíquico cortical" ("*Ueber die Ubiquität der sensomotorischen Doppelfunktion der Hirnrinde als Grundlage einer neuen biologischen Auffassung des kortikalen Seelenorgans*").

Narraba ahí el resultado de sus estudios efectuados en la Universidad de Buenos Aires (en este Laboratorio del entonces llamado Hospicio de las Mercedes y en la Clínica Neurológica del Hospital San Roque, hoy Hospital "Dr. Ramos Mejía") durante más de diez años y realizado en base al estudio de focos cerebrales (más de 200, dice) como también experimentalmente (*Cebus* del Paraguay). Llegaba así a importantes concepciones neurobiológicas que podemos resumir en lo siguiente:

A. - Todas las regiones de la corteza cerebral humana, y también de los animales, eran activamente receptoras.

B. - De la misma forma no existía ninguna corteza que no tuviera algo de motora. De ahí su apotegma: "En ninguna parte existe una corteza que no sea al mismo tiempo receptora y efectora" ("*Eine weder rezeptorische noch effektorische Rinde (= 'Assoziationsrinde') existiert nirgends*"). La corteza cerebral era mixta en todas partes, lo único que variaba era la mayor o menor proporción de lo sensitivo o de lo motor.

C. - Lo sensitivo y lo motor en la corteza presentaba cierta sistemática. Eran receptoras las capas superiores (I a IV) y eran efectoras o motoras las capas profundas (V y VI).

D. - Ambas capas corticales, desde los mamíferos con tejido gris más indiferenciado hasta el hombre, tenían un doble origen, y lo mismo sucedía en los vertebrados desde los reptiles hacia delante. (Jakob estudió también lo que, por entonces, estimaba era un taxón de anfibios que se le aparecía como una verdadera transición hacia los reptiles. Tratábase de los gimnofiones, donde el hecho podía demostrarse con toda claridad y, si hubieran sido anfibios de verdad, por primera vez en la serie filética. En realidad se trataba de un equívoco taxonómico, que se comentará más adelante y ocasionó que inicialmente Jakob no trabajase con anfibios sino con reptiles de convergente morfología externa; advertido y corregido el equívoco, que Jakob, siguiendo la inspiración de su maestro von Strümpell, tomó con muy buen humor y comentó siempre que pudo para evitar su propagación, el hecho no dejó consecuencias neurobiológicas, aunque catorce años después todavía lo repitieran von Economo y Koskinas.). Antes de entrar a estudiar sobre todo estos dos últimos puntos conviene recordar algunos hechos históricos vinculados a la estratificación cortical.

2. Encuadre histórico de la contribución de Chr. Jakob

2.1. Meynert. Las capas celulares corticales no fueron estudiadas y documentadas modernamente hasta la aparición del trabajo de Meynert en 1867 (11). Meynert no dio interpretaciones sobre el funcionamiento de las distintas capas, aunque observó que aquellas regiones donde predominaban las células pequeñas o granos tenían un particular carácter sensitivo-sensorial.



Theodor Meynert (1833-1898)

Dice Meynert en 1869: "Como sitio de hallazgo de tales agrupaciones granulares que replecionan la cuarta capa cortical, conocemos nosotros la retina, el 1. olfatorio y, además, las sustancias gelatinosas del asta posterior de la médula y de la raíz trigeminal descendente, formaciones que, sin duda alguna, se adecuan y sirven a la conducción sensorial". "Teniendo en cuenta las regiones donde predominan estos hallazgos, los elementos granulares deben considerarse como los portadores de la conducción sensorial" y, por si esto fuera poco, agrega que "en el lóbulo occipital, en su cara interna... existe una corteza de 8 capas" donde "la formación granular se repite tres veces (capas 3, 5 y 7)... y aquí tenemos, nuevamente, la yuxtaposición de lo sensorial con una masa de elementos granulares" (12) (pág. 20).

Respecto al asta de Ammón, donde sólo había células piramidales motoras grandes, le atribuyó un carácter motor apoyándose también mucho en que en la epilepsia (de manifestaciones motoras fundamentales) era frecuente el hallazgo de lesiones del asta de Ammón.

Los estudios de Betz (1874) permitieron comprobar la especial estratificación del área precrucial del perro y de otros animales y su similar estructura en el hombre (área prerrolándica). Bevan Lewis y Clarke (1) en 1878 lo volverían a confirmar.

2.2. Luys. Pero por la época de Betz, y quizá algunos años antes, la obra de J. Luys merece un párrafo aparte por la importancia que guarda para nuestro tema. En realidad, y esto también lo acepta Brodmann, Luys fue el primero en pensar en que cada capa cortical tenía una particular y específica función.

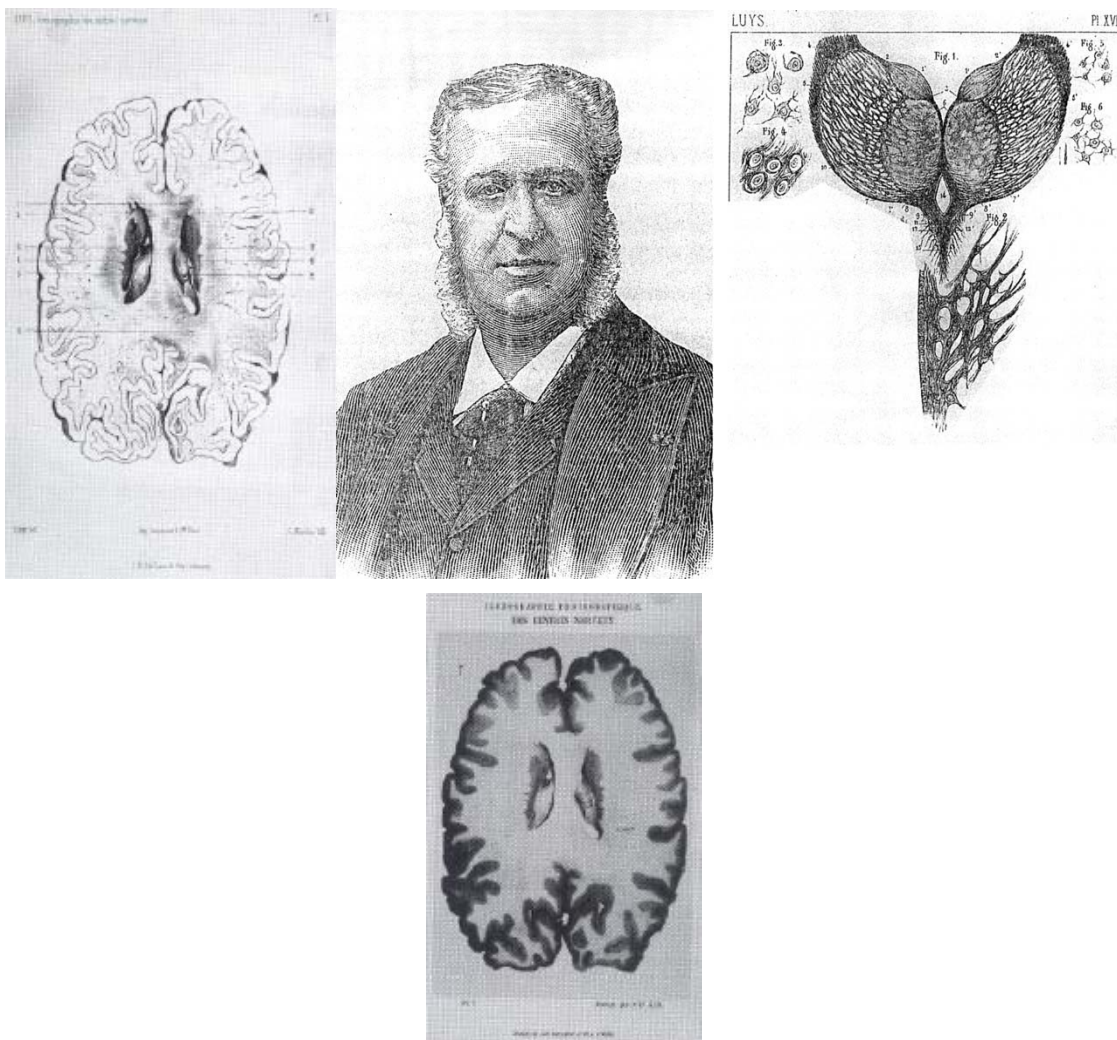
No era Luys un histólogo fino y eso lo detectamos en su dibujo que reproducimos de su libro de 1876 donde no aparecen las capas granulares que tan bien dibuja Meynert, si bien grafica entre ellas las células neuróglas (fig. Nro.1). Pero era un pensador profundo y claro. Veamos las palabras de su libro cuando habla de la significación fisiológica de las regiones corticales: "... está permitido, apoyándose en las leyes de la homología, suponer que las regiones submeníngeas ocupadas principalmente por células pequeñas (son las c. piramidales pequeñas) deben estar sobre todo en relación con los fenómenos de la sensibilidad, mientras que las regiones profundas ocupadas por grupos de grandes células pueden considerarse como regiones de emisión de los fenómenos de la motilidad. En efecto, aplicando a este problema los datos adquiridos en el estudio de la médula espinal que muestran, por ejemplo, que allá donde existen pequeñas células ocurren fenómenos de la sensibilidad (astas posteriores) y que, al contrario, allá donde existen grandes células son los fenómenos de la motilidad los que se desarrollan (astas anteriores) es racional, digo yo, ver equivalentes fisiológicos allá donde hay equivalentes morfológicos y considerar, como hemos ensayado establecer, las regiones submeníngeas de pequeñas células de la sustancia cortical como la esfera natural de la difusión de la sensibilidad general y especial y, por lo tanto, el reservorio común de todas las sensibilidades reunidas del organismo. Y, por otro lado, se pueden considerar las zonas profundas como los centros de emisión y de preparación de las incitaciones a la motilidad. Esta manera de considerar la corteza cerebral en su conjunto como un aparato esencialmente sensitivo-motor concebido bajo el mismo plan que los aparatos sensitivo-motores de la médula espinal, nos permitirá formular algunas proposiciones nuevas" (10).

Fig. 1. (Página siguiente): Cómo **Jules Bernard Luys** (1828–1897) veía la corteza cerebral. Redibujado de la fig. 1 del libro de Luys, *Le cerveau* (1876). **A**, es la región "del retículo submeníngeo de la neuroglia". **B**, la zona submeníngea de las pequeñas células piramidales, "región del sensorium commune", dice. **C**, zona intermedia y **D**, la zona de las grandes células piramidales. Nótese qué bien dibuja las células de la neuroglia, cosa que no hace Meynert, quien junto con Luys es también de los primeros en graficar las células corticales. Dibujo de Miguel Quiri (1975). Luys, un discípulo del microscopista clínico Charles



Robin (1821-1885), a sus 28 años escribió e ilustró una celebrada monografía sobre el empleo del microscopio en la anatomía patológica, diagnóstico y tratamiento de las enfermedades. Excelente dibujante, daguerrotipista y luego fotógrafo, jefe de clínica en la Salpêtrière y la Charité y luego director de manicomios, publicó *Recherches sur le système cérébro-spinal, sa structure, ses fonctions et ses maladies* acompañado de un bello atlas cerebral tridimensional que él mismo había dibujado a mano. Allí describió al núcleo rojo como "*olive supérieure*"; y como "*bandelette accessoire des olives supérieures*" al núcleo subtalámico que Meynert en 1872 creyó una subdivisión de la sustancia nigra y en 1884 denominó *discus lentiformis* y que, luego aún, Auguste Forel (1848–1931) llamó cuerpo de Luys (*corpus Luysii*). Luys lo estimaba un centro diencefálico para dispersar sobre el estriado la acción cerebelosa, pero a través de

sus conexiones con el pálido opera como inhibidor del movimiento: su lesión determina hemibalismo, término éste asignado por von Economo y separadamente por Kussmaul. Luys trazó asimismo la proyección desde el cuerpo de Luys al globus pallidus y la proyección desde la corteza cerebral al cuerpo de Luys, tractos ambos críticos para la fisiopatología del Parkinson y objetivo mayor de la estimulación cerebral profunda. Luys creía que el corpus striatum era el centro motor subcortical y el tálamo el *sensorium commune*, donde distinguía cuatro centros, cada uno mediador de un sentido: el centro anterior u olfatorio, el centro medio u óptico, el centro mediano o somatoestésico, y el centro posterior o acústico. En sus últimos años, Luys se dedicó a la histeria y la hipnosis, comprometiéndose en experimentos extravagantes como algunos destinados a averiguar la acción a distancia de la medicación. Fue designado en la *Academie de Médecine* y recompensado con la *Legion d'Honneur* en 1877; fue fundador y primer director de *L'Encéphale*. Abajo: reproducciones, a la albúmina (izq.), grabado (retrato), dibujo a mano y litografía de Luys. La primera y la última imagen son de la *Iconographie photographique des centres nerveux*, 1873; el retrato es de una nota necrológica (1897) y el dibujo de sus *Recherches* (1865).



No puede pedirse un pensamiento más claro. Empero, Jakob no lo menciona. Por la época del trabajo de Jakob ya el método de Nissl, descubierto en 1885, se imponía en todos los laboratorios europeos.

En la Argentina hay publicaciones que demuestran su precoz uso esporádico y hasta ensayos con anilinas verdes, amarillas o anaranjadas: no sólo magenta, azules o violetas. En Europa *el Nissl* se hizo, con bastante rapidez, el proceder habitual para teñir células nerviosas.

Prontamente también fue utilizado para estudiar las diferentes características histológicas de la corteza, siendo al respecto Carl Hammarberg el primero en realizar esto en forma sistemática en 1895 (*Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie nebst Untersuchungen über die normale Anatomie der Hirnrinde*, Berlin y Upsala – *Nova Acta Reg. Soc. Sci.* Ser. III:1-126 Ak. Buchdruckerei Edv. Berling, traducción al sueco que fue el deseo final del autor; un breve libro de 124 pp. con seis bellas litografías desplegadas), seguido por Brodmann (cuyo primer trabajo aparece en 1903) y luego por Campbell (1905).



Korbinian Brodmann (1868-1918)

Surgieron entonces los mapas citotectónicos, que cautivaron tanto a los neurólogos en una época en que el evolucionismo familiarizaba a todos los investigadores con los estratos geológicos, y a los que se agregarían, a partir del influjo de los Vogt, los estudios corticales mielínicos, utilizando el método de Weigert o similares. Desde 1899 sería justamente Jakob, bávaro como Nissl, el encargado de hacerlo conocer y propagar en la Argentina.



Karl Weigert (1845-1904, arriba), Oskar Vogt (1870-1959) y Cecile Mugnier-Vogt (1875-1962) en fotografía y en estampilla postal. Abajo, juntos en su laboratorio.



2.3. Nissl. Descubierta la degeneración retrógrada por Nissl en 1894 tuvieron los investigadores en la mano un hermoso método para establecer el origen de las fibras nerviosas en las distintas agrupaciones nucleares. Es muy del sabio germano-argentino no mencionar fichas bibliográficas, costumbre que hace difícil determinar de donde arrancan sus ideas. Tal lo que me ha sucedido en este trabajo. Me cuesta buscar el hilo conductor.



Franz Nissl (1860-1919). El retrato de la izquierda fue confeccionado en 1981 por Francisco Pérez *Pergaux*, colaborador por muchos años del autor e ilustrador de un buen número de mis artículos sobre temas históricos. *Pergaux* había estudiado con Salvador Dalí y la dolencia que lo hizo paciente crónico del Hospital finalmente afectó un solo aspecto de sus retratos: la mirada, que perdió su lograda expresividad. *Pergaux* falleció después que yo me jubilase en el hospital. Ello habrá ocurrido unos ocho o diez años después de capturar la actitud de Franz Nissl en este excelente retrato.

Yendo a las relaciones tálamo-corticales – en que se basa en buena parte el trabajo de Jakob, como luego veremos – el primero en estudiarlas fue Gudden (1876) con su método de extirpación de regiones corticales de animales jóvenes y posterior observación de la degeneración nuclear (celular y mielinica) correspondiente. Para ello desarrolló también mejores micrótomos junto a Auguste Forel. Este método dio un fuerte argumento a Forel (1886) a favor de la teoría neuronal que empezaría a fundar junto con His (1887) y Cajal (1889).



Auguste-Henri Forel (1848-1931), mirmecólogo, neuroanatomista, psiquiatra y reformador social suizo activo con Magnus Hirschfeld y Havelock Ellis en la *Weltliga für Sexualreform* (que calificó la doctrina racial, "*die Eugenik*", como "*die Kakogenik*") y fue influyente sobre Cesare Lombroso, Sigmund Freud, Alfred Adler, Wilhelm Stekel y Paolo Mantegazza. Obtuvo notables resultados en sus investigaciones de la estructura del órgano cerebral humano y del ganglio cerebral de las hormigas. Su amigo el eminente entomólogo Horace Donisthorpe se quejó de que el tratado sobre las hormigas permitiera a este reformador de prisiones y asilos "ventilar sus ideas socialistas". Irónicamente la banca suiza puso su efigie en uno de los billetes de mayor valor (derecha)

El método de Gudden alcanzaría su máxima victoria neuroanatómica al ser utilizado por C. v. Monakow en su célebre y monumental trabajo sobre las relaciones tálamo-corticales de 1895.



Bernhard von Gudden (1824-1886, izquierda), catedrático de psiquiatría en Múnich, médico del rey Ludwig II de Baviera, con él murió ahogado en Pentecostés de 1886, en el lago Starnberg. Eduard Hitzig (1838-1907, centro) y su asistente Constantin von Monakow (1853-1930).

Estas relaciones tálamo-corticales fueron estudiadas con el método de la degeneración retrógrada por primera vez por Nissl, sobre cuya obra nos detendremos por que tiene el gran mérito de haberse

puesto a pensar, después de Luys, en el significado de cada capa cortical en si misma: no tanto en el del conjunto de las capas. Si se me permite la expresión, la tendencia exploratoria de Nissl era más "horizontal", la tendencia de los hombres de la época más vertical. Por eso Nissl no se ocupa de la citotectónica a pesar de ser el descubridor del método ideal para ello. Algo que sorprende a cualquier historiador. Como si para él fuese algo de poca importancia.

Según Spatz (19) ya Nissl había advertido en su trabajo de 1907 que "las alteraciones patológicas corticales, hoy demostrables ya no raramente, predominan en determinadas capas corticales" (16). En pocas partes pudo encontrar alguna relación entre estos hechos y la distribución de los vasos sanguíneos.

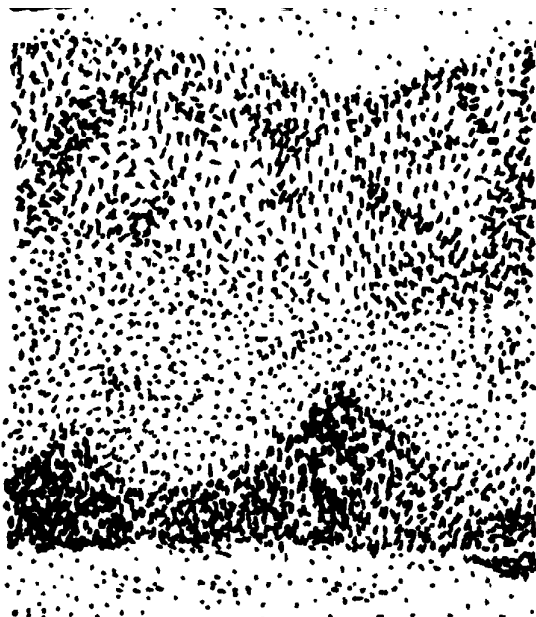
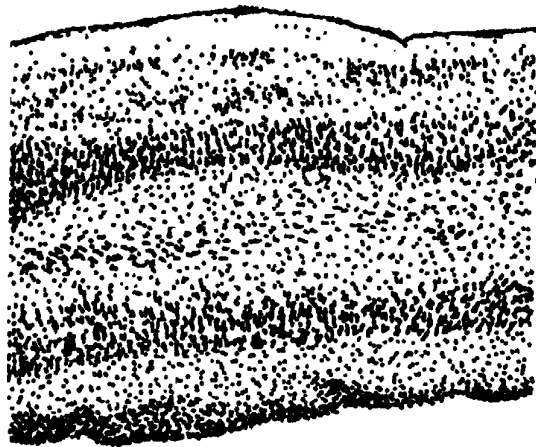
Afirma Spatz que Nissl ya en sus tiempos en Frankfurt (1895-1904) había tratado de investigar experimentalmente las relaciones tálamo-corticales, pero que recién en 1907 comunicó sus primeros resultados. Refiere que pudo separar completamente en un perro recién nacido la corteza de los núcleos basales. Al sacrificar el animal, a los meses, observó lo siguiente:

1. - La corteza aislada del perro recién nacido continuaba su desarrollo a pesar de su aislamiento y a pesar de no haber funcionado nunca en su debido marco fisiológico.
2. - A pesar de que toda la corteza estaba desprovista de influjos externos y de que se diferenciaba por si misma, todas las capas no se comportaban igual. Las inferiores (V y VI) mostraban (con su método por supuesto) una severa decadencia celular, mientras que en las capas superiores esta tendencia era mucho más escasa. De esto infirió Nissl que las diferentes capas corticales estaban unidas en distinta forma a los órganos centrales (tálamo sobre todo): las dos capas profundas mantendrían una mayor unión y las capas superficiales, que poco sufrían en la preparación, tenían una relación más floja, una mayor independencia, y esto sucedía en casi toda la corteza independientemente de la división en áreas.

En la figura adjunta reproducimos la imagen con que documentó Nissl este hallazgo (fig. 2). Aunque Spatz no dice donde apareció la microfotografía de Nissl, he tenido la fortuna de encontrarla en un trabajo de 1911 (17).

A la luz de los conocimientos actuales sabemos que lo que veía Nissl era exacto y que su documento es irrefutable, pero la interpretación no es correcta. Al aislar la corteza quedan cortadas tanto las

vías tálamocorticales como las corticotalámicas y corticocorticales: la destrucción de estas vías eferentes provoca la degeneración retrógrada y posterior destrucción de las células motoras de la corteza y si ello ocurre en las capas V y VI es porque justamente ahí están acantonadas las células motoras. En cambio el corte de las vías tálamocorticales provoca degeneración retrógrada en el tálamo y nada en la corteza, puesto que el método de Nissl no hace visible la destrucción del axón separado de su célula ni los botones terminales. Lo que Nissl veía era la demostración de que las capas inferiores eran fuertemente efectoras, siendo un error considerar que la unión de las capas superficiales con el tálamo era menos estrecha que la unión de las inferiores.



Nissl no extrajo otras consecuencias fisiológicas de sus experimentos aunque dice Spatz (19) que en la pág. 73 de su *Neuronenlehre* (15) estas consecuencias surgen casi forzosamente. Hemos ido en busca del complicado libro de Nissl (uno de los libros más engorrosos que nos ha tocado leer y donde el autor alemán expone sus ideas sobre su "nervoses Grau" y donde se declara reticularista) para aclarar ese párrafo de Spatz y hemos hallado las siguientes ideas de Nissl:

En primer lugar separa tres zonas en la sustancia gris; a) la corteza blanca (*Rindenweiss*), b) la corteza gris (*Rindengrau*) y c) la corteza del techo (*Rindendach*). La corteza del techo constituye la capa superior de la corteza, la zona libre de células, tan bien delimitada. Con toda seguridad, dice Nissl, que esta capa o techo cortical es el de menor valor fisiológico. Y afirma que esto ya lo decía Meynert en 1872, al expresar que esta capa no podía tener "gran dignidad neurológica". La segunda zona, la corteza gris, comienza en el límite inferior de la anterior y engloba la capa de las pequeñas y grandes piramidales y también, en ciertas partes, la capa granular o 4^{ta} de Meynert. La tercera zona es el resto de la corteza formada por una capa interna de células fusiformes y otra externa de células piramidales grandes (son la V y la VI actuales), es la zona de las fibras mielínicas radiales. Y luego agrega textualmente Nissl: "La corteza blanca es, en cierto modo, la antecámara de la corteza gris, constituye la puerta de la corteza, tanto la puerta de salida como la de entrada y también la puerta lateral hacia las diferentes regiones corticales". La puerta lateral de Nissl es la región por donde salen y entran las fibras asociativas cortas (fibras en *U*) y largas.

Eliminando la primera zona cortical se pregunta luego Nissl cuál de las otras dos zonas tiene mayor valor funcional y junto a la palabra *funcional* coloca su pie de página número 4, al que se refiere Spatz y que dice: "La expresión *funcional* se refiere aquí, sin excepción, a las funciones psíquicas de alto valor fisiológico, significa aquí un tejido que se adecúa directa y exclusivamente para los hechos psíquicos, como otro de menor valor o de funciones más primitivas significa un tejido cuya acción nada tiene que hacer con los fenómenos psíquicos o bien que no está limitado exclusivamente a ellos realizando también otras funciones nerviosas."

Fig. 2. – (Página anterior): Microfotografía de Nissl que publica Spatz en su trabajo de 1929 (apareció publicada en un trabajo de Nissl de 1911); pertenece a un perro. La corteza inferior es normal (der.). La superior (izq.), en la misma zona del perro pero después de "aislar" la corteza. De acuerdo a esta demostración, Nissl consideró que las capas superiores de la corteza "estaban en alto grado en relación directa y exclusiva con los fenómenos psíquicos". Confirmaba los atisbos geniales de Luys.

¿Qué relación tienen estas ideas de Nissl con el experimento en perros de 1907-1908? Pues, sencillamente, que en los animales también las capas superiores por estar más aisladas de los núcleos basales, por tener menos relación con las eferencias, debían servir para elaboraciones de más alto nivel. Este experimento, aunque no pudo comprobarlo patológicamente en el hombre, lo ayudó a pensar que en éste la zona gris o media debía ser la más importante, máxime cuando la zona inferior o blanca estaba casi repleta por las fibras radiantes de la corteza y casi desaparecía en la profundidad de los valles cisurales.

La expresión "portal de la corteza" es feliz pues es exacto que las capas inferiores emiten sus eferencias a través de este portal y que por él entran las aferencias. Pero decir que las capas inferiores son la "antesala" de las capas superiores no lo es tanto y es dejar de lado los descubrimientos de Cajal (18), según los cuales la corriente aferente llega directamente hasta el estrato superior y que este, en verdad, es un estrato sensitivo psíquico. Fue Cajal en sus estudios corticales de 1899 el primero que demostró esta llegada de los impulsos aferentes hasta las capas superficiales de la corteza y Nissl, tenaz enemigo de la teoría neuronal, no se refirió a ello.

En resumen, Nissl, después de Luys, en base a hechos experimentales, fue el primero en pensar en la existencia de dos estratos paralelos y superpuestos en la corteza cerebral y atribuir distintas funciones a ambos: el estrato inferior sería motor y receptor al mismo tiempo y el superior el estrato psíquico fundamental. Volvamos ahora al trabajo de Jakob de 1911-1912.

Fundamentos de la impugnación de Jakob a Flechsig

¿En que se basaba Jakob para afirmar que toda la corteza era activamente receptora? No debe olvidarse que esta afirmación era levantarse nada menos que contra Paul Flechsig. Este, en base a sus estudios mielogenéticos, había llegado a la conclusión de que los grandes centros asociativos de la corteza no proyectaban fibras: ni recibían ni emitían.



Paul Emil Flechsig (1847 - 1929) y su discurso inaugural al asumir el rectorado (este ahora está traducido al castellano por el presente autor)

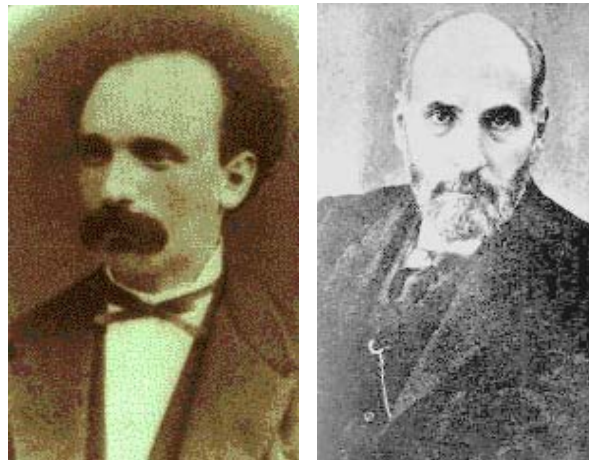
Jakob para fundar su teoría tuvo que basarse en la existencia de las relaciones talámocorticales, estudiando, en focos corticales, la degeneración retrógrada talámica.

Con el método de Nissl-Lenhossek encontró así que los focos frontales (a excepción de los orbitarios) provocaban lesiones en el núcleo lateral anterior del tálamo; los focos del giro supracaloso repercutían en el núcleo anterior y dorsal del tálamo; los del precuneus y parietal posterior en el pulvinar anterior y dorsal; los del temporal posterior en la base del pulvinar y los del temporal anterior en el núcleo basal interno del tálamo. En cuanto a la relación del centro acústico y del óptico con los geniculados, que tan bien había sido puesta de manifiesto por Monakow y Flechsig, no era necesario ni discutirlo.

Jakob llegó a la conclusión de que para cada forma de la sensibilidad existían dos territorios corticales vecinos: uno, que era el centro proyectivo clásico o territorio primario directo de la corteza, unido al tálamo basal, y el otro, que eran los centros de asociación o territorios secundarios indirectos y que estaban unidos al tálamo dorsal. Todas las vías de la sensibilidad que llegaban al tálamo basal estaban unidas por vías de asociación o intratalámicas a los núcleos dorsales. Toda la corteza entonces, directa o indirectamente, estaba vinculada a la sensibilidad: era receptoramente activa.

La idea de Jakob de que las capas superiores eran receptoras y las inferiores motoras, estaba abonada por varios hechos. Unos eran de carácter exclusivamente histológico, pues en aquellos lugares donde terminaban las vías sensoriales (centros proyectivos de Flechsig) adquirirían gran desarrollo las capas superiores y casi desaparecían las inferiores y, viceversa, en los centros motores por excelencia (corteza prerrolándica) predominaban estas capas inferiores y disminuían en grado sumo las superiores.

La utilización del método de Weigert para demostrar la disminución o desaparición de las corrientes aferentes corticales era muy engorrosa y sólo podía realizarse en ciertos sitios, por ejemplo, la desaparición de la estría de Gennari en caso de focos talámicos ventroposteriores. Lo mismo pasaba con el estudio al Marchi. En realidad, el que demostró en forma más clara y correcta la llegada de los impulsos talamosensoriales a las capas superficiales de la corteza fue, repetimos, Ramón y Cajal con sus impregnaciones argénticas (Golgi).



Camillo Golgi (1843-1926) y Santiago Ramon y Cajal (1852-1934)

Jakob compara en su artículo lo que sucede en la corteza con lo que ocurre en las estructuras nerviosas más simples: "así como hay en ellas, en toda su extensión, columnas motoras y sensitivas, tanto en la m. espinal como bulbo y cerebro intermedio, así sucede también en el manto cortical donde por todas partes ambas capas fundamentales corren paralelamente y, así como allá, de acuerdo a los requerimientos periféricos, puede crecer una u otra columna, acá también se cumplen leyes homólogas." " En la traducción que hizo Jakob de este artículo en la *Prensa Médica Argentina* (1916) agregó el siguiente párrafo: "Para la orientación futura atribuimos conceptualmente a tal disposición sensomotora el mismo valor que tuvo el descubrimiento de Bell y Magendie respecto a la distinta naturaleza funcional de las

raíces anteriores y posteriores". Obsérvese el parecido de esta frase de Jakob con la que transcribimos anteriormente de Luys.

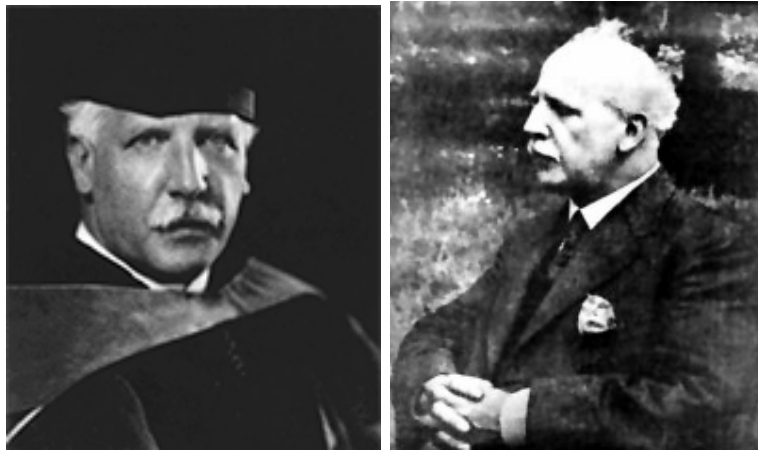
Pero "el conjunto del manto cortical actúa ya sea sensomotora o motosensorialmente según el predominio de uno u otro componente y una parte de la corteza que funcione y actúe solo receptoramente o solo efectoramente no es demostrable ni histológica ni experimentalmente". "En ninguna parte hay un tipo cortical que merezca exclusivamente el nombre de corteza de asociación o de centros conmemorativos". "Estos procesos son funciones de ambas capas fundamentales en todas las regiones corticales y no son de naturaleza localizatoria sino dinámica. En contra de las opiniones de Flechsig y Ramón y Cajal debemos, entonces, reconocer, en principio, el valor equivalente de todas las zonas corticales". "Todos los actos corticales son, por consiguiente, y a priori, de naturaleza mixta, senso-motora, siendo la separación de ambos componentes inconciliable con la textura cortical".

Para el entendimiento de la función cortical, aquel hecho era fundamental para Jakob. Cada proceso elemental de la esfera volitiva o de la sensibilidad tenía que llevar por eso, desde el principio, el mismo carácter mixto y era falso hablar simplemente de procesos de la voluntad o de la sensibilidad; en realidad, en cada caso predomina un componente sobre el otro: ambos son diferentes no en su esencia sino en su tendencia. Por eso llegaba Jakob a un concepto monístico de todas las funciones corticales, que cuando sus discípulos pudieron fundamentar objetivamente la eficacia del psiquismo dejó claro para estos que esa intimidad personal no podía ser ni solamente sensitiva ni solamente volitiva: si su entorno cortical mostraba ambos elementos, es porque ellos integraban la fuente eficaz incrustada en el arco sensoriomotor.

Esto mismo, todavía desde el reactivismo, es lo quería significar Luys en 1875 con sus palabras: "Es así que uno llega a admitir que desde el punto de vista fisiológico el acto motor voluntario que emana del cerebro no es más que la repercusión más o menos alejada de una impresión primordial primitiva", y en estas otras: "...así podemos decir que si el acto de la voluntad no es más que un fenómeno de sensibilidad transformada, es, sin embargo, la sensibilidad multiplicada por todas las actividades cerebrales emocionales, en una palabra la personalidad vibrante y que entra en juego en forma somática y que se exterioriza por una serie de manifestaciones reflejadas y coordinadas". O bien esta última y contundente frase: "La motricidad no es pues, fisiológicamente, más que la sensibilidad transformada".

Anatomía comparada de la corteza cerebral y su vinculación con el problema de la doble corteza

Nada mejor para comprobar la diferente funcionalidad de las capas corticales que estudiar la evolución filética de la corteza. Al respecto, antes de aparecer los trabajos filogenéticos de Jakob (1911) ya Ariens Kappers, en 1909, defendió la división cortical en dos capas, la superior de función receptiva-psíquica y la inferior o efectora-motora. Ariens Kappers se basó en lo siguiente:



Dos imágenes del Prof. Kappers, cuyos tres nombres eran Cornelius Ubbo Ariens (conocido también como si fuera apellidado Ariëns Kappers o Ariens Kappers, 1877-1946)

- a) en los reptiles, en su arquicortex, halló un gran predominio de las células granulares, casi dos veces el número de las c. piramidales.
- b) en los mamíferos inferiores ya se nota en el asta de Ammón (arquicortex) un gran aumento de las células piramidales, adquiriendo la zona funciones proyectivas y asociativas.
- c) la formación en el asta de Ammón de un campo olfato-psíquico (zona subicular) determina en los mamíferos la aparición de gran cantidad de células piramidales por arriba de la capa granulosa inferior: son las células piramidales supragranulares. Además de estas particularidades onto- y filogenéticas, cita Ariens Kappers hechos patológicos, como los de un trabajo de Bing (1907). Bing, en un sordo (no dice si central), encontró muy disminuídas (casi en sus 3/4 partes) a las capas corticales inferiores de la corteza auditiva, habiendo hecho v. Monakow la misma observación en un sordo con lesiones en la cápsula interna. Por último, Ariens Kappers refiere que Winckler le mostró un caso parecido. De ahí que diga: "las capas subgranulares dependen, en primer lugar, del desarrollo local del sistema subcortical al

cual pertenece dicha región, mientras que las capas supragranulares dependen, principalmente, de las asociaciones interregionales con las zonas corticales vecinas y distantes" (pág. 168).

Este párrafo es como una repetición de lo que encontrara experimentalmente Nissl en 1908 (el trabajo de Bing es del año 1907, el de v. Monakow de 1905 y el de Winckler es una comunicación personal de Ariens Kappers). Las pirámides supragranulares son las últimas en aparecer ontogenéticamente (como lo demostrara Mott en 1907) (13) y tendrían funciones asociativas de elevado orden, según A. Kappers. Nótese que esta idea se hará notar en Kleist, para quien el gran desarrollo de la tercera capa de células piramidales pequeñas y medianas es propio de los centros psíquicos.

Jakob tiene el gran mérito de haber estudiado, con particular atención, el encéfalo de las anfisbenas (víbora ciega) y, superado el antes mencionado equívoco, los gimnofiones. En su trabajo de 1918 (7) confiesa que ya había empezado en 1905 a estudiar el cerebro de los batracios y reptiles argentinos. Las primeras comunicaciones, aunque parciales, las hizo en su trabajo "La célula cortical en la locura" (2), luego en trabajos de 1911 en Europa (3) y, posteriormente, ya de vuelta en Bs. As. en 1913, en su *Atlas* de los mamíferos argentinos (6). El clásico esquema de Jakob y que figura en todas sus publicaciones es el que reproducimos (fig. Nro. 3) y reproducen siempre sus estudiosos, como por ejemplo von Economo y Koskinas. Se observa en este dibujo, con toda claridad, la unión del estrato externo (S E) con la corteza olfatoria (R H) y la del estrato interno (S I) con el cuerpo estriado (C. ST). El esquema B pertenece a la comadreja (*Didelphis azarae*), donde también se repite esta imagen, ya en forma más clara.

En el trabajo original de Jakob, en su pág. 37, dice que los estratos corticales externo e interno "derivan" de la corteza olfatoria y del cuerpo estriado respectivamente (3). En ninguna parte habla Jakob de "migración" de estas células, aunque la utilización de la palabra "derivar" lógicamente haga pensar que ese haya sido su pensamiento.

Como recién se anticipó, en todos sus trabajos iniciales (1911-1913) Jakob afirmaba que el esquema donde tan claro se veía esta relación de los estratos corticales pertenecía a un animal de la familia de los gimnofiones (*Coecilia*), animal que sería intermediario entre anfibios y reptiles. Posteriormente, en numerosas conferencias y publicaciones como por ejemplo la de 1918 (7), rectificó esa clasifica-

ción, reconociendo su error en la manera en que – para la materia clínica – lo requería uno de los más conocidos adagios de su maestro y amigo von Strümpell (una de las exigencias que a éste más se le atribuye repetir era, "*Jeder vernünftige Arzt wird sich nicht für unfehlbar halten und wird einen Irrtum in der Diagnose stets freimütig bekennen*", que significa "Ningún médico razonable se considerará infalible y reconocerá de inmediato y francamente todo error de diagnóstico") y hallarse en presencia de un animal del suborden de las anfisbenas (víbora ciega), más precisamente de la *Amphisbaena darwini*. En este trabajo de 1918 presenta dos cortes transversales, de un gimnofión y de una anfisbena (animales que se parecen bastante en su morfología externa y comparten algunos hábitats), donde se ve claramente que la anfisbena es un reptil, con su clásica epidermis escamosa y con su cerebro mucho más desarrollado, mientras el cerebro del gimnofión es vesiculoso, como el de un urodelo.

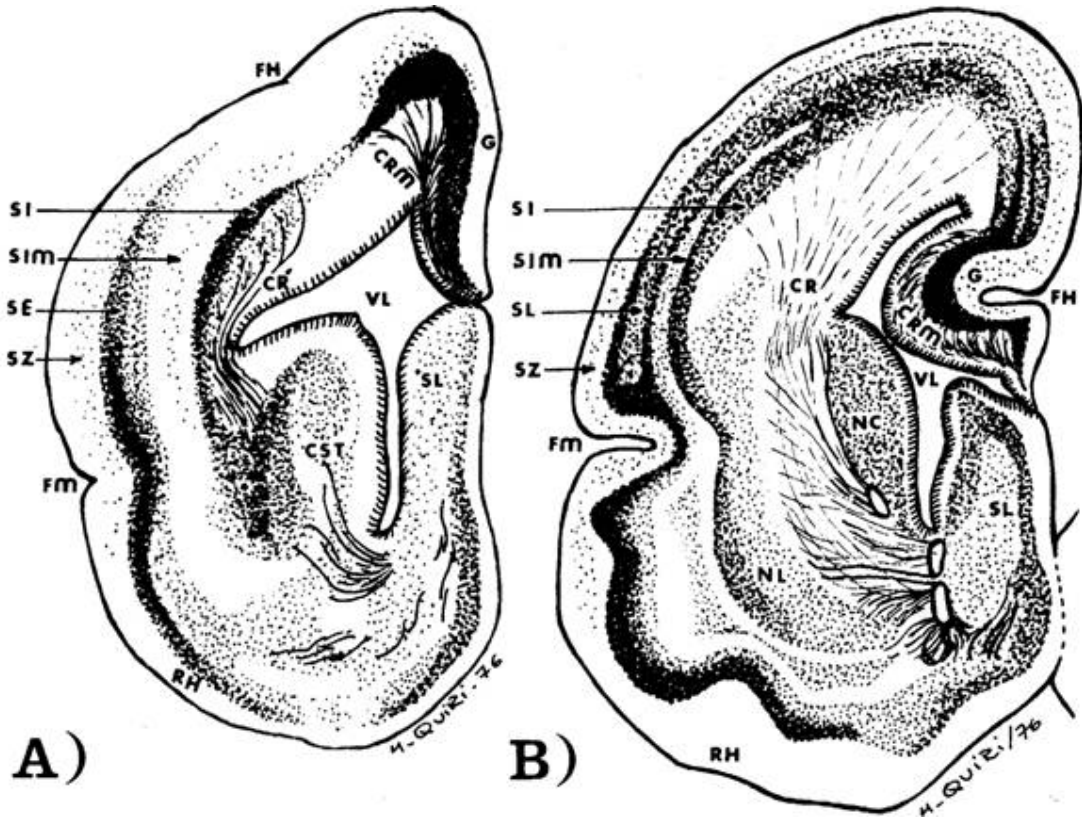


Fig. 3. - El esquema de Chr. Jakob que aparece, por primera vez, en el *Vom Tierhirn zum Menschenhirn* y en el *Menschenhirn*, ambos de 1911, aquí redibujados por el voluntarioso agente administrativo de este Hospital, Miguel Quirí; **a)** es el esquema de la *Amphisbaena darwini* (víbora ciega) que clasificó, por ese entonces, dentro del género de los gimnofiones, rectificando luego el error; **b)** el esquema de la comadreja *Didelphis azarae*: si, estrato interno; se, estrato externo; sim, estrato intermediario; sz, estrato zonal; cst, cuerpo estriado; sl, septum lucidum; erl, corona radiada lateral; Rh, rinencéfalo; fh, fisura hipocámpica; fm, fisura medial; ci, cápsula interna; g, fascia dentada; rb, radiación basal.

Cuando mi querido maestro Moyano (14) habla de la concepción filética de su maestro, expresa: "Estudiando el cerebro de los reptiles (la anfisbena *darwini*) pudo comprobar que la parte externa de la corteza tiene su origen en la región olfatoria, receptora, sensitiva y la parte interna en el cuerpo estriado, núcleo efector, motor. Viejo conocedor de la historia filética de la corteza, no tardó en aplicar esas observaciones a la organización fundamental de la corteza humana".

Antes de aceptar la teoría filética de Jakob deberíamos preguntarnos lo siguiente (ver microfotografía de la fig. 4): ¿desde el receso lateral del ventrículo (que marca con una x) existe o no proliferación endimaria y luego la posterior migración? Nadie hasta ahora, que sepamos, ha demostrado que no y, entonces, esta migración formará el extremo inferior del estrato interno: justamente la zona que une este estrato con el cuerpo estriado. Esto hará pensar, lógicamente, que este segmento puede derivar del estriado.

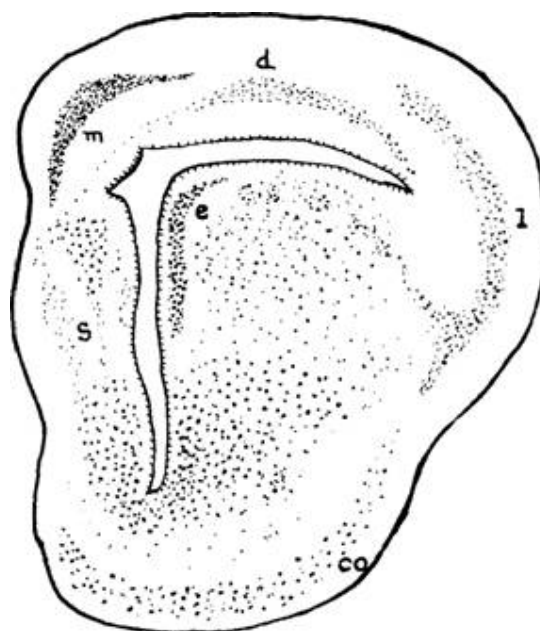


Fig. 4. - El esquema de la *Lacerta*, en corte oral al foramen de Monro, tal como lo grafica Kuhlénbeck en 1922. e, epiestriatum; s, septum lucidum; b, núcleo basal; co, corteza olfatoria; l, área lateral (neocórtex); d, área dorsal (archicórtex); m, área medial (archicórtex). Se observa que el neocórtex no aparece biestratificado y que se prolonga abajo con la zona del estriado. La zona dorsal (d) es la futura Asta de Ammón y la medial (m) la futura fascia dentada. El extremo lateral del área dorsal parece colocarse abajo del neocórtex en la posición que ocuparía el estrato interno.

Para mi manera de ver es más lógico pensar que el estrato celular interno es el último "empuje" migratorio en dirección a la pía, coincidiendo ello con la masa del estriado en el sentido de que éste

también es el último "empuje" de un sector más inferior de la vesícula telencefálica. Todo ello hablaría de cierto parentesco entre estos dos sectores celulares; ambos estarían originados por una misma "pous-sée" migratoria secundaria.

Kuhlenbeck (9), que seguía los principios neurobiotáxicos de Ariens Kappers, ha escrito también un concienzudo trabajo sobre la evolución filogenética de la corteza. Coincide a grandes rasgos con el de Kappers y de allí extraemos el esquema de la *Lacerta*, que también redibujamos (fig. Nro. 4, obra de Miguel Quiri). En él notamos que el neocórtex o corteza lateral (1) hacia abajo contacta con la zona del cuerpo estriado (epíestriatum) dando la impresión de continuarse directamente. No hay biestratificación del córtex lateral. Es evidente que la biestratificación del córtex lateral o neocórtex primitivo es más marcada en la anfisbena, como lo revela la microfotografía de Jakob que aparece en su trabajo de 1918 (fig. Nro. 5).



Fig. 5. - La microfotografía de Chr. Jakob de la anfisbena *darwini*. Apareció en su trabajo de 1918. La reproducimos a mayor aumento. Se vé el estrato interno (si) de la corteza lateral que se prolonga hacia arriba hasta el asta de Ammón y hacia abajo hasta la región del estriado (Cst). Jakob le dio más importancia a esta unión inferior que a la superior con el asta de Ammón cuya función motora es tan indudable como la del estriado. En la microfotografía se ve claramente que es más nítida la unión con la zona amónica que con la estriada. s.l.; septum lucidum. Rh., rinencéfalo.

Esa es la importancia de la anfisbena para el estudio del cortex primitivo. Por ello es tan necesario que su estudio sea retomado por los investigadores para aclarar hechos que en la realidad no aparecen tan esquemáticos como en los dibujos. Kuhlenbeck muestra sólo dibujos, esquemas. Jakob presenta microfotografías. Kuhlenbeck cita a Jakob en la bibliografía pero no en el texto.

Jakob da una prueba más de la duplicidad originaria ontogenética de la corteza cerebral humana: "Al comienzo del 5º mes se desarrolla una fase pasajera de la organización cortical y que, a nuestro entender, nadie lo ha constatado todavía y reconocido en su fundamental importancia para la organización de la corteza. Como se ve en la fig. 39 se notan acá los elementos corticales dispuestos en dos capas paralelas. .. " "Este tipo fetal biestriado corresponde completamente a la construcción en dos capas fundamentales de la corteza, una conducta que no es sólo del hombre sino que también se produce en toda la serie de los animales y es la expresión del viejo origen de las elevadas y diferenciadas cortezas" (4).

Algunas de estas ideas ya las he expresado hace más de treinta años, exponiéndolas sin que el intrínquilis haya desaparecido por eso. De seguro las técnicas histológicas de 2006 se benefician con recursos físicoquímicos inexistentes hace noventa años, pero no suplen a la ardua labor y, con ella, las sencillas técnicas clásicas tienen todavía mucho que proporcionar a los investigadores provistos del adecuado panorama neurobiológico, histopatológico y filogenético. Un buen ejemplo fue la presentación que en 1998 hizo Francis Crick a la Academia Nacional de Ciencias de los Estados Unidos, transmitiendo el descubrimiento de varios investigadores de "*A neuronal morphologic type unique to humans and great apes*" logrado trabajando solamente con el método de Nissl (esto fue luego publicado en los *Proceedings* Vol. 96 Nro. 9 pág. 5268-5273, el 27-IV-1999).

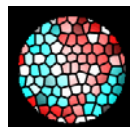
En el 50º aniversario de la muerte de Christofredo Jakob he querido rendir este sencillo homenaje tratando otra vez uno de los temas que más lo apasionó en su dilatada existencia científica: el origen ontofilogenético de la corteza cerebral, que lo llevó a fundar su teoría de la doble corteza (*Doppelrinde*). En este estudio se ven las dificultades del problema, los hombres que lo acompañaron o precedieron en sus ideas y la importancia que, ya en este año 2006, el tema mantiene todavía.

Bibliografía

1. BEVAN LEWIS, W. y CLARKE, H.: On the cortical lamination of the motor area of the brain. *Proc. Roy. Soc.* 27, 38, 1878.
2. JAKOB, CHR.: La célula cortical en la locura. *Anales de la Administrac. Sanatorial y Asist. Pública*, 1910, pág. 5.
3. JAKOB, CHR.: Vom Tierhirn zum Menschenhirn I. Teil. Tafelwerk nebst Einführung in die Geschichte der Hirnrinde. Lehmann, München, 1911.
4. JAKOB, CHR.: Das Menschenhirn (eine Studie über den Aufbau und die Bedeutung seiner Grauen and Rinde) I. Teil: Tafelwerk nebst Einführung in den Organisationsplan der menschlichen Zentralnervensystems. Lehmanns, München, 1911.
5. JAKOB, CHR.: Ueber die Ubiquität des sensomotorischen Doppelfunktion der Hirnrinde als Grundlage einer neuen biologischen Auffassung der kortikalen Seelenorgans. *Münchener Medizinischen Wochenschrift* 9, 1912.
6. JAKOB, CHR. y ONELLI CL.: Atlas del cerebro de los mamíferos de la República Argentina (Estudios anatómicos, histológicos y biológicos comparados sobre la evolución de los hemisferios y de corteza cerebral) Kraft, Bs. As., 1913.
7. JAKOB, CHR.: La filogenia cortical. Sobre la corteza cerebral de gimnofiones y amfisbenas argentinas. *Actas y trabajos del 1er. Congreso Nacional de Medicina*, Bs. As., 1918, 4, 82.
8. KAPPERS, C. Ü. ARIENS: The phylogenesis of the paleocortex and archicortex compared with the evolution of the visual neocortex. *Arch. of Neur. and Psychiat*, 1909, 1, 161.
9. KUHLENBECK, H.: Über den Ursprung der Grosshirnrinde. *Anat. Anz.*, 55, 337-365, 1922.
10. LUYS, J.: "Le Cerveau", E. Martinet, Paris, 1876.
11. MEYNERT, TH.: Der Bau der Gross-Hirnrinde und seine örtlichen Verschiedenheiten nebst einem pathologisch-anatomischen Corollarium. *Vierteljahresschrift. f. Psychiat.* 1, 77-93 y 198-217 (1867) y 88-113 (1868).

12. MEYNERT, TH.: Neue Untersuch. ü. den Bau der Grosshirnrinde. *Osterr. Med. Jahrb.* 17, 1869.
13. MOTT, F. W.; The progressive Evolution of the structure and functions of the visual cortex in mammalia. *Archives of Neurology*, 3. 1907.
14. MOYANO, B.: Christfried Jakob. *Acta Neuropsychiat. Arg.* 1957, 3, 109.
15. NISSL, F.: Die Neuronenlehre und ihre Anhänger, G. Fischer, Jena, 1903.
16. NISSL, F.: Experimental Ergebnisse zur Frage der Hirnrindenschichtung, *Mschr. Psychiat.* 23, 1907.
17. NISSL, F.: Zur Lehre u. Lokalisation der Grosshirnrinde des Kaninchens *Akad. Wiss Math. Naturw. Kl. (Sitzgsber. Heidelberg)* Bd. II, 3, 1911.
18. RAMON y CAJAL, S.: Estudios sobre la corteza cerebral humana. *R. Trim. Micrográf.* IV, 1899. Bressler tradujo estos estudios al alemán y así publicó en Leipzig los volúmenes de la *Trimestral Micrográfica* desde 1899 hasta 1901 (Amb. Barth, 1906), con el título *Studien über die Hirnrinde des Menschen*.
19. SPATZ, H.: Nissl und die theoretische Hirnanatomie. *Arch. f. Psychiat.* 87, 1929.

Copyright © 2006 *Electroneurobiología*. Esta investigación original constituye un artículo de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL original (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with the article's full citation and original URL (above).



revista

Electroneurobiología

ISSN: 0328-0446