

plantearse en función de los conceptos expuestos en los apartados anteriores sobre los niveles de organización cerebral (capacidades emergentes), las reentradas de señales y las redes cerebrales. Veremos a continuación el papel funcional de estas redes, pero digamos, de entrada, que su actividad es simultánea, con una expresividad externa continuamente alternante. En primer lugar, debemos recordar que las áreas primarias de cada hemisferio ejercen un papel receptor (visual, auditivo y somatosensorial) y motor sobre el hemisferio contralateral. En cambio, existe un predominio hemisférico en las tareas desempeñadas por las áreas asociativas, siendo el hemisferio derecho más competente en las funciones visuoespaciales y el hemisferio izquierdo en las lingüísticas.

Más allá de los diagramas de los modelos cognitivos es fundamental avanzar en los conocimientos neurobiológicos. En un apartado anterior se exponía el concepto de envoltorio del habla que ahora se retoma dada su importancia en el procesamiento cerebral del lenguaje. Se ha demostrado que existe una correlación entre potenciales corticales evocados y el envoltorio del habla. En concreto, gracias al uso de electrodos corticales se ha mostrado que existe, en la corteza auditiva, una correlación entre una actividad de frecuencia gamma y el envoltorio del habla. Este efecto es tan marcado que se observa experimentalmente mediante una única presentación auditiva de una historia. El efecto se observa con mayor intensidad en las zonas alrededor de las cortezas auditivas primarias, en comparación con otras zonas relacionadas con el procesamiento verbal que incluyen la circunvolución temporal superior y la zona de Broca.

Gracias a estudios neurofisiológicos se ha podido mostrar que las oscilaciones de las descargas neuronales pueden participar de distintas maneras en el procesamiento cognitivo. Por ejemplo, a través de la segregación de la información o a través de la modificación temporal de sus descargas. Las propiedades temporales de escalas múltiples y casi rítmicas del lenguaje se relacionan con oscilaciones delta, theta y gamma que pueden seguir y rastrear (*track*) la dinámica verbal. Gracias a estas propiedades oscilatorias neuronales se pueden *empaquetar* las informaciones aferentes en unidades de características temporales distintas. Gracias a estas propiedades se puede realizar una alineación (un puente)

entre los estímulos y la función cerebral (Guirault y Poeppel, 2012). Para más detalles sobre la organización cortical del lenguaje véase Hickok y Poeppel (2007).

Redes sensoriomotoras y lenguaje (ámbito estímulo-respuesta: rutinas, hábitos)

Los ámbitos receptivos (audición, visión y somatosensorial) y de salida (oral y manual) se relacionan con las redes sensoriomotoras. Es importante recordar que, como se indicó anteriormente, el término «sensoriomotor» se usa en un sentido funcional amplio, incluyendo las áreas primarias y sus áreas secundarias asociativas adyacentes. Los estudios mediante tomografía por emisión de positrones (TEP) ponen de relieve las activaciones corticales en función de las tareas ejecutadas (fig. 2-17).

En el lenguaje oral, las redes sensoriomotoras corticosubcorticales —como en el caso de las praxias gestuales— permiten actividades hiperaprendidas como la denominación o la repetición. Estas redes constituyen bucles que posibilitan la selección de unas unidades y la inhibición de otras. Por ejemplo, la audición de una palabra conocida y de alta frecuencia conlleva la activación de los sistemas relacionados de producción verbal. De una forma similar, la percepción de la imagen de un objeto conocido permite la activación de los sistemas relacionados con la denominación. Todo lo sensoriomotor implica acciones resultantes de rutinas repetidas: la asociación directa entre sensaciones y respuestas. El lector seguro que relacionará esta idea con el concepto de activaciones reentrantes que implican salidas establecidas (rutinas).

En el ámbito sensoriomotor destaca el llamado *lenguaje automático* (expresiones adquiridas de forma automatizada) y el *lenguaje no literal* (expresiones aprendidas con un significado distinto al literal; p. ej., «estirar la pata» para expresar «morir»).

Dentro del lenguaje automático, se incluyen hechos como la producción de series automáticas (contar, días de la semana, meses del año) y las expresiones memorizadas (canciones, poemas, himnos). Estas producciones son sensoriomotoras por ser hiperaprendidas y porque un elemento de la serie está relacionado con el siguiente. Las fórmulas sociales y de cortesía y los vulgarismos (tacos, expresiones malsonantes) también forman parte del lenguaje automático.

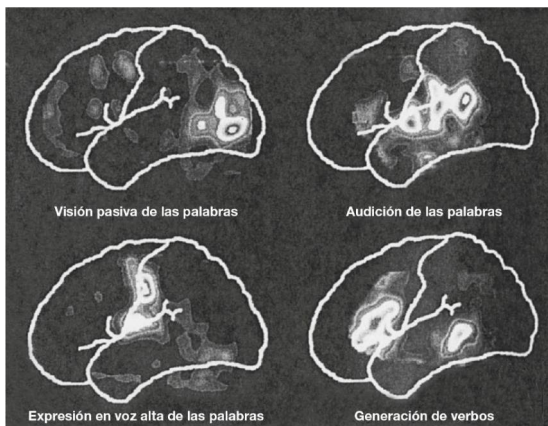


FIGURA 2-17 Imágenes obtenidas mediante TEP de tareas verbales específicas. Según Posner y Raichle. (Reproducido de Bear MF, Connors BW, Paradiso MA. *Neurociencia. Explorando el cerebro*. Barcelona: Masson; 1998.)

ZONAS PERISILVIANAS Y FORMA DE LAS PALABRAS

Las zonas perisilvianas, que incluyen la región de Broca y la región de Wernicke y sus fascículos asociativos, constituyen una zona crítica para el lenguaje ya que integran, por un lado, las redes neuronales de las memorias auditivas (registros fonosilábicos [rasgos acústicos de sonidos en contexto] y de los léxicos logofónicos [forma acústica de las palabras]) y, por otro lado, las memorias motoras (léxico logofónico de salida [forma articularia de las palabras] y registros fonosilábicos de salida [rasgos articulatorios de sonidos en contexto]) de las palabras. De hecho, las estructuras perisilvianas constituyen la base de la forma fonológica de las palabras, que está altamente lateralizada en el hemisferio izquierdo. Cuando estas estructuras están intactas, los sujetos pueden repetir adecuadamente tanto palabras de contenido como palabras de función, afijos y secuencias de palabras (oraciones). Esta característica (preservación de la forma de las palabras y repetición intacta) es la propia de las afasias transcorticales. En el caso de las afasias sensoriales transcorticales, se observa una buena repetición frente a un grave defecto

de la comprensión del significado del material repetido. El fenómeno del transcorticalismo sensorial pone de relieve la disociación funcional y topográfica entre las formas de las palabras y la semántica.

En la repetición, la activación de conjuntos neuronales específicos (mapas) de las cortezas primarias auditivas y sus cortezas asociativas temporales circundantes (región de Wernicke) provoca una descarga correlacionada en grupos neuronales específicos (mapas) de las cortezas asociativas motoras (región de Broca) y de las cortezas motoras primarias. Las activaciones que acabamos de citar son de tipo sensoriomotor cuando se repiten palabras conocidas y de alta frecuencia. Obviamente, en este proceso la participación de los ganglios de la base se hace a través de las redes de lo rutinario (el patrón de entrada ya tiene un patrón de respuesta establecido).

En este contexto de activación e integración sensoriomotora, la neuropsicología cognitiva del lenguaje ha puesto de relieve la importancia del estudio de las variables psicolingüísticas del lenguaje como la frecuencia, la longitud, la categoría gramatical, la referencia abstracta o concreta, etc. Entre estas variables, la frecuencia

tiene un interés especial. Una serie de palabras aparecen en combinación con otras con mayor probabilidad, y la co-ocurrencia no es el simple resultado de la distribución de frecuencias. La co-ocurrencia de las palabras se basa en la estructura de la red del léxico.

LA DENOMINACIÓN COMO EJEMPLO DE UNA PRODUCCIÓN SENSORIOMOTORA (ESTÍMULO-RESPUESTA)

En este caso, los estudios electrofisiológicos y de neuroimagen muestran la activación seriada de una red de áreas corticales del hemisferio izquierdo. El primer paso es el reconocimiento del ítem que hay que denominar a través de la vía visual ventral (Vía del ¿Qué?). La activación temporal inferior se produce en un tiempo de 175 milisegundos (ms). A continuación (entre 175 y 250 ms tras la presentación del estímulo) se produce una activación de la selección léxica en la porción media de la segunda circunvolución temporal. Posteriormente (entre 250 y 330 ms) se produce la activación de la interfaz auditivo-motora en la forma de la palabra en la región temporal posterior superior y parietal inferior (región de Wernicke y zonas parietales adyacentes). A continuación (entre 330 y 455 ms) se activa la porción anterior de la integración perisilviana (región de Broca), relacionada con los códigos articulatorios del habla. Recordemos que las regiones de Wernicke y de Broca actúan de forma integrada, pero la codificación de las salidas es la propia de la región de Broca. Finalmente (entre 455 y 600 ms) se produce la activación de las zonas motoras rolandicas pre y poscentral.

DOBLE VÍA AUDITIVA

Al igual que en el sistema visual, los estudios embriológicos, anatómicos y funcionales indican la existencia de dos vías eferentes (ventral y dorsal) que parten de las áreas auditivas primarias (área 41 de Brodmann). Estas vías serían equivalentes a las vías del ¿Qué? y del ¿Dónde/Cómo? del sistema visual (Hickok y Poeppel, 2004):

- La vía anterior/ventral se considera más implicada en la transcodificación del sonido al significado (identificación de palabras o de objetos y personas en función de su sonido o del habla). Es una vía más «conceptual». Así, el reconocimiento del género del que proviene una voz tiene lugar en el hemisferio derecho

en un área situada rostralmente en relación con el área 41 de Brodmann. La vía ventral se proyecta ventrolateralmente hacia la corteza temporal posterior inferior (circunvolución temporal media posterior), que actúa de interfaz entre las representaciones del habla basadas en sonidos del lenguaje en la circunvolución temporal superior (bilateralmente) y las representaciones conceptuales difusamente distribuidas.

- La vía posterior/dorsal se relaciona más con la transcodificación de los sonidos en representaciones basadas en su articulación y con la localización de la fuente del sonido. Es una vía más motor-articulatoria. Las eferencias toman una dirección dorsal y posterior hacia las regiones posteriores de la cisura de Silvio y el límite parietotemporal (áreas Spt, silviana posterior), para continuar hacia las regiones frontales.

Región de Broca

La región de Broca se sitúa cerca de la corteza motora primaria de la cara y comprende la parte posterior de la tercera circunvolución frontal. Se atribuye a esta área el control del lenguaje articulado. Inicialmente, la afasia de Broca (no fluente, con agramatismo y dificultad en la comprensión de los elementos sintácticos) se asoció a la lesión de esta zona. Recientemente, las técnicas de neuroimagen cerebral han permitido verificar que lesiones restringidas al área de Broca causan una afasia transitoria con pocos problemas articulatorios. El cuadro clásico de afasia de Broca persistente precisa de lesiones más extensas, que suelen incluir la región inferior de la corteza motora primaria, la parte anterior del lóbulo parietal inferior, la región superior de la ínsula, la sustancia blanca subyacente a estas regiones y el estriado. Además, lesiones exclusivamente profundas pueden producir una afasia superponible a la de Broca. Esto sugiere que la región de Broca clásica es responsable de la programación motora del habla, y el nivel sintáctico de la expresión lingüística requiere la participación más amplia en la zona anterior (perisilviana/extraperisilviana) del lenguaje (fig. 2-18).

Estudios recientes indican que la región de Broca está implicada en actividades como la comprensión de acciones y en la imitación. Esta región habría evolucionado tanto para la comunicación interindividual gestual como para el habla (Nishitani et al., 2005).

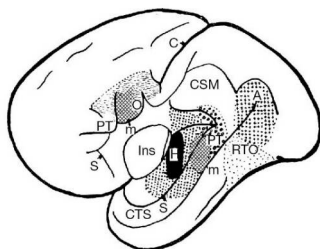


FIGURA 2-18 Esquema del hemisferio cerebral izquierdo humano en el que se representan, según Geschwind y Galaburda (1985) —redibujado por J. Peña-Casanova—, las zonas del lenguaje. En esta figura se ha abierto la fosa silviana para mostrar las porciones operculares de la ínsula (Ins.). S: cisura de Silvio. La zona anterior del lenguaje (líneas horizontales interrumpidas) ocupa aproximadamente la *pars opercularis* (PO), la mitad posterior de la *pars triangularis* (PT) y la porción anterior de la región subcentral (situada por debajo del surco central, C). Una zona magnopiramideal (m) se encuentra en la mitad anterior de PO, por detrás de la ramificación en «Y» de la rama ascendente de la cisura de Silvio. La zona posterior del lenguaje presenta una región auditiva a nivel de la circunvolución temporal superior (CTS), que incluye la circunvolución transversa (H) y el *planum temporale* (PT). En negro se representa la zona primaria, rodeada por las zonas secundarias (puntos negros mayores). Por detrás se sitúa la zona Tpt (círculos). En este nivel se observa una región magnopiramideal (m). CSM: circunvolución supramarginal; A: circunvolución angular; RTO: región temporooccipital. (Según Peña J, Pérez M. *Rehabilitación de la afasia y trastornos asociados*. Barcelona: Masson; 1995.)

A través de estudios neurofisiológicos intraquirúrgicos en la región de Broca, se ha puesto de manifiesto una actividad neuronal diferenciada para el procesamiento léxico (aproximadamente 200 ms), gramatical (aproximadamente 320 ms) y fonológico (aproximadamente 450 ms). Estos datos sugieren que la secuencia de procesamiento lingüístico sugerida por los modelos computacionales tiene una realidad neuronal cerebral (Sahin et al., 2009).

A continuación se describe un modelo de integración computacional y funcional-anatómica que integra la zona de Broca con otras estructuras (basado y modificado a partir de Poeppel et al, 2012) (fig. 2-19). Se parte de las *redes semánticas* (o conceptuales) ampliamente distribuidas en estructuras extraparietales.

A continuación se accede al nivel léxico (o del lema según los modelos). A continuación se produciría un procesamiento silábico que sería dual y paralelo a través de programas silábico-motores (implicando el área 44 de Brodmann [Broca]), y objetivos auditivo-silábicos (implicando a la circunvolución temporal superior y a las cortezas del surco temporal superior) [fonología]. Estas dos vías tendrían un sistema de transformación coordinada representada por la zona Spt (silviana parieto-temporal).

El siguiente paso se produciría —a partir de los programas motores silábicos— un acceso a programas fonémico-motores [conjuntos de rasgos articulatorios] (relacionados con las zonas premotoras [área 6 de Brodmann] y el área motora primaria), y —como en el paso anterior— en forma paralela y coordinada, a partir de los objetivos auditivo-silábicos se accedería a objetivos fonémico-somáticos (relacionados con la circunvolución supramarginal anterior, y el área sensorial primaria). El sistema de transformación coordinada de este paso estará constituido por el cerebelo.

Finalmente, tras los procesamientos descritos, se accedería al tracto vocal de la vía motora para actuar sobre los sistemas motores del tronco del encéfalo y de la médula espinal. En este caso —por lógica funcional de los sistemas— cabe esperar que el sistema reciba dos retroalimentaciones (*feedback*) fundamentales, una acústica, hacia el procesamiento auditivo de los objetivos auditivo-silábicos, y otra somatosensorial hacia el procesamiento de los objetivos fonémico-somáticos. Se puede añadir una retroalimentación visual si el sujeto se sitúa delante de un espejo. Esta entrada visual tiene importancia en las situaciones de lectura labial en casos de sordera verbal.

El lector recordará que las zonas sensoriomotoras situadas por detrás y por delante de la cisura de Rolando actúan como una unidad funcional integrada. En esta actividad integrada es fundamental el papel de los ganglios de la base y del cerebelo. Cuando en los párrafos anteriores se ha hablado de la interacción de los programas fonémico-motores y de los objetivos fonémico-somáticos, se refería a esta integración funcional.

PALABRAS FUNCIONALES

Las palabras funcionales (las que poseen contenido gramatical, pero no semántico, como determinantes, auxiliares verbales, conjunciones, etc.) se caracterizan por ser de alta frecuencia, muy

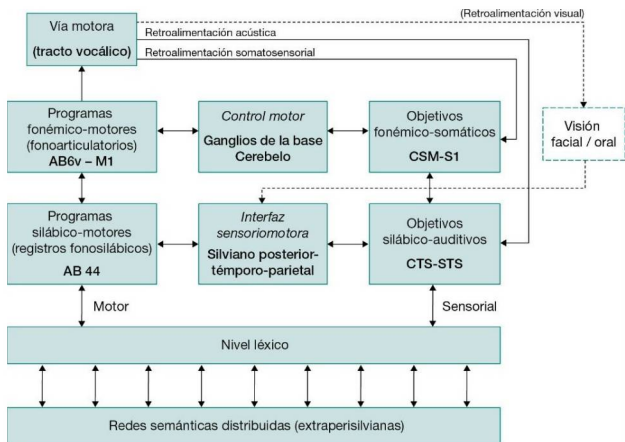


FIGURA 2-19 Modelo del procesamiento desde el nivel léxico hacia las salidas motoras. AB6v: área de Brodmann 6 ventral; AB44: área de Brodmann 44; CSM: corteza supramarginal; CTS: corteza temporal superior; M1: área motora primaria; S1: corteza sensorial primaria (parietal); STS: corteza del surco temporal superior. En puntos se representa la situación especial del habla ante un espejo usada en rehabilitación y en aprendizaje del habla (vía dorsal visual). (Simplificado y modificado a partir de Hickok y Poeppel [2012], con la inclusión de terminología de Lecours et al. [1997].)

© Elsevier. Es una publicación MASSON. Fotocopiar sin autorización es un delito.

abstractas, no imaginables y muy lateralizadas en la zona perisilviana. Como ya se ha indicado, las lesiones cerebrales muestran el establecimiento de una disociación entre la capacidad de manipular las palabras de función y las palabras de contenido (con base perisilviana pero una distribución extraperisilviana) (Pulvermüller, 2002). En este ámbito cabe destacar la alteración específica de las palabras de función en casos de lesiones de la región de Broca.

Región de Wernicke

La región de Wernicke permite la descodificación del lenguaje oral. Ocupa la parte posterior de la circunvolución temporal superior y su lesión en el hemisferio izquierdo tiende a producir la afasia de Wernicke. Ésta es una afasia fluente, con frecuentes parafasias, paragramatismo y una afectación severa de la comprensión y de la repetición. Las correlaciones anatomoclínicas permiten sugerir que el procesamiento fonológico radica en las regiones parietal inferior y supramarginal izquierdas.

De hecho, el procesamiento sería el siguiente (Hickok y Poeppel, 2007): (1) Análisis espectrotemporal en la porción dorsal de la circunvolución temporal superior (bilateral). (2) Red fonológica y procesamiento fonológico en la porción media y posterior de las cortezas situadas en el surco temporal superior (el que separa la primera circunvolución temporal o T1 de la segunda circunvolución temporal o T2). El procesamiento sería bilateral. En este lugar la información continuaría respectivamente por la vía dorsal y por la vía ventral descritas anteriormente.

La vía dorsal (zona parieto-temporal, Spt) representaría la interfaz sensoriomotora y presentaría una dominancia hemisférica izquierda. El procesamiento de estas zonas alcanzaría la red articularia (zona de Broca [circunvolución frontal inferior posterior], cortezas premotoras e ínsula anterior). Esta zona de interfaz sensoriomotora recibiría entradas de otras modalidades sensoriales.

La vía ventral (circunvolución temporal media posterior, y corteza posterior del surco tempo-

ral inferior) representaría la interfaz léxica. Este procesamiento tendría un cierto predominio izquierdo. La computaciones de estas zonas se propagaría anteriormente hacia la circunvolución temporal media anterior y la corteza anterior del surco temporal inferior, con un posible predominio funcional del hemisferio izquierdo. Este componente más anterior ha sido calificado de red combinatoria, que a su vez se proyectaría hacia la red articuladora descrita arriba.

Por su lado, las redes ampliamente distribuidas relacionadas con la semántica (*redes semánticas*) se proyectarían hacia la interfaz léxica y hacia la red articuladora. La proyección hacia la interfaz léxica representa la interacción (*la flecha de los modelos cognitivos*) entre la *semántica* y el léxico. Este procesamiento se debe continuar, hasta alcanzar la articulación, pasando por los procesamiento fonológicos (red fonológica) y el interfaz sensoriomotor. La proyección directa de las *redes semánticas* hacia la red articuladora se efectuaría a través de redes frontales de alto nivel.

INTEGRACIÓN ENTRE LAS REGIONES DE BROCA Y DE WERNICKE

Estas regiones están conectadas por las fibras del fascículo arqueado, que asegura una interrelación entre las áreas receptoras y las motrices del lenguaje. Aunque existen controversias, la visión clásica considera que la interrupción de este fascículo por una lesión difusa, en gran medida, la conducta de repetición del lenguaje oral (fig. 2-20).

Los estudios recientes mediante tractografía cerebral ponen de manifiesto que en el seno del fascículo arqueado pueden distinguirse dos vías (Catani et al., 2005):

- Vía directa (o larga): se corresponde con la descripción clásica del fascículo arqueado. Transcurre medialmente.
- Vía indirecta (o corta): transcurre lateralmente y se compone de un segmento anterior, que conecta la corteza parietal inferior y la región de Broca, y un segmento posterior, que conecta la región de Wernicke con el lóbulo parietal inferior.

Es muy importante destacar que existe una variación interindividual en las características anatómicas del fascículo arqueado (Catani

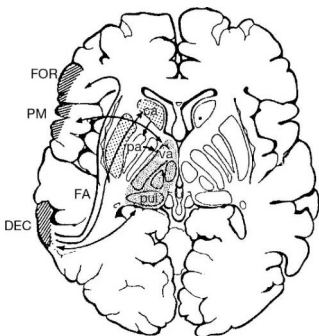


FIGURA 2-20 Representación esquemática de los sistemas corticales y subcorticales del lenguaje. FOR: formulación; PM: programación motora; DEC: descodificación; pa: pálido; ca: núcleo caudado; va: núcleo ventral anterior del tálamo; pul: núcleo pulvinar del tálamo; FA: fascículo arqueado. El esquema muestra que la formulación del lenguaje precede a su programación motora. Los sistemas de expresión verbal estarían inhibidos por un mecanismo subcortical caudado-lenticulo-talámico. Los sistemas expresivos están controlados por los sistemas cerebrales posteriores de descodificación del lenguaje (DEC, corteza temporoparietal, por la vía DEC → ca). El sistema DEC → FA → FOR se encarga de la monitorización fonológica del lenguaje. (Basada en Crosson [1985] y modificada por Habib M. *Bases neurologiques des comportements*. Paris: Masson; 1989. Reproducido con autorización del editor.)

et al., 2007). En un 60% de los casos existe una lateralización izquierda extrema, en un 20% la lateralización izquierda es moderada, mientras que en un 20% de los casos la lateralización es simétrica. No se le escapará al lector que estos datos son muy importantes cuando existe patología y que pueden explicar ciertos hechos clínicos.

Las interacciones posteroanteriores (temporo-frontales) que se acaban de exponer se complementan con lo descrito anteriormente respecto a la doble vía acústica. Por tanto, se comprenderá la multiplicidad de relaciones entre la forma y el significado de las palabras. Los estudios funcionales mediante resonancia magnética ponen de relieve que se comparten las redes neuronales en situaciones de comprensión-producción verbal (Heim et al., 2003). Además, a través de

una tarea auditivo-motora en la que los sujetos deben escuchar pseudopalabras y reproducirlas subvocálicamente, se ha identificado una red de regiones formada por la circunvolución temporal superior (bilateral), la corteza de la cisura de Silvio en el límite de los lóbulos temporal y parietal (área Spt), y la zonas frontales posteriores izquierdas. Estos hechos indicarían que la circunvolución temporal superior (bilateralmente) se relaciona con la codificación sensorial del habla, y que el área Spt estaría relacionada en la translación de los códigos sensoriales y el sistema motor (Hickok y Buchsbaum, 2003).

De la forma de las palabras a la semántica

Si bien ya se ha comentado que la forma fonológica y articulatoria de las palabras se relaciona con las zonas cerebrales perisilvianas, el significado depende de redes neuronales extraperisilvianas muy distribuidas. También se ha citado el fenómeno de la afasia sensorial transcortical en el cual existe una disociación entre la forma (preservada) y la semántica (afectada). La semántica se fundamenta, por tanto, en redes neuronales distribuidas con topografías críticas en función de la palabra/significado. Así pues, si en el significado de una palabra participa el color, la forma o el movimiento, en la red funcional subyacente participan las zonas cerebrales relacionadas con estos rasgos semánticos.

En este contexto destacan claramente las palabras de acción, que definen relaciones semánticas abstractas entre el lenguaje y los programas motores. Como los sistemas motores tienen una organización somatotópica (recuérdese el homínulo motor) en las cortezas motora y premotora, es de esperar que las palabras de acciones semánticamente relacionadas con los movimientos de la cara, de la mano o de las piernas tengan una relación específica con estas zonas. Consecuentemente, las entradas sensoriales, acústicoverbales (palabras orales) o visuo-gráficas (palabras escritas), referidas a movimientos, deberán generar respuestas neuronales somatotópicas en las citadas regiones motoras. Esto es lo que sucede realmente. Un estudio ha demostrado que la audición de palabras como «lamer» (*lick*), «recoger» (*pick*) o «patear» (*kick*) generan actividades neuronales en zonas diferenciadas de las cortezas motoras en los mismos lugares que el movimiento voluntario: zona de la cara/boca, brazo y pierna,

respectivamente (Pulvermüller, 2005). De la misma manera, la comprensión de frases en las que se incluyen palabras de acción (p. ej., «el hombre escribió la carta») se relaciona con la activación de la parte del cuerpo relacionada (Tettamanti et al., 2005).

En suma, la semántica de una palabra de contenido tiene que ver con la activación completa de toda la red neuronal reentrante (activación de redes neuronales que constituyen memorias autoasociativas). En este ámbito cabe destacar la diferencia entre las palabras concretas y las abstractas. Las palabras concretas (como «naranja») se relacionan con relativa facilidad con imágenes, formas, colores, etc., mientras que las palabras abstractas (como «precio») carecen de estos elementos físicos externos directos. Además, como ya se ha indicado, las palabras tienen unos aspectos de frecuencia y de contexto esperables. En este ámbito cabe destacar la existencia de zonas supramodales (p. ej., el polo temporal) que actúan como *hubs* (lugares de distribución) semántica. Diversos estudios ponen de relieve el papel de la región inferior y medial del lóbulo temporal izquierdo. La lesión de esta zona genera afasias, entre las cuales destaca la anómica.

RELACIONES CONVERGENTES Y DIVERGENTES

La distribución cortical de las redes funcionales que representan palabras relacionadas merece una atención especial. Se trata de diferenciar distintas relaciones entre las zonas perisilvianas (forma de las palabras, integración fonemicoarticulatoria) y las extraperisilvianas (significados). Veamos unos ejemplos basados en Pulvermüller (2002):

- Relaciones divergentes en casos de homofonía-polisemia. Una misma unidad léxica se relaciona con redes distintas de significados en zonas perisilvianas (banco: para sentarse, dinero, banco de peces).
- Relaciones divergentes internas de subconjunto en casos de inclusión de formas (procesos de composición de morfemas libres o lexemas). Una unidad léxica incluye un elemento de otra, dando lugar a redes distintas de significados (impar-par, bajo-relieve).
- Relaciones convergentes en casos de homonimia/sinonimia. Distintas unidades léxicas se relacionan con la misma red de significado (coche-automóvil, contar-explicar).

- Relaciones convergentes internas de subconjunto en casos de hiperonimia/hiponimia: dos unidades léxicas se relacionan con una red semántica y un subconjunto de ésta (animal-tigre).

Redes asociativas y lenguaje (acciones dirigidas a un objetivo)

Quando se habla de redes asociativas, se incluyen las redes corticosubcorticales relacionadas con las cortezas supramodales posteriores (parietotemporales, pliegue curvo) y anteriores (frontales). En este caso, las redes neuronales tienen que ver con integraciones complejas (semánticas y del discurso) y, especialmente, acciones dirigidas a un objetivo. En este sentido, recordemos que el lenguaje tiene como objetivo la comunicación interindividual de estados psíquicos y que debe transmitirse información, continuamente distinta y diferenciada. En consecuencia, el sistema debe tener una capacidad generativa constantemente nueva, y no hay una respuesta establecida y automática. En cada situación se dispone de unos recursos muy establecidos (las palabras unidas a sus significados y sus unidades subléxicas, automatismos, palabras de función, estructuras sintácticas, etc.). Siguiendo el modelo general de las funciones ejecutivas, las redes asociativas usan estructuras sensoriomotoras (paradigmáticas) para integrarlas en una continuidad sintagmática discursiva. Dentro del ámbito de las redes asociativas es importante destacar que la selección de una unidad (palabra en un sentido amplio) conlleva patrones de relaciones y enlaces de frecuencia. La variable frecuencia tiene un interés especial ya que un mayor uso de una unidad puede implicar una mayor facilitación neuronal sensoriomotora.

GENERACIÓN DE SERIES DE PALABRAS DE CATEGORÍAS ESPECÍFICAS

La generación de series de palabras se considera una actividad ejecutiva asociativa en la que participan los sistemas frontoestriados. En esta tarea hay que mantener presente el objetivo, debe generarse una actividad específica (selección de las palabras objetivo e inhibición de las palabras inadecuadas) y debe mantenerse la información en memoria de trabajo para no repetir las palabras previamente generadas. Esta tarea puede realizarse solicitando palabras de una categoría semántica (p. ej., animales) o de una categoría formal (p. ej., palabras que empiezan con una

letra determinada). A continuación se comentan las diferencias entre la evocación semántica y la evocación formal.

La generación de palabras relacionadas semánticamente (p. ej., nombres de animales) implica una selección de unidades (formas de palabras). Estas unidades se basan en la zona perisilviana pero presentan una red amplia de asociaciones extraperisilvianas relacionadas con los significados. Esta tarea es muy sensible para poner de manifiesto trastornos semánticos propios de una degeneración difusa cerebral, como acontece en la enfermedad de Alzheimer.

La generación de palabras relacionadas formalmente (p. ej., palabras que empiecen por la letra «p») implica la selección de unidades (formas de palabras) relacionadas básicamente con las zonas perisilvianas. Esta tarea, aunque es similar a la anterior, tiene, como acaba de exponerse, una base cerebral diferenciada. Este hecho fundamenta las disociaciones observadas en la clínica entre la evocación semántica y la fonológica.

PAPEL DE LA MEMORIA DE TRABAJO

La función verbal requiere un uso continuado de la memoria de trabajo, especialmente para mantener activada («en presencia») una serie de unidades para poder «producir» o «comprender» comunicaciones verbales. Así, por ejemplo, la comprensión o la repetición de frases largas requiere un componente neto de memoria de trabajo.

En cuanto a la localización cerebral de la memoria de trabajo, no existe una respuesta unívoca porque tiene una representación cerebral que equivale a sus contenidos. Esto quiere decir que si, por ejemplo, se mantienen en la memoria de trabajo tres palabras determinadas, aunque se requiera la participación ejecutiva de los lóbulos frontales, las redes que fundamentan esta memoria son las propias que fundamentan las palabras que la contienen. Como las redes cerebrales relacionadas con las palabras tienen una topografía perisilviana (base de la forma de las palabras) y extraperisilviana distribuida (base de los significados), la afectación de la memoria de trabajo es frecuente en muchas formas de afasia. Los estudios clásicos de Luria (1980) destacaron el papel específico de las áreas temporales laterales mediales en el procesamiento de la memoria verbal, y mostraron que su lesión

daba lugar a la afasia acústico-amnésica. En esta forma de afasia, los pacientes son capaces de repetir palabras aisladas pero incapaces de repetir grupos de tres o cuatro palabras. Este fenómeno constituye una variedad de la afasia de conducción.

Redes límbicas y lenguaje (estímulo-resultado)

Los aspectos más volitivos (activación) y emocionales del lenguaje se relacionan con las redes límbicas (tanto en la recepción como en la expresión). En este ámbito cabe destacar que el circuito límbico, en el que participa la corteza cingulada anterior, contribuye al inicio de los movimientos y acciones, entre ellos los del lenguaje. La afectación de las zonas cerebrales mediales origina un síndrome particular, que es la afasia motora transcortical.

REGIÓN MEDIAL DEL LÓBULO FRONTAL: ÁREA MOTORA SUPLEMENTARIA Y CORTEZA CINGULADA ANTERIOR

El área motora suplementaria situada en la zona premotora superior y medial del lóbulo frontal izquierdo parece relevante en el control neurofisiológico del lenguaje. La estimulación o ablación de esta área induce una interrupción del habla, vocalizaciones repetidas, así como movimientos complejos en el brazo contralateral. La lesión del área motora suplementaria o de sus conexiones ocasiona una afasia, la afasia motora transcortical (forma mesial), caracterizada por una escasa fluencia y la relativa preservación de la repetición. El cuadro se inicia habitualmente por un mutismo prolongado y una conducta abúlica. Las conexiones principales del área motora suplementaria se establecen con el estriado, la circunvolución cingulada anterior y varias áreas corticales. Los datos clínicos, anatómicos y de estudio del flujo sanguíneo cerebral han hecho concebir esta área como una unidad mediadora del «inicio del habla», y se ha sugerido que estaría relacionada con el sistema límbico en el control consciente del habla.

Dominancia cerebral para el lenguaje e integración interhemisférica

Actualmente, el concepto de dominancia hemisférica se entiende como la asimetría de funciones más que como el predominio de un hemis-

ferio sobre el otro. Esta asimetría funcional se ha atribuido a una peculiar forma de procesamiento de la información de cada hemisferio. También se ha sugerido que es la naturaleza del material tratado lo que origina la dominancia hemisférica: lingüístico contra visuo-espacial. De hecho, en el modelo expuesto en el apartado de la zona de Wernicke ya se han destacado las diferenciaciones funcionales de las vías auditivas ventral y dorsal según el hemisferio considerado.

Existe probablemente una asimetría anatómica que subyace en la diferenciación funcional hemisférica. En estudios microscópicos de cerebros sin patología se ha podido observar que, en la mayoría de sujetos, la superficie del *planum temporale* es mayor en el lado izquierdo. Esta estructura, situada en la superficie superior del lóbulo temporal, está involucrada en las funciones del lenguaje, ya que constituye la extensión del área de Wernicke, cuya lesión ocasiona la afasia que lleva su nombre. También existe el raro fenómeno de la afasia cruzada que se presenta asociada a lesiones del hemisferio derecho en pacientes con una fuerte dominancia manual derecha. Su incidencia se sitúa alrededor del 1% de los afásicos.

La cisura silviana izquierda suele ser más larga que la derecha y el opérculo frontal contiene generalmente más corteza en el lado izquierdo, aunque estos últimos datos son contradictorios.

Estas diferencias interhemisféricas anatómicas han podido confirmarse en exámenes de fetos humanos, en análisis morfológicos de cráneos prehistóricos y en personas adultas vivas mediante exploraciones radiográficas de las arterias cerebrales o con la TC cerebral.

Varios estudios atribuyen al hemisferio derecho cierta competencia lingüística. En sujetos comisurotomizados, por ejemplo, se ha verificado que el hemisferio derecho posee una competencia lingüística más receptiva que expresiva y más semántica que sintáctica. Este hemisferio sería superior al izquierdo en la comprensión del entorno melódico, es decir, de la prosodia, del lenguaje oral.

En este ámbito destaca el papel del cuerpo calloso en la integración funcional interhemisférica. Un estudio experimental ha demostrado que el tercio posterior del cuerpo calloso constituye la estructura crucial para la interrelación interhemisférica de la información

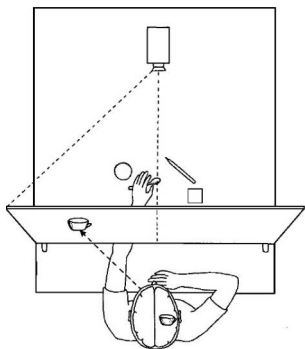


FIGURA 2-21. En el caso representado en la figura, el sujeto niega ver la imagen de una «taza» proyectada en el hemisferio izquierdo (hemisferio derecho). El hemisferio derecho *no puede verbalizar la palabra* correspondiente al objeto, pero la mano izquierda *puede escoger el objeto* mediante el tacto. (Reproducido con autorización de Habib M. *Bases neurologiques des comportements*, 2.^a ed. Paris: Masson; 1993.) En la actualidad estos estudios se realizan mediante ordenadores. Se ha mantenido esta figura por su interés clásico y por motivos didácticos.

suprasegmental y la sintáctica (Friederici et al., 2007).

Mediante técnicas de taquistoscopia se puede estudiar la función hemisférica en sujetos comirotomizados (sección del cuerpo calloso). El método consiste en presentar un estímulo visual en un solo hemisferio visual para que acceda al hemisferio contralateral. El sujeto mantiene un punto central de fijación ocular y aparece un estímulo a la derecha o a la izquierda de este punto. La duración del estímulo es muy breve (unos 300 ms), para impedir que los movimientos oculares permitan que la imagen llegue el hemisferio contralateral. Si se proyecta una información diferenciadamente a un hemisferio, ésta es incapaz de alcanzar el hemisferio contralateral debido a la sección de las conexiones entre ambos. Puede demostrarse la comprensión del lenguaje escrito, o del significado de una imagen a través del hemisferio derecho, aunque el sujeto niegue haber percibido la palabra o la imagen y sea incapaz de

verbalizar el estímulo (fig. 2-21). En la actualidad existen programas de ordenador que sustituyen el taquistoscopio de proyección presentado en la figura.

Bibliografía

- Barbizet J, Duizabo Ph. Manual de neuropsicología. Barcelona: Masson; 1978.
- Bear MF, Connors BW, Paradiso MA. Neurociencia. Explorando el cerebro. Masson: Barcelona; 1998.
- Catani M, et al. Fyfyche DH, Allin MPG, Husain M, Pugliese L, Mesulam M. Symmetries in human brain language pathways correlate with verbal recall. PNAS. 2007;104:17163-8168.
- Catani M, Jones DK, Fyfyche DH. Perisylvian language networks of the human brain. Ann Neurol. 2005; 57:8-16.
- Cuetos F. Neurociencia del lenguaje. Bases neurológicas e implicaciones clínicas. Madrid: Panamericana; 2012.
- Damasio H, Damasio A. The lesion method in behavioral neurology and neuropsychology. En: Feinberg TE, Farah MJ, eds. Behavioral Neurology and Neuropsychology. Nueva York: McGraw-Hill; 1997. p. 69-82.
- Delmas A. Vías centros nerviosos. Barcelona: Masson; 1976.
- Devinsky O, D'Esposito M. Neurology of cognitive and behavioral disorders. Nueva York: Oxford University Press; 2004.
- Diéguez-Vide F, Peña-Casanova J. Cerebro y lenguaje. Madrid: Panamericana; 2012.
- Edelman GM, Tononi G. A universe of consciousness. Nueva York: Basic Books; 2000.
- Friederici A, Von Cramon DY, Kotz SA. Role of the corpus callosum in speech comprehension: interfacing syntax and prosody. Neuron. 2007;53:135-45.
- Geschwind N, Galaburda AM. Cerebral Lateralization. Biological Mechanisms, Associations and Pathology: I Hypothesis and a Program for Research. Arch Neurol. 1985;42:428-59.
- Giraud AL, Poeppel D. Cortical oscillations and speech processing: emerging computational principles and operations. Nature Neuroscience. 2012;15:511-7.
- Habib M. Bases neurologiques des comportements. Paris: Masson; 1989.
- Hagoort P, Levelt JM. The speaking brain. Science. 2009; 326:372-3.
- Heilman KM, Valenstein E. Clinical Neuropsychology. 3.^a ed. Nueva York: Oxford University Press; 1993.
- Heim ST, Opitz B, Müller K, Friederici AD. Phonological processing during language production: fMRI evidence for a shared production-comprehension network. Cognitive Brain Research. 2003;16:285-96.
- Hickok G, Buchsbaum B. Temporal lobe speech perception systems are part of the verbal working memory circuit: evidence from two recent fMRI studies. Behav Brain Sci. 2003;26:740-1.

- Hickok G, Poeppel D. Dorsal y ventral streams: a framework for understanding aspects of the functional anatomy of language. *Cognition*. 2004;92:67-99.
- Hickok G, Poeppel D. The cortical organization of speech processing. *Nature Reviews Neuroscience*. 2007;8:393-402.
- Indefrey P, Levelt WJM. The spatial and temporal signatures of word production components. *Cognition*. 2004;92:101-44.
- Jakobson R. *Langage enfantin et aphasie*. París: Éditions de Minuit; 1969.
- Kay J, Lesser R, Coltheart M. *PALPA: Psycholinguistic assessment of language processing in aphasia*. Hove: Lawrence Erlbaum Associates; 1992.
- Kertesz A. *Localization and neuroimaging in neuropsychology*. San Diego, CA: Academic Press; 1994.
- Koziol LF, Budding DE. *Subcortical structures and cognition*. Nueva York: Springer; 2009.
- Kubanek J, Brunner P, Gunduz A, Poeppel D, Schalk G. The tracking of speech envelope in the human cortex. *PLOS one*, 2013;8:e53398. doi:10.1371/journal.pone.0053398 (online)
- Lazorthes G. *Le système nerveux central*. París: Masson; 1983.
- Lecours AR, Peña-Casanova J, Diéguez-Vide F. *Dislexias y disgrafías*. Barcelona: Masson; 1997.
- Lisker L, Abrahamson AS. A cross-language study of voicing in initial stops: acoustical measurements. *Word*. 1964;20:384-422.
- Luria AR. *Fundamentos de neurolingüística*. Barcelona: Toray-Masson; 1980.
- McGurk H, MacDonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature*. 1976;264:746-8.
- McLean PD. The triune brain, emotion, and scientific bias. En: Schmit FD, ed. *The neurosciences second study program*. Nueva York: Rockefeller University Press; 1970. p. 336-49.
- Naeser MA, Hayward RW. Lesion localization in aphasia with cranial computed tomography and the Boston diagnostic aphasia exam. *Neurology*. 1978;28:545-51.
- Nishitani N, Schürmann N, Amunts K, Hari R. Broca's region: from action to language. *Physiology*. 2005;20:60-9.
- Peña-Casanova J. Bases neurobiológicas de las funciones cognitivas: hacia una integración de niveles. En: Peña-Casanova J, ed. *Neurología de la conducta y neuropsicología*. Madrid: Panamericana; 2007. p. 1-74.
- Peña-Casanova J, Pérez Pamiés M. *Rehabilitación de la afasia y trastornos asociados* (ed. 2) Barcelona: Masson; 1995.
- Pulvermüller F. *The neuroscience of language*. Nueva York: Cambridge University Press; 2002.
- Pulvermüller F. Brain mechanisms linking language action. *Nat Rev Neurosci*. 2005;6:576-82.
- Sahin NT, Pinker S, Cash SS, Schomer DS, Halgren E. Sequential processing of lexical, grammatical, and phonological information within Broca's area. *Science*. 2009;326:445-9.
- Shepherd GM. *The synaptic organization of the brain* (ed.5). Nueva York: Oxford University Press; 2004.
- Tettamanti M, Buccino G, Saccuman MC, Gellese V, Danna M, Scifo P. Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *J Cogn Neurosci*. 2005;17:273-81.
- Yakovlev PI. Motility, behavior, and the brain. *J Nerv Ment Dis*. 1948;107:313-35.
- Yin HH, Knowlton BJ. The role of the basal ganglia in habit formation. *Nature*. 2006;7:464-76.