



# El sistema visual

Del ojo a la corteza cerebral



- 6.1** La luz penetra en el ojo y llega a la retina
- 6.2** La retina y la conversión de la luz en señales neurales
- 6.3** De la retina a la corteza visual primaria
- 6.4** Visión de contornos
- 6.5** Visión del color

Este capítulo trata del sistema visual. La mayoría de las personas creen que su sistema visual ha evolucionado para responder lo más exactamente posible a los patrones de luz que llegan a sus ojos. Por supuesto, reconocen las obvias limitaciones de la precisión de su sistema visual; y se dan cuenta de esas curiosas ocasiones, llamadas *ilusiones visuales*, en que éste se deja «engañar» a ver las cosas como no son. Pero tales desventajas generalmente se consideran imperfecciones menores de un sistema que responde tan fielmente como es posible a la realidad externa.

Pese a que atrae espontáneamente, este modo de pensar acerca del sistema visual no es acertada. El sistema visual no

### Reflexión crítica

produce una copia exacta del mundo externo. Hace mucho más. Basándose en las minúsculas, distorsionadas e invertidas imágenes retinianas en dos dimensiones que se proyectan en los receptores visuales alineados en el fondo del ojo, el sistema visual crea una percepción precisa, rica en detalles y en tres dimensiones que es —y ésta es la parte realmente importante— en algunos aspectos incluso mejor que la realidad externa a partir de la cual ha sido creada.

Independientemente de lo que el lector pueda haber oído en contra, «lo que uno ve no es necesariamente lo que hay». Uno de los principales objetivos de este capítulo es ayudarlo a darse cuenta y apreciar la creatividad inherente de su sistema visual.

Este capítulo consta de cinco apartados. Los tres primeros le llevan a un viaje desde el mundo visual externo a los receptores visuales de la retina y de allí a la principal vía visual hasta la corteza visual primaria. Los dos últimos apartados describen cómo las neuronas de esta vía median la percepción de dos importantes características del mundo visual: los contornos y el color.

Aprenderá el lector en este capítulo que conocer el sistema visual requiere integrar dos tipos de investigaciones: 1) las investigaciones que exploran el sistema visual con sofisticadas técnicas neuroanatómicas, neuroquímicas y neurofisiológicas, y 2) las investigaciones que se centran en evaluar lo que vemos. Ambos tipos de investigaciones reciben importante cobertura en este capítulo, pero es el segundo el que le proporciona una oportunidad educativa única: la oportunidad de participar en la investigación misma que está estudiando. A lo largo de este capítulo, se le animará a participar en demostraciones pensadas para darle a probar la emoción del descubrimiento científico y para ilustrar la relación que tiene lo que está aprendiendo en este texto con la vida fuera de estas páginas.

Antes de que comience el primer apartado del capítulo, me gustaría que considerara un interesante caso clínico. ¿Nunca se ha preguntado si las experiencias subjetivas de una persona son como las de otros? Este caso aporta pruebas de que al menos algunas sí lo son. Fue descrito por Whitman Richards (1971) y su sujeto era la Sra. R. Ésta padecía dolores de cabeza tipo jaqueca y, al igual que el 20%

de quienes las padecen, a menudo experimentaba manifestaciones visuales, llamadas *ilusiones de fortificación*, antes de sus crisis (véase Pietrobon y Striessnig, 2003)

## El caso de la Sra. R.: ilusiones de fortificación y el astrónomo

Cada ilusión de fortificación empezaba con un área gris de ceguera cerca del centro de su campo visual —véase la Figura 6.1—. Durante los minutos siguientes

Este capítulo trata del sistema visual. La mayoría de las personas creen que su sistema visual ha evolucionado para responder lo más exactamente posible a los patrones de luz que llegan a sus ojos. Por supuesto, reconocen las obvias limitaciones de la precisión de su sistema visual; y aprecian la diferencia en esas curiosas ocasiones, llamadas ilusiones visuales, en las que son «engañados» y ven cosas que no son. Pero tales limitaciones generalmente se consideran imperfecciones menores de un sistema que responde tan fielmente como es posible a la realidad externa.

Pese a que atrae espontáneamente, este modo de pensar acerca del sistema visual es erróneo. El sistema visual no produce una copia exacta del mundo externo. Hace mucho más. Basándose en las minúsculas, distorsionadas e invertidas imágenes retinianas en dos dimensiones que se proyectan en los receptores visuales alineados en el fondo del ojo, el sistema visual crea una percepción precisa, rica en detalles y en tres dimensiones que es —y ésta es la parte realmente importante— en algunos aspectos incluso mejor que la realidad externa a partir de la cual ha sido creada.

**1** La crisis comienza, a menudo mientras se lee, como un área de ceguera próxima al centro del campo visual.

Independientemente de lo que el lector pueda haber oído en contra, «lo que uno ve no es necesariamente lo que obtiene». Uno de los principales objetivos de este capítulo es ayudarlo a darse cuenta y apreciar la creatividad inherente de su sistema visual.

Este capítulo consta de cinco apartados. Los tres primeros le llevan a un viaje desde el mundo visual externo a los receptores visuales de la retina y de allí a la principal vía visual hasta la corteza visual primaria. Los dos últimos apartados describen cómo las neuronas de esta vía median la percepción de dos importantes características del mundo visual: los contornos y el color.

Aprenderá el lector en este capítulo que conocer el sistema visual requiere integrar dos tipos de investigaciones: 1) las investigaciones que exploran el sistema visual con sofisticadas técnicas neuroanatómicas, neuroquímicas y neurofisiológicas, y 2) las investigaciones que se centran en evaluar lo que vemos. Ambos tipos de investigaciones reciben importante cobertura en este.

**2** En los 20 minutos siguientes, el área gris adquiere forma de herradura de caballo y se extiende hacia la periferia, momento en que comienza la jaqueca.

**FIGURA 6.1** Ilusiones de fortificación asociadas con dolores de cabeza tipo jaqueca.

tes, el área gris se expandiría formando algo semejante a una herradura de caballo, con un patrón de líneas en zigzag centelleantes en el flanco de avance. Normalmente llevaba unos 20 minutos el que las líneas y el área de ceguera que arrastraba llegaran a la periferia de su campo visual. En ese momento solía comenzar su jaqueca.

Ya que la ilusión se extendía tan lentamente, la Sra. R. podía mirar a un punto del centro de una hoja de papel en blanco y dibujar periódicamente en ella los detalles de su ilusión. Este método puso de manifiesto que las líneas se hacían más gruesas y la expansión del área de ceguera ocurría más rápidamente a medida que la ilusión se desplegaba hasta la periferia.

Las características de las ilusiones de fortificación son bastante interesantes, pero no son el aspecto más fascinante de este caso. El Dr. R. descubrió que una serie de dibujos similares había sido publicada en 1870 por el famoso astrónomo inglés George Biddell Airy, y que eran prácticamente idénticos a los que había hecho la Sra. R. (Por cierto, se denominó así a las ilusiones debido a que el avance de sus bordes hacían pensar en un plan de fortificación.)

Retomaremos el tema de las ilusiones de fortificación cuando hayamos aprendido algo acerca del sistema visual. Entonces el lector podrá apreciar el significado de sus características.



## 6.1 La luz penetra en el ojo y llega a la retina

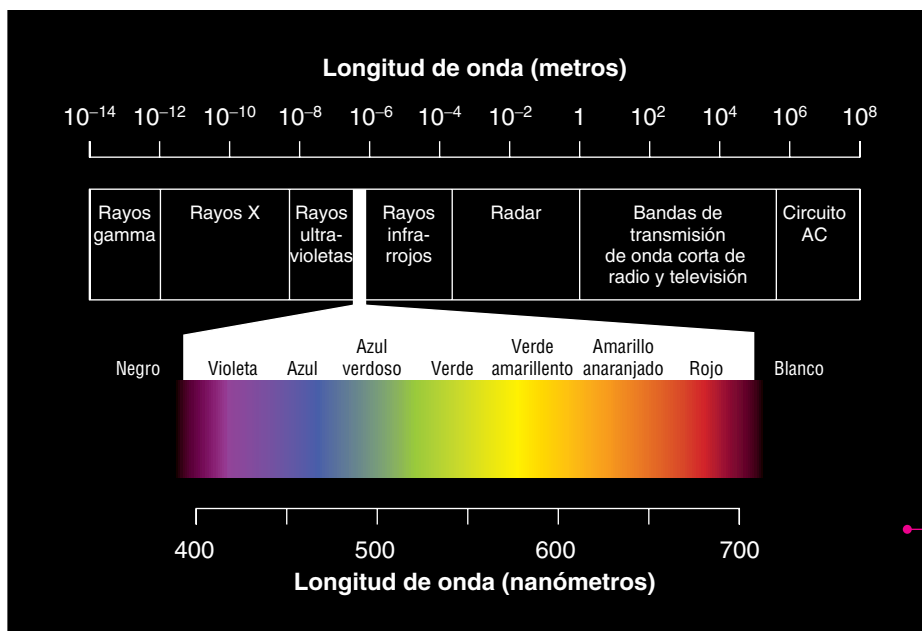
Todos saben que los gatos, los búhos y otros animales nocturnos pueden ver en la oscuridad. ¿Es así? ¡No lo es! Algunos animales tienen una capacidad de adaptación especial que les permite ver bajo una iluminación muy tenue, pero ninguno puede ver en condiciones de oscuridad completa. La luz que reflejan en nuestros ojos los objetos que nos rodean es la base de nuestra capacidad para ver dichos objetos; sin luz, no hay visión.

Puede que el lector recuerde de sus estudios de física del instituto que la luz se puede considerar de dos formas: como partículas discretas de energía, llamadas *fotones*, que viajan por el espacio a una velocidad aproximada de

300.000 kilómetros por segundo, o como ondas de energía. Ambas teorías son útiles; en ciertos aspectos la luz se comporta como una partícula, y en otros como una onda. Los físicos han aprendido a vivir con esta constante contradicción, y nosotros debemos hacer lo mismo.

La *luz* se define a veces como ondas de energía electromagnética comprendidas entre longitudes de onda de 380 a 760 nanómetros (la mil millonésima parte de un metro) (véase la Figura 6.2). Estas longitudes de onda no tienen nada de especial, excepto que el sistema visual responde a ellas. De hecho, algunos animales pueden ver

**Perspectiva evolutiva**



**FIGURA 6.2** Espectro electromagnético y colores asociados con las longitudes de onda que pueden ver los seres humanos.

longitudes de onda que nosotros no podemos (véase Fernand, 2000). Por ejemplo, las serpientes de cascabel pueden ver las *ondas infrarrojas*, que son demasiado largas para que los seres humanos las veamos; como resultado, pueden ver las presas de sangre caliente en lo que para nosotros sería completa oscuridad. Conforme a ello, si estuviera escribiendo este libro para serpientes de cascabel, me vería obligado a dar otra definición, igualmente arbitraria, de la luz.

La longitud de onda y la intensidad son dos propiedades de la luz que interesan especialmente —la longitud de onda porque desempeña un papel importante en la percepción de color y la intensidad porque desempeña un papel importante en la percepción de luminosidad— Los conceptos de *longitud de onda* y de *color* suelen considerarse intercambiables, al igual que los de *intensidad* y *luminosidad*. Por ejemplo, solemos referirnos a una luz intensa de una longitud de onda de 700 nanómetros como una luz roja brillante (véase la Figura 6.2), cuando en realidad es nuestra percepción de la luz, no la luz en sí, lo que es brillante y rojo. Sé que estas distinciones pueden parecer triviales, pero al final del capítulo se apreciará su importancia.

La cantidad de luz que alcanza la retina está regulada por bandas de tejido contráctil con forma de rosca, el *iris*, que proporciona a nuestros ojos su color característico (véase la Figura 6.3). La luz penetra en el ojo a través de la *pupila*, una abertura en el iris. El ajuste del tamaño de la pupila en respuesta a los cambios de iluminación representa un acomodo entre **sensibilidad** (la capacidad de detectar objetos tenuemente iluminados) y **agudeza** (la capacidad de ver los detalles de los objetos). Cuando el grado de iluminación es alto y la sensibilidad por lo tanto no es importante, el sistema visual saca provecho de la situación contrayendo las pupilas. Al contraerse las pupilas, la imagen que llega a cada retina es más nítida y hay una mayor *profundidad de foco*, es decir, un mayor rango de



**FIGURA 6.3** El ojo humano. La luz penetra en el ojo a través de la pupila, cuyo tamaño regula el iris. El iris da al ojo su color característico (azul, marrón u otro).

profundidades enfocados simultáneamente en la retina. Sin embargo, cuando el nivel de iluminación es demasiado bajo para activar adecuadamente los receptores, las pupilas se dilatan para dejar pasar más luz, sacrificando así la agudeza o la profundidad del enfoque.

Detrás de cada pupila está el *crystalino*, el cual enfoca la luz que entra sobre la retina (véase la Figura 6.4). Cuando dirigimos la mirada hacia algo cercano, la tensión de los ligamentos que sujetan cada cristalino en su sitio se reduce debido a la contracción de los **músculos ciliares** y el cristalino adopta su forma cilíndrica natural. (Fíjese en esto: el hecho de que la tensión del cristalino se reduzca por la contracción muscular va en contra de lo que tenderíamos a pensar.) Esto aumenta la capacidad del cristalino de *refractar* (desviar) la luz, y así sitúa a los objetos cercanos en un enfoque más nítido. Cuando enfocamos un objeto lejano, los músculos ciliares se relajan y el cristalino se aplanan. El proceso de ajuste de la configuración del cristalino para enfocar las imágenes en la retina se denomina **acomodación**.

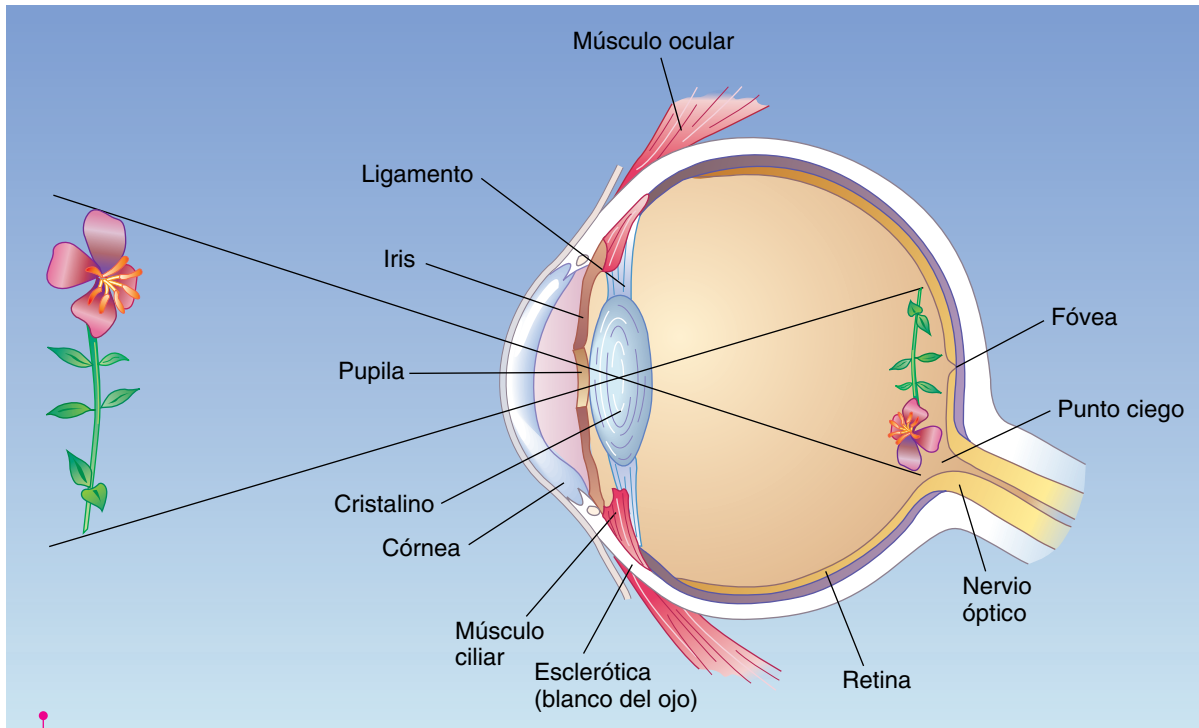
Ninguna descripción de los ojos de los vertebrados sería completa sin comentar su particularidad más evidente: el hecho de que se dan por pares.

Una razón por la que los vertebrados tienen dos ojos es que tienen dos lados:

**Perspectiva evolutiva**

izquierdo y derecho. Al tener un ojo a cada lado, lo que es con diferencia la disposición más habitual, los vertebrados pueden ver en casi todas las direcciones sin mover la cabeza. Pero entonces, ¿por qué algunos mamíferos, incluyendo los seres humanos, tienen los ojos situados uno al lado del otro en la parte delantera de la cabeza? Esta situación sacrifica la capacidad para ver lo que hay detrás, de modo que lo que está delante pueda verse simultáneamente por los dos ojos —situación que constituye una base importante de la capacidad de nuestro sistema visual para crear una percepción tridimensional (ver la profundidad) a partir de imágenes bidimensionales en la retina—. ¿Por qué piensa el lector que ha evolucionado en algunas especies, pero no en otras, la disposición de dos ojos en la parte delantera de la cabeza?

Los movimientos de nuestros ojos están coordinados de modo que cada punto de nuestro mundo visual se proyecte en un punto correspondiente de nuestras dos retinas. Para llevar esto a cabo, los ojos han de *convergir* (girar ligeramente hacia dentro); la convergencia es mayor cuando se está examinando algo que está cerca. Pero la posición de las imágenes retinianas en nuestros dos ojos nunca puede corresponderse con exactitud debido a que los dos ojos no ven el mundo exactamente desde la misma posición (véase la demostración que se acompaña). La **disparidad binocular** —la diferencia de posición de las mismas imágenes en ambas retinas— es mayor en cuanto a los objetos más cercanos que en cuanto a los más distantes; así pues, nuestro sistema visual puede utilizar el grado de disparidad binocular para construir una percepción tridimensional a partir de dos imágenes retinianas bidimensionales.



**FIGURA 6.4** Esquema del ojo humano.

## Demostración

La demostración de la disparidad binocular y de la convergencia es la primera de las que jalonan este capítulo. Si el lector compara la visión de cada ojo (cerrando rápidamente un ojo y luego el otro) de objetos situados a diversas distancias —por ejemplo, manteniendo el dedo a diferentes distancias—, se dará cuenta de la disparidad entre las dos vistas es mayor para los objetos más cercanos. Ahora trate de hacer la misteriosa prueba de la salchicha de aperitivo. Sitúese frente a la pared más lejana (o algún otro objeto distante) y junte las puntas de los dedos índice, estirando los brazos delante suyo —con el dorso de los dedos hacia fuera, a menos que prefiera salchicha con uñas—. Ahora, con los dos ojos abiertos, mire a través del hueco

entre los extremos de los dedos juntos, pero enfocando a la pared. ¿Ve la salchicha entre las puntas de sus dedos? ¿De dónde procede? Para comprobar por sí mismo que la salchicha es producto de la binocularidad, hágalo desaparecer cerrando un ojo. Aviso: no comer esta salchicha.

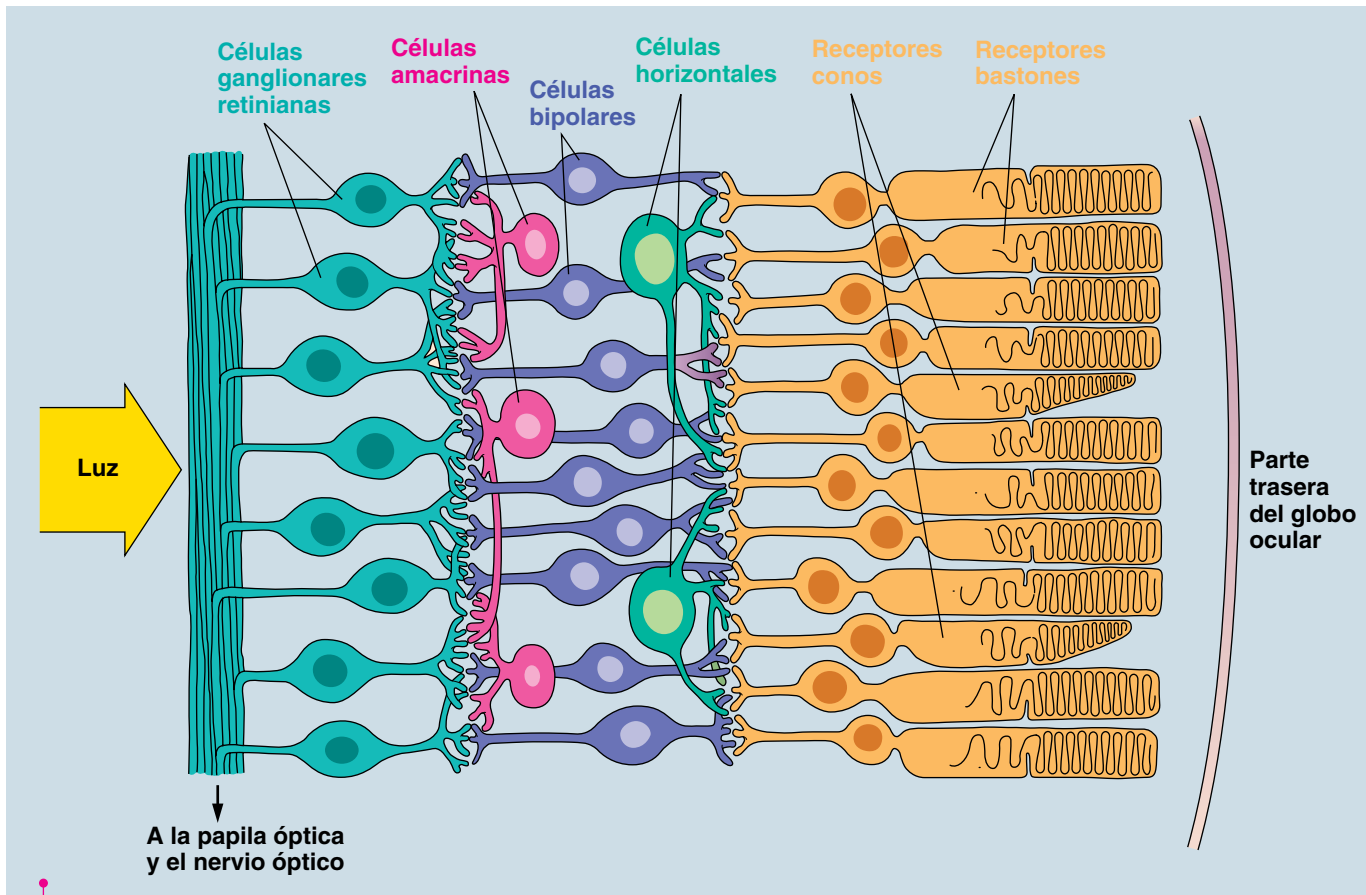


## 6.2

### La retina y la conversión de la luz en señales neurales

En la Figura 6.5 se representa la estructura celular fundamental de la retina. Ésta se compone de cinco capas de diferentes tipos de neuronas: **receptores, células horizontales, células bipolares, células amacrinas y células ganglionares retinianas**. Cada uno de estos cinco tipos de células retinianas se divide en una serie de subtipos: se

han identificado 55 tipos diferentes de neuronas retinianas (Masland, 2001). Adviértase que las células amacrinas y las células horizontales están especializadas en la *comunicación lateral* (comunicación a través de los principales canales de *input*—o entrada de información— sensitivos). Repárese también en que la retina está en cierto modo



**FIGURA 6.5** Estructura celular de la retina de mamífero.

«invertida»: la luz no alcanza la capa de receptores hasta que ha pasado a través de las otras cuatro capas. Luego, una vez que los receptores han sido activados, la señal neural se transmite de vuelta a través de las capas de la retina hasta las células ganglionares retinianas, cuyos axones se proyectan cruzando el interior de la retina antes de reunirse formando un haz y salir del globo ocular. Esta disposición invertida genera dos problemas visuales. Uno es que la luz que incide es distorsionada por el tejido de la retina que tiene que atravesar antes de alcanzar los receptores. El otro es que para que el haz de axones de células ganglionares retinianas pueda abandonar el ojo ha de haber una abertura en la capa de receptores; esta abertura se llama **papila óptica** [también conocida como «punto ciego»].

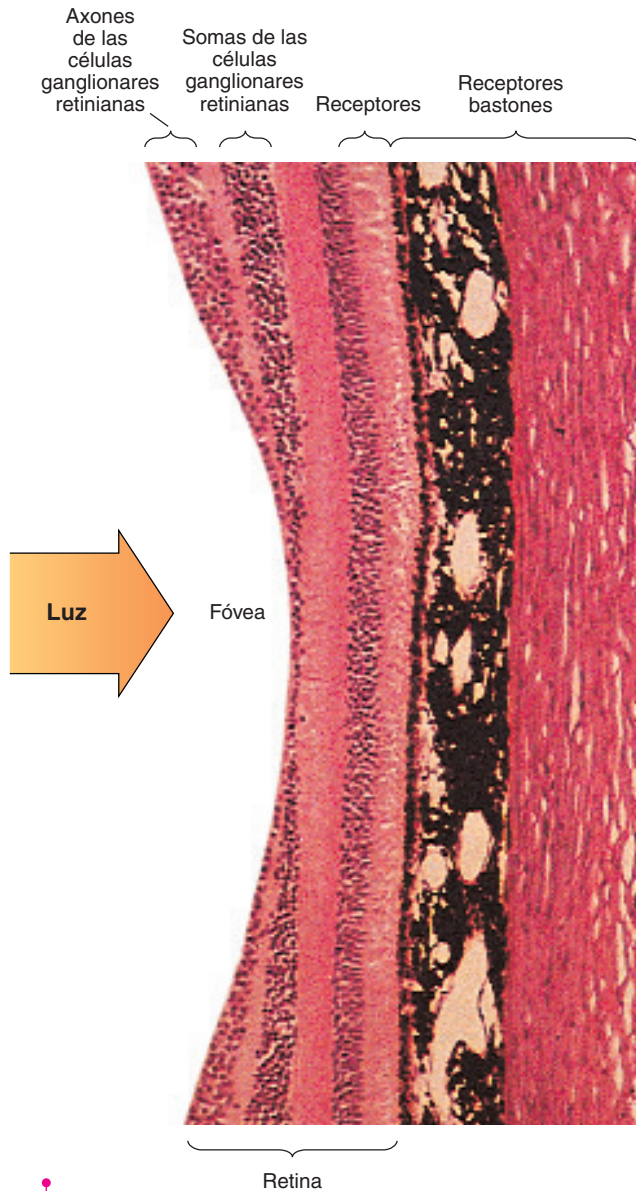
El primero de estos dos problemas es minimizado por la fovea (véase la Figura 6.6). La **fovea** es una hendidura de unos 0.33 centímetros de diámetro, localizada en el centro de la retina; es la zona de la retina especializada en alta agudeza visual (visión pormenorizada de los detalles). La capa de células ganglionares retinianas se hace más fina en la fovea, lo cual reduce la distorsión de la luz que llega. La papila óptica, el segundo de los dos problemas visuales ge-

nerados por la estructura invertida de la retina, requiere una solución más creativa —que se ilustra en la demostración de la página 148.

En esta demostración el lector experimentará la **conclusión visual**. El sistema visual utiliza la información proporcionada por los receptores que rodean a la papila óptica para completar los vacíos en las imágenes retinianas. Cuando el sistema visual detecta una barra recta que entra por un lado de la papila óptica y otra barra recta que sale por el otro lado, completa para nosotros el trozo que falta; y lo que vemos es una barra recta continua, independientemente de lo que haya en realidad. El fenómeno de conclusión es una de las demostraciones más convincentes de que el sistema visual hace mucho más que crear una copia fidedigna del mundo exterior.

Es un error pensar que la conclusión visual no es más que una respuesta a las papilas ópticas (véase Ramachandran, 1992; Spillman y Werner, 1996). De hecho, la conclusión es un aspecto fundamental de la función del sistema visual. Cuando se mira un objeto, el sistema visual no transmite una imagen de dicho objeto desde la retina a la corteza. En vez de ello, extrae la información clave

**Reflexión crítica**



**FIGURA 6.6** Sección de la retina. La fovea es la hendidura en el centro de la retina; es la región especializada en la visión de alta agudeza visual.

acerca del objeto —básicamente, información sobre sus contornos y su situación— y transmite esa información a la corteza, donde se crea una percepción del objeto íntegro a partir de información parcial. Por ejemplo, el color y la luminosidad de las grandes superficies lisas no se perciben directamente, sino que se completan (concluyen) mediante un proceso de conclusión, en este caso denominado *interpolación de superficie*.

#### EN EL CD

Consulte el módulo *Interpolación de superficie*. La ilusión de Cornsweet demuestra que mucho de lo que «vemos» es en realidad obra del sistema visual.

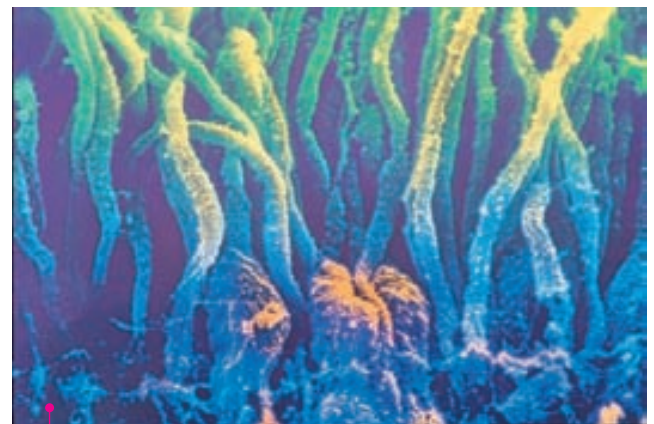


## Visión de conos y bastones

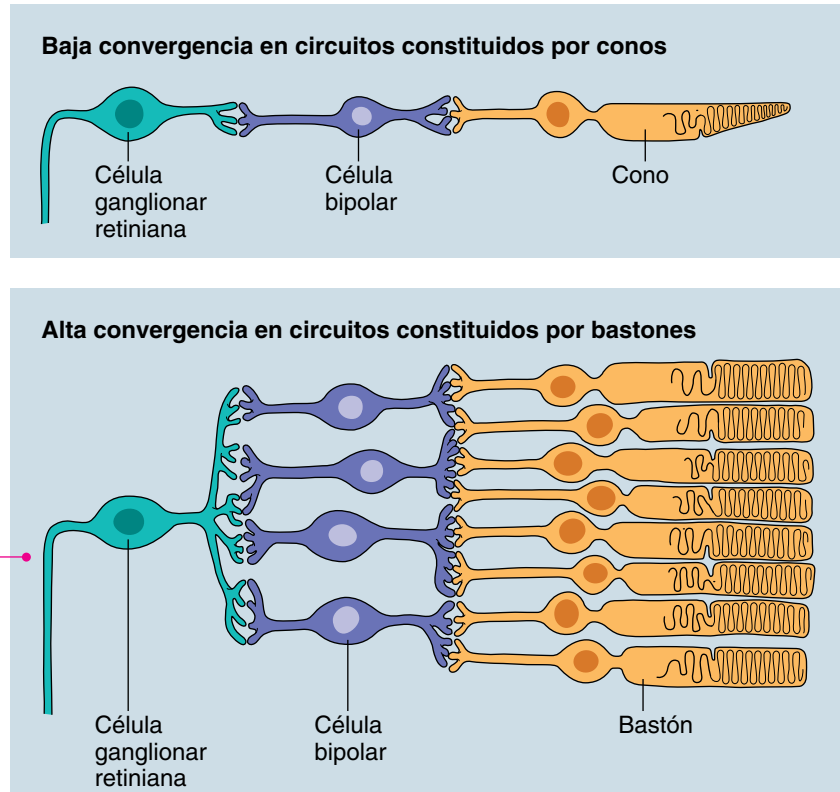
Probablemente se habrá observado en la Figura 6.5 que existen dos tipos de receptores diferentes en la retina humana: receptores con forma de cono, llamados **conos**; y receptores con forma de bastón, llamados **bastones** (véase la Figura 6.7). La existencia de estos dos tipos de receptores intrigó a los investigadores hasta 1866, cuando se observó por primera vez que las especies que están activas únicamente durante el día suelen tener retinas que sólo contienen conos, y que las especies activas únicamente por la noche suelen tener retinas que sólo contienen bastones.

A partir de estas observaciones surgió la **teoría dúplex** [o de la duplicidad] de la visión —la teoría de que los conos y los bastones median diferentes tipos de visión—. La visión mediada por conos (**visión fotópica**) predomina en condiciones de buena iluminación y proporciona una percepción de gran agudeza (con detalles finos) y en color del mundo. Bajo una iluminación tenue, no hay suficiente luz para activar con fiabilidad a los conos, y predomina la visión mediada por bastones (**visión escotópica**), más sensible. Sin embargo, la sensibilidad de la visión escotópica no se consigue sin pagar un precio: la visión escotópica carece del detalle y del color que ofrece la visión fotópica.

Las diferencias entre la visión fotópica (conos) y la visión escotópica (bastones) son en parte el resultado de la diferencia en cómo están «cableados» los dos sistemas. Según se representa en la Figura 6.8, se da una gran diferencia entre los dos sistemas en el grado de *convergencia*. El *output* [salida de información] de varios cientos de bastones puede finalmente converger en una única célula ganglionar retiniana, mientras que no es raro que una célula ganglionar retiniana reciba «input» [entrada de información] de sólo unos cuantos conos. Como resultado, los efectos de una iluminación tenue que estimula simul-



**FIGURA 6.7** Conos y bastones. Las células más pequeñas, cónicas, son conos; las más grandes, cilíndricas, son bastones.



**FIGURA 6.8** Representación esquemática de la convergencia de conos y bastones en las células ganglionares retinianas. Hay un bajo grado de convergencia en las vías constituidas por conos y un alto grado de convergencia en las constituidas por bastones.

## Demostración

Primero, compruebe por sí mismo que tiene áreas de ceguera que corresponden a sus papilas ópticas [puntos ciegos] retinianas. Cierre su ojo izquierdo y mire directamente a la A de arriba, tratando lo más que pueda de no desviar la mirada.



Si cada ojo tiene un punto ciego, ¿por qué no hay un agujero negro en nuestra percepción del mundo cuando lo miramos con un solo ojo? Descubrirá la respuesta enfocando B con el ojo derecho mientras mantiene el libro a la misma distancia



Mientras mantiene la mirada del ojo derecho fija en la A, sostenga el libro a diferentes distancias hasta que el punto negro a la derecha de A quede enfocado en su punto ciego y desaparezca (aproximadamente, a unos 20 centímetros):

que antes. De pronto, la línea partida a la derecha de B se hará entera. Ahora enfoque C a la misma distancia con el ojo derecho. ¿Qué ve?



táneamente a muchos bastones se pueden sumar (añadir) para influir en el disparo de una célula ganglionar retiniana en la que converge el *output* de los bastones estimulados; mientras que los efectos de la misma iluminación tenue aplicada a la capa de conos no pueden sumarse en el mismo grado, y es posible que las células ganglionares retinianas no respondan a la luz.

El convergente sistema escotópico paga por su alto grado de sensibilidad con un bajo nivel de agudeza. Cuando una célula ganglionar retiniana que recibe *input* de cientos de bastones cambia su frecuencia de disparo, el cerebro no tiene modo de saber qué parte de los bastones ha contribuido al cambio. Aunque se requiere una luz más intensa para cambiar el disparo de una célula ganglionar retiniana que recibe las señales de los conos, cuando una célula ganglionar retiniana semejante reacciona hay menos incertidumbre acerca de la localización del estímulo que ha desencadenado la reacción.

Los conos y los bastones difieren respecto a su distribución en la retina. Como se ilustra en la Figura 6.9, página 149, en la fóvea no hay bastones, sólo conos. En los límites de la hendidura de la fóvea, la proporción de conos se reduce marcadamente, y se da un aumento de la cantidad de bastones. La densidad de bastones alcanza su máximo a unos 20° del centro de la fóvea. Obsérvese que hay muchos más bastones en la **hemirretina nasal** (la mitad de la retina próxima a la nariz) que en la **hemirretina temporal** (la mitad próxima a las sienes).

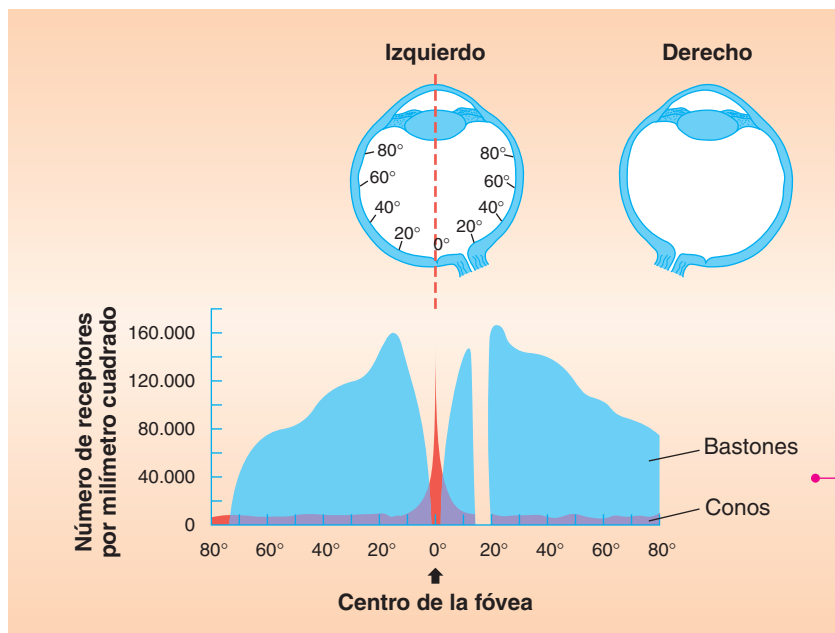
En términos generales, se puede decir que la luz más intensa parece más brillante [luminosa]. Sin embargo, la longitud de onda ejerce asimismo un efecto significativo sobre la percepción de la luminosidad. Dado que nuestro sistema visual no tiene el mismo grado de sensibilidad

para todas las longitudes de onda del espectro visible, las luces de la misma intensidad pero de distinta longitud de onda pueden diferir mucho en su luminosidad. Una gráfica de la luminosidad relativa de luces de la misma intensidad presentada con diferentes longitudes de onda se denomina *curva de sensibilidad espectral*.

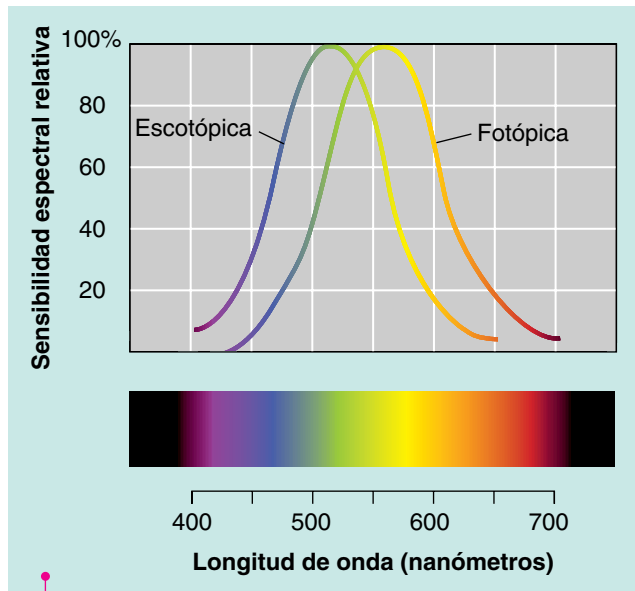
Con mucho, lo más importante que hay que recordar sobre las curvas de sensibilidad espectral es que los seres humanos, y otros animales que tienen tanto conos como bastones, presentan dos curvas: una **curva de sensibilidad espectral fotópica** y una **curva de sensibilidad espectral escotópica**. La sensibilidad espectral fotópica de los seres humanos puede determinarse haciendo que los sujetos juzguen la luminosidad relativa de distintas longitudes de onda de una luz proyectada sobre la fóvea. Su sensibilidad espectral escotópica puede determinarse pidiéndoles que juzguen la luminosidad relativa de distintas longitudes de onda de luz que ilumina la periferia de la retina con una intensidad demasiado débil para activar los pocos conos periféricos que allí se localizan.

En la Figura 6.10 se representan las curvas de sensibilidad espectral fotópica y escotópica de sujetos humanos. Obsérvese que bajo condiciones fotópicas, la sensibilidad máxima del sistema visual se da ante longitudes de onda en torno a 560 nanómetros; así pues, bajo condiciones fotópicas, una luz de 500 nanómetros tendría que ser mucho más intensa que una de 560 nanómetros para verse igual de brillante.

Debido a la diferencia que existe entre la sensibilidad fotópica y la escotópica, durante la transición de la visión fotópica a la escotópica puede observarse un efecto curioso. En 1825, Purkinje describió el siguiente hecho, que ha llegado a conocerse como el **efecto Purkinje**. Una tarde, justo



**FIGURA 6.9** Distribución de conos y bastones en la retina humana. La figura ilustra la cantidad de conos y bastones por milímetro cuadrado en función de la distancia desde el centro de la fóvea. (Modificado de Lindsay y Norman, 1977).



**FIGURA 6.10** Curvas de sensibilidad espectral fotópica (conos) y escotópica (bastones) del ser humano. El punto máximo de cada curva se ha establecido arbitrariamente a 100°.

antes del anochecer mientras Purkinje paseaba por el jardín, se dio cuenta de lo brillantes que parecían la mayoría de las flores amarillas y rojas en comparación con las azules. Lo que le sorprendió fue que sólo unos minutos más tarde la luminosidad relativa de las flores por alguna razón se había invertido: toda la escena, cuando se veía por la noche, aparecía por completo en tonos grises, pero la mayoría de las flores azules se percibían en un tono de gris más brillante que las amarillas y las rojas. ¿Puede explicar el lector este cambio de luminosidad relativa haciendo referencia a las curvas de sensibilidad espectral fotópica y escotópica que aparecen en la Figura 6.10?

## Movimientos oculares

Si los conos son de hecho responsables de mediar la visión de color de alta agudeza bajo condiciones fotópicas, ¿cómo pueden desempeñar su función si en su mayoría están apelonados en la fóvea? Miremos a nuestro alrededor. Lo que vemos no son unos cuantos detalles coloreados en el centro de una escena grisácea. Lo que parece que vemos es un mundo visual en expansión, con abundantes detalles y a todo color. ¿Cómo puede una percepción así ser producto de un sistema fotópico que, en su mayor parte, se restringe a unos cuantos grados localizados en el centro de su campo visual? La demostración siguiente aporta una clave.

Lo que pone de manifiesto esta demostración es que lo que vemos no sólo está determinado por lo que se proyecta sobre la retina a cada instante. Aunque no seamos conscientes de ello, el ojo realiza un barrido continuo del

campo visual haciendo una serie de fijaciones breves. Suelen darse unas tres fijaciones cada segundo, encadenadas mediante movimientos oculares rápidos llamados **movimientos sacádicos**. El sistema visual *integra* (suma) parte de la información de las fijaciones precedentes a fin de producir una percepción amplia, de alta agudeza y rica en color (véase Irwin, 1996). Debido a esta *integración temporal* el mundo no se esfuma momentáneamente cada vez que parpadeamos.

Una manera de demostrar el papel fundamental que desempeñan los movimientos oculares en la visión consiste en estudiar lo que sucede con la visión cuando se suspende todo movimiento ocular. Pero dados los riesgos que conlleva paralizar los músculos oculares, los investigadores han seguido otra estrategia. En vez de impedir los movimientos oculares, han impedido la consecuencia principal de ellos —el movimiento de la imagen retiniana a lo largo de la retina—. Lo han llevado a cabo proyectando estímulos de prueba con un diminuto proyector acoplado a una lente de contacto. Cada vez que se mueve el ojo, la lente y el proyector se mueven con él; esto mantiene la imagen de la retina fijada sobre los mismos receptores, como si el ojo hubiese permanecido inmóvil.

El efecto que produce sobre la visión estabilizar la imagen de la retina es espectacular (véase, p.ej., Pritchard, 1961). Tras unos pocos segundos de visión, una **imagen retiniana estabilizada** simple desaparece, dejando un campo grisáceo sin detalles. Los movimientos oculares aumentan entonces, probablemente en un intento de restaurar la imagen. No obstante, tales movimientos son inútiles en este caso, debido a que la imagen retiniana estabilizada simplemente se mueve con los ojos. En unos cuantos segundos, el estímulo modelo, o parte de él, reaparece espontáneamente, pero vuelve a desaparecer.

¿Por qué desaparecen las imágenes estabilizadas? La respuesta se basa en que las neuronas del sistema visual responden más a los cambios que a una entrada constante de información. La mayoría de las neuronas del sistema visual responden enérgicamente cuando un estímulo aparece, se mueve o finaliza; pero responden sólo débilmente a un estímulo continuo, sin cambios. Al parecer, una de las funciones de los movimientos oculares es mantener la imagen retiniana moviéndose hacia delante y atrás de un lado a otro de los receptores, asegurando así que los receptores y las neuronas con las que están conectados reciban un patrón de estimulación que cambia constantemente. Cuando una imagen retiniana se estabiliza, partes del sistema visual dejan de responder a la imagen, y ésta desaparece.

## Transducción visual: conversión de la luz en señales neurales

La **transducción** es la conversión de una forma de energía en otra. La *transducción visual* es la conversión de la luz

## Demostración

Cierre el ojo izquierdo y mire fijamente con el ojo derecho al punto de fijación  $\blacklozenge$  a una distancia de aproximadamente 12 centímetros de la página. Tenga cuidado de no desviar la mirada. Cuando su mirada esté totalmente fija notará que es di-

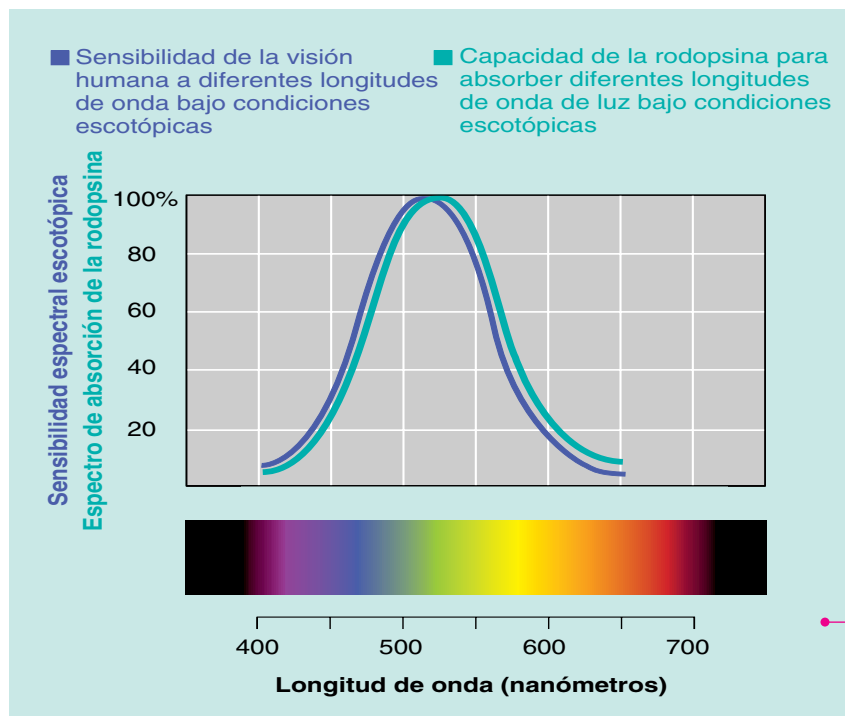
fícil ver los detalles y el color a  $20^\circ$  o más del punto de fijación debido a que hay tan pocos conos allí. Ahora mire de nuevo la página con el ojo derecho, pero esta vez sin fijar la mirada. Observe la diferencia que da el movimiento del ojo a su visión.

<b>W</b>	<b>F</b>	<b>D</b>	<b>M</b>	<b>E</b>	<b>A</b>	$\blacklozenge$
$50^\circ$	$40^\circ$	$30^\circ$	$20^\circ$	$10^\circ$	$5^\circ$	$0^\circ$

en señales neurales por los receptores visuales. Un gran avance en el estudio de la transducción visual se produjo en 1876, cuando se extrajo un *pigmento* rojo (un pigmento es cualquier sustancia que absorba luz) de los bastones, predominantes en la retina de la rana. Este pigmento presentaba una curiosa particularidad. Cuando el pigmento (que llegó a conocerse como **rodopsina**) se exponía a una luz intensa continua, se *blanqueaba* [o «desteñía»] (perdía su color) y perdía su capacidad de absorber luz; pero cuando se le volvía a situar en oscuridad recuperaba tanto su color rojizo como su capacidad de absorber luz.

En el momento actual está claro que la absorción y el blanqueamiento de la rodopsina por la luz es el primer paso en la visión mediada por los bastones. La prueba procede de

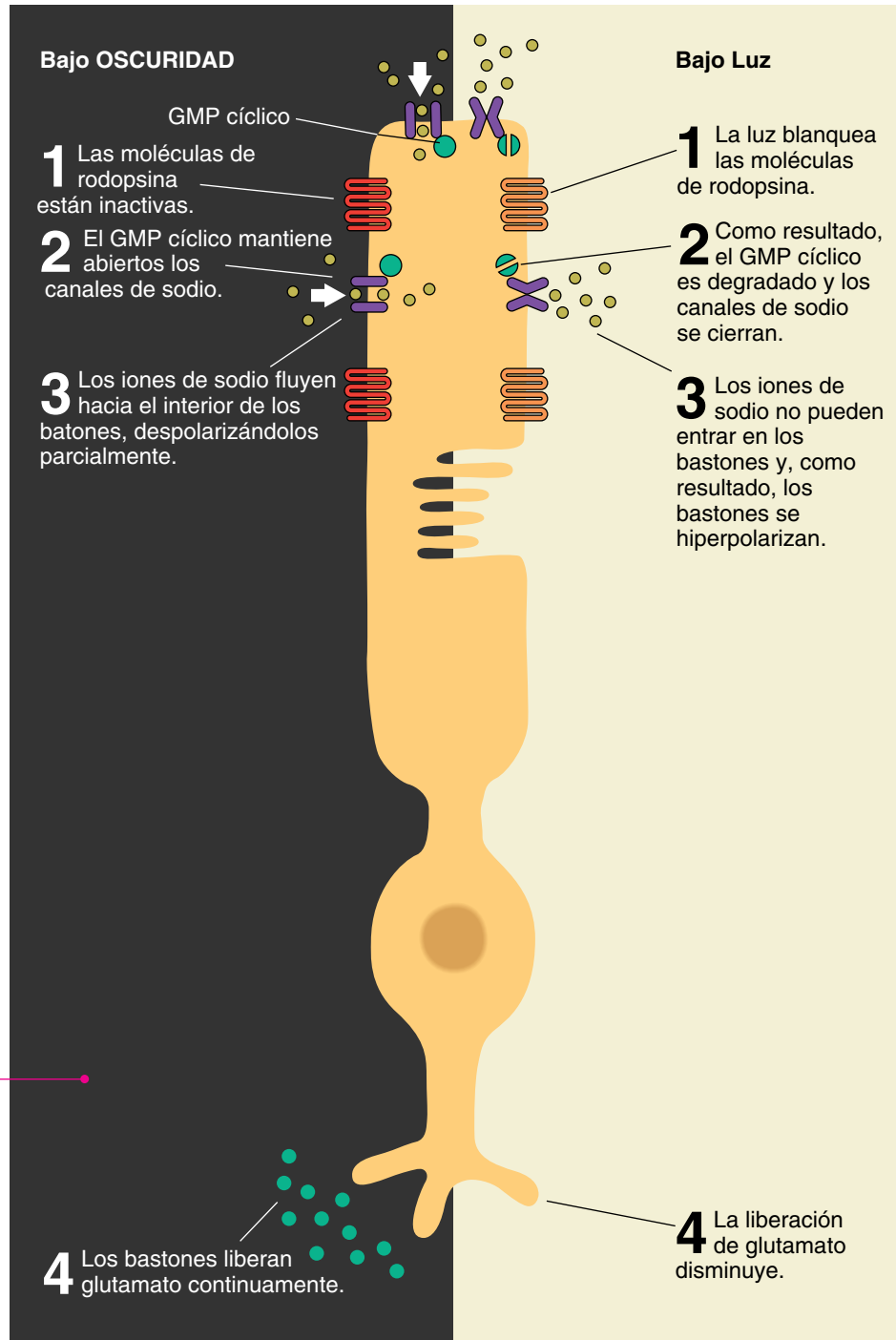
las demostraciones de que el grado en que la rodopsina absorbe la luz en diversas situaciones predice cómo vemos los seres humanos en idénticas condiciones. Por ejemplo, se ha demostrado que el grado en que la rodopsina absorbe luces de diferente longitud de onda se relaciona con la capacidad de los seres humanos, y de otros animales que tienen bastones, para detectar la presencia de diferentes longitudes de onda de luz bajo condiciones escotópicas. En la Figura 6.11 se ilustra la relación entre el **espectro de absorción** de la rodopsina y la curva de sensibilidad espectral escotópica de los seres humanos. La bondad de ajuste existente no deja dudas de que, bajo iluminación tenue, nuestra sensibilidad a diversas longitudes de onda es una consecuencia directa de la capacidad de la rodopsina para absorberlas.



**FIGURA 6.11** Espectro de absorción de la rodopsina comparado con la curva de sensibilidad espectral escotópica del ser humano.

La rodopsina es un receptor ligado a una proteína G que responde más a la luz que a moléculas de neurotransmisor (véanse Koutalos y Yau, 1993; Molday y Hsu, 1995). Los receptores de rodopsina, al igual que otros receptores ligados a proteínas G, inician una cascada de fenómenos químicos intracelulares al ser activados (véase la Figura 6.12). Cuando los bastones se encuentran en condiciones de oscuridad, una sustancia química intracelular llamada *GMP cíclico* (monofosfato de guanosina) mantiene par-

cialmente abiertos los canales de sodio, manteniendo así a los bastones ligeramente despolarizados y un flujo constante de moléculas del neurotransmisor excitador glutamato emanando de ellos. Sin embargo, cuando los receptores de rodopsina son blanqueados por la luz, la cascada de sucesos químicos intracelulares resultante desactiva el GMP cíclico; y al hacerlo, cierra los canales de sodio, hiperpolariza los bastones y reduce la liberación de glutamato. La transducción de la luz por parte de los bastones consigue algo importante:



**FIGURA 6.12** Respuesta inhibitoria de los bastones a la luz. Cuando la luz blanquea las moléculas de rodopsina, los canales de sodio de los bastones se cierran; como resultado, los bastones se hiperpolarizan y liberan menos glutamato.

las señales neurales a menudo se transmiten a través de los sistemas neurales mediante inhibición.

Se sabe menos acerca de los fotorreceptores de los conos que acerca de la rodopsina. Sin embargo, parece ser que su

estructura y su función son similares a las de la rodopsina. Por ejemplo, cuando se les estimula, los conos se hiperpolarizan y reducen su liberación de glutamato (*véase* Hendry y Calkins, 1998).

# Mecanismos de la percepción, la consciencia y la atención

Cómo conocemos el mundo



- 7.1** Principios de organización del sistema sensitivo
- 7.2** Mecanismos corticales de la visión
- 7.3** Audición
- 7.4** Somatestesia: tacto y dolor
- 7.5** Sentidos químicos: olfato y gusto
- 7.6** Atención selectiva

**H**ay dos capítulos en este libro de texto cuyo tema principal son los sentidos: el Capítulo 6 fue el primero y éste es el segundo. En el Capítulo 6 se describe cómo los conos y los bastones convierten las señales nerviosas en señales visuales, y cómo el sistema retino-genículo-estriado conduce estas señales nerviosas hasta la corteza visual primaria.

Este capítulo se diferencia del Capítulo 6 en dos puntos fundamentales. En primer lugar, en lugar de ceñirse a un sistema sensitivo, examina cada uno de los cinco **sistemas sensitivos de exterosensibilidad**<sup>1</sup>, los cinco sistemas sensitivos que interpretan los estímulos procedentes del exterior del organismo: vista, oído, tacto, olfato y gusto. En segundo lugar, en lugar de ceñirse a la conducción de las señales sensitivas desde los receptores hasta la corteza, este capítulo se centra en los mecanismos y fenómenos corticales.

Antes de comenzar el primer apartado de este capítulo, estudiemos el siguiente caso, relatado por Williams (1970). Cuando el lector haya llegado al apartado final, estará preparado para diagnosticar al paciente e interpretar el caso.

### El caso del hombre que sólo podía ver una cosa a la vez

Se nos refirió un paciente de 68 años debido a sus problemas para orientarse —incluso para encontrar el

camino a su casa—. El paciente atribuía sus problemas a su «incapacidad para ver correctamente».

#### Implicaciones clínicas

Se encontró que si se ponían enfrente suyo dos objetos (p. ej., dos lápices) al mismo tiempo, sólo podía ver uno de ellos, ya estuvieran uno al lado del otro, uno encima de otro o incluso uno oculto parcialmente por el otro. [En su caso], fotografías de caras u objetos individuales, incluso si eran bastante complejas, podían ser identificadas; pero si una fotografía incluía dos objetos sólo podía identificarse uno de ellos cada vez, aunque ese a veces estuviera desvaído, con lo cual el otro accedía a la percepción del paciente. Si se presentaba una frase en una línea, solo podía leerse la palabra más significativa, pero si se presentaba una palabra extendida por toda el área que ocupaba la frase previa, podía leerse la palabra en su totalidad. Si se le mostraban al paciente dibujos que se superponían (esto es, un dibujo encima de otro), podía ver uno pero negaba la existencia del otro.

A medida que el lector lea el presente capítulo, piense en este paciente. Piense en el carácter de su alteración y la posible localización de su daño cerebral.

## 7.1

### Principios de organización del sistema sensitivo

Para entender la organización de las áreas sensitivas de la corteza es importante tener en cuenta que existen tres tipos básicamente diferentes: primarias, secundarias y de asociación. **La corteza sensitiva primaria** de un sistema es el área de la corteza sensitiva que recibe la mayor parte de su *input* directamente desde los núcleos talámicos de relevo de dicho sistema. Por ejemplo, como se aprendió en el Capítulo 6, la corteza visual primaria es el área de la corteza cerebral que recibe la mayoría de su *input* del núcleo geniculado lateral del tálamo. La **corteza sensitiva secundaria**<sup>2</sup> de un sistema abarca las áreas de la corteza sensitiva que reciben la mayor parte de su *input* de la corteza sensitiva primaria de ese sistema o de otras áreas de la corteza sensitiva secundaria del mismo sistema. La **corteza de asociación**<sup>3</sup> es cualquier área de la corteza que recibe

*input* de más de un sistema sensitivo. La mayoría del *input* que recibe la corteza de asociación [polimodal] le llega a través áreas de corteza sensitiva secundaria [unimodal].

Las interacciones entre estos tres tipos de corteza sensitiva se caracterizan por tres principios primordiales: organización jerárquica, separación funcional y procesamiento paralelo.

### Organización jerárquica

Los sistemas sensitivos se caracterizan por una **organización jerárquica**. Una *jerarquía* es un sistema cuyos miembros pueden ser asignados a niveles o rangos específicos los unos respecto de los otros. Por ejemplo, el ejército es un sistema jerárquico, porque todos los soldados se distribuyen en rangos según su autoridad. Del mismo modo, las estructuras sensitivas se organizan en una jerarquía de acuerdo con la especificidad y complejidad de su función (véase la Figura 7.1). A medida que se avanza por un sistema sensitivo desde los receptores a los núcleos talámicos, a la

<sup>1</sup> Algunos los denominan «exteroceptivos» (N. de la T.).

<sup>2</sup> También llamada corteza sensorial de asociación *unimodal* (N. de la T.).

<sup>3</sup> Se refiere a la corteza sensorial que también se denomina de asociación *polimodal* (N. de la T.).



**FIGURA 7.1** Organización jerárquica de los sistemas sensitivos. Los receptores realizan los análisis más sencillos y los más generales, y la corteza de asociación realiza los análisis más complejos y específicos.

corteza sensitiva primaria, a la corteza sensitiva secundaria y a la corteza de asociación, se encuentran neuronas que dan la óptima respuesta a estímulos de complejidad y especificidad crecientes. Cada nivel de una jerarquía sensitiva recibe su *input* de niveles inferiores y añade un nuevo nivel de análisis antes de traspassarlo a un nivel superior de la jerarquía (véase Rees, Kreiman y Koch, 2002).

La organización jerárquica de los sistemas sensitivos resulta evidente cuando se comparan los efectos de lesiones a distintos niveles: cuanto más alto es el nivel de la lesión, más específica y compleja es la alteración. Por ejemplo, la destrucción de los receptores de un sistema sensitivo produce una pérdida completa de la capacidad de percibir mediante ese sistema sensitivo (p.ej., ceguera o sordera total); por el contrario, la destrucción de un área de la corteza de asociación o de la corteza secundaria sensitiva produce alteraciones sensitivas complejas y específicas, mientras que las capacidades sensitivas básicas permanecen inalteradas. El Dr. P., el hombre que confundió a su mujer con un sombrero (Sacks, 1985), presentaba uno de estos tipos de alteraciones.

### El caso del hombre que confundió a su mujer con un sombrero

El Dr. P. era un músico de renombre, conocido desde hacía años como cantante... y como maestro... Nada

#### Implicaciones clínicas

más conocerle resultaba obvio que no presentaba indicios de demencia [deterioro intelectual]... Era un hombre muy cultivado y encantador, que hablaba bien y de manera fluida, con imaginación y sentido del humor...

«¿Cuál cree que es el problema?», le pregunté finalmente.

«Nada que yo sepa», me contestó con una sonrisa, «pero parece que la gente piensa que le ocurre algo a mis ojos».

«Pero, ¿usted no nota ningún problema en la vista?»

«No, no inmediatamente, aunque en ocasiones me equivoco»...

Fue mientras examinaba sus reflejos... cuando ocurrió la primera cosa extraña. Le había quitado el zapato izquierdo y le había rascado la planta del pie con una llave —una prueba que parece algo baladí pero que es esencial para valorar los reflejos—, y luego, con la excusa de atornillar mi oftalmoscopio, dejé que se pusiera él mismo el zapato. Para mi sorpresa, un minuto más tarde, no lo había hecho.

«¿Puedo ayudar?», le pregunté.

«¿Ayudar a qué? ¿Ayudar a quién?»...

«Su zapato», repetí. «Quizá debería ponérselo.»

Siguió mirando hacia abajo, aunque no al zapato, con intensa pero mal dirigida concentración. Finalmente, su mirada se posó en el zapato.

«Este es mi pie, ¿verdad?, ¿he entendido mal?, ¿lo he visto mal?»

«Mis ojos», se explicó, y puso la mano sobre su pie. «Esto es mi zapato, ¿no?»

«No, no lo es. Eso es su pie. *Aquí* está su zapato.»

¿Estaba bromeando?, ¿estaba loco?, ¿estaba ciego? Si era una de sus «extrañas equivocaciones», era la equivocación más extraña que había visto nunca.

Le ayudé con su zapato (su pie), para evitar más problemas... y continué examinándole. Su agudeza visual era buena; no le costaba ningún esfuerzo ver un alfiler en el suelo...

Veía perfectamente, pero ¿qué era lo que veía?...

«¿Qué es esto?», le pregunté tomando un guante.

«¿Puedo mirarlo?», preguntó mientras lo recogía.

«Una superficie continua» dijo por fin, «plegada sobre sí misma. Parece tener...», titubeó, «cinco “abol-sillamientos” hacia fuera, si esa es la palabra».

«Sí», dije con precaución. «Me ha hecho una descripción. Ahora dígame qué es.»

«¿Algún tipo de recipiente?»

«Sí» le dije, «y ¿qué podría contener?»

«¡Contendría su contenido!» dijo el Dr. P. con una carcajada. «Hay muchas posibilidades. Podría ser un monedero, por ejemplo, para monedas de cinco tamaños diferentes. Podría ser...»

«¿No le resulta familiar? ¿Piensa que podría contener, que podría adaptarse a, una parte del cuerpo?»

Ninguna señal de reconocimiento se insinuó en su cara...

Yo debía tener una expresión horrorizada, pero él parecía pensar que lo había resuelto bastante bien. Había un atisbo de sonrisa en su cara. También parecía haber decidido que el examen había acabado y empezó a mirar alrededor buscando su sombrero. Extendió la mano y aferró la cabeza de su mujer, in-



tentando levantarla para ponérsela. Al parecer ¡había confundido a su mujer con un sombrero! Parecía que su mujer estaba acostumbrada a esas cosas.

(Reproducido con autorización de *Simon and Schuster Adult Publishing Group* de *The Man Who Mistook His Wife for a Hat and Other Clinical Tales* [El hombre que confundió a su mujer con un sombrero y otros relatos clínicos]. Copyright © 1970, 1981, 1983, 1984, 1985 por Oliver Sacks.)

Los psicólogos, reconociendo la organización jerárquica de los sistemas sensitivos, a veces dividen el proceso general de la percepción en dos fases generales: sensación y percepción. La **sensación** es el proceso de detectar la presencia de estímulos, y la **percepción** es el proceso de nivel superior que incluye integrar, reconocer e interpretar modelos completos de sensaciones. El problema del Dr. P. era claramente de percepción visual, no de sensación visual.

## Separación funcional

Al principio se suponía que las áreas primarias, secundarias y de asociación de un sistema sensitivo eran todas ellas *funcionalmente homogéneas*. Esto es, se daba por hecho que todas las áreas de la corteza de cualquier nivel de la jerarquía sensitiva actuaban conjuntamente para llevar a cabo la misma función. Sin embargo, las investigaciones han demostrado que es la **separación funcional**, en vez de la homogeneidad funcional, lo que caracteriza la organización de los sistemas sensitivos. Ahora está claro que cada uno de los tres niveles de la corteza cerebral —primario, secundario y de asociación— de cada sistema sensitivo contiene varias áreas funcionalmente distintas, que están especializadas en distintos tipos de análisis.

## Procesamiento paralelo

Hace tiempo se pensaba que los distintos niveles de una jerarquía sensitiva estaban conectados en serie. Un *sistema en serie* es aquel en el que la información fluye entre los componentes por una única vía, como el hilo a través de una sarta de perlas. Sin embargo, en la actualidad hay pruebas de que los sistemas sensitivos son *sistemas paralelos* —sistemas en los que la información fluye a través de los componentes por múltiples vías—. Los sistemas paralelos se caracterizan por un **procesamiento paralelo** —análisis simultáneo de una señal, de diferente modo, por las múltiples vías paralelas de una red neural—.

Parece haber dos tipos fundamentalmente distintos de corrientes paralelas de análisis en nuestros sistemas sensitivos: una capaz de influir en nuestra conducta sin que seamos conscientes de ello, y otra que influye en ella implicando nuestra percepción consciente. La existencia de estos dos tipos de corrientes paralelas va en contra de

nuestra intuición y al mismo tiempo es importante. De tengámonos un momento a pensar en sus implicaciones. ¿Qué cree el lector que ocurriría si una lesión alterara la corriente consciente sin alterar la corriente inconsciente paralela? En este capítulo se encontrará con casos de pacientes que presentan este tipo de daño cerebral: son capaces de extender el brazo y asir adecuadamente objetos que no pueden ver de modo consciente.

## Modelo actual de la organización del sistema sensitivo

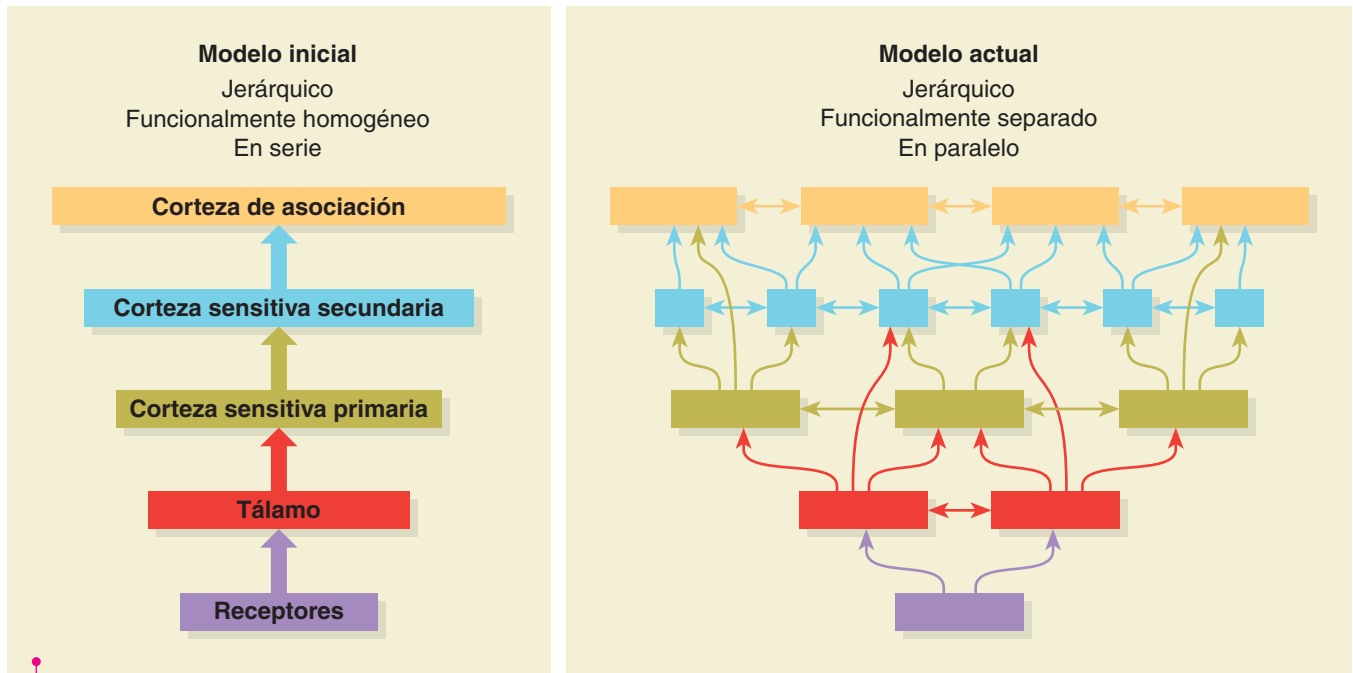
En la Figura 7.2 se resume la información de este apartado del capítulo ilustrando cómo ha cambiado el concepto de la organización de los sistemas sensitivos. En la década de los sesenta se pensaba que los sistemas sensitivos eran jerárquicos, funcionalmente homogéneos y seriales. No obstante, en investigaciones posteriores se ha establecido que los sistemas sensitivos son jerárquicos, funcionalmente separados y paralelos (véase Tong, 2003).

Los sistemas sensitivos se caracterizan porque en ellos se divide el trabajo: constan de múltiples áreas especializadas, a múltiples niveles, interconectadas por múltiples vías paralelas. Aun así, los estímulos complejos normalmente se perciben como un todo integrado, no como una combinación de atributos independientes. ¿Cómo combina el cerebro atributos sensitivos individuales para producir una percepción integrada? Esto se conoce como el *problema de la integración*<sup>4</sup> (Bernstein y Robertson, 1998; De Gelder, 2000; Friedman-Hill, Robertson y Treisman, 1995).

Una solución posible del problema de la integración es que exista una única área en la corteza en el nivel superior de la jerarquía sensitiva que reciba señales de todas las demás áreas del sistema sensitivo y las reúna para formar percepciones. Sin embargo, no hay un área de la corteza a la cual envíen información todas las áreas de un solo sistema sensitivo. Parece ser, pues, que las percepciones han de ser el resultado de la actividad combinada de muchas áreas corticales interconectadas.

En la Figura 7.2 no se muestran las numerosas vías que descienden a través de las jerarquías sensitivas. Aunque la mayoría de las neuronas sensitivas transmiten información desde los niveles inferiores a los superiores de su jerarquía sensorial respectiva, algunas la conducen en la dirección opuesta (desde los niveles superiores a los inferiores). Por ejemplo, se denominan **vías corticofugales** a grupos de neuronas que conducen información desde áreas sensitivas corticales a áreas subcorticales. Las vías corticofugales son uno de los medios por los que los procesos cognitivos, tales como la atención, pueden influir en la percepción —esto se llama *influencia de arriba a abajo* (véase Engel, Fries y Singer, 2001; Gao y Suga, 2000)—.

<sup>4</sup> «Binding problem» (N. de la T.).



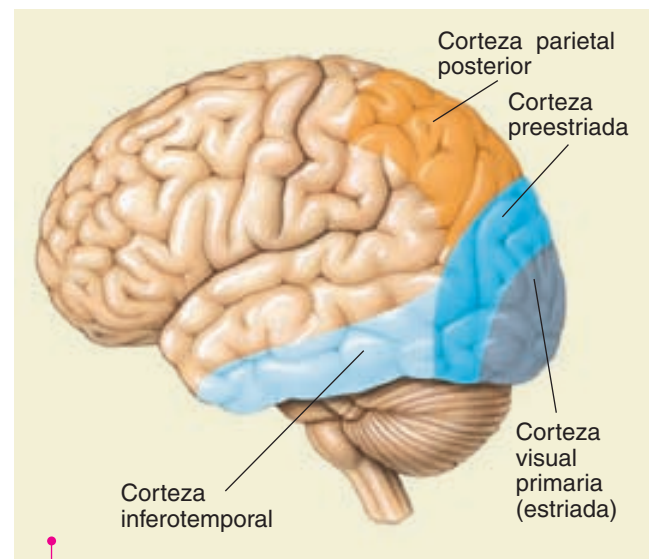
**FIGURA 7.2** Dos modelos de la organización del sistema sensitivo: el modelo inicial era jerárquico, funcionalmente homogéneo y en serie; el modelo actual, más coherente con los datos, es jerárquico, funcionalmente separado y en paralelo. En el modelo actual no se muestran las vías descendentes que aportan retroalimentación desde los niveles superiores a los inferiores.

## 7.2

## Mecanismos corticales de la visión

Los seres humanos somos animales visuales. Intervienen en la visión la totalidad de la corteza occipital así como amplias regiones de la corteza temporal y la parietal (véase la Figura 7.3). La *corteza visual primaria* se localiza en la región posterior de los lóbulos occipitales, gran parte de ella oculta tras la cisura longitudinal. Las áreas de *corteza visual secundaria* se sitúan en dos regiones generales: la corteza preestriada y la corteza inferotemporal. La **corteza preestriada** es la banda de tejido del lóbulo occipital que rodea a la corteza visual primaria. La **corteza inferotemporal** es la corteza de la región inferior del lóbulo temporal. En varias partes de la corteza cerebral se encuentran áreas de corteza asociativa que reciben *input* visual, pero el área más amplia está en la **corteza parietal posterior**.

Conforme a la organización jerárquica general de la corteza sensitiva, el principal flujo de información visual va desde la corteza visual primaria hasta diversas áreas de la corteza visual secundaria y de ahí a áreas de la corteza de asociación. A medida que se asciende por esta jerarquía visual, los campos receptores de las neuronas son más grandes, y los estímulos a los que responden las neuronas son más específicos y complejos (véase Zeki, 1993b).



**FIGURA 7.3** Áreas visuales de la corteza cerebral humana.

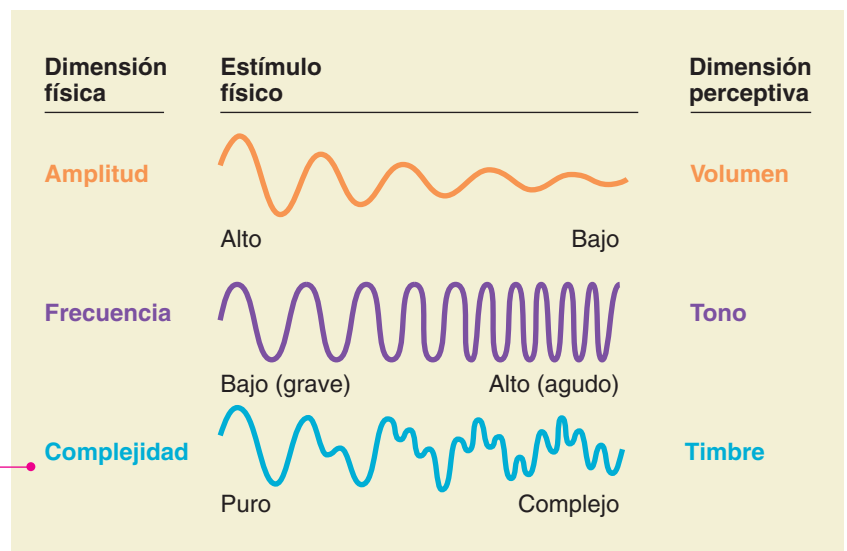


## 7.3 Audición

La función del sistema auditivo es percibir el sonido —o para ser más precisos, percibir los objetos y los acontecimientos a través de los sonidos que producen—. Los sonidos son vibraciones de las moléculas del aire que estimulan al sistema auditivo; los seres humanos oímos sólo las vibraciones moleculares que oscilan entre 20 y 20.000 hertzios (ciclos por segundo). En la Figura 7.10 se ilustra el modo en que los sonidos se registran normalmente como ondas, y la relación entre las dimensiones físicas de la vibración de los sonidos y nuestra percepción

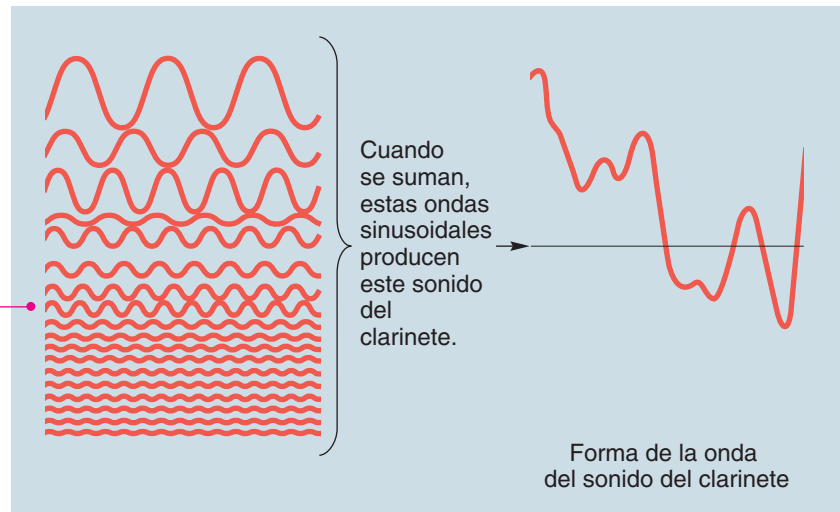
de ellos. La *amplitud*, *frecuencia* y *complejidad* de las vibraciones de las moléculas del aire se perciben respectivamente como *volumen*, *tono* y *timbre*.

Los tonos puros (vibraciones de ondas sinusoidales) sólo existen en el laboratorio y en el estudio de grabación de sonido; en la vida real, el sonido siempre se asocia con patrones complejos de vibraciones. Por ejemplo, en la Figura 7.11 se representa la onda sonora compleja que se asocia con una nota de clarinete. La figura también ilustra que cualquier onda sonora compleja puede descomponerse



**FIGURA 7.10** Relación entre las dimensiones físicas y perceptivas del sonido.

**FIGURA 7.11** Descomposición de un sonido —en este caso, el sonido de un clarinete— en sus ondas sinusoidales componentes mediante análisis de Fourier. Cuando se suman, las ondas sinusoidales producen la onda del sonido complejo.



matemáticamente en una serie de ondas sinusoidales de diversa frecuencia y amplitud. Estas ondas sinusoidales componentes producen el sonido original al sumarse todas ellas. Como se expuso en el Capítulo 6, el *análisis de Fourier* es el procedimiento matemático para descomponer las ondas complejas en las ondas sinusoidales que las forman. Una de las teorías de la audición sostiene que el sistema auditivo ejecuta un análisis tipo Fourier de los sonidos complejos en términos de sus ondas sinusoidales.

## El oído

La Figura 7.12 es una ilustración del oído. Las ondas sonoras viajan a través del *conducto auditivo* y hacen que la **membrana timpánica** vibre. Estas vibraciones se transfieren luego a los tres **huesecillos** —los pequeños huesos del oído medio: el *martillo* («malleus»), el *yunque* («incus») y el *estribo* («stapes»)—. Las vibraciones del estribo desencadenan las vibraciones de la membrana llamada **ventana oval**, lo cual a su vez transfiere las vibraciones al líquido de la **cóclea**, que tiene forma de caracol (*kokhlos* significa «caracol terrestre»). La cóclea es un largo tubo enrollado que contiene una membrana interna que la atraviesa casi hasta su extremo. En esta membrana interna se sitúa el órgano receptor auditivo, el **órgano de Corti**.

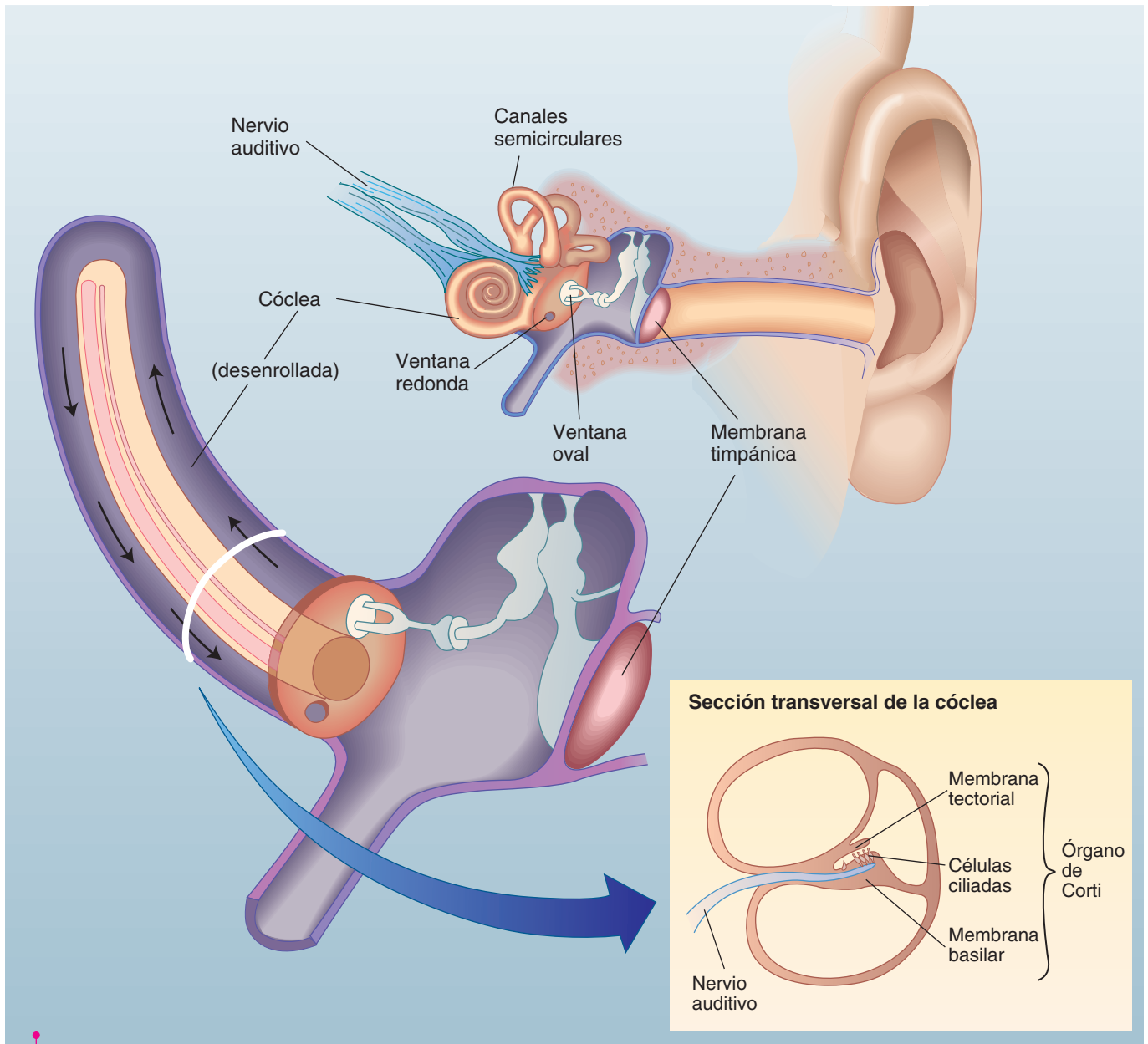
Todo cambio de presión que se produce en la ventana oval viaja por el órgano de Corti en forma de onda. El órgano de Corti está compuesto por dos membranas: la membrana basilar y la membrana tectorial. Los receptores auditivos, las **células ciliadas**, se apoyan sobre la **membrana basilar**, y la **membrana tectorial** se extiende sobre las células ciliadas. En consecuencia, una desviación del órgano de Corti en cualquier punto a lo largo suyo produce una fuerza de esqueleto sobre las células ciliadas en ese mismo punto (Corwin y Warchol, 1991). Dicha fuerza estimula las células ciliadas, desencadenando así potencia-

les de acción en los axones del **nervio auditivo** —una rama del VIII par craneal, el *nervio estato-acústico*—. Las vibraciones del líquido coclear se desvanecen finalmente al llegar a la *ventana redonda*, una membrana elástica en la pared de la cóclea.

El principio fundamental de la codificación coclear es que las diferentes frecuencias producen la máxima estimulación de células ciliadas situadas en diferentes puntos a lo largo de la membrana basilar —las frecuencias más altas producen la mayor activación cerca de las ventanas<sup>5</sup>—. Así pues, las múltiples frecuencias constituyentes que componen cada sonido complejo activan las células ciliadas en muchos puntos distintos a lo largo de la membrana basilar, y las múltiples señales originadas por un sonido complejo son transmitidas fuera del oído por muchas neuronas auditivas diferentes. Al igual que la cóclea, la mayoría de las demás estructuras del sistema auditivo se disponen conforme a la frecuencia. Así, del mismo modo que la organización del sistema visual es básicamente **retinotópica**, la organización del sistema auditivo es básicamente **tonotópica**.

Esto nos lleva al principal misterio sin resolver del procesamiento auditivo. Imagínese el lector en un ambiente acústico complejo, como una fiesta. La música está sonando, la gente baila, come y bebe, y se mantienen numerosas conversaciones en torno suyo. Dado que las frecuencias componentes de cada sonido individual activan muchos puntos a lo largo de su membrana basilar, la cantidad de puntos activados simultáneamente en un momento dado por los ruidos de la fiesta es enorme. Pero de alguna forma su sistema auditivo se las arregla para clasificar estos mensajes de frecuencia individuales en categorías por separado y combinarlas, de modo que usted oiga

<sup>5</sup> Es de suponer que el autor se refiere a la ventana oval (*N. de la T.*).



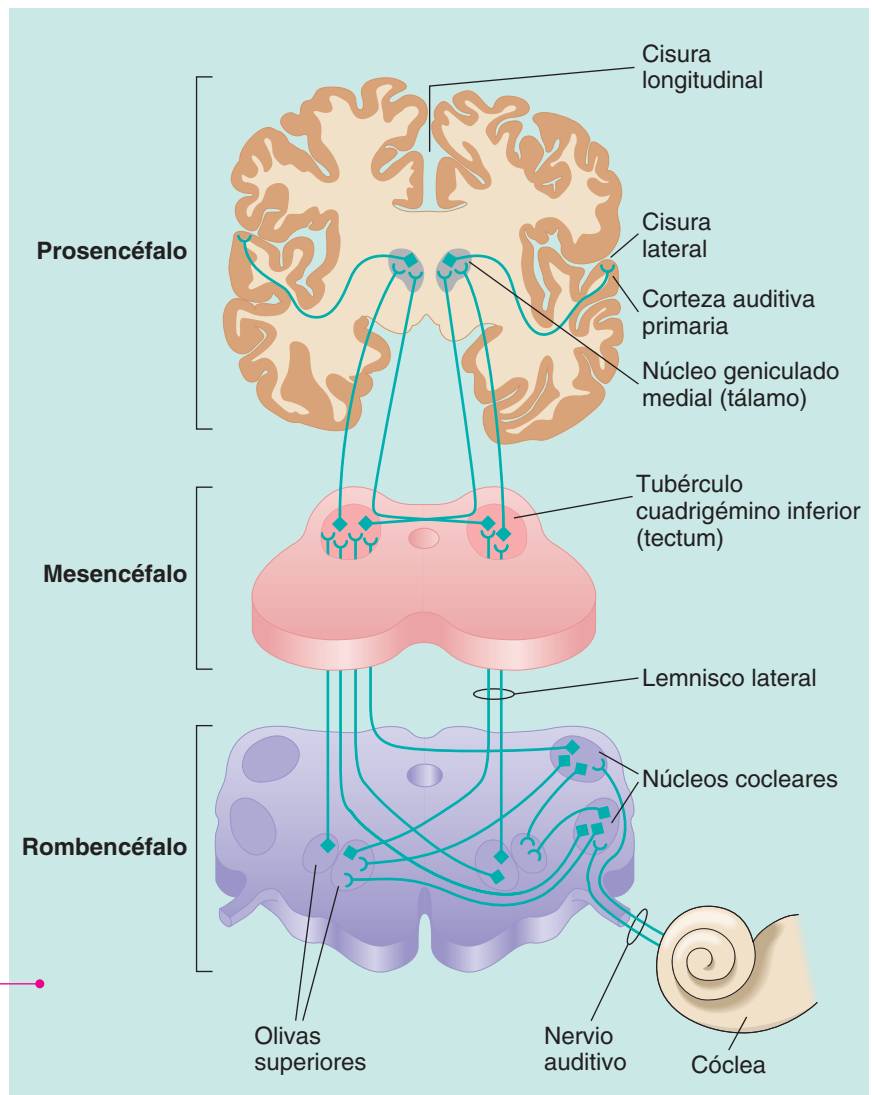
**FIGURA 7.12** Anatomía del oído.

cada fuente de sonidos complejos independientemente (véase Feng y Ratnam, 2000). Por ejemplo, usted oye la conversación de la persona que está cerca suyo como una secuencia de sonidos por separado, pese a que contiene muchas de las mismas frecuencias componentes procedentes de otras fuentes.

En la Figura 7.12 se muestran también los **conductos semicirculares** —los órganos receptores del sistema vestibular—. El **sistema vestibular** transmite información sobre la dirección y la intensidad de los movimientos de la cabeza, lo que nos ayuda a mantener el equilibrio.

### Del oído a la corteza auditiva primaria

No existe una vía auditiva principal a la corteza comparable a la vía retino-genículo-estriada del sistema visual. En vez de ello, existe una red de vías auditivas (véase Master-ton, 1992), algunas de las cuales se ilustran en la Figura 7.13. Los axones de cada *nervio auditivo* establecen sinapsis en los *núcleos cocleares* homolaterales, desde donde múltiples proyecciones conducen a las **olivas superiores**, localizadas en el mismo nivel neural. Los axones de las células olivares se proyectan a través del *lemnisco lateral* hasta



**FIGURA 7.13** Algunas de las vías del sistema auditivo que conducen la información desde un oído hasta la corteza.

los **tubérculos cuadrigéminos inferiores**, donde forman sinapsis con las neuronas que proyectan a los **núcleos geniculados mediales** del tálamo, los cuales a su vez se proyectan a la *corteza auditiva primaria*. Obsérvese que las señales de cada oído se transmiten tanto a la corteza auditiva homolateral como a la contralateral.

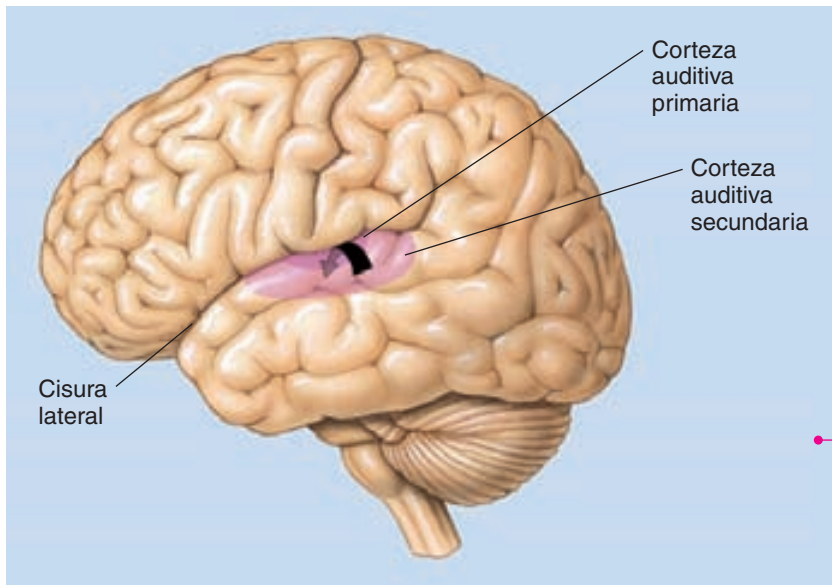
### Corteza auditiva primaria

En los seres humanos, la corteza auditiva primaria se localiza en el lóbulo temporal, oculta a la vista tras la *cisura lateral* (véase la Figura 7.14). Hay dos franjas de corteza auditiva secundaria adyacentes a la corteza auditiva primaria. Se piensa que existen dos o tres áreas de corteza auditiva primaria y unas siete áreas de corteza auditiva secundaria (véase Semple y Scott, 2003).

Se han identificado dos importantes principios de organización de la corteza auditiva primaria. El primero

consiste en que, al igual que otras áreas de la corteza cerebral, la corteza auditiva primaria está organizada en columnas funcionales (véase Schreiner, 1992): todas las neuronas que se encuentran a lo largo de una trayectoria vertical de un microelectrodo insertado en la corteza auditiva primaria (esto es, insertándolo en sentido perpendicular a las capas corticales) dan su respuesta óptima ante sonidos del mismo rango de frecuencias. El segundo se refiere a que, del mismo modo que sucede en la cóclea, la corteza auditiva primaria está organizada tonotópicamente (véase Schreiner, Read y Sutter, 2000): las regiones posteriores son más sensibles a las frecuencias más altas.

Poco se sabe acerca de las neuronas de la corteza auditiva secundaria en el primate, ya que responden débil e inconsistentemente a los tonos puros que por lo general utilizan los investigadores. Rauschecker, Tian y Hauser (1995), basándose en lo que se sabía sobre las neuronas de la corteza visual secundaria, pensaron que podrían avan-



**FIGURA 7.14** Localización de la corteza auditiva primaria y secundaria en la corteza temporal. La mayoría de la corteza auditiva está oculta tras la cisura lateral.

zar más en el estudio de neuronas de la corteza auditiva secundaria si empleaban estímulos más complejos —las neuronas de la corteza visual secundaria responden a estímulos visuales complejos, pero su respuesta a puntos de luz es exigua—. Estos investigadores encontraron que, en

#### Perspectiva evolutiva

los monos, los tonos puros son más eficaces para activar las neuronas de la corteza auditiva primaria, pero que los chillidos de los monos son más eficaces para activar las neuronas de su corteza auditiva secundaria. Mediante RMf se ha documentado una pauta similar de activación preferencial de la corteza auditiva primaria y secundaria por los sonidos puros y complejos, respectivamente (Wessinger *et al.*, 2001). Esto sugiere que la corteza auditiva se organiza jerárquicamente en seres humanos y primates (Semple y Scott, 2003).

### Localización del sonido

La localización espacial del sonido está mediada por los núcleos lateral y medial de la oliva superior, aunque de distinto modo. Cuando un sonido se origina a la izquierda de una persona, primero alcanza el oído izquierdo, y es más intenso en el oído izquierdo. Algunas neuronas de la *oliva superior medial* responden a ligeras diferencias en el tiempo de llegada de las señales desde los dos oídos, mientras que algunas neuronas de la *oliva superior lateral* responden a ligeras diferencias en la amplitud de los sonidos procedentes de los dos oídos (véase Heffner y Masterton, 1990).

La oliva superior medial y la lateral proyectan a los *tubérculos cuadrigéminos superiores* (que no aparecen en la Figura 7.13), así como a los *tubérculos cuadrigéminos inferiores*. A diferencia de la organización tonotópica general del sistema auditivo, las capas profundas de los tu-

bérculos cuadrigéminos superiores, que reciben *input* auditivo, se disponen conforme a un mapa del espacio auditivo (King, Schnupp y Thompson, 1998). Las capas superficiales de los tubérculos cuadrigéminos superiores, que reciben *input* visual, están organizadas retinotópicamente. Así pues, parece ser que la función general de los tubérculos cuadrigéminos superiores es localizar el origen del *input* sensorial en el espacio.

Muchos investigadores interesados en la localización del sonido han estudiado a las lechuzas debido a que éstas son capaces de localizar la fuente del sonido mejor que cualquier otro animal cuya audición se haya estudiado (véase Konishi, 2003). Éstas cazan por la noche y necesitan poder localizar a los ratones de campo<sup>6</sup> basándose exclusivamente en el sonido susurrante que hacen los ratones en la oscuridad (véase Cohen y Knudsen, 1999).

#### Perspectiva evolutiva

### Efectos del daño de la corteza auditiva

Los esfuerzos por precisar los efectos del daño de la corteza auditiva se han visto dificultados por el hecho de que la mayor parte de la corteza auditiva humana se sitúa en las profundidades de la cisura lateral. Por consiguiente, pocas veces se destruye en su totalidad, y de ser así, se produce inevitablemente una lesión que se extiende al tejido que la rodea. Como resultado de este problema, los intentos de averiguar los efectos del daño de la corteza auditiva se han basado en gran parte en estudios de sujetos no humanos.

#### Perspectiva evolutiva

<sup>6</sup> O campañoles (*N. de la T.*).

Sorprendentemente, las lesiones bilaterales totales de la corteza auditiva primaria en mamíferos de laboratorio no producen alteraciones permanentes en su capacidad para detectar la presencia de sonidos (véase, p. ej., Kavanagh y

Kelly, 1988), aun cuando las lesiones afecten a una parte sustancial de la corteza auditiva secundaria. No obstante, tales lesiones alteran la capacidad de localizar sonidos breves y de reconocer secuencias rápidas y complejas de sonidos.

## 7.4

## Somatestesia: tacto y dolor

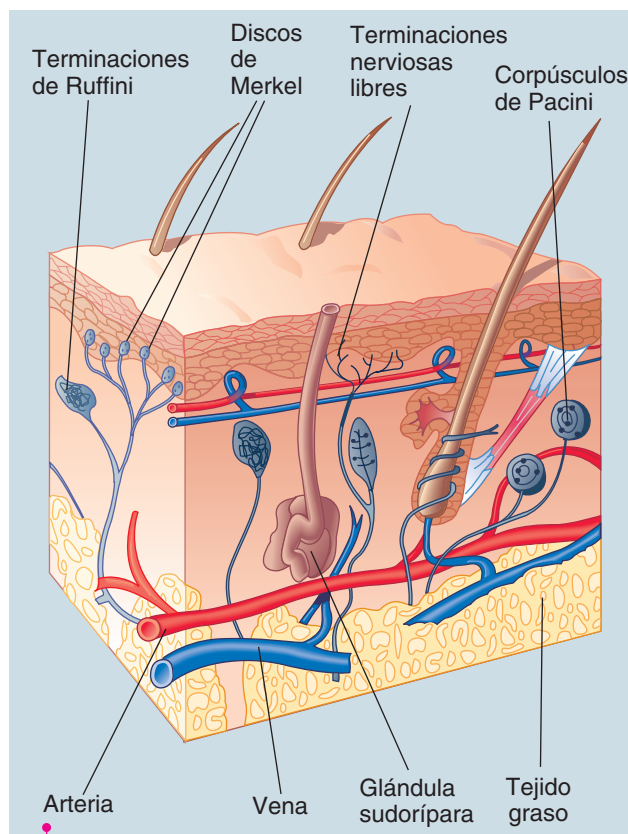
Sin duda el lector ha experimentado una amplia variedad de sensaciones que emanan de su cuerpo. Éstas se conocen por lo general como *somatestesia*<sup>7</sup>. El sistema que media estas sensaciones corporales —el *sistema somatosensitivo*— consiste de hecho en tres sistemas distintos aunque relacionados: 1) un *sistema de exterosensibilidad* [a veces designado exteroceptivo], que detecta los estímulos externos aplicados a la piel; 2) un *sistema de propioinsensibilidad* [o propioceptivo], el cual registra la información concerniente a la posición del cuerpo que proviene de los músculos, articulaciones y órganos del equilibrio, y 3) un *sistema de interosensibilidad* [o interoceptivo] (véase Craig, 2002), que proporciona información general sobre el estado en el interior del cuerpo (p. ej., temperatura y tensión arterial). Esta exposición trata casi exclusivamente del sistema de *exterosensibilidad*, el cual abarca tres divisiones algo distintas: una para percibir *estímulos mecánicos* (tacto), otra para *estímulos térmicos* (temperatura) y otra para *estímulos dolorosos* (dolor).

## Receptores cutáneos

Existen varios tipos diferentes de receptores en la piel (véase Johnson, 2001). En la Figura 7.15 se representan cuatro de ellos que se encuentran tanto en la piel con vello como en la piel lampiña [glabra], como es la de las palmas de la mano. Los receptores cutáneos más sencillos son las **terminaciones nerviosas libres** (terminaciones neuronales que no tienen estructuras especializadas), las cuales son especialmente sensibles a los cambios de temperatura y al dolor. Los receptores cutáneos más grandes y más profundos son los **corpúsculos de Pacini**, con forma de cebolla. Puesto que se adaptan rápidamente, responden mejor a distorsiones repentinas de la piel. Por lo contrario, los **discos de Merkel** y las **terminaciones de Ruffini** se adaptan ambos lentamente y dan la mejor respuesta a inflexiones graduales de la piel y a estiramientos graduales de la piel, respectivamente.

Para apreciar el significado funcional de los receptores de adaptación rápida y los de adaptación lenta hay que considerar qué sucede cuando se aplica una presión cons-

tante sobre la piel. La presión provoca una salva de disparos en todos los receptores, lo cual se corresponde con la sensación de ser tocado: sin embargo, tras unos cuantos cientos de milisegundos, sólo los receptores de adaptación lenta permanecen activos y la calidad de la sensación cambia. De hecho, a menudo se es del todo inconsciente de una presión constante en la piel; por ejemplo, corrientemente no se siente la sensación que produce la ropa sobre el cuerpo hasta que se centra la atención sobre ello. En consecuencia, cuando se intenta identificar objetos mediante el tacto, se tocan con las manos de modo que la pauta de estimulación cambia continuamente. La identificación de los objetos por el tacto se llama **estereognosia**.



**FIGURA 7.15** Cuatro receptores cutáneos que se encuentran tanto en la piel lampiña como en la piel con vello.

<sup>7</sup> También llamadas sensaciones somáticas o somatognosia (N. de la T.).



## Dermatomas

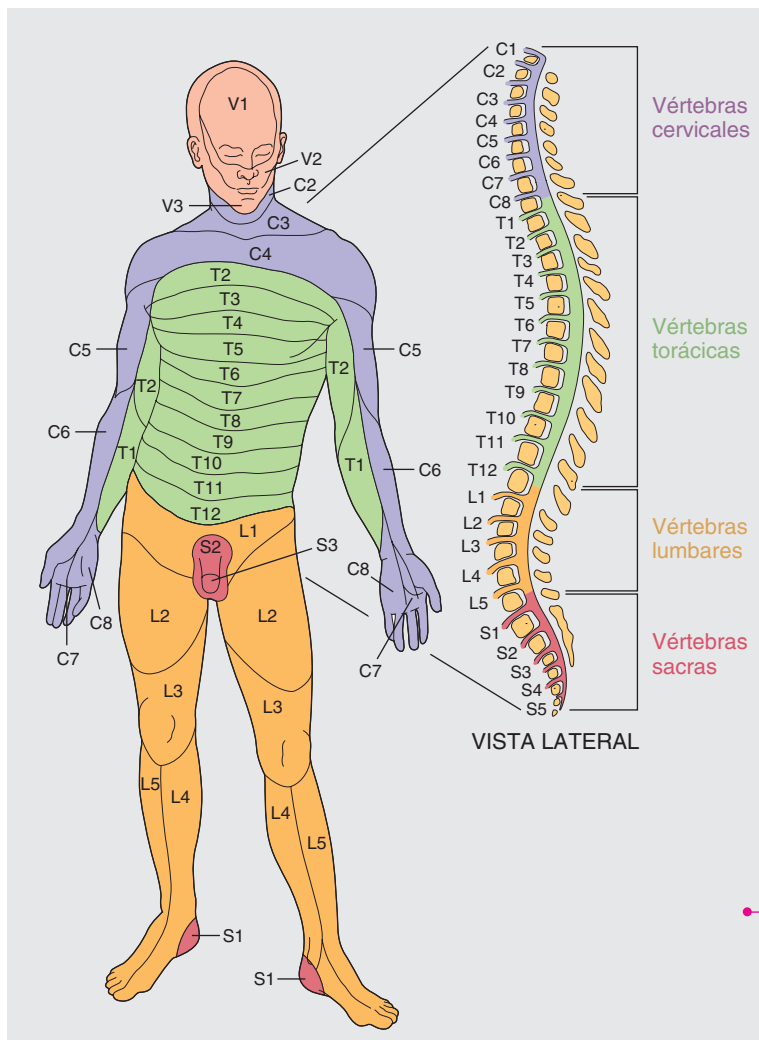
Las fibras nerviosas que transmiten la información desde los receptores cutáneos y otros receptores somatosensitivos se reúnen formando nervios y penetran en la médula espinal a través de las *raíces dorsales*. La zona del cuerpo que está inervada por las raíces dorsales izquierda y derecha de un segmento determinado de la médula espinal se llama **dermatoma**. En la Figura 7.16 se presenta un mapa de los dermatomas del cuerpo humano. Dado que hay una considerable superposición entre dermatomas adyacentes, la destrucción de una única raíz dorsal por lo general produce una pérdida somatosensitiva mínima.

## Las dos vías somatosensitivas ascendentes principales

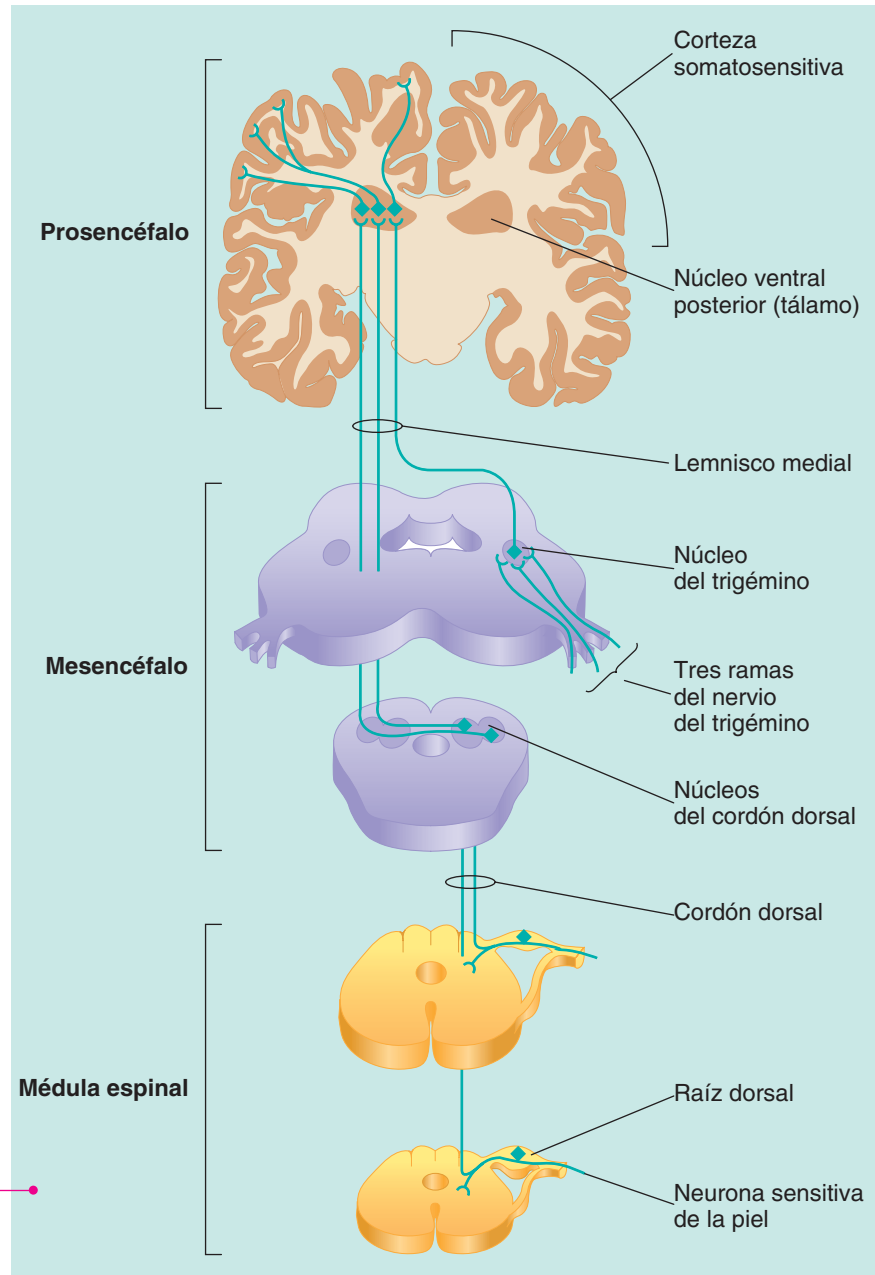
La información somatosensitiva asciende hasta la corteza humana a lo largo de dos vías somatosensitivas principales: el cordón dorsal del sistema del lemnisco medial y el

sistema anterolateral. El **cordón dorsal del sistema del lemnisco-medial** conduce información sobre tacto y propiocepción. El **sistema anterolateral** lleva información sobre dolor y temperatura.

El cordón dorsal del sistema del lemnisco-medial se muestra en la Figura 7.17. Las neuronas sensitivas de este sistema penetran en la médula espinal a través de una raíz dorsal, ascienden por la zona homolateral en los **cordones dorsales** y establecen sinapsis en los **núcleos del cordón dorsal** del bulbo raquídeo. Los axones de las neuronas de los núcleos del cordón dorsal *decanan* (cruzan al otro lado del encéfalo) y luego ascienden en el **lemnisco medial** hasta el **núcleo ventral posterior** contralateral del tálamo. Los núcleos ventrales posteriores también reciben *input* a través de las tres ramas del *nervio trigémino*, el cual transporta información somatosensitiva procedente de las regiones contralaterales de la cara. La mayor parte de las neuronas del núcleo ventral posterior se proyectan a la *corteza somatosensitiva primaria (SI)*; otras se proyectan a la *corteza somatosensitiva secundaria (SII)* o a la corteza



**FIGURA 7.16** Dermatomas del cuerpo humano. S, L, T y C se refieren, respectivamente, a las regiones sacra, lumbar, torácica y cervical de la médula espinal. V1, V2 y V3 representan las tres ramas del nervio trigémino.

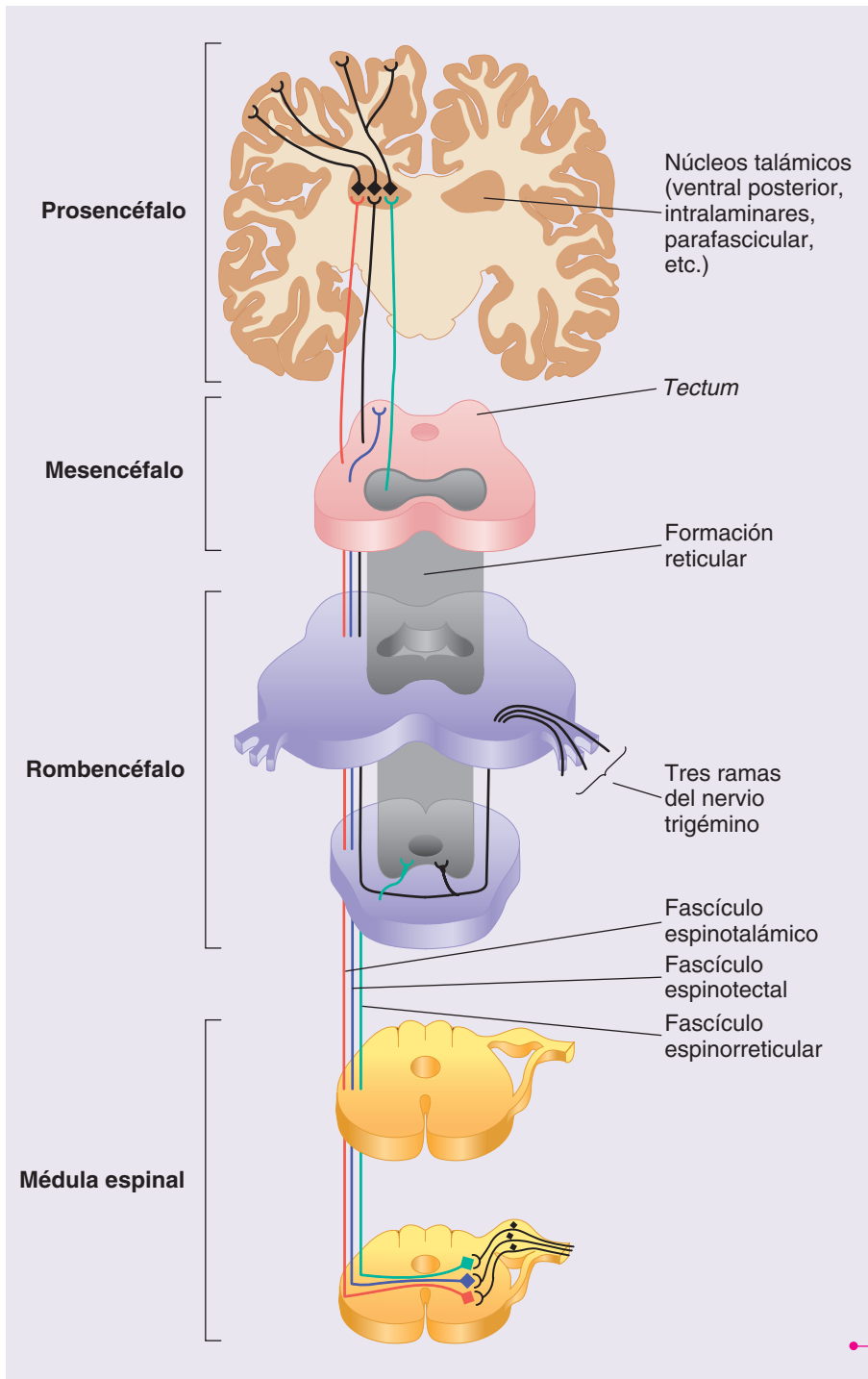


**FIGURA 7.17** Cordón dorsal del sistema del lemnisco medial.

parietal posterior. Los entusiastas de las anécdotas neurocientíficas querrán seguramente añadir a su colección el hecho de que las neuronas del cordón dorsal que se originan en los dedos de los pies son las neuronas de mayor longitud del cuerpo humano.

El sistema anterolateral se presenta en la Figura 7.18. La mayoría de las neuronas de la raíz dorsal del sistema anterolateral forman sinapsis en cuanto entran en la médula espinal. Los axones de la mayor parte de las neuronas de segundo orden decusan y luego ascienden al encéfalo en la parte anterolateral contralateral de la médula espinal; sin embargo, algunas no decusan sino que ascienden homolateralmente. El sistema anterolateral

contiene tres fascículos diferentes: el *fascículo espino-talámico*, que proyecta al *núcleo ventral posterior* del tálamo (al igual que el cordón dorsal del sistema del lemnisco-medial); el *fascículo espinoreticular*, que proyecta a la *formación reticular* (y de ahí a los *núcleos para-fasciculares* y *núcleos intralaminares* del tálamo) y el *fascículo espinotectal*, que proyecta al *tectum* (tubérculos cuadrigéminos). Las tres ramas del nervio trigémino llevan información acerca de dolor y temperatura de la zona de la cara hasta los mismos lugares del tálamo. La información de dolor y temperatura que llega al tálamo se envía entonces a SI y SII, la corteza parietal posterior, así como a otras partes del encéfalo.



**FIGURA 7.18** Sistema anterolateral.

Mark, Ervin y Yakolev (1962) evaluaron los efectos de las lesiones talámicas sobre el dolor crónico en pacientes en fases avanzadas de cáncer. Las lesiones en los núcleos ventrales posteriores, que reciben *input* tanto del fascículo espinotalámico como del cordón dorsal del sistema del lemnisco-medial, produjeron una pérdida moderada de sensibilidad cutánea al tacto, cambios de temperatura

y dolor agudo; pero no tuvieron efecto alguno en el dolor crónico, profundo: Por lo contrario, las lesiones que afectaban a los núcleos parafasciculares e intralaminares, los cuales reciben *input* del fascículo espinorreticular, redujeron el dolor crónico agudo sin alterar la sensibilidad cutánea.

**Implicaciones clínicas**

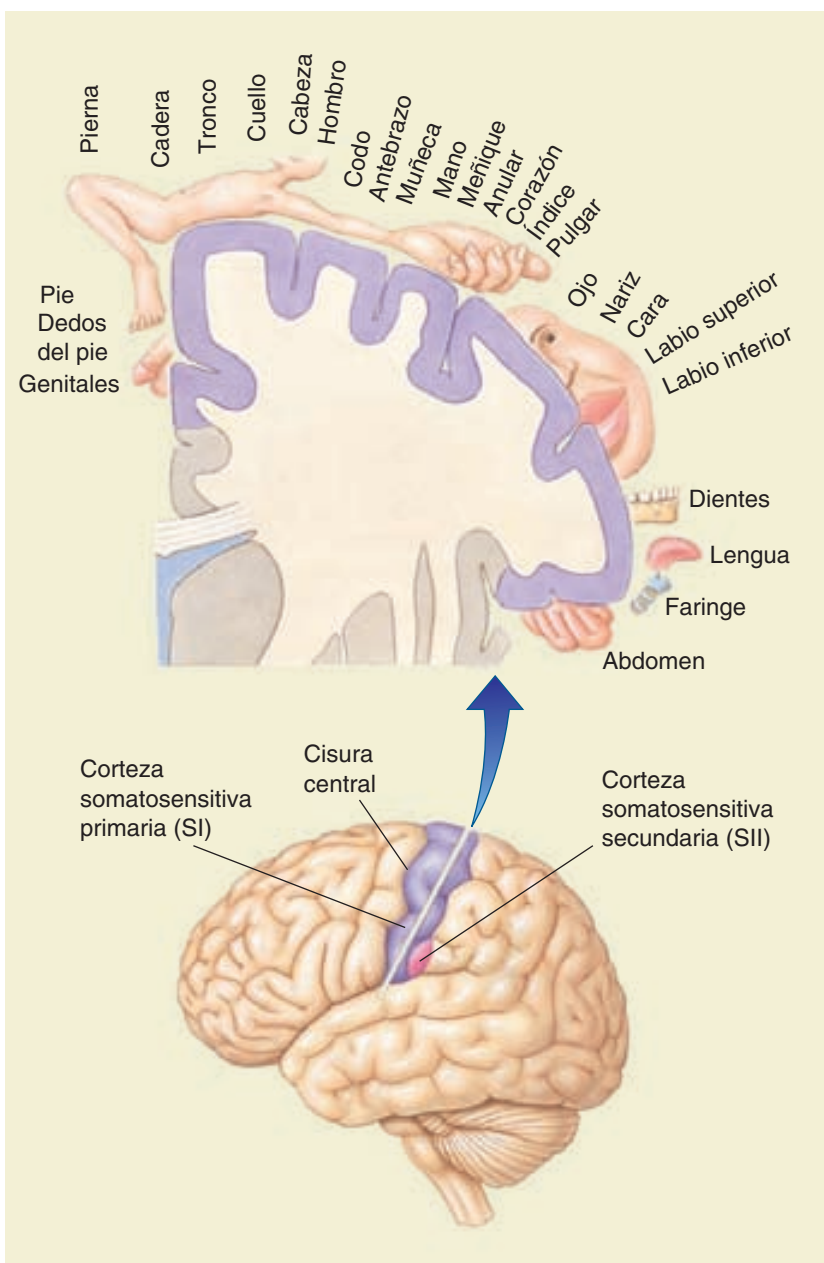
## Áreas corticales de la somatestesia

En 1937, Penfield y sus colaboradores cartografiaron la corteza somatosensitiva primaria de pacientes durante una intervención neuroquirúrgica (véase la Figura 7.19). Penfield aplicó estimulación eléctrica en diversos puntos de la superficie cortical y, los pacientes, que estaban completamente conscientes bajo anestesia local, describieron lo que sentían. Cuando el estímulo se aplicó sobre la *circunvolución poscentral*, los pacientes dijeron experimentar sensaciones somatosensitivas en diversas partes del cuerpo. Cuando Penfield cartografió la relación entre cada punto de estimulación y la parte del cuerpo en la que se percibía

la sensación, descubrió que la corteza somatosensitiva primaria (SI) humana es **somatotópica** —está organizada siguiendo un mapa de la superficie corporal—. Este mapa somatotópico se conoce por lo general como el **homúnculo somatosensitivo** (*homunculus* significa «pequeño hombre»).

Repárese en la Figura 7.19 que el homúnculo somatosensitivo está distorsionado; la mayor parte de SI está encargada de recibir *input* de las partes del cuerpo que son capaces de realizar la discriminación táctil más fina (p. ej., las manos, los labios y la lengua).

Hay una segunda región organizada somatotópicamente, SII, la cual se sitúa justo en posición ventral respecto



**FIGURA 7.19** Localizaciones de la corteza somatosensitiva primaria (SI) humana y un área de la corteza somatosensitiva secundaria (SII) con la tradicional representación del homúnculo somatosensitivo. Siempre me ha desconcertado algo de esta representación del homúnculo somatosensitivo: el cuerpo está al revés, mientras que la cabeza está en su posición normal. Parece ser que esta representación tradicional es errónea. Los resultados de un estudio de RMf sugieren que la representación de la cara también está invertida. (Servos *et al.*, 1999.)

a SI en la circunvolución poscentral, y gran parte de ella se extiende en el interior de la cisura lateral. La región SII recibe la mayor parte de su *input* de SI y por tanto se considera corteza somatosensitiva secundaria. A diferencia de SI, cuyo *input* es predominantemente contralateral, SII recibe un *input* considerable de ambos lados del cuerpo. Gran parte del *output* de SI y de SII se dirige a la corteza de asociación del *lóbulo parietal posterior*.

Existen otras varias áreas de corteza somatosensitiva en los seres humanos (véase Kaas y Collins, 2001). Por ejemplo, hay dos estrechas bandas, una a cada lado de SI, y otra adyacente a SII. Cada una está organizada somatotópicamente, pero la función de cada una está aún por aclarar.

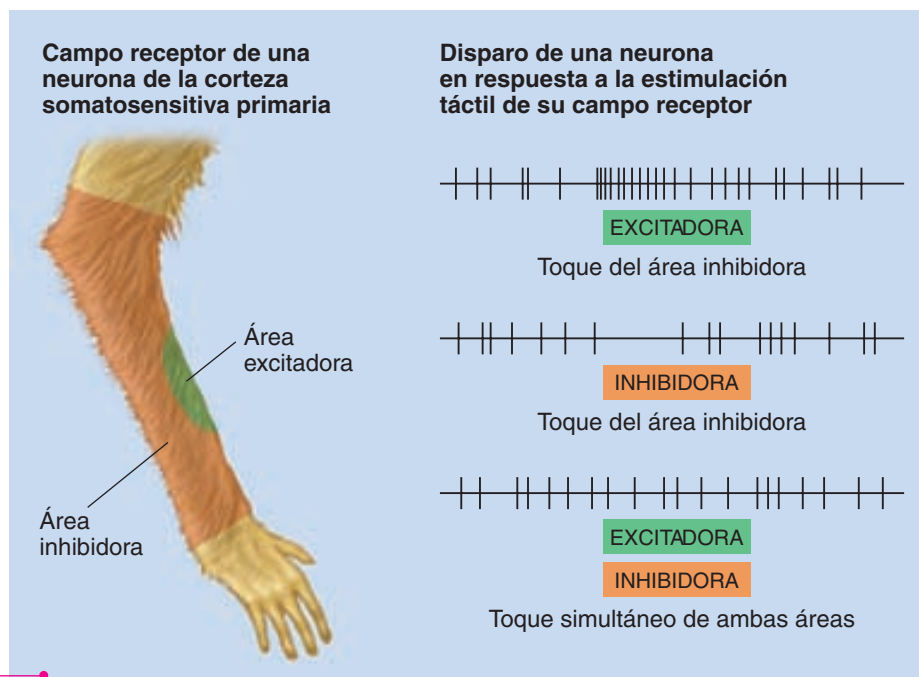
Kass y colaboradores (1981) hallaron que la corteza somatosensitiva primaria se compone de cuatro bandas funcionales, cada una con una organización somatotópica semejante, pero particular. Cada banda de corteza somatosensitiva primaria presenta la máxima sensibilidad ante un tipo diferente de *input* somatosensitivo (p. ej., a un roce suave o a la temperatura). Así pues, si se registrara la actividad de las neuronas a lo largo de una línea horizontal que cruzase las cuatro bandas, se encontrarían neuronas que «prefieren» uno de los cuatro tipos diferentes de estimulación táctil, todas ellas procedentes de la misma parte del cuerpo. Asimismo, se encontraría que al desplazarse desde la zona anterior a la posterior las preferencias de las neuronas tenderían a ser cada vez más com-

plejas y específicas (véase Caselli, 1997), lo que sugiere que existe un esquema jerárquico anterior-posterior (Iwamura, 1998).

Los campos receptores de muchas neuronas de la corteza somatosensitiva primaria, al igual que los de las neuronas de la corteza visual, pueden dividirse en áreas excitadoras e inhibidoras antagonistas (DiCarlo y Johnson, 2000; Di Carlo, Johnson y Hsaio, 1998). En la Figura 7.20, se ilustra el campo receptor de una neurona de la corteza somatosensitiva primaria que responde a un roce suave de la piel (Mountcastle y Powell, 1959).

### Efectos del daño de la corteza somatosensitiva primaria

Como ocurre con los efectos del daño de la corteza auditiva, los efectos del daño de la corteza somatosensitiva primaria suelen ser sorprendentemente moderados. Corkin, Milner y Rasmussen (1970) evaluaron las capacidades somatosensitivas de pacientes con epilepsia antes y después de una ablación unilateral que incluía a SI. Tras la intervención, los pacientes manifestaron dos alteraciones contralaterales leves: una disminución de la capacidad para detectar un roce suave y una disminución de la capacidad para reconocer los objetos mediante el tacto (esto es, una deficiente estereognosia). Estas anomalías eran bilaterales sólo en los casos en los que la lesión unilateral invadía SII.



**FIGURA 7.20** Campo receptor de una neurona de la corteza somatosensitiva primaria. Obsérvense las áreas excitadoras e inhibidoras antagonistas.

## Agnosias somatosensitivas

Existen dos tipos principales de agnosia somatosensitiva. Una de ellas es la **estereoagnosia**<sup>8</sup> (incapacidad para reconocer los objetos por el tacto). Los casos de estereoagnosia pura —los que tienen lugar sin que haya anomalías sensitivas simples— son poco frecuentes (Corkin, Milner y Rasmussen, 1970). El otro tipo de agnosia somatosensitiva es la **somatoagnosia** [o autotopoagnosia], la incapacidad para reconocer las partes del propio cuerpo. La somatoagnosia habitualmente es unilateral: afecta sólo al lado izquierdo del cuerpo, y suele asociarse a lesiones extensas del lóbulo parietal posterior derecho. El lector ya ha visto un caso de somatoagnosia en este libro, el del hombre que se cayó de la cama; otro caso es el de la tía B.

### Implicaciones clínicas

#### El caso de la tía B., que perdió la mitad de su cuerpo

Ya era hora de ver a la tía B. —en realidad, no era mi tía, pero crecí pensando que lo era—. Era la mejor amiga de mi madre. Había sufrido un accidente cerebrovascular en el hemisferio derecho.

Mientras íbamos hacia su habitación, uno de los estudiantes de medicina describió el caso. «Hemiplejía izquierda [parálisis del lado izquierdo]», se me dijo.

La tía B. estaba acostada de espaldas, su cabeza y ojos vueltos a la derecha. «Betty», la llamé. No tía Betty sino Betty. Yo tenía 37 años: había dejado de llamarla «tía» hacía tiempo —dos años, por lo menos—.

Me acerqué a su cama por el lado izquierdo, pero la tía B. no volvió su cabeza ni sus ojos para mirarme.

«Hal», llamó. «¿Dónde estás?»

Volví su cabeza suavemente hacia mí. Hablamos. Estaba claro que no tenía problemas para hablar, ni pérdida de memoria ni confusión. Estaba tan lúcida como de costumbre. Pero sus ojos seguían mirando a la derecha, como si la parte izquierda de su mundo no existiese.

Tomé su mano derecha y la sostuve delante de sus ojos. «¿Qué es esto?», le pregunté.

«Mi mano, por supuesto», dijo en un tono que me dio a entender lo que pensaba acerca de mi pregunta.

«Bien, entonces, ¿qué es esto?» le dije mientras sujetaba su inerte mano izquierda de modo que ella pudiese verla.

«Una mano».

«¿La mano de quién?»

«Tu mano, supongo», contestó. Parecía francamente perpleja. Puse con cuidado su mano sobre la cama

«¿Por qué has venido a este hospital?», pregunté.

«Para verte», contestó dubitativa. Hubiera dicho que en realidad no sabía qué responder.

«¿Te ocurre algo?»

«No».

«¿Qué pasa con tu mano y pierna izquierdas?»

«Están bien», dijo. «¿Y las tuyas?»

«También están bien», contesté. No había nada que hacer. La tía B. tenía problemas.

(Parafraseado de pp.12-14 de *Newton's Madness: Further Tales of Clinical Neurology* [La locura de Newton: más relatos de neurología clínica], por Harold L. Klawans, New York: Harper y Row, 1990.)

Como en el caso de la tía B., la somatoagnosia a menudo se acompaña de **anosognosia** —la falta de consciencia de los pacientes neuropsicológicos de sus propios síntomas—. La somatoagnosia también suele acompañarse de **negligencia contralateral** —la tendencia a no responder a los estímulos contralaterales a una lesión en el hemisferio derecho—. (En el Capítulo 8 se verá algo más sobre la negligencia.)

## Las paradojas del dolor

Una paradoja es una contradicción lógica. La percepción del dolor es paradójica en tres aspectos importantes, razón por la cual se ha escogido el dolor para estudiarlo particularmente. Las tres paradojas del dolor se explican en los tres subapartados siguientes.

**El potencial de adaptación del dolor** Una de las paradojas del dolor es que una experiencia que en todos los aspectos parece ser tan mala, de hecho es extremadamente importante para nuestra supervivencia. Para el dolor no existe un estímulo especial; es una respuesta ante una estimulación (potencialmente dañina) excesiva de cualquier tipo (véase Craig, 2003). La mejor manera de explicar el valor que tiene el dolor es exponer el caso de una persona que no lo experimenta:

#### El caso de la Srta. C., la mujer que no sentía el dolor

El caso de insensibilidad congénita al dolor mejor documentado es el de la Srta. C., una joven canadiense, estudiante en la Universidad de McGill en Montreal...

<sup>8</sup> Para no confundir la estereoagnosia, o astereoagnosia, con su antónimo, estereognosia, puede emplearse el término esteroanestesia, aunque su uso está menos extendido (*N. de la T.*).

**Implicaciones clínicas**

La joven era muy inteligente y parecía normal en todos los aspectos, excepto en que nunca había sentido el dolor. Cuando niña, se había arrancado de un mordisco la punta de la lengua al masticar la comida y había sufrido quemaduras de tercer grado tras arrodillarse sobre un radiador para mirar por la ventana.... No sentía dolor alguno cuando se aplicaba a una parte de su cuerpo una intensa descarga eléctrica, agua caliente a temperaturas que normalmente se dice que producen un dolor ardiente, o una prolongada ducha fría. Igual de sorprendente era el hecho de que no mostraba cambios en la tensión arterial, frecuencia cardíaca o respiración cuando se le aplicaban dichos estímulos. Además, no recordaba haber estornudado ni tosido jamás. El reflejo faríngeo [de náusea] sólo se le podía provocar con mucha dificultad, y no se registraban los reflejos de la córnea (que protegen los ojos). Otros varios estímulos, tales como insertar un bastoncillo por las ventanas de la nariz, pinzar los tendones o inyectar histamina bajo la piel—todos ellos considerados como formas de tortura—, tampoco lograban producirle dolor.

La Srta. C. tenía serios problemas médicos. Manifestaba cambios patológicos en las rodillas, la cadera y la columna vertebral, y se la sometió a diversas operaciones ortopédicas. El cirujano atribuyó estos cambios a la falta de protección de las articulaciones que normalmente proporciona la sensación dolorosa. Al parecer, no cambiaba el peso de un lado al otro del cuerpo cuando permanecía de pie, no se daba la vuelta mientras dormía ni evitaba ciertas posturas que suelen prevenir la inflamación de las articulaciones....

La Srta. C. murió a la edad de veintinueve años debido a una infección masiva... y a extensos traumas en la piel y los huesos.

(De *The Challenge of Pain* [La prueba del dolor] pp. 16-17, por Ronald Melzack y Patrick D. Wall, 1982, London: Penguin Books Ltd., Copyright© Ronald Melzack y Patrick D. Wall, 1982.)

**Ausencia de representación cortical evidente del dolor**

La segunda paradoja del dolor es que no tiene una representación cortical obvia (Rainville, 2002). Los estímulos dolorosos por lo general activan áreas de la corteza, pero las áreas de activación han variado marcadamente de un estudio a otro (Apkarian, 1995).

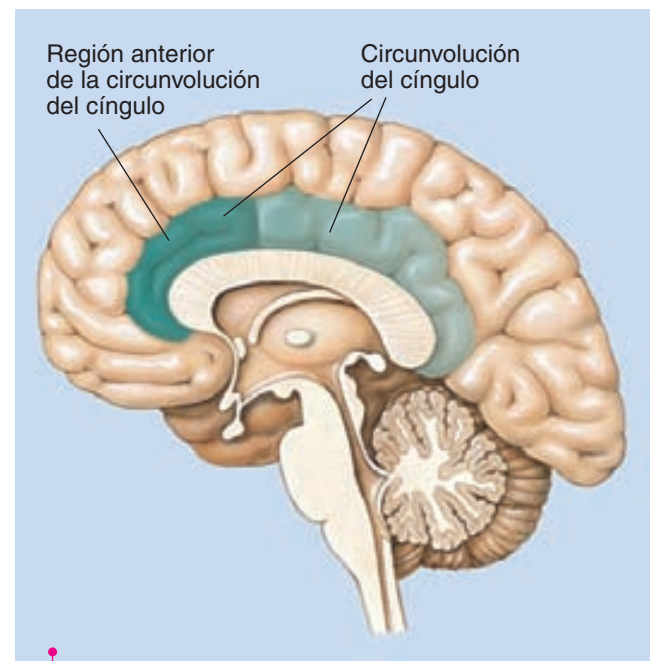
Los estímulos dolorosos habitualmente inducen respuestas en SI y SII. Sin embargo, la ablación de SI y SII en seres humanos no se asocia con cambio alguno en el umbral del dolor. De hecho, los pacientes *hemisferotomizados* (aquellos a los que se les ha extirpado uno de los hemisferios cerebrales) pueden seguir percibiendo dolor procedente de ambos lados del cuerpo.

El área cortical que se ha relacionado más frecuentemente con la experiencia de dolor es la **corteza cingulada**

**anterior** (la corteza de la región anterior de la circunvolución del cíngulo; véase la Figura 7.21). Por ejemplo, utilizando TEP, Craig y colaboradores (1996) demostraron que la actividad en la corteza cingulada anterior aumentaba cuando los sujetos colocaban la mano sobre barras tremendamente frías o calientes, o incluso en una serie de barras alternativamente frescas y caldeadas, lo que produce una ilusión de estimulación dolorosa.

La evidencia sugiere que la corteza cingulada anterior participa en la reacción emocional al dolor más que en la percepción del dolor en sí misma (Panksepp, 2003; Price, 2000). Por ejemplo, la *lobulotomía prefrontal*, que daña la corteza cingulada anterior y sus conexiones, reduce por lo general la reacción emocional al dolor sin variar el umbral del dolor.

**Control descendente del dolor** La tercera paradoja del dolor es que siendo la forma más contundente de todas las experiencias sensoriales pueda suprimirse tan eficazmente mediante factores cognitivos y emocionales. Por ejemplo, hombres que participan en una determinada ceremonia religiosa se balancean colgados de una cuerda enganchada a la espalda por medio de un gancho de colgar carne, con pocos signos de dolor; heridas graves sufridas por soldados en batalla se asocian a menudo con escaso dolor; y personas heridas durante una situación vital amenazante no suelen sentir dolor hasta que ha pasado el peligro.

**Neurociencia cognitiva**

**FIGURA 7.21** Localización de la región anterior de la circunvolución del cíngulo en la circunvolución del cíngulo.

Melzack y Wall (1965) propusieron la **teoría de la puerta de control**<sup>9</sup> para explicar la capacidad de los factores cognitivos y emocionales de bloquear el dolor. Postularon que las señales que descienden del encéfalo pueden activar circuitos neurales de compuerta de la médula espinal para bloquear las señales de dolor aferentes.

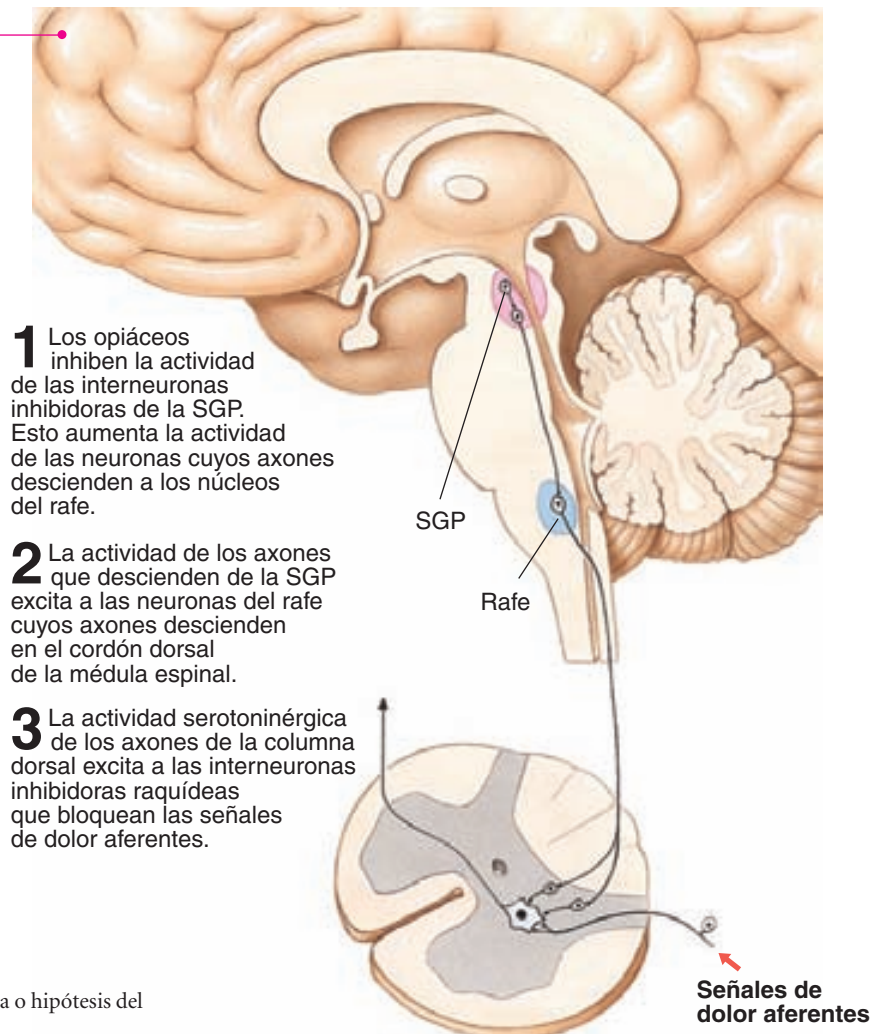
Tres descubrimientos condujeron a la identificación de un circuito descendente de control del dolor. Primero fue el descubrimiento de que la estimulación eléctrica de la **sustancia gris periacueductal (SGP)** tiene efectos analgésicos (que bloquean el dolor): Reynolds (1969) logró realizar una intervención quirúrgica en ratas sin más analgesia que la proporcionada por la estimulación de la SGP. Segundo fue el descubrimiento de que la SGP y otras regiones del encéfalo contienen receptores especializados para los fármacos analgésicos opiáceos como la morfina. Y tercero fue el aislamiento de varios analgésicos opiáceos endógenos (que se producen en el interior del cuerpo), las **endorfinas**, que vimos en el Capítulo 4. En conjunto, estos tres hallazgos sugieren que las sustancias analgésicas y los factores psicoló-

gicos podrían bloquear el dolor a través de un circuito sensible a las endorfinas que desciende desde la SGP.

En la Figura 7.22 se representa el circuito analgésico descendente sugerido inicialmente por Basbaum y Fields (1978). Propusieron que el *output* de la SGP excita a las neuronas serotoninérgicas de los *núcleos del rafe* (un grupo de núcleos serotoninérgicos en la parte central del bulbo raquídeo), que a su vez proyectan hacia abajo por el cordón dorsal de la médula espinal y excitan a interneuronas que bloquean en el asta dorsal las señales de dolor aferentes.

Las vías analgésicas descendentes han sido objeto de exhaustiva investigación desde que Basbaum y Fields propusieron el primer modelo en 1978. Con el fin de incorporar el cuerpo de datos acumulados, se han desarrollado modelos de los circuitos analgésicos descendentes mucho más complejos (véase Borszcz, 1999; McNally, 1999). Todavía sigue siendo una parte esencial de la mayoría de estos modelos un componente descendente que implica la actividad opiácea en la SGP y la actividad serotoninérgica en los núcleos del rafe.

**FIGURA 7.22** Modelo de Basbaum y Field (1978) el circuito descendente de la analgesia.



<sup>9</sup> También conocida como teoría del control de entrada o hipótesis del control regulado (*N. de la T.*).





## 7.5 Sentidos químicos: olfato y gusto

Al *olfato* (olor) y el *gusto* (sabor o degustación) se les da el nombre de sentidos químicos porque su función es inspeccionar el contenido químico del ambiente. El olor es la respuesta del sistema olfativo a las sustancias químicas transportadas en el aire que son atraídas por inhalación hacia los receptores de las fosas nasales, y el gusto es la respuesta del sistema gustativo a las sustancias químicas en solución en la cavidad bucal.

Al comer, el olfato y el gusto actúan conjuntamente. Las moléculas de comida excitan tanto los receptores del gusto como los del olfato y producen una impresión sensorial integrada a la que llamamos **sabor**. A menudo se infravalora la contribución del olfato al sabor, pero no caeremos en este error si recordamos que quiénes carecen de olfato tienen dificultad para distinguir el sabor de la manzana del de la cebolla.

Posiblemente, el aspecto más interesante de los sentidos químicos es el papel que representan en el comportamiento social de muchas especies (véase, p. ej., DeCatanzaro *et al.*, 2000; Luo, Fee y Katz, 2003). Los miembros de muchas especies liberan **feromonas** —sustancias químicas que influyen en la fisiología y el comportamiento de los congéneres (miembros de una misma especie)—. Por ejemplo, Murphy y Schneider (1970) demostraron que la conducta sexual y la agresiva del hámster están controladas

### Perspectiva evolutiva

por las feromonas. El hámster macho normal ataca y mata a los machos desconocidos que se introducen en su colonia, mientras que montan y fecundan a las hembras desconocidas sexualmente receptivas. Sin embargo, el hámster macho que no es capaz de oler a los intrusos no se involucra en conductas agresivas ni sexuales. Murphy y Schneider confirmaron la base olfativa del comportamiento agresivo y sexual del hámster de una manera particularmente enrevesada. Untaron a un macho intruso con un exudado de las secreciones vaginales de una hembra sexualmente receptiva antes de introducirlo en una colonia de desconocidos y, al hacerlo, le convirtieron en un objeto de deseo en vez de un objeto de asesinato para los demás.

La posibilidad de que los seres humanos liberen feromonas sexuales ha suscitado un considerable interés debido a su potencial económico y de recreo. Ha habido varios hallazgos sugerentes. Por ejemplo, 1) la sensibilidad olfativa de las mujeres es mayor cuando están en periodo de ovulación; 2) el ciclo menstrual de las mujeres que viven juntas tiende a sincronizarse; 3) los seres humanos —en especial las mujeres— son capaces de saber el sexo de una persona basándose en el aliento o en el olor de las axilas y 4) los hombres pueden determinar el momento del ciclo menstrual de la mujer por su olor vaginal. Sin em-

bargo, todavía no existe una prueba clara de que los olores humanos puedan servir como un motivo de atracción sexual. La mayor parte de los sujetos no encontraron los olores antes citados especialmente atrayentes.

Otra particularidad de los sentidos químicos que ha atraído la atención es el hecho de que intervienen en algunas formas de aprendizaje. Como se aprendió en el Capítulo 5, los animales que sufren problemas gastrointestinales tras haber ingerido un alimento determinado adquieren una *aversión condicionada* a ese gusto. A la inversa, se ha comprobado que las ratas manifiestan preferencias por los sabores que encontraban en la leche materna o en el aliento de sus congéneres (Galef, 1989). Y que las ratas macho adultas que fueron criadas al nacer por hembras que olían a limón copulaban más vigorosamente con ratas que oliesen a limón (Fillion y Blass, 1986 —fenómeno que acertadamente se ha denominado *quiero una chica que sea justo como la que se casó con mi viejo papá* (Diamond, 1986)—.

## Sistema olfativo

En la Figura 7.23 se ilustra el sistema olfativo. Los receptores olfativos se localizan en la parte superior de la nariz, inmersos en una capa de tejido mucoso llamada **mucosa olfativa**. Tienen sus propios axones, que atraviesan una parte porosa del cráneo (la placa o *lámina cribrosa*) y entran en los **bulbos olfativos**, donde forman sinapsis con las neuronas que proyectan a través de las *cinillas olfativas* hasta el encéfalo.

Se han identificado aproximadamente un millar de tipos de receptores acoplados a proteínas, cada uno sensible a diferentes olores (véase Gibson y Garbers, 2000). En los mamíferos, cada célula receptora olfativa contiene un tipo de molécula proteica receptora (Serizawa *et al.*, 2003). A esto se alude como la *regla de un receptor olfativo-una neurona* (Lewcock y Reed, 2003). Los investigadores han intentado descubrir el principio funcional por el cual los diversos receptores se distribuyen en la mucosa olfativa. Si tal principio existe, todavía no se ha descubierto. Parece ser que cada tipo de receptor está disperso por toda la mucosa, lo que no aporta indicios sobre la organización del sistema.

Pese al hecho de que cada tipo de receptor olfativo parece repartirse por la mucosa olfativa, de alguna manera todos los receptores olfativos con la misma proteína receptora proyectan al mismo enclave general del bulbo ol-

### EN EL CD



Consulte *Investigar la olfacción: la nariz reconoce*. En este módulo encontrará todo lo que siempre quiso saber acerca de la olfacción y el sistema olfativo.



llamados *papilas*. La relación entre los receptores gustativos, los botones gustativos y las papilas, se ilustra en la Figura 7.24 (véase Gilbertson, Damak y Margolskee, 2000). A diferencia de los receptores olfativos, los receptores del gusto no poseen axones propios: cada neurona que transmite impulsos desde un botón gustativo recibe *input* de muchos receptores.

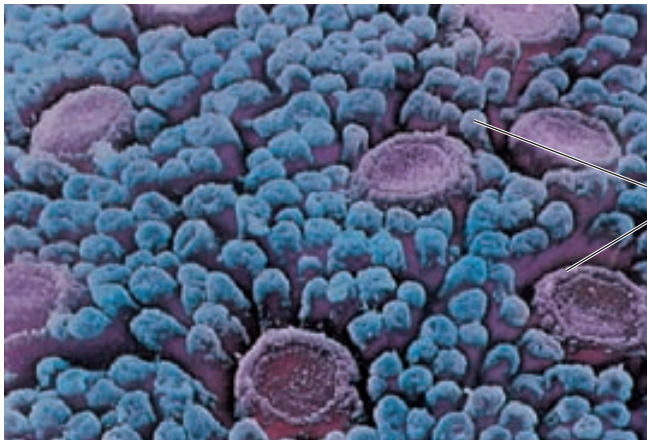
En un principio se pensaba que existen cuatro sabores primarios —dulce, ácido, amargo y salado— y cuatro clases de receptores gustativos, uno para cada sabor primario. Se asumía que la percepción de cada sabor era el resultado del grado de actividad relativo producido en estos cuatro tipos de receptores.

Esta simple teoría del procesamiento de los componentes del gusto presentaba varios problemas importantes (véase Smith y Margolskee, 2001). Uno es que actualmente está claro que al menos existen cinco sabores primarios; el *umami* (sustancioso o sabroso) es el quinto. Otro problema es que muchos sabores no pueden crearse combinando los básicos (Schiffman y Erickson, 1980). Otro más, que no parece haber receptores específicos para

ciertos sabores (salado y amargo); en cambio se ha comprobado que influyen en la actividad de algunos receptores gustativos actuando directamente sobre sus canales iónicos (Montmayeur y Matsunami, 2002).

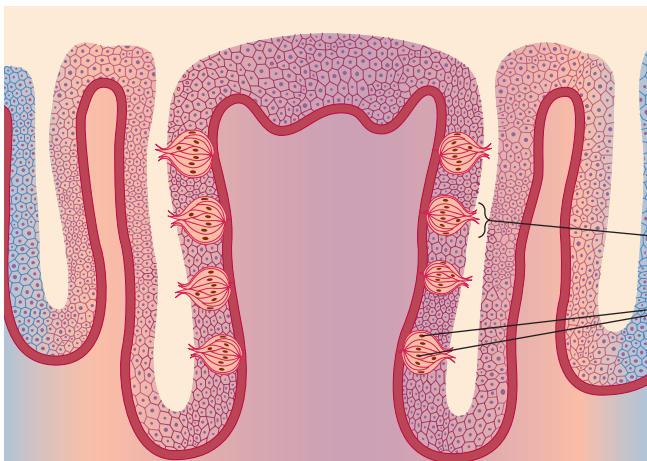
Las principales vías a través de las que se conducen las señales gustativas a la corteza se muestran en la Figura 7.25. Las neuronas gustativas aferentes dejan la boca formando parte de los *pares craneales facial* (VII), *glossofaríngeo* (IX) y *vago* (X), los cuales llevan la información procedente de la punta de la lengua, la parte posterior de la lengua y la parte posterior de la cavidad bucal, respectivamente. Todas estas fibras convergen en el **núcleo solitario** del bulbo raquídeo, donde establecen sinapsis con neuronas que proyectan al *núcleo ventral posterior* del tálamo. Los axones gustativos del núcleo ventral posterior proyectan a la *corteza gustativa primaria*, que está cerca de la región de la cara en el homúnculo somatosensitivo, y a la *corteza gustativa secundaria*, que está oculta tras la cisura lateral (Sewards y Sowards, 2001). A diferencia de las proyecciones de otros sistemas sensitivos, las del sistema gustativo son primordialmente homolaterales.

### Superficie de la lengua



Papilas

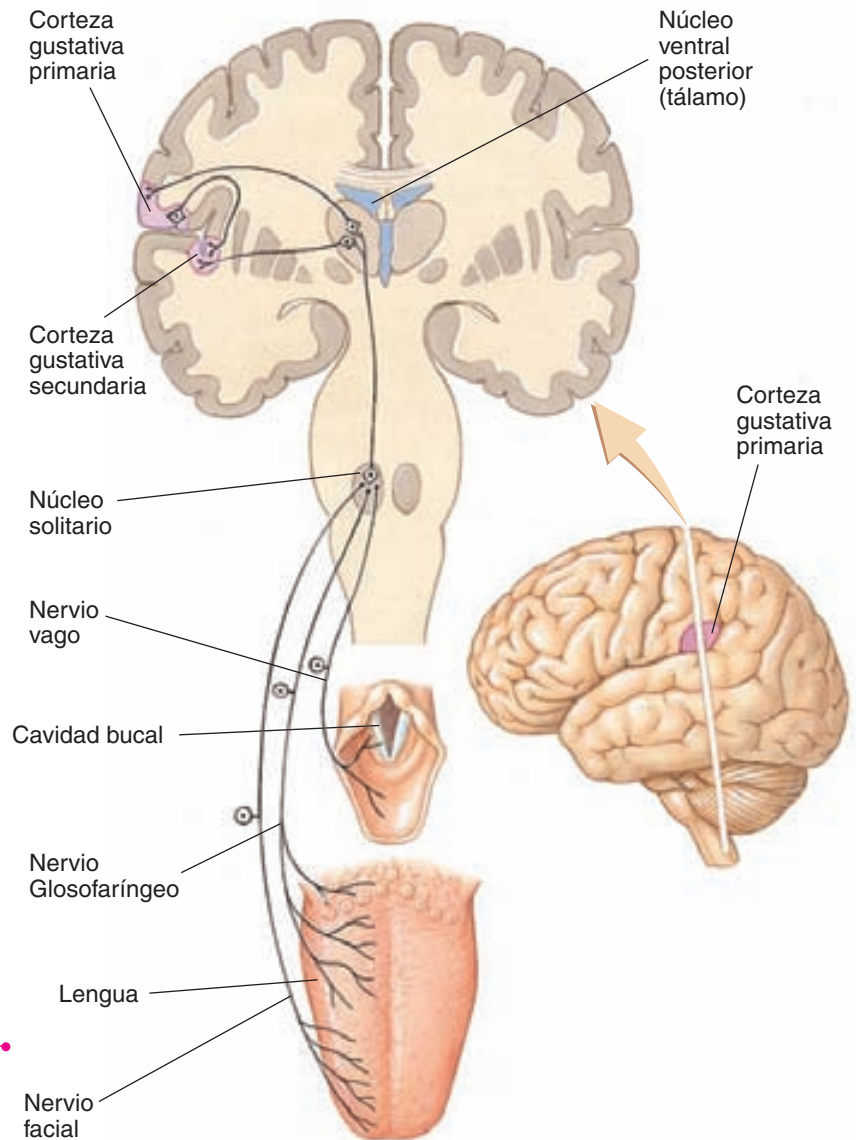
### Sección representativa de una papila



Botón gustativo

Receptores gustativos

**FIGURA 7.24** Receptores gustativos, botones gustativos y papilas en la superficie de la lengua. En la fotografía pueden verse dos tamaños de papilas; sólo las papilas más grandes contienen botones y receptores gustativos.



**FIGURA 7.25** Sistema gustativo humano.

Aunque aún no existen pruebas de que haya un procesamiento componente simple del gusto a nivel de receptores, los registros electrofisiológicos de neuronas del sistema gustativo, tanto periféricas como centrales, sugieren que se da algún tipo de procesamiento componente (véase Smith y Margolskee, 2001). La mayoría de las neuronas gustativas responden a una serie de diversos gustos diferentes, y parece ser que cada gusto en particular está codificado en el encéfalo por el perfil de actividad de grupos de neuronas (p.ej., alto en unos y bajo en otros).

### Daño cerebral y sentidos químicos

La dificultad de oler se llama **anosmia**; la dificultad de saborear, **ageusia**. La causa neurológica más frecuente de anosmia es un golpe en la cabeza que provoque el desplazamiento del encéfalo dentro del cráneo y desarre los

nervios olfativos a su paso por la lámina cribrosa. Una deficiencia no tan completa de olfacción se ha relacionado con una amplia serie de trastornos neurológicos, incluyendo enfermedad de Alzheimer, síndrome de Down, epilepsia, esclerosis múltiple y enfermedad de Parkinson (véase Doty, 2001).

La ageusia es poco frecuente, probablemente debido a que las señales sensitivas que parten de la boca son transportadas a través de tres vías independientes. No obstante, en ocasiones se ha observado ageusia parcial, restringida a los dos tercios anteriores de la lengua en uno de sus lados, tras una lesión del oído del mismo lado del cuerpo. Ello se debe a que la rama del nervio facial (VII) que transporta la información gustativa proveniente de los dos tercios anteriores de la lengua pasa a través del oído medio.

**Implicaciones clínicas**