

Neurofisiología – cátedra 1

Prof. Reg. Adj. a cargo: Nancy China

Plasticidad de los mapas topográficos corticales

Primer cuatrimestre de 2024

Índice

Preguntas para guiar la lectura.....	página 3
La experiencia puede modificar el mapa somatosensitivo de la corteza somatosensitiva primaria (S1).....	página 4
Bibliografía consultada.....	página 9

Preguntas para guiar la lectura

A continuación, se plantea una serie de preguntas para dirigir la lectura del presente material; léelas atentamente. Es posible que no tengas los conocimientos suficientes para responder algunas (o muchas de ellas). Sin embargo, podés reflexionar sobre qué se está preguntando y anotar las ideas que te van surgiendo, aunque no constituyan una respuesta formal.

Activar los conocimientos previos, aunque sean insuficientes, es una parte muy importante para aprender nuevos conceptos. ¿Por qué? Porque aprender conceptos implica asociar nuevas ideas a las ideas preexistentes, estructurarlas y darles una nueva organización.

1. ¿Qué representan los mapas topográficos de las cortezas primarias?
2. ¿Qué efecto tiene la experiencia en la conformación de los mapas topográficos?
3. ¿Qué mecanismo/s subyace/n a los cambios en la conformación de los mapas topográficos inducidos por la experiencia?

Plasticidad de los mapas topográficos corticales

La experiencia puede modificar el mapa somatosensitivo de la corteza somatosensitiva primaria (S1)

Las marcadas diferencias interespecies, por un lado, y la proporcionalidad de los mapas topográficos en relación con la densidad de los receptores en la periferia, por el otro, hacen pensar en una fuerte influencia genética en la constitución de los mismos. Pero, ¿es esto así?, ¿los mapas son invariables, están sólo determinados por la información genética, o pueden ser modificados por la experiencia? ¿El mapa somatosensitivo de un jugador de tenis que utiliza todo el brazo para golpear la pelota es el mismo que el de un pianista que mueve diferenciadamente cada uno de sus dedos? Estas preguntas están dentro del tópico conocido como “plasticidad de los mapas corticales” y es un área de intenso estudio. Mencionaremos algunos de los experimentos iniciales y otros actuales que intentan dar respuesta a las preguntas.

Los primeros estudios mostraron que la privación de la entrada de información a la corteza somatosensitiva producía su reorganización. En los monos, el nervio mediano conduce la información somatosensitiva de los dedos 1 a 3 (el dedo 1 es el pulgar) de la mano. En uno de los experimentos, se produjo la sección quirúrgica del nervio mediano de una de las extremidades superiores del mono con la consecuente anestesia de los dedos 1 a 3 de la mano correspondiente y la interrupción de la entrada de la información proveniente de esos dedos a la corteza somatosensitiva primaria. Antes y varias semanas después de la sección del nervio, se investigó la representación cortical de la mano y se encontraron importantes diferencias debidas a la privación sensorial. Lo que se encontró no fue un área “silente”, sino una reorganización por la cual las áreas corticales que antes respondían a estímulos aplicados a los dedos 1 a 3 respondían ahora a estímulos aplicados a otros dedos de la misma mano. En otras palabras, las áreas que representaban a los dedos 1 a 3 se redujeron y las áreas correspondientes a los dedos cuyos nervios no fueron seccionados se expandieron.

La denervación completa del miembro superior por sección quirúrgica de todos los nervios que conducen información sensorial del miembro superior también produce una reorganización del mapa somatosensitivo; se observa la reducción de las porciones de corteza que responden a estímulos aplicados en la mano debido a la expansión de las porciones que responden a la estimulación de la cara. Este fenómeno experimental en monos permite interpretar una situación similar que se produce en las personas conocida como “miembro fantasma”. Las personas que han sufrido accidentalmente la amputación traumática de un miembro superior refieren “sentir” el miembro amputado. Los estudios

mostraron que, en varios de estos pacientes, la sensación de miembro fantasma se produce cuando se estimulan áreas específicas de la mitad del rostro del mismo lado del brazo amputado. La interpretación es que la denervación produce la ausencia de entradas sensitivas a la corteza provenientes del miembro amputado y que esto conduce a una reorganización del mapa cortical. Dicha reorganización involucra la expansión de las áreas correspondientes al rostro que “invaden” las áreas correspondientes al miembro superior. En esas condiciones, un estímulo aplicado al rostro produce una señal en la porción de corteza que antes de la amputación respondía a la estimulación del miembro superior y el estímulo es entonces interpretado como aplicado al miembro superior.

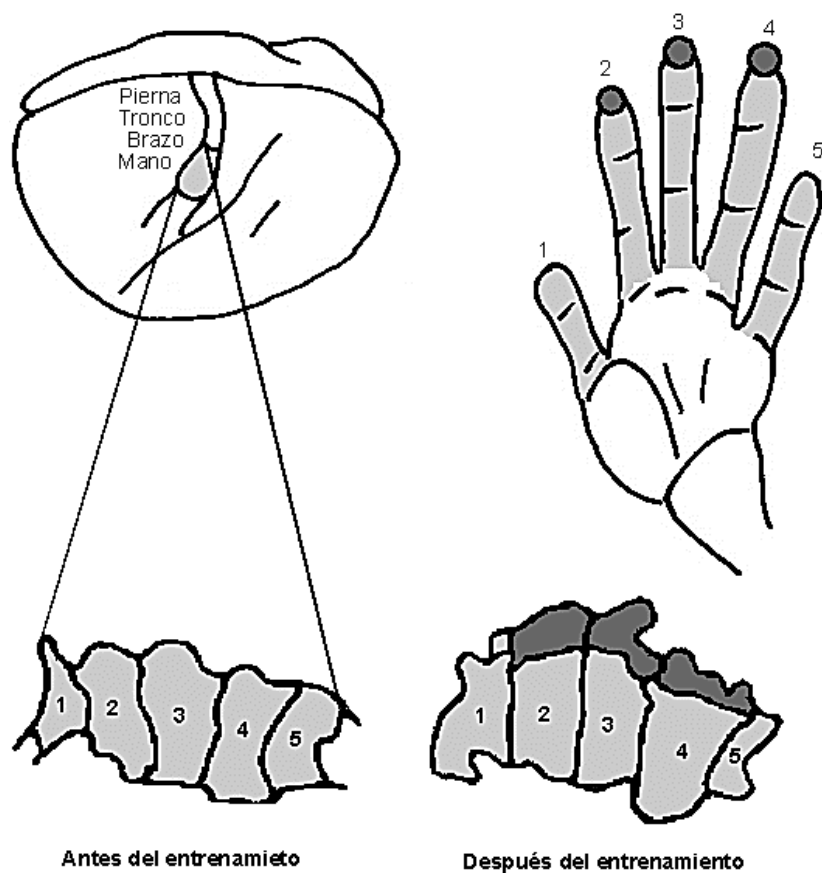


Figura 1. Modificación del mapa somatosensitivo debida al entrenamiento (ver texto a continuación)

Arriba a la izquierda: localización de la representación de la mano en el mapa somatosensitivo. Abajo a la izquierda: representación cortical de cada uno de los dedos antes del entrenamiento. Arriba a la derecha: la mano del mono, en la que se señala la región de los dedos estimulada durante el entrenamiento (dedos 2, 3 y 4). Abajo a la derecha: la representación de los dedos en el mapa somatosensitivo después del entrenamiento. En gris más oscuro, se muestra la expansión de la representación de los dedos utilizados en el entrenamiento. Modificado de Gardner y Martin (2001).

Los experimentos mencionados sugerían que el mapa somatosensitivo era plástico, es decir, podía modificarse dentro de ciertos límites como consecuencia del desuso simulado experimentalmente por la denervación, y tal vez por el uso. Jenkins y colaboradores (1990) mostraron que la experiencia puede inducir modificaciones de los mapas corticales somatosensitivos en los monos. En uno de sus experimentos, los autores indujeron a un mono adulto a aumentar el uso de la punta de sus dedos 2, 3 y 4 dándole una recompensa alimenticia cuando tocaba un dispositivo giratorio con cualquiera de esos tres dedos; el entrenamiento fue largo e incluía una hora por día durante varios meses. Antes del entrenamiento e inmediatamente después, se estudió, mediante

técnicas de estimulación y registro, los mapas corticales correspondientes a los dedos de la mano. El hallazgo más importante fue que la representación cortical de los dedos de la mano se había modificado como resultado del entrenamiento y mostraba un aumento considerable de las regiones que respondían a la estimulación de la punta de los dedos 2, 3 y 4 entrenados (figura 1 en la página anterior). La conclusión de los autores fue que la práctica expande la representación cortical de aquellos dedos que han sido sometidos a una actividad diferencial. Aparentemente, la corteza priorizaba el destino de sus recursos a la representación de las fuentes de entrada periférica más utilizadas.

Una evidencia convergente con el hallazgo del estudio descrito fue aportada por los estudios realizados en humanos por Pascual-Leone y colaboradores en 1993 y 1997. Los autores estudiaron a personas adultas con magnetoencefalografía, una técnica que se basa en el registro en el cuero cabelludo de los potenciales evocados por estímulos aplicados en regiones delimitadas de la piel. La técnica permite determinar con bastante detalle el tamaño y la localización de las áreas corticales activadas. Los autores estudiaron a personas que habían aprendido a leer Braille de manera eficiente con su mano derecha; compararon el tamaño de las áreas correspondientes al dedo índice de la mano derecha con el de las áreas correspondientes de la mano izquierda y con sujetos que no leían Braille. Todas las comparaciones mostraron un incremento de la representación cortical correspondiente al dedo índice de la mano derecha de las personas lectoras de Braille. En otro experimento, estudiaron, en músicos que tocaban instrumentos de cuerda, la representación cortical de los dedos de la mano izquierda (cuyos dedos presionan las cuerdas en distintos puntos del mástil o diapasón) y la compararon con la representación cortical de los dedos de la mano derecha (que pulsa o frota las cuerdas) y con la de sujetos no músicos. Nuevamente encontraron un mayor tamaño relativo en la mano sometida a una actividad táctil discriminativa más intensiva (la izquierda en los que tocan instrumentos de cuerda). Estos estudios muestran que en animales o sujetos adultos el mapa cortical puede reorganizarse no sólo como resultado de la privación sensorial extrema sino también como resultado de la experiencia (del entrenamiento).

Merzenich y colaboradores (1988) fueron un poco más allá. Trataron de determinar qué mecanismos subyacen al establecimiento de estos mapas corticales. Encontraron que las conexiones de entrada a las neuronas corticales se establecen gracias a un mecanismo de disparo sincronizado conocido con el nombre de **plasticidad hebbiana** (por Donald Hebb, el neurocientífico que postuló el principio): si dos o más neuronas disparan juntas, se establece una conexión entre ellas y luego la activación de una puede activar al conjunto.

El experimento de Merzenich y colaboradores consistió en estudiar la discontinuidad de la representación de los dedos 3 y 4 de la mano de un mono. Habitualmente, hay un

límite cortical bien definido entre las zonas que se activan cuando los estímulos táctiles se aplican a cada dedo; en otras palabras, cada dedo tiene una representación cortical delimitada. Los autores fusionaron mediante sutura los dedos 3 y 4 de la mano de un mono para que sus receptores trabajaran obligatoriamente de manera conjunta. Luego de cinco meses, estudiaron el mapa somatosensitivo y observaron que el límite neto entre las áreas del mapa correspondiente a los dedos 3 y 4 había desaparecido. La estimulación de la piel de la zona de sutura de cualquiera de estos dos dedos activaba una ancha franja continua de corteza en la que previamente habían observado el límite neto entre ellos. Los límites netos de los dedos 2 y 5 (dedos no unidos por la sutura) estaban conservados. El área común así generada se mantuvo incluso un tiempo después de que los dedos unidos fueran separados. Los autores concluyeron que la desaparición del límite neto entre los dedos 3 y 4 es un fenómeno de plasticidad cortical regulado por la experiencia y cuyo mecanismo subyacente podría ser la sincronización del disparo de las neuronas corticales (Figura 2).

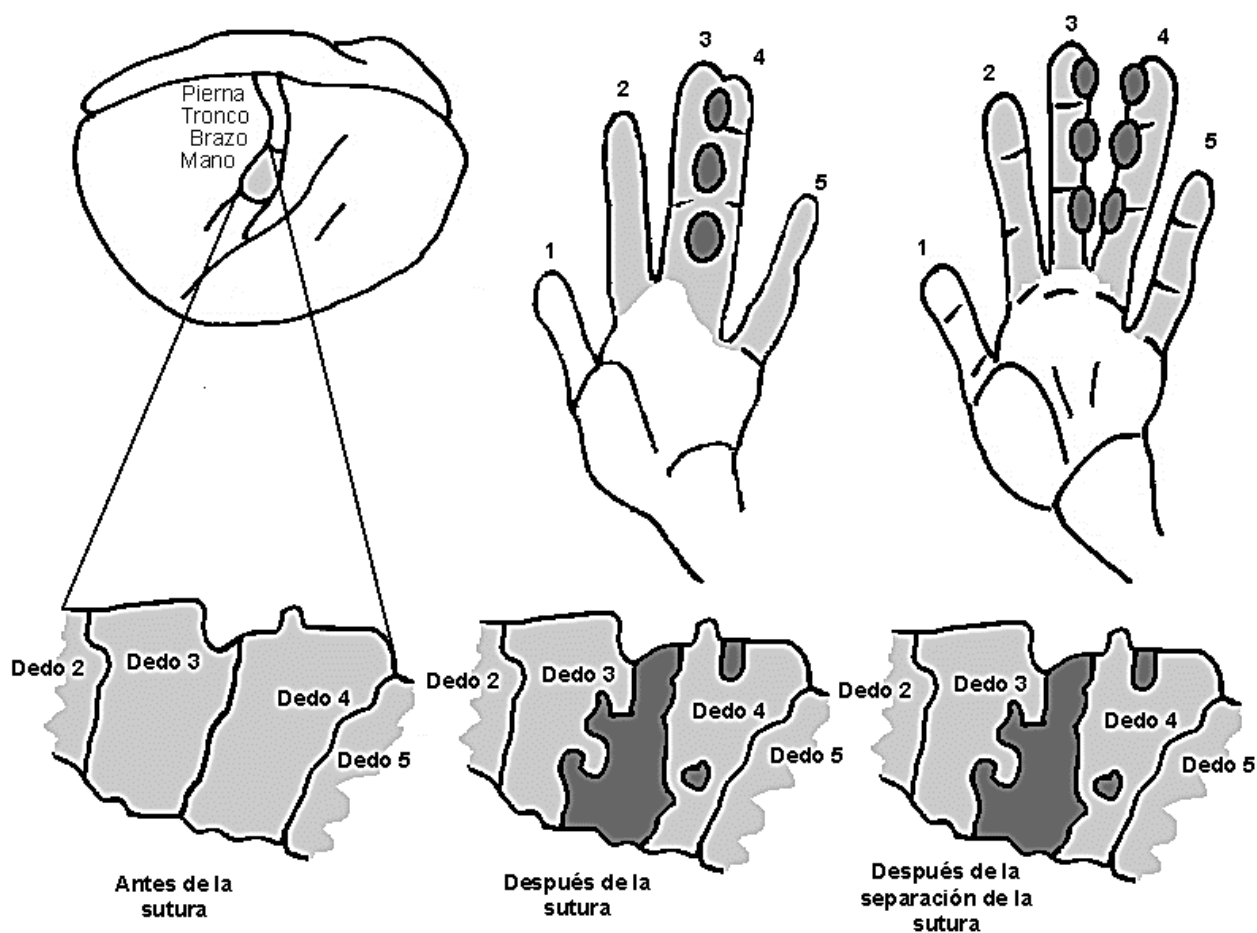


Figura 2. Modificación del mapa somatosensitivo debida a la fusión quirúrgica de dos dedos

A la izquierda: separación neta entre los dedos 3 y 4. Al centro: aparición de un área común a los dos dedos que fueron entrenados fusionados. A la derecha: el área común persiste aún tiempo después de la separación de los dedos. Modificado de Gardner y Martin (2001).

Un modelo que ha permitido importantes avances en la investigación de la plasticidad del mapa somatotópico es el de la corteza S1 de los roedores. En los roedores, el tacto depende más de los pelos del hocico que de los dedos de las patas. En el mapa somatotópico de S1, los pelos que rodean a la boca tienen un área mucho más extensa que la del pulpejo de los dedos. Alrededor de cada pelo se originan unas 100 fibras mielínicas que se activan por movimientos de los bigotes en direcciones específicas. Luego de una estación en el tálamo, la vía llega a la capa IV de la corteza. Allí, las fibras hacen sinapsis con neuronas agrupadas en estructuras columnares denominadas “barriles”. Cada barril es la representación cortical de un pelo. De este modo, la representación cortical de los pelos en barriles forma un mapa topográfico exacto de la distribución de los pelos en el hocico y cada barril en la capa IV de la corteza se activa por estímulos que se aplican principalmente a un pelo específico (figura 3).

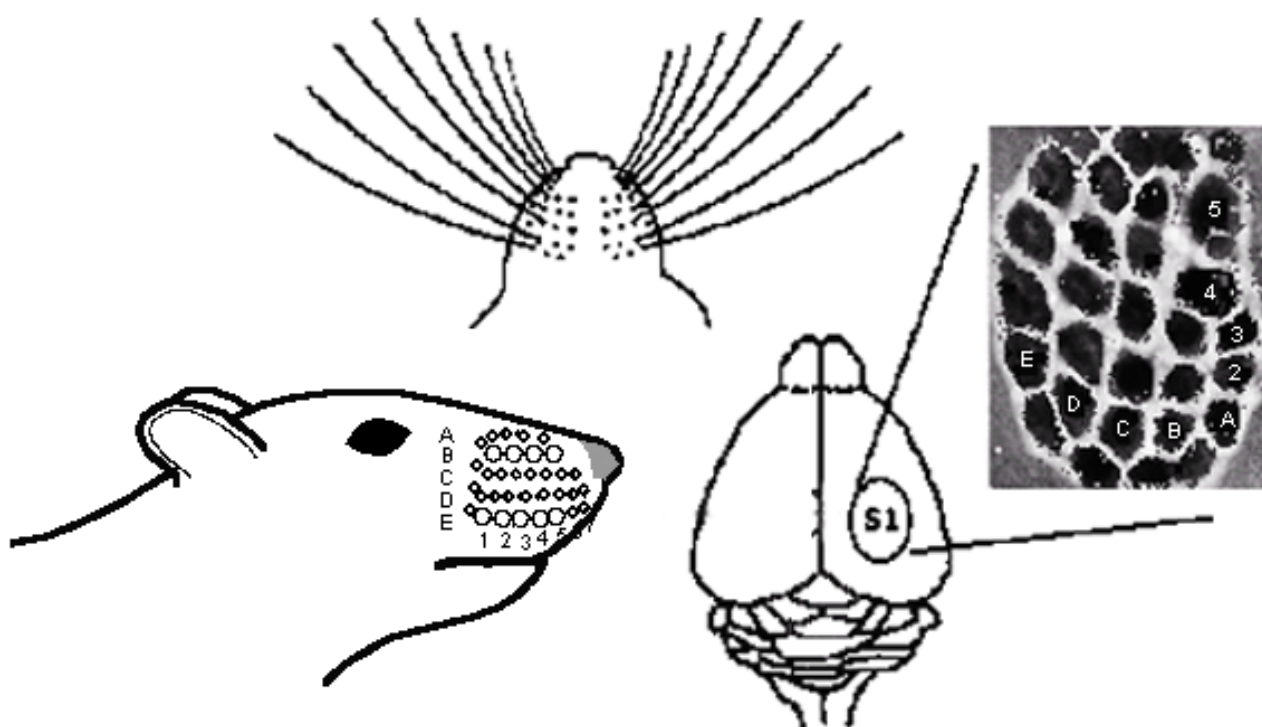


Figura 3. Representación cortical de los pelos del hocico en el mapa somatosensitivo (S1) de la rata

Arriba en el centro, dibujo de la vista superior del hocico de una rata. Abajo a la izquierda: se señalan los puntos de implantación de los pelos en el hocico. Abajo a la derecha: localización de S1 en la corteza. Se muestra una imagen microscópica que pasa por la capa IV de S1 que revela que los barriles constituyen un mapa somatosensitivo de los pelos del hocico. Modificado de Gardner y Martin (2001).

El mapa de S1 en los roedores tiene varias ventajas experimentales: (a) sigue una organización topográfica, (b) se puede manipular experimentalmente de manera más sencilla (por ejemplo, la deprivación sensorial de un barril se logra mediante el corte de su pelo, o se puede aumentar la entrada sensorial de un barril simplemente tocando

repetidamente el pelo correspondiente), y (c) dado que la corteza de los roedores es lisa, resulta más apta para los estudios de registro eléctrico y de visualización de la activación en vivo mediante técnicas ópticas.

Con el modelo de S1 en roedores se han logrado diferenciar al menos dos tipos de plasticidad:

- 1) La manipulación sensorial de los pelos produce modificaciones plásticas en la capa IV sólo en etapas tempranas de la vida (durante la primera semana de vida del roedor). En el animal adulto, las mismas manipulaciones tienden a producir modificaciones plásticas en las capas II, III y V, pero no producen modificaciones o sólo pocas manifestaciones tardías en la capa IV. Esto sugiere que las sinapsis de la capa IV son plásticas sólo durante un breve período temprano y que, superado dicho período crítico, son poco modificables; en cambio, las sinapsis en otras capas corticales permanecen plásticas durante mucho más tiempo.
- 2) La reorganización radical del mapa de los barriles sólo se produce en neonatos y debido a lesiones de las aferencias sensoriales (deprivación sensorial). Los cambios plásticos debidos al uso o actividad consisten en modificaciones (extensión o reducción) de los campos receptivos de los pelos, no en una reorganización radical del mapa.

La conclusión general es que existen distintas formas de plasticidad de los mapas corticales. Algunas intervienen en el trazado y maduración de las conexiones durante los períodos críticos del desarrollo; este proceso está regulado por los genes, pero también es susceptible de modificación plástica inducida por la actividad. Otras formas de plasticidad se mantienen a lo largo de la vida y permiten reflejar la experiencia reciente y parecen formar parte de los procesos de aprendizaje y memoria.

Bibliografía consultada

Gardner E. y Martin J. (2001). Codificación de la información sensorial. En E. Kandel, J. Schwartz y T. Jessell (Eds.), *Principios de Neurociencia*. Madrid: McGraw-Hill e Interamericana.