

# **Neurofisiología – cátedra 1**

Prof. Reg. Adj. a cargo: Nancy China

## **Niveles de mayor escala espacial Sistemas, mapas topográficos, láminas y columnas**

Primer cuatrimestre de 2024

# Índice

Preguntas para guiar la lectura.....	página 3
Los niveles de mayor escala espacial.....	página 4
Principios de organización y de procesamiento de los sistemas funcionales del sistema nervioso.....	página 5
Los sistemas sensoriales.....	página 6
El sistema somatosensitivo.....	página 14
Mapas topográficos, láminas y columnas.....	página 19
Referencias.....	página 23

## 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. ¿Cómo están organizados los sistemas funcionales del SN?
2. ¿Cuál es la ventaja del procesamiento en serie o etapas de la información?
3. ¿Cuál es la ventaja del procesamiento en paralelo?
4. ¿En qué consiste la segregación funcional de las regiones del SN?
5. ¿Qué significa que la información sensorial se representa de manera topográfica?
6. ¿Cómo distinguimos a las sensaciones de distintas modalidades, por ejemplo, un destello de luz del pinchazo en un dedo?
7. ¿Cómo influyen la atención, la motivación y la memoria en la manera en que percibimos lo que nos rodea?

## **Niveles de mayor escala espacial. Sistemas, mapas topográficos, láminas y columnas**

### **Los niveles de mayor escala espacial**

Los niveles de organización del SN de mayor escala espacial son el nivel de los sistemas y el nivel de las regiones corticales, es decir, los mapas topográficos, las láminas y las columnas.

Usamos el término **sistema** para referirnos a un conjunto de elementos del SN (regiones de sustancia gris), interconectados, que constituyen una estructura de mayor complejidad. Las propiedades de dicha estructura dependen de la interacción de los elementos que la componen y no de la simple suma de sus capacidades. En el estudio de un sistema, interesan tanto los principios de organización y funcionamiento de sus componentes como los del propio sistema. Además, cada componente puede ser analizado en sí mismo como un sistema, si se lo conceptualiza en el marco de un nivel de menor escala espacial. Por ejemplo, se puede considerar a la neurona como un elemento incluido en un sistema sensorial, pero también como un sistema compuesto a su vez por elementos de menor escala espacial (conjunto de organelas celulares, conjunto de procesos moleculares). Más específicamente, en este material de lectura, consideramos “sistema” a la interconexión de un conjunto de elementos del SN, cuya organización le permite al organismo/individuo dar respuesta a un problema adaptativo. Por lo tanto, destacamos que la noción de sistema es de naturaleza funcional; un sistema no es una única estructura anatómica localizada, sino un conjunto de componentes distribuidos en varias regiones del SN y conectados funcionalmente por medio de fibras (axones) de proyección (o de asociación en la corteza). En esto, el cerebro muestra una neta diferencia con los dispositivos diseñados por la ingeniería humana, que tienen componentes discretos y funciones compartimentalizadas.

En el SN humano se distinguen varios grandes sistemas funcionales: los sistemas sensoriales, uno para cada modalidad sensorial (visual, auditivo, somatosensitivo, gustativo, olfatorio), el sistema somatomotor y sistemas reguladores que no son parte directa de la actividad sensorial o motora, pero que ejercen una poderosa influencia y regulan dicha actividad (sistemas de atención, emoción y motivacionales), o que almacenan la experiencia (sistemas de memoria). Como se mencionó al introducir la formulación de los niveles de organización del SN, es intuitivamente más sencillo aplicar el concepto de sistema a los sistemas sensoriales (conjuntos de estructuras del SN relacionadas con el procesamiento de un tipo de información: visual, auditiva, etc.) y al sistema somatomotor (conjunto de estructuras del SN relacionadas con la organización de

la respuesta motora). Es menos sencillo, pero igualmente útil aplicar la noción de sistema a otros aspectos de la función nerviosa, como por ejemplo al sistema nervioso autónomo (conjunto de estructuras del SN relacionadas con el control de las vísceras), o a los sistemas emocionales, de motivación, memoria, etc.

El otro nivel que abordaremos aquí es el que corresponde a las regiones corticales, es decir a los mapas topográficos, las láminas y las columnas; es el nivel que estudia la organización celular, las conexiones y el funcionamiento de la corteza cerebral. En el caso de los sistemas sensoriales y somatomotor, este nivel se refiere específicamente a un componente del sistema, el componente cortical. Otros sistemas como los de memoria, lenguaje, etc., están formados sólo por componentes corticales<sup>1</sup>.

En el próximo apartado definiremos los principios de organización de los sistemas funcionales del SN, en general. A continuación, aplicaremos estos principios de organización a los sistemas sensoriales, y más específicamente al sistema somatosensitivo. Por último, desarrollaremos los aspectos generales de la organización cortical en mapas topográficos, láminas y columnas.

## **Principios de organización y de procesamiento de los sistemas funcionales del sistema nervioso**

Una característica inherente a todos los sistemas funcionales del SN es que el procesamiento de la información depende de un conjunto de regiones distribuidas a lo largo del SN. Esto se debe a que cada región que forma parte de un sistema no realiza el mismo procesamiento que otra. Al estudiar la contribución de cada componente a la función de dicho sistema, surgen principios de organización compartidos.

El primero de estos principios es el **procesamiento serial** o en etapas. En los sistemas sensoriales, las etapas de procesamiento de la información siguen una progresión desde los aspectos más concretos a los más abstractos, tal como se mencionó en el modelo funcional del SN de Tamaroff y Allegri. Es decir que el procesamiento serial implica una **organización jerárquica**.

Otro principio de organización común a la mayoría de los sistemas es el **procesamiento en paralelo**. Esto es posible gracias a la existencia de vías paralelas especializadas en el procesamiento de un aspecto de la información. Estas vías paralelas están formadas por

---

<sup>1</sup> Esto no significa que la memoria y el lenguaje puedan funcionar sin información externa y sin el aporte de los niveles inferiores del SNC. Simplemente significa que el recorte con el que se delimitan sistemas como los de la memoria y el del lenguaje privilegia las redes corticales que sustentan los aspectos específicos de la función (almacenamiento de la información, representaciones y reglas del lenguaje, etc.) y excluye otros sistemas como el sensorial y el motor que los alimentan o expresan.

regiones anatómicas diferentes y, por lo tanto, pueden procesar de manera simultánea uno y otro aspecto de la información. Por ejemplo, cuando escuchamos un sonido, la información auditiva es procesada por una vía que en última instancia nos permite identificar la fuente sonora; por otro lado, simultáneamente, otra vía integrada por regiones diferentes nos permite localizar ese sonido en el espacio.

Ambos principios de organización, el procesamiento serial y en paralelo, resultan en la **segregación funcional** de los componentes anatómicos de los sistemas, que hace referencia a la noción de que el procesamiento de las diferentes etapas y aspectos de la información depende de la actividad de regiones diferentes, separadas, segregadas, del SN.

Por último, un principio que caracteriza a los sistemas sensoriales y al sistema somatomotor es la **organización topográfica** de sus componentes. Este concepto alude a que la disposición o el ordenamiento de los cuerpos neuronales en las partes más periféricas de un sistema se mantiene a lo largo de todo el sistema, al menos hasta la corteza primaria. Es decir, dicho ordenamiento se observa también en la agrupación de los cuerpos neuronales en otros componentes del sistema, así como en la agrupación de los axones que forman sus fibras de proyección. Por ejemplo, en el sistema visual, las neuronas que captan las imágenes se ubican en la retina, y la disposición de esas neuronas en la retina se mantiene a lo largo del sistema visual hasta la corteza visual primaria. De modo que dos neuronas adyacentes o próximas en la retina emiten axones que se mantienen adyacentes o próximos hasta hacer sinapsis con otras neuronas de la vía visual, que también van a ser adyacentes o próximas. En los sistemas somatosensitivo y somatomotor, en los que los elementos de la periferia se disponen a lo largo de las distintas partes del cuerpo, esta disposición se mantiene a lo largo de las vías de los sistemas respectivos.

## Los sistemas sensoriales

¿Para qué sirve la información sensorial? O mejor dicho ¿cuál es la ventaja de poder captarla? ¿Cuáles son los procesos por los cuales un estímulo físico se transforma en un impulso nervioso? ¿Cómo se procesa la información sensorial? ¿De qué manera el SN produce la experiencia consciente de la percepción? ¿Cómo logra reconocer un rostro, el ruido de la rotura de un cristal, o el aroma de la comida preferida, a partir de los estímulos que recibe?

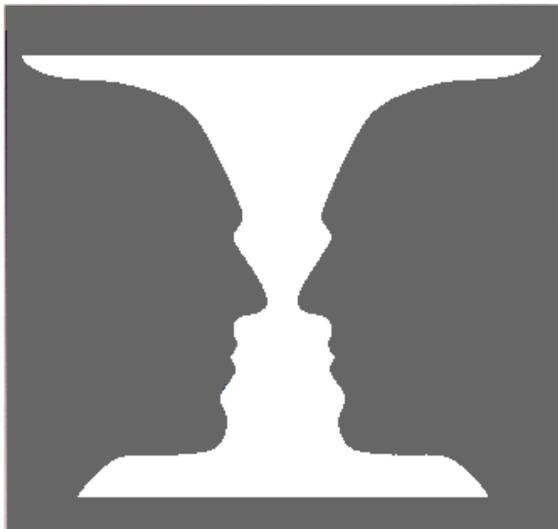
La información presente en el medio y que los sistemas sensoriales recogen es utilizada por el organismo para la percepción, el control del movimiento, la regulación de los órganos internos y la regulación del nivel de alerta. Todos estos procesos requieren una enorme cantidad de operaciones que el SN puede llevar a cabo gracias a dos propiedades: todos sus componentes están conectados de manera precisa para analizar (descomponer) y

combinar los atributos del estímulo, y porque esta compleja y precisa interconectividad puede ser modificada por la experiencia.

Los sistemas sensoriales proporcionan la información con la que generamos una representación actualizada del mundo (externo e interno). El conocimiento del mundo se construye a partir de los estímulos que recogen la visión, la audición, el olfato, el gusto y la sensibilidad somática. Los sistemas sensoriales son el canal de entrada de la información, pero de ninguna manera deben entenderse como un mecanismo pasivo de conducción unidireccional. Las percepciones no son una copia exacta de las propiedades físicas de los estímulos, el SN extrae algunos de los elementos de información de los estímulos y los combina; por ejemplo, el sistema visual combina la información bidimensional de un objeto registrada en la retina y crea representaciones tridimensionales del mismo, el sistema somatosensitivo combina información táctil obtenida por una superficie plana (la piel) con información propioceptiva de los dedos para crear una representación de la forma espacial (tridimensional) del objeto palpado. Además, los sistemas sensoriales extraen sólo algunos de los elementos del estímulo, ignoran otros y luego, la información resultante es interpretada en el contexto de la estructura propia del cerebro y de la experiencia previa del organismo. Las percepciones, por lo tanto, no son registros directos del mundo externo sino estructuras creadas en el interior, que derivan de la información externa, pero que son elaboradas de acuerdo a las particularidades del procesamiento y a los límites impuestos por la estructura del SN y la experiencia previa del organismo (Gardner y Martin, 2001).

El funcionamiento de los sistemas sensoriales depende de la interacción de mecanismos ascendentes y descendentes; los *mecanismos ascendentes* van del receptor periférico a la corteza cerebral y son dirigidos por los estímulos; los *mecanismos descendentes* son gobernados por los objetivos del organismo y van desde la corteza hacia la periferia. Es la acción conjunta de estos dos tipos de mecanismos lo que produce las sensaciones, origina las percepciones, activa memorias almacenadas y forma la base de la experiencia consciente.

La diferencia entre sensación y percepción puede explicarse como el resultado de la existencia y la interacción de los mecanismos descendentes y ascendentes. Un ejemplo clásico es el que se ilustra con la imagen de la figura 1; aunque el estímulo y la sensación permanezcan constantes, la percepción puede ser la de una copa o la de dos caras de perfil, según la mente “vea” una figura blanca sobre un fondo negro o una figura negra sobre un fondo blanco. Llamamos **sensación** a la detección del estímulo y **percepción** a la interpretación, apreciación y reconocimiento del estímulo.



**Figura 1**

Un único estímulo origina una sensación que da lugar a dos percepciones: una copa o dos caras enfrentadas por la nariz.

Los exteroceptores de la visión, la audición, el olfato y el tacto proporcionan información sobre el mundo externo, pero el SNC también recibe información originada en los interoceptores que detectan cambios en el propio cuerpo. Hay receptores propioceptivos en los músculos, los huesos y las articulaciones que informan sobre la postura, la dirección y la velocidad del movimiento de cada segmento del cuerpo. Hay receptores que detectan cambios en el medio interno, acerca de la temperatura, la tensión arterial, la actividad de las vísceras, etc. Esta información es utilizada por el SNC para regular el movimiento y la actividad interna del organismo. La información sensorial también es utilizada para mantener los niveles de activación. En su camino hacia el tálamo y la corteza, todos los sistemas sensoriales se conectan con la sustancia reticular del tronco cerebral, estructura crítica en la regulación del nivel de alerta.

### ***Principios de organización de los sistemas sensoriales***

La mayoría de los sistemas sensoriales tienen una estructura similar en la que se distinguen tres componentes, que de la periferia a la corteza son: 1) un receptor, 2) una vía sensorial constituida por estaciones de relevo y fibras de conexión y 3) áreas corticales hacia las cuales se proyecta la vía sensorial y que realizan el procesamiento más complejo. Tanto las vías sensoriales como las regiones corticales tienen una estructura que responde a los siguientes principios: una organización topográfica, segregación funcional, un procesamiento serial, un procesamiento en paralelo, una estructura jerárquica.

### ***Receptores periféricos***

El contacto inicial con el estímulo (externo o interno) se realiza a través de los receptores, que son neuronas especializadas en captar una forma específica de energía. Así, el receptor auditivo reacciona específicamente a las ondas sonoras (energía cinética), la retina a la luz (ondas electromagnéticas), los termorreceptores de la piel a la temperatura (energía calórica), etc. Los receptores codifican la energía del estímulo en la entrada del SN. Su

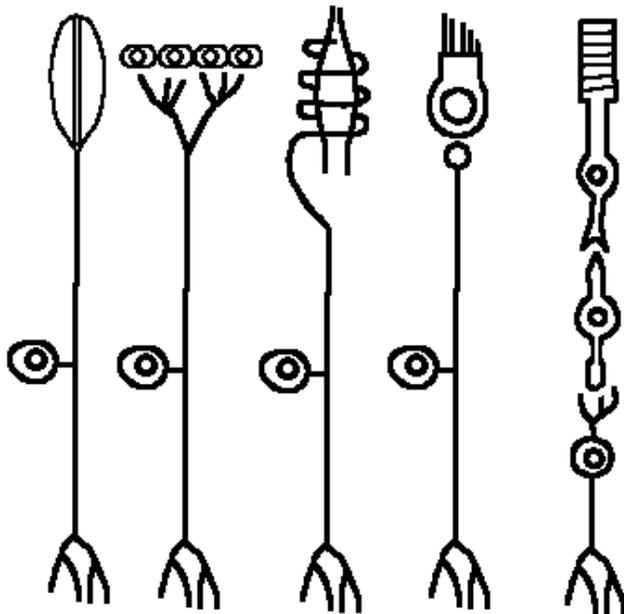
función es la de traducir una forma específica de energía en un patrón de descarga neuronal. De esa manera, estímulos de naturaleza diversa, que excitan a receptores específicos, son traducidos al código común de todas las neuronas del SN: el patrón de descarga de los potenciales de acción. Por eso, en su señal de salida, los receptores codifican información acerca de cuatro atributos del estímulo: la modalidad, la localización, la intensidad y la duración. La **modalidad** está determinada por el tipo de energía que transmite el estímulo (ondas electromagnéticas, energía cinética, calórica, etc.) y también por los receptores y el sistema sensorial sobre el que actúan<sup>2</sup>. En algunos sistemas, como el somatosensitivo y el visual, la **localización** del estímulo es codificada por la distribución de los receptores periféricos activados y no activados, en el marco de un sistema organizado topográficamente. La **intensidad** del estímulo es codificada por la respuesta graduada de la señal de entrada del receptor (de manera similar a los potenciales sinápticos, a mayor intensidad del estímulo mayor amplitud del potencial receptor o local) y luego por la frecuencia de descarga de la señal de salida del receptor (a mayor intensidad del estímulo y mayor amplitud del potencial local, mayor frecuencia de los potenciales de acción). En la tabla 1, se presentan los receptores de cada modalidad sensorial.

**Tabla 1. Los sistemas sensoriales y sus receptores específicos**

Sistema sensorial	Modalidad	Energía del estímulo	Tipo de receptor	Célula receptora
Visual	Visión	Luz	Fotorreceptor	Conos, bastones
Auditivo	Audición	Onda sonora	Mecanorreceptor	Células ciliadas de la cóclea
Vestibular	Equilibrio	Gravedad	Mecanorreceptor	Células ciliadas del laberinto
Somatosensitivo (sensibilidad somática)	Tacto	Presión	Mecanorreceptor	Mecanorreceptores cutáneos
	Propiocepción	Movimiento	Mecanorreceptor	Receptores de músculos y las articulaciones
	Temperatura	Térmica o mecánica	Termo-quimio-mecanorreceptores	Nociceptores polimodales
	Dolor	Química	Quimiorreceptores	Nociceptor químico
Gustativo	Gusto	Química	Quimiorreceptores	Botones gustativos
Olfativo	Olfato	Química	Quimiorreceptores	Neuronas olfativas

<sup>2</sup> No sólo el estímulo determina la modalidad codificada, sino también el receptor; por ejemplo, un golpe (energía cinética) en el ojo, puede hacernos “ver las estrellas” porque activa los receptores de la luz y esta activación es transmitida al resto del sistema visual que la interpreta como estímulo visual.

El receptor está relacionado con la célula ganglionar, cuyo cuerpo celular está ubicado en el ganglio sensorial (por ejemplo, en los ganglios de las raíces posteriores de la médula); la célula ganglionar es la neurona de primer orden de toda vía sensorial. El receptor puede ser una especialización de una de las prolongaciones de la propia célula ganglionar, como es el caso de los receptores somatosensitivos, o puede ser una célula diferente como es el caso de los receptores visuales y auditivos (figura 2).



**Figura 2. Distintos receptores y su relación con las neuronas ganglionares**

De izquierda a derecha: dos tipos receptores de la piel y un receptor propioceptivo que reacciona al estiramiento de la fibra muscular (estos tres tipos de receptores son especializaciones de una de las prolongaciones de la célula ganglionar), un receptor auditivo (hace sinapsis con una célula ganglionar) y un receptor visual (hace sinapsis con una célula bipolar, que a su vez, hace sinapsis con una célula ganglionar).

### Vías sensoriales

En su forma más simple, las vías sensoriales están formadas por tres neuronas. La primera neurona o **neurona de primer orden** es una célula de morfología bipolar; una de sus prolongaciones está en contacto con el receptor y la otra ingresa al SNC donde hace sinapsis con la **neurona de segundo orden**. El axón de esta segunda neurona se decusa (cruza al lado opuesto del SNC) y hace sinapsis con la **neurona de tercer orden**, localizada en el tálamo. El axón de la tercera neurona se proyecta a la corteza sensorial primaria correspondiente. Algunas vías sensoriales están constituidas por más de tres neuronas.

A lo largo de las vías sensoriales, las neuronas de primero, segundo y tercer orden se agrupan en regiones llamadas “estaciones de relevo”. Las estaciones de relevo, entonces, consisten en conjuntos ordenados de cuerpos neuronales e interneuronas<sup>3</sup> (es decir, sustancia gris), que se localizan en sectores delimitados de las astas grises de la médula espinal, de los núcleos del encéfalo y de la corteza cerebral. En las estaciones de relevo,

<sup>3</sup> En estas estaciones de relevo, hay dos tipos de neuronas: las de proyección tienen cuerpo más grande y axones largos para conducir las señales a la estación siguiente, y las interneuronas tienen axones cortos que sirven para conectar las neuronas de proyección entre sí y con otras estructuras (motoras por ejemplo).

hacen sinapsis las fibras que vienen de la etapa anterior, así como las interneuronas que conectan los cuerpos de las neuronas de proyección entre sí y con otras estructuras. En las estaciones de relevo se transforma la información recibida, por ejemplo, puede ser atenuada o amplificada antes de ser transmitida a la estación siguiente<sup>4</sup>. Las fibras que conectan las estaciones en su camino hacia la corteza son los axones de las neuronas de proyección, cuyo cuerpo forma parte de la estación de relevo. Las fibras se agrupan en haces de sustancia blanca, y en algunos casos son tan prominentes que se observan a simple vista (las fibras de proyección que constituyen las radiaciones ópticas, las fibras comisurales que constituyen el cuerpo calloso, etc.), aunque en la mayoría de los casos no son tan evidentes.

La disposición de los cuerpos neuronales en las estaciones de relevo y de las fibras de proyección en los haces blancos responde a un orden de lo más estricto. Ese orden refleja la disposición de los receptores en la superficie receptora (piel, retina, cóclea), de manera que cualquier sección de la vía sensorial representa un mapa topográfico de la superficie receptora. Esta organización topográfica llega hasta las áreas primarias de la corteza cerebral y se extiende a las áreas secundarias. Además del ordenamiento, la vía refleja la densidad con que se distribuyen los receptores en la periferia, de manera que las zonas de la superficie receptora con mayor concentración de receptores (el pulpejo de los dedos, la fóvea central de la retina, los sectores más sensibles de la lengua o de la mucosa nasal) estarán representadas por una mayor densidad de fibras en los haces y de cuerpos neuronales en las estaciones de relevo.

En cada una de las estaciones de relevo, la información sensorial inicialmente recogida por los receptores sufre transformaciones sucesivas, por lo que a la corteza cerebral no llega material en bruto, sino información ya elaborada. El análisis de la información en varias etapas sucesivas recibe el nombre de procesamiento serial, que es típico de las vías sensoriales, pero no sólo de ellas; también es un principio de organización y de funcionamiento de las vías eferentes (motoras) y de la propia corteza cerebral durante la elaboración más compleja de la información. Las estaciones de relevo son, además, un punto en el que la información sensorial puede interactuar con la salida motora del nivel correspondiente, lo que se conoce como integración sensoriomotora.

La segregación funcional es otra característica importante de los sistemas sensoriales. Por ejemplo, dentro del sistema somatosensitivo, se distinguen las modalidades para el tacto, la temperatura, la propiocepción y el dolor, que cuentan con receptores, estaciones de relevo y haces de fibras separados. La segregación funcional de los sistemas sensoriales

---

<sup>4</sup> El término “estación de relevo” no es el más preciso porque las estaciones procesan la información, es decir, la modifican antes de transmitirla hacia la estación siguiente.

se extiende desde los receptores hasta la corteza primaria y es una característica también de la especialización funcional de las cortezas de asociación. En su sentido más general, el concepto de segregación funcional significa que el SNC no tiene homogeneidad funcional, sino que cada una de sus partes está especializada en un tipo específico de procesamiento.

Una consecuencia de la segregación funcional es que cuando se apoya en vías paralelas, otorga la ventaja de poder procesar simultáneamente distinto tipo de información. El procesamiento en paralelo es la modalidad de trabajo que permite analizar simultáneamente distintos aspectos de un fenómeno a través de múltiples vías de procesamiento. A pesar de que la palabra “paralelo” sugiere la imagen de dos rectas idénticas, las vías en paralelo no son exactamente idénticas, sino que, como hemos visto, transportan información acerca de distintos aspectos del estímulo (por ejemplo, la textura, la temperatura o el movimiento en el sistema somatosensitivo, o la forma, el color y el movimiento en el sistema visual). Más aún, dentro de una modalidad segregada como el dolor, incluso hay vías de conducción rápidas y lentas que trabajan simultáneamente en paralelo.

El procesamiento serial (en etapas sucesivas) sugiere de por sí una jerarquía con niveles subordinados. La organización jerárquica se verifica fundamentalmente en dos aspectos de la actividad de las neuronas de una vía sensorial: las diferencias de tamaño y de forma de los campos receptivos y la especificidad de la respuesta neuronal. El **campo receptivo** de una neurona sensorial es el área de la periferia (el conjunto de receptores) en la cual la aplicación de un estímulo evoca una respuesta en la neurona. En una neurona de primer orden, el campo receptivo es relativamente pequeño, mientras que el de una neurona de segundo orden es más amplio. Esto se debe a que la neurona de segundo orden recibe sinapsis de varias neuronas de primer orden y esta convergencia hace que su campo receptivo resulte de la superposición de los campos receptivos de las neuronas que le envían información.

Otro rasgo de la organización jerárquica se expresa en que las propiedades de respuesta de las neuronas cambian según el nivel en el que se encuentren. A medida que se asciende en la jerarquía, las neuronas responden a atributos más abstractos y más específicos de los estímulos. Por ejemplo, en la vía visual, las neuronas ganglionares de la retina responden a un punto luminoso aplicado en su campo receptivo; en cambio, las neuronas de la corteza visual primaria responden a estímulos presentados en una porción más amplia del campo visual (por la superposición de los campos receptivos), pero sólo si esos estímulos poseen una característica específica. Por ejemplo, algunas neuronas visuales corticales se activan cuando el estímulo es una barra luminosa horizontal y no responden si la barra tiene otra orientación (vertical u oblicua), ni tampoco si se le presenta un punto luminoso, aunque caiga dentro de su campo receptivo. Otras responden si la barra tiene una orientación

oblicua y otras, si la barra es vertical. Por su parte, las neuronas de las áreas visuales secundarias responden a rasgos aún más específicos como el desplazamiento de un borde en una dirección y no en otra. Dentro de la corteza de asociación visual, se han identificado 35 zonas, conectadas en serie y en paralelo, en las que hay neuronas individuales que responden a configuraciones tan específicas como letras, objetos, rostros, movimiento mecánico o movimiento animado.

Inicialmente, se pensó que las vías sensoriales respondían sólo a los principios de organización serial y jerárquico. Con el descubrimiento de la segregación funcional, en particular, de la existencia de varias vías en paralelo en cada sistema sensorial, se complejizó el panorama incluyendo el procesamiento en paralelo. Cada una de estas vías, a su vez, lleva a cabo un procesamiento serial y se comunica con componentes de vías paralelas a través de la interacción lateral.

La mayor parte de las fibras de las neuronas sensoriales de segundo orden, antes de llegar al tálamo, cruzan al otro lado de la línea media. Este punto tiene una localización constante y diferente para cada vía y se denomina *punto de decusación*. También la vía motora se decusa en el nivel del tronco cerebral. La decusación de las vías sensoriales y motora tiene por consecuencia que el hemisferio derecho controla la sensibilidad y actividad motora del hemicuerpo izquierdo y el hemisferio izquierdo, la sensibilidad y actividad motora del hemicuerpo derecho. Aún no se comprende la ventaja evolutiva de esta disposición.

Todas las vías sensoriales, excepto la olfatoria, hacen sinapsis en el tálamo, en donde se encuentra la neurona de tercer orden. Estas neuronas forman un núcleo o un conjunto de núcleos específicos para cada modalidad. Los núcleos sensoriales talámicos muestran también segregación funcional; por ejemplo, para la vía somatosensitiva hay núcleos separados para el tacto discriminativo, el dolor, la temperatura y la propiocepción. Los axones de las neuronas de tercer orden se proyectan a la corteza cerebral siguiendo los principios de segregación funcional y organización topográfica. Desde el tálamo, hay también proyecciones hacia otras estructuras, en particular, deben mencionarse las proyecciones hacia los núcleos amigdalinos, que juegan un papel importante para la detección de estímulos emocionales.

### *Procesamiento cortical*

El procesamiento sensorial no termina con el arribo de la información a la corteza cerebral; todo lo contrario, en la corteza se llevan a cabo los procesos más complejos y allí, la información se recombina para representar los atributos más específicos de los estímulos. La corteza también opera de acuerdo a los principios de segregación funcional, procesamiento en serie y en paralelo. Como vimos, las neuronas sensoriales de tercer

orden talámicas se proyectan a la corteza sensorial primaria correspondiente (cortezas primarias visual, somatosensitiva o auditiva). Las cortezas sensoriales primarias pueden ser definidas, entonces, como las regiones que reciben las proyecciones desde el tálamo y son la puerta de entrada de cada vía sensorial a la corteza. La corteza sensorial secundaria es el área que recibe las proyecciones desde la corteza primaria de la misma modalidad. Se considera corteza terciaria, heteromodal o multisensorial a la que recibe proyecciones desde más de un sistema sensorial; la mayoría de las proyecciones que recibe esta corteza provienen de las áreas secundarias. Como vemos, cada nivel cortical recibe principalmente señales desde el nivel anterior y agrega un nuevo análisis y recombinación de la información sensorial. Esta organización jerárquica determina los distintos efectos de las lesiones. Así, una lesión en la vía sensorial, el tálamo o la corteza primaria producirá déficits elementales tales como la pérdida de la sensibilidad en una parte de la superficie receptora (anestesia de una parte de la piel, ceguera en una parte del campo visual, sordera para sonidos relacionados con determinados tonos), mientras que la lesión en las áreas secundarias no afectará las sensaciones elementales, pero sí el reconocimiento perceptivo, y una lesión en las áreas terciarias afectará procesos cognitivos más complejos y multisensoriales (por ejemplo el lenguaje, la memoria, la planificación, etc.).

## **El sistema somatosensitivo**

El sistema somatosensitivo (“soma” significa cuerpo) es el sistema que procesa las sensaciones corporales. Una parte del sistema es exteroceptiva porque analiza los estímulos que la piel de nuestro cuerpo recibe desde el exterior. Otra parte es propioceptiva porque está dedicada a los estímulos que se originan en nuestro propio cuerpo como resultado de la postura o el movimiento. El sistema está constituido por cuatro submodalidades de sensibilidad somática, cada una de las cuales se origina en un grupo de receptores específicos y posee vías sensoriales en paralelo que conducen la información somática hacia el tronco, el tálamo y la corteza cerebral<sup>5</sup>. Este sistema es esencial para el reconocimiento de objetos por el tacto y para guiar y controlar los movimientos.

### ***Organización en paralelo del sistema somatosensitivo***

El tacto es la submodalidad que permite percibir la textura de los objetos y el desplazamiento de los mismos sobre la piel. Se origina en receptores periféricos especializados, de distinto tipo, que están localizados en las capas superficiales y profundas

---

<sup>5</sup> Aunque suelen considerarse cuatro submodalidades, en rigor hay aún más vías somatosensitivas si consideramos las variedades dentro de cada submodalidad. Por ejemplo, la sensibilidad táctil se origina en receptores de adaptación rápida y en receptores de adaptación lenta, hay vías de conducción rápida y lenta para el dolor y subtipos dentro de la sensibilidad propioceptiva.

de la piel. Entre los receptores de la piel hay algunos de adaptación rápida<sup>6</sup>, como los corpúsculos de Meissner, que se encuentra en gran número en zonas sensibles como el pulpejo de los dedos y que reaccionan rápidamente ante el contacto de un objeto. Estos receptores están relacionados con el tacto fino (tacto epicrítico). Otros receptores, como los corpúsculos de Merckel son de adaptación lenta, son menos numerosos y descargan prácticamente durante todo el tiempo que persiste un estímulo.

La vía táctil está constituida por tres neuronas: el receptor ubicado en la piel constituye el extremo de una prolongación de la neurona sensorial de primer orden. El cuerpo de la neurona de primer orden está localizado en el ganglio de la raíz dorsal de la médula espinal y su axón ingresa al SNC por la raíz posterior medular y asciende por el cordón posterior de la médula hasta hacer sinapsis con la neurona sensorial de segundo orden. El cuerpo de la neurona de segundo orden está localizado en el bulbo y su axón se decusa (cruza al lado opuesto) y asciende a lo largo del tronco cerebral hasta hacer sinapsis con la neurona de tercer orden. El cuerpo de la neurona de tercer orden se localiza en un núcleo específico del tálamo y su axón se proyecta a la corteza somatosensitiva primaria (S1). La corteza S1 ocupa la circunvolución parietal ascendente, inmediatamente por detrás de la cisura de Rolando (figura 3).

La propiocepción es la submodalidad que informa acerca de la posición y el desplazamiento de los segmentos corporales. Los receptores de este sistema están localizados en las articulaciones, los tendones y los músculos, y se activan cuando una articulación se pone en movimiento, cuando un tendón es sometido a tensión y cuando el músculo modifica su longitud por contracción o relajación. Las fibras que conducen esta información, siguen por la médula espinal el mismo camino que la modalidad anterior, aunque de manera segregada, y también terminan en la corteza S1 (figura 3).

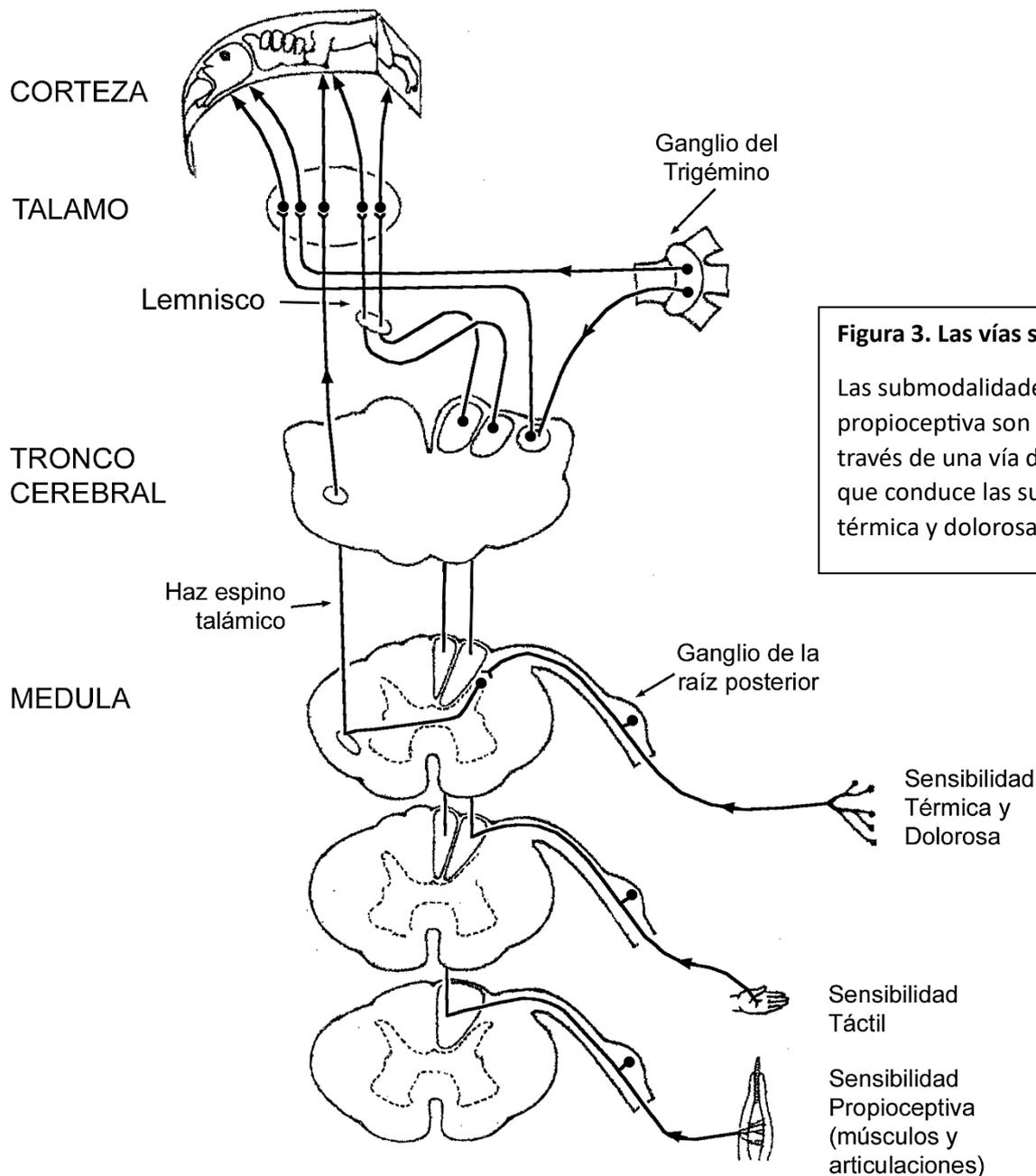
La tercera submodalidad es la nocicepción o sensibilidad dolorosa. Los receptores de este sistema están localizados en la piel y reaccionan específicamente cuando un agente nocivo o noxa (una aguja, por ejemplo) incide sobre la piel y daña el tejido. La vía ascendente de esta modalidad es diferente a la que lleva información táctil y propioceptiva a la corteza S1. En este caso, el axón de la neurona de primer orden ingresa a la médula espinal y establece inmediatamente sinapsis con la neurona de segundo orden, cuyo cuerpo está localizado en el asta posterior de la médula. El axón de la segunda neurona cruza inmediatamente hacia el lado opuesto y asciende por el cordón lateral hasta el

---

<sup>6</sup> Los receptores se adaptan (dejan de descargar) cuando los estímulos son persistentes y constantes. Si tardan poco en adaptarse se los denomina de adaptación rápida y si tardan mucho se los denomina de adaptación lenta.

tálamo, en donde hace sinapsis con la neurona sensorial de tercer orden. La tercera neurona envía su axón hacia la corteza S1 (figura 3).

La cuarta submodalidad es la sensibilidad térmica, que informa acerca de la temperatura. Los receptores periféricos de la vía reaccionan según la temperatura del objeto que toma contacto con la piel. La vía dentro del SNC sigue el mismo recorrido que la que lleva información nociceptiva a la corteza S1.



**Figura 3. Las vías somatosensitivas**

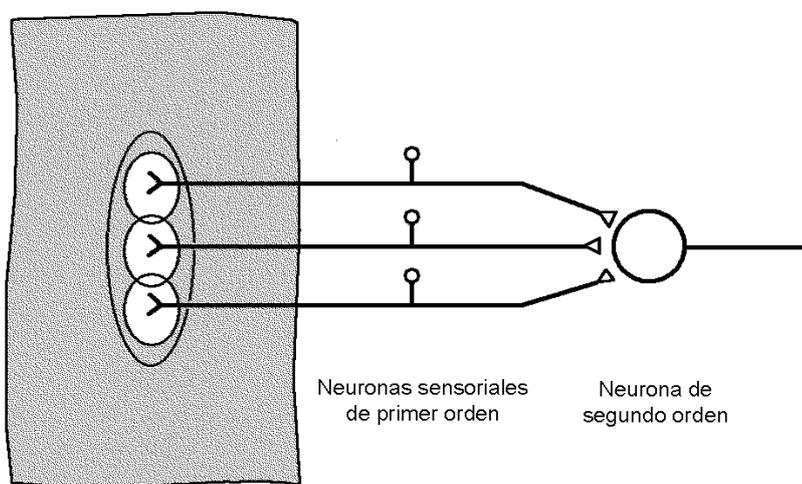
Las submodalidades táctil y propioceptiva son conducidas a través de una vía diferente a la vía que conduce las submodalidades térmica y dolorosa.

Las sensaciones somáticas (de las cuatro submodalidades) originadas en un lado del cuerpo se proyectan al área S1 del lóbulo parietal contralateral, que es el área de proyección primaria de la sensibilidad somática.

Las fibras de cada una de las submodalidades somatosensitivas están topográficamente ordenadas a lo largo de toda la vía. Cada raíz posterior de la médula espinal contiene fibras procedentes de una región delimitada de la piel. A partir del extremo caudal de la médula, las primeras fibras en ingresar son las que recogen la sensibilidad de las partes inferiores del cuerpo y a medida que se asciende por la médula ingresan nuevos contingentes de fibras provenientes de las partes más próximas a la extremidad cefálica. Los nuevos contingentes de fibras ingresan a la vía sensorial adosándose a los que han ingresado antes, de modo que la vía tiene una disposición ordenada, somatotópica, que reproduce la disposición de los receptores en el cuerpo a lo largo de toda la vía sensorial.

### **Organización jerárquica del sistema somatosensitivo**

La organización jerárquica del sistema somatosensitivo se expresa en la diferencia entre los campos receptivos de las neuronas de primero, segundo y tercer orden. Por ejemplo, el campo receptivo de una neurona táctil es la porción de piel cuya estimulación activa a dicha neurona. La neurona sólo se activa si el estímulo se aplica dentro de su campo receptivo. Los campos receptivos de las neuronas de la vía somatosensitiva muestran una organización jerárquica, y por eso el tamaño del campo receptivo de una neurona depende del lugar que ocupe en la organización jerárquica. La neurona de primer orden sólo responde a estímulos aplicados dentro de su campo receptivo. Varias neuronas de primer orden hacen sinapsis sobre una neurona de segundo orden y, como resultado de esta convergencia, la neurona de segundo orden se activa por estímulos aplicados en una región más amplia resultante de la superposición de los campos receptivos de las neuronas de primer orden que le envían información (figura 4). De manera similar, el campo receptivo de una neurona de tercer orden es el resultado de la superposición de los campos receptivos de las neuronas de segundo orden de las que recibe información. El principio jerárquico que rige este tipo de conexiones conduce a un aumento progresivo del tamaño del campo receptivo desde las neuronas de primer orden a las neuronas de alto orden.



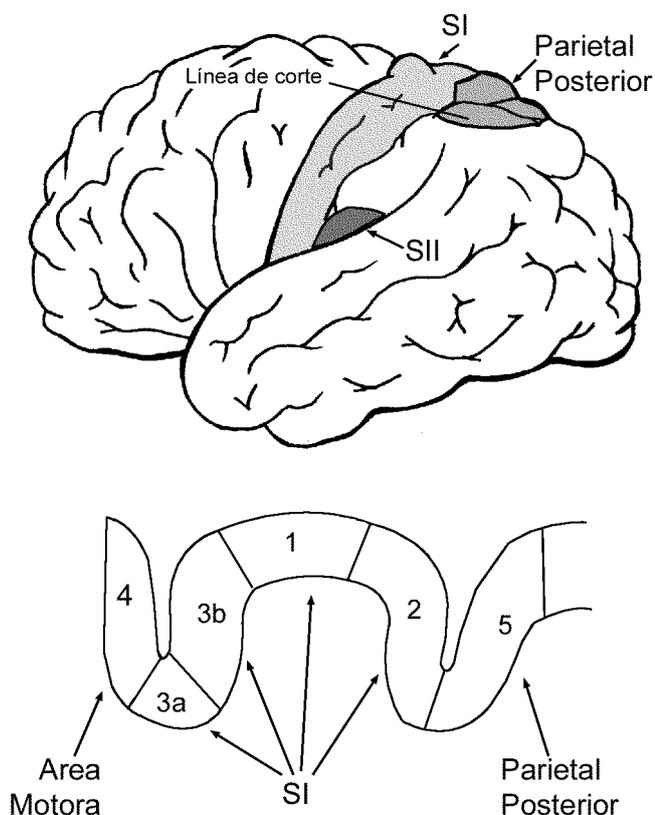
**Figura 4. Las diferencias entre los campos receptivos de las neuronas de la vía somatosensitiva**

Los campos receptivos de las neuronas de primer orden son la superficie de la piel en la cual un estímulo activa a la neurona. Como resultado de la convergencia de varias neuronas de primer orden en una neurona de segundo orden, el campo receptivo de la segunda es más amplio.

Aunque la forma de un objeto se puede percibir de manera pasiva cuando éste toca la piel, por lo general, el tacto es un proceso activo en el que interviene la exploración a través de movimientos de palpación de los dedos. Así, participan en paralelo las cuatro submodalidades de la sensibilidad somática.

Por ejemplo, en el reconocimiento de un tenedor, las propiedades físicas del objeto excitan a los distintos receptores. La submodalidad táctil informará sobre la textura, aristas y bordes del tenedor, la propioceptiva informará sobre su forma y tamaño (a partir del registro del movimiento y la postura de los dedos durante la palpación), la modalidad térmica registrará que se trata de un objeto frío, y finalmente la modalidad del dolor se activará si ejercemos presión sobre una de las puntas del tenedor.

La información somatosensitiva acerca de un objeto es fragmentada por los receptores periféricos que reaccionan a propiedades físicas específicas del objeto. Esta información debe ser integrada e interpretada en el cerebro, y la corteza cerebral es el lugar en el que se realiza esta integración. La corteza somatosensitiva tiene tres partes: la corteza somatosensitiva primaria o S1, la secundaria o S2 y la corteza parietal posterior que es una corteza de asociación multimodal (figura 5).



**Figura 5. Cortezas somatosensitivas**

Arriba: vista lateral de las cortezas somatosensorial primaria (S1), secundaria (S2) y de asociación multimodal (parietal posterior).

Abajo: representación de la corteza S1 a través de un corte realizado por la línea dibujada arriba que muestra las áreas de Brodmann 3a, 3b, 1 y 2 que conforman S1. También se observa, por delante, la corteza motora primaria (área 4) y, por detrás, la corteza parietal posterior (área 5).

## Mapas topográficos, láminas y columnas

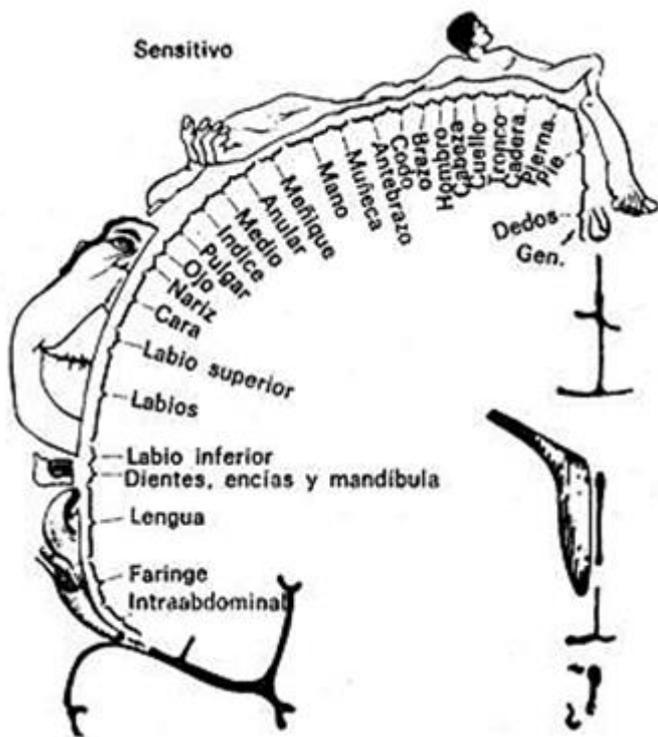
Tres aspectos caracterizan la organización de las neuronas en la corteza cerebral: la disposición en mapas topográficos y el ordenamiento de las conexiones en láminas y columnas.

### *Mapas topográficos*

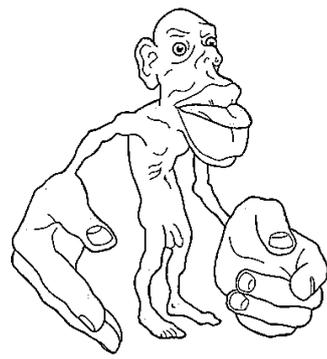
Ya hemos señalado que los sistemas sensoriales se caracterizan por poseer una organización topográfica. Esto significa que, en las vías sensoriales, la disposición de neuronas en los núcleos o “estaciones de relevo” (regiones de sustancia gris) y de los axones en los haces de proyección (sustancia blanca) es estrictamente ordenada. Este ordenamiento mantiene, refleja y representa en el SN, la disposición espacial y la densidad de los receptores ubicados en las superficies sensibles de la periferia (también llamadas superficies receptoras). El mismo orden caracteriza la proyección desde el tálamo hacia la corteza sensorial primaria y la disposición de las neuronas dentro de la misma corteza primaria, de manera que puntos de estimulación adyacentes o próximos en la periferia activan neuronas adyacentes o próximas en la corteza cerebral. Por ejemplo, si se estimulan dos puntos próximos de la piel, se activarán dos neuronas próximas en el área somatosensitiva primaria (S1) y, en su conjunto, el área somatosensitiva primaria constituye un mapa somatotópico, es decir, un mapa topográfico de las partes del cuerpo. Lo mismo sucede en el sistema visual; si dos puntos luminosos están próximos entre sí, estimularán fotorreceptores próximos entre sí en la retina, y esta proximidad se mantendrá a lo largo de toda la vía visual incluida la corteza visual primaria (V1) ubicada en el lóbulo occipital. En consecuencia, cada punto de la corteza visual primaria corresponde a un punto de la retina, y la corteza visual primaria en su conjunto forma un mapa retinotópico, es decir, un mapa topográfico del campo visual reflejado en la retina. Algo similar sucede con la vía auditiva; si el oído es estimulado por dos tonos próximos (sean ambos graves o agudos), se activarán receptores auditivos próximos en el oído interno, la proximidad se mantendrá a lo largo de toda la vía auditiva hasta activar neuronas próximas en la corteza auditiva primaria (A1) del lóbulo temporal; si los tonos son muy alejados (un tono muy grave y el otro muy agudo), las neuronas activadas en la corteza estarán más alejadas. Esto se debe a que la disposición de los receptores en el oído interno y de las neuronas en la corteza auditiva primaria conforma un mapa tonotópico, es decir, un mapa topográfico de frecuencias (tonos). El principio general que rige para las áreas de proyección primaria de las vías sensoriales es que neuronas adyacentes en la corteza cerebral tienen campos receptivos adyacentes.

Por otro lado, se observa que las zonas de la periferia con mayor capacidad discriminativa, como la piel del pulpejo de los dedos de la mano, o la fóvea central de la

retina, tienen una mayor representación en las cortezas primarias, en comparación con las zonas con menor capacidad discriminativa, como la piel de la espalda o las zonas periféricas de la retina. Esto se debe a que hay mayor densidad de receptores periféricos, es decir, mayor cantidad de receptores por mm<sup>2</sup>, en las zonas con mayor capacidad discriminativa que en las que tienen menor capacidad discriminativa. En la figura 9, se muestra una representación del mapa somatosensitivo humano, también llamado “homúnculo sensitivo”, que revela que la superficie de corteza dedicada a recibir información proveniente de la cabeza y las manos, es mayor en comparación con la superficie de corteza dedicada a recibir información proveniente del tronco y las piernas.



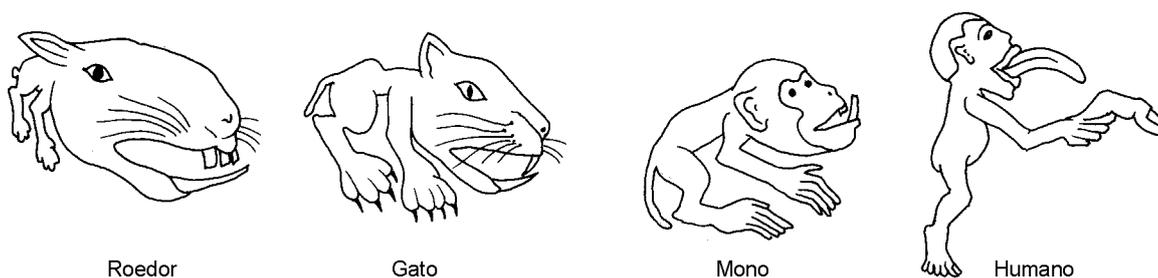
**Figura 9. Mapa somatosensitivo humano**  
 A la izquierda, representación de las partes del cuerpo en el mapa somatosensitivo. El corte pasa por la circunvolución parietal ascendente, en donde se ubica la corteza S1.  
 Abajo: caricatura basada en el mapa somatosensitivo.



El estudio de los mapas topográficos se basó en el método de estimulación y registro, que utiliza la técnica de los potenciales evocados. El principio es sencillo: 1) se colocan electrodos sobre la corteza cerebral, que registran la actividad eléctrica de las neuronas subyacentes a cada electrodo, 2) se aplican estímulos a distintas partes de la superficie receptora (piel, retina, etc.) y 3) se correlaciona la región estimulada del cuerpo, campo visual, etc., con la localización del electrodo que registra mayor actividad. De esta manera, se traza un mapa cortical que “representa” topográficamente la disposición de los receptores en la periferia. Por otro lado, el mapa somatomotor se estudia con una técnica de estimulación en la que se aplica un impulso eléctrico en la corteza y se observa qué músculo o grupo de músculos se contrae.

Por último, las diferencias interespecies también ilustran la manera en que se refleja en la corteza cerebral la importancia funcional de las diferentes zonas de la periferia. En la

figura 10, se muestran caricaturas de diferentes especies, elaboradas sobre la base de los mapas topográficos, en las que las partes más grandes corresponden a los sectores corporales más relevantes para el sentido del tacto de cada especie.



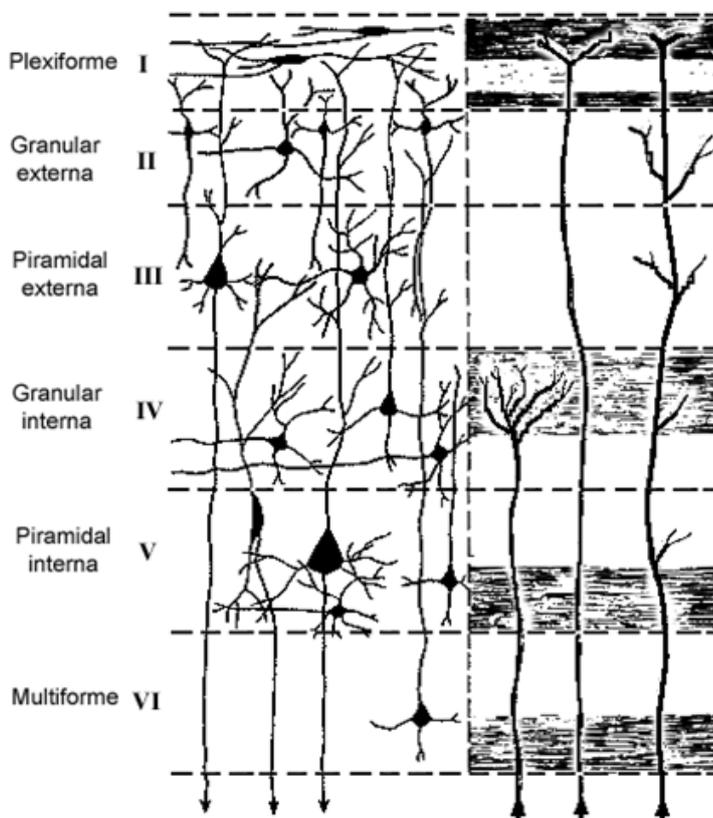
**Figura 10.**

Caricaturas de un roedor, un gato, un mono y un humano, elaboradas sobre la base de los mapas somatosensitivos de dichas especies.

### Láminas y columnas

La corteza cerebral mide apenas unos 4 a 6 milímetros de espesor y, según las regiones, tiene de 3 a 6 capas que se distinguen por el tipo de células y fibras que contienen (figura 11). La **organización laminar** (en láminas o capas) ordena las conexiones de entrada y salida. Las cortezas sensoriales primarias tienen seis capas; la entrada de la información desde el tálamo se hace sobre todo por la capa IV, y la salida es por las capas II, III, V y VI. La capa I (plexiforme) es la más superficial, tiene pocos cuerpos neuronales y está constituida por una densa red de fibras; a esta capa llegan prolongaciones de fibras que se originan en otras áreas corticales y el tálamo, que establecen conexiones con las dendritas apicales (del ápice) de células cuyo cuerpo se localiza en otras capas.

La capa IV (granular interna) está constituida por células granulosas y estrelladas, y como se mencionó más arriba, es el principal sitio de llegada de



**Figura 11. Estructura laminar de la corteza cerebral**

las aferencias sensoriales provenientes del tálamo. Esta capa es muy prominente en la corteza visual primaria de los primates y forma una estría que se observa casi a simple vista (lo que motivó que a la corteza visual primaria se la denomine corteza estriada). Las capas III (piramidal externa), V (piramidal interna) y VI (multiforme) contienen células piramidales con cuerpo mediano o grande y axones largos, estructuras apropiadas para el envío de la información a distancia. Los axones de las células piramidales de la capa III se proyectan a áreas corticales del mismo hemisferio por medio de fibras de asociación y al hemisferio opuesto por fibras de proyección. La capa V contiene las células piramidales más grandes, con axones que se proyectan hacia los ganglios de la base, el tronco cerebral y la médula espinal; esta capa es muy prominente en la corteza motora primaria. La capa VI contiene distintos tipos celulares, entre ellos células piramidales que se proyectan al tálamo.

El número de capas y su organización celular permitió la identificación precisa de áreas corticales con distinta estructura citoarquitectónica y el trazado de mapas citoarquitectónicos, como el de Brodmann del año 1930. Sin embargo, el significado funcional de estas áreas aún está en estudio. Los mapas topográficos de las áreas primarias descritos con la utilización de técnicas funcionales confirmaron que algunas de las áreas citoarquitectónicas eran también áreas funcionales. Por ejemplo, el área somatosensitiva primaria coincide con las áreas de Brodmann 1, 2 y 3, el mapa motor primario con el área 4 de Brodmann y el mapa visual primario con el área 17.

Inicialmente, los mapas topográficos fueron estudiados con electrodos de 1 a 1,5 mm<sup>2</sup> que se apoyaban sobre la superficie de la corteza. Posteriormente, se comenzó a utilizar microelectrodos que permitían registrar la actividad de áreas mucho más pequeñas y microelectrodos penetrantes capaces de registrar la actividad de las células de cada capa. De esta manera, emergió un panorama más preciso y comenzó a comprenderse la organización de la corteza como un sistema tridimensional con propiedades funcionales que emergen a partir de la disposición de sus células en láminas y columnas.

En 1957, Mountcastle descubrió que las células de la corteza somatosensitiva están organizadas en columnas que se extienden en sentido vertical a través de las seis láminas o capas. Observó que, si introducía un microelectrodo en sentido estrictamente perpendicular a la corteza, la actividad que registraba a nivel de cada capa se correspondía con una única modalidad somatosensitiva; por ejemplo, en una penetración vertical dada, las células de todas las capas se activaban con estímulos propioceptivos. En cambio, si el electrodo penetraba de manera oblicua la actividad registrada en cada capa correspondía a modalidades diferentes. Por ejemplo, las células de las primeras capas respondían a estímulos propioceptivos y las de las capas más profundas a estímulos táctiles. Esto sugería que, además de una organización topográfica que representaba las distintas partes del cuerpo, había una **organización en columnas** que respondían a distintas modalidades

somatosensitivas. Como veremos luego, esto condujo a la descripción, no de uno, sino de cuatro mapas somatotópicos en paralelo dentro del área somatosensitiva primaria (también llamada S1). El concepto de una columna vertical como una unidad funcional básica se ha apoyado en la afinidad anatómica y funcional de las células alineadas verticalmente, que tienden a conectarse entre sí. Incluso las conexiones entre áreas corticales del mismo hemisferio o del hemisferio contralateral tienen una organización columnar. El concepto tuvo una vasta aplicación en el estudio de la corteza, por ejemplo, en el descubrimiento de columnas de orientación en la corteza visual (en donde todas las células de una misma columna responden a barras luminosas con la misma orientación).

## **Referencias**

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

Mountcastle, V. (1957). Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. *Journal of Neurophysiology*, 20, 408-434.