

1

Evolución de la neuropsicología



SEMBLANZAS BIOGRÁFICAS

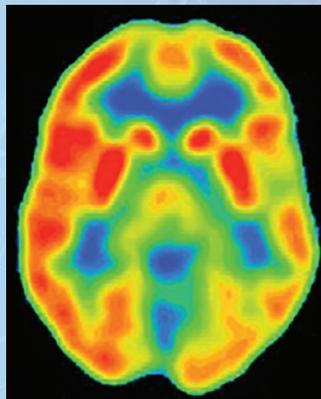
Vivir con una lesión cerebral traumática

L.D., un golfista ambicioso, había trabajado como cocinero. Después del daño cerebral, los abogados que negociaban su caso estaban asombrados porque L.D. seguía sobresaliendo en el golf pero al mismo tiempo no podía retornar a su trabajo anterior como cocinero.

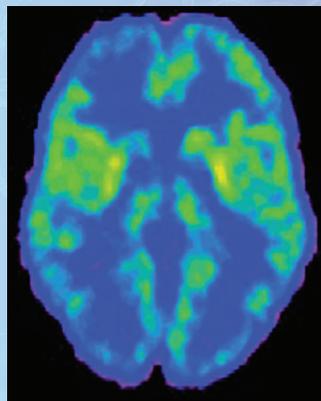
Cuatro años antes, cuando tenía 21, L.D. fue invitado a participar en una promoción deportiva en un pub. Se sintió mal y un empleado del lugar lo acompañó hasta un balcón. Cuando se encontraba allí, se resbaló del empleado que lo sostenía y cayó cinco tramos de escaleras, mientras se golpeaba la cabeza contra los escalones y la pared. Fue llevado inconsciente hasta la sala de emergencias del hospital local, donde su estado de conciencia fue evaluado con una puntuación de 3 en la Escala de Coma de Glasgow, la puntuación más baja de la escala de 3 a 15.

Una tomografía computarizada (TC) mostró hemorragia y edema del hemisferio derecho de L.D. Un neurocirujano realizó una craneotomía (abertura del cráneo) sobre su corteza frontal derecha para aliviar la presión y eliminar la sangre. Una segunda TC mostró un nuevo sangrado del lado izquierdo de su cerebro y se realizó una segunda craneotomía.

Cuando fue dado de alta de hospital, 6 semanas más tarde, la memoria que tenía L.D. de los acontecimientos consistía solo en que había entrado en el pub y que había vuelto a tener conciencia en un hospital 3 semanas



CORTESÍA DR. MARVIN BERGSHEIDER



CORTESÍA DR. MARVIN BERGSHEIDER

más tarde. L.D. no pudo regresar a trabajar porque encontraba muy difícil las múltiples tareas involucradas en la preparación de las comidas. Solicitó una indemnización de la compañía que había presentado la promoción deportiva y del pub donde había sufrido el traumatismo.

Nosotros observamos que L.D. se sentía frustrado y molesto cuando intentaba cocinar. Había perdido el sentido del olfato y el del gusto y no mostraba interés en la socialización. L.D. había terminado una relación de 4 años con su novia. Le realizamos un extenso examen neuropsicológico y sus puntuaciones en la mayoría de las pruebas fueron normales, a excepción de aquellas referidas a la memoria verbal y la atención. Los estudios de resonancia magnética (RM), un método de barrido encefálico que puede mostrar en detalle la estructura cerebral, demostró cierto daño difuso a ambos lados del cerebro. Las imágenes de tomografía por emisión de positrones (PET) comparan el flujo sanguíneo en un cerebro sano (arriba) con el flujo sanguíneo en pacientes similares a L.D. (abajo).

Sobre la base de casos anteriores de pacientes con lesiones traumáticas y síntomas conductuales y cerebrales similares a los de L.D., recomendamos la indemnización, que el paciente recibió, además de ayuda para encontrar un trabajo menos exigente que la cocina. L.D. pudo vivir solo y retornó con éxito a la práctica del golf.

Según las estimaciones del National Institute of Neurological Disorders and Stroke, 1,7 millones de residentes en los Estados Unidos reciben atención médica cada año después de sufrir un **traumatismo de cráneo o encefalocraneal (TEC)**, lesión del encéfalo resultado de un golpe en la cabeza (que se detalla en la **Sección 26.3** e incluye la *convulsión*, término común para el TEC leve). El TEC es un factor que contribuye al 30% de las muertes por accidentes y puede ser el resultado de golpes en la cabeza mientras se practican deportes, por

caídas y por accidentes automovilísticos. Aunque es también la causa más usual de baja del servicio militar (Gubata y cols., 2013), el TEC ocurre con mayor frecuencia en niños menores de 6 años, adultos jóvenes y mayores de 65 años. Se desconoce la cantidad de individuos que sufren un TEC cada año y no lo informan.

El caso del paciente L.D. no es inusual ya que, en su opinión y la de sus allegados, se había recuperado en gran parte, pero problemas persistentes impiden que reanude su nivel anterior de empleo. El caso de L.D. tampoco es raro en el hecho de que asombra tanto a amigos como expertos con su capacidad para realizar algunas cosas bien mientras no puede hacer otras que parecen menos difíciles. Por último, tampoco es inusual en que el daño encefálico difuso que mostraron los métodos de barrido encefálico (véase **Capítulo 7**) no predice bien sus capacidades ni discapacidades.

Se requieren pruebas neuropsicológicas para confirmar que ha sufrido déficits cognitivos persistentes y para identificarlos. Las puntuaciones bajas de L.D. en las pruebas de memoria y atención se asocian con su dificultad para la resolución de los problemas cotidianos, habilidad mental denominada *función ejecutiva*. Así, L.D. puede jugar golf en un alto nivel porque solo requiere que ejecute un acto a la vez, pero no puede preparar una comida, que requiere que realice múltiples tareas.

El objetivo de este libro es describir la **neuropsicología**, el estudio científico de las relaciones entre la función cerebral y la conducta. La neuropsicología extrae información de muchas disciplinas (anatomía, biología, biofísica, etología, farmacología, fisiología, psicología fisiológica y filosofía, entre otras). Las investigaciones neuropsicológicas sobre la relación cerebro-conducta pueden identificar alteraciones de la conducta que son el resultado de un traumatismo de cráneo y de enfermedades que afectan el cerebro.

La neuropsicología está firmemente influida por dos investigaciones experimentales y teóricas de la función cerebral: la **teoría cerebral**, que afirma que el cerebro es el origen de la conducta, y la **teoría neuronal**, la idea de que la unidad de la estructura y la función cerebrales es la **neurona** o célula nerviosa. Este capítulo sigue el desarrollo de estas dos teorías e introduce los principios mayores de la neuropsicología, que han surgido de la investigación de la función cerebral y se aplican en capítulos posteriores.

1.1 La teoría cerebral

Mucho antes de que se conocieran las funciones del cerebro, ya se sabía cómo era su aspecto. Desde los comienzos de la historia humana, los cazadores debieron advertir que todos los animales tienen cerebro y que los cerebros de diferentes especies, incluida la humana, son muy similares, a pesar de las grandes variaciones en cuanto a su tamaño. Durante los últimos 2000 años, los anatomistas realizaron dibujos del cerebro, pusieron nombres a cada una de sus partes y desarrollaron métodos para describir sus funciones.

¿Qué es el cerebro?

Cerebro es un término derivado del latín que se refiere al tejido que se encuentra dentro del cráneo. En la **figura 1.1A** se muestra la orientación de un cerebro normal en el cráneo de un ser humano en posición erecta. Al igual que nuestro cuerpo es simétrico y tiene dos brazos y dos piernas, nuestro cerebro también lo es. Sus dos mitades casi simétricas se denominan **hemisferios**, uno a la izquierda y el otro a la derecha, como se observa en la vista frontal. Si se cierra el puño de la mano derecha y se mantiene levantado el pulgar hacia adelante, el puño puede representar la posición del hemisferio izquierdo dentro del cráneo (**fig. 1.1B**).

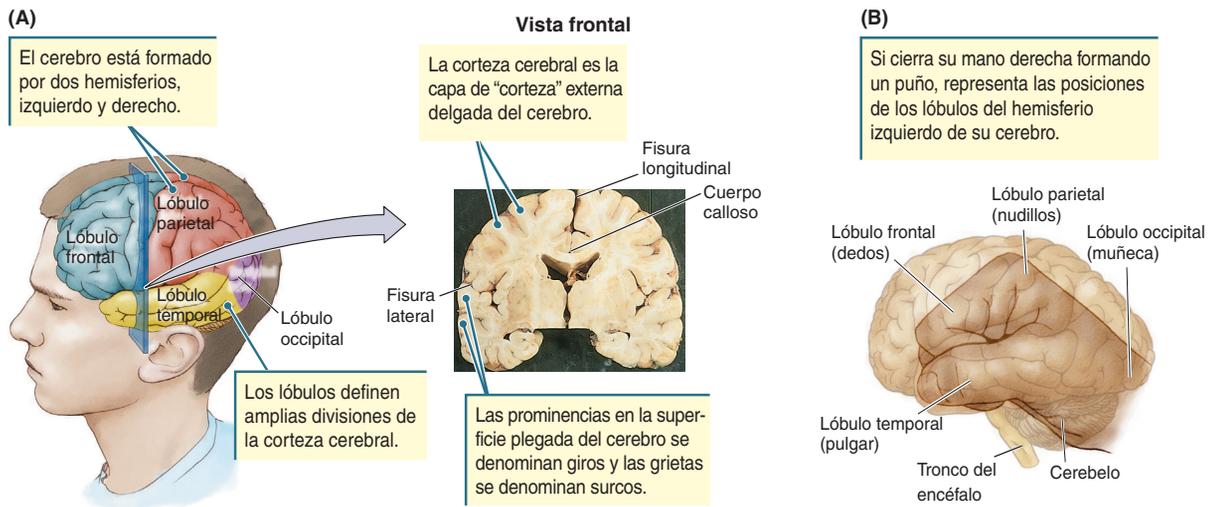


Figura 1.1 ▲

El cerebro humano (A) El cerebro humano, según se orienta dentro de la cabeza. La parte visible del cerebro intacto es la corteza cerebral, una delgada capa de tejido que presenta numerosos pliegues y se adapta perfectamente al interior del cráneo. (B) El puño de la mano derecha puede servir como guía para observar la orientación del cerebro y sus lóbulos. (Fotografía: Arthur Glauberman/Science Source).

El esquema básico del cerebro se asemeja a un tubo lleno de un líquido, llamado **líquido cefalorraquídeo** (LCR), que protege el cerebro y ayuda a eliminar los desechos metabólicos. Ciertas partes de la cubierta del tubo sobresalen y se pliegan para formar las estructuras de superficie de aspecto más complicado que atrapan inicialmente la mirada en la **figura 1.1A**. El elemento externo más característico del cerebro es el tejido arrugado que se extiende desde el frente del tubo, plegándose y cubriendo la mayor parte del cerebro (**fig. 1.1A** a la derecha). Esta capa externa es la **corteza cerebral** (que habitualmente se denomina tan solo corteza). La palabra “corteza”, del latín *cortex*, alude a la cubierta del árbol, tanto por su apariencia arrugada como porque se trata de un tejido que cubre gran parte del resto del cerebro.

Los pliegues o protrusiones de la corteza se denominan **giros** o circunvoluciones (del griego *gyrus*, por “círculo”) y las hendiduras que existen entre ellas se llaman **surcos** (del griego *sulcus*, por “zanja”). Algunos surcos grandes se denominan **fisuras**: la **fisura longitudinal**, que se observa en la vista frontal de la **figura 1.1**, divide los dos hemisferios, y la **fisura lateral** divide cada hemisferio en mitades (en nuestra analogía del puño, la fisura lateral es la hendidura que separa el pulgar de los otros dedos). Vías denominadas *comisuras*, de las cuales la más grande es el **cuerpo calloso**, conectan los hemisferios cerebrales.

La corteza de cada hemisferio se divide en cuatro lóbulos que se denominan como los huesos del cráneo que los cubren. El **lóbulo temporal** se ubica aproximadamente en el mismo lugar que el pulgar en el puño (**fig. 1.1B**). El lóbulo que se encuentra inmediatamente por encima del lóbulo temporal se denomina **lóbulo frontal** porque está ubicado en la zona anterior del cerebro. El **lóbulo parietal** se sitúa detrás del lóbulo frontal, y el **lóbulo occipital** constituye el área posterior de cada hemisferio.

La corteza cerebral abarca la mayor parte del **prosencefalo**, llamado así porque se desarrolla en la parte frontal del tubo neural que forma el cerebro primitivo del embrión. El resto del “tubo” que subyace a la corteza es el **tronco encefálico**. A su vez, este se conecta con la **médula espinal**, que es la que desciende por la columna vertebral. Para visualizar las relaciones entre estas partes del cerebro, el lector debe imaginar de nuevo el puño: los dedos plegados representan la corteza, la base de la mano representa el tronco encefálico y el brazo representa la médula espinal.

La división del cerebro en tres partes es conceptualmente útil para definir algunos aspectos de la evolución tanto anatómicos como funcionales. Desde el punto de vista evolutivo, los animales que solo tienen médula espinal precedieron a aquellos con prosencéfalo. Desde el punto de vista anatómico, durante el desarrollo prenatal, la médula espinal se forma antes que el tronco encefálico, que a su vez se forma antes que el prosencéfalo. Desde una perspectiva funcional, el prosencéfalo media las funciones cognitivas; el tronco encefálico media las funciones reguladoras como comer, beber y moverse, y la médula espinal transmite la información sensitiva al cerebro y envía órdenes desde este hacia los músculos para que estos se muevan.

¿Cómo se relaciona el cerebro con el resto del sistema nervioso?

El cerebro y la médula espinal de todos los mamíferos están protegidos por huesos: el cráneo protege el cerebro y la columna vertebral, la médula espinal. En conjunto, el cerebro y la médula espinal reciben el nombre de **sistema nervioso central (SNC)**. El SNC se conecta con el resto del cuerpo a través de fibras nerviosas.

Algunas fibras transportan información desde el SNC y otras, hacia él. Estas fibras nerviosas constituyen el **sistema nervioso periférico (SNP)**. Un elemento que distingue el sistema nervioso central del periférico es que el tejido del SNP vuelve a crecer después de dañarse, mientras que el SNC no regenera el tejido perdido. Por lo tanto, el pronóstico a largo plazo de L.D. es que tendrá poca más recuperación de las funciones cerebrales superiores tales como la planificación, pero su juego de golf puede mejorar.

Las fibras nerviosas que llevan información hacia el SNC están conectadas en gran parte con los receptores sensitivos que se encuentran en la superficie corporal y con los músculos, lo que permite que el cerebro reciba información del mundo y reaccione en concordancia. Esta subdivisión del SNP se denomina **sistema somatoneurioso** y está organizada en **vías sensitivas**, conjuntos de fibras que llevan mensajes a los sistemas sensoriales específicos, como audición, visión y tacto. Las vías sensitivas transmiten la información recogida de un lado del cuerpo principalmente hacia la corteza del hemisferio *opuesto*. El cerebro utiliza esta información para construir las imágenes del mundo, los recuerdos del pasado y las expectativas con respecto al futuro.

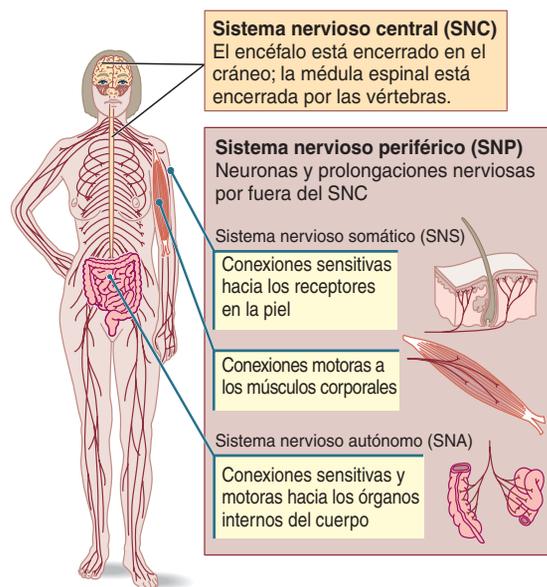
Las **vías motoras** son grupos de fibras que conectan el cerebro y la médula espinal con los músculos a través del sistema somatoneurioso. Los movimientos producidos por las vías motoras incluyen los oculares que realizamos cuando leemos este libro, los de la mano que usamos para dar vuelta las páginas y la postura del cuerpo al leer. Las partes de la corteza que producen el movimiento envían principalmente información por las vías motoras hacia los músculos del lado opuesto del cuerpo. Así, un hemisferio usa los músculos del lado opuesto del cuerpo para producir movimiento.

Las vías sensitivas y motoras también influyen en el movimiento de los músculos de los órganos internos como el latido del corazón, las contracciones del estómago y la elevación y descenso del diafragma, que llena y vacía de aire los pulmones. Las vías que controlan estos órganos son subdivisiones del SNP y forman el **sistema nervioso autónomo (SNA)**. La **figura 1.2** muestra estas divisiones principales del sistema nervioso humano.

Figura 1.2 ▼

Principales divisiones del sistema nervioso humano

En conjunto, el encéfalo y la médula espinal forman el SNC. Todas las prolongaciones nerviosas que irradian desde él y las neuronas fuera de él conectan con los receptores sensitivos y músculos en el SNC y con los órganos internos en el SNA. Esto constituye el sistema nervioso periférico (SNP).



1.2 Perspectivas sobre el cerebro y la conducta

El tema central en neuropsicología es el modo en que se relacionan cerebro y conducta. Comenzamos con tres teorías clásicas (mentalismo, dualismo y materialismo) que representan los diversos intentos de científicos y filósofos para relacionar cerebro y conducta. Después explicamos por qué los investigadores contemporáneos del cerebro suscriben al criterio materialista. Al revisar estas teorías, reconoceremos que algunas ideas de “sentido común” que usted podría tener sobre su conducta derivan de alguna de estas perspectivas (Finger, 1994).

Aristóteles: el mentalismo

El filósofo griego Aristóteles (384-322 a.C.) fue el primero en desarrollar una teoría formal de la conducta. Este filósofo propuso que una *psiquis* inmaterial es responsable de los pensamientos, las percepciones y las emociones del ser humano y de procesos tales como imaginación, opinión, deseo, placer, dolor, memoria y razón.

La *psiquis* es independiente del cuerpo pero, en opinión de Aristóteles, trabaja a través del corazón para producir la acción. Al igual que en la época de Aristóteles, las metáforas sobre “el corazón” sirven aún en la actualidad para describir nuestra conducta: “hágalo de corazón” y “ella tiene el corazón en la mano” son solo dos de ellas. La opinión de Aristóteles de que esta *psiquis* inmaterial gobierna la conducta fue adoptada por el Cristianismo en su concepto del alma y se ha difundido ampliamente en todo el mundo.

La posición filosófica de que la mente de un individuo es responsable de su conducta se denomina *mentalismo*, que significa “de la mente”. El mentalismo aún influye en la neuropsicología moderna: muchos términos (sensación, percepción, atención, imaginación, emoción, memoria y voluntad, entre ellos) todavía se usan como rótulos de los patrones de conducta (observe algunos de los títulos de este libro). El mentalismo influye también en las ideas que tiene la gente sobre el modo en que podría funcionar el cuerpo, porque se propuso que la mente era inmaterial y, por lo tanto, no tenía “partes funcionales”. Nosotros seguimos usando el término *mente* para describir nuestras percepciones de que tenemos una conciencia unitaria a pesar de reconocer que el cerebro está compuesto por muchas partes y, como lo describimos en la **Sección 1.3**, tiene muchas funciones separadas.

Descartes: el dualismo

René Descartes (1596-1650), anatomista y filósofo francés, escribió en 1684 lo que podría considerarse el primer texto sobre neuropsicología, donde le dio al cerebro un papel sobresaliente. Descartes estaba impresionado por algunas maquinarias de su época, como las de las estatuas que se exhibían para diversión del público en los jardines con fuentes de París. Cuando un transeúnte se detenía frente a alguna de esas estatuas, el peso de su cuerpo empujaba una palanca ubicada debajo que hacía que la estatua se moviera y rociara su rostro con agua. Descartes proponía que el cuerpo humano era similar a esas máquinas. Se trata de algo material y, por ende, ocupa un lugar en el espacio y responde de manera mecánica y refleja a los sucesos que lo afectan (**fig. 1.3**).

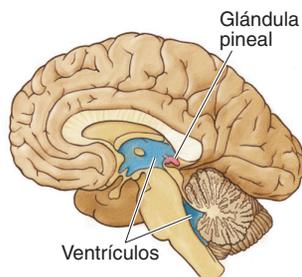
Descrita como inmaterial y sin extensión espacial, la mente, como Descartes la veía, era diferente del cuerpo. Este operaba

Figura 1.3 ▼

El acto reflejo, según

Descartes Según esta representación mecanicista del modo en que funcionan los reflejos, el calor de las llamas excita un nervio que libera líquido ventricular a través de un poro abierto. El líquido fluye a través del nervio y ocasiona no solo la retirada del pie, sino que los ojos y la cabeza se dirigen hacia el lugar de donde proviene el estímulo, las manos se adelantan y el cuerpo se inclina para proteger el pie. Descartes aplicó este concepto a conductas que hoy consideramos demasiado complejas para ser reflejas, mientras que la conducta actualmente concebida como refleja no fue pensada por Descartes. (Tomado de Descartes, 1664. Print Collector/Getty Images).





sobre la base de principios similares a los de una máquina, pero la mente decidía qué movimientos debería hacer esa máquina. Descartes ubicó el sitio de acción de la mente en la *glándula pineal*, una pequeña estructura en lo alto del tronco encefálico. Su elección se basó en la lógica de que la glándula pineal es la única estructura del sistema nervioso no compuesta por dos mitades bilateralmente simétricas y que además se localiza próxima a los ventrículos. Su idea era que la mente, trabajando a través de esta glándula, controlaba las válvulas que permitían que el LCR fluyera desde los ventrículos hacia los músculos y los nervios para llenarlos y hacer que se movieran.

Para Descartes, la corteza no era un tejido nervioso que cumplía determinadas funciones, sino simplemente una cubierta protectora de la glándula pineal. Tiempo después, la hipótesis de Descartes fue refutada por los que señalaron que cuando la glándula pineal estaba lesionada no se observaban cambios evidentes en la conducta. Hoy se piensa que la *glándula pineal* interviene en el control de los biorritmos diarios y estacionales. Y la corteza se volvió fundamental para comprender la conducta a medida que los científicos comenzaron a descubrir que realizaba las funciones que Descartes atribuía a una mente inmaterial.

La posición de Descartes de que la mente y el cuerpo están separados pero pueden interactuar se denomina **dualismo** e indica que existen dos elementos que originan la conducta. El dualismo se originó en un interrogante conocido como el **problema mente-cuerpo**: para Descartes, una persona puede ser consciente y racional solo porque tiene mente, pero ¿cómo la mente, siendo inmaterial, puede producir movimientos en un cuerpo material?

Para comprender el problema mente-cuerpo consideremos que, para poder afectar al cuerpo, la mente debería gastar energía, lo que agregaría nueva energía al mundo material. Sin embargo, la creación espontánea de nueva energía violaría una ley fundamental de la física: la ley de conservación de la materia y la energía. En consecuencia, los dualistas sostienen que la mente y el cuerpo interactúan con cierta causalidad, pero no pueden explicar de qué manera lo hacen.

Otros dualistas evitan este problema al postular que mente y cuerpo funcionan en paralelo, sin interactuar, o que el cuerpo puede afectar la mente pero esta no puede afectar al cuerpo. Estas posiciones dualistas reconocen un cuerpo y una mente pero eluden el problema de violar las leyes de la física.

La teoría de Descartes tuvo también consecuencias imprevistas y desafortunadas. Al proponer su teoría dualista de la función cerebral, Descartes también postuló que los animales no tienen mente y que, por lo tanto, se asemejan a una maquinaria, que la mente se desarrolla con el lenguaje en los niños y que la enfermedad mental afecta el proceso racional de la mente. Algunos de sus seguidores justificaron el trato inhumano hacia los animales, los niños y los enfermos mentales sobre la base de esta teoría. Para ellos, los animales carecían de mente, los niños la desarrollaban a partir de los 7 años, cuando podían hablar y razonar, y los enfermos mentales habían “perdido sus mentes”. Asimismo, la comprensión errónea de la teoría de Descartes llevó a que algunas personas argumentaran que el estudio de los animales no puede ser fuente de datos útiles para la neuropsicología humana.

Sin embargo, el mismo Descartes no fue tan dogmático. Él era amable con su perro el *Sr. Grat* y sugirió que sería posible demostrar experimentalmente que los animales tienen mente. Propuso que los indicios clave de la existencia de la mente eran el uso del lenguaje y la razón. Sugirió que si fuera posible demostrar que los animales pueden hablar o razonar, esa demostración indicaría que tienen mente. Algunas líneas de investigación interesantes de la neuropsicología experimental moderna, que se demuestran en este libro, están dirigidas al estudio comparativo de los animales y los seres humanos respecto de estas capacidades.

Darwin: el materialismo

A mediados del siglo XIX, surgió la perspectiva moderna del **materialismo**: la idea de que la conducta racional puede explicarse totalmente a partir del funcionamiento del sistema nervioso, sin necesidad de referirse a una mente inmaterial. Esta perspectiva tuvo sus raíces en las teorías evolucionistas de dos naturalistas ingleses, Alfred Russell Wallace (1823-1913) y Charles Darwin (1809-1892).

La evolución por selección natural

Tanto Darwin como Wallace observaron detenidamente las estructuras de las plantas y de los animales y la conducta animal. A pesar de la diversidad de los organismos vivos, a ambos les impresionó el número de similitudes que había entre ellos. Por ejemplo, el esqueleto, los músculos, los órganos internos y el sistema nervioso de los seres humanos, los monos y otros mamíferos son similares. Esas observaciones apoyaban la idea de que los organismos vivos deben estar relacionados, una idea ampliamente sostenida aun antes de Wallace y Darwin. Sin embargo, lo más importante fue que estas mismas observaciones condujeron a la idea de que las similitudes podrían explicarse si todos los animales hubieran evolucionado a partir de un ancestro común.

Darwin elaboró su teoría en *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural o La preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*, publicado originariamente en 1859. Darwin planteaba que todos los organismos, tanto vivos como extintos, descienden de algún ancestro desconocido que habría vivido en un pasado remoto. Los animales tienen rasgos similares porque esos rasgos pasan de los padres a sus descendientes. El sistema nervioso es una de estas características comunes y es una adaptación que surgió solo una vez en la evolución. Como consecuencia, los sistemas nerviosos de todos los seres vivos son similares porque descienden del primer sistema nervioso. Los animales que tienen cerebro se encuentran emparentados del mismo modo, porque todos los animales con cerebro descienden del primer animal que desarrolló un cerebro.

La **selección natural** es la teoría de Darwin para explicar cómo evolucionan las nuevas especies y cómo cambian con el correr del tiempo. Una **especie** es un grupo de organismos que pueden reproducirse entre ellos pero habitualmente no con miembros de otras especies. Los organismos individuales dentro de una especie varían en su **fenotipo**, los rasgos que podemos ver o medir. Algunos son grandes, otros pequeños, algunos son gordos, algunos rápidos, algunos son de color claro, algunos tienen dientes grandes. Es probable que los organismos individuales cuyas características les ayudan a sobrevivir mejor en el entorno dejen más descendientes con esas características.

Selección natural y factores hereditarios

Comenzando en 1857, Gregor Mendel (1822-1884), un monje austríaco, experimentó con las características de las plantas, como el color de las flores y la altura de las plantas de chícharos, y determinó que esas características se deben a factores hereditarios que actualmente denominamos *genes* (desarrollado en la [Sección 2.3](#)). Así, la capacidad desigual de los organismos para sobrevivir y reproducirse está relacionada con los diferentes genes que heredan de sus padres y pasan a sus descendientes.

Mendel reconoció que el entorno desempeña un papel en el modo en que los genes expresan las características: plantar chícharos altos en un suelo malo reduce su altura. Asimismo, la experiencia afecta la expresión genética: los niños que no tienen oportunidades educativas probablemente no se adaptan tan bien a la sociedad como los que asisten a la escuela. La ciencia que estudia las diferencias en la *expresión de los genes* relacionada con el entorno y la experiencia es la **epigenética** (véase [Sección 2.3](#)). Los factores epigenéticos no modifican los genes que los individuos heredan, pero afectan el hecho de que un gen esté

activo (encendido o apagado) e influyen de ese modo en los rasgos fenotípicos de un individuo.

El entorno y la experiencia desempeñan un papel importante en el modo en que los animales se adaptan y aprenden. A su vez, adaptación y aprendizaje son permitidos por la capacidad del cerebro para formar nuevas conexiones y vías. Esta **neuroplasticidad** es el potencial del sistema nervioso para el cambio físico o químico que aumenta su adaptabilidad al cambio ambiental y su capacidad para compensar la lesión. La epigenética está especialmente involucrada en describir el modo en que los genes expresan los cambios plásticos del cerebro bajo la influencia del entorno y la experiencia.

Perspectivas contemporáneas

La teoría cerebral contemporánea, como teoría científica, es tanto materialista como neutra respecto de las creencias, inclusive las religiosas. La ciencia no es un sistema de creencias, sino más bien un conjunto de procedimientos diseñados para permitir a los investigadores confirmar las respuestas a las preguntas de forma independiente. Los científicos de la conducta, tanto los que tienen ideas religiosas como los que no las tienen, usan el método científico para examinar las relaciones entre cerebro y conducta y para *reproducir* (repetir) la investigación de otros sobre las relaciones cerebro-conducta. En la actualidad, cuando los neurocientíficos usan el término *mente*, la mayoría no se está refiriendo a una entidad inmaterial, sino que lo utilizan como síntesis de las funciones colectivas del cerebro.

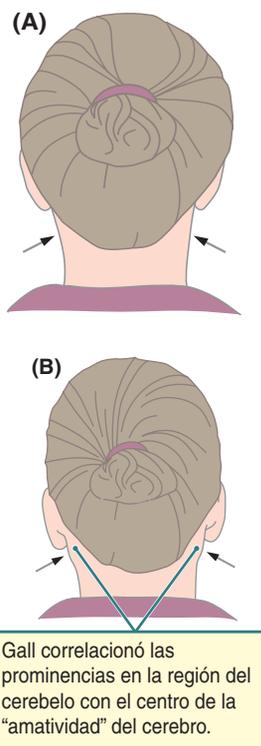
1.3 Función cerebral: conocimientos obtenidos de lesiones cerebrales

Es posible que haya oído expresiones como “la mayoría de las personas utilizan solo el 10% de sus cerebros” o “dedicó toda su mente al problema”. Ambas afirmaciones nacen de las primeras sugerencias de que las personas que sufren un daño cerebral a menudo se las arreglan muy bien. Sin embargo, los individuos afectados les dirán que han perdido ciertas conductas y conservado otras, como sucedió con L.D., con cuyo caso abrimos este capítulo. Nuestro conocimiento de la función cerebral tiene sus orígenes en individuos con daño cerebral. Ahora describiremos algunos conceptos neuropsicológicos fascinantes que han surgido del estudio de estos individuos.

Localización de las funciones

La primera teoría general que expuso la idea de que las diferentes partes del cerebro cumplen funciones distintas fue desarrollada a comienzos del siglo XIX por el anatomista alemán Franz Josef Gall (1758-1828) y su colega Johann Casper Spurzheim (1776-1832) (Critchley, 1965). Gall y Spurzheim propusieron que la corteza y sus circunvoluciones eran partes funcionales del cerebro y no solo una cubierta de la glándula pineal, hecho que avalaron al demostrar (a través de la disección) que la vía motora más característica del encéfalo, el *tracto corticoespinal* (de la corteza a la médula espinal), conduce desde la corteza de cada hemisferio hasta la médula espinal del lado opuesto del cuerpo. Esto sugería que la corteza enviaría instrucciones a la médula espinal para dirigir los movimientos de los músculos. También reconocieron que los dos hemisferios simétricos del cerebro están conectados por el cuerpo caloso y, por lo tanto, pueden interactuar.

Figura 1.4 ◀



Teoría de Gall Las depresiones (A) y las prominencias (B) en el cráneo indican el tamaño del área subyacente del cerebro y así, al correlacionarlas con los rasgos de la personalidad, indican la zona del cerebro que controla esos rasgos. Mientras Gall examinaba a una paciente (que debido a su conducta era conocida como "la viuda apasionada de Gall"), halló una protuberancia en la parte posterior del cuello donde creía que se ubicaba el centro de la "amatividad" (instinto del amor sexual) en el cerebelo. (Investigación de Olin, 1910).

Las ideas sobre la conducta propuestas por Gall comenzaron con una observación que realizó durante su juventud. Se dice que le sorprendía que algunos estudiantes con buena memoria tuvieran ojos grandes y saltones, y concluyó que un área de la memoria bien desarrollada en la corteza situada por detrás de los ojos hacía que protruieran. Con esta observación como punto de partida, Gall desarrolló su hipótesis, denominada **localización de las funciones**, de que un área cerebral específica diferente controla cada tipo de conducta.

Gall y Spurzheim reunieron ejemplos sobre algunas diferencias individuales y los relacionaron con rasgos prominentes de la cabeza y el cráneo. Postularon que una protuberancia en el cráneo indicaba una circunvolución cortical subyacente bien desarrollada y, por tanto, una capacidad mayor para desarrollar una conducta en particular, mientras que una depresión en la misma área indicaba una circunvolución subdesarrollada y, en consecuencia, una facultad reducida.

Así, por ejemplo, mientras que una persona con buena memoria tendría ojos saltones, una persona con gran capacidad para la música, talento artístico, sentido del color, espíritu combativo o habilidad para las matemáticas tendría una gran protuberancia en alguna otra zona del cráneo. En la **figura 1.4** se muestra dónde ubicaban Gall y Spurzheim el rasgo de personalidad relacionado con la "amatividad" (instinto del amor sexual). Cabría predecir si una persona con una protuberancia en esa zona tendría una marcada inclinación hacia el sexo, mientras que otra sin una inclinación tan pronunciada tendría una depresión en la misma región.

Gall y Spurzheim identificaron una gran cantidad de rasgos de conducta que tomaron de la psicología inglesa y escocesa de esa época. Cada rasgo se asignaba a una parte específica del cráneo y, como consecuencia, a la parte subyacente del cerebro. Spurzheim llamó **frenología** (*phren* significa "mente" en griego) al estudio de la relación entre las características de la superficie del cráneo y las facultades de una persona. La **figura 1.5** muestra el mapa frenológico diseñado por Gall.

La frenología fue aprovechada por algunos investigadores como un medio para realizar evaluaciones de la personalidad. Más tarde se desarrolló un método denominado *craneoscopia*, por medio del cual se colocaba un dispositivo alrededor del cráneo para medir las protuberancias y las depresiones. Estas medidas se correlacionaban con el mapa frenológico para determinar la probabilidad de que una persona tuviera o no ciertos rasgos de conducta. Las facultades descritas en la frenología (características como fe, amor propio y veneración) eran imposibles de definir y cuantificar de forma objetiva. Los frenólogos tampoco quisieron reconocer que los rasgos superficiales del cráneo revelan poco acerca del cerebro subyacente. La idea de Gall de localización de las funciones, si bien fue inexacta desde el punto de vista científico, sentó las bases conceptuales para los puntos de vista modernos de localización funcional, comenzando con la localización del lenguaje.

Entre sus muchas observaciones, Gall brindó el primer relato de un caso en el cual el daño cerebral en el lóbulo frontal fue seguido por la pérdida de la capacidad del habla. El paciente era un soldado cuyo cerebro había sido perforado por una espada introducida a través del ojo. Obsérvese que en el mapa de la **figura 1.5** el lenguaje se localiza por

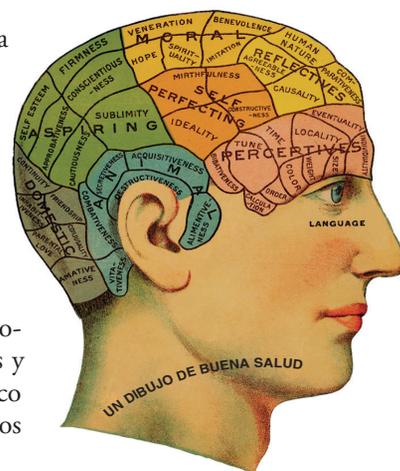


Figura 1.5 ▲

El busto de la frenología Originalmente, el sistema de Gall admitía la existencia de localizaciones para 27 facultades. A medida que el estudio de la frenología se extendía, el número de facultades aumentaba. El lenguaje, ubicado en la zona frontal del cerebro (debajo del ojo), en realidad derivaba de uno de los casos estudiados por Gall. Un soldado había recibido una herida de arma blanca que había penetrado en el lóbulo frontal de su hemisferio izquierdo a través del ojo. El soldado perdió la capacidad de hablar. (Mary Evans Picture Library/Image Works).

debajo del ojo. Gall no prestó mayor importancia a esta observación, creyendo que simplemente confirmaba su teoría. Con posterioridad, este caso fue un factor en los descubrimientos relativos al papel del cerebro en el lenguaje.

Lateralización de la función

Una serie de observaciones y especulaciones, hoy legendarias, permitieron confirmar que el lenguaje se localiza en el cerebro y está lateralizado, es decir, se localiza en uno de los lados. Este descubrimiento condujo al principio de lateralización de la función: un hemisferio cerebral puede realizar una función no compartida por el otro (Benton, 1964). El 21 de febrero de 1825 un médico francés, llamado Jean Baptiste Bouillaud (1796-1881), presentó un artículo ante la Real Academia de Medicina de Francia en el que informaba que, a partir de estudios clínicos, había descubierto que ciertas funciones están ubicadas en la neocorteza y, específicamente, que el habla se localiza en el lóbulo frontal, lo que concordaba con las creencias de Gall.

Tras observar que actos tales como escribir, dibujar, pintar y practicar esgrima se realizaban con la mano derecha, Bouillaud sugirió la posibilidad de que la parte del cerebro que controlaba estos actos se encontrara en el hemisferio izquierdo. Durante mucho tiempo, los médicos habían reconocido que una lesión de un hemisferio cerebral deteriora el movimiento del lado opuesto del cuerpo. Algunos años más tarde, en 1836, Marc Dax (1770-1837) presentó un artículo en Montpellier, Francia, que explicaba una serie de casos clínicos y demostraba que los trastornos del habla se asociaban constantemente con lesiones del hemisferio izquierdo. Sin embargo, el manuscrito de Dax recibió poca atención y no fue publicado hasta 1865, por su hijo.

Ernest Auburtin (1825-1893), yerno de Bouillaud, apoyó su causa. En una reunión de la Sociedad Antropológica en París en 1861, comunicó el caso de una paciente que perdía la capacidad de hablar cuando se le aplicaba presión en su lóbulo frontal expuesto. Auburtin también describió a otro paciente y terminó con una promesa que otros científicos interpretaron como un desafío:

Por mucho tiempo durante mi servicio con M. Bouillaud estudié a un paciente llamado Bache, que había perdido el habla pero comprendía todo lo que le decían y respondía con signos de una forma muy inteligente a todas las preguntas que le planteaban... Lo vi recientemente y su enfermedad había progresado; ha aparecido una parálisis leve pero su inteligencia sigue siendo la misma, con el habla totalmente abolida. Sin duda este hombre morirá pronto. Sobre la base de los síntomas que presenta, le hemos diagnosticado un reblandecimiento de los lóbulos anteriores. Si se encuentra en la autopsia que estos lóbulos están intactos, renunciaré a las ideas que acabo de expresar (Stookey, 1954).

Paul Broca, fundador de la Sociedad, escuchó el desafío de Auburtin. Cinco días más tarde recibió a un paciente, el Sr. Leborgne, que había perdido el habla y solo podía decir "tan" y proferir una grosería. El lado derecho de su cuerpo estaba paralizado, pero parecía inteligente y normal en otros aspectos. Broca recordó el desafío de Auburtin y lo invitó a examinar a "Tan", como pasó a llamarse este paciente.

Juntos, estuvieron de acuerdo en que, si Auburtin estaba en lo correcto, Tan debía tener una lesión frontal. El paciente falleció el 17 de abril de 1861, y al día siguiente Broca (1960) envió sus hallazgos a la Sociedad Antropológica. (Se dice que esta sería la publicación más rápida que se ha realizado en la ciencia). Auburtin tenía razón: el lóbulo frontal izquierdo era el foco de la lesión de Tan. Hacia 1863, Broca había recolectado ocho casos más similares a los de

Tan, todos con una lesión del lóbulo frontal en el hemisferio izquierdo (Broca, 1865).

Como resultado de sus estudios, Broca localizó el lenguaje en la tercera circunvolución (giro) del lóbulo frontal del lado izquierdo del cerebro (fig. 1.6A). Al demostrar que el lenguaje se localiza solo en un hemisferio, descubrió la propiedad cerebral de la lateralización funcional. Como se considera que el lenguaje es fundamental para la conciencia humana, a menudo se denomina al hemisferio izquierdo hemisferio dominante para reconocer su papel especial en el lenguaje (Joynt, 1964). En reconocimiento a la contribución de Broca, la región anterior del cerebro correspondiente al habla se denomina **área de Broca** y el síndrome resultante de su lesión se llama **afasia de Broca** (del griego *a*, que significa “no”, y *phasia*, que significa “habla”).

Un comentario interesante al margen de esta historia es que Broca examinó tan solo la superficie del cerebro de Tan (fig. 1.6B). Este análisis anatómico fue criticado por el anatomista francés Pierre Marie (1906), que volvió a examinar los cerebros conservados de los dos primeros pacientes de Broca, Tan y el Sr. Lelong, 25 años después de la muerte de Broca. Marie señaló en su artículo titulado “La tercera circunvolución frontal izquierda no desempeña un papel particular en la función del lenguaje” que el cerebro de Lelong presentaba una atrofia inespecífica generalizada, frecuente en la vejez, y que Tan tenía además una lesión extensa en la zona posterior de la corteza que podía haber explicado la afasia.

Broca había sido consciente de la lesión existente en la zona posterior del cerebro de Tan pero había llegado a la conclusión de que, mientras que la lesión en la zona posterior había contribuido con su muerte, el daño en la zona anterior había ocurrido antes y era la causa de la afasia. El punto de vista de Broca sobre la localización y su descubrimiento de la lateralización se convirtieron en dogma en neuropsicología en los 100 años siguientes, pero atemperado por la crítica de Pierre Marie.

Un modelo de lenguaje lateralizado

El anatomista alemán Carl Wernicke (1848-1904) creó en 1874 el primer modelo de cómo el cerebro produce el lenguaje. Wernicke sabía que la zona de la corteza que recibe la vía sensitiva o proyección desde el oído (la corteza auditiva) se localiza en el lóbulo temporal detrás del área de Broca. Por consiguiente, sospechaba la existencia de una asociación entre las funciones de la audición y del habla, y describió casos de pacientes afásicos con lesiones del área auditiva del lóbulo temporal.

Estos pacientes no mostraban parálisis del lado opuesto. (A menudo, la afasia de Broca se asocia con parálisis del brazo y la pierna derechos, como se describió en Tan). Los pacientes hablaban con fluidez, pero lo que decían era confuso y carecía de sentido. (Los pacientes de Broca no podían articular palabra, pero parecían comprender su significado). Aunque los pacientes de Wernicke podían oír, no lograban comprender ni repetir los que se les decía. El síndrome de Wernicke se denomina a veces *afasia del lóbulo temporal* o **afasia fluente** para destacar que la persona puede articular palabras. Sin embargo, es más frecuente que se denomine **afasia de Wernicke**. La región del lóbulo temporal asociada con la afasia se denomina **área de Wernicke**.

El modelo de organización del lenguaje de Wernicke en el hemisferio izquierdo se muestra en la figura 1.7A. Wernicke propuso que la información sensitiva viaja hasta los lóbulos temporales desde los receptores auditivos en los oídos. En el área de Wernicke, los sonidos son procesados en imágenes auditivas, o ideas

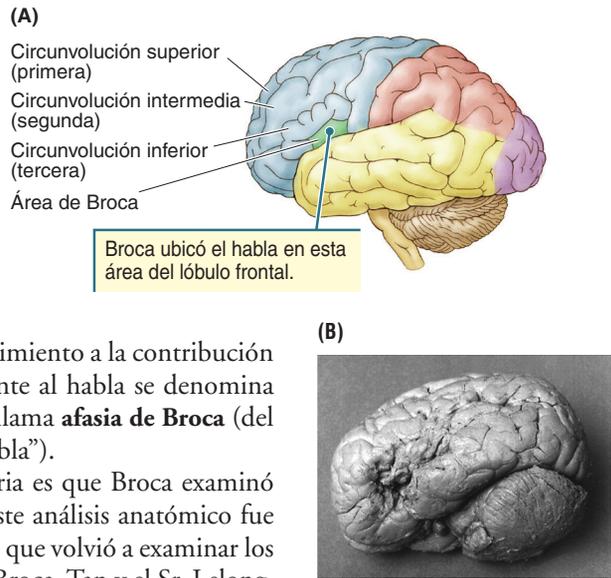
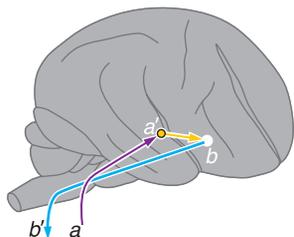


Figura 1.6 ▲

Lateralización del lenguaje (A) El área de Broca se ubica en el tercio posterior de la circunvolución (giro) inferior o tercera circunvolución. (B) Una fotografía del hemisferio izquierdo del cerebro de Leborgne ("Tan"), el primer paciente con afasia de Broca. (Parte B, casos históricos de Paul Broca: RM de alta resolución de los cerebros de Leborgne y Lelong, tomado de N.F. Dronkers, O. Plaisant, M. T. Iba-Zizen y E. A. Cabanis, Brain, Oxford University Press, 1 de mayo de 2007).

(A) Versión contemporánea del modelo de Wernicke



(B) Modelo original de Wernicke

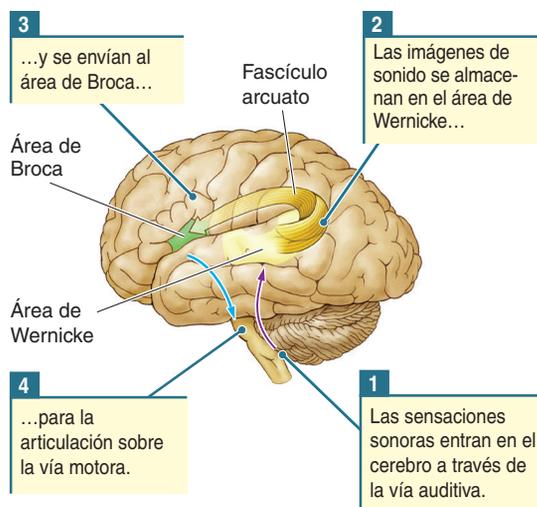


Figura 1.7 ▲

Organización del lenguaje en el cerebro

(A) En el modelo de Wernicke de 1874, el sonido entra al cerebro a través de la vía auditiva (a). Las imágenes sonoras se almacenan en el área auditiva de Wernicke (a') y son enviadas al área de Broca de la palabra (b) para ser articuladas a través de la vía motora (b'). Las lesiones a lo largo de este recorrido (a-a'-b-b') originan diferentes tipos de afasia, según su localización. Curiosamente, Wernicke dibujó todos sus modelos de lenguaje sobre el hemisferio derecho y no sobre el izquierdo, que es el hemisferio dominante para esta facultad, según su propia teoría y esquematizó el modelo en el cerebro de un mono, que carece de la facultad del habla. (B) Esquema contemporáneo del modelo de Wernicke. (La investigación de la parte A según Wernicke, 1874).

de objetos, y almacenados. Desde el área de Wernicke, las ideas auditivas fluyen a través de una vía llamada *fascículo arcuato* (del latín *arc*, que significa “arco”, y *fasciculus*, que significa “banda de tejido” porque la vía describe un arco alrededor de la fisura lateral, como se muestra en la **figura 1.7B**). La vía conduce hacia el área de Broca, donde se retienen las representaciones de los movimientos del habla y puede conectar regiones cerebrales relacionadas con la inteligencia (véase **fig. 16.17**). Desde el área de Broca, las instrucciones se envían a los músculos que controlan los movimientos de la boca para producir los sonidos apropiados.

De acuerdo con el modelo de Wernicke, si el lóbulo temporal estuviera lesionado los movimientos del habla quedarían preservados en el área de Broca, pero el habla no tendría sentido porque la persona afectada sería incapaz de controlar las palabras. Como el daño del área de Broca produce pérdida de los movimientos del habla sin pérdida de imágenes sonoras, la afasia de Broca no se acompaña de pérdida de la comprensión.

Desconexión

A partir de este modelo, Wernicke también predijo un nuevo trastorno del lenguaje, aunque nunca vio ningún caso. Sugirió que si las fibras arcuatas que conectan las dos zonas del lenguaje se cortaran, lo que desconectaría las áreas pero sin provocar daño en ninguna de ellas, se produciría un déficit del habla que describió como **afasia**

de conducción. En este trastorno se conservan los sonidos y los movimientos del habla, pero el habla está afectada porque no puede ser conducida de una región a la otra. La persona afectada no podría repetir lo que escucha. Después de que se confirmara posteriormente la predicción de Wernicke, el neurólogo americano Norman Geschwind (1974) actualizó el modelo del lenguaje (**fig. 1.7B**) en lo que hoy se conoce como modelo de Wernicke-Geschwind.

La idea de Wernicke sobre la desconexión fue una forma completamente nueva de considerar algunos de los síntomas del daño cerebral al proponer que, aunque diferentes regiones del cerebro tienen distintas funciones, son interdependientes en el sentido en que para trabajar deben recibir información una de la otra. De modo que un puente deteriorado impide que el tráfico se mueva de un lado del puente al otro y por lo tanto que las personas realicen actividades complejas como transacciones comerciales o servicios de respuesta a las emergencias, el corte de las vías de conexión impide que las dos regiones del cerebro se comuniquen y lleven a cabo funciones complejas.

Basándose en el mismo razonamiento, el neurólogo francés Joseph Dejerine (1848-1917) describió un caso en el que la pérdida de la capacidad para la lectura (**alexia**, que significa “ceguera para las palabras”, del griego *lexia*, “palabra”) era el resultado de una desconexión entre el área visual del cerebro y el área de Wernicke. Del mismo modo Hugo Liepmann (1863-1925), discípulo de Wernicke, pudo demostrar que la incapacidad para realizar secuencias de movimientos (**apraxia**, del griego *praxis*, “movimiento”) era resultado de la desconexión de áreas motoras y sensitivas.

La desconexión constituye una idea importante en neuropsicología porque predice que las conductas complejas se desarrollan a modo de una cadena de montaje, en la que la información reunida por los sistemas sensitivos llega al cerebro y viaja a través de diferentes estructuras antes de transformarse en una

respuesta manifiesta. Además, la desconexión entre estructuras, a causa del corte de las vías de conexión, puede ocasionar trastornos semejantes a los producidos por lesiones en las estructuras mismas. El [Capítulo 17](#) elabora estas ideas.

Neuroplasticidad

En el siglo XIX, el trabajo del fisiólogo francés Pierre Flourens (1794-1867), y más tarde del fisiólogo alemán Friedrich L. Goltz (1834-1902), desafió nuevamente la idea de que las funciones cerebrales están localizadas (Flourens, 1960; Goltz, 1960). Ambos fisiólogos crearon modelos animales de casos clínicos en seres humanos mediante la extirpación de pequeñas regiones de corteza. Tanto Flourens como Goltz esperaban que los animales perdieran funciones específicas. En cambio, Flourens observó que, con el paso del tiempo, los animales se recuperaban de sus afecciones iniciales hasta el punto en que parecían comportarse de forma normal. Así, una paloma alterada que inicialmente no comía ni volaba recuperaba ambas capacidades con el tiempo.

Más espectacular aún fue la observación de Goltz, quien extirpó casi la totalidad de la corteza y una buena cantidad de tejido cerebral subyacente de tres perros a los que estudió durante 52 días, 92 días y 18 meses, respectivamente, hasta que cada uno murió. El perro que sobrevivió 18 meses parecía más activo que un perro común. Sus períodos de sueño y de vigilia eran más cortos de lo habitual, pero seguía jadeando con el calor y temblando por el frío. Caminaba bien en el suelo desnivelado y podía recuperar el equilibrio cuando se resbalaba. Cuando se lo colocaba en una postura anormal, corregía su posición.

Después de lastimarse una pata posterior en una ocasión, este perro trotaba en tres patas y mantenía levantada la pata lesionada. Podía orientarse cuando lo tocaban o le pinchaban el cuerpo e intentaba morder el objeto que lo tocaba, aunque sus orientaciones no eran muy precisas. Cuando le ofrecían carne embebida en leche o en quinina amarga, aceptaba la primera y rechazaba la segunda. Respondía a la luz y a los sonidos, aunque sus umbrales de respuesta estaban elevados, es decir, sus sentidos no eran tan precisos como aquellos típicos de un perro. Si bien estaban afectadas, sus capacidades de recuperación sugerían claramente que el resto del tronco encefálico podría sustituir a la corteza.

Estos primeros experimentos realmente sentaron las bases del énfasis en la recuperación de la función y en promover la recuperación mediante la rehabilitación después de una lesión cerebral de la neuropsicología, incluso en circunstancias extremas, como se muestra en el apartado [Destacados](#). Los neuropsicólogos reconocen que, si bien es posible que no se recupere toda la función después de la lesión, puede estimularse la plasticidad cerebral para producir mejoras funcionales importantes.

Organización jerárquica

Los experimentos llevados a cabo por Flourens y Goltz se opusieron firmemente a la localización de la función e incluso generaron dudas sobre el papel de la corteza en la conducta. La extirpación de la corteza no parecía eliminar totalmente ninguna función, aunque parecía reducir algo en todas ellas.

Una explicación para la aparente desconexión entre los experimentos que sostienen la localización funcional y aquellos que observan la recuperación de la función es la **organización jerárquica**. El neurólogo inglés John Hughlings-Jackson (1835-1911) propuso este principio de la organización cerebral en el cual la información se procesa de forma seriada y es organizada como una jerarquía funcional (1931). Cada nivel superior sucesivo controla aspectos más complejos de la conducta, pero lo hace a través de los niveles inferiores.

DESTACADOS El dilema al relacionar conducta y conciencia



En su artículo de 2007, "Conciencia sin corteza cerebral: un desafío para la neurociencia y la medicina", Bjorn Merker revisó la dificultad para determinar qué es conducta consciente y qué conducta inconsciente. Consideremos tres casos distintos.

Caso 1: Marie "Terri" Schiavo, una mujer de 26 años de St. Petersburg, Florida, perdió el conocimiento en su casa en 1990 y sufrió un paro cardiorrespiratorio. Estuvo totalmente inconsciente y en coma durante 3 semanas y, si bien se tornó más reactiva, no recuperó una conducta consciente típica. Se le diagnosticó un **estado vegetativo persistente**: estaba viva pero no podía comunicarse ni funcionar de forma independiente, incluso en el nivel más básico, porque el daño de su cerebro era tan extenso que no podía esperarse ninguna recuperación.

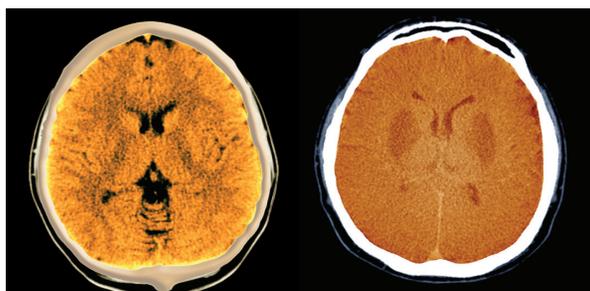
En 1998, el esposo y tutor de Terri, Michael Schiavo, solicitó al tribunal permiso para retirar el tubo de alimentación gástrica porque alegó que ella no hubiera querido seguir viviendo con este nivel tan grave de deterioro. Los padres de Terri, Robert y Mary Schindler, se opusieron y señalaron que su idea era que la conducta de Terri señalaba que tenía conciencia y peleaba por recuperarse. En el medio de una tormenta de controversia nacional, prevaleció el pedido de Schiavo. Se le retiró el tubo de alimentación y Terri falleció 13 días después, el 31 de marzo del 2005, a los 41 años.

Caso 2: Giacino y cols. (2012) describieron el caso de un hombre de 38 años que permaneció en un **estado mínimamente consciente** durante más de 6 años después de un

asalto. En ocasiones podía emitir palabras aisladas y realizar algunos movimientos, pero no podía alimentarse solo. Como parte de un **ensayo clínico** (un experimento consensuado dirigido a desarrollar un tratamiento), los investigadores implantaron electrodos de alambre fino en el tronco encefálico del hombre y aplicaron una estimulación eléctrica leve durante 12 horas por día. (En la **Sección 7.2** se detalla este proceso de estimulación cerebral profunda). La conducta del paciente mejoró notablemente: podía obedecer órdenes, alimentarse solo e incluso mirar la televisión.

Caso 3: mediante RM, Adrian Owen (2013) registró la actividad eléctrica o metabólica del cerebro para determinar si los pacientes que han permanecido en estado vegetativo durante años pueden responder preguntas. Por ejemplo, se pide a los pacientes que intenten mover una mano o un pie, que respondan si sienten dolor, si el hijo de su hermano se llama Tomás o que imaginen estar jugando al tenis. Según se determinó a partir de los controles, los cambios característicos en la actividad cerebral señalan las respuestas de los pacientes.

No solo estas pruebas indican el nivel de conciencia, sino que los pacientes conscientes pueden aprender a usar su actividad cerebral para controlar un robot u otra interfaz cerebro-ordenador y de ese modo comunicarse e interactuar. Como se detalla en las **Semblanzas biográficas** que abren el **Capítulo 9**, las interfaces cerebro-ordenador vinculan las señales eléctricas del cerebro para dirigir dispositivos controlados por ordenador. Estas innovaciones en neurociencia están ayudando a conocer el nivel de conciencia de pacientes en aparente estado vegetativo o mínimamente consciente y permiten también a los pacientes conscientes comunicarse y ejercer control sobre sus vidas.



TC del cerebro de un adulto sano (izquierda) y un cerebro comatoso (derecha). (Izquierda: Du Cane Medical Imaging Ltd./Science Source; derecha: Zephyr/Science Source).

Giacino, J., J. J. Fins, A. Machado, and N.D. Schiff. Central thalamic deep brain stimulation to promote recovery from chronic posttraumatic minimally conscious state: Challenges and opportunities. *Neuromodulation* 15:339-349, 2012.

Merker, B. Consciousness without a cerebral cortex: A challenge for neuroscience and medicine. *Behavioural and Brain Sciences* 30:63-134, 2007

Owen, A. M. Detecting consciousness: A unique role for neuro-imaging. *Annual Review of Psychology* 60:109-133, 2013.

Hughlings-Jackson describía a menudo el sistema nervioso como formado por tres niveles, a saber, la médula espinal, el tronco encefálico y el prosencéfalo, que se habían desarrollado sucesivamente en la evolución. Pero con igual frecuencia no le asignaba un área anatómica particular a un nivel dado. Sugirió que las enfermedades o las lesiones que afectaban los niveles superiores de la jerarquía cerebral provocarían *disolución*, es decir, lo contrario de evolución: los animales mantendrían un repertorio de conductas, pero esas conductas serían más simples, más típicas de un animal que todavía no hubiera desarrollado la estructura cerebral perdida.

Esta descripción se ajusta a los síntomas que mostraban los perros de Goltz. La teoría de Hughling-Jackson dio origen a la idea de que las funciones no están representadas simplemente en una localización del cerebro, sino que son re-representadas en la neocorteza, en el tronco del encéfalo y en la médula espinal, como se desarrolla en la [Sección 10.3](#). Por lo tanto, entender una función como la deambulación requiere comprender que cada nivel de organización contribuye a esa conducta.

Sistemas de memoria múltiple

Habitualmente, los individuos describen la memoria como unitaria (p. ej., “tengo mala memoria”). Pero la conclusión después de más de seis décadas de estudios es que hay muchos sistemas de memoria que operan en el cerebro. La investigación contemporánea sobre la memoria comenzó en 1953, cuando el neurocirujano William B. Scoville eliminó partes de los lóbulos temporales del hemisferio izquierdo y derecho del paciente H.M. para tratar su **epilepsia**, un trastorno caracterizado por crisis recurrentes asociadas a una alteración de la conciencia. El cirujano controló la epilepsia de H.M. pero dejó al paciente con un problema grave de memoria: **amnesia**, es decir una pérdida parcial o total de la memoria (Scoville y Milner, 1957).

H.M. fue estudiado durante más de 50 años y se han escrito más artículos científicos sobre su caso que sobre cualquier otro paciente neuropsicológico (Corkin, 2000). Su caso, que se detalla en el [Capítulo 18](#), muestra que en lugar de una sola estructura para la memoria en el cerebro, algunas estructuras nerviosas codifican las memorias por separado y en paralelo. H.M. parecía conservar memorias previas a la cirugía pero no podía formar nuevas memorias que duraran más que algunos segundos a minutos. No obstante, podía adquirir habilidades motoras pero no recordar que lo había hecho. Por lo tanto, tanto H.M. como L.D., con cuyo caso abrimos este capítulo, demuestran que las estructuras nerviosas para el aprendizaje de las habilidades motoras y aquellas para recordar que uno cuenta con ellas se encuentran separadas.

El estudio de la amnesia sugiere que, cuando las personas tienen una experiencia memorable, simultáneamente codifican diferentes partes de la experiencia en distintas partes del cerebro. La localización espacial se almacena en una región cerebral, el contenido emocional en otro, los acontecimientos que forman la experiencia en otra región, etcétera. De hecho, no existe ningún lugar en el cerebro que haga que todos los aspectos de la experiencia se reúnan para formar “la memoria”.

¿De qué modo el cerebro une los acontecimientos sensitivos y motores aislados y variados en una percepción o conducta unificada o en una memoria? Este **problema de la integración** se extiende desde los procesos perceptivos a los motores a los cognitivos, cuyas diferentes partes están mediadas por diversas estructuras nerviosas. La esencia del enigma: si bien el cerebro analiza los acontecimientos sensitivos a través de múltiples canales paralelos que no convergen en una única región cerebral, percibimos una experiencia unificada, como una memoria. Recordamos una memoria única de un acontecimiento cuando de hecho tenemos muchas memorias separadas, cada una almacenada en una región diferente del cerebro.

Dos cerebros

A comienzos de la década de 1960, para evitar la propagación de las crisis epilépticas intratables de un hemisferio al otro en algunos pacientes, dos neurocirujanos, Joseph Bogen y Phillip Vogel, cortaron el cuerpo calloso y las comisuras más pequeñas que conectan los dos hemisferios cerebrales. Esencialmente, las cirugías hicieron dos cerebros de uno. La cirugía fue eficaz para reducir las crisis y para mejorar las vidas de estos pacientes con cerebro dividido. Roger W. Sperry llevó a cabo una serie de estudios en ellos que aportaron una nueva visión de cómo funciona cada hemisferio.

Aprovechando la anatomía de las vías sensitivas que proyectan preferencialmente hacia el hemisferio opuesto, Sperry presentó información por separado al hemisferio izquierdo y al derecho de estos pacientes. Aunque mudo, se observó que el hemisferio derecho comprendía las palabras pronunciadas en voz alta, leía palabras impresas, señalaba los objetos o dibujos correspondientes en un conjunto y apareaba correctamente los objetos o dibujos presentados entre las palabras habladas con las impresas y viceversa. (Las Secciones 11.2 y 17.4 se extienden a los fenómenos del cerebro dividido.)

En su conferencia para el premio Nobel, Sperry (1981) arribó a la conclusión de que cada hemisferio tiene autoconciencia y conciencia social complementarias y que gran parte de la vida mental interna, sobre todo en el hemisferio derecho, es inaccesible al análisis utilizando el lenguaje hablado. Sperry propuso que una neuropsicología que no acepte la existencia de una vida mental privada y que se base solo en una medición objetiva y cuantitativa de la conducta no puede comprender cabalmente un cerebro en el cual la propia experiencia interna es causal en la expresión de la conducta manifiesta.

Corrientes nerviosas consciente e inconsciente

En febrero de 1988, cerca de Milán, Italia, D.F. sufrió una intoxicación por monóxido de carbono (CO) emitido por un calentador defectuoso. A medida que el CO reemplazaba al oxígeno en su sangre, el cerebro de D.F. sufrió privación de oxígeno y cayó en coma. Cuando recuperó la conciencia en el hospital, ella estaba alerta, podía hablar y comprender, pero no veía nada. El diagnóstico de *ceguera cortical* fue resultado del daño de la corteza visual en la parte posterior del lóbulo occipital más que de cualquier problema en sus ojos.

D.F. finalmente recuperó algo de visión: podía ver colores e incluso identificar de qué estaban hechos los objetos por su color. Su déficit era una **agnosia para las formas visuales**: no podía ver las formas de los objetos ni reconocerlos visualmente por su forma. Su agudeza visual era normal, pero no podía distinguir las líneas verticales de las horizontales. No podía reconocer los objetos ni los dibujos de ellos. Podía dibujar objetos de memoria, pero no podía reconocer los que dibujaba.

Un día, en un centro clínico en St. Andrews, Escocia, el neuropsicólogo escocés David Milner y el neuropsicólogo canadiense Melvyn Goodale observaron que D.F. alcanzaba con precisión un lápiz que le ofrecían y lo tomaba. No obstante, ella no podía ver el lápiz ni decir si su orientación era horizontal o vertical. Su capacidad para realizar este acto presentaba una paradoja. ¿Cómo podía alcanzar el lápiz si al mismo tiempo no les podía decir lo que veía?

En nuevas pruebas, D.F. demostró que podía colocar su mano correctamente para tomar muchos objetos que no podía reconocer e incluso podía detenerse sobre los objetos que no podía ver. En resumen, D.F. parece capaz de ver si se le

solicita que se mueva para realizar una acción; de otro modo, es ciega a la forma de los objetos (el caso de D.F. se caracteriza en la [Sección 13.4](#)).

La agnosia visual de D.F. contrasta con los déficits que muestran los pacientes cuya **ataxia** visual (*taxis*, que significa “moverse hacia”) los lleva a cometer errores al alcanzar los objetos mientras al mismo tiempo pueden describirlos con exactitud. Las lesiones cerebrales en pacientes con agnosia como D.F. ocurren en las estructuras nerviosas que constituyen una vía, denominada la **corriente ventral**, que va desde la corteza visual hasta el lóbulo temporal para la identificación de los objetos. Las lesiones cerebrales en pacientes con ataxia óptica se encuentran en las estructuras nerviosas que forman una vía desde la corteza visual hasta la corteza parietal denominada **corriente dorsal** para guiar la acción en relación con los objetos ([fig. 1.8](#)).

Goodale y Milner (2004) propusieron que la corriente ventral media acciones controladas por la percepción visual consciente, mientras que la corriente dorsal media acciones controladas por procesos visuales inconscientes. Aunque creemos que estamos guiando conscientemente nuestras acciones visuales, gran parte de lo que hace la visión por nosotros reside fuera de nuestra experiencia visual consciente y utiliza esencialmente computaciones de naturaleza robótica. Por lo tanto la visión, al igual que el lenguaje y la memoria, no es unitaria.

Por consiguiente, otros sistemas sensitivos tampoco son unitarios, sino que consisten en vías separadas que median las acciones inconscientes o conscientes. No obstante, experimentamos una acción de unión sin fisuras entre acción consciente e inconsciente. Vemos al mundo y a nosotros mismos como un todo, tanto que después de una lesión cerebral como el traumatismo de cráneo de L.D. descrito en las [Semblanzas biográficas](#) de este capítulo, es posible que las personas no reconozcan sus déficits conductuales. La paradoja planteada por el descubrimiento de la visión consciente e inconsciente es que, en su objetivo por explicar nuestra conducta consciente, la neuropsicología también debe identificar y explicar nuestra conducta inconsciente.

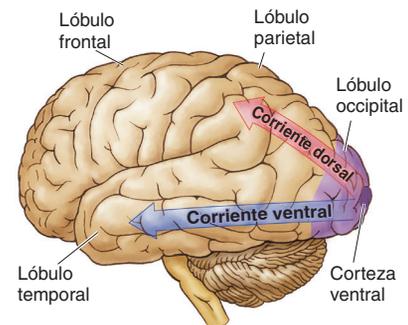


Figura 1.8 ▲

Corrientes nerviosas Las corrientes dorsal y ventral median la visión para la acción y para el reconocimiento, respectivamente.

1.4 La teoría neuronal

Después del desarrollo de la *teoría cerebral*, que sostiene que el cerebro es responsable de todas las conductas, la segunda influencia importante en la neuropsicología moderna fue el desarrollo de la *teoría neuronal*, según la cual la unidad de estructura y función del cerebro es la célula nerviosa. En esta sección describiremos tres aspectos de la teoría neuronal: 1) las neuronas son células autónomas separadas que interactúan pero no se conectan físicamente, 2) las neuronas envían señales eléctricas que tienen una base química, y 3) las neuronas usan señales eléctricas para comunicarse entre ellas.

Las células del sistema nervioso

El sistema nervioso está compuesto por dos tipos básicos de células: las neuronas y las **células de la glía** (de la palabra griega para “pegamento”). Las neuronas producen nuestra conducta y median la plasticidad cerebral, lo que nos permiten aprender y adaptarnos. Las células de la glía ayudan a que las neuronas permanezcan juntas (actúa realmente como un pegamento) y desempeña otras funciones de sostén, como la entrega de nutrientes y la eliminación de desechos. Dentro del sistema nervioso de los seres humanos, existen alrededor de 85 000 millones de neuronas y 86 000 millones de células de la glía (Azevedo y cols., 2009).

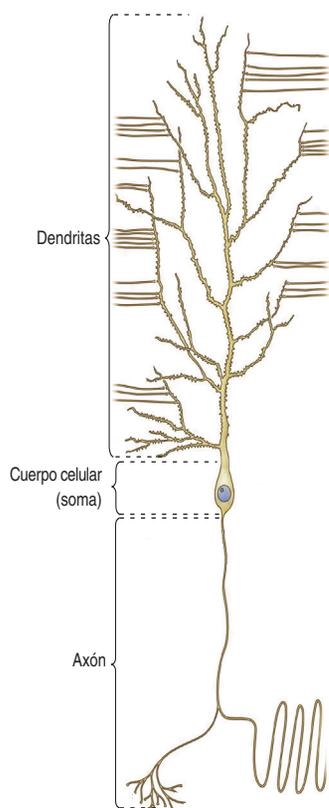


Figura 1.9 ▲
Partes principales de una neurona

En la **figura 1.9** se muestran las tres partes principales de una neurona. La región donde se encuentra el núcleo se denomina **cuerpo celular** o **soma** (de la palabra griega para “cuerpo” y la raíz de palabras tales como “somático”). La mayoría de las extensiones ramificadas se denominan **dendritas** (del latín para “rama”), pero la “raíz” principal se llama **axón** (del griego para “eje”). Las neuronas tienen un solo axón, pero la mayoría tiene varias dendritas. Algunas neuronas pequeñas tienen tantas dendritas que se asemejan al seto de un jardín.

Las dendritas y el axón son extensiones del cuerpo celular, y su función principal es ampliar la superficie de la célula. Las dendritas pueden tener algunos milímetros de largo pero el axón puede llegar a medir hasta un metro, como los del tracto piramidal, que se extienden desde la corteza hasta la médula espinal. En la jirafa, esos mismos axones corticoespinales miden varios metros.

Comprender cómo miles de millones de células, muchas de ellas con extensiones largas y complejas, originan la conducta, es una tarea formidable. Imaginemos qué pensarían los primeros anatomistas con sus microscopios rudimentarios cuando comenzaron a descubrir algunos de los detalles estructurales del cerebro. A partir del desarrollo de microscopios poderosos, y de técnicas para la tinción selectiva de los tejidos, surgieron buenas descripciones de las neuronas en el siglo XIX. Los adelantos tecnológicos más recientes han mostrado cómo funcionan las neuronas, cómo reciben información sobre sus dendritas y cómo sus axones influyen en otras neuronas. Todo esto se detalla en los **Capítulos 4 y 5**.

Identificación de la neurona

Los primeros anatomistas que trataron de examinar la subestructura del sistema nervioso encontraron una sustancia gelatinosa y blanca de aspecto pringoso. Finalmente, descubrieron que si preservaban y “fijaban” el tejido cerebral por inmersión en formaldehído, que modifica la estructura de la proteína cerebral, esta sustancia se volvía firme, podía ser dividida en cortes finos y luego examinada al microscopio. Con el uso de este procedimiento, Amunts y cols. (2013) crearon “BigBrain”, un atlas tridimensional de alta resolución y la reconstrucción más detallada del cerebro humano que se haya hecho hasta ahora (véase la **Sección 10.2**). Para crear BigBrain, los técnicos cortaron el cerebro de una mujer de 65 años en 7 000 cortes (**fig. 1.10**).



Figura 1.10 ▲

Construcción de BigBrain Una a la vez, se cortan secciones ultrafinas del cerebro, se deslizan en una cinta transportadora y se revisan para tinción, barrido y reunión digital como el atlas BigBrain, el modelo tridimensional en existencia más detallado del cerebro humano. (K. Amunts y cols., *Science*, 2013).

Las primeras teorías, incluido Descartes, describían los nervios como tubos huecos que contenían líquido (recuerde la **fig. 1.3**). Sin embargo, cuando el primer anatomista celular, Anton van Leeuwenhoek (1632-1723), examinó el tejido nervioso con un microscopio primitivo, no halló tal cosa. Con la mejora del microscopio, se logró una visualización más nítida de las distintas partes del tejido nervioso, lo que permitió finalmente el reconocimiento de que las células son las unidades estructurales básicas del sistema nervioso, de la misma forma que lo son en el resto del cuerpo.

Este hallazgo provino de adelantos interesantes en la visualización de las células, la introducción de las tinturas, que permitió distinguir diferentes partes del sistema nervioso. Ciertas sustancias utilizadas en la industria textil alemana para teñir telas se aplicaron a cortes muy delgados de tejido con diversos resultados. Al interactuar con diferentes elementos químicos de la célula, algunas teñían selectivamente el cuerpo celular, otras solo teñían el núcleo y el resto teñía solo

los axones. La aplicación de sustancias químicas utilizadas en fotografía al tejido nervioso produjo resultados asombrosos.

En 1875, el anatomista italiano Camillo Golgi (1843-1926) impregnó tejido nervioso con nitrato de plata (una de las sustancias responsables de la formación de imágenes en las fotografías en blanco y negro) y descubrió que solo algunas células se impregnaban con plata en todas sus partes (cuerpo, dendritas y axones). Esta técnica permitió visualizar por primera vez la neurona completa y todas sus prolongaciones. Golgi nunca describió cómo había llegado a este notable descubrimiento.

El anatomista español Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) utilizó el método de la tinción con nitrato de plata de Golgi y examinó cerebros de pollos de distintas edades y realizó magníficas ilustraciones de neuronas en distintas etapas de desarrollo (1937). Logró ver el desarrollo de una neurona a partir de un cuerpo celular simple con pocas extensiones hasta una célula sumamente compleja y con varias extensiones (fig. 1.11). Pero nunca observó conexiones entre células.

Golgi y Cajal interpretaron sus observaciones de forma diferente. Golgi propuso que las neuronas se encuentran interconectadas y forman una red, lo que provee así la base de la mente holística. Cajal propuso que las neuronas son autónomas, lo que sienta la base para la localización funcional. Este ácido debate se manifiesta en los sendos discursos que pronunciaron al recibir el premio Nobel en 1906, cuando Golgi respaldaba la idea de red nerviosa y Cajal la de células separadas. En su mayor parte, las imágenes obtenidas con el microscopio electrónico a fines del siglo XX lograron confirmar la teoría neuronal postulada por Cajal.

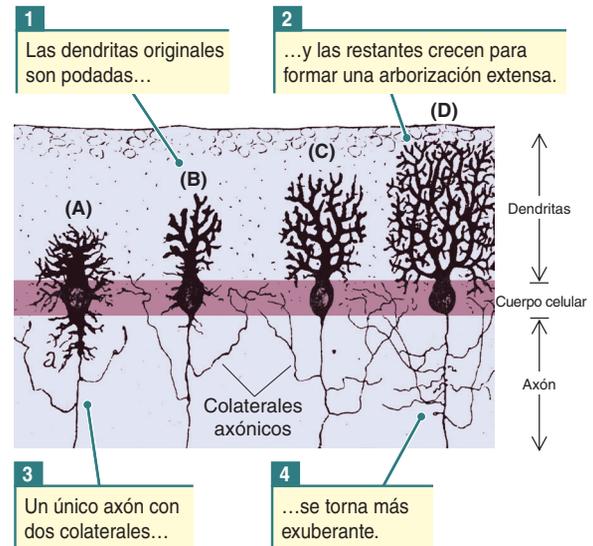


Figura 1.11 ▲

Crecimiento neuronal
Las fases sucesivas (A-D) en el desarrollo de un tipo de neurona denominada célula de Purkinje según un esquema de Ramón y Cajal (1937) muestran la analogía con el cerco de un jardín.

Relación entre la actividad eléctrica de las neuronas y la conducta

Las ideas sobre cómo funcionan las neuronas comenzaron en el siglo XVIII con el físico italiano Luigi Galvani (1737-1798), quien demostró que la estimulación eléctrica de los nervios de una rana podía causar contracción muscular. La idea que motivó la realización de este experimento surgió de la observación de que las extremidades de las ranas que pendían de un alambre metálico en un mercado se sacudían durante las tormentas eléctricas. Con posterioridad, muchos estudios consideraron el modo en que la conducción eléctrica a través del cuerpo podría relacionarse con el flujo de información a través de las neuronas (Brazier, 1959).

Un experimento muy interesante que demostró que el flujo de información en el cerebro tiene una base eléctrica proviene de los estudios que realizaron en 1870 Gustav Theodor Fritsch (1838-1929) y Eduard Hitzig (1838-1907). Su técnica consistió en colocar un alambre aislado fino, un *electrodo*, sobre y dentro de la corteza y pasar una corriente eléctrica débil a través de la punta sin aislar del alambre, estimulando así al tejido cercano (Fritsch y Hitzig, 1960). Es posible que Hitzig haya obtenido la idea de estimular con electricidad la corteza de una observación que hizo mientras vendaba la cabeza herida de un soldado durante la guerra de Prusia: la irritación mecánica de un lado del cerebro del soldado provocaba sacudidas de las extremidades del lado opuesto.

Fritsch y Hitzig realizaron experimentos exitosos con un conejo y luego con un perro, y mostraron que la estimulación eléctrica de la corteza produce

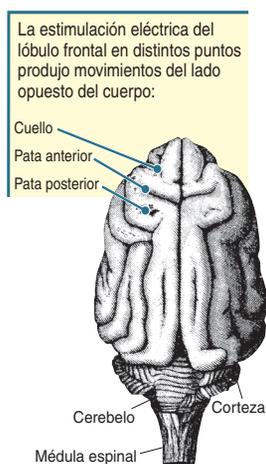


Figura 1.12 ▲

Localización de la función

Este dibujo de 1870 de Hitzig y Fritsch (1960) muestra la vista dorsal, al observar el cerebro de un perro desde arriba. Nótese que la corteza del perro no cubre completamente el tronco encefálico, de modo que puede observarse el cerebelo.

movimiento. Más aún, no solo fue excitable la corteza, sino que fue selectivamente excitable. La estimulación del lóbulo frontal produjo movimientos del lado opuesto del cuerpo, mientras que la estimulación del lóbulo parietal no produjo movimiento. La estimulación de porciones restringidas del lóbulo frontal produjo movimientos de zonas particulares del cuerpo (p. ej., cuello, pata anterior y pata posterior [fig. 1.12]), lo que sugiere que la corteza forma representaciones nerviosas-espaciales de diferentes partes del cuerpo. El estudio de esta **organización topográfica** en muchas funciones cerebrales sigue siendo foco central de investigación hasta la actualidad.

El primer experimento que describió la estimulación eléctrica de una corteza humana fue comunicado en 1874 por Roberts Bartholow (1831-1904), un médico de Cincinnati. Mary Rafferty, una paciente a su cuidado, tenía un defecto del cráneo que exponía parte de la corteza de cada hemisferio. El siguiente extracto proviene del reporte de Bartholow:

Observación 3. Pasé una aguja con aislamiento en el lóbulo posterior izquierdo de modo que la porción sin aislar descansara totalmente en la sustancia cerebral. La otra aguja con aislamiento se colocó en contacto con la duramadre a 0,6 cm de distancia de la primera. Cuando se cerró el circuito, ocurrió la contracción muscular de las extremidades superiores e inferiores derechas, como en las observaciones precedentes. También ocurrió una contracción débil pero visible del orbicular de los párpados izquierdo y dilatación pupilar. Mary se quejó de una sensación intensa y desagradable de hormigueos en ambas extremidades derechas, sobre todo en el brazo, al que tomaba con el brazo opuesto y frotaba enérgicamente. A pesar del dolor intenso que sufría, sonreía como si estuviera muy divertida (Bartholow, 1874).

La publicación de Bartholow provocó el reclamo público y fue forzado a abandonar Cincinnati. No obstante, había demostrado que es posible utilizar la técnica de estimulación eléctrica en una persona consciente, la que puede informar las sensaciones subjetivas que produce la estimulación. (El dolor que Rafferty comunicó no fue causado por la estimulación de los receptores para el dolor en el cerebro, ya que no hay ninguno, sino probablemente fuera evocado por una parte del cerebro que recibe normalmente mensajes de dolor de otras partes del cuerpo).

En el siglo xx, la comunidad científica estableció estándares éticos para la investigación en sujetos humanos y no humanos, y la estimulación cerebral se ha convertido en una parte estándar de muchos procedimientos neuroquirúrgicos, incluida la mejora del funcionamiento de los pacientes con estado mínimamente consciente como el descrito en los **Destacados** de la página 14. Es posible realizar también experimentos sin recurrir a prácticas como la colocación de electrodos en los encéfalos de los seres humanos conscientes. Por ejemplo, al utilizar la *estimulación eléctrica transcraneana*, los investigadores inducen activación eléctrica del cerebro mediante el pasaje de un resorte magnético a través del cráneo (véase **Sección 7.2**). Esta técnica no invasiva permite a los investigadores estudiar la forma en que el cerebro típico produce conducta y qué partes participan en acciones particulares.

Las conexiones entre las neuronas como base del aprendizaje

En su libro *La guerra de las sopas y de las chispas*, el neuropsicólogo Elliott Valenstein (2005) relata los acontecimientos y debates notables sobre el modo en que las neuronas se influyen unas a otras. A comienzos del siglo xx, en la

Cambridge University, en Inglaterra, Alan Hodgkin y Andrew Huxley investigaron el modo en que las neuronas conducen información. Ellos recibieron el premio Nobel de Fisiología en 1963 por su investigación, que explicó que las neuronas generan cargas eléctricas breves que son transmitidas a lo largo del axón neuronal, como se detalla en la [Sección 4.2](#).

Pero persistía el enigma: ¿cómo influye una neurona en la siguiente? Las “Sopas” propusieron que las neuronas liberan sustancias químicas que influyen en la actividad de otras neuronas y músculos. Las “Chispas” propusieron que los impulsos eléctricos simplemente viajan de una neurona a la siguiente.

Charles Scott Sherrington (1857-1952), un fisiólogo inglés, examinó el modo en que los nervios se conectan con los músculos (1906) y fue el primero en sugerir que no existe ninguna conexión continua. Sherrington aplicó un estímulo desagradable a la pata de un perro, midió el tiempo que tardaba el animal en retirar la pata y lo comparó con la velocidad ya establecida con la que los mensajes recorren los axones. De acuerdo con los cálculos de Sherrington, la velocidad de respuesta del perro se retrasó en 5 milisegundos. Sherrington formuló la teoría de que las neuronas están separadas por uniones y que se necesita un tiempo adicional para que el mensaje atraviese las uniones, a las que denominó *sinapsis* (de la palabra griega para “cierre”).

Otto Loewi (1953) finalmente demostró que las sustancias químicas transmiten el mensaje a través de la sinapsis. Su experimento decisivo y simple, detallado en las [Semblanzas biográficas](#) que abren el [Capítulo 5](#), consistió en estimular con electricidad un nervio que llegaba hasta el corazón de una rana mientras hacía correr líquido sobre él y lo recogía. Cuando volcó el líquido en el mismo corazón o en un segundo corazón, su latido cambió de la misma forma en que había cambiado la estimulación eléctrica la velocidad de latido del primer corazón.

El supuesto general que surgió en respuesta a este descubrimiento fue que las sinapsis liberan sustancias químicas que influyen en las células adyacentes. En 1949, sobre la base de este principio, Donald Hebb propuso una teoría del aprendizaje que postulaba que, cuando las células individuales se activan, al mismo tiempo desarrollan sinapsis conectoras o fortalecen las ya existentes y, de ese modo, se transforman en una unidad funcional.

Hebb propuso que las conexiones nuevas o fortalecidas, llamadas *sinapsis plásticas* o *de Hebb*, constituyen la base estructural de la memoria. También propuso que familias de neuronas conectadas de este modo forman **conjuntos de neuronas** para representar unidades de conducta, como una idea, y estos conjuntos de neuronas vinculados entre sí podrían subyacer a pensamiento y conciencia.

En la actualidad, aceptamos que el cerebro es plástico y que un aspecto de la plasticidad es el cambio: los cambios que ocurren constantemente en cada una de las miles de millones de sinapsis del cerebro. Aunque retenemos nuestra identidad durante la vida, esa identidad se aloja en una estructura dinámica. Consideremos que cada día, cuando reflexiona, sueña despierto, recuerda e interactúa con los otros, está reforzando la actividad de millones de sinapsis existentes y creando otras nuevas. Siempre somos un trabajo en progreso.

1.5 Las contribuciones de campos afines a la neuropsicología

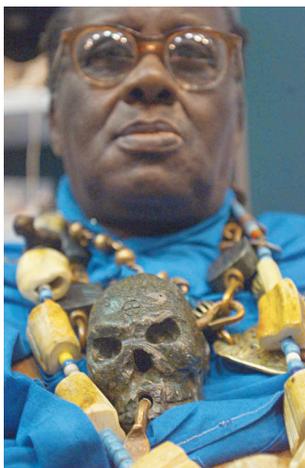
La neuropsicología considerada como una disciplina científica separada recibe numerosas contribuciones de campos afines: la neurocirugía, la **psicometría** (la ciencia de medir las capacidades mentales humanas) y el análisis estadístico y los adelantos tecnológicos que nos permiten observar el cerebro vivo.



(A)

Figura 1.13 ▲

Neurocirugía original (A) Un cráneo humano trepanado de 4000 años de antigüedad hallado en Jericó. (B) Actualmente, en la región Zulú del sur de África, el chamán sostiene un cráneo en el que se indican las localizaciones en las que deben realizarse los agujeros para aliviar la presión en el cerebro de los guerreros que han recibido heridas en la cabeza durante la batalla (Parte A, fotografía de SSPL/Getty Images; parte B, Obed Zilwa/AP).



(B)

Neurocirugía

Como señalaron Wilder Penfield y Herbert Jaspers (1954), los antropólogos habían hallado evidencias de que la cirugía del cerebro databa de tiempos prehistóricos (fig. 1.13A). En Europa se encontraron cráneos pertenecientes al período neolítico en los que se observan cicatrices posquirúrgicas. Los primeros incas del Perú dejaron cráneos con cicatrices similares. Es probable que estas personas de la antigüedad encontraran en la cirugía un efecto beneficioso, tal vez la reducción de la presión intracraneal, cuando un cerebro lesionado comenzaba a hincharse.

Hipócrates dejó instrucciones escritas sobre cómo llevar a cabo una **trepanación** (corte circular en el cráneo) en el lado opuesto de la cabeza al sitio de la lesión, como un modo de intervención terapéutica para aliviar la presión de un cerebro hinchado. Entre los siglos XIII y XIX se realizaron y documentaron numerosos intentos, algunos de ellos bastante fructíferos, para aliviar varios síntomas por medio de la cirugía. El traumatismo de cráneo y su tratamiento tiene una larga historia, y el procedimiento de trepanación se sigue empleando hasta la fecha (fig. 1.13B). Recuérdese a partir de las **Semblanzas biográficas** que abren el capítulo que un neurocirujano realizó una craneotomía (apertura del cráneo) en la corteza frontal derecha de L.D. después de una TC pusiera de manifiesto una hemorragia y tumefacción allí.

La era moderna en neurocirugía comenzó con la introducción de la asepsia, la anestesia y el principio de localización de las funciones. Entre 1880 y 1890, varios cirujanos publicaron resultados satisfactorios después de realizar operaciones para tratar abscesos cerebrales, tumores y cicatrices generadoras de epilepsia. Posteriormente, se desarrolló el *aparato estereotáxico* para sostener la cabeza en posición fija durante la cirugía (fig. 1.14). También se desarrollaron procedimientos con anestesia local para que el paciente pudiera permanecer despierto durante la cirugía y contribuir al éxito de la operación al brindar información sobre los efectos de la estimulación localizada del cerebro.

El desarrollo de la neurocirugía como solución práctica de algunos tipos de alteraciones del cerebro humano tuvo una enorme influencia sobre la neuropsicología. El cirujano dibujaba un mapa de la lesión, algunas veces después de estimular los tejidos aledaños con electricidad, para descubrir la extensión exacta del daño. Como resultado, se obtenían buenas correlaciones entre las lesiones situadas en el cerebro y los cambios de la conducta que gobernaban esas lesiones. Las pruebas neuropsicológicas desarrolladas para evaluar los cambios de conducta establecieron entonces una metodología para evaluar más generalmente el cerebro y la conducta (véase **Capítulo 28**).

La información sobre la conducta obtenida a partir de pacientes que han sido sometidos a una cirugía es muy útil para el diagnóstico de las causas de los problemas de otros pacientes. Por ejemplo, si se observa que la resección de tejido en el lóbulo temporal se relaciona con trastornos posteriores de la memoria (recuerde la amnesia de H.M.), las personas que desarrollan trastornos de la memoria también podrían tener una lesión o una enfermedad de esa zona.

Figura 1.14 ►

Neurocirugía contemporánea Un paciente con el aparato estereotáxico colocado para realizar cirugía cerebral. Este dispositivo inmoviliza la cabeza por medio de barras colocadas en los conductos auditivos y debajo de los dientes frontales para permitir la ubicación precisa de los electrodos en la cabeza, determinada juntamente con un atlas encefálico. (Michael English, M.D./Custom Medical Stock).



Evaluación psicométrica y estadística

En un examen superficial, los cerebros de diferentes personas se ven muy similares, pero deben ser muy distintos desde el punto de vista funcional para explicar las amplias diferencias en capacidad y conducta. El primo de Charles Darwin, Francis Galton (1822-1911), llevó a cabo el primer estudio sistemático (1891) de la causa de estas diferencias individuales. Galton ofrecía tres centavos a algunos individuos para que le permitieran medir sus rasgos físicos, sus percepciones y sus tiempos de reacción, con el objetivo de encontrar diferencias individuales que pudieran explicar las variaciones en la inteligencia. Para sorpresa de Galton, las diferencias perceptivas y del tiempo de reacción que midió no distinguían entre las personas que había considerado que se encontraban dentro del promedio y las que él había pensado que eran sobresalientes.

La sofisticada innovación de Galton consistía en aplicar el método estadístico de Adolphe Quetelet (1796-1874), un estadístico belga (Quetelet, 1842), a sus resultados y clasificar a los individuos según un gráfico de distribución de frecuencias, la llamada curva en forma de campana, que muestra que en casi cualquier factor medido algunas personas se desenvuelven excepcionalmente bien, algunas se desenvuelven excepcionalmente mal y la mayoría está en el punto medio de casi todos los factores medidos.

El biólogo francés Alfred Binet (1857-1911) encontró la solución al problema de Galton de identificar la inteligencia (1903). El ministro francés de Instrucción pública le encargó a Binet la confección de tests que permitieran identificar a los niños que necesitaban una educación especializada. Las pruebas que desarrolló en colaboración con Theodore Simon (1872-1961) se obtuvieron de la administración de preguntas a 50 niños promedio de 3 a 11 años y a algunos niños y adultos que mostraban discapacidades del aprendizaje.

La escala de Binet-Simon fue revisada en 1908. Se eliminaron los tests poco satisfactorios, se agregaron tests nuevos y se incrementó la población de estudiantes a 300 niños de entre 3 y 13 años. A partir de las pruebas se calculaba el nivel mental, una puntuación obtenida por un porcentaje entre el 80 y el 90% de los niños normales de una edad determinada. En 1916, Lewis Terman (1877-1956), de los Estados Unidos, creó una nueva versión del test de Stanford-Binet en la que se utilizó por primera vez el **cociente intelectual** (CI), el que resulta de dividir la edad mental por la cronológica y multiplicar el resultado por cien (Terman y Merrill, 1937). Terman estableció que el nivel promedio de inteligencia era igual a un CI de 100.

Los neuropsicólogos han adaptado subtests como los que comprenden la escala de Stanford-Binet, cada uno de los cuales mide capacidades como razonamiento matemático y memoria, como instrumentos para medir muchos aspectos de la función cerebral. Donald Hebb utilizó por primera vez las pruebas del CI en personas con daño cerebral en Montreal, Canadá, con el sorprendente resultado de que las lesiones en el lóbulo frontal –considerado desde la época de Gall como el centro de la inteligencia superior– ¡no reducían las puntuaciones del CI! (Hebb y Penfield, 1940). Las lesiones en otras áreas importantes que no habían sido implicadas en la “inteligencia” reducían las puntuaciones del CI. Estos hallazgos contrapuestos a la intuición revelaron la utilidad de estas pruebas para evaluar la ubicación de la lesión cerebral y crearon un vínculo de intereses comunes entre la neurología y la neuropsicología.

Las pruebas neuropsicológicas descritas en este libro tienen puntuaciones objetivas y se han estandarizado utilizando procedimientos estadísticos. Si bien algunas aplicaciones de los “test mentales” están abiertos a la crítica, aun los críticos duros reconocen que estos tests tienen usos apropiados en neuropsicología (Gould, 1981). Lo que es más importante, los tests pueden identificar cambios conductuales y ayudar a comprender los efectos del daño cerebral, aun de un daño tan difuso como el que sufrió L.D.

Estudios de imágenes encefálicas

Al comienzo de la historia de la neuropsicología, las relaciones entre cerebro y conducta solo podían hallarse en la autopsia. Algunos investigadores como el médico francés Jean Martin Charcot (1825-1893), director de una institución de salud mental que albergó a miles de pacientes de sexo femenino, desarrolló un método para recolectar síntomas y relacionarlos con la patología cerebral después de la muerte (1889). Si bien ello llevó tiempo, uno de sus muchos descubrimientos fue que la *esclerosis múltiple (EM)*, una enfermedad degenerativa caracterizada por pérdida de la función sensitiva y motora, es el resultado del endurecimiento (esclerosis significa “endurecimiento”) de las vías de fibras nerviosas en la médula espinal (véase **Sección 4.3, Destacados**).

En la actualidad, los estudios de imágenes encefálicas permiten obtener una rápida correlación entre síntomas y patología cerebral, y constituyen también una herramienta diagnóstica esencial. Distintos métodos de imágenes encefálicas asistidos por ordenador pueden reconstruir imágenes bidimensionales y tridimensionales del cerebro. Las imágenes pueden describir diferencias regionales en estructura o función, actividad eléctrica, densidad celular o actividad química (como la cantidad de glucosa que está utilizando una célula o la cantidad de oxígeno que está consumiendo). Los principales métodos de imágenes, detallados en la **Sección 7.4** e ilustrados en la **figura 1.15A-D**, son los siguientes:

- La **tomografía computarizada (TC)** pasa rayos X a través de la cabeza. Estos rayos X son menos absorbidos por el líquido que por las células cerebrales y menos por estas que por el hueso. Es posible visualizar la lesión cerebral porque las células muertas en el área lesionada producen una imagen más oscura en la placa que las células cerebrales vivas y sanas que contienen menos agua. Un ordenador puede generar una imagen tridimensional del cerebro y, de ese modo, una imagen tridimensional de la región lesionada.

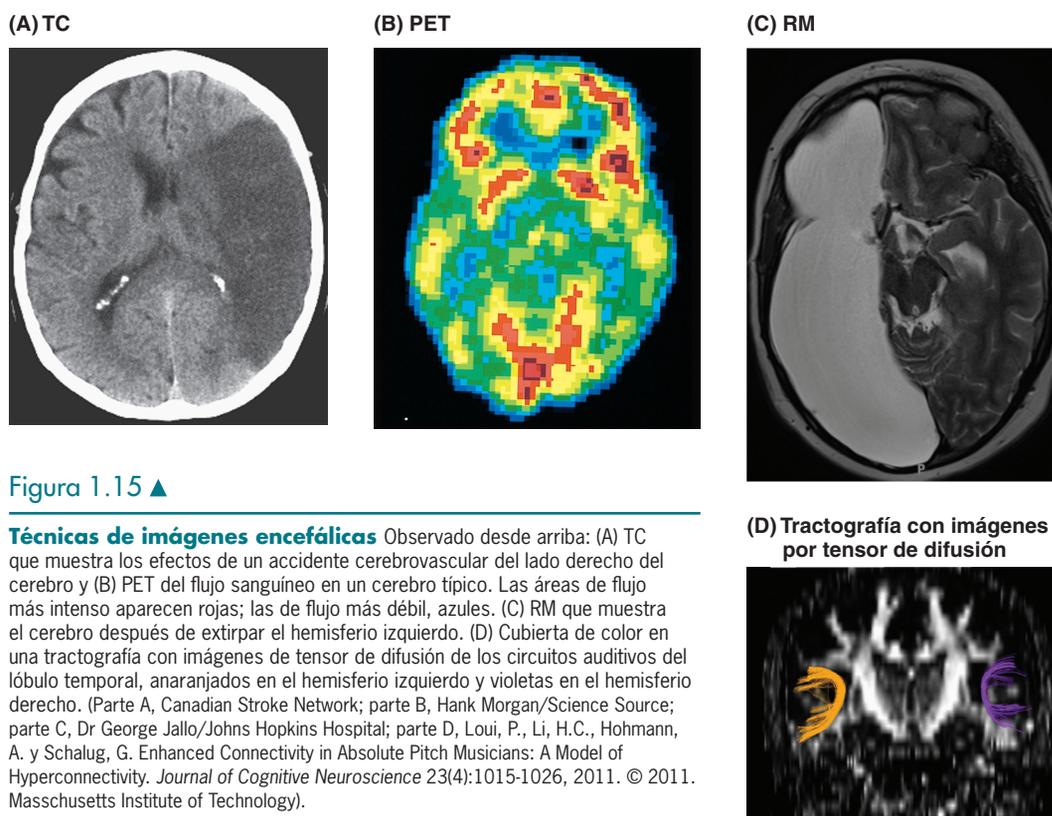


Figura 1.15 ▲

Técnicas de imágenes encefálicas Observado desde arriba: (A) TC que muestra los efectos de un accidente cerebrovascular del lado derecho del cerebro y (B) PET del flujo sanguíneo en un cerebro típico. Las áreas de flujo más intenso aparecen rojas; las de flujo más débil, azules. (C) RM que muestra el cerebro después de extirpar el hemisferio izquierdo. (D) Cubierta de color en una tractografía con imágenes de tensor de difusión de los circuitos auditivos del lóbulo temporal, anaranjados en el hemisferio izquierdo y violetas en el hemisferio derecho. (Parte A, Canadian Stroke Network; parte B, Hank Morgan/Science Source; parte C, Dr George Jallo/Johns Hopkins Hospital; parte D, Loui, P., Li, H.C., Hohmann, A. y Schalug, G. Enhanced Connectivity in Absolute Pitch Musicians: A Model of Hyperconnectivity. *Journal of Cognitive Neuroscience* 23(4):1015-1026, 2011. © 2011. Massachusetts Institute of Technology).

- La **tomografía por emisión de positrones** (PET) comprende la inyección de sustancias radioactivas que se desintegran en minutos en el torrente sanguíneo para alcanzar el cerebro. A medida que cae la radioactividad, emite fotones, los que permiten a un ordenador dibujar su localización en una reconstrucción bi o tridimensional del cerebro. Por ejemplo, si se administra una forma radioactiva de oxígeno, es posible identificar las partes más activas del cerebro que utilizan más oxígeno y correlacionarlas con la conducta en la cual participa un sujeto de prueba. Las áreas cerebrales dañadas usan menos oxígeno. La PET también es útil para estudiar el flujo sanguíneo en áreas cerebrales que participan en conductas típicas como hablar, leer y escribir.
- Las **imágenes de resonancia magnética** (RM) calculan la localización de las moléculas en movimiento al detectar la carga eléctrica que genera su movimiento. Como el tejido cerebral varía en su concentración de moléculas (p. ej., en las fibras nerviosas versus los cuerpos celulares), la RM puede utilizar las diferencias regionales para poner de manifiesto imágenes cerebrales excelentes. La RM también puede determinar las concentraciones relativas de oxígeno y dióxido de carbono y, por lo tanto, pueden utilizarse para determinar diferencias regionales en la actividad cerebral. Por lo tanto, es posible tomar imágenes de la función cerebral (*RM funcional o RMf*) y superponerlas a la anatomía cerebral (RM).
- Las **imágenes con tensor de difusión** son un método de RM que detecta los movimientos direccionales de las moléculas de agua para crear imágenes virtuales de las vías de fibras nerviosas del cerebro. Mediante el uso de *tractografía de imágenes de tensor de difusión*, el Proyecto Conectoma Humano intenta obtener el mapa de la conectividad del cerebro humano. El proyecto también busca descubrir de qué modo se forman las conexiones durante el desarrollo y cómo cambian con el envejecimiento y la lesión cerebral (Johansen-Berg, 2013).

Las fortalezas de los procedimientos de imágenes encefálicas varían, como detallamos en la **Sección 7.5**. Las TC pueden obtenerse de forma rápida y económica. La PET puede obtener imágenes de muchas sustancias químicas; así, es posible caracterizar enfermedades por los cambios químicos. La alta resolución de la RM puede crear imágenes del cerebro que parecen vivas y proveer un detalle excelente de las áreas cerebrales activas al realizar conductas particulares.

En resumen, las imágenes encefálicas no solo pueden poner de manifiesto el tejido muerto que antes era accesible solo en la autopsia, sino que también puede identificar regiones cerebrales activas con una resolución al momento. Las imágenes han ampliado mucho los tipos de estudios que los neuropsicólogos pueden realizar para estudiar la función, tanto en cerebros lesionados como sanos. A partir de imágenes de RM de muchos cientos de participantes, los científicos están produciendo un atlas funcional del cerebro humano, tarea que la frenología intentó hacer pero no logró.

RESUMEN

En este capítulo hemos esbozado la historia de dos ideas fundamentales dentro de la neuropsicología: 1) el cerebro es el origen de la conducta, y 2) la neurona es su unidad funcional. El capítulo también resume cómo se originaron las principales ideas sobre las funciones cerebrales. La historia que condujo a la ciencia actual de la neuropsicología es larga y presentamos acá los principales adelantos. Tomados en contexto, estos adelantos son el resultado de incontables

descubrimientos pequeños que tienden a coronar un largo período de investigación de muchas personas.

1.1 La teoría cerebral

Los hemisferios derecho e izquierdo casi simétricos del cerebro se caracterizan por una capa externa plegada, la neocorteza, que está dividida en cuatro lóbulos: temporal, frontal, parietal y occipital. En conjunto, el encéfalo y la

médula espinal constituyen el sistema nervioso central. Todas las fibras nerviosas que irradian fuera más allá del SNC y todas las neuronas fuera del encéfalo y la médula espinal forman el sistema nervioso periférico (SNP). Las vías sensitivas en el SNP transmiten información hacia el SNC; las vías motoras transmiten instrucciones desde el SNC hacia los músculos y los tejidos del cuerpo.

1.2 Perspectivas sobre el cerebro y la conducta

El mentalismo considera la conducta como el producto de una entidad intangible denominada mente. El dualismo es la idea de que la mente actúa a través del cerebro para producir las funciones “superiores” como lenguaje y conducta racional, mientras que el cerebro solo es responsable de aquellas funciones “inferiores” que compartimos con otros animales. El materialismo, la idea de que todas las conductas, incluidos el lenguaje y el razonamiento, pueden ser explicadas cabalmente por la función encefálica, guía la investigación contemporánea en neurociencia.

1.3 Función cerebral: conocimientos obtenidos de lesiones cerebrales

El examen de la conducta de los pacientes individuales que han sufrido daño cerebral debido a enfermedad, lesión o cirugía proporciona conocimientos sobre la función cerebral. Los principios fundamentales incluyen *jerarquía funcional*: las funciones no están representadas en una sola localización en el cerebro, sino más bien son re-representadas en la

neocorteza, en el tronco del encéfalo y en la médula espinal; *localización*: las diferentes regiones cerebrales tienen distintas funciones; *lateralización*: los hemisferios derecho e izquierdo tienen diferentes funciones, algunas conscientes y otras inconscientes, y *sistemas de memoria múltiple*: las diferentes regiones cerebrales producen una variedad asombrosa de formas y tipos de memorias. El estudio de pacientes individuales también establece señales para el tratamiento basado en la neuroplasticidad y la recuperación de la función: incluso después de la pérdida de una región cerebral que induce un deterioro conductual grave, es posible una recuperación importante.

1.4 La teoría neuronal

El cerebro está compuesto por células nerviosas que sirven como unidades funcionales. Las neuronas envían señales eléctricas a lo largo de sus dendritas y axones por medios químicos e intercambian información al secretar mensajes químicos en sus sinapsis. Las neuronas son plásticas: pueden cambiar muchos aspectos de su funcionamiento y mediar así el aprendizaje.

1.5 Las contribuciones de campos afines a la neuropsicología

Los estudios realizados en pacientes quirúrgicos con lesiones cerebrales bien localizadas, las mejoras en las herramientas estadísticas para desarrollar e interpretar tests de conducta y las técnicas de imágenes encefálicas siempre en evolución han aportado nuevas formas de evaluación y mejora de las teorías y prácticas de la neuropsicología.

Bibliografía

- Amunts, K., C. Lepage, L. Borgeat, H. Mohlberg, T. Dickson, M.-E. Rousseau, S. Bludau, P.-L. Bazin, L. B. Lewis, A.-M. Oros-Peusquens, N. J. Shah, T. Lippert, K. Zilles, and A. C. Evans. BigBrain: An ultrahigh-resolution 3D human brain model. *Science* 340:1472-1475, June 21, 2013.
- Azevedo, F. A. C., L. R. B. Carvalho, L. T. Grinberg, J. M. Farfel, R. E. L. Ferretti, R. E. P. Leite, W. Jacob Filho, R. Lent, and S. Herculano-Houzel. Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain. *Journal of Comparative Neurology* 513(5):532-541, 2009.
- Bartholow, R. Experimental investigation into the functions of the human brain. *American Journal of Medical Sciences* 67:305-313, 1874.
- Benton, A. L. Contributions to aphasia before Broca. *Cortex* 1:314-327, 1964.
- Binet, A. *Etude expérimentale de l'intelligence*. Paris: Librairie C. Reinwald, 1903.
- Brazier, M. A. B. The historical development of neurophysiology. In J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Eds. *Handbook of Physiology*, vol. 1. Washington, D.C.: American Physiological Society, 1959.
- Broca, P. Sur le siège de la faculté du langage articulé. *Bulletin of the Society of Anthropology* 6:377-396, 1865.
- Broca, P. Remarks on the seat of the faculty of articulate language, followed by an observation of aphemia. In G. von Bonin, Ed. *The Cerebral Cortex*. Springfield, Ill.: Charles C Thomas, 1960.
- Charcot, J. M. *Clinical lectures on diseases of the nervous system [Leçons sur les maladies du système nerveux]* (Thomas Savill, Trans., Ed.). London: The New Sydenham Society, 1889.
- Corkin, S. What's new with the amnesic patient H.M.? *Nature Reviews Neuroscience* 3 (2): 153-160, 2000.
- Critchley, M. Neurology's debt to F. J. Gall (1758-1828). *British Medical Journal* 2:775-781, 1965.
- Darwin, C. *On the Origin of Species by the Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. New York: New American Library, 1985. (Original publication 1859)
- Descartes, R. *Traite de l'homme*. Paris: Angot, 1664.
- Finger, S. *Origins of Neuroscience*. New York: Oxford University Press, 1994.
- Flourens, P. Investigations of the properties and the functions of the various parts which compose the cerebral mass. In G. von Bonin, Ed. *The Cerebral Cortex*. Springfield, Ill.: Charles C Thomas, 1960.
- Fritsch, G., and E. Hitzig. On the electrical excitability of the cerebrum. In G. von Bonin, Ed. *The Cerebral Cortex*. Springfield, Ill.: Charles C Thomas, 1960.

- Gabon, F. *Hereditaiy Genius*. New York: D. Appleton and Co., 1891.
- Geschwind, N. *Selected Papers on Language and Brain*. Dordrecht, Holland, and Boston: D. Reidel, 1974.
- Goltz, F. On the functions of the hemispheres. In G. von Bonin, Ed. *The Cerebral Cortex*. Springfield, Ill.: Charles C Thomas, 1960.
- Goodale, M. A., and D. A. Milner. *Sight Unseen: An Exploration of Conscious and Unconscious Vision*. Oxford, U.K.: Oxford University Press, 2004.
- Gould, S. J. *The Mismeasure of Man*. New York: Norton, 1981.
- Gubata M. E., E. R. Packnett, C. D. Blandford, A. L. Piccirillo, D. W. Niebuhr, and D. N. Cowan. Trends in the epidemiology of disability related to traumatic brain injury in the US Army and Marine Corps: 2005 to 2010. *Journal of Head Trauma and Rehabilitation* (1):65-75, 2014.
- Hebb, D. O. *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory*. New York: Wiley, 1949.
- Hebb, D. O., and W. Penfield. Human behavior after extensive bilateral removals from the frontal lobes. *Archives of Neurology and Psychiatry* 44:421-438, 1940.
- Hughlings-Jackson, J. *Selected Writings of John Hughlings-Jackson*, J. Taylor, Ed., vols. 1 and 2. London: Hodder, 1931.
- Johansen-Berg, H. Human connectomics—What will the future demand? *Neuroimage* 80:541-544, 2013.
- Joynt, R. Paul Pierre Broca: His contribution to the knowledge of aphasia. *Cortex* 1:206-213, 1964.
- Loewi, O. *From the Workshop of Discoveries*. Westbrooke Circle, Lawrence, Kansas: University of Kansas Press, 1953.
- Marie, P. The third left frontal convolution plays no special role in the function of language. *Semaine Médicale* 26:241-247. Reprinted in Pierre Marie's *Papers on Speech Disorders*, M. F. Cole and M. Cole, Eds. New York: Hafner, 1906, 1971.
- Olin, C. H. *Phrenology*. Philadelphia: Penn Publishing, 1910.
- Penfield, W., and H. Jasper. *Epilepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain*. Boston: Little, Brown, 1954.
- Quetelet, A. M. *On Man and the Development of His Faculties*. Edinburgh: William and Robert Chambers, 1842.
- Ramon y Cajal, S. *Recollections of My Life*, E. Horne Craigie, Trans., with assistance from J. Cano. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1937, 1989.
- Scoville, W. B., and B. Milner. Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neuroscience* 20(1): 11-21, 1957.
- Sherrington, C. S. *The Integrative Action of the Nervous System*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press, 1906.
- Sperry, R. W. Some Effects of Disconnecting the Cerebral Hemispheres. Nobel Lecture, December 8, 1981.
- Stookey, B. A note on the early history of cerebral localization. *Bulletin of the New York Academy of Medicine* 30:559-578, 1954.
- Terman, L.M., and M. A. Merrill. *Measuring Intelligence*. Boston: Houghton Mifflin, 1937.
- Valenstein, E. S. *The War of the Soups and the Sparks*. New York: Columbia University Press, 2005.
- Wernicke, C. *Der aphasische Symptomenkomplex*. Breslau, Poland: M. Cohn and Weigert, 1874.