

LA MEMORIA Y EL NEUROCIROJANO

Horacio Fontana

Hospital Central de San Isidro, Pcia de Buenos Aires, República Argentina

RESUMEN

A principios del siglo pasado, se encontraron diferencias estructurales en áreas de la corteza cerebral, a veces sutiles y otras más netas, que permitieron el legado de mapas topográficos, que se siguen usando, y que hacían sospechar una diferencia funcional entre ellas. Poco se conocía en ese momento: los centros de Broca y Wernicke, las áreas sensoriales primarias y el área motora. Sin embargo se comenzó a teorizar que los "centros" tendrían funciones simples que se complejizaban mediante el trabajo conjunto gracias a los haces de asociación. Algunos creían que en la realización de las más altas funciones de la mente se involucran muchas, si no todas las áreas cerebrales, esbozando una idea de sistema funcional de órganos corticales, recién concretada con la obra de Luria a mediados del siglo. Para esa época, se comenzó a pensar que la unidad funcional cortical no se extendía en superficie, sino en profundidad, apareciendo el concepto de módulo cortical, sostenido tanto por la estructura de la corteza en columnas, como por su conectividad interna vertical, como así también por su embriología. Los nuevos métodos para seguir a las fibras que conectan distintas zonas de la corteza, permitieron a partir de los 70, realizar estudios detallados de estas conexiones determinando la división de la corteza en áreas de acuerdo a su conectividad, lo que amplió el número de las mismas. Como otras funciones, la memoria almacenaría sus trazas en un espacio cortical distribuido, en forma de circuitos facilitados (engramas) que involucrarían a las mismas áreas que se pusieron en juego para la construcción de la percepción. La codificación significaría un trabajo de asociación consciente para la semántica y contextualización espacial y especialmente temporal para la episódica. La fijación del recuerdo requeriría tiempo de repetición voluntaria o inconsciente (reentrada), llevada a cabo por las estructuras de la línea media, especialmente diencéfalo, hipocampo, amígdala, y sus conexiones, en actos sucesivos de conciencia (fásicos). La recuperación del recuerdo se realizaría a partir de las zonas más altas de la jerarquía perceptiva, que permiten acceder al engrama con sus asociaciones. Las imágenes funcionales confirmarían algunas de estas aseveraciones. Mucha de la terminología empleada, como las líneas de pensamiento de los autores y filósofos de todos los tiempos, coinciden, por lo que pareciera que la teoría de la función cortical se encuentra en una etapa fenomenológica apenas inicial.

Palabras clave: memoria, función corteza cerebral.

INTRODUCCIÓN

Aunque estamos absorbidos en los problemas técnicos y la fisiopatología y tratamiento de las afecciones agudas del SNC, ¿quién no ha meditado acerca de las funciones superiores del órgano que nos ocupa y su deterioro por efecto de las lesiones que tratamos? Igual que el desarrollo de habilidades técnicas, la comprensión de estos problemas, es un trabajo para toda la vida. Por eso, cualquier expresión sobre las funciones cerebrales superiores, será a penas, y obligadamente, un "estado de cosas", un corte transversal en el hilo interminable de estos estudios y meditaciones, y no conclusiones definitivas. Por otro lado, no se pretende que sea completamente abarcativa, tratándose de un tema sobre el que tanto se ha escrito, sino una elaboración de aquellos aspectos, que por diversas razones, han llamado más nuestra atención.

Para el estudio de la memoria, hemos elegido un desarrollo original, estudiando inicialmente aportes de la filosofía que comprobamos no sin sorpresa, que se prolongan en líneas de pensamiento de la ciencia neuropsicológica actual, para después teorizar sobre el almacén de la memoria, que implica necesariamente, como veremos, una revisión aunque somera, del funcionamiento de la corteza cerebral, que hemos realizado en forma histórica, desde el descubrimiento de los "centros" cerebrales, hasta las concepciones más actuales. Finalmente un análisis de la amnesia y la importancia del descubrimiento que lesiones focales del cerebro pueden ser su causa.

La construcción y recuperación de un recuerdo es un hecho tan notable y enigmático entre las capacidades del cerebro humano, y tan relacionado a nuestra especialidad, que no podía dejar de intentar presentar una idea de cómo es posible tal fenómeno para la neurociencia actual, a través de una revisión bibliográfica, producto de una incursión en el conocimiento neurobiológico que ya lleva unos cuantos años de esfuerzo metódico. La presentación en forma histórica lleva la intención de dar mayor coherencia, a un conocimiento necesariamente parcial y discontinuo.

La revisión de los aspectos filosóficos, como el resto del trabajo, ha sido el producto de largos años de lectura y análisis de numerosos textos que pasaron por mis manos. A quienes debo quizá rendir especialmente mi agradecimiento es a un libro sobre Kant, de la colección de "Los grandes filósofos" de Karl Jaspers¹ y a un libelo sobre la noción de eternidad en el mundo griego, del gran filósofo ítalo-argentino Rodolfo Mondolfo, que no fotocopié lamentablemente y cuyo paradero actualmente desconozco, así que lo he citado simplemente por el nombre del autor².

El mismo Jaspers critica el análisis que se intente hacer de Kant desde un punto de vista psicológico (psicologismo), porque se trata la suya de una teoría del conocimiento. Sin embargo, no siendo filósofo, uno siente una mayor libertad para utilizar el texto como base de una línea de pensamiento acerca de los mecanismos de la mente, especialmente cuando se la descubre, tácita, o explícita en la base de conceptos vertidos en investigaciones actuales.

Este descubrimiento intelectual, es quizá el aspecto más seductor de un tema que puede convertirse en árido. Si hemos logrado una mediana fluidez para

quien siga el hilo de nuestros pensamientos, habremos alcanzado nuestro objetivo. Veremos así al conocimiento filosófico transformándose en lo que debe ser: un eslabón entre el conocimiento práctico del sentido común, y el conocimiento científico³.

La memoria es una función cerebral que está, como la conciencia, en la base misma de la actividad psíquica. Quizá por eso, distintas lesiones cerebrales agudas, producen graves alteraciones de esta función, transitorias o definitivas, cuadros que recientemente estamos aprendiendo a diferenciar por sus características clínicas. Sorprendentemente, a pesar de esta calidad de función mental básica y entrañablemente asociada al funcionamiento general del cerebro, durante siglos la memoria fue más un problema para la Filosofía que para la Psicología o la Neurología. Recién a mediados de siglo XX, y por contribución, en parte, de la Neurocirugía^{4,5}, se pudo establecer la importancia de algunas áreas cerebrales en el proceso de fijación del recuerdo, despertando un interés por desentrañar los mecanismos del almacenamiento y recuperación del mismo, que ha dado lugar al florecimiento que actualmente existe en este campo, que se ha visto acrecentado por aportes de la Neurobiología^{6,7}, de la Neurofisiología⁸ y especialmente, de la Neuropsicología.

Como la amnesia es uno de los síntomas más salientes de la patología neuroquirúrgica, nuestra intención en este capítulo, es presentar una contribución a una mejor comprensión de algunos aspectos clínicos de la memoria y sus alteraciones, a partir de la elaboración de aportes seleccionados de algunas de las disciplinas antes mencionadas. Si existe alguna originalidad en este esfuerzo, es la de las vías que utilizamos para alcanzar este objetivo, a partir de datos que por el momento, aparecen como bastante dispersos en la amplia literatura sobre el tema.

APORTE DE LA FILOSOFÍA

San Agustín. Confesiones. (S III d.C.)⁹

No intento ahora averiguar las regiones en que se divide el cielo, ni entender el equilibrio de la tierra, sino saber lo que soy yo mismo; **pues yo, según que soy alma, soy el que me acuerdo y tengo memoria**. No es de admirar que no alcance ni llegue a entender todo aquello que se distingue de mí. Pero ¿qué cosa puede haber más cerca de mí que yo? Con todo eso, no puedo acabar de entender lo que pasa en mi memoria que es parte de mi ser, y sin ella no fuera todo lo que soy.

La memoria es efectivamente, **la base de la identidad psíquica**.

Allí se me presentan el cielo, la tierra, el mar y todas las cosas que mis sentidos han podido percibir en ellos, excepto las que ya se me hayan olvidado. (S1)

Allí también me encuentro yo a mí mismo, me acuerdo de mí y de lo que hice, y **en qué tiempo y en qué lugar lo hice**, y en qué disposición y circunstancias me hallaba cuando lo hice... (E)

A todas estas imágenes **añado yo mismo** una innumerable multitud de otras que formo sobre las cosas que

he experimentado o, que fundado sobre éstas, he creído por diversos modos, y son **las semejanzas y respectos** que todas ellas dicen entre sí y esas otras... (S2)

Además... se han de añadir las ilusiones que hago de todas estas especies, como **las acciones futuras, los sucesos venideros y las esperanzas**... (P)

...todas las cosas que he aprendido de las artes liberales... (S3)

Cuando oigo decir a alguno que acerca de cualquiera cosa se pueden hacer tres distintas preguntas, a saber: si ella es, qué ser tiene y qué tal es..., las cosas significadas por aquellas voces no pude tocarlas ni percibir las por alguno de mis sentidos corporales, ni tampoco las ví en parte alguna, sino en mi alma: yo guardé en mi memoria, **no las imágenes de aquellas cosas, sino a ellas mismas**; más por dónde entraron en mi alma, ellas solamente lo han de decir, si pueden... ¿Por qué las reconocí luego que me hablaron de ellas y por qué dije: esto es así, esto es verdad, sino porque ya estaban en mi memoria..?" ... "aprender estas cosas... (es) recoger y juntar con el pensamiento aquellas especies que estaban como dispersas y sin orden en nuestra memoria... pensar... (S4)

...innumerables reglas, razones y leyes acerca de los números y dimensiones de la cantidad, que no las he recibido ni adquirido por ninguno de los sentidos... (S5)

También las bestias y las aves tienen su memoria, sin la cual no sabrían volverse a sus guaridas y nidos, ni hacer y repetir otras muchas acciones a que están acostumbradas, porque ni aún pudieran acostumbrarse a cosa alguna si no tuvieran memoria. (Proc.)

En estos notables párrafos de sus "Confesiones"⁹, distingue Agustín, sin ponerles nombre, los distintos tipos de memoria que la Neuropsicología moderna reconoce: semántica (S), episódica (E), con su característica contextualización ténporo espacial, procedural (Proc.) y prospectiva (P). Muy agudamente, nota que hay distintos tipos de conocimientos implicados en la semántica: imaginables (S1 y 2) y no imaginables (S3, 4, y 5), con distintos grados de abstracción: uno básico de reproducción, y otros (estimo que dos) de asociación. También nota que algunos son **producto de la experiencia y otros del aprendizaje metódico** y caracteriza la actividad del pensar, como típicamente asociativa y **productiva** quedando sus producciones registradas en la memoria para usos ulteriores.

También la memoria prospectiva es una forma de asociación.

La memoria procedural está muy bien descripta en sus características de espacialidad y hábitos motores, aunque la asigna, al parecer, exclusivamente a los animales.

Cómo vuelve a acordarse la memoria de lo que había perdido ella misma...

...con la que aún estaba en la memoria buscábamos la otra parte que faltaba...

...aún cuando alguno nos lo recuerde, **de nuestra memoria proviene que lo reconozcamos**...

Aquí describe la evocación del recuerdo en sus dos

grados: reconocimiento y recuperación y la describe también como una actividad eminentemente **asociativa**. Estos mismos grados son reconocidos actualmente por la neuropsicología.

Aristóteles¹⁰

Ahora está claro que debe ser la misma parte de nosotros la que capta la extensión y el movimiento y el tiempo. Imaginar es ser afectados por nuestra raíz común sensible. Claramente pues, éstos son percibidos por esa misma sensibilidad. La memoria, sin embargo (**aún de lo que comprendemos**) no sucede sin imágenes, y así, es una habilidad sólo incidentalmente intelectual, pero perteneciente en sí misma a nuestra raíz común sensible primaria. Por lo tanto, no sólo los seres humanos y seres que poseen opinión y discreción poseen memoria, sino también ciertos animales.

Si la memoria fuera una habilidad de nuestro entendimiento, no sería encontrada en otros muchos animales y quizá en ninguna otra criatura mortal; probablemente no corresponde a todo ser mortal, puesto que no todos los animales poseen memoria sino aquellos que perciben el tiempo. Porque cuando alguien recuerda, siente que ha visto, oído o aprendido esto **antes**: antes y después, sin embargo, caracterizan al tiempo. **Ahora está claro cuál parte de nosotros recuerda, la parte que imagina.** Y lo que es imaginable es memorable en sí mismo, mientras que incidentalmente recordamos lo que no puede ser captado sin la ayuda de imágenes.

Aristóteles tiene pues una idea un poco más pobre de la memoria, que la expuesta por Agustín. Plantea dos niveles de procesamiento en la percepción: la "estimulación de los sentidos particulares", y un nivel asociativo para captar los objetos que los sentidos tienen en común (a saber, extensión, movimiento, cambio y tiempo). A este nivel asociativo lo denomina **raíz común sensitiva, o facultad sensitiva primaria**.

Por estar presente en los animales, cataloga peyorativamente a la memoria dentro de las facultades sensibles y no del entendimiento.

La memoria para Aristóteles¹⁰ es: "un estado producido por una imagen mental, referida como una semejanza a aquello de que es imagen". Cuando habla del recuerdo, sin embargo, categoriza a la actividad de recordar como una especie de silogismo o inferencia y dice que si bien muchos animales poseen memoria, **solamente el hombre recuerda**, y parece diferenciar estas actividades **por la contextualización exacta que posee la segunda, especialmente en el tiempo**.

Qué es lo que considera como memoria en los animales, no queda claro, pero una interpretación plausible sería la capacidad de reconocimiento y/o los rasgos de memoria procedural que también hizo notar Agustín. Tampoco queda claro cuál es entonces la percepción del tiempo que estos animales posean.

En resumen, la memoria para A. es el producto de una actividad asociativa de la facultad sensible que es **la misma** que genera las imágenes de los objetos y la

contextualización espacio temporal de la realidad en que están inmersos.

El valor de **la imagen** para esta teoría del conocimiento es enorme, porque es el resultado de un procesamiento de la realidad, que sin dejar de ser semejante a ella, contiene los elementos de la misma, que pueden ser captados por el entendimiento, para la generación del concepto (comprensión o reconocimiento).

Esta conceptualización "inocente" de la memoria se ha mantenido a través del tiempo hasta nuestros días:

Jaspers (1963) definía "memorias" como: "las imágenes que ocurren con el conocimiento consciente de que constituyen una percepción previa nuestra, que hemos experimentado su contenido **antes** y que el objeto que representan es o fue real" (Citado por Lindqvist y Norlén¹¹.)

Santo Tomás

Así que la mente es capaz de actuar sobre nuestras imágenes para hacerlas comprensibles en realidad y esta capacidad de la mente es llamada **la mente agente**; y es también capaz de ser determinada por las representaciones de cosas percibidas y esta capacidad es **la mente receptiva**.

...la primacía de la actividad es atribuida a la mente agente y no a las imágenes.

Que la luz natural de nuestro entendimiento es suficiente para hacer lo que la mente agente debe, es claro si examinamos por qué necesitamos la mente agente. Porque la mente es potencial de lo que comprende, de la misma manera que los sentidos son potencial de lo que ellos perciben: como no siempre estamos percibiendo, tampoco estamos siempre comprendiendo.

Así que la mente agente está para hacer las cosas proporcionadas a nuestro entendimiento.

...**habiéndose hecho una cosa el entendimiento y lo que éste comprende** (el entendimiento actualizado), constituyen una única fuente de la actividad que llamamos entendimiento...

De forma abtrusa trata de explicar Santo Tomás¹², lo que no había explicado Aristóteles, en un intento por corregir una interpretación "herética" de éste, hecha por Averroes¹³.

...La mente humana para los griegos, se manifiesta como **nous** y como **logos** (inteligencia y razón). Como nous, ilumina, ve y aprehende lo inteligible de las cosas. Como logos, establece conexiones entre conceptos y forma así juicios que, luego, enhebra, según normas que le son connaturales, para realizar el raciocinio. Si la mente humana ve y aprehende lo inteligible de las cosas, es porque de antemano las ilumina. La visión es imposible sin la luz. Iluminar es colocar en la luz. Poner en evidencia... **Iluminación, visión y aprehensión intelectual**, son las tres vertientes en que el nous desarrolla su actividad. **El objeto de esta actividad es lo inteligible de las cosas**. Aquello por lo que la cosa es inmutable y fija en su ser y su obrar: **la esencia metafísica o sustancia**¹⁴.

Pero todo esto es un relato, y no una explicación,

salvo en lo que respecta al acto iluminativo de la mente: **una inspección dirigida** de la representación o reproducción buscando aquellas características **inteligibles**. Cómo lo hace? Kant intentará explicarlo.

Emmanuel Kant^{1,2,15,16}

La imaginación es la capacidad de representar en la intuición un objeto, aunque no esté presente. Pertenece a la sensibilidad... Es la capacidad de determinar "a priori" la sensibilidad.

La apercepción pura es el principio trascendental de unidad de todos los elementos dispersos de nuestras representaciones. **Representación=conciencia.**

La construcción de la realidad para Kant, la realizamos nosotros con los datos que nos aportan los sentidos (**sensibilidad**), en un teatro témporo espacial dispuesto por nosotros. Si bien lo proyectamos fuera, el drama de la realidad se desarrolla dentro nuestro, en lo que se llama el "sentido interno".

Tengo una **percepción**, cuando estoy en contacto con la realidad y recibo información sensorial. Una **representación**, *la construye el entendimiento* a partir de la imaginación, "por estimulación del sentido interno". El orden sucesivo de mis representaciones y percepciones, como se **me** aparecen en el sentido interno, es el tiempo.

Por lo que vemos en esta somerísima descripción de aspectos preliminares del pensamiento de Kant, sus elucubraciones se basan en las enseñanzas de la escolástica, respecto a los niveles de la sensibilidad, el entendimiento y la imaginación.

Sin embargo, hace varios aportes originales:

1) La relación espacio temporal de los hechos de la realidad es "a priori", es decir, subjetiva. Es un aporte del sujeto en el momento de la relación perceptiva.

Aunque este es el aspecto más difícil de aceptar de la teoría del conocimiento de Kant, algunos datos científicos indicarían que ya desde la retina, los estímulos vienen marcados espacial y temporalmente¹⁷. De igual manera, las estructuras corticales estarían dispuestas innatamente para la detección de las relaciones espaciotemporales durante la percepción.

Un análisis exhaustivo y brillante de la biología del "a priori" ha sido realizado entre nosotros por Goldar¹⁸.

También parecería confirmatoria una notable experiencia de la escuela neuropsicológica de Milán¹⁹: a pacientes con neglect, se les hacía realizar una tarea mental. Debían **imaginar** en la Piazza del Duomo y describir el edificio que está enfrente de la Catedral en dos oportunidades: una de espaldas al Duomo y otra, de frente a éste. En cada oportunidad, los pacientes **olvidaban** detalles del lado izquierdo, ¡pero éstos eran los que habían recordado en la posición previa! Los pacientes tenían dificultad para analizar la imagen de ese espacio interno, que sin embargo, estaba allí completa!

2) La percepción es un acto múltiple y sucesivo.

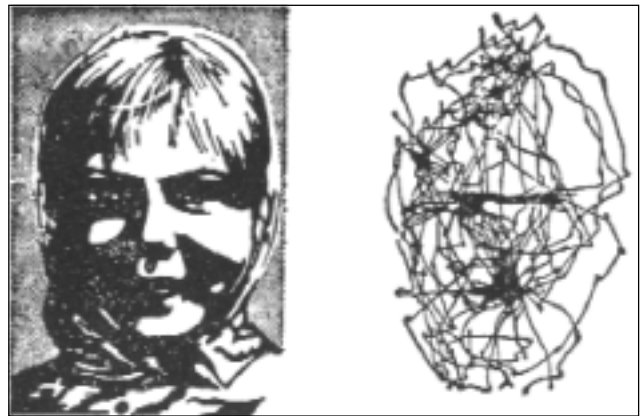


Fig. 1. (omada de Luria²⁰). Muestra a la izquierda un retrato, y a la derecha, los movimientos oculares realizados para explorarlo. El resultado perceptivo es una sola imagen del objeto, síntesis de los múltiples puntos de vista registrados.

Kant remarca agudamente esta característica fundamental de la percepción.

La figura 1 muestra una cara y los movimientos que realizan los ojos durante la inspección de la misma. La construcción de la percepción se realiza por la integración de aspectos significativos para el observador de estos sucesivos puntos de vista, y por consiguiente, **lleva tiempo**. Cada una de estas percepciones **por separado**, implicaría un acto de conciencia.

"Sabemos muy poco acerca de cómo los ojos o más bien el receptor, confecciona a partir de sucesivos isomorfos oculomotores (en el área cortical 17), cada uno radicalmente distinto de su predecesor y sucesor, un mapa de sucesivos egocéntricos inmóviles"⁽²¹⁾.

3) La autoconciencia. "La sucesión de mis percepciones y representaciones como se me aparecen" (tiempo), se integra en la **aprehensión**, cuando se refiere a percepciones o en la **reproducción**, cuando se refiere a representaciones, resultando entonces una **imagen unitaria** e inteligible del objeto, que es presentada al entendimiento.

La conciencia de la unidad de las representaciones en un yo permanentemente idéntico es el principio fundamental del conocimiento intelectual para Kant y la denomina **apercepción pura**. Es la que permite el acto integrador de la imaginación. Es el nivel más bajo de la autoconciencia, el que permite decir "yo soy". Un nivel superior, es intelectual, resulta de la acción del entendimiento sobre ésta y produciría el "yo pienso" de Descartes. Por supuesto, es "a priori" y debería pues, tener un sustento ontológico, que es estructural (biológico)¹⁸.

4) La imaginación productiva. La imaginación sin representaciones o percepciones concretas es decir "a priori", se denomina **imaginación productiva** y genera los principios formales del entendimiento que son las **categorías**. Éstas son **formas** del pensamiento, que se aplican a la realidad, son **la única manera en que el**

entendimiento puede tratarla y se basan todas en una actividad asociativa.

El entendimiento se maneja con una serie de reglas para aplicar la categoría en cada caso. Esto se denomina **esquematismo del entendimiento**. Éste es producto de la imaginación (para sintetizar) y la aplicación práctica de las categorías se hace mediante **la determinación trascendental del tiempo**.

Vemos que el tiempo aparecía del lado de la sensibilidad (estética) y ahora también lo hace desde el lado del intelecto (lógica). Esta clara dualidad del tiempo en Kant, sería uno de sus más grandes aportes al tema.

Define al tiempo como la **forma de nuestro sentido interno** es decir, la intuición de nosotros mismos y de nuestro estado interior, no como somos (en sí mismo), sino **como nos aparecemos** a nuestra sensibilidad. Lo mismo que con las cosas, **no podemos conocernos a nosotros mismos, sino a la intuición que de nosotros tenemos**.

En una publicación previa a la Crítica (*Duisburger Abschluss*), aclara mucho la dualidad de la temporalidad subjetiva.

1) **Conciencia perceptivo-aprehensiva**: noción secuencial. Este es el aspecto del tiempo que alcanza la conciencia desde el lado de la sensibilidad.

2) **Síntesis imaginativo-intelectual**: unidad de las secuencias. El soporte de esta unidad, como habíamos visto, es la apercepción, es decir, la conciencia de la propia identidad a lo largo del proceso representativo. Esta autoconciencia se realiza efectivamente por el sentido interno.

Si 1) es una forma dinámica de percibir el tiempo y 2) una forma estática de considerarlo, no lo dice, pero me parece una interpretación plausible.

Vemos pues que **el tiempo subjetivo está en el centro de la determinación de la autoconciencia**.

Si nos referimos a la **temporalidad objetiva**, completaremos la explicación de la noción de tiempo por Kant.

Para Kant **objetividad** es el orden necesario ("a priori") del material intuitivo sintetizado. Es decir, es **una regulación del pensamiento sobre la sensibilidad**, que se consigue por la aplicación (mente agente?) de una categoría y al que deberíamos encontrarle una base estructural (¿lóbulo frontal?).

Los rasgos temporales del objeto, dependen de la acción categorial sobre la multiplicidad de representaciones. La espontaneidad del pensamiento opera sobre la forma de las representaciones que es la misma que determina la autoconciencia: el tiempo. "toda relación en la percepción presupone una relación en el concepto". Sintetizando la multiplicidad de representaciones delimito el objeto...."**el espíritu contiene en sí mismo la fuente universal y suficiente de la síntesis y todos los fenómenos son exponibles en él**".... (efecto iluminador de la mente agente?)(ver el párrafo sobre la luz natural del entendimiento de Tomás, para comprobar el alto grado de correlación entre las dos filosofías, aunque sean tan diferentes).

La objetividad reposa en la síntesis. En caso contrario, las representaciones (siempre sucesivas y

múltiples) están agrupadas, pero no conectadas, están en la percepción pero no en el concepto.

Necesita pues el entendimiento aplicar alguna forma de relación temporal para delimitar el objeto mediante la síntesis. Estas formas de relaciones que aplica el entendimiento son sus esquemas (categorías) y se basan en tres relaciones que pueden darse en el espíritu:

- 1) Relación al sujeto (lo permanente, substancia).
- 2) Relación de la consecuencia (sucesión, cambio, causalidad)
- 3) Relación de la comunión (simultaneidad, interacción).

Permanencia, sucesión y simultaneidad, son las tres relaciones temporales con que opera el entendimiento. Por la mediación del tiempo entre el sentido interno (subjetividad) y los elementos intelectuales puros (objetividad), lo meramente aprehendido es puesto como permanente, sucesivo y/o simultáneo, **en la medida en que se ajusta a módulos temporales necesarios** (esquemas y sus principios), que reposan en la sustancialidad, causalidad e interacción.

La temporalización de la naturaleza se funda en la efectivización de una función trascendente del pensamiento (exige la perspectiva de la lógica trascendental). La objetividad se basa pues, en una propiedad del intelecto.

Al poner a la identidad del yo en la base de la actividad intelectual, Kant realiza un gran progreso psicológico, e intencionalmente resalta la determinación cronológica en ese punto. Solamente un yo idéntico a sí mismo en todo momento puede reconocer como propias las impresiones que recibe y asociarlas simultánea o sucesivamente para determinar el objeto. **Sólo un yo idéntico a sí mismo en todo momento puede testificar del paso del tiempo** y en base a ello determinar el objeto.

Me parece que la determinación temporal es un trabajo intelectual que para Kant está antes que la determinación del objeto. **La trascendencia del sujeto parece pues previa a la del objeto en general y pone la base de la objetividad**.

La intuición de la propia existencia, a partir de este yo pensante, enlazante, fue el aporte relativamente estéril de Descartes²², pero aquí alcanza su máxima valorización al constituirse en el fundamento de una teoría del conocimiento. **Es el tiempo de la existencia de la substancia, de la causalidad y de la interacción**. La unidad de la percepción es, así entendida, uno de los principales argumentos a favor de un yo que ha sido tan vapuleado con defensores y detractores desde esa época^{23,24}, ver discusión de Baddley más adelante).

Subyacente a éste, está **el de la identidad subjetiva, el tiempo empírico, un tiempo relativo**: "que yo pueda ser consciente de esos elementos diversos como simultáneos o sucesivos, depende de circunstancias o condiciones empíricas" (fundamento de la Teoría de la Relatividad). Aquí llega el aporte de la sensibilidad para determinar las relaciones temporales del mundo real.

Pero aquí tampoco el tiempo es algo existente en sí,

sino una de las formas de la sensibilidad, algo puesto por el sujeto como condición de la experiencia. En este caso no es sin embargo, un producto del intelecto, sino de la "sensibilidad". **Este es el tiempo de la concepción geométrica, aislado de la experiencia, el tiempo "puro" de la física teórica.**

En resumen, el intelecto, **aspecto divino** del alma humana para el Aristóteles herético, humanizado con gran esfuerzo por Tomás, es reducido por Kant al nivel más alto de la autoconciencia, **agente** aplicador de **esquemas asociativos** (determinados "a priori" por efecto de la imaginación productiva), sobre las representaciones traídas desde el nivel sensorial por la imaginación reproductiva, para la formación de conceptos verbales o de acción. **El tiempo** presente tanto en la determinación perceptual como en la determinación de la autoconciencia, es el que permite esta dualidad asociativa de la acción de la imaginación.

El tiempo de la autoconciencia es el de la sensación de **duración de la propia existencia** que es una medida subjetiva de la temporalidad, pero que es la base objetiva de la determinación de las relaciones temporales.

El cerebro es casi Kantiano en la esencia de su operación. Hace representaciones de aspectos del mundo exterior, fraccionalizadas, construyendo una geometría útil, con el sentido interno, que no tiene nada que ver con la "geometría" del mundo exterior que le dio origen". (Llinás, RR. I of the vortex. From neurons to self²⁵).

Tiempo y relojes

¿Qué es el tiempo? Creo que lo sé. Pero si me lo preguntan, no lo sé. (San Agustín, Confesiones⁹).

"El tiempo es el número del movimiento" según la Física de Aristóteles²⁶, definición que no ha podido ser superada posteriormente. Asocia un componente exterior, físico, "de la realidad", **el movimiento**, y un componente intelectual, **el número**.

No se refiere a cualquier movimiento, sino al circular uniforme, el movimiento perfecto, el que realizan las esferas de las estrellas y los planetas, el del reloj astronómico. Pero Aristóteles nota que este movimiento no puede dar origen al tiempo, sin que haya un intelecto capaz de **contar** el número de giros estelares, por eso para darle realidad absoluta al tiempo físico, debió suponer una conciencia, un "alma del universo", eterno testigo encargado de realizar este recuento².

No sólo los movimientos estelares, sino que **"todo fenómeno físico puede ser usado como un reloj, con tal que pueda ser repetido tantas veces como se desee"**, según la definición de Einstein e Infeld²⁷.

La humanidad ha usado muchos relojes a través de los siglos y en las diferentes culturas. Más frecuentemente se ha tratado de un circuito de un móvil con movimiento uniforme, por lo tanto de duración constante, que se relacionaba de alguna forma con el tiempo astronómico. El registro intelectual de este "paso del tiempo" ha sido usado para medir la duración tanto de

los sucesos de la vida cotidiana, como la de los experimentos científicos.

Las operaciones del tiempo psicológico se limitan en general a lo cualitativo puro. Pero, ¿no existe una métrica temporal interna?... la música es precisamente la matemática interior... El ritmo musical es, puede decirse, la más directamente intuitiva de las métricas temporales **y ciertamente no es desde el mundo exterior desde donde se ha impuesto a nosotros**. Lo mismo puede decirse de los tiempos largos o cortos que califican **la articulación del lenguaje común** y sobre todo, de la versificación. (Jean Piaget. El desarrollo de la noción de tiempo en el niño²⁸).

¿Tiene relojes el cerebro? Posiblemente los distintos ritmos neuronales cumplan alguna función en este sentido. Notoriamente, la región septal, presenta un ritmo de 4 a 8 ciclos por segundo, que comienza **antes de nacer**, y se mantiene durante toda la vida. Este ritmo se extiende al hipocampo por el fórnix precomisural, y desde éste, a áreas de la neocorteza, especialmente del lóbulo temporal⁸. Este ritmo también se extiende a (o proviene de?) la formación reticular del tronco cerebral. **La lesión de las estructuras septales y del tubérculo mamilar, produce una severa alteración de la contextualización temporal de los recuerdos.**

La hipótesis de un "reloj interno", avanzada en 1963 por Treisman, se ha ido enriqueciendo. Se han utilizado agentes farmacológicos para modificar su ritmo, y se han conseguido efectos especialmente con agonistas y antagonistas dopaminérgicos, particularmente del receptor D2, comprobándose un enlentecimiento o aceleración general del sentido interno del tiempo, evidenciado en la realización insegura de tareas en animales. La investigación en pacientes con enfermedad de Parkinson, sugeriría que la depleción de los sistemas dopaminérgicos, produce un enlentecimiento general en la percepción del tiempo, que los lleva a subestimar el paso del tiempo cronológico. Lo inverso sucedería con pacientes de una enfermedad con hiperdopaminergia, como la esquizofrenia²⁹.

Los ritmos circadianos tienen un "reloj central" en el núcleo supraquiasmático vecino a la región septal, regulado quizá por la secreción nictameral de melatonina por la glándula pineal³⁰.

¿Quién "mide" el tiempo en el cerebro? Sabemos que **el daño del lóbulo frontal** produce un déficit notable en la contextualización temporal del recuerdo o en las operaciones temporales para la planificación, por ejemplo. Se trata de una actividad eminentemente ejecutiva (intelectual?).

La posición de Alan Baddeley

En su influyente trabajo sobre la memoria humana, Baddeley³¹ discute la noción de conciencia respecto a la memoria y en general y, como muchos neuropsicólogos, mira con resquemor el aspecto filosófico de su ciencia. La filosofía es "un pantano" de complicaciones; de la introspección no se pueden sacar datos científicamente comprobables "y existe el riesgo de confiar en la auto-

ridad del maestro del método introspectivo, que lleva simplemente a diferentes escuelas de pensamiento sin posibilidad de resolver controversias”.

El culpable de este desarrollo sería Descartes con su famoso “pienso, luego existo”, que es parcialmente erróneo, porque “la aparente solidez y estabilidad de la experiencia personal es al menos en parte, ilusoria y no provee una base indubitadamente sólida sobre la cual todo lo demás pueda ser fundamentado”³¹.

Por otro lado, ni el concepto de mente, ni el de conciencia ocurre en el lenguaje de la antigua Grecia... los conceptos de mente y conciencia, aparecen solamente después del trabajo influyente de Descartes, asevera Baddley, citando a Wilkes. Veamos estos pasajes para contradecir a Wilkes

Así como nuestra psique, que es aire, nos **cohesiona y nos gobierna**, así el pneuma o el aire, abarca el cosmos entero. (Anaxímenes de Mileto, S VI a. C³²).

Durante el tiempo en que el cerebro está tranquilo, el hombre comprende. Por ello digo que **el cerebro es el intérprete de la conciencia**. (Hipócrates de Kos. De morbo sacro, XVII y XX. S. V aC).

“¿Y es por causa de la sangre por lo que pensamos, o por el aire o por el fuego? ¿O no es ninguna de éstas la causa, sino el cerebro al suministrar las percepciones del oído, de la vista y del olfato, de las cuales se originarían la memoria y la opinión y a su vez de éstas... se generaría el conocimiento? (Platón. Fedón, 96 b. S. V aC).

El alma antecede al cuerpo. Nace antes que él y le trasciende. Le comanda y le gobierna, y el cuerpo obedece. (Timaios 34 c).

Para Platón el alma es la ultima ratio de cada acción y de cada movimiento, ya se trate de un hombre, de una estrella, o de todo el universo. La cabeza, a causa de su redondez, teniendo la forma más perfecta, debe ser, según Platón, el asiento del alma. (von Bonin. Essai sur le cortex cerebrale³³).

...el que ve, percibe que ve, y el que oye, que oye, y el que camina, que camina e, igualmente, en los demás casos de igual modo, hay algo en nosotros que percibe que estamos actuando, de modo que percibimos, cuando sentimos, que sentimos y cuando entendemos, que estamos entendiendo ; y si percibir que sentimos o entendemos es percibir que existimos. (Aristóteles. Ética a Nicómaco. IX 9,1170a, 29-33³⁴).

Podríamos citar muchos pasajes más en donde los griegos antiguos demuestran tener una idea clara de qué es la vida consciente, y de sus relaciones con el cerebro, relación cuya paternidad parece poder ser atribuida a Alicmeón de Crotona médico del S VI aC (32). Claro que la palabra mente y conciencia sean probablemente de uso más tardío (notar sin embargo, la cita de Hipócrates), pero la palabra **psique**, cuya raíz da nombre a la actual ciencia de la psicología, proviene del oscuro fondo de la historia, aunque con un sentido algo diferente, hasta que alrededor del siglo VI aC, adquirió el significado de **alma**, con un componente vital y uno intelectual, como se puede apreciar en la cita de Anaxímenes (32).

Ver además, el párrafo de S. Tomás acerca de la **mente agente**, referido a las ideas de Aristóteles.

Como hace notar Goldar¹⁸, es una observación vulgar, el reconocimiento de una vida psíquica para nosotros y un convencimiento, de que los demás también poseen la suya, lo que forma la base de lo que se ha dado en llamar desde esa década “la teoría de la mente” (35, 36), capacidad, por otro lado, adquirida evolutivamente por el cerebro humano, lo mismo que el lenguaje.

Me parece que existe un error fundamental en las críticas de Baddley a la noción vulgar de conciencia, que se hacen desde la comprobación experimental en enfermos, y mucho menos en sujetos normales, de que hay procesamientos perceptivos (priming) y aprendizajes predominantemente motores, automáticos, más o menos primitivos, que pueden hacerse sin entrar en el campo de la conciencia. De ninguna manera, esto descalifica la noción de conciencia, y la comprobación semiológica que **cuando está alterada la autoconciencia, el procesamiento perceptivo y las otras facultades mentales están invariablemente alterados** (delirio).

La vivencia actual (por ejemplo el acto de captación atenta) siempre se halla circundada por un área de vivencias inactuales, “la corriente de las vivencias no puede constar nunca de puras actualidades” (Ideas, pag. 81). Todas las vivencias actuales o inactuales son igualmente intencionales. **De modo que no se debe confundir la intencionalidad con la atención. Existe, pues, una intencionalidad inatenta, implícita.** (JF Lyotard. La fenomenología³⁷). (El subrayado es nuestro).

La fenomenología ha sido presentada como el mayor esfuerzo de la filosofía por liberarse de la introspección y fundar objetivamente la Psicología, y la aclaración de Lyotard es muy oportuna para rebatir a Baddley que parecería confundir conciencia con atención.

La conciencia de la propia existencia independiente, ha sido por otro lado, muy probablemente, una adquisición evolutiva del pensamiento humano, (como parece insinuar Piaget³⁸, que, teniendo como antecedente a la “mente agente” de Aristóteles, Averroes y Tomás, si bien irrumpió con Descartes, tardó mucho tiempo en instalarse como una adquisición cultural, pasando por la apercepción pura de Kant, hasta el “ejecutivo central” de Baddley³¹ (aunque éste no parece tener la misma amplitud de los otros conceptos) y el actual “control cognitivo”³⁹).

La noción de conciencia es también criticada por Baddley desde un punto de vista positivista: el de su utilidad. Si no es útil, dudosamente sea verdadero. Así, es mejor desmembrar la conciencia en un conjunto de actividades mentales (concientes) diversas. Esto es nada más que una forma de análisis, que puede ser útil, si no se tiene en cuenta la actividad coordinada del cerebro para alcanzar estas diferentes realizaciones de la vida consciente y la presencia de mecanismos biológicos que son la condición “a priori” para el desarrollo de esas actividades y cuyo deterioro tiene efectos sobre

cada una de ellas. Así, lo que puede ser obviado desde los simples esquemas cognitivistas (de base empirista), no puede pasar inadvertido para quienes tratamos los padecimientos neurológicos.

Resumen del aporte filosófico

Estimo que esta somera introducción al tema desde la Filosofía brinda alguna utilidad "para entender" un poco mejor la razón de ser de algunos de los datos científicos que poseemos.

1) Hemos visto la estrecha relación que tiene la memoria con lo sensorial que, ya sea una copia «semejante» de la realidad o una modificación subjetiva de la misma, tiene un nivel más bajo, el de la entrada de los distintos sentidos, un nivel intermedio de asociación (procesamiento) espacio-temporal y otro nivel superior integrativo, por la actividad de la imaginación, estimulada desde un nivel aún superior por el intelecto (tres niveles). Además pueden establecerse *camino de elaboración paralelos* para lo verbal (no imaginables e imaginables) y lo no verbal (solamente imaginables).

2) Los niveles integrativos de la imaginación y el entendimiento, verbales o no verbales, requieren de la actividad catalizadora de la autoconciencia como base sustancial para su efectivización. Habría dos niveles de autoconciencia, uno en que el individuo se siente involucrado como testigo o como interesado en los sucesos de la realidad o de su interioridad, que sería el "darse cuenta" (yo soy) y otro, en que ordena temporo espacialmente sus percepciones y representaciones y las asocia (procesa) para formar un concepto, emitir un juicio, hacer un razonamiento, o realizar una acción, que sería el de la semántica (yo pienso).

3) Por la activación intelectual u ocasional de la imaginación, se produce el recuerdo.

4) La imaginación condiciona la capacidad del entendimiento, ciñéndolo a esquemas asociativos "a priori", es decir probablemente innatos, que se aplican en la derivación conceptual de un percepto y (quizá?) en la guía de la búsqueda y construcción perceptual o ¿por qué no? en la *reconstrucción del recuerdo* (agregado nuestro).

5) La recuperación del recuerdo es una actividad asociativa entre un elemento que poseo y el que debe ser recuperado.

6) La contextualización temporal de un recuerdo implica un nivel elevado de asociación (procesamiento), parecido al del razonamiento.

7) La *noción* de tiempo implica un cambio que asumimos continuo interno o externo, y una entidad intelectual que lo perciba.

8) La *medición* del tiempo implica una estructura de cambio periódico o cíclico (reloj) y una entidad que lo registre. Esto permite la medida de la duración de los acontecimientos, y su ubicación en la serie de sucesos biográficos (cronología).

9) La memoria es el elemento fundamental de la identidad psicológica.

Quien esté interesado en desentrañar las estructu-

ras cerebrales que generan los fenómenos de la memoria, debe recordar para explicitar su programa de investigación que:

1) Memoria, percepción, representación (imaginación) y autoconciencia, son funciones asociadas.

2) Las formas de la percepción, espacio y tiempo, son "a priori", es decir, deberían tener sustrato anatómico.

3) La autoconciencia (reconocimiento de la identidad del yo en el acto perceptivo) tiene como base a la memoria y es "a priori" así que también debe tener sustrato anatómico.

4) Todas estas actividades son eminentemente asociativas (intelectuales).

Tratemos de encontrar en la exposición que sigue, algunos de estos principios subyacentes a las teorías del funcionamiento cerebral normal y patológico, manifestadas más o menos explícitamente por científicos de todas las épocas.

EL ALMACEN DE LA MEMORIA

Parece estar bien demostrado que la capacidad de aprendizaje del tejido nervioso reside básica aunque no exclusivamente, en la modificación plástica de las sinapsis, bioquímica y/o estructural⁷ y no insistiremos sobre este punto, pues nos llevaría muy lejos de nuestro objetivo.

Aunque basados en este principio, sin embargo, los fenómenos psicológicos de la memoria humana son procesos complejos, muy diferentes, que se han dado en denominar "**memoria asociativa**", y la corteza cerebral, por su estructura, estaría idealmente diseñada para llevarlos a cabo. La memoria, debería pues ser el resultado del funcionamiento correcto de esta estructura, así que una teoría que dé cuenta de los fenómenos de memoria, debe también dar cuenta de aquellos otros fenómenos psicológicos que comprendemos en este momento como dependientes de la función cerebral: la continuidad de la percepción, la sucesión temporal, la detección de lo novedoso, la función mediadora entre experiencia y acción actualizando el almacenaje pasado, y las propiedades temporales del recuerdo, entre otras⁴⁰.

La organización horizontal de la corteza

Desde fines del siglo XIX y hasta la primera mitad del siglo XX, siguiendo observaciones pioneras de Meynert⁴¹, muchos autores se preocuparon por estudiar la organización horizontal de la corteza, llegando primero a su subdivisión en seis capas por Bevan Lewis⁴¹, y luego, a la determinación de una serie de áreas de acuerdo a la estructura cambiante de la corteza, para lo que fueron utilizados diferentes métodos: observación a ojo desnudo de cortes del cerebro (E. Smith), citoarquitectura (Campbell, Brodmann, V. Economo, Bucy y V. Bonin), mieloarquitectura (O. Vogt), mielinización de la sustancia blanca subyacente (Flechsig). Es muy posible que en algunos casos, se haya exagerado con la subdivisión en áreas de la corteza⁴¹, procedimiento que siempre tiene algo de subjetivo⁴² y en el que existe el

peligro de dar importancia a hechos de la estructura, que quizá son los menos importantes para la determinación de la función. Lo cierto es que estos estudios llevaron a cada uno de los autores, larguísimos años, y a veces no alcanzó el esfuerzo de toda una vida, para terminar estos mapas.

Vamos a comparar algunas de las conclusiones de los diferentes autores para ver lo que tienen en común, y analizar hasta dónde nos puede ayudar esta concepción de las áreas para una teoría general del funcionamiento del cerebro, y segundo, qué utilidad puede tener la subdivisión en capas de la corteza cerebral. Por último, vamos a analizar algunos estudios realizados durante el siglo XX acerca de la conectividad de estas áreas.

Paul Flechsig^{41,43-45}

El principio en el que se basó, es la llamada por él mismo, la "ley básica mielogénica", que dice que sistemas de fibras funcionalmente equivalentes, se mielinizan aproximadamente al mismo tiempo. Así, "disponía de un programa de estudio propuesto por la misma Naturaleza". De este modo, la corteza podía ser dividida en campos o áreas delimitados por la historia

del desarrollo o maduración mielogénica. "La evolución temporal de la mielinización repite la de los haces de fibras generados por los neuroblastos"⁴³.

Metodológicamente, examinó 56 cerebros de diferentes edades desde fetos de 34 cm de talla corporal, hasta infantes de 4 meses de vida, mediante **cortes horizontales** coloreados con el método de Weigert.

Flechsig creía poder diferenciar los haces de fibras de proyección de los de asociación, por sus características morfológicas, así delimitaba anatómicamente:

- centros sensoriales, con conexiones sensoriales o motoras;
- centros de asociación, con predominio de conexiones de este tipo.

Por otro lado, desde el exclusivo punto de vista de su maduración mielogénica podía distinguir (Fig. 2):

- 1) áreas primordiales (maduran antes de nacer) o del período pre- maduro: campos 1a13;
- 2) áreas intermedias (maduran durante el primer mes de vida) campos 14 a 28;
- 3) áreas terminales (maduran desde el 2° mes de vida en adelante) campos 29 a 36; 2) y 3) representan el período posmaduro.

Las áreas de asociación, (campos 16- 36), las divide

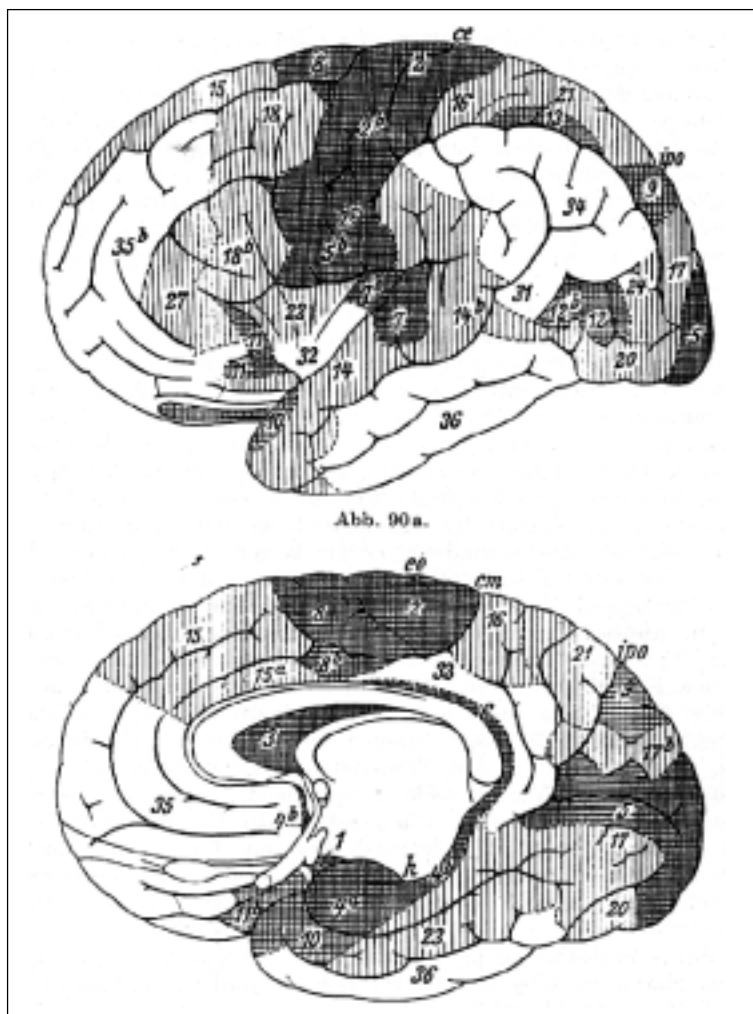


Fig. 2. Mapa de las áreas corticales mielogénico (P. Flechsig 1905)⁴³.

En cuadrículado, las **áreas primordiales** (mielinizadas antes del nacimiento). Para Flechsig, los haces mielinizados de estas áreas provenían del tálamo, y de ellas nacía inmediatamente después, un haz de proyección (motor). Solamente estas áreas tenían fibras que formaban parte de la corona radiata. Las llama también "esferas de los sentidos", porque corresponden a cada uno de ellos, cada una con su respectivo haz motor⁴⁴. Las áreas 9 a 13 pertenecen a este tipo, pero no corresponden a "un sentido conocido", (¿prediciendo la existencia de otros sentidos?)

En grisado, **áreas intermedias**, que rodean a las zonas primordiales y se mielinizan en el primer mes de vida. Están en relación con las esferas de los sentidos y tienen una función posiblemente conmemorativa.

En blanco, **áreas terminales**. Son las últimas en mielinizarse. Hay una en el lóbulo parietal inferior, otra prefrontal que abarca la convexidad, la cara orbitaria y la parte inferior de la cara medial. Otra, es temporal lateral y basal, y otra en el cíngulo posterior. Estas áreas son los **centros asociativos**, representantes de las más altas funciones psíquicas

Flechsig repetía que se necesitaba mucho material para completar sus ideas, y cambió este mapa antes de morir.

Sin embargo, el que reproducimos, nos parece más demostrativo de sus ideas generales⁴¹.

anatómicamente en: zonas limítrofes y zonas centrales.

Las primeras maduran más tempranamente, se disponen rodeando a las áreas primordiales y tienen estrecha conexión anatómica y funcional con ellas a través de fibras arqueadas y más tardíamente se conectan con las áreas terminales.

Cada territorio primordial está rodeado por una corona de zonas limítrofes, que muestran grandes diferencias de acuerdo a su momento de desarrollo⁴³.

Las zonas centrales están conectadas con las distintas esferas de los sentidos, a través de las zonas limítrofes. Estas áreas estarían relacionadas con las imágenes del recuerdo de ciertas "impresiones de los sentidos" (franco acento aristotélico-tomista).

Dice Flechsig que "**en los haces de asociación en sentido anatómico, encontramos importantes componentes de la asociación en sentido psicológico**", y agrega también, que "hay áreas de la corteza **cuya principal función es la asociación**".

Dice, polemizando con el psicólogo Wundt, que *de ningún modo pretende que alguna de estas áreas tenga una determinada función por sí misma*, sino que cada una aporta a la totalidad psíquica en acción, concepto muy adelantado para su época⁴³ y, como vemos, compartido por Brodmann.

Geschwind⁴⁵ resume la "regla de Flechsig", publica-

da en 1901 y confirmada por Von Bonin³², así:

...las áreas receptoras primarias (las Koniocortezas) no tienen conexiones neocorticales salvo con las áreas "parasensoriales" ("áreas de asociación") inmediatamente adyacentes.

Como establece Von Bonin:

...las áreas sensoriales primarias no mandan mensajes muy lejos hacia las áreas de la corteza que las rodea y reciben impulsos casi exclusivamente de las áreas parasensoriales; éstas por otro lado reciben aferentes de otras varias áreas corticales y envían sus eferentes más lejos.

Esta doctrina se aplica no sólo a conexiones dentro de un hemisferio, sino a aquellas entre los hemisferios. Así la corteza visual primaria no tendría conexiones callosas ni conexiones largas a otras partes de la neocorteza del mismo hemisferio en los primates superiores. Tiene solamente conexiones neocorticales con las áreas corticales concéntricas 18 y 19: **...la corteza visual puede entonces comunicarse con áreas de neocorteza del mismo hemisferio o del opuesto sólo a través de la corteza de asociación concéntrica.**

Veremos que a fines del s. XX estos conceptos, ciertos en general, se han relativizado⁴⁶⁻⁴⁸.

Las áreas citoarquitectónicas. El primer mapa citoarquitectónico lo produjo Campbell en 1905 (Fig. 3), y lo reproducimos junto al de Flechsig, al de Brodmann

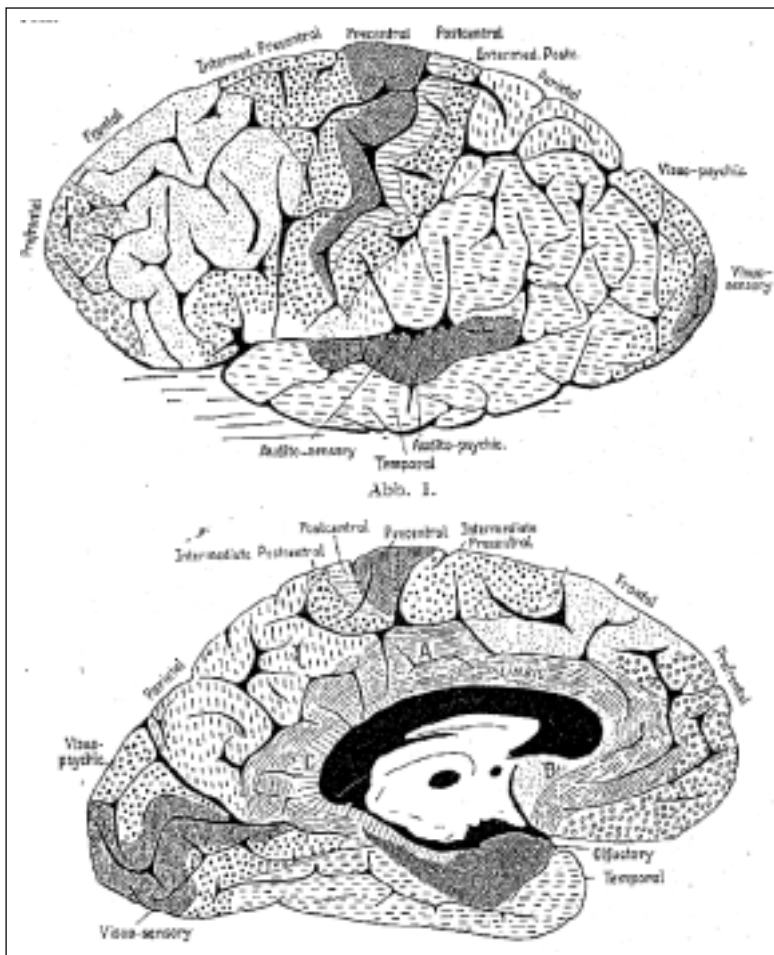


Fig. 3. Mapa citoarquitectónico de Campbell (1905)⁴¹. Fue el primero. Las áreas sensoriales son similares. No hay reconocimiento de un área parietal inferior, pero sí una superior como las 5 y 7 de Brodmann y la 16 y 21 de Flechsig. El lóbulo prefrontal es más pequeño. Se reconocen "funciones" a las diferentes áreas, como lo hace Flechsig.

(Fig. 4), al de Elliot Smith (Fig. 5) y a la división fundamental en cinco campos de von Economo (Fig. 6), para que se puedan apreciar las notables similitudes, algunas de las cuales ya fueron puestas en evidencia por el mismo von Economo⁴¹. La coincidencia es muy marcada respecto a las áreas sensoriales y la región hipocámpica y a la ubicación de áreas intermedias, aunque el único que divide jerárquicamente a éstas, es Flechsig. Es notable la coincidencia en la ubicación del campo prefrontal, y hay una cierta coincidencia en el tampo-parietal.

La corteza puede ser subdividida mucho más en áreas desde el punto de vista citoarquitectónico a partir de estas áreas fundamentales de von Economo, como lo hiciera este mismo autor, que reconoce más de 150 campos corticales y Brodmann que reconoce más de 52.

El significado de las capas corticales. La idea inicial de que podía tratarse de seis "órganos" concéntricos, fue dejada de lado, ya que la función de cualquier zona, dependerá en gran parte de sus conexiones. Sin embargo, ha llegado a establecerse para casi todas las

capas, justamente en base a su conectividad, una idea general de su influencia⁴¹.

La capa I (molecular), sería fundamentalmente de asociación intracortical, y el lugar de influencia de los sistemas difusos (neurotransmisores mono aminérgicos y colinérgicos).

La capa III (piramidal externa) y quizá la parte más profunda de la II (granular externa), serían el lugar de origen y terminación de las fibras de asociación córtico-corticales (inter-regionales de Kappers).

La capa IV (granular interna) es una capa receptiva por excelencia, allí terminan las proyecciones talámicas.

De las capas V (piramidal interna) y VI (fusiforme) nacen las fibras de proyección, las conexiones intra-regionales (tálamo) y las fibras de asociación interhemisféricas.

- Las localizaciones cerebrales y el origen del conexionismo.

Los hallazgos de Broca sobre la afasia, publicados en 1861 y los de Wernicke unos años después (1874),

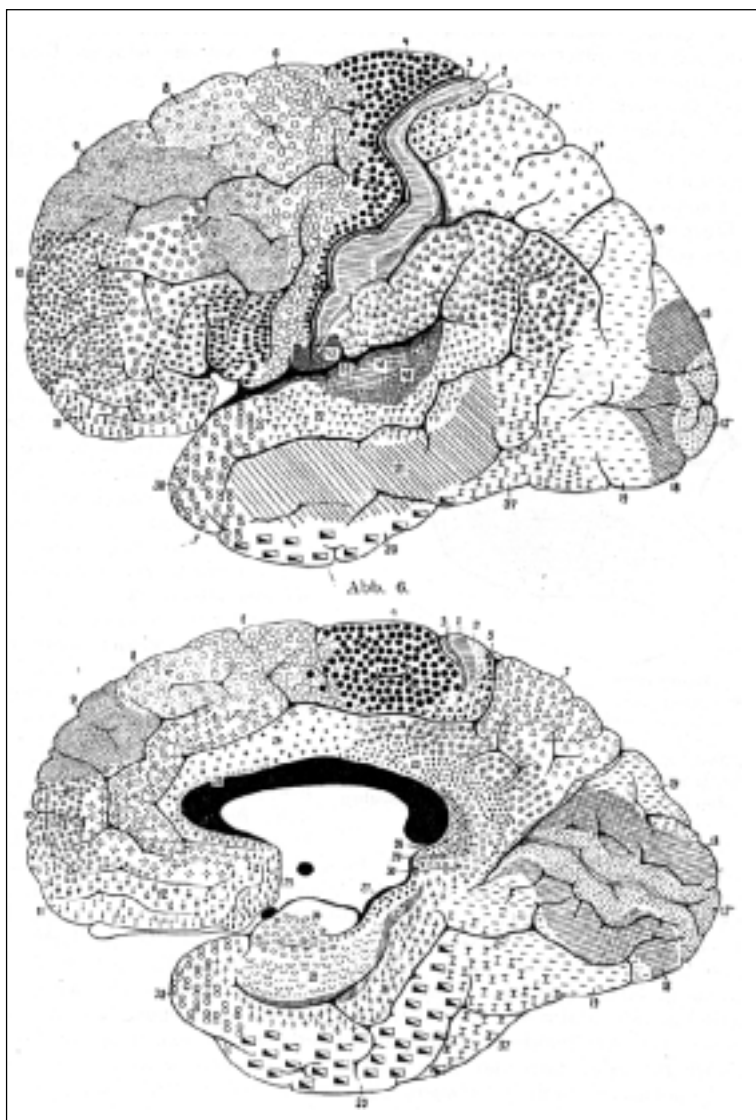


Fig. 4. Mapa citoarquitectónico de K. Brodmann, que describe más de 52 áreas, pero obsérvese la similitud de las áreas sensoriales y las que las rodean, con el mapa de Flechsig. El área terminal parietal de Flechsig se corresponde con las áreas 39 y 40 de Brodmann y el área prefrontal con las áreas 8, 9, 10, 11, 12, 2, 47 y 46, 24, 25 y 32. La coincidencia entre el área 32 de este mapa y la 14 del de Flechsig es notable, teniendo en cuenta que todos los autores en ese entonces debían de estar buscando el sustrato anatómico del área de Wernicke (parte posterior de T1)

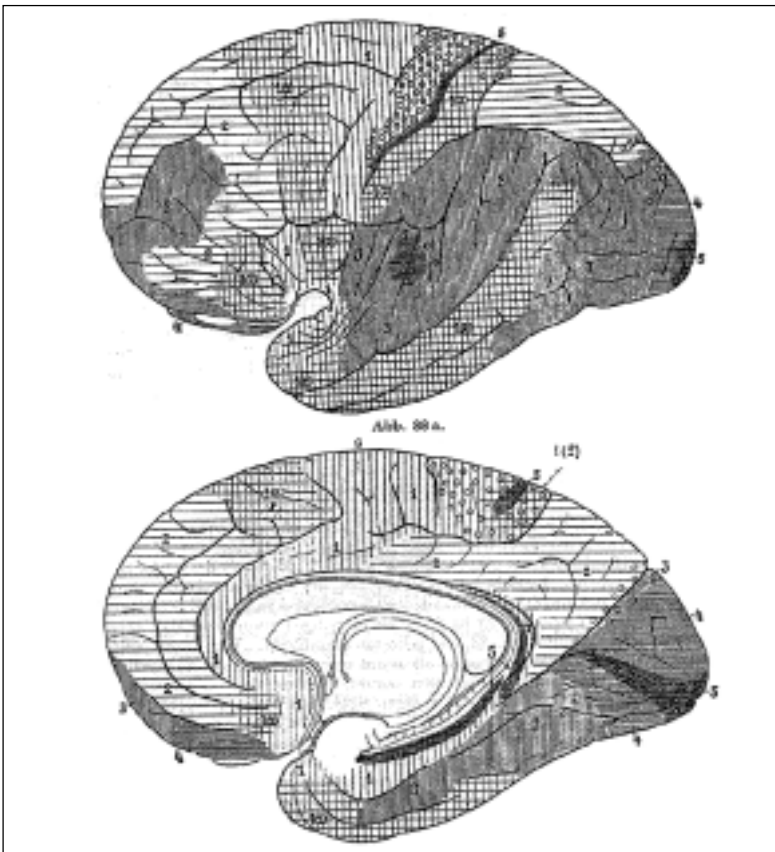


Fig. 5. Los seis tipos fundamentales de corteza de von Economo⁴¹. 1. Agranular (precentral). 1(2) Tipo piramidal-tipo medio: transición de las áreas agranulares agranulares. 2. Tipo granular-piramidal. 3. Granular grueso. 4. Granular fino. 5. Koniocorteza. Las áreas sensoriales se mantienen. El área prefrontal estaría constituida por dos tipos diferentes de corteza, mientras que no hay una diferenciación grosera del área parietal.

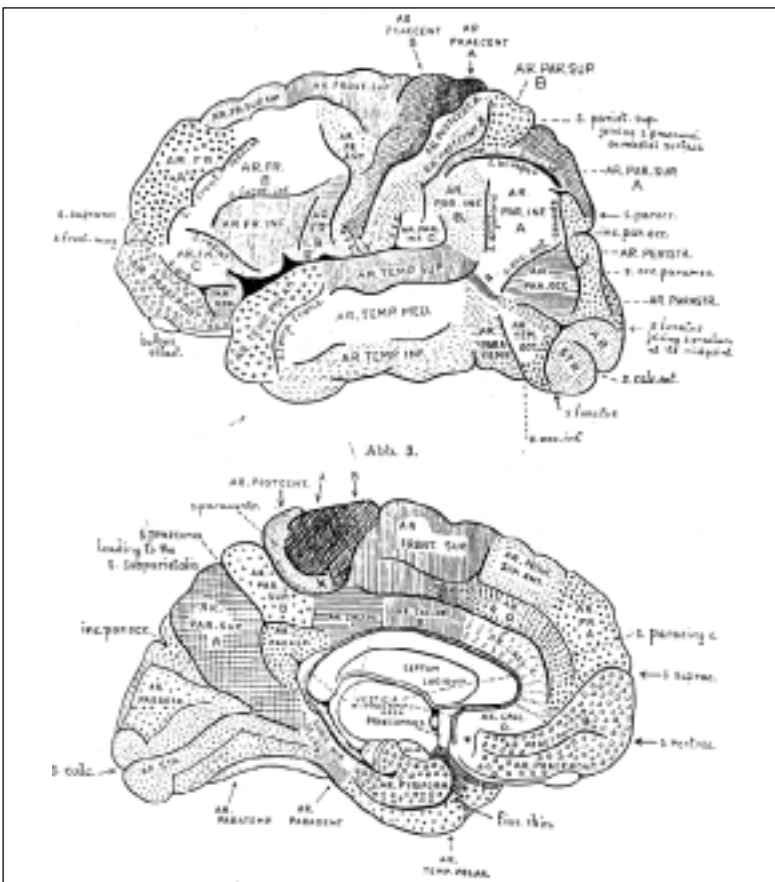


Fig. 6. Mapa de Elliot Smith, de 1907⁴¹. Se basa en la observación macroscópica de cortes de la corteza hechos con un cuchillo. Las áreas sensoriales se mantienen. El área prefrontal aquí también está constituida por varios tipos de corteza: áreas frontales A, B, C y D y área prefrontal propiamente dicha, y las áreas callosas C y D. El área parietal está representada por los tipos A y B y está limitada por las bandas alfa y beta (reconocidas por Brodmann), y un área parieto occipital se mete como cuña entre las áreas para y periestriadas

dieron origen en el continente, a una intensa investigación, en donde se distinguen nombres como Lichtheim, Liepmann, Freud, Dejerine, Lissauer, entre otros, todos siguiendo la consigna de Broca: "definir las funciones a localizar y determinar su localización"⁴⁹.

El mismo Wernicke había dado los tres elementos principales para definir un **centro** cortical: un área anatómica circunscripta (circunvolución o parte de ella), **una representación ("imágenes de la memoria")**^{50,51} y una función definida simple.

"Todo lo que fuera más allá de esto, como la asociación de varias ideas en un concepto, era función de los sistemas asociativos que conectan diferentes partes de la corteza; no era posible ya localizarlos en un área determinada"⁵² (ver, sin embargo, cita previa de Flechsig).

Muchos excesos de esta tendencia localizacionista, produjeron una reacción en las primeras décadas del s. XX, que tenía su antecedente pionero en la neurología inglesa de fines del s. XIX, con sir Hughlings Jackson y su teoría de los niveles jerárquicos del SNC y, aunque con escasa audiencia, y menor acento anti localizacionista en Sigmund Freud.

Salvo Kleist en Alemania, la tendencia general liderada por Head y luego y menos pronunciadamente, Goldstein, citado por Geschwind⁵³, fue antilocalizacionista. Se llegó a pensar que la masa cerebral era equipotencial, y que las lesiones tenían efecto más por la extensión de tejido lesionado, que por su localización²⁰.

El significado de las áreas corticales. Es seductor pensar que por su diferencia estructural, cada área cerebral desempeña una función diferente. Pero como bien señala v. Ecónomo⁴¹, hay que ser cauteloso en la definición de los procesos que aparentemente representan funciones similares, por un lado, y por otro lado, es muy probable que un área arquitectónica determinada **tenga más de una función**, siendo la principal, aquella que depende de su característica estructural típica, por ejemplo, el predominio de una determinada capa, pero conservando otras que dependen de las otras capas presentes.

Otra observación interesante es aquella que cree que las diferencias estructurales de cada área dependerían de sus conexiones talámicas, y que serían éstas últimas las que le agregarían una característica cualitativa definitoria a su desempeño concertado con otras áreas cerebrales para el desarrollo de una función (Mountcastle⁴⁰).

El acento en las conexiones

Norman Geschwind

A mediados de la séptima década del siglo pasado, Norman Geschwind⁴⁴ resucitó con gran talento el localizacionismo continental europeo, mediante interesantes aportes clínicos, con los que demostró que algunos cuadros podrían no ser interpretados como producidos por la lesión de áreas, sino por **la desconexión** de diversas áreas cerebrales con las áreas del lenguaje, especialmente las 39 y 40 de Brodmann, "áreas de

asociación de áreas de asociación" de reciente adquisición filogenética. Sus comparaciones de estas áreas de asociación con una de similar valor en los primates subhumanos, cuya lesión produciría el síndrome de Klüver-Bucy, lo llevó a una notable interpretación clínica del mismo y al concepto de **la agnosia como síndrome de desconexión**. Describió en 1962⁵⁴ un caso de lesión extensa del cuerpo caloso en donde reconoce todos los signos clínicos de lesión de esta estructura anticipándose en unos años a los trabajos más documentados y más agudamente investigados de Sperry, pero precedidos por los de este autor en el terreno experimental.

Gracias a estos autores, la comunidad neurológica, recordó que algunos trastornos del reconocimiento, de la denominación, de la lectura y de las praxias, entre otros, podían ser debidos a lesiones de los haces de conexión entre distintas zonas de un hemisferio o interhemisféricas, como ya lo habían notado pioneros dícimonónicos como Hugo Liepmann, Karl Wernicke, Jules Dejerine y Lichtheim, entre otros, **o por lesión de áreas que actúan de enlace entre zonas corticales significativas para una función**.

Este **neoonexionismo**, como ha sido dado en llamar, constituye una escuela afasiológica intensamente influyente (escuela de Boston) en la actualidad.

Jones y Powell y Pandya et al

No hay duda de que las conexiones son un elemento importante, además de las áreas corticales, en la elaboración (procesamiento) sensorial. Desde el punto de vista anatómico, estas conexiones se sospecharon como vimos, desde los autores del s. XIX, pero fueron siempre difíciles de demostrar anatómicamente, por mezclarse con los haces de proyección, las conexiones talámicas y las conexiones interhemisféricas en el centro oval, haciendo muy dificultoso su seguimiento.

La estricnización inicialmente y la estimulación cortical más tarde, confirmaron estas sospechas²⁰, pero sólo después de 1960, con la aparición de nuevos métodos histológicos, especialmente la técnica de Nauta y la de Fink y Heimer, las conexiones anatómicas entre áreas pudieron ser visualizadas. Había sin embargo, una cierta limitación del método, consistente en que es difícil producir lesiones pequeñas y bien circunscritas de áreas citoarquitectónicas, por la variabilidad anatómica en los puntos de reparo que son los surcos corticales, y por la imposibilidad de no lesionar fibras que van o vienen a las áreas vecinas⁵⁵.

Jones y Powell en 1970, resumieron sus resultados y los de otros autores, confirmando en gran parte los aportes de los neoonexionistas, hechos desde la especulación clínica⁵⁵.

El método utilizado por estos autores, fue el de producir lesiones en monos en un área primaria y buscar las áreas en donde aparecía degeneración axonal. Lesionar luego en otro animal estas áreas donde se había manifestado degeneración y buscar las nuevas zonas con degeneración axonal "siguiendo la supuesta

secuencia del estímulo". El objetivo era la búsqueda de áreas de convergencia multimodal.

Como hiciera Geschwind en 1965 con las ideas de Flechsig, podríamos resumir así, las que denominaríamos por similitud, "leyes" de Jones y Powell (Fig. 7).

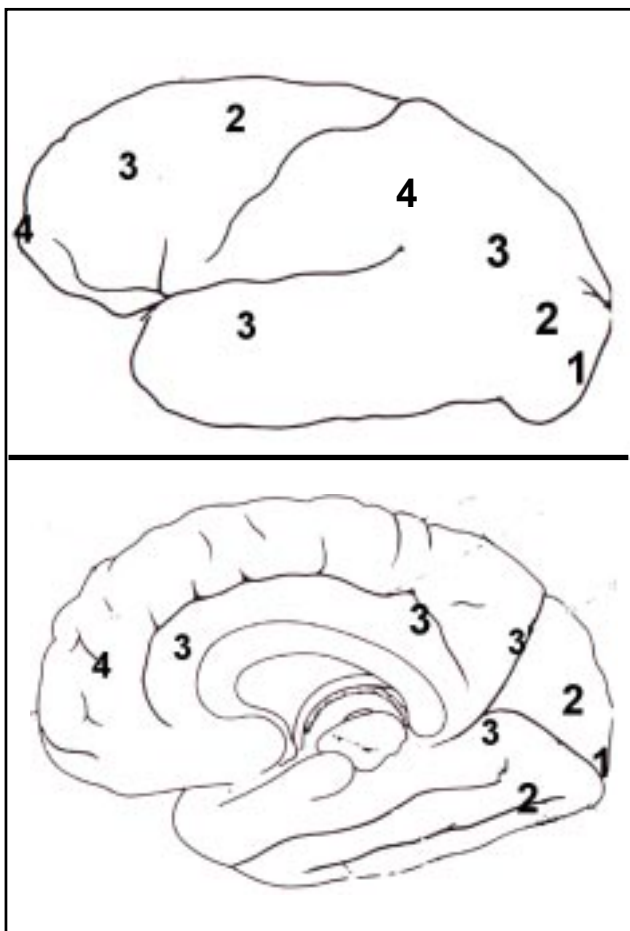


Fig. 7. Etapas de la progresión de un estímulo sensorial (visual) en la corteza cerebral del mono, según datos tomados de Jones y Powell (55). Se trasladan los resultados al cerebro humano, asumiendo las diferencias insalvables entre ambos. Los números indican etapas aproximadamente sucesivas. El estímulo progresa en etapas "hacia fuera" desde las áreas sensoriales primarias, incluyendo cada etapa un eslabón en el lóbulo frontal. En la tercer etapa, cada vía sensorial que se había mantenido separada hasta ese nivel, comienza a converger en la corteza límbica (cíngulo anterior), el surco temporal superior (STS) y lóbulo prefrontal. Opinamos que las partes de las áreas así encadenadas constituirían un engrama⁵⁶ perceptivo. La convergencia dentro de cada sistema precede a la convergencia entre sistemas. (Modificado de Jones y Powell, 1970. H. Fontana) Lógicamente, los hechos son infinitamente más complejos: se acepta actualmente^{46,48}, que estas leyes no se cumplen en forma absoluta, y el área estriada se conecta p. ej. directamente con el área MT⁴⁶, parietal posterior, además de seguir la sucesión descrita. Por otro lado, distintos rasgos de la percepción visual se procesan en paralelo⁵⁸. Además, las áreas de un lado, se conectan con áreas homólogas contralaterales, y todas se conectan con determinados núcleos del tálamo.

1) Cada área primaria proyecta a un área local en el mismo lóbulo y a una porción de la corteza premotora en el lóbulo frontal.

2) El área local envía entonces fibras a una nueva área local, y hacia adelante, al área premotora previa, como así también a una nueva parte de la corteza premotora. Las áreas frontales están entonces interconectadas por sus conexiones recíprocas con el área local.

3) La secuencia es repetida por proyecciones a otros campos locales (suelo del surco temporal superior) y campos prefrontales. Éstos a su vez reciben fibras del área premotora.

4) En este momento, las áreas dejan de enviar fibras retrógradas a los campos premotores desde los lóbulos temporoparietales y prefrontales, y las tres vías sensoriales comienzan a enviar fibras a la corteza límbica, mientras están convergiendo en el STS y lób. prefrontal.

5) Las áreas primarias **no tienen conexiones recíprocas con las áreas a las que proyectan y no reciben fibras de ninguna otra área cortical, salvo el área sensitiva, que recibe proyecciones del área prerolándica** (motora) (Corroborando la "ley" de Flechsig).

6) Las tres vías sensoriales se mantienen separadas a través de un número de encadenamientos sinápticos tanto en el lóbulo frontal como en el parietotemporal, es decir que las áreas locales vecinas están relacionadas con discriminaciones monomodales.

Resumiendo, en los tres sistemas parece haber una progresión en etapas "hacia fuera" desde las áreas sensoriales primarias, tanto dentro del lóbulo frontal como tèmoro parietal, con una interconexión de cada nueva etapa parieto temporal y frontal.

La convergencia dentro de cada sistema parece ser un prerequisite necesario para poder construir una percepción monomodal (imagen, esquema corporal, etc) así que **la convergencia dentro de cada sistema, precede a la convergencia entre sistemas.**

El esquema de doble proyección de las vías sensoriales (frontal y parietotemporal) podría servir a las siguientes funciones, que parecen estar concebidas como etapas del acto perceptivo:

Presentación del campo sensorial (área primaria).

Compensación de los cambios de origen tèmoro-espacial (integración sensoriomotora (frontal)

Representación relaciones espaciales no dadas inmediatamente.

Dicen estos autores, que es probable que las conexiones locales tengan que ver con las funciones gnósticas o el conocimiento de las relaciones espaciales y otras.

Los tres sistemas sensoriales comienzan a convergir justo después del momento en que dejan de enviar proyecciones a las áreas premotoras (es decir, después que se ha producido la integración de la imagen perceptiva).

Las regiones de convergencia más obvias son la profundidad del STS (homólogo de las áreas 39 y 40 en el hombre), la corteza orbitofrontal en el extremo inferior del surco arqueado extendiéndose hasta el opérculo frontal (homólogos del área 44, 45 y 47 que incluye

Broca) y el polo frontal. En algunas áreas como el polo temporal, convergen dos vías, pero al fin todas están conectadas entre sí y con las regiones de convergencia completa. Es posible que en el lóbulo orbitofrontal se agregue información olfatoria que proviene de las conexiones con el núcleo dorsomediano del tálamo.

A medida que las tres vías sensoriales comienzan a convergir y la topografía a desintegrarse en la corteza, las nuevas conexiones comienzan a separarse de la corteza motora y se dirigen al sistema límbico. *La tercera etapa* de la cadena de proyecciones locales (áreas 7, somática, 21 visual y 22, auditiva) envía fibras **al cíngulo** (aa. 23, 24, y 25) y a una parte de la circunvolución parahipocámpica (área perirrinal ó 35 de Brodmann y TH de Bailey y v. Bonin). Ésta recibe también fibras visuales más tempranas, del área 20. En la rata se ha descrito una proyección de la vía olfativa a la "parte más lateral de la corteza entorrinal", que más bien podría corresponder a la parte más anterior de esta zona. Esta zona de transición que rodea a la corteza entorrinal desde la zona piriforme y siguiendo en la 35 de Brodmann, podría ser un relevo para la vía sensorial convergente **previo** al área entorrinal y el hipocampo.

Las conexiones contralaterales no han sido investigadas por los autores, pero podrían ser origen de otras formas de convergencia, y el **sustrato anatómico de la dominancia hemisférica**. De igual modo las conexiones córtico- talámicas y talamocorticales que determinan las características funcionales de todas las áreas de la corteza, podrían ser otro sustrato de convergencia.

Aunque estos estudios confirmaban la convergencia, el hecho de que el camino del estímulo fuera y volviera repetidamente hacia el lóbulo frontal en etapas tempranas de su procesamiento, complicaba un poco las cosas respecto al que llamaríamos "conexionismo inocente" sostenido desde Flechsig hasta Geschwind inclusive, y resumido en la figura 8 tomada de Goldar y Outes⁷¹.

Con los nuevos datos, el acto perceptivo se va transformando en una actividad cerebral ampliamente **distribuida**.



Fig. 8. Esquema de la forma de asociación de Flechsig para el lenguaje receptor o sensorial según Outes y Goldar⁴⁴. Las "esferas de los sentidos" conectan con las áreas intermedias y éstas con el lóbulo parietal inferior y temporal posterior, que son las áreas asociativas. Hemos llamado "conexionismo inocente" a esta forma tan productiva y de tanto valor heurístico de interpretar la función cerebral que dominó la escena hasta mediados de los ochenta.

Alexander Románovich Luria²⁰

Esto parece haber sido comprendido por primera vez por AR Luria²⁰ quien realizó un trabajo pionero en la URSS a mediados del s.XX que permaneció desconocido para occidente por veinte años.

Para Luria, el cerebro está dividido en **tres unidades funcionales**. La primera está formada por la formación reticular, los nn. talámicos inespecíficos, porciones de los ganglios basales y la corteza cerebral medial., que constituye el archicortex, el semicortex, el paleocortex y el perisemicortex, es decir, las porciones más antiguas de la corteza. Esta unidad tiene a su cargo el mantenimiento del **tono general** de la corteza, necesario para todo otro proceso, y la **reacción de orientación** que permite priorizar la alocaación de la energía a hechos novedosos o de interés para las necesidades internas.

Las otras dos unidades una en la parte posterior del hemisferio (U2, **unidad para recibir, analizar y almacenar información**) y la otra en el lóbulo frontal (U3, **unidad para programar, regular y verificar la actividad**) (¿agente?), están a cargo de la isocorteza o neocortex, ubicado en la convexidad del hemisferio. Aquí hay áreas primarias o de proyección, secundarias o de asociación, que se ubican al lado de las primarias, y terciarias o de solapamiento (multi, o supramodales)

La organización de esta corteza sigue en las dos unidades una serie de principios o leyes.

Las leyes de Luria

1) Principio jerárquico de trabajo (de Campbell). Este principio funciona diferente en el cerebro en desarrollo del niño que en el del adulto. El cerebro se desarrolla a partir de las zonas primarias y depende durante unos años de ellas para la evolución adecuada de las otras, así que una lesión de las áreas primarias traerá trastornos no sólo de ellas, sino del desarrollo de las otras. En el adulto con todas sus áreas desarrolladas, las lesiones de las áreas primarias producirán alteraciones circunscriptas a su función, mientras que las lesiones de las áreas secundarias y terciarias producirán trastornos mayores en la esfera cognitiva, que podrán ser en parte suplidos por las áreas vecinas. Las áreas primarias dependen para su adecuado funcionamiento, de la integridad de las secundarias y éstas de las terciarias (Vygotsky).

2) Ley de la especificidad decreciente. Las zonas primarias poseen una especificidad modal máxima y una estructuración topográfica muy precisa. Estas características se pierden cada vez más, a medida que pasamos a las áreas secundarias y terciarias. En las secundarias todavía hay especificidad de modo pero no topográfica, y en las terciarias, ninguna de las dos, lo que permite "**la reconstrucción de la percepción y la síntesis mediante esquemas internos (abstracción)**" en el caso de la segunda unidad. (acentuado tono kantiano en su expresión)

3) Ley de la lateralización progresiva de las funciones. En el cerebro organizado, las áreas primarias de ambos hemisferios, cumplen funciones aproximada-

mente idénticas. No sucede lo mismo con las secundarias y terciarias, apareciendo una dominancia de uno u otro hemisferio para distintas funciones.

Para Luria, la localización topográfica de las funciones cognitivas en el cerebro no es sencilla, porque están organizadas como **sistemas funcionales**.

Los sistemas funcionales tienen como características,

a) ser estructuras complejas, constituidas por **varios componentes** ubicados en distintas partes del cerebro, (en las tres unidades), alejados unos de otros y que trabajan concertadamente, para el manejo de una serie de impulsos aferentes (de ajuste) y eferentes (efectores). Parece querer recalcar la naturaleza *adquirida* de muchos de estos componentes, cuando introduce el concepto de Leontiev de "nuevos órganos funcionales", nuevas conexiones funcionales entre partes individuales del cerebro, antes independientes y ahora incorporadas a un sistema funcional, basadas en ciertos mecanismos inicialmente externos y consecuencia de la actividad humana (social). (Ver la coincidencia con las ideas evolutivas de Brodmann en este sentido).

b) La presencia de una tarea constante (invariable) ejecutada por mecanismos variables (variantes) en el curso del desarrollo o de la enfermedad, que llevan el proceso a un resultado constante (invariable).

Le parece lógico como a Brodmann y v. Economo, que un componente cortical (área), pueda formar parte de *varios* sistemas funcionales y su lesión producir por lo tanto, síntomas diferentes.

Esta interpretación de Luria, es la base de todas las teorías modernas de funcionamiento de la corteza cerebral, que solamente han completado o corregido en detalles su genial construcción, que es un ejemplo precoz de aplicación del pensamiento sistémico a esta área del conocimiento, ya barruntado por los autores de principio de siglo en sus caracteres generales.

El concepto de módulo cortical

La organización vertical en columnas de la corteza cerebral, especialmente para las capas III, V y VI, fue notada por von Economo⁴¹, quien la atribuyó al desplazamiento causado sobre las células por los haces radiados de fibras mielínicas que penetran (y salen) a la corteza desde la sustancia blanca, aunque hizo notar que no siempre la citoarquitectura es una imagen en negativo de la mieloarquitectura, sino que frecuentemente hay más células donde hay más fibras. Este es el caso de la estría externa de Baillarger y la capa IV cortical. En algunas áreas cerebrales con pocas fibras radiadas, las células se encolumnarían para v. Economo, "por sí solas"⁴¹.

Notó también que esta disposición es más visible en el borde de la circunvolución, y dejó un mapa de la intensidad de la disposición en columnas en distintas partes de la corteza.

No atribuyó valor funcional a esta disposición radiada de las células (lo preocupaban las áreas).

Lorente de Nó, una década después, hizo notar por

primera vez, el predominio vertical de la conectividad neuronal en la corteza cerebral⁵⁹.

Basado en estos trabajos pioneros y en estudios previos dentro la corteza del cerebelo (como lo había aconsejado v. Economo!) que es morfológicamente más simple, Szentagothai desarrolló su paradigma de **módulo cortical**⁵⁹.

Tres elementos estructurales son la base de este concepto. 1) la distribución de conexiones recurrentes excitatorias en el volumen de tejido cortical. 2) Neuronas inhibitorias y la distribución espacial de sus terminaciones. 3) las neuronas de relevo directo para las terminales sensoriales específicas y sus modos de comunicación con neuronas secundarias.

El aporte de la microscopía electrónica, permitió observar sinapsis de tipo comprobadamente excitatorio o inhibitorio, y luego, por sus características, reconocerlas en el cerebro, como así también, a las células a que pertenecen.

1) Las sinapsis **excitatorias** en la corteza cerebral provienen principalmente de **las colaterales de los axones de las células piramidales**. Estas colaterales están dirigidas verticalmente las más proximales y horizontalmente las más distales.

Cada célula piramidal tiene una nube de colaterales con forma de cilindro de 1,5 mm de diámetro y se agrupan en "racimos" de 20 a 30 células. Estas columnas cilíndricas se extienden de la II a la VI capa.

Hay otras neuronas tipo Golgi II que son muy posiblemente excitatorias. Tienen terminaciones en cartucho sináptico que terminan en una o muy pocas dendritas apicales vecinas. Es posible que correspondan a **las células corticales de relevo específico** (ver más abajo).

2) Las neuronas corticales **inhibitorias** son las grandes **células en cesta** de las láminas III y IV con axones horizontales que terminan en múltiples sinapsis alrededor de los cuerpos de las células piramidales. La distribución espacial de estas arborizaciones forma láminas verticales muy delgadas que atraviesan las capas III y IV y están orientadas perpendicularmente a la circunvolución en el caso del girus precentral. Lo mismo sucedería en el postcentral.

Las células en cesta pequeñas fueron descritas por Cajal en la lámina II, pero también ocupan las láminas IV profunda y V. Estas células tienen una arborización axonal de 50 a 100 micrones de diámetro, pueden influir en no más de 10 células piramidales y su influjo se extiende hacia arriba en las de la capa II y III y hacia abajo en las de la capa IV y V, por lo que es conveniente denominarlas células en cesta **columnares**.

3) Las células de relevo de las aferentes sensoriales específicas parecen ser las células **estrelladas espinosas o pirámides estrelladas de Jones**. Los axones de las más profundas de éstas dan ramos ascendentes que tienen primero un trayecto horizontal, hasta que superan el radio de la arborización dendrítica de la célula y hacen contacto con dendritas basales de células piramidales. Las más superficiales tienen axones "cola de caballo" que hacen contacto con dendritas apicales de células piramidales de las capas III o V, y serían más específicas.

Los grupos de botones terminales de tronco corto de los **aferentes específicos sensoriales** hacen contacto con las espinas dendríticas de las estrelladas espinosas.

Es probable que las células inhibitorias reciban contactos directos de las aferentes específicas, especialmente las células en cesta grandes y las columnares descendentes de la capa IV.

El circuito básico

La "unidad integrativa" de las cortezas sensoriales primarias, estaría constituida por un bloque definido de lámina IV donde termina un grupo de aferentes que pertenecen *al mismo campo receptivo*.

Los impulsos son transmitidos a pirámides estrelladas, con axones predominantemente ascendentes o descendentes que aseguran la transmisión del aflujo aferente a *espacios columnares de variables diámetros que cortan las capas II y III hacia arriba y V y VI hacia abajo*.

Entre estas columnas hay planos delgados de células en cesta grandes perfectamente orientadas, de efecto inhibitorio. Es probable que el resultado de la activación de estas células, sea la inhibición de las células piramidales vecinas en esa banda.

Perfectamente perpendicular a la arborización axonal de estas células en cesta, se encuentra la arborización axonal de células estrelladas grandes de la capa IV. Estas células organizarían la actividad intracortical entre bandas inhibitorias, que sería de tipo excitatorio.

Un sistema de conexiones más difuso se produce en la lámina I que tiene aferentes córtico corticales y de las capas profundas.

Lo importante, es que **en la corteza se reproduce una estructura de arborizaciones de características geométricas y topológicas fijas**⁵⁹.

La formación de columnas en la corteza tiene bases embriológicas

Contemporáneamente al desarrollo del concepto de módulo cortical columnar, las investigaciones de Pasko Rakic⁶⁰ nos mostraban cuál es su causa, que distaría mucho de ser la presión de los haces mielínicos radiados, como pensó von Economo.

La gran mayoría de neuronas y un gran número de células gliales son generadas en las zonas germinales de las matrices germinales, que en las fases tempranas de la citogénesis, están ubicadas primariamente en la superficie ventricular. Esta es **la zona germinal ventricular, el epitelio neural o neuroepitelio**. Más tarde, se forma una zona subventricular, inmediatamente superficial a la zona ventricular. No se sabe si estas zonas son o no específicas para el desarrollo de neuronas o células endimarias por un lado, y células gliales por el otro.

Altman y Bayer postulan cinco etapas de diferenciación celular y migración en el cerebro⁶¹:

1) En la primer etapa el epitelio neural produce células que migran superficialmente para formar la capa marginal (capa I de la corteza cerebral)

2) Aparecen células mitóticas en la zona subventri-

cular. Estas células se diferencian y migran para formar la subplaca, una capa cortical transitoria, denominada a veces, capa 7.

3) El epitelio neural disminuye de espesor y se agranda la zona subventricular, transformándose en la matriz germinal dominante. La mayor parte de la corteza cerebral se produce durante esta etapa (capas 2 a 6). Estas células migran "de dentro a afuera", haciéndolo primero las de la capa VI y últimas las de la capa II.

4) Una población de células en multiplicación, posiblemente gliales, se dispersa por la zona intermedia y la placa cortical.

5) El epitelio neural restante representaría el comienzo de la producción de células endimarias.

La migración es al principio, un proceso simple: la célula se elonga, y su núcleo se desplaza al extremo más distante del ventrículo. Después de la mitosis, las nuevas células están a cierta distancia de la superficie ventricular.

Al aumentar el espesor de la pared del hemisferio, se desarrollan mecanismos de translocación más sofisticados⁶⁰.

Según Rakic⁶⁰, *para atravesar la zona intermedia de 3500 micras las células migratorias están apuestas a fibras gliales inmaduras elongadas y orientadas radialmente que se extienden a través de todo el espesor de la pared cerebral*.

Las fibras radiadas gliales proveen la guía para la migración celular a través de la mezcla compleja de prolongaciones compactadas y cuerpos celulares que componen la pared cerebral en desarrollo.

Muchas generaciones de células posmitóticas parecen migrar **a lo largo de la misma fibra radiada**, un mecanismo del desarrollo que llevaría a la formación de las columnas celulares verticales de la neocorteza del adulto⁶¹.

El proceso de migración neuronal es preciso en el sentido de que **la posición final de una neurona en la corteza puede ser predicho por el lugar de origen y el momento de la mitosis final en la zona germinal**⁶¹.

El *destino final topográfico* de la migración de una neurona, puede ser predicho por el conocimiento del origen de la célula glial en la zona germinal y su curso.

La *capa cortical* en la cual residirá la célula puede ser predicha por la secuencia de desarrollo y migración neuronal, recordando que las neuronas migran hacia la corteza "de adentro hacia afuera".

La producción y migración ordenada desde la zona germinal hasta la corteza a lo largo de fibras gliales, ha llevado al concepto de la unidad vertical neuroglial, que estaría compuesta por la zona germinal que produce las células destinadas a una cierta región cortical, las células mismas, y los fascículos de fibras gliales radiadas.

Estudios con retrovirus, demostrarían una dispersión espacial mayor de la esperada de acuerdo a esta teoría.

Después que la migración neuronal se ha completado, la glia radiada se transforma en astrocitos normales, que pueden ser de importancia para guiar los axones a través del cerebro en desarrollo.

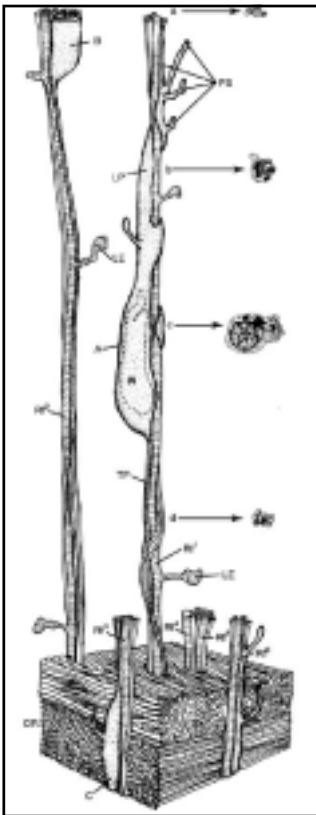


Fig. 9: Reproducción tridimensional de varios neuroblastos trepando por sus correspondientes células radiales, en distintos momentos de esta acción, tomado de P. Rakic (1976)⁶⁰. De acuerdo a esta concepción, las células de una columna cortical, están emparentadas, porque provienen de la división sucesiva de una o unas pocas células germinales. Constituyen lo que se llama una *unidad clonal*⁴⁰. La disposición en capas de la corteza cerebral se debería entonces a la migración ordenada de generaciones sucesivas de neuroblastos

La **teoría del protomapa**⁶² explica la diferenciación en áreas de la corteza así formada, por la interacción sinérgica de dos mecanismos: 1) Programas de desarrollo intrínseco a las neuronas corticales originadas en determinada región de la zona germinal y 2) señales externas traídas por entradas específicas desde estructuras subcorticales (tálamo).

En el período pre y posnatal se desarrolla el árbol dendrítico y la sinaptogénesis y eliminación ulterior de sinapsis⁶³ que llevarán a la constitución de cada columna adulta, por el efecto inicial de mecanismos intrínsecos, y más tarde, de la experiencia individual (aprendizaje), sobre la estructura innata de los mismos.

El resultado final sería debido pues, a una combinación de factores genéticos, epigenéticos y externos (experiencia).

Concepción funcional de un módulo cortical

Mountcastle⁴⁰ ofrece una concepción estructural y funcional de la columna cortical. Hace notar que las grandes entidades que conocemos como áreas o núcleos de la neocorteza, el lóbulo límbico, los ganglios basales, el tálamo dorsal, etc., están compuestos de circuitos neurales replicados, **módulos**, que varían en número de células, conexiones intrínsecas y modo de procesamiento de una gran entidad a otra, pero que son básicamente similares dentro de cualquier entidad dada.

Un **módulo** es un circuito neuronal local que procesa información desde el ingreso a la salida y le impone

transformaciones determinadas por las propiedades generales de la entidad y sus conexiones extrínsecas.

Los módulos están agrupados en entidades tales como núcleos o áreas corticales por 1) conexiones extrínsecas comunes o dominantes, 2) por la necesidad de replicar una función sobre una representación topográfica o 3) en virtud de la necesidad de ciertas interacciones intermodulares.

El grupo de módulos que componen una entidad, puede estar fraccionado en subgrupos, por conexiones diferenciales con otros subgrupos similarmente segregados en otras entidades.

Así, grupos estrechamente conectados de módulos de entidades diferentes y a veces ampliamente separadas, forman sistemas precisamente conectados, pero **distribuidos**.

La preservación de vecindad entre subgrupos interconectados de entidades organizadas topográficamente resulta en "**sistemas de localización distribuida**". (influencia de Luria?)

Los **sistemas distribuidos**, sirven a una función distribuida. La función es una propiedad de la actividad dinámica dentro del sistema: reside en el sistema como tal, dice Mountcastle, seguramente bajo una fuerte influencia de Luria y confirmando esta sospecha agrega: "un módulo de una entidad, puede ser miembro de varios, pero no de muchos sistemas".

Cuando agrega que "el número total de sistemas distribuidos dentro del cerebro es mucho más grande de lo que se podría pensar, quizá en varios órdenes de magnitud", queda poco claro cuál sea el tipo de función que cumplen, pero una acepción plausible, sería que un sistema así concebido, cumple subfunciones, a la manera de lo acotado anteriormente por von Economo⁴¹ o aún menores, es decir serían quizá miríadas de subsistemas los que cumplen las que pensamos como las grandes funciones cerebrales superiores. Recordemos lo dicho por Brodmann al respecto!

Sólo en casos límite, pueden tener iguales conexiones todos los módulos de una entidad.

Por lo tanto, *las entidades mayores son parte de muchos sistemas distribuidos* (Luria), contribuyendo en cada uno, con una propiedad determinada por la entidad, por sus conexiones, comunes a todos los subgrupos y por la cualidad particular de su procesamiento intrínseco.

Por observaciones ontogenéticas y filogenéticas, concluye que **la columna celular cortical es una unidad clonal y funcional**.

Observa que las áreas citoarquitectónicas cerebrales reflejan diferencias en su esquema de conexiones extrínsecas. Las "funciones" tradicionales atribuidas a estas áreas, también reflejan estas diferencias en conexiones extrínsecas, pero no proveen evidencia para explicar las diferencias estructurales funcionales intrínsecas.

La *neocorteza es funcionalmente mucho más uniforme de lo que se ha supuesto y su aumento de tamaño en los mamíferos y especialmente en los primates, se ha realizado por la replicación de un módulo neural sin la aparición de nuevos tipos neuronales o diferentes modos de organización intrínseca.*

Las diferencias citoarquitectónicas pueden reflejar por lo tanto, la selección o reunión de grupos de módulos en áreas particulares por ciertos tipos de conexiones de entrada o salida.

La columna cortical es establecida funcionalmente en virtud de sus conexiones anatómicas (entrada aferente específica y su conectividad intrínseca orientada verticalmente), pero también dinámicamente por una fuerte **inhibición pericolumnar** ejercida por las células en cesta y las colaterales de los axones de las células piramidales, que a su vez terminan en interneuronas inhibitorias.

Además, las columnas estarían escasamente conectadas horizontalmente.

Estas minicolumnas pueden agruparse en una unidad de procesamiento mayor, para el procesamiento de varias variables de la misma información y que consiste en el agrupamiento de varias minicolumnas.

Una columna cortical es funcionalmente una unidad de procesamiento y distribución de entradas a diferentes salidas. Las células de origen de las diferentes vías de salida, parecen estar netamente separadas por **la capa cortical** de origen. Aunque los canales intracolumnares que generan estas asociaciones deben superponerse sin duda, habría evidencia de que **la naturaleza del procesamiento neural puede ser distinta en los diferentes canales.**

El gran número de módulos procesantes en la neocorteza son accesibles tanto a actividad neural generada internamente como inducida externamente.

El sistema columnar es respetado por todas las proyecciones aferentes menos las de los "sistemas generalizados de regulación": desde el prosencéfalo medial, núcleos de proyección difusa del tálamo y los núcleos monoaminérgicos del tronco cerebral, que terminan en todas las capas pero especialmente en la capa I.

La teoría es muy seductora especialmente por la explicación del fracaso de la idea de área como centro funcional y la atomización a que somete al concepto clásico de "funciones" que eran entendidas desde una perspectiva más inocente.

El funcionamiento de la corteza cerebral

Una aplicación más amplia de este concepto va a dar origen con Edelman⁴⁰ a una teoría más abarcativa del funcionamiento cerebral, pero en donde el autor no puede sustraerse a la tendencia de las últimas décadas del s. XX en las que el cerebro comienza a verse como un ordenador a imitar por las máquinas.

La idea básica es que *el cerebro es un sistema selectivo que procesa información sensoriomotora, a través de las interacciones temporalmente coordinadas de colecciones de repertorios de unidades funcionalmente equivalentes, constituidas cada una, por un grupo pequeño de neuronas.*

Un grupo celular estaría constituido por 50 a 10.000 neuronas. **El grupo tendría una gran variabilidad en la estructura de sus conexiones internas, interacciones sinápticas y no sinápticas. Las conexiones**

externas serían por el contrario, altamente específicas y altamente arquitectónicas.

Es lógico que así sea, en contra de la opinión de Mountcastle. La estructura general de los módulos es similar, pero el mismo hecho de la variabilidad en el número (y seguramente el tipo y proporciones de cada tipo) de células como en su conectividad, permite seguramente **una gran variabilidad en su constitución.** Esto es además un requerimiento de la teoría. Sin degenerancia, no puede haber selección. **La degenerancia significa semejanza, pero rara vez, igualdad estructural.**

La selección requiere diversidad preexistente. Un **repertorio primario** es una colección de grupos neuronales diversa, cuyas diferentes funciones han sido preespecificadas durante la ontogenia y el desarrollo. **Selección** significa que estas estructuras pueden ya responder discriminadamente a señales externas por estar determinadas genéticamente o por modificaciones epigenéticas independientes de las señales externas, que sólo actúan seleccionando entre configuraciones preexistentes de células o grupos, para producir una respuesta apropiada.

Es muy interesante la definición del "a priori" de la estructura cortical. Una condición biológica preparada genéticamente y durante el desarrollo, previamente a toda experiencia, pero que la condiciona por las características de sensibilidad y especificidad de los módulos, que van a influir indudablemente en su selección o inhibición por efecto de la experiencia. Esta concepción es previa en varios años a su similar del **protoma**, que ya analizamos.

Para esto, el repertorio debe 1) ser suficientemente grande, y 2) algunos grupos deben tener un reconocimiento suficientemente específico de la señal externa.

Esto implica la **degenerancia** es decir, diversidad de grupos que pueden responder adecuadamente. **Degenerancia significa divergencia.** Sin degenerancia, el sistema sería no específico. Con degenerancia absoluta, el sistema sería no sensible.

Estimo que la divergencia debería tener su sustrato en la estructura interna de la corteza, posiblemente en las estrías horizontales de fibras mielínicas, aunque el autor no lo mencione, ya que como vimos, las conexiones inter regionales, parecen ser convergentes. También es posible que se trate, en parte, de un proceso previo al nivel cortical.

Es inicialmente chocante la proposición de la divergencia en la organización cerebral, porque nos la venimos imaginando hace siglos, como una estructura integradora, asociativa, "sintetizadora". Sin embargo, estas son características de la conectividad inter áreas. Muy poco se ha hablado de la conectividad intra-cortical, a través ya sea de interneuronas de axón corto, o de colaterales axonales mielínicas horizontales, que pueden extenderse por varios centímetros³³, utilizando la vía de las estrías corticales. Una estructura semejante, permite la divergencia necesaria para la teoría, pero también la convergencia dentro de la misma área, la estimulación o la inhibición de módulos vecinos o relativamente alejados.

La asociación, que concebíamos (como Flechsig) sustentada anatómicamente en los haces de asociación subcorticales, ahora se transforma en un proceso mucho más plástico y dinámico. Es un punto a favor de esta teoría, haber llamado la atención sobre el tema. Actualmente, también se acepta la divergencia inter áreas como mecanismo importante en las redes neurales^{47,48,57} (ver más adelante).

Contra Mountcastle, las columnas están probablemente ampliamente comunicadas con sus vecinas inmediatas, y con aquellas que están a cierta distancia, aunque el poder sináptico de las mismas disminuya con el incremento de ésta⁵⁹.

Otra característica es una probabilidad de encuentro alta y rápida entre la señal y el o los grupos degenerantes que le pertenecen (registro rápido).

Tercera propiedad, **amplificación** del evento selectivo de reconocimiento. Esto se alcanzaría por alteraciones sinápticas que llevarían a la facilitación de la excitación o a la supresión de ciertas vías.

Esto tiene el efecto de *modificar la probabilidad de respuesta* (memoria) ante un evento similar.

Reconocimiento es la respuesta discriminativa, selectiva y característica de uno o más grupos de neuronas a patrones espaciotemporales de picos y potenciales graduados que ocurren en grupos neuronales a los cuales ellos tienen acceso. Esta respuesta se manifiesta en: 1) Cambio en sus características de descarga. 2) Cambios sinápticos estables o meta estables.

Lógicamente, cada conjunto tiene un grupo limitado de formas espaciotemporales de descarga, como así también un abanico característico de conexiones con otros grupos.

Una de las características más interesantes de estos conjuntos, sería la de modificar plásticamente su conectividad interna a nivel de las sinapsis, lo que llevaría a la estabilización de sus características de salida (**implicación**).

La implicación, por modificación y estabilización de la conectividad sináptica intramodular, es un fenómeno de memoria.

Si se piensa una jerarquía de respuestas, *las etapas más altas no necesitan ser lineales por la presencia de arcos de retro y pro alimentación* con sus alteraciones características de los tipos de respuesta temporales y de los tiempos de respuesta.

La falta de linealidad es difícil de comprender, porque debería existir siempre una sucesión temporal de acontecimientos cerebrales implicados en la construcción perceptual, recuperación del recuerdo o planificación de la acción, sobre todo existiendo procesos de pro o retro alimentación. Llevadas a la práctica estas teorías obligan a aceptar "puntos nodales" en la red neural^{147,48} o aceptar p. ej., que los lóbulos frontales "permitirían el más alto nivel de representación interna" (de redes más que de datos sensitivos o programas motores) esto es en definitiva aceptar una jerarquía. En un determinado nivel de procesamiento, la falta de linealidad es más comprensible, pero por el momento, parece difícil, tanto desde el punto de vista conceptual como funcio-

nal, eliminar los niveles. Actualmente, el procesamiento tendería a verse como una combinación de ambos tipos de actividad⁴⁸.

Un factor de sincronización del trabajo de las diferentes áreas corticales podría encontrarse en la actividad de las estructuras subcorticales, en el momento de la reentrada, o en el procesamiento "descendente", como se comenta más adelante.

"Más allá del nivel de transducción sensorial y procesamiento sensorial, el SNC reconoce *modos de sí mismo*, selectivamente y de forma no lineal y degenerante".

La alteración de la probabilidad de selección futura de ciertos grupos neuronales sobre otros (variación del umbral para eventos de reconocimiento) sería debida supuestamente a **la repetición suficiente de la entrada dentro de un tiempo dado. La repetición de la entrada no necesita provenir de una fuente externa. Puede incluir ingresos reentrantes desde el propio cerebro.**

La fijación en la memoria depende, como es lógico, de un proceso de repetición del uso de un circuito de módulos encadenados. Esta repetición puede ser generada como veremos más adelante, en forma inconsciente por el propio cerebro (reentrada).

Un repertorio secundario es una colección de diferentes grupos neuronales de orden superior cuya función sináptica externa o interna ha sido alterada por selección e implicación durante la experiencia.

El mecanismo de selección sucedería en dos etapas: 1) estimulación de grupos que reaccionan más o menos bien, para descender el umbral 2) inhibición (o exclusión competitiva) de aquellos grupos seleccionados con respuesta insuficiente en relación con algún umbral.

La formación de un repertorio secundario por un mecanismo de selección a través de la experiencia constituiría el aprendizaje y la memoria. La posibilidad de que haya módulos que respondan a más de un estímulo dentro de este repertorio secundario es lo que permite el desarrollo de la memoria asociativa.

Obviamente, la formación de un repertorio secundario es un **fenómeno de memoria**, y es de recalcar la **naturaleza asociativa de la misma**. Es decir que p. ej., dos sucesos diferentes, pueden producir respuesta del mismo grupo, como así también la de grupos diferentes completamente.

Propiedad distributiva: aparte de restricciones anatómicas particulares, no se requiere que grupos seleccionados isofuncionales, sean contiguos.

La propiedad distributiva es un concepto anti localizacionista. Sin embargo el mismo autor da razones para que grupos isofuncionales estén juntos. El mismo hecho de que sean isofuncionales significa que tienen probablemente una estructura similar, como asumiría Brodmann, y que por lo tanto muy posiblemente compartan la misma área cortical. Es difícil pues ser anti localizacionista desde el punto de vista neurobiológico.

Como aseverando esto, dice Edelman que "nos podemos, sin embargo imaginar, que en algunos casos, propiedades de reconocimiento particulares, están pre-

sententes en ciertas regiones mayores del cerebro, como resultado de evolución selectiva y requerimientos de eficiencia de la comunicación neuronal.

En resumen, esta construcción neural es el resultado de dos procesos selectivos diferentes: desarrollo ontogenético del repertorio primario y selección por interacción con el ambiente, para formar un *repertorio secundario*.

Según esta teoría, la memoria no es una propiedad localizada de ninguna región particular del sistema nervioso. Más bien, es un reflejo de la interacción aumentada de grupos celulares que contienen células selectivamente implicadas, y sus sinapsis.

La memoria, como dijimos al principio, es el producto de la modificación morfológica y/o bioquímica de las sinapsis. Esto puede extenderse a grupos neurales o a módulos interconectados y, vista desde este punto, la memoria sería una propiedad general del cerebro funcionando. Sin embargo el hecho del agrupamiento espacial de los módulos por razones anatómicas, funcionales, o de economía de espacio podría llegar a producir que distintos modos o sistemas de la memoria puedan ser más afectados que otros por una lesión focal¹⁹.

Señalamiento selectivo reentrante y los substratos neurales de la conciencia

Para Edelman, los procesos elementales de la conciencia podrían ser **fásicos**, es decir, **requerirían la repetición cíclica de una secuencia de eventos neuronales**.

Esta repetición, se realizaría a través del sistema límbico y el tálamo. Esto es **estabilización o fijación**. En un segundo ciclo, ante un nuevo evento, esta información es reentrada para ser leída con la nueva. Es la llamada fase reentrante de la información ingresada y tiene dos funciones: provee una forma de encararse con lo novedoso y provee ligazón y comparación entre estados internos y nuevas entradas de distintas modalidades y debe ser capaz de relacionarlas e interrelacionarlas.

1) La ausencia de reentrada resultaría en la imposibilidad de asociar propiedades sucesivas de acuerdo a como son abstraídas en el tiempo.

Es interesante que el autor explique con su teoría por qué la construcción perceptiva de los objetos es un **fenómeno sucesivo**. En este caso se pone como base de la objetividad a la realidad externa, aunque como fenómeno psicológico y de acuerdo a esta teoría, por qué no fisiológico, la base de la objetividad sea subjetiva es decir, **sustentada por una temporalidad generada por la reentrada de estados funcionales previos**.

2) La reentrada garantiza que la continuidad en el constructo neural sea una consecuencia obligada de la continuidad espaciotemporal de los objetos.

3) El sistema provee una base para el ordenamiento temporal de los sucesos.

4) La novedad se encara por comparación con la información reentrante o, si es completamente nueva, por la activación del repertorio primario.

La condición básica a priori para el estado de conciencia, es la habilidad de revisar el estado interno por reentrada continua de la información almacenada.

Esta misma reentrada generada por la estimulación cortical desde estructuras troncales, talámicas y límbicas garantiza no solo la conciencia perceptiva, sino además, la temporalización de la experiencia y la estabilización necesaria a la implicación (memoria).

Recordemos que para la lógica trascendental de Kant, tiempo y autoconciencia están estrechamente relacionados.

Por otro lado, la lesión de muchas de las estructuras límbicas y diencefálicas, genera los cuadros de amnesia anterógrada más típicos, como veremos.

Condiciones:

1) Reconocimiento de reconocedores (R) por grupos en lób. frontal, temporal y prefrontal. Inicialmente, **es necesaria la divergencia**.

2) Estados pulsados de entrada por ritmos corticales, talámicos, hipocámpicos, límbico-reticulares.

3) Grupos reconocedores de reconocedores (R de R) en el repertorio secundario expresando **esquemas implicados que representan almacenamiento de estados previos**.

4) **Convergencia** para el reconocimiento de R de R y producción de un resumen abstracto de esquemas complejos.

5) Estabilización de los grupos RdR por al menos un ciclo (aférentes límbico-reticulares).

6) Almacenamiento de corto plazo para sostener esquemas de entradas “del mundo” (estado 1) y potencialidad para almacenar “auto entradas” reentrantes (estado 2).

7) Asociación de salida de los RdR con estados centrales y a esquemas almacenados de control del movimiento.

Conocimiento: proviene de grupos RdR con acceso a R y al material almacenado.

Durante el primer ciclo, no es todavía posible la conciencia del estado de las señales.

Este aspecto de la teoría podría explicar aquellos fenómenos de la percepción que han querido ser relacionados por los psicólogos a una forma implícita de memoria: el priming o facilitación.

Un test, dentro de este período de tiempo, si fuera posible, no revelaría conocimiento del contenido de señal (¿conocimiento implícito?). Sólo después de la reentrada, existe la posibilidad de conciencia.

La alteración de la autoconciencia (delirium, confusión, demencia) va asociada sistemáticamente a una desorientación temporal y espacial, como así también a trastornos de la memoria. Retomaremos este aspecto de la teoría, que consideramos fundamental, para intentar una explicación de los distintos tipos de trastornos mnésicos.

Estas ideas de Edelman son precursoras de los nuevos paradigmas de funcionamiento cortical.

Para mediados de los ochenta del siglo pasado, la conclusión tradicional en prácticamente todos los estudios abarcativos de las conexiones corticales, era que están organizadas en forma de secuencias de etapas jerarquizadas, comenzando por entradas sensoriales relativamente groseras en las cortezas sensoriales primarias, siguiendo por "etapas sucesivas de elaboración intrasensorial que permiten una progresiva y más compleja discriminación de las características de un determinado estímulo. Después, por una serie de conexiones ulteriores, esta información, ahora en una forma muy compleja, es transportada hacia zonas polimodales, para un intercambio intermodal de información, hacia zonas paralímbicas y límbicas, para su investidura emocional y ubicación en la memoria, y hacia las áreas de asociación frontal, donde los datos sensoriales y límbicos son integrados, para la preparación del organismo para responder apropiadamente a los estímulos sensoriales"⁶⁴.

Pero para esa misma época, ya se habían sentado las bases para una modificación de paradigma, basada en estudios anatómicos con trazadores anterógrados y retrógrados, que permitieron precisar las conexiones cerebrales con más exactitud que los métodos de degeneración axonal usados previamente. Estos nuevos aportes dieron origen a dos interpretaciones del funcionamiento cortical, que a fines de siglo tenderían a converger.

Las redes neurales

No basta esquematizar un líquido como una red de moléculas o un cerebro como una red de neuronas: es preciso describir todo ello con detalle y de acuerdo con las leyes generales conocidas. (Mario Bunge. Conceptos de modelo. En: Teoría y realidad⁶⁵).

Como venimos diciendo, algunos neurólogos piensan que es posible que el cerebro utilice una estrategia computacional paralela y distribuida que se adaptaría bien a las tareas naturales^{47,48,57}. En tales modelos el aprendizaje podría aún ocurrir espontáneamente como un resultado colateral de la actividad de procesamiento. En contraste con los modelos de procesamiento seriado donde el proceso se entelentece a medida que el número de limitantes aumenta, el procesamiento paralelo y distribuido permite una aceleración del mismo a medida que se explotan nuevas limitantes.

El procesamiento por redes neurales está pensado **para las funciones intermedias** entre la recepción de información sensorial interna o externa y el planeamiento y ejecución de actos motores, y es asignado a las áreas límbicas y de asociación, que serían entonces responsables del "comportamiento avanzado y la cognición", como pensamiento, lenguaje, memoria, atención selectiva, etc.

Las redes neurales varían en magnitud. **Redes locales** están confinadas a campos citoarquitectónicos únicos o a áreas inmediatamente contiguas.

Las **redes en gran escala** están compuestas de redes locales alejadas e interconectadas.

Estas redes contienen "puntos nodales" que a la vez que sirven como redes locales para computaciones neurales regionales son una zona de convergencia y acceso reentrante de la información distribuida. Todas estas zonas centrales de una red actúan posiblemente en forma simultánea e interactiva y es poco probable que haya una jerarquía de niveles de procesamiento o temporal entre ellas. El resultado funcional **no es la suma** de las capacidades de las redes locales sino **una cualidad emergente** de la red como un todo (influencia del pensamiento sistémico de A.R.Luria. Ver también Brodmann).

Los puntos nodales que son críticos para una conducta determinada constituirían un subgrupo de una red anatómica. **Todos los componentes de la red no son pues igualmente importantes**.

Un hecho central de las redes es la ausencia de la correspondencia uno a uno entre sitio anatómico, computación neural y conducta compleja. (fig. 10)

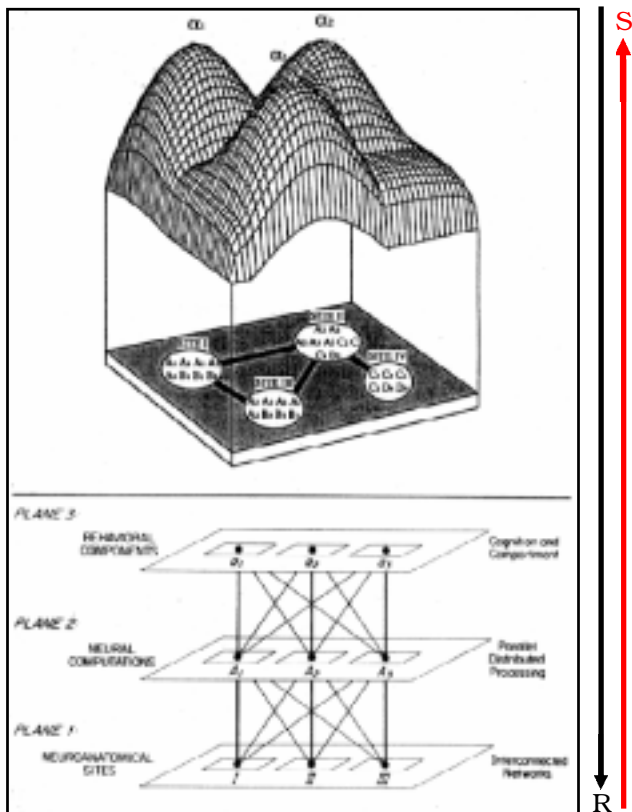


Fig. 10. Relación entre localización anatómica, computación neural y conducta (levemente modificado de Mesulam)⁴⁷. A. En relación al comportamiento "alfa" suya la red neural en gran escala de los sitios I, II y III. Los componentes alfa 1, 2 y 3 constituyen el plano comportamental. Las relaciones sitio-componente no son uno-a-uno y contienen considerable excentricidad. B. Relación vertical entre los planos neuroanatómico, computacional y conductual. Flecha negra R: **reduccionismo**. Flecha roja S: **surgimiento**. Las características que surgen en el ascenso, entre niveles próximos, representa la "arquitectura relacional" entre los componentes y no es reducible a una lista de componentes del nivel inferior.

El mapeo anatómico de la conducta es localizado y distribuido, pero no equipotencial (holístico) ni tampoco modular (insular o frenológico).

Diferentemente de Edelman, Mesulam define la **degenerancia** como un concepto de divergencia o convergencia cuando uno mapea el sustrato anatómico en computación neural o ésta en conducta (fig. 10).

Me parece que aquí se refiere a los **tres niveles de análisis conceptual de un fenómeno** descriptos por Marr en 1982^{66,50}, basado en la ciencia de la computación: 1) nivel computacional. Analiza el problema abstracto, descomponiendo la tarea en sus principales constituyentes. 2) Nivel de algoritmo. Especifica el procedimiento formal para realizar una tarea. 3) Nivel de implementación física. Construcción del aparato. Contrariamente a Marr, que sostiene la **independencia** de los niveles, es decir que se puede analizar uno sin tener en cuenta los otros (irrelevancia de las neurociencias), Mesulam salva el abismo con el concepto de **degenerancia**, que impide que un nivel se identifique con el otro, pero los interrelaciona a través de lo que denomina "arquitectura relacional".

Cada sitio dentro de la corteza de asociación pertenece a varias redes que se intersectan de tal manera que una lesión individual aunque confinada a un campo citoarquitectónico puede producir múltiples déficits. Así que este modelo predice que **ninguna tarea neuropsicológica puede ser específica para una región de corteza asociativa y que el médico no necesita buscar múltiples lesiones aunque el paciente presente más de un déficit cognitivo** (A.R. Luria) (ver ejemplo en la figura 11, de una red para la memoria).

Conceptualmente, en todo sistema todos los componentes están interconectados y su realización (performance) depende de cómo interactúan sus partes esenciales⁶⁷.

Las conexiones entre redes locales son en general recíprocas y respetan los límites citoarquitectónicos. Hay otras proyecciones que recibe la corteza que están ampliamente distribuidas hacia todas las áreas corticales y núcleos talámicos y son **químicamente específicos**. A saber:

1. Colinérgicas desde el núcleo basal de Meynert.
2. Histaminérgicas, desde el hipotálamo.

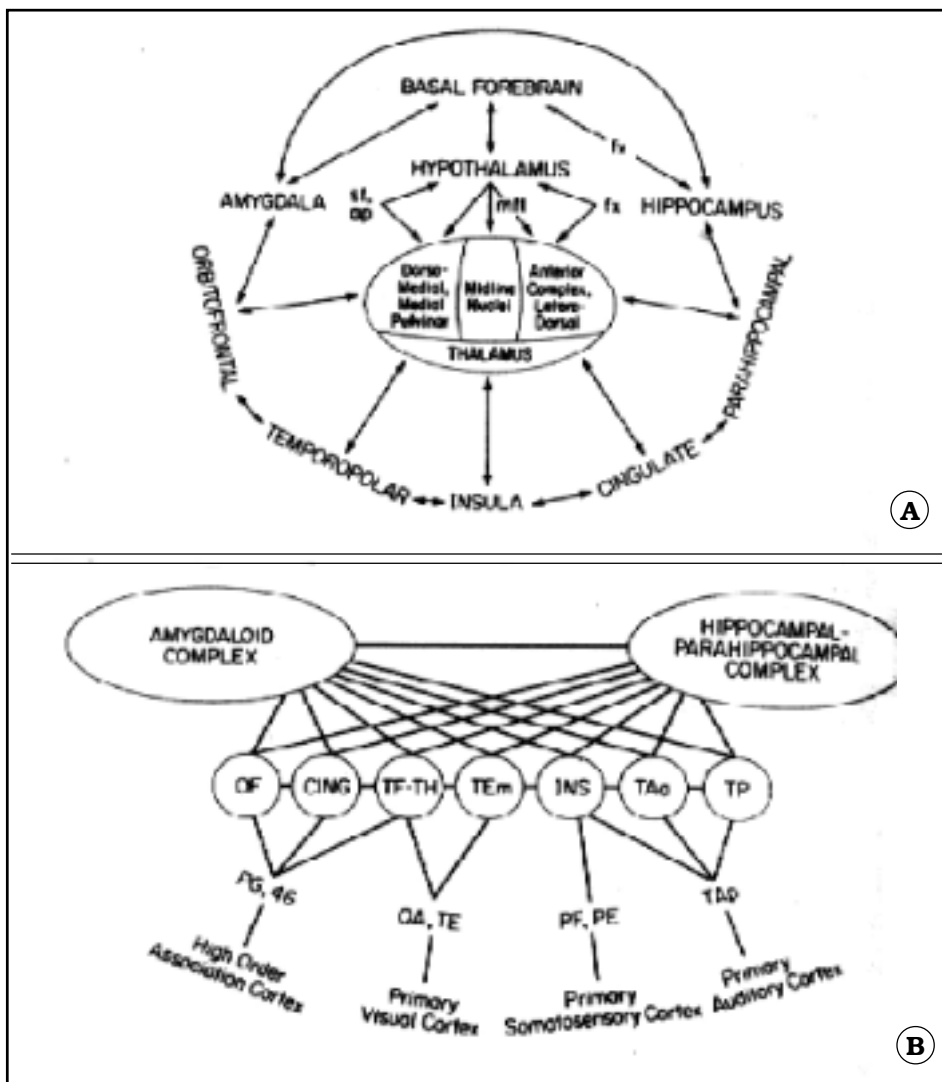


Fig. 11 Ejemplo de red neural: red neural para la memoria según Mesulam⁴⁷. A. El núcleo de la red lo forman la amígdala, el hipotálamo y el hipocampo. El arco inferior de formaciones corticales constituye en su conjunto, las áreas paralímbicas. fx: fórnix, mtt: haz mamilotálamico, st: estría terminal, ap: ansa peduncularis. B. La red representada en forma de cubos y radios de una rueda. Cada línea, representa una conexión recíproca monosináptica. B. Cing: circunvolución pericallosa. Ins: insula, OA: corteza visual de asociación, OF: corteza orbitofrontal, PE,PF: corteza de asociación somatosensorial, PG: corteza de asociación heteromodal parietal inferior, Taa y Tap: corteza de asociación anterior (corriente abajo) y posterior (corriente arriba), TE: corteza de asociación visual del lób. temporal, TF-TH: corteza de asociación inferotemporal, TP: polo temporal, 46: corteza prefrontal de asociación heteromodal.

3. Dopaminérgicas, desde el área tegmental ventral.

4. Serotonérgicas, desde los núcleos del rafe del tronco cerebral.

5. Noradrenérgicas desde el locus ceruleus.

Un hecho anatómico notable es la ausencia de conexiones recíprocas en estos sistemas.

Estas proyecciones químicamente dirigidas actuarían alterando el tono y coloración de la conducta más que su contenido.

Las vías conducidas anatómicamente proveen vectores de transferencia de información, mientras que los sistemas dirigidos químicamente proveen una matriz que influye sobre el estado del procesamiento de la información.

En conclusión, las vías neurales que nacen de receptores sensoriales y llevan a los núcleos motores tienen polaridad jerárquica y procesamiento serial. En contraste, el flujo de información usado para la elaboración intermedia muestra una estructura compatible con un procesamiento paralelo y reentrante. La conducta no está contenida en la neurona o en el sitio anatómico sino en grillas de conectividad que están localizadas y distribuidas.

Más recientemente, Mesulam^{48,57} divide la corteza en dos tipos: **unimodal y transmodal**. La corteza unimodal puede a su vez ser dividida en zonas "ascendentes", que procesan rasgos unitarios de la experiencia y "descendentes", que están preparadas para codificar rasgos compuestos. Los rasgos de modalidad específica contribuyen al conocimiento multimodal, a través de las áreas transmodales, que se dividen en **heteromodales, paralímbicas y límbica**.

Hay que olvidar el concepto de que en estas áreas el conocimiento converge (como dirían Jones y Powell), sino más bien que ellas contienen un mapa para la conexión multifocal y la **emergencia** de información distribuida en las modalidades múltiples. El conocimiento estaría de esta forma, codificado en una forma distribuida y flexible, y no rígida y convergente.

"Las áreas uni y transmodales estarían comunicadas en redes neurales en gran escala, que pueden sostener arquitecturas computacionales complejas, incluso de procesamiento paralelo".

Las áreas monomodales, no comunicadas entre sí, proveen las bases más verídicas de la experiencia. Los nodos transmodales unen esta información introduciendo coherencia temporal y contextual. La formación de plantillas específicas pertenecientes a objetos o memorias, ocurre en forma distribuida pero con considerable especialización regional. El autor denomina a esta forma de trabajo cortical **Procesamiento Selectivo Distribuido**^{48,57}, para diferenciarlo del procesamiento equipotencialmente distribuido de Lashley (1929), del procesamiento paralelo distribuido de Rummelhart y Mc Clelland (1986) y del procesamiento modular de Fodor (1983).

El hipocampo por ejemplo, (corteza transmodal límbica) no actuaría como un almacén de memoria específica, sino como **un nudo crítico** para acceder a información distribuida relacionada con experiencia recientemente adquirida.

Es contradictorio el hecho de que existan zonas ascen-

des y descendentes, con el concepto de simultaneidad de acción y falta de "niveles" de procesamiento. Para el autor, la actividad se mantendría en las redes locales inicialmente activadas, hasta que todo el sistema se encuentre funcionando.

Es posible también, que la sincronización de salidas desde diferentes puntos corticales de una red, se obtenga por la actividad de centros subcorticales como el estriado y el tálamo.

Mesulam reconoce cinco "redes cerebrales neurocognitivas en gran escala"⁵⁷: 1) una red de dominancia derecha de atención espacial, con "epicentros" en el campo ocular frontal, la corteza parietal posterior y el cíngulo, 2) una red de dominancia izquierda con epicentros en las áreas de Broca y Wernicke, 3) una red de "memoria- emoción" con epicentros en las regiones hipocampo- entorrinales y en el complejo amigdalino, 4) una red de "memoria de trabajo- ejecutiva", con epicentros en la corteza prefrontal y probablemente en la corteza parietal posterior, 5) una red de identificación de caras y objetos con epicentros en las cortezas temporales polar y medio basal.

- El procesamiento jerárquico

Con datos similares a los utilizados por Mesulam, otros autores sostienen un procesamiento jerárquico (serial), paralelo y distribuido de la información sensorial.

Los estudios con trazadores anterógrados y retrógrados realizados a partir de mediados de los setenta, permitieron profundizar y perfeccionar los conocimientos que se tenían de la conectividad de las diversas capas corticales y corregir algunos conceptos, como "la regla de Flechsig", que si bien parecen ciertos en general, presentan excepciones. En el esquema nuestro de la figura 12 resumimos las ideas de Felleman y van Essen⁴⁶ acerca de la conectividad cortical, que son una elaboración de los conceptos de Rockland y Pandya de 1976.

Las conclusiones obtenidas por ellos, permiten afirmar que las proyecciones ascendentes terminan preponderantemente en la capa IV, y nacen de capas supragranulares únicamente, o de éstas y las infragranulares.

Las conexiones descendentes nacen de las capas infragranulares solas o en conjunción con las supragranulares, y terminan en ambas.

Finalmente, las conexiones transversales (laterales) nacen de las capas supra e infragranulares y terminan expandiéndose en todas las capas corticales.

Los autores puntualizan que en un sistema jerárquico, el flujo de información puede ir de arriba hacia abajo o viceversa, **que puede saltar niveles inmediatos** para ir de un nivel bajo a uno alto, y que puede viajar por diferentes canales paralelos. Esto sucedería en la corteza cerebral.

Mediante este método, se ha podido confeccionar un mapa de la corteza cerebral *basado en la conectividad de las áreas corticales*, que parece ser mucho más detallado que los basados en la citoarquitectura. Es más, ha permitido revisar éstos últimos y hallar pequeñas diferencias arquitectónicas inadvertidas previamente, que justifican el mapa por conexiones (Fig. 13).

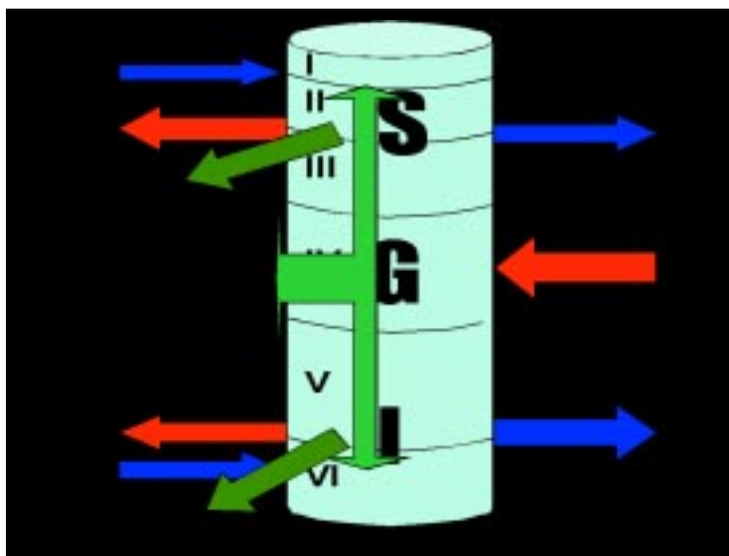


Fig. 12. Resumen de las posibilidades de conectividad cortical, interpretando las ideas de Felleman y van Essen⁴⁶. El cilindro representa un módulo cortical y los números romanos, las capas corticales. G: capa granular ó IV. S: capas supragranulares. I: capas infragranulares. Las flechas rojas representan conexiones "ascendentes" y las flechas azules, conexiones "descendentes". El flujo de información correspondería a un hemisferio izquierdo: "hacia delante (izquierda) es hacia arriba". Las flechas transparentes verdes, significan conexiones transversales en el mismo nivel de procesamiento. Las proyecciones ascendentes terminan preponderantemente en la capa IV, y nacen más frecuentemente de capas supragranulares (flecha roja más gruesa) solas o en conjunción con las infragranulares. Las conexiones descendentes nacen y terminan preponderantemente en las capas infragranulares pero eventualmente también en las supragranulares. Las conexiones transversales nacen de capas supra o infragranulares y terminan expandiéndose por todas las capas corticales.

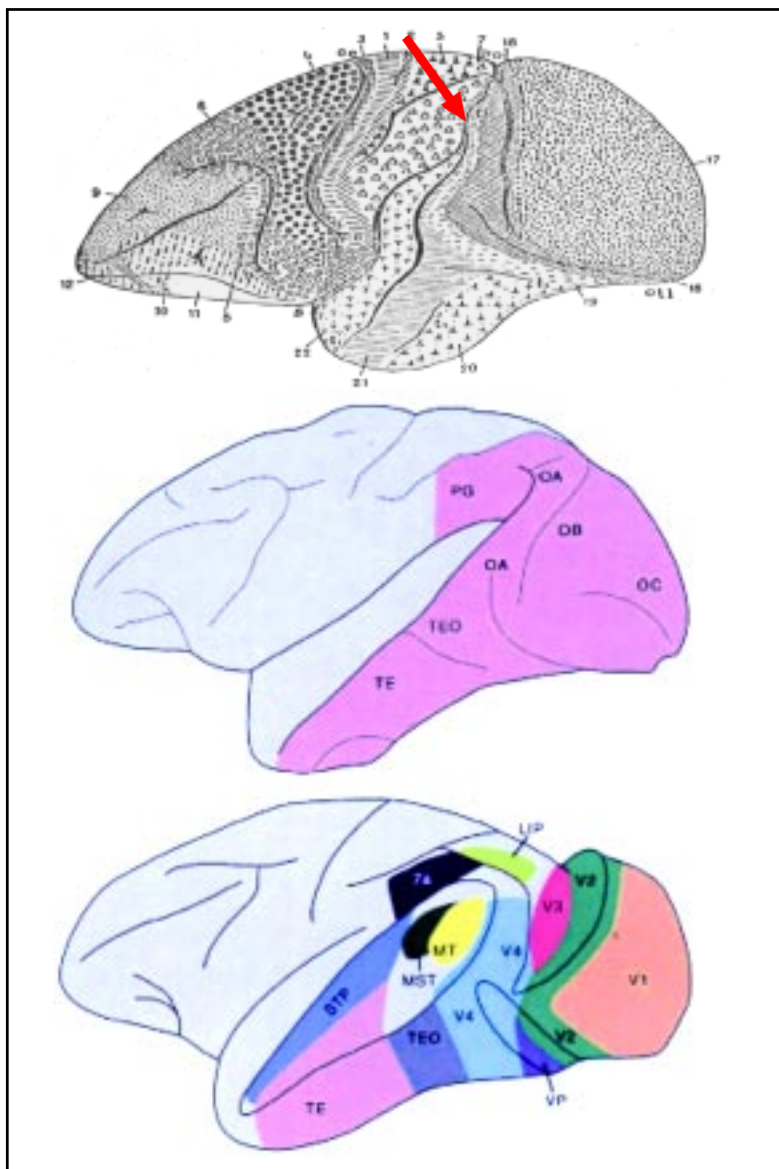


Fig. 13. Comparación entre el mapa citoarquitectónico del cercopiteco según Brodmann⁴² y un mapa de las áreas visuales del macaco de acuerdo a su conectividad (B) y de acuerdo a su citoarquitectura (A), tomada del mapa de Bailey y von Bonin, según Roa, Pessoa y Ungerleider¹⁷. El surco temporal superior aparece abierto en la fig. B, lo mismo que la cisura perpendicular. Obsérvese la extensión de las áreas visuales en el primate subhumano en las tres concepciones. Véase que el área 19 de Brodmann, se extiende levemente por delante de la parte posterior del surco temporal superior (flecha roja). Según las concepciones actuales, algunas conexiones pueden saltar más de un nivel jerárquico. P. ej: el área V₁, conecta directamente con MT, más allá de las conexiones ordenadas por nivel. Las áreas que se encuentran por delante de las tradicionalmente consideradas visuales mapa de Brodmann), significan zonas de procesamiento ulterior de diferentes caracteres de las imágenes visuales, separados en dos grandes grupos: QUÉ (vía ventral o del lóbulo temporal) y DÓNDE (vía dorsal o del lóbulo parietal). Ambas vías tienen procesamiento ulterior en el lóbulo frontal, y es extraño que no figuren en este mapa, zonas de la región promotora y el campo visual frontal, que sí estarían conectados con áreas visuales según Jones y Powell. Felleman y van Essen⁴⁶ describen estas conexiones, y reconocen 32 áreas "visuales" en el cerebro del macaco, entre las que figuran el área ocular frontal y el área 46.

Estas áreas pueden además ser ordenadas en niveles jerárquicos paralelos, de acuerdo a su ubicación en una cadena ascendente o descendente (conexiones recíprocas), con conexiones laterales, más comunes cuanto más alto el nivel.

Mediante este análisis, se pudieron reconocer 32 áreas corticales asociadas a la visión, distribuidas en 10 niveles jerárquicos, desde el área estriada, pasando por el lóbulo occipital, parietal y temporal, hasta llegar al hipocampo⁴⁶. Esta estructura es compatible con el procesamiento por vías paralelas de diversas características del estímulo visual conectadas, a distintos niveles, en forma transversal.

Fisiológicamente, la jerarquización del nivel dependería de las características del campo receptivo de sus células: más pequeño y de topografía muy precisa en niveles "bajos", y más extenso y de topografía menos precisa en niveles "altos" (ver las observaciones de Luria). **En estos niveles además, emergerían nuevas propiedades del campo receptivo.**

Hay autores actuales¹⁹ que teniendo en cuenta todos estos conceptos, sostienen **sistemas organizados jerárquicamente:** regiones sensoriales tempranas, regiones de convergencia de bajo nivel y regiones de convergencia de orden superior. La *recuperación* de conocimiento o información almacenados, se genera por la activación desde zonas de convergencia de nivel superior (top-down, descendente) que generan una actividad relativamente simultánea en zonas corticales más tempranas, produciendo así *una representación topográficamente organizada* que constituiría el camino que realizaría el estímulo inicialmente en el momento del aprendizaje o la vivencia, más las asociaciones que generó en ese momento y las que luego se agregaron. **Estas representaciones son experimentadas como imágenes de menor intensidad que las preceptuales**¹⁹.

Los componentes corticales que trabajan simultáneamente en la producción o recuperación de un percepto, y sus correspondientes conexiones, constituyen un **engrama**⁵⁶ (podríamos llamarlo según Edelman, repertorio secundario).

Codificación

La información procesada de la manera someramente descripta, puede generar en las distintas áreas que van recibiendo el estímulo, respuestas en un número mayor de unidades de procesamiento que la o las estrictamente necesarias, como vimos más arriba.

No hay otra manera de decirlo que aceptar que **el estímulo genera asociaciones en los distintos niveles de procesamiento.**

Durante el proceso de aprendizaje, algunas de estas asociaciones pueden ser seleccionadas voluntariamente y reforzadas por el sujeto, posiblemente mediante operaciones en las que están involucrados mecanismos atencionales generados por el lóbulo frontal (memoria de trabajo).

Este proceso se denomina **codificación**, y desde los años 70 del pasado siglo, en que Craik y Lockhart lo hicieron notar desde el punto de vista psicológico³⁰, se aceptan dos niveles de procesamiento (codificación, asociación): **fonológico** (sensorial) y **semántico**.

Para estos autores, la recuperación de un recuerdo, se debería más a estos sucesos posteriores al evento a recordar, que al mismo hecho en sí, dando cuenta del profundo significado del término **memoria asociativa**.

Como sin duda está claro que el nivel semántico ofrece más y mejores oportunidades asociativas, es posible que un trabajo de codificación en él, dé los mejores resultados, y sea la estrategia preferida de una manera general³⁰.

La capacidad de generar asociaciones en estas áreas, *dependerá fundamentalmente del estado previo de las mismas*, que tiene que ver con la experiencia individual y social, que tanto recalcó Luria.

Los hechos de la vida cotidiana del sujeto (biográficos) deberían tener otro tipo de codificación, que está relacionada a asociaciones contextuales (tiempo y lugar) o valorativas.

Estos hechos van a ser trascendentes en el momento de la recuperación del recuerdo posiblemente, porque la estrategia de la búsqueda del mismo será diferente.

Así, se habla de **dos tipos de memoria declarativa:** semántica y episódica (biográfica), tan bien descriptos hace siglos por Agustín como hemos visto.

No está muy claro qué representa la codificación desde el punto de vista neurobiológico, y si hay una o varias maneras de verla, de acuerdo al nivel de procesamiento^{50,66} en que se la considere. Hay, sin embargo, un punto que me parece importante traer a discusión, y es el posible aspecto de la misma en las "áreas de nivel superior", específicamente **la región temporal anterior y lateral** desde donde Penfield obtenía, por estimulación, la recuperación de recuerdos de escenas de la vida previa de los pacientes⁶⁹ con el componente emocional que en su momento tuvieron (Fig. 14), y **las áreas**

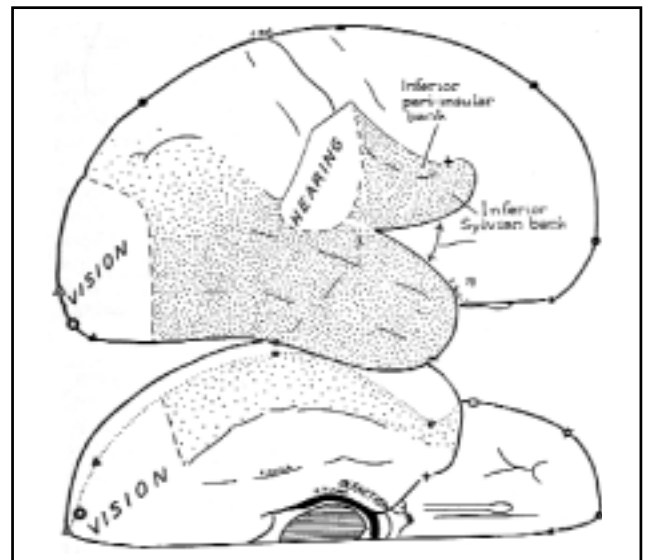


Fig. 14.: Esquema tomado de Penfield y Jasper⁶⁹. La zona punteada representa el área desde donde la estimulación (en pacientes epilépticos) producía recuerdos de episodios de la vida de los pacientes, incluyendo su colorido emocional. Casos de lesión en las "áreas temporales anteriores" en forma **bilateral** han demostrado tener una amnesia retrógrada, pero no anterógrada^{73,74}.

prefrontales, nodo en la cascada ordenadamente ascendente de la vía multisináptica que, como vimos, sigue el estímulo desde su acceso a las zonas primarias, según Jones y Powell o Felleman y van Essen.

Es probable que los módulos corticales de la región temporal mencionada, representen **la forma** del circuito multisináptico (engrama) que al ser activado genera el recuerdo (representación)⁴⁹. Ésta, marcada con algún tipo de señal para su ordenamiento cronológico por las áreas mediales sería utilizada para su reconocimiento durante la selección del recuerdo desde las áreas prefrontales.

Es interesante traer a colación, la opinión de Dennis Williams⁷⁰ en su trabajo sobre el lóbulo temporal humano, acerca de esta corteza temporal:

“No es por casualidad que mientras la neo corteza temporal cubre la paleo corteza olfacto- visceral, está a su vez rodeada por las áreas corticales que contienen las primeras estaciones celulares de la percepción-hacia atrás, la corteza integrativa visual, por delante de la cisura calcarina; después, la corteza integrativa sensorial que actúa en la propiocepción y la relaciona a la exterocepción visual; en la circunvolución temporal superior, la corteza auditiva...; medialmente, la corteza indeterminada del olfato y el gusto y en la parte anterior del lóbulo, la corteza que media aquellas sensaciones complejas que denominamos emoción y estados de ánimo.”

“Dentro y entre estas áreas que la rodean, está la corteza integrativa “silenciosa” que asocia visión con sonido, y emoción con ambos; que relaciona los sentimientos del mundo interior a sensaciones provenientes del mundo exterior; que cubre la actividad visceral con sentimientos y sensaciones biológicamente necesarios- y que también tiene la acción opuesta- y que finalmente integra todas las sensaciones de las que es capaz el hombre, en la realización del “yo soy”. (Negrita a cargo nuestro.

Como en épocas dícimonónicas⁴⁴, la integración del yo, ha sido desplazada actualmente hacia la **corteza prefrontal**⁷¹, especialmente en el aspecto cognitivo y volitivo, aplicador de esquemas y controlador, capaz de introspección, prospección y retrospección, basados en la memoria de trabajo, **que dan origen a la autoconciencia y a una correcta sensación del tiempo** (sic)⁷².

Pero esta corteza temporal (ampliamente conectada con la prefrontal por el fascículo unciforme), por su importancia en el proceso de recuperación del recuerdo autobiográfico, podría permanecer, en nuestra opinión, en la base de la autoidentidad psíquica.

Pacientes con lesiones bilaterales de la corteza de la convexidad temporal, han demostrado tener una amnesia retrógrada severa, pero no anterógrada^{73,74}.

Resumen

El cerebro parece estar organizado de tal manera que, áreas separadas de la corteza realizan simultáneamente (paralelamente) elaboraciones de características

múltiples o dimensiones específicas del mundo externo (por ejemplo, forma, localización, color y movimiento para la vista).

Es probable que el almacenamiento de información esté asociado a áreas de procesamiento específico involucradas durante el aprendizaje o la experiencia.

La memoria es almacenada como cambios (codificación) en los mismos sistemas neurales que participan normalmente en los niveles superiores de la percepción, análisis y procesamiento de la información a retener^{19,47,56,75}.

Dichos cambios tendrían forma de **circuitos facilitados** que involucran (implican) más o menos simultáneamente a módulos corticales localizados en áreas citoarquitectónicas alejadas entre sí, conectados por fibras de los respectivos haces de asociación de dichas áreas y que reproducirían el camino del procesamiento (elaboración) perceptual inicial (**engramas**) y sus asociaciones.

Todo el engrama puede ser activado en forma inversa (top down), a partir de componentes ubicados en los “niveles superiores” del mismo (por la reciprocidad de conexiones entre las áreas de asociación), para reconstruir la imagen perceptual en el recuerdo (**representación**).

Las regiones o unidades funcionales dentro de las cuales la información es distribuida equivalentemente, son muy pequeñas (módulos corticales o columnas). Por lo tanto, la memoria es **localizada** en el sentido de que sistemas cerebrales particulares representan aspectos específicos de cada suceso, y es **distribuida** en el sentido que muchos sistemas neurales participan en la representación de todo el suceso.

Desde hace años, se atribuye a las cortezas de asociación la capacidad de “almacenar recuerdos”, como vimos en la teoría de Wernicke por ejemplo, acerca del recuerdo de las palabras habladas en la área que lleva su nombre. Los modelos de funcionamiento cerebral que surgieron⁵¹, estaban dibujados directamente sobre el cerebro (localizacionistas). En modelos más actuales (cognitivos)⁷⁶, basados en la modularidad de la mente⁷⁷, esta memoria ha sido reemplazada por un “lexicon fonológico”, eufemismo por diccionario fonológico (palabras habladas?) y no se puede mencionar el concepto de áreas cerebrales (irrelevancia del conocimiento neurobiológico derivada sin fundamento, de una errónea interpretación de la idea de los niveles de análisis de Marr). Aunque más abarcativos y explícitos, y quizá más predictivos y explicativos, al analizarlos, pareciera sin embargo que estos modelos teóricos están desarrollados sobre los antiguos.

También las teorías cognitivas actuales hablan para explicar la **agnosia**, de “acceso a la memoria de las representaciones del objeto”⁷⁸, refiriéndose seguramente a una actividad cortical coordinada similar a la descrita más arriba pero referida al procesamiento monomodal (visual).

EL PROCESO DE CONSOLIDACIÓN

Una vez establecida la corteza cerebral en la actividad coordinada de sus distintas áreas como el almacén

de los recuerdos, surge la pregunta acerca del mecanismo de almacenamiento (nivel de los algoritmos de Marr), y si una investigación en este sentido, nos permitirá obtener una idea más acabada acerca del proceso de recuperación de los mismos.

La dificultad que tienen los pacientes en recordar eventos que ocurrieron antes del comienzo de su enfermedad se llama **amnesia retrógrada**. Ésta se puede extender a un período variable de tiempo, desde algunos minutos hasta años previos. Se sugiere que el fracaso en la evocación sucede por una falla en la **consolidación** del trazo (engrama) de la memoria o en la **recuperación** (top-down) del recuerdo.

Es muy común que los diversos procesos patológicos afecten la información adquirida recientemente, mientras se preserva la adquirida hace más tiempo (**gradiente de la amnesia retrógrada**, o gradiente de Ribot).

La consolidación de la memoria en las estructuras de almacenamiento cerebral pareciera pues necesitar de un cierto período.

Para el aprendizaje de habilidades, se utiliza este tiempo en **la repetición consciente** de los movimientos coordinados para determinada acción (aprender a manejar, habilidades deportivas, etc.), hasta que la misma ha sido automatizada (memoria procedural y no declarativa o implícita).

Para el caso de los eventos o el aprendizaje semántico, buena parte de este tiempo podría ser utilizado para **la repetición inconsciente** (¿reentrada?) de los circuitos activados en el momento de los respectivos eventos, aunque **el uso consciente** de los mismos puede también influir en su consolidación (memoria semántica y episódica o declarativas).

Aunque por diversos mecanismos, en ambos tipos de memoria, **la consolidación sería pues la facilitación de los circuitos que llevan las trazas de memoria mediante su uso repetido, consciente o inconsciente**. El uso genera un mejoramiento de las conexiones sinápticas dentro del circuito, que se produce por un aumento de las mismas, que requiere la síntesis y transporte de nueva proteína desde el pericario de las neuronas involucradas^{6,7}.

TIPOS DE MEMORIA

En la clínica y el laboratorio de Neuropsicología, se reconocen tres tipos de memoria de acuerdo con sus relaciones temporales con el momento del estímulo⁴⁹:

- Memoria inmediata: se usa como sinónimo de **memoria de trabajo o memoria a corto plazo (MCP)** y se evalúa con tareas tipo "span" (amplitud) de dígitos o visuoespacial.

- Memoria reciente: se piensa que también es un tipo de MCP, la recuperación es desde pocas horas o pocos días. Otros autores como Atkinson y Shiffrin y Baddley¹⁸ difieren con este concepto, ellos ubican más correctamente a este tipo de memoria dentro de la **MLP**, como una **memoria a largo plazo reciente**, ya que para estos autores la duración de la MCP es hasta tres minutos.

- Memoria remota: se refiere al almacén a largo término o a memorias antiguas: **memoria a largo plazo**.

La memoria a largo plazo es, a mi entender, la verdadera memoria, ya que consistiría en un sistema constituido por un almacén y un mecanismo de búsqueda o recuperación.

La memoria inmediata (**memoria de trabajo**), por el contrario, es un sistema de mantenimiento de la información para su uso, luego que la misma ha ingresado desde la percepción o el almacén de largo plazo. Este sistema puede mantener una cantidad muy baja de información mediante su repetición continua, y es altamente sensible a la interferencia.

Otros conceptos

Metamemoria: se usa para referir qué es lo que uno sabe de su propia memoria, teniendo en cuenta el contenido y la forma que almacena y recupera la información. El aspecto más común es el fenómeno de "sentir que sabe". Se realizaron experimentos en los que se pedía a los sujetos que clasificaran la sensación de sentir si conocían o no, las respuestas a las preguntas que se les hacían. Se comparaba esta sensación, con la evocación y con el reconocimiento. Había una estrecha relación entre los sentimientos de saber y el reconocimiento, pero no se pudo establecer una relación lineal perfecta en términos de automonitoreo de la memoria.

Memoria prospectiva: se refiere a la habilidad de recordar la realización de actos futuros. Se distingue de la memoria retrospectiva que solamente involucra información sobre el pasado. En un sentido estricto, la memoria prospectiva no es ni memoria a largo plazo ni metamemoria, pero requiere las dos. La memoria prospectiva está relacionada a un comportamiento planificado (función ejecutiva).

Memoria de fuente: es un aspecto de la metamemoria y nos da el "cuando y donde" en el aprendizaje de la información. Por ejemplo ¿dónde aprendí a nadar? ¿cuándo aprendí a hablar alemán?

SISTEMA LIMBICO Y MEMORIA

Introducción

La evidencia acerca de la importancia de la actividad del sistema límbico en la memoria proviene de dos fuentes principales: la encefalopatía de Wernicke-Korsakoff por un lado, y las lesiones neuroquirúrgicas por el otro.

La alteración de la memoria producida por estas lesiones tiene unas características clínicas tan típicas que han permitido describir el **síndrome amnésico**, consistente en una amnesia **anterógrada**, es decir, desde el momento de comienzo de la enfermedad en adelante, asociada a diferentes grados de **amnesia retrógrada**, es decir, para hechos o aprendizajes rea-

lizados **antes** de la manifestación de la enfermedad que suele tener, como dijimos, un característico gradiente temporal, perdiéndose más fácilmente recuerdos relativamente recientes, y conservándose los más antiguos, todo esto, con **una buena preservación de aquellas otras capacidades mentales que no requieran de la memoria para su ejecución**.

El trastorno de la memoria reciente es el rasgo más notable, perdiendo el paciente total noción de lo sucedido unos minutos antes, una vez llamada su atención por otro suceso.

Así, la vida de estos pacientes, parece detenida en una fecha determinada de su pasado, y son incapaces de incorporar nuevos datos a su memoria episódica o semántica (declarativas)^{4,49,80}, mientras preservan capacidades mnésicas para material implícito o emocional.

Por primera vez se pudo concebir alteraciones de una función global del cerebro, por lesiones focales, más o menos extensas del mismo, afectando todas o alguna parte de lo que hoy denominamos sistema límbico.

1) Síndrome de Korsakoff. El abuso de alcohol y la deficiencia nutricional crónicos (síndrome de malabsorción), llevan a una etapa aguda de la enfermedad, que es la encefalopatía de Wernicke, con lesiones difusas en el tronco cerebral y en el diencéfalo⁴⁹, y con la típica sintomatología de delirio, disfunción ocular motora, y ataxia. Después que pasa este estado agudo, persiste la amnesia anterógrada y retrógrada con el típico gradiente temporal y fabulación, más polineuritis.

Las lesiones de estructuras nerviosas afectan en un 100% de los casos al **tubérculo mamilar** y casi en la misma medida (pero algo menos) al **núcleo dorsomediano** del tálamo⁷⁹. Algunos autores opinan que para que el cuadro clínico se manifieste, son necesarias **ambas** lesiones. Otros opinan que algunos pacientes con el síndrome no tienen lesión en el núcleo dorsomediano, pero sí en los núcleos talámicos de la línea media.

2) El hipocampo. En forma casual e inesperada, la neurocirugía proveyó la evidencia necesaria para atribuir importancia fundamental al hipocampo entre las estructuras mediales del cerebro, que actúan en los procesos mnésicos.

Hasta 1953, los neurocirujanos "estábamos en duda acerca de la función de esta área del cerebro única y tan extrañamente estructurada"⁵. (Se menciona una publicación de Bechterew de 1900, sobre un paciente con infarto bilateral del hipocampo, con trastornos de memoria, a la que no hemos accedido)⁴⁸.

Luego de haber operado treinta pacientes psicóticos mediante una amígdalohipocampectomía bilateral, William Scoville operó en agosto de 1953, un paciente con epilepsia intratable, al que conocemos como HM, con el mismo procedimiento. En el posoperatorio el paciente presentó un cuadro amnésico severo y estable, que ha sido seguido por Brenda Milner y otros neuropatólogos hasta su reciente muerte^{4,80}.

Ante este resultado, reevaluaron a ocho de los treinta psicóticos operados que estaban en condiciones

de ser estudiados, y confirmaron el resultado de HM.

Esta es una palmaria demostración de que no por tener mucha experiencia en un tema, se está haciendo buena medicina.

La amnesia tiene las mismas características que la del Korsakoff, salvo que no presenta fabulación.

Se han tratado de describir otras características que pudieran diferenciar ambos cuadros, pero los resultados no han sido concluyentes. Pareciera que algunos rasgos que inicialmente fueron propuestos como distintivos como la rapidez de olvido, la dificultad en establecer el orden temporal correcto de los acontecimientos y la amnesia de fuente, no pertenecen al cuadro amnésico, sino posiblemente son síntomas "mnésicos" de un déficit de la función frontal que los pacientes con s. de Korsakoff presentan. La misma fabulación es atribuida a un fallo frontal⁴⁹.

Wilder Penfield en un notable trabajo (5), comenta, al fin de su carrera (1974), dos casos en los que realizó una resección **unilateral** del hipocampo (en 1951 y 1952), y los pacientes presentaron el cuadro amnésico, por lo que sospechó que estos pacientes tenían una lesión del hipocampo contralateral no reconocida antes de la cirugía. Esto pudo probarlo en la autopsia de uno de los pacientes, mucho tiempo después.

Este autor imagina así la función del hipocampo: "un registro, posiblemente único, es formado en *alguna parte del cerebro* y puede ser activado a distancia por potenciales neuronales que pasan hacia él desde el hipocampo derecho o izquierdo indiferentemente"

Para explicar el gradiente temporal, especula que, como en el paciente con una resección más anterior del hipocampo el gradiente temporal era menor (sólo unos meses) "las conexiones más tempranas en la vida con la región que reproduce, están depositadas en la parte posterior del hipocampo, y más anteriormente cuanto más recientes"⁵.

1) Funciones del hipocampo. Estructura y memoria. Más recientemente, Larry Squire sostiene que: "La formación hipocámpica podría dirigir un proceso de reorganización en la neocorteza uniando gradualmente las regiones corticales múltiples y geográficamente separadas, que juntas almacenan la memoria de un evento completo"^{56,75} (representación), concepto que nos parece más ajustado a la realidad.

Vimos que para Mesulam, el hipocampo representa **un nudo crítico** para acceder a información distribuida relacionada con experiencia recientemente adquirida, expresando una opinión modernizada de los conceptos de Penfield.

Debido a que algunos autores han puesto en duda, y parecen haberlo demostrado, que no existe un gradiente temporal en la amnesia retrógrada de los pacientes amnésicos, con pruebas adecuadas para el estudio de memorias antiguas⁸¹, ha surgido la idea que el hipocampo es siempre necesario para la recuperación del recuerdo^{8,82,83}, ya que sería **la estructura encargada de la conformación de un mapa de asociaciones abstracto, espacial o semántico, desplegado temporalmente, que permite no sólo la recuperación**

del recuerdo sino su contextualización temporal.

La vía polisináptica, más primitiva, estaría relacionada con la memoria espacial y episódica, y la vía directa, más nueva filogenéticamente, con la memoria semántica⁸².

Recientemente, Shimamura⁸³ sintetizó las diferentes acepciones del procesamiento hipocámpico en tres conceptos relacionados pero diferentes (Fig. 15):

1) La **teoría de la consolidación** más arriba ex-

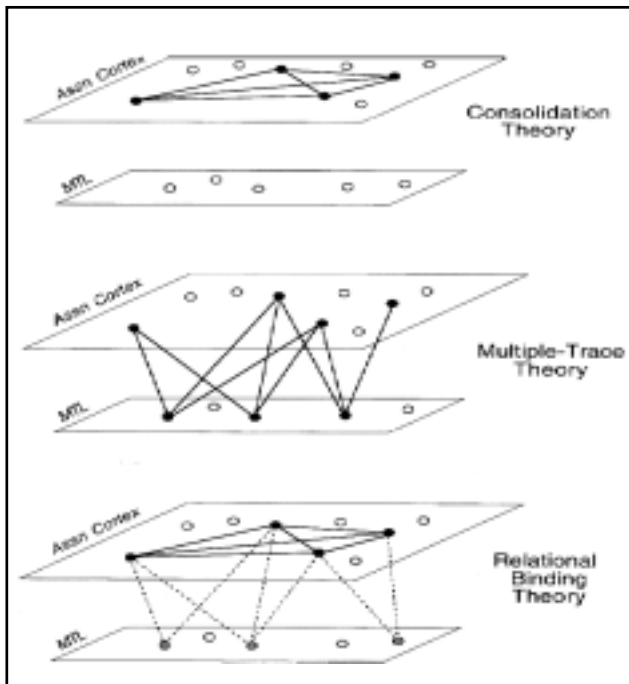


Fig. 15. Resumen de las diferentes acepciones de la función del hipocampo en la memoria tomado de Shimamura⁸³. Arriba: **teoría de la consolidación** clásica. El hipocampo interviene en la generación y estabilización de nuevas asociaciones en la corteza cerebral, pero **no interviene en el momento del recuerdo**. Centro: **Teoría de las trazas múltiples**. Las asociaciones son generadas y sostenidas en el hipocampo, por lo que éste es siempre necesario para la evocación. Abajo: **Teoría de la unión relacional**. Sostiene que las asociaciones son generadas en la corteza de asociación y también en el hipocampo, por lo que éste es necesario para la evocación temprana y puede contribuir con la más tardía.

puesta. Las conexiones córtico hipocámpicas actúan como un catalizador de la generación de nuevas asociaciones corticales.

2) La **teoría de las trazas múltiples**: cada reactivación de la representación produce una nueva traza relacionada, pero diferente, **en la formación hipocámpica**, generando así, nuevos enlaces ampliamente distribuidos en la corteza de la misma y asociados en forma múltiple a la neocorteza, por lo que aumenta la probabilidad de una recuperación efectiva del recuerdo.

De esta manera, el hipocampo es **imprescindible siempre** para la recuperación, porque la memoria episódica dependería de estas conexiones hipocampo-corticales.

3) La **teoría de la unión relacional** se basa en la teoría de la consolidación tradicional, pero sugiere que el hipocampo **es necesario** para la recuperación de recuerdos recientes y **contribuye** con la recuperación de los viejos. Esta teoría sostiene que no hay diferencia entre memoria semántica y episódica, sino que existe **una** memoria declarativa, que se basa en la integración de nuevo material con las representaciones existentes, ya sean éstas episódicas o semánticas.

4) **El circuito de Papez y el doble sistema de Mishkin**. En 1937, Papez⁸⁴ propuso su circuito "para la emoción" (Fig. 16) pero, como acabamos de ver, la lesión en dos de sus puntos nodales, produce severos cuadros amnésicos, por lo que en la década del 60 (sistema de Delay y Brion) del siglo pasado, los cuadros amnésicos fueron atribuidos a lesión en cualquier parte del mismo. Este sistema constituye por otro lado, nada más que **la vía polisináptica** antes comentada⁸².

Sin embargo, los pacientes hipocampectomizados, también son amigdalectomizados y los pacientes con

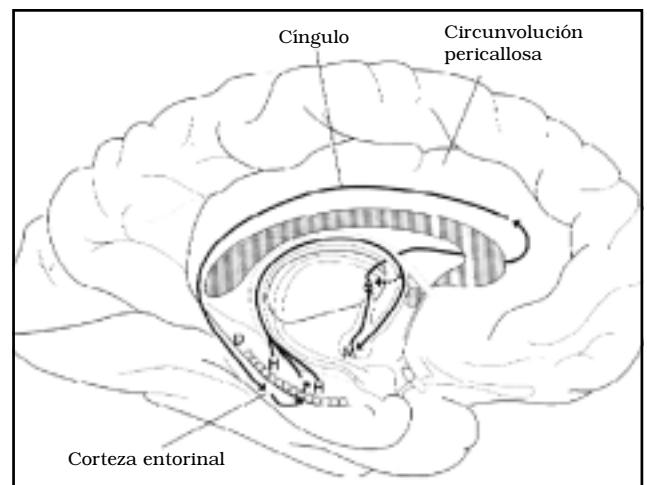


Fig. 16. El circuito de Papez, en un esquema tomado de Nolte³⁰. A: n. anterior del tálamo. M: tubérculo mamilar. H: hipocampo. D: fascia dentada.

síndrome de Korsakoff presentan lesiones en el tálamo, preferentemente en el núcleo dorsomediano, como vimos antes, lo que llevó a Mishkin en 1982 y 1986, luego de múltiples estudios experimentales, a proponer el doble sistema del lóbulo temporal medial (amígdala e hipocampo) y los nn. diencefálicos de la línea media con sus conexiones, como el sostén de la memoria declarativa (49, 84). Sólo lesiones en **ambos** sistemas producirían trastornos prolongados y severos de la memoria.

5) **El aporte de las imágenes funcionales**. La posibilidad de "iluminar" las zonas encefálicas que se activan durante diferentes tareas, cognitivas o no, mediante el PET o la IRMf, ha favorecido la concepción del funcionamiento cerebral en forma de redes (rol de una región en relación con otras que comparten la misma tarea), aunque permite un abordaje local (en

relación a la capacidad estudiada), y también global (el procesamiento realizado por un área en relación a varias facultades mentales), de las áreas cerebrales^{86,87}.

En lo que respecta a la memoria explícita, episódica o semántica, que son las que especialmente nos han ocupado, los resultados de algunos estudios nos dejan sorprendidos por sus hallazgos, que por otra parte, no son siempre coincidentes, dependiendo posiblemente, del tipo de tarea en que se involucra a los sujetos experimentales.

En 1995, Fletcher et al⁸⁸, estudiando a los sujetos en tareas de codificación y recuperación de palabras escuchadas, encontraron que para la codificación se activaban áreas de la región prefrontal **izquierda** y la región retroesplénica. Para la recuperación, se activaba la región prefrontal **derecha** y el **precuneo** bilateralmente. Activaciones del **cíngulo anterior** tanto para la codificación como para la recuperación, fueron atribuidas al esfuerzo atencional que demandaban las tareas, más que a su participación en los procesos de la memoria.

Otras zonas se activaron durante la codificación: **las circunvoluciones temporales superiores**, que aparecieron sin embargo **inhibidas** durante la recuperación; en cambio **el tálamo** se activó, en forma inversa, **durante la recuperación**.

Roberto Cabeza, psicólogo argentino trabajando en ese momento en Toronto, junto con un grupo de investigadores, encontraron también, en un estudio de 1997⁸⁶, activación de la **corteza prefrontal derecha** en las áreas 47, 45 y 10, tanto para tareas de reconocimiento, como de recuperación. Notablemente, hallaron también activación del **cíngulo anterior** y el **cerebelo**.

En una tarea de discriminación entre palabras nuevas o ya dadas en una lista previamente presentada, Rugg et al⁸⁹ encontraron que la presencia de más palabras conocidas en la lista, activaba más regiones frontales en el siguiente orden: **frontal dorsolateral derecho** (áreas 9 y 46), **prefrontal medial derecho** (áreas 32 y 8), **frontopolar bilateral** (área 10),

Es interesante destacar que éstos y otros estudios, **no pudieron detectar actividad en el hipocampo**.

Estudios más recientes han podido detectar activación de esta estructura en algunas tareas de **codificación** en que los estímulos presentados eran novedosos, actuando los estímulos verbales sobre el lado izquierdo y los no verbales sobre el derecho, y asociados a una menor actividad prefrontal cuanto más novedoso el estímulo.

HERA e HIPER

Las evidencias obtenidas de los estudios de neuroimagen funcional para algunos aspectos de la memoria han sido resumidos para la función prefrontal en el modelo HERA (hemispheric encoding-retrieval asymmetry)⁹⁰, que tiene tres enunciados:

1) el lóbulo prefrontal izquierdo está más involucrado en la recuperación semántica que el derecho. 2) La corteza prefrontal izquierda está más involucrada en la **codificación** episódica que la derecha. 3) La corteza

prefrontal derecha está más involucrada en la **recuperación** episódica que la izquierda. De estos enunciados, el más débil parece ser el segundo, cuya verificación dependería del tipo de tarea.

Parece haber sido encontrada una asimetría ántero-posterior en el hipocampo durante los procesos de la memoria en activación funcional imagenológica, y se expresa en los enunciados del HIPER (hippocampal encoding- retrieval):

1) Las activaciones relacionadas a codificación son más comunes en la parte anterior del hipocampo. 2) Las activaciones relacionadas a la recuperación son más comunes en las regiones posteriores del hipocampo⁹⁰.

¿Por qué no se activan durante la recuperación otras áreas de asociación secundarias o las áreas primarias que forman parte del engrama? Es posible que la respuesta esté en que esa parte del mismo está constituida por circuitos facilitados, que característicamente aparecen inhibidos en la imagen funcional^{87,90}. Es interesante caer en la cuenta que la facilitación de circuitos generada por los fenómenos de memoria, es además, un sistema ahorrador de energía.

Nosotros creemos que la activación hipocámpica se ha mostrado algo errática en este tipo de estudios, porque su intervención en los procesos de la memoria es, como vimos, una actividad prolongada en el tiempo. Es posible que la detección de la novedad **como proceso atencional**⁹¹ y no mnésico, involucre al hipocampo en algunas tareas que hemos descrito arriba. Debemos recordar que los estudios de imagen funcional, brindan datos obtenidos en agudo, en el momento mismo en que se realiza la tarea, y se prolongan solamente unos segundos más allá de terminada la misma^{87,90}. Es posible también, que el hipocampo se active durante tareas bien programadas de recuperación, sobre todo si la misma es de hechos relativamente recientes o para todo tipo de hechos, confirmando una u otra interpretación de su función, según explicamos más arriba⁸³. También es posible que esta activación dependa del tipo de tarea. Cuando se trata de recuerdos codificados semánticamente, es posible que el hipocampo actúe menos o no lo haga, como sugiere Mesulam⁴⁸.

La activación talámica es atribuida por los autores a **un efecto coordinador de la actividad de redes locales alejadas** en la recuperación del recuerdo.

La activación de la región prefrontal izquierda durante la codificación, posiblemente sea debida a que las tareas asignadas eran predominantemente de tipo verbal. Existiría evidencia que para tareas no verbales, se activaría la convexidad prefrontal derecha⁸⁶.

El **precuneo** forma parte de la corteza parietal heteromodal (multimodal) de más reciente adquisición filogenética y de maduración tardía. Por otro lado, su situación medial favorece su comunicación fácil con el cíngulo posterior, que forma parte del sistema límbico, y por otra parte, limita con áreas visuales mediales del hemisferio, por lo que se propone que actuaría en la recuperación de ítems de la memoria episódica de alta imaginabilidad, estando involucrado en estrategias mnemónicas visuales⁸⁸.

Una digresión sobre la actividad del cerebelo durante diferentes tareas cognitivas está más allá de nuestro objetivo, pero hay interesantes revisiones al respecto^{92,93}. No olvidemos, por otro lado que, como observaba von Monakov las fibras córtico pontinas, provienen principalmente de las áreas asociativas de la corteza cerebral⁴¹.

Vistos estos resultados, debemos concluir que todavía falta mucho para alcanzar una adecuada comprensión del funcionamiento cerebral durante los procesos de memoria, como de otras capacidades cognitivas.

6) El prosencéfalo basal. También en el año 1953, otros neurocirujanos, Norlén y Olivecrona⁹⁴, presentaron la primer comunicación sobre dos casos de síndrome de Korsakoff luego de cirugía de un aneurisma de la arteria comunicante anterior, Síndrome de la arteria comunicante anterior (SACA).

En un trabajo previo⁹⁵ llegamos a la conclusión de que las lesiones responsables mínimas del cuadro son de pequeño volumen, ubicadas en el prosencéfalo basal, uni o bilaterales, especialmente en la parte anterior del espacio perforado anterior (EPA), y muy probablemente en la región septocomisural, aunque no disponemos de métodos que nos permitan constatar fehacientemente la extensión de esta última, por los artificios generados por el clip.

Estas lesiones pueden ser el resultado de la hemorragia subaracnoidea por sí misma o más frecuentemente, el producto de una isquemia debida a vasoespasmismo solo o agravado por la intervención quirúrgica, o finalmente, pueden deberse a lesiones quirúrgicas directas de los vasos involucrados⁹⁵.

Los vasos afectados deberían ser los ramos perforantes cortos de la porción A1 de la cerebral anterior, la recurrente de Heubner y los ramos septocomisurales de la comunicante anterior⁹⁵.

El cuadro puede ser regresivo o permanente. La hidrocefalia y la presencia de lesiones bilaterales prolongarían la duración y aumentarían su severidad (95).

1) El cuadro clínico

Revisaremos solamente aquellos aspectos del cuadro referidos al trastorno de la memoria.

a) La amnesia. La amnesia, que fue reclamada por los autores inicialmente como privativa o preponderante en pacientes tratados por un aneurisma de la comunicante anterior roto, fue luego atribuida por numerosos estudios cognitivos, a los efectos generales de la HSA de cualquier origen aneurismático⁹⁶⁻⁹⁹. Todavía hay discusión sobre si esta amnesia es un efecto de la HSA o de los sucesos intra y perioperatorios⁹⁹⁻¹⁰¹.

Pero lo importante es diferenciar este cuadro, asociado a "síntomas frontales" y que está más o menos manifiesto **en pacientes que han evolucionado "favorablemente" de su HSA**, del síndrome de la arteria comunicante anterior, menos frecuente, pero mucho más evidente desde el punto de vista clínico, y más devastador desde el punto de vista funcional. Esta diferenciación no es realizada en muchos trabajos

sobre los trastornos cognitivos en pacientes operados de aneurisma, por lo que se ha creado mucha confusión al respecto, que ha llevado a negar el síndrome e incluso a negar que haya diferencia en el resultado cognitivo entre pacientes agrupados por la ubicación del aneurisma^{96-98,100,101}.

De lo que se trata en el SACA, es de una afectación severísima de la memoria reciente, que hace que unos instantes después de finalizado un episodio, el paciente lo olvide absolutamente, generándole una amnesia anterógrada grave. El reconocimiento y la memoria de corto plazo están algo menos afectados^{49,103}.

También presentan una amnesia retrógrada con un gradiente temporal menor que el de otros amnésicos (meses a pocos años).

Pacientes con lesiones múltiples, pueden presentar trastornos graves de la atención, que pueden agravar sus trastornos mnésicos¹⁰⁴.

La interpretación de Damasio et al¹⁰³. Estos autores encuentran más afectada la memoria de tipo contextual que el material genérico y acotan respecto al mecanismo de codificación del material contextual que:

1) la disponibilidad de memorias contextuales depende del **registro de estímulos separados** que componen un episodio percibido.

2) La computación y el **registro de las relaciones** entre los múltiples componentes y

3) Alguna forma de **"marcado temporal"** de esos registros.

Según ellos, los pacientes con lesión del telencéfalo basal, fallan en los dos últimos pasos.

Parecería casi lo mismo decir (en términos kantianos traducidos al castellano en los paréntesis), que el paciente no puede sintetizar (darse cuenta de) las relaciones de interacción (contextuales y/o de la fuente) con el hecho central durante la intuición (vivencia¹⁰⁵) **suya**, porque su intelecto (áreas prefrontales?) no es capaz de aplicar la categoría (temporal) de **simultaneidad**.

Esta incapacidad de la apercepción (autoconciencia sintetizadora), sería **"a priori"** o **pura** (previa a la experiencia o vivencia) por lo que debería tener un correlato biológico, que es la lesión o disfunción neurológica presente.

Damasio et al sostienen que la memoria contextual y episódica deben de estar almacenadas separadamente en el cerebro, y que la contextual depende de las mencionadas etapas, e involucra estructuras del lóbulo temporal como la episódica, y otras fuera de él (prosencefalo medial).

Para algunos autores este trastorno de la memoria contextual, sería más grave que en el Korsakoff, que característicamente también lo presenta^{18,49} especialmente la temporal. Uno de los pacientes de Lindqvist y Norlén¹¹ solía repetir: "el tiempo corre, no sé cómo"...

Otro punto de vista, propone que hechos y episodios son codificados y almacenados normalmente, pero que los pacientes no adquieren conciencia (no **se** dan cuenta) de esta información y no la recuerdan ni reconocen¹⁰⁶, porque **no pueden acceder** a ella, o la **conciencia** de tal evocación está impedida.

Si es cierto que en la región septocomisural hay un mecanismo que marca un ritmo que sería usado por el intelecto (áreas prefrontales?) para la temporalización de los sucesos que se presentan en el estado interno, y que la actividad consciente sería fásica, con un procesamiento inicial no consciente, donde se forma un esqueleto básico de lo que será el engrama, y que luego esa información es reentrada (¿al ritmo de la región septal?) para ser “presentada” al intelecto (regiones prefrontales?) y hacerse consciente, para ser entonces comparada con estados previos, y ser temporalizada (relación antes-después) (el tiempo: la sucesión de mis estados internos según se **me** presentan) y codificada verbalmente (memoria explícita) expresamente o mediante el lenguaje interior para formar el engrama definitivo con todas sus asociaciones, entonces, los pacientes con el déficit señalado **deberían tener intacta la memoria implícita**, en el caso de la facilitación (priming).

Tal cual sucede con los pacientes amnésicos.

Cuando atendimos inicialmente a nuestros pacientes, no teníamos conocimiento de estos detalles de la amnesia, así que los reevaluamos con tareas de memoria implícita, y no presentaron fallos, como la literatura dice y nuestra hipótesis trataría de explicar.

El síndrome de Capgras y paramnesia reduplicativa, que puede aparecer en el cuadro (107), en la que el paciente dice que su casa, o su familia u otros objetos “parecen” efectivamente los suyos, “pero son otros”, dándole existencia a ambos, ha sido también atribuido a una alteración de “un nivel” de la autoconciencia por Alexander y Stuss⁷¹. Diferentemente de nosotros, que habíamos sospechado en nuestras disquisiciones, dos niveles de autoconciencia, estos autores han encontrado tres, a partir de la patología.

Es plausible, que en este caso, la dificultad o incapacidad de la autoconciencia consista en la aplicación de la categoría de **substancia**, base del principio lógico de no contradicción.

Un nivel superior de alteración de la autoconciencia reconocido por Alexander y Stuss⁷¹, es la afectación de la capacidad de “insight”, en un paciente con buen nivel intelectual, y función frontal aparentemente normal donde el sujeto está impedido para observarse en su posición de trabajo con sus déficits, y reconocer su incapacidad para llevarlo a cabo. En cambio, sí la reconoce, cuando se trata de “algún otro”.

Como vemos, se recurre en estas interpretaciones, tácita o explícitamente, a una posible alteración de la autoconciencia (self awareness). Efectivamente, los pacientes con SACA, presentan inicialmente un trastorno concomitante de la autoconciencia groseramente manifestado en su **desorientación y anosognosia**.

Sin embargo, con el tiempo, la conciencia y la autocrítica mejoran (¿totalmente?), pero el trastorno mnésico persiste.

Varios autores refieren los trastornos mnésicos **a disfunción frontal**, que es frecuente en pacientes operados de aneurisma de la comunicante anterior^{108, 109}. Aquí, lo que fallaría, sería la estrategia de búsqueda de una información almacenada, y/o la codificación. Los pacientes con lesión frontal también

tienen amnesia de fuente y dificultades para el ordenamiento temporal de los acontecimientos.

Una pregunta que surge después de haber analizado someramente las características de la amnesia en el SACA, es la de su causa. ¿Por qué las lesiones descritas en nuestros pacientes y por otros autores generan un cuadro amnésico de semejante gravedad, incluso siendo unilaterales y pequeñas como lo son habitualmente?

La primera respuesta que surge es la de la lesión de los núcleos colinérgicos de la región de la sustancia perforada⁷¹, pero como hemos visto, esta lesión es parcial, y afecta sólo aquellos que se encuentran en la parte anterior y septal de la región. El núcleo basal de Meynert se encuentra intacto o sólo parcialmente afectado^{104, 110}. Otra acepción de la lesión de los núcleos colinérgicos, tiene en cuenta que los afectados, en la banda diagonal de Broca y septal medial, son los que inervan el hipocampo, que se encontraría entonces hipofuncionante. Esta hipofunción podría alcanzar incluso al hipocampo contralateral, por la presencia de fibras colinérgicas que cruzarían por la comisura hipocámpica^{71, 104}.

Después de nuestro detallado estudio de la anatomía de la zona, y de las lesiones vasculares producidas en el SACA, aún incluyendo la explicación arriba expuesta, podemos elaborar una concepción más global, basada en la presencia de **múltiples desconexiones**¹¹¹ generadas por la lesión.

El cuadro es similar a un síndrome de Korsakoff (Fig. 17), por lo que la interpretación comienza teniendo en cuenta que en el mismo, como dijéramos, hay una

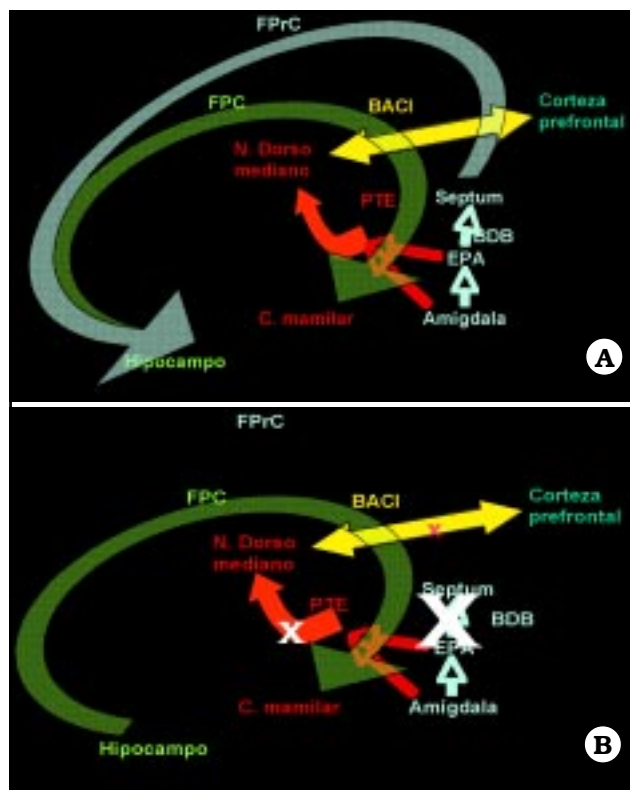


Fig. 17. Resumen de alguna de las conexiones de la región afectada en el SACA y el síndrome de Korsakoff. B. Lesiones en el SACA (ver texto).

lesión que afecta a los tubérculos mamilares y al núcleo dorsomediano del tálamo.

El núcleo **dorsomediano**, recibe el pedúnculo talámico extracapsular (PTE), que directa o indirectamente, a través de la sustancia perforada (EPA) anterior, lo conecta con la amígdala^{95,112}. A su vez, está ampliamente conectado con la corteza prefrontal basomedial^{113,114}, a través del brazo anterior de la cápsula interna (BACI), y del mismo PTE¹¹⁵.

El tubérculo mamilar recibe su principal aferencia del hipocampo (subiculum), a través del fórnix poscomisural (FPC). El hipocampo está conectado por el fórnix precomisural (FPrC) en forma recíproca con la banda diagonal de Broca en la parte anterior de la sustancia perforada anterior (EPA) y el septum medial (BDB y septum), recibiendo de ellos, su innervación colinérgica.

El tubérculo mamilar se conecta por el haz mamilotálamico con el n. anterior del tálamo, que a su vez se conecta con el cíngulo anterior (circuito de Papez), y con la parte basomedial de la corteza prefrontal¹¹⁴ (estas conexiones no aparecen en la figura).

Las lesiones en el prosencéfalo basal afectarían a toda la vía amigdalofuga ventral especialmente al PTE desafrentando al núcleo dorsomediano. La lesión del BACI, aunque parcial, puede estar en el origen de muchos de los síntomas frontales de estos pacientes.

Por otro lado, la lesión septal produce una **denervación colinérgica** del hipocampo, como se expresó antes, pero no sólo por lesión de las células, sino también probablemente de las fibras.

De esta forma, los dos sistemas de Mishkin se ven gravemente afectados. Las lesiones bilaterales agravarían el cuadro especialmente en cuanto a su duración. Lo mismo sucedería con la hidrocefalia, pero ésta es reversible con el tratamiento.

b) La fabulación.

¿Por qué ocurren estas respuestas fabulatorias? Wainstein, Cole y Mitchell han hecho notar ciertas características de este tipo de respuestas. Parafraseándolos: 1) La fabulación no ocurre en ausencia de **un defecto**; claramente, es un intento para llenar un vacío de realización de algún tipo. 2) La fabulación es menos notable en la presencia de afasia, porque claramente es una respuesta de las zonas del lenguaje. 3) La fabulación es más probable en **presencia de algún trastorno general del darse cuenta** (awareness), como demencia, o enturbiamiento de la conciencia.

A estas tres condiciones, yo agregaría una cuarta: La fabulación es mucho más probable, en presencia de **enfermedad de cortezas de asociación, o fibras de asociación** (comisurales o intra hemisféricas) (Norman Geschwind. *Dysconnection syndromes in animals and man. Part II. 1965*)⁴⁵. (Negrita puesta por nosotros).

La fabulación puede ser definida como una falsificación de la memoria que ocurre **en conciencia clara**, en asociación con una amnesia de origen orgánico. (N. Berlyne. *Confabulation*¹¹⁶. 1972).

Berlyne estudió la fabulación en pacientes con síndrome de Korsakoff y dementes, y dice: en este estudio,

todos los casos de Korsakoff observados desde el comienzo, mostraron inicialmente un nublamiento conspicuo de la conciencia; *sin embargo, cuando la confusión cedía, el comportamiento fabulador persistía*. La fabulación no puede ser considerada por lo tanto, como un producto del enturbiamiento de la conciencia.

Para Barbizet¹¹⁷, se produce fabulación, cuando el paciente "no puede recordar que no recuerda", atribuyendo el cuadro al mismo trastorno de la memoria. Sin embargo, con el tiempo la fabulación "disminuye y luego desaparece", y el trastorno de memoria persiste. Es más, Berlyne parece insinuar que durante el período fabulatorio, el trastorno de memoria principal es para el material reciente, en cambio, la amnesia retrógrada presenta "parches" de preservación, mientras que en el período crónico su fallo es más evidente. Todo esto, iría en contra de la hipótesis de Barbizet.

Autores más recientes¹¹⁷ estudiando una serie de pacientes con fabulación mediante un cuestionario standard, atribuyen este síntoma a una falta de **auto monitoreo** durante las respuestas y falta de reflexión. Dicen que la fabulación se da en la presencia de varias condiciones: 1) el paciente piensa que una respuesta es necesaria 2) falta la memoria correcta para la respuesta 3) se dispone de una respuesta sobreaprendida y significativa afectivamente 4) defecto para autocontrolarse o autocorregirse.

Para el auto control, le dan importancia a la **orientación temporal** referencia que el fabulador no tendría la capacidad ni la inclinación para utilizar.

Durante la recuperación de la amnesia, retorna la orientación temporal y el paciente **se va dando cuenta** de que puede equivocarse o efectivamente lo hace en sus respuestas, aparece la auto corrección y una reflexión previa a la respuesta, o el "no sé". Es el período en que la fabulación todavía existe, pero disminuye (fabulador leve).

Benson et al¹¹⁸ estudiaron una paciente con encefalopatía de Wernicke Korsakoff con spect, y constataron una hipoperfusión de las zonas fronto orbitarias mediales, del cíngulo y del diencéfalo medial, que mejoraron a los 4 meses, junto con la mejoría clínica de la paciente y la desaparición de la fabulación.

Postulan una disfunción del control ejecutivo frontal, sosteniendo que **las zonas orbito frontales mediales actúan en el control de las respuestas verbales**. Cuando estas áreas pierden el aporte límbico básico, la incapacidad del paciente para autocontrolarse, permite la aparición de la fabulación. **"Fabulación y autoconciencia deficiente, representan aparentemente el mismo trastorno"**¹¹⁸ (sic).

La recuperación se produciría a través del uso de otras conexiones de las áreas frontales para retomar el autocontrol, mientras que la persistencia del trastorno del diencéfalo medial, mantiene la amnesia.

La necesidad de una lesión frontal en la fabulación de los pacientes con SACA, también es sostenida por Deluca^{106,119}.

Para explicar la notable diferencia de criterio presentada al principio de este parágrafo entre Geschwind y Berlyne, creo que hay que tratar de buscar el mejor significado para las palabras inglesas "awareness" e "insight".

Para awareness sólo puede utilizarse en castellano “darse cuenta” que es muy parecido a “tener conciencia de”, pero la palabra conciencia aquí, no implica solamente estar despierto y responder, sino contenido, con intención y comprensión, el grado más alto de conciencia. Es posible que los pacientes de Berlyne estuvieran conscientes (él utiliza la palabra consciousness) pero posiblemente no autoconscientes (aware). De hecho, muchos de ellos eran dementes. Por otro lado, es posible que algunos estuvieran en fase de recuperación del síndrome de Korsakoff (fabuladores leves), dependiendo el grado de fabulación de la **sugestibilidad** de los mismos, aspecto que fuera señalado por Pick en 1915, y que Berlyne también remarca, pudiendo entonces quien evalúa, producirla con más o menos facilidad, en un paciente cuya conciencia e incluso autoconciencia están en vías de recuperación, pero todavía afectadas.

Insight, sería la capacidad de introspección, pero ésta es una palabra tan filosófica, que quizá, auto crítica, o auto inspección, vendrían mejor. Sin esta capacidad básica de la autoconciencia, (percepción de mi estado interno según se **me** presenta), no es posible el auto control, la auto corrección, la supresión de la espontaneidad inocente en las respuestas, típica de la fabulación.

Hay dos tipos semiológicos de fabulación postulados por Bonhoeffer en 1904 y remarcados por Berlyne, a) fabulación momentánea o “de compromiso”, en donde el paciente parece utilizar material autobiográfico sacado de contexto, y b) fabulación “fantástica” o “productiva”, en donde no se utiliza material autobiográfico, sino posiblemente deseos no concretados de la vida previa.

...¿Por qué necesita el hombre contar historias?

Quizá porque como la Mamaé, así lucha contra la muerte y los fracasos, adquiere cierta noción de permanencia y de desagravio. Es una manera de recuperar, dentro de **un sistema que la memoria estructura con ayuda de la fantasía**, ese pasado que cuando era experiencia vivida tenía el semblante del caos. El cuento, la ficción, gozan de aquello que la vida vivida – en su vertiginosa complejidad e imprevisibilidad- siempre carece: un orden, una coherencia, una perspectiva, un tiempo cerrado que permite determinar la jerarquía de las cosas y de los hechos, el valor de las personas, los efectos y las causas, los vínculos entre las acciones. Para conocer lo que somos como individuos y como pueblos, no tenemos otro recurso que salir de nosotros mismos y, ayudados por la memoria y la imaginación, proyectarnos en esas “ficciones” que hacen de lo que somos algo paradójicamente semejante y distinto de nosotros. **La ficción es el hombre “completo” en su verdad y en su mentira confundidas...** (Mario Vargas Llosa. *Las mentiras verdaderas*. Comentario a “La señorita de Tacna”¹²⁰).

Este comentario tan lúcido, nos lleva a pensar, como Geschwind, que probablemente la fabulación sea un intento, una tendencia natural sin adecuado control, de darle orden al pasado inmediato o alejado, por parte de las áreas del lenguaje (alteración de la memoria explícita).

CONCLUSIÓN

“Despierto lúcido y orientado”.

¿Es el concepto de autoconciencia el mismo para los neuropsicólogos que para los filósofos? –Creo que sí, aunque parten de preguntas diferentes. A los filósofos les intriga la capacidad de conocimiento de la mente humana, por eso sus investigaciones se han limitado especialmente a la percepción o la reproducción de la misma por la imaginación, y a la actividad mental mediante la cual estos datos se transforman en conceptos.

Hay una definición de percepción que además de ser la única que conozco, tiene un valor afectivo, porque proviene de la Neurocirugía. Wilder Penfield pensaba que la **percepción es la comprensión no verbal de la realidad**. Vivimos continuamente teniendo percepciones, ordenándolas y respondiendo con acciones o palabras a la información que nos brindan.

En la jerga neuropsicológica las “funciones ejecutivas” son el planeamiento, la puesta en práctica y el monitoreo de diferentes acciones dirigidas a conseguir una meta. Los neuropsicólogos suelen olvidar que lo primero que hay que hacer para planificar una acción, es, entre otras cosas, tener una información detallada del estado de la realidad sobre la que se va a actuar, disponibilidad de medios, y factibilidad de la meta, que son aportados por la percepción. La capacidad de actuar guiado por esta representación, es **la primera de las facultades ejecutivas**.

De la organización (**codificación** en términos neuropsicológicos, **síntesis** en términos filosóficos) de los datos de la **sensibilidad** (órganos de los sentidos, vías, áreas monomodales), proviene la percepción (áreas hétéro y transmodales). Esta organización se da en un espacio determinado, un lugar, ambiente poblado de otros objetos o seres (**contexto**, para los neuropsicólogos, **simultaneidad o interacción**, para los filósofos) y depende de las condiciones de la experiencia, que sea categorizada como permanencia (**substancia**: lo que existe determinada, **el objeto**, y que caracterizamos verbalmente con el verbo ser), o **sucesión o cambio (causalidad)**.

Mientras percibimos damos por hecho, que nuestra existencia se extiende más allá de la experiencia, **antes y después** de ella, lo mismo que la del objeto (**trascendencia**), característica adquirida evolutivamente en los primeros años de vida. Desde el punto de vista de la ciencia, parecería que las impresiones subjetivas son adaptadas a la constancia (identidad) de los objetos. El punto, para algunos filósofos, sería el inverso, es la identidad permanente del yo, la que garantiza la del objeto.

Sin embargo, pareciera que la percepción del yo **es sucesiva, lo mismo que la de los objetos**. La aparente constancia de la identidad del mismo (trascendencia) dependería, por un lado, de la **memoria episódica**, y por otro, de la capacidad de percibir los sucesivos estados internos como **propios**. Esta apropiación de los sucesivos estados internos, genera **el tiempo subjetivo**, base psicológica de toda **coherencia** perceptiva (codificación o síntesis) y del orden de los recuerdos en la memoria episódica.

Destacados neuropsicólogos describen actualmente esta capacidad "únicamente humana" como **conciencia autooéctica** (conciencia autointuitiva)^{121,122}, en términos francamente filosóficos. Esta coincidencia, tanto terminológica como en líneas de pensamiento, nos lleva a concluir que la teoría de la función cortical se encuentra apenas en una etapa fenomenológica inicial.

Pareciera que estamos tan lejos de develar el enigma del tiempo como en épocas de San Agustín, tanto desde el nivel de la máquina, como desde el de los algoritmos y las computaciones. La profundización del estudio del prosencéfalo basal y del resto de las áreas mediales del cerebro, quizá ofrezca una buena veta al respecto.

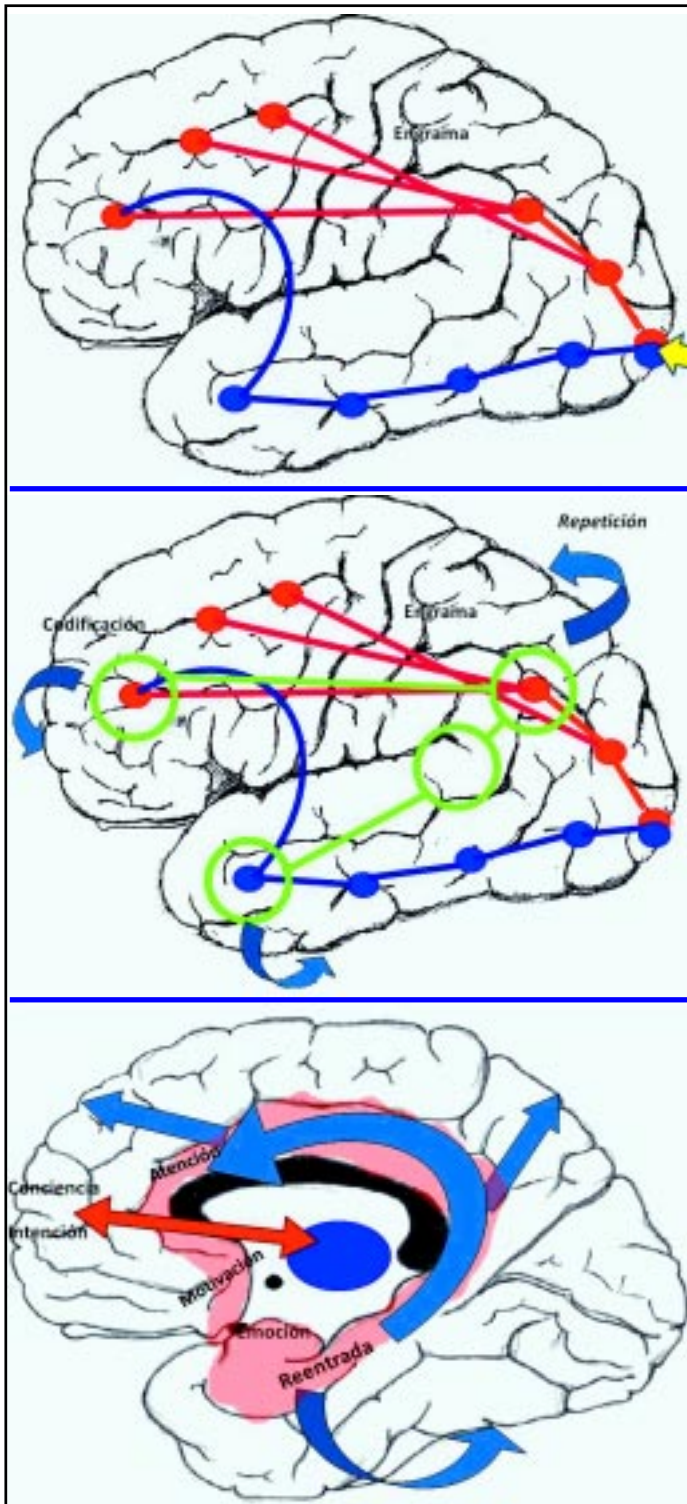


Fig. 18. Resumen gráfico de los procesos que estarían implicados en un acto de memoria.

A. *Procesamiento perceptivo.* Se da el ejemplo de un procesamiento visual extremadamente simplificado, dibujado sobre un esquema del cerebro que sirvió de base a los mapas de Brodmann. La flecha amarilla indica el comienzo del procesamiento en el área estriada. Cada punto sería una zona de la corteza que interviene en el procesamiento a medida que éste progresa. En azul, la vía dorsal del **Qué**, en rojo, la vía ventral del **Dónde**, que son procesadas en forma paralela. También hay procesamiento paralelo para el color, la forma, el movimiento y otros caracteres visuales del objeto, casi todos, por la cara basal del lóbulo temporal. Se procesan simultáneamente también otros estímulos de la escena, como aromas, sonidos, contexto espacial, etc. No se han dibujado las conexiones de cada punto con el tálamo, ni las contralaterales. Toda esta estructura formada durante la percepción, constituye un **engrama**.

B. Los círculos verdes son áreas polimodales o transmodales, desde donde se puede reproducir el engrama, lo mismo que el que está sobre el área de Wernicke, que puede hacerlo por sus conexiones con las áreas polimodales, expresándolo (memoria explícita). Esta reproducción imaginativa del engrama, es lo que se denomina reproducción **top-down** (desde las instancias más avanzadas en la escala del procesamiento). Se considera que el lóbulo frontal codifica el engrama, que, sin embargo, parece estar guardado en su **forma**, en el lóbulo temporal, desde donde se lo puede reproducir top down. Las tareas de codificación-reproducción posiblemente tengan su base orgánica en las conexiones bidireccionales fronto-temporales a través del fascículo unciforme. El circuito que forma el engrama, tiene una debilidad: se borra rápidamente. Para mantenerlo como traza de memoria, es necesaria su repetición, para **facilitarlo**. Ésta puede ser consciente o inconsciente. Para esto último, depende de las estructuras de la línea media, que terminan siendo las más altas en la escala jerárquica del procesamiento. Las flechas curvas muestran el traslado de la información polimodal a las áreas límbicas (transmodales).

C. Las estructuras que van a actuar para **fijar** (facilitar) el engrama están constituidas por el tálamo y el sistema límbico. Algunas de las funciones influyentes para la fijación del engrama están escritas sobre las zonas posiblemente más involucradas en ellas, como autoconciencia e intención, sobre el lóbulo frontal y sus conexiones talámicas. La motivación sobre la región septal, por donde pasa la vía dopaminérgica mesolímbica y mesocortical. La atención sobre el cíngulo anterior. La emoción a nivel de la amígdala. La reentrada la hemos dispuesto sobre el hipocampo, aunque es posible que éste sea sólo un componente en este proceso. La reentrada (flechas dirigidas a la neocorteza) permitiría la repetición inconsciente del engrama en estados sucesivos de conciencia, en donde entraría **asociado** a nueva información, permitiendo la detección de la novedad y el cambio, como así también el ordenamiento temporal de la experiencia.

Bibliografía

1. Jaspers K. Kant En: The great Philosophers. Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, San Diego, 1962.
2. Mondolfo R.
3. Sentis J, Pardell H, Cobo E, Canela J. Bioestadística. 3ª Ed. Masson, Barcelona, 2003.
4. Milner, B. Disorders of learning and memory after temporal lobe lesions in man. **Clin Neurosurg** 1972; 19: 421-46.
5. Penfield W, Mathieson G. Memory. Autopsy findings and comments on the role of hippocampus in experiential recall. **Arch Neurol** 31: 145- 154. **AÑO**
6. Barondes Sh, Squire LR. Time and the biology of memory. **Clin Neurosurg** 1972; 19: 381-96.
7. Byrne JH. Learning and memory: basic mechanisms. En: Squire, Bloom, McConnell, Roberts, Spitzer, Zigmond, (Eds): *Fundamental Neuroscience*. 2nd Edition. Academic press, Amsterdam, 2003.
8. O'Keefe J, Nadel L. The hippocampus as a cognitive map. Clarendon Press, Oxford, 1978.
9. San Agustín. Confesiones. Editorial Porrúa, México, 1998.
10. Aristóteles. Del sentido y lo sensible y de la memoria y el recuerdo. Aguilar Argentina SA, Buenos Aires, 1980.
11. Lindqvist G, Norlén, G. Korsakoff syndrome after operation on ruptured aneurysms of the anterior communicating artery. **Acta Psych Scand**, 1966; 42: 24-34.
12. Aquinas. Selected Philosophical Writings. Oxford University Press. Oxford, 1993.
13. Renan, E. Averroes y el averroísmo. Hiparión. Madrid, 1992.
14. Muñiz Rodríguez, V. Introducción a la Filosofía del lenguaje. Problemas ontológicos. Antropos, Barcelona, 1989.
15. Kant E. Crítica de la razón pura. Editorial Losada, Buenos Aires, 1983.
16. Kant I. Kritik der reinen Vernunft. Herausgegeben von Ingeborg Heidemann. PhilippReclam Jun. Stuttgart, 1989.
17. Reid RC. Vision. En: Squire, Bloom, McConnell, Roberts, Spitzer, Zigmond, (Eds): *Fundamental Neuroscience*. 2nd Edition. Academic press, Amsterdam, 2003.
18. Goldar J. La biología de la memoria. Salerno, Buenos Aires, 1975.
19. Damasio AR, Van Hoesen G. Pathological correlates of amnesia and the anatomical bases of memory. En: Apuzzo M (Ed.): *Surgery of the IIIrd ventricle*. Williams & Wilkins, Baltimore, 1998.
20. Luria AR. El cerebro en acción. Martínez Roca, Barcelona, 1984.
21. Young JZ. Filosofía y cerebro. Sirmio, Barcelona, 1992.
22. Jaspers K. Descartes y la filosofía. Leviatan, Buenos Aires, 1996.
23. Popper KR, Eccles JC. El Yo y su cerebro. Editorial Labor, Barcelona, 1985.
24. Ruyer R. La conciencia y el cuerpo. Paidós, Buenos aires, 1964.
25. Llinás RR. I of the vortex. From neurons to self. MIT Press, Cambridge (Mass), 2001.
26. Ross WD. The works of Aristotle translated into English. Vol II Oxford at the Clarendon Press, Oxford, 1930.
27. Einstein A, Infeld L. La física, aventura del pensamiento. Losada, Buenos Aires, 2002.
28. Piaget, J. El desarrollo de la noción de tiempo en el niño. Fondo de Cultura Económica, México, 1986.
29. Bonafina-Caraccioli MA, Harkavy-Friedman JM, Keilp J, Halperin JM. Time estimation in schizophrenia: relationship to clinical and neuropsychological variables. Congreso Latinoamericano de Neuropsicología. Montreal, Canadá, octubre 2003.
30. Nolte J. The human brain. An introduction to its functional anatomy. 5th Edition. Mosby, St. Louis, 2002.
31. Baddeley A. Human memory. Theory and practice. Psychology press, Sussex, 1997.
32. Eggers-Lan C, Juliá VE (trad): Los físicos presocráticos. Gredos, Madrid, 1994.
33. Von Bonin G. Essai sur le cortex cérébrale. Masson, Paris, 1960.
34. Citado por: Marcos GE, Díaz, ME (Eds) en: El surgimiento de la *phantasia* en la Grecia Clásica. Prometeo Libros, Buenos Aires, 2009.
35. Baron-Cohen S. The cognitive neuroscience of autism: evolutionary approaches. En: Gazzaniga MS (editor in chief) *The new Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge (Mass), 2000.
36. Leslie AM. "theory of the mind" as a mechanism of selective attention. En: Gazzaniga MS (editor in chief) *The new Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge (Mass), 2000.
37. Lyotard JF. La fenomenología. Paidós Studio. Barcelona, 1984.
38. Piaget J. Seis estudios de psicología. Ariel, Barcelona, 1988.
39. Miller EK, Cohen JD. An integrative theory of prefrontal cortex function. **Annu Rev Neurosci**, 2001; 24: 167-202.
40. Edelman GM En: Montcastle VB, Edelman GM: *The mindful brain*. MIT Press, Cambridge (Mass), 1978.
41. Von Economo C, Koskinas GM. *Die Cytoarchitectonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen*. Julius Springer, Wien, 1925.
42. Brodmann K. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde*. Johann Ambrosius Barth, Leipzig, 1909.
43. Flechsig P. Einige Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde, insbesondere des Menschen. *Archiv f. Anat u Physiol*. **Anat Abthlg** 1905; **XX** 337-443.
44. Flechsig P. Gehirn u Seele. Citado por Outes L y Funes J en: "la mielogénesis de Paul Flechsig. A López Técnicas Gráficas. Buenos Aires, 1992.
45. Geschwind N. Disconnection syndromes in animals and man. Part I and II. **Brain** 1965; 88: 237-92 y 585-644.
46. Felleman DJ, Van Essen DC. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. **Cerebral Cortex** 1991; 1: 1- 47.
47. Mesulam MM. Large scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language and memory. **Ann Neurol** 1990; 28: 597-613.
48. Mesulam MM. From sensation to cognition. **Brain** 1998; 121: 1013-52.
49. Heilman KM, Valenstein E. *Clinical Neuropsychology*. 3rd ed. Oxford University press, New York, 1993.
50. Politis D. Desarrollo de un modelo de funcionamiento del SNC. Monografía. Curso de Neuropsicología I, de la Facultad de Psicología de la UBA, 1997.
51. Wernicke K. *Der aphasische Symptomencomplex*. Eine psychologische Studie auf anatomischer Basis. Reprint. Springer, Berlin, 1974.
52. Freud S. La afasia. Ediciones nueva vision. Buenos Aires, 1973.
53. Geschwind N. The paradoxical position of Kurt Goldstein in the history of aphasia. En: Devinsky O y Schacter SC (Eds): *Norman Geschwind*. Selected publications on language, behavior and epilepsy. Butterworth- Heineman, Boston, 1997.
54. Geschwind N. A human disconnections syndrome : a preliminary report. En: Devinsky O y Schacter SC (Eds): *Norman Geschwind*. Selected publications on language, behavior and epilepsy. Butterworth- Heineman, Boston, 1997.
55. Jones EG, Powell TPS. An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. **Brain** 1970; 93: 793-820.
56. Squire LR. Mechanisms of memory. **Science** 1986; 232: 1612-19.
57. Mesulam MM. Neurocognitive networks and selective distributed processing. **Rev Neurol** 1994; 150: 564-69.
58. Livingstone M, Hubel D. Segregation from color movement and depth: anatomy physiology and perception. **Science** 1988; 240: 740-49.
59. Szentagothai J. The "module concept" in cerebral cortex architecture. **Brain Res** 1975; 95: 475-96.
60. Rakic P. Mode of cell migration to the superficial layers of fetal monkey neocortex. **J Comp Neurol** 1976; 145: 61-4.
61. Barkovich AJ, Gressens P, Evraud P. Formatio, maturation and disorders of brain neocortex. **AJNR** 1992; 13: 423-46.
62. Rakic P. Setting the stage for cognition: Genesis of the primate cerebral cortex. En: Gazzaniga MS (editor in chief) *The new Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge (Mass), 2000.
63. Bourgeois JP, Goldman-Rakic PS, Rakic P. Formation, elimination and stabilization of synapses in the primate cerebral cortex. En: Gazzaniga MS (editor in chief) *The new Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge (Mass), 2000.
64. Goldman-Rakic P. Topography of cognition. Parallel distributed networks in primate association cortex. **Am Rev Neurosci** 1988; 11: 137-56.
65. Bunge M. Teoría y realidad. Ariel, Barcelona, 1981.
66. Marr D. Vision. A computational investigation into the human representation and processing of visual information. WH Freeman & Co. New York, 1982.
67. Ackoff RL. Definiendo "sistema". En: Hrescher EG, Pensamiento sistémico. Granica, Buenos Aires, 2003.
68. Markowitsch HJ. The anatomical bases of memory. En: Gazzaniga MS (editor in chief) *The new Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge (Mass), 2000.
69. Penfield, W, Jasper H. Epilepsy and the functional anatomy of the human brain. Little, Brown & Co. Boston, 1954.
70. Williams D. Man's temporal lobe. **Brain** 1968; 91: 639-54.
71. Alexander MP, Stuss DT. Disorders of frontal lobe functioning. **Seminars in Neurol** 2000; 20: 427-37.
72. Barkley RA. Attention-deficit/hyperactivity disorder, self regula-

- tion, and time: to a more comprehensive theory. **Developmental and behavioral pediatrics** 1997; 18: 271-79.
73. Kapur N, Ellison D, Parkin A, Hunkin NM, Burrows E, Sampson SA, Morrison EA. Bilateral temporal lobe pathology with sparing of medial lobe structures: lesion profile and pattern of memory disorder. **Neuropsychologia** 1994; 32: 23-38.
 74. Markowitsch HJ, Calabrese P, Haupts M, Durwen HF, Liess J, Gehlen, W. Searching for the anatomical bases of retrograde amnesia. **J Clin Exper Neuropsych** 1993; 15: 947-67.
 75. Squire LR, Knowlton BJ. The medial temporal lobe, the hippocampus and the memory systems of the brain. En: En: Gazzaniga MS (editor in chief) *The new Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge (Mass), 2000.
 76. Ellis Aw, Young AW. *Neuropsicología cognitiva humana*. Masson, Barcelona, 1992.
 77. Fodor J. *La modularidad de la mente*. Ediciones Morata, Madrid, 1986.
 78. Riddoch MJ, Humphreys GW. BORB. Birmingham object recognition battery. Lawrence Erlbaum Ass, Publ. Hove, 1993.
 79. Torvik A. Topographic distribution and severity of brain lesions in Wernicke's encephalopathy. **Clin Neuropathol** 1987; 6: 25-9.
 80. Gabrieli JDE, Cohen NJ, Corkin S. The impaired learning of semantic knowledge following bilateral medial temporal lobe resection. **Brain and Cognition** 1988; 7: 157-77.
 81. Sanders HI, Warrington EK. Memory for remote events in amnesia patients. **Brain** 1971; 94: 661-68.
 82. Duvernoy HM. *The human hippocampus*. Springer, Berlin, Heidelberg, 1998.
 83. Shimamura AP. Relational binding theory and the role of consolidation in memory retrieval. En: Squire LR, Shacter DL (eds) *Neuropsychology of memory*. The Guilford Press, New York, 2002.
 84. Papez JW. A proposed mechanism of emotion. **Arch Neurol Psychiat** 1937; 38: 725-34.
 85. Mishkin M. Memory in monkeys severely impaired by combined but not by separated removal of amygdala and hippocampus. **Nature** 1978; 273: 297-98.
 86. Cabeza R, Kapur S, Craik FIM, McIntosh R, Houle S, Tulving E. Functional neuroanatomy of recall and recognition: a PET study of episodic memory. **J Cog Neurosci** 1997; 9: 254-65.
 87. Cabeza R, Nyberg L. *Imaging cognition II: an empirical review of 275 PET and fMRI studies*. **J Cog Neurosci** 2000; 12: 1-47.
 88. Fletcher PC, Frith CD, Grasby PM, Shallice T, Fracowiak RSJ, Dolan RJ. Brain systems for encoding and retrieval of auditory-verbal memory. An in vivo study in humans. **Brain** 1995; 118: 401-16.
 89. Rugg MD, Fletcher PC, Frith CD, Fracowiak RSJ, Dolan RJ. Differential activation of the precentral cortex in successful and unsuccessful memory retrieval. **Brain** 1996; 119: 2073-83.
 90. Buckner RL. *Neuroimaging of memory*. En: En: Gazzaniga MS (editor in chief) *The new Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge (Mass), 2000.
 91. Andreotti D. *La atención. Neurobiología y modelos*. Monografía. Fac. Psicología, UBA, 2003.
 92. Abel CG, Stein G, Galarregui M, Garreto N, Mangone C, Genovese O, Allegri RF, Sica REP. Evaluación de la cognición social y teoría de la mente en pacientes con enfermedad cerebelosa degenerativa aislada no dementes. **Arc Neuropsiquiatr** 2007; 65: (2-A): 304-12.
 93. Schmahman JD. An emerging concept: The cerebellar contribution to higher function. **Arch Neurol** 1991; 48: 1178-87.
 94. Norlén G, Olivecrona H. The treatment of aneurysms of the circle of Willis. **J Neurosurg** 1953; 10: 404-15.
 95. Fontana HJ. *El síndrome de la arteria comunicante anterior*. Tésis de Doctorado. Fac Medicina. UBA 2005.
 96. Desantis A, Laiacóna M, Barbarotto R, Basso A, Spagnoli D, Capitani E. Neuropsychological outcome of patients operated upon for an intracranial aneurysm: analysis of general prognostic factors and of the effects of the location of the aneurysm. **J Neurol Neurosurg Psychiat** 1989; 52: 1135-40.
 97. Ljunggren B, Sonesson B, Säveland H, Brandt L. Cognitive impairment and adjustment in patients without neurological deficits after aneurysmal SAH and early operation. **J Neurosurg** 1985; 62: 673-79.
 98. Ogden JA, Mee EW, Henning M. A prospective study of impairment of cognition and memory and recovery after subarachnoid hemorrhage. **Neurosurgery** 1993; 33: 572-87.
 99. Hillis AE, Anderson N, Sampath P, Rigamonti D. Cognitive impairments after surgical repair of ruptured and unruptured aneurysms. **J Neurol Neurosurg Psychiat** 2000; 69: 608-15.
 100. Tidswell P, Dias PS, Sagar HJ, Mayes AR, Battersby RDE. Cognitive outcome after aneurysm rupture: relationship to aneurysm site and perioperative complications. **Neurology** 1995; 45: 875-82.
 101. Towgood K, Ogden J, Mee E. Neurological, neuropsychological, and psychosocial outcome following treatment of unruptured intracranial aneurysms: a review and commentary. **J Intntl Neuropsychol Soc** 2004; 10: 114-34.
 102. Hütter BO, Ktschmann-Andermahr I, Gilsbach JM. Health related quality of life after subarachnoid hemorrhage: impacts of bleeding severity, computerized tomography findings, surgery, vasospasm and neurological grade. **J Neurosurg** 2001; 94: 241-51.
 103. Damasio AR, Graff-Radford NR, Eslinger PJ, Damasio H, Kassell N. Amnesia following basal forebrain lesions. **Arch Neurol** 1985; 42: 263-71.
 104. Böttger S, Prosiel M, Steiger HJ, Yassouridis A. Neurobehavioral disturbances, rehabilitation outcome and lesion site in patients after rupture and repair of anterior communicating artery aneurysms. **J Neurol Neurosurg Psychiat** 1998; 65: 93-102.
 105. García Morente M. *Lecciones preliminares de filosofía*. Losada, Buenos Aires, 1983.
 106. DeLuca J, Diamond BJ. Aneurysm of the anterior communicating artery: a review of neuroanatomical and neuropsychological sequelae. **J Clin Exp Neurol** 1995; 17: 100-21.
 107. Alexander MP, Freedman M. Amnesia after anterior communicating artery aneurysm rupture. **Neurology** 1984; 34: 752-57.
 108. Hanley JR, Davies ADM, Downes JJ, Mayes AR. Impaired recall of verbal material following rupture and repair of an anterior communicating artery aneurysm. **Cogn Neuropsychol** 1994; 11: 543-78.
 109. Parkin AJ, Leng NRC, Stenhope N, Smith AP. Memory impairment following ruptured aneurysm of the anterior communicating artery. **Brain Cogn** 1988; 7: 231-43.
 110. Irle E, Wowra BB, Kunert HJ, Hampl J, Kunze S. Memory disturbances following anterior communicating artery rupture. **Ann Neurol** 1992; 31: 473-80.
 111. Von Kramon DY, Markowitsch HJ, Schuri U. The possible contribution of the septal region to memory. **Neuropsychologia** 1993; 31: 1159-80.
 112. Freese, JL, Amaral, DG. Neuroanatomy of primate amygdala. En: Whalen PJ, Phelps EA (Eds): *The human amygdala*. The Guilford Press, New York, 2009.
 113. Gade A. Amnesia after operations on aneurysms of the anterior communicating artery. **Surg Neurol** 1982; 18: 46-9.
 114. Gade A, Mortensen EL. Temporal gradient in the remote memory impairment of amnesic patients with lesions in the basal forebrain. **Neuropsychologia** 1990; 28: 985-1001.
 115. Crosby E, Humphrey T, Lauer EW. Correlative anatomy of the nervous system. The Macmillan Co. New York, 1962.
 116. Berlyne N. Confabulation. **Brit J Psychiat** 1972; 120: 31-9.
 117. Mercer B, Wapner W, Gardner H, Benson F. A study of confabulation. **Arch Neurol** 1977; 34: 429-33.
 118. Benson DF, DDjendjian A, Miller BL, Pachana NA, Chang L, Itti L, Eng GE, Mena I. Neural basis of confabulation. **Neurology** 1996; 46: 1239-43.
 119. DeLuca J. Predicting neurobehavioral patterns following anterior communicating artery aneurysm. **Cortex** 1993; 29: 639-47.
 120. Vargas Llosa M. *Las mentiras verdaderas*. Comentario a "la señorita de Tacna". Washington, 1980. *oc. Lond Series B. Biological Sciences* 2001; 356: 1505-15.
 121. Tulving E. Episodic memory and common sense. How far apart? *Philos Trans Roy Soc Lond Series B, Biol Sci* 2001; 356: 1505-15.
 122. McKinnon MC, Svoboda E, Levine B. The frontal lobes and autobiographical memory. En: Miller BL, Cummings JL (Eds) *The human frontal lobes. Functions and disorders*. The Guilford Press, New York, 2007.

SUMMARY

At the beginning of the last century, subtle or net structural differences were founded in cortical areas, allowing the design of cortical maps that are employed until today and supported the assumption of functional differences. Little was known at that moment: Broca's and Wernicke's centers, the primary sensory and the motor areas. However, theorization began assuming "simple functions" for the centers and the higher were attributed to the association fascicles that could summate the participation of various centers to the task.

Some people believed that for the superior realizations of mind, practically all areas of the cortex were involved, advancing the idea of a functional system of cortical organs, made explicit by Luria at the midcentury. At this moment, the concept of surface area as functional unit gave place to the vertical unit of the cortical module, endorsed by the columnar structure of the cortex, the predominant vertical connectivity and the embryologic development. The new methods to follow the fibers that connect different areas of the cortex allowed detailed studies of them up the 70's, determining the division of the cortex in areas

by connectivity, that enlarged their number. As other cerebral functions, memory stores its traces in a distributed cortical space, in the format of facilitated circuits (engrams), that would involve the same areas activated during perception. Codification would mean a task of conscious association for semantics and spatial and specially, temporal contextualization for events. Consolidation of memories could mean a period of conscious or unconscious (reentry) repetition, performed by structures of the midline, diencephalon, hippocampus, amygdala and their connections, in successive conscious states (phasic). The retrieval could be performed by the highest zones in the perceptive hierarchy, that would allow the access to the engram with its associations. The functional images would confirm some of those assumptions. Terminology and thinking lines of philosophers and investigators coincide frequently, probably because the theory of cortical function is in an early phase of phenomenological interpretation.

Key words: Human memory, cerebral cortical function.