

Mecanismos cerebrales de la sustitución sensorial  
Paul Bach-y-Rita

Como es bien sabido, la aportación más espectacular de Paul ha sido sustituir la visión en personas ciegas por un arreglo de estímulos táctiles mediante una cámara que convierte los objetos del espacio visual en estímulos distribuidos en una matriz de puntos que se aplican a diversas presiones inicialmente en la espalda y luego en la lengua del invidente, aprovechando la inmensa representación de la lengua en el homúnculo sensorial. Mediante este aditamento, los ciegos son capaces de integrar información bastante compleja del espacio frente a sus ojos y de realizar labores tan demandantes para el sistema visual como ensamblar partes en una línea de producción mercantil. El asunto apasionante es decidir si estos ciegos ven. Se puede decir que ven en el sentido de que integran información del campo visual en un tipo de representación de naturaleza incierta a partir de estímulos táctiles. Los ciegos en efecto <> el espacio ante sus ojos, pero dicen que no al preguntarles si han recobrado la vista. Es decir, no ven en el sentido de la cualidad, de la qualia sensorial, no tienen sensaciones de color, forma o textura, aunque tengan percepción extra-ocular de objetos. Paul consideraba que su sistema estaba necesariamente incompleto al no lograrse algo parecido a las cualidades que nos da el sistema visual funcional e intacto y se preguntaba constantemente qué necesitaría para lograrlo. El trabajo de Paul provee de un ejemplo preciso, irrefutable y de enorme interés, de la separación entre información y qualia. Paul estaba muy consciente de que la sustitución visual por la táctil de una persona amada no proveía, por ejemplo, de los intensos aspectos emocionales y afectivos que ofrece la visión ocular. De esta manera mostró que qualia no sólo es una misteriosa cualidad, sino que implica un elemento afectivo de reconocimiento en que interviene algo estético y placentero.

Mecanismos cerebrales de la sustitución sensorial  
Paul Bach-y-Rita

## **Mecanismos Cerebrales De La Sustitución Sensorial**

**Edición en inglés: 1 enero 1979**

**Edición en español: marzo de 1979**

**Autor: Paul Bach Y Rita**

**Editorial: Trillas**

**ISBN-10: 968240746X**

**ISBN-13: 978-9682407468**

A la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional Autónoma de México, donde como visitante estadounidense tuve la oportunidad de estudiar medicina.

Particularmente, a la memoria del PROFESOR

RAÚL HERNÁNDEZ PEÓN y al

PROFESOR ALBERTO GUEVARA ROJAS, quienes con su inspiración y aliento me orientaron hacia la

neurofisiología. Y a

EILEEN, JACKIE y CAROL.

Traducción:

«Jorge Brash

Revisión técnica:

Jacobo Grinberg-Zylberbaun

Profesor e investigador de tiempo completo

de la Facultad de Psicología

Universidad Nacional Autónoma de México

Mecanismos  
cerebrales  
de la sustitución  
sensorial  
Paul Bach-y-Rita

Título de esta obra en inglés:

Brain Mechanisms in Sensory Substitution

Versión autorizada en español de la primera edición publicada en inglés por © 1972-3 Academie Press Nueva York, N. Y., EUA

Primera edición en español, marzo 1979

La presentación y disposición en conjunto de

MECANISMOS CEREBRALES DE LA SUSTITUCIÓN SENSORIAL son propiedad del editor.

Prohibida la reproducción parcial o total de esta obra, por cualquier medio o método, sin autorización por escrito del editor

Derechos reservados en lengua española conforme a la ley © 1979, Editorial Trillas, S. A.

Av. 5 de Mayo 43-105, México 1, D. F.

Miembro de la Cámara Nacional de la Industria Editorial. Reg. núm. 158

Impreso en México

#### Prólogo

¿Son necesarios los ojos para ver, o los oídos para oír? En este libro se intenta dar respuesta a estas preguntas, presentando testimonios de que los mecanismos perceptuales centrales pueden ajustarse a las percepciones sensoriales que se originan en un receptor artificial. Los instrumentos ideados y los resultados obtenidos a la fecha se han resumido ya, por lo que se describirán aquí sólo con suficiente detalle como para conformar el marco de referencia de análisis de los mecanismos cerebrales que participan en la sustitución sensorial.

Mediante un sistema de sustitución de la vista por el tacto ideado en nuestro laboratorio, la información espacial que se capta mediante una cámara de televisión controlada por el sujeto, se trasmite a la piel de éste mediante un dispositivo de estimuladores vibratorios o electrodos. Con entrenamiento, los sujetos ciegos pueden identificar o localizar correctamente en el espacio formas complejas, objetos, figuras y rostros. Asimismo, utilizan la perspectiva, el paralelaje, la constancia de tamaño e inclusive los espejismos, los efectos de acercamiento-alejamiento y las claves de profundidad. La localización subjetiva de la información que se obtiene mediante la cámara de televisión no se da en la piel; se localiza en el espacio tridimensional frente a la cámara, ya sea que la matriz de estimulación táctil se coloque en la espalda, en el abdomen, o se cambien de una a otra estas localizaciones corporales.

En este trabajo definiremos los términos "ver" y "visión" en un sentido general. Si un sujeto cuyos ojos no funcionan puede percibir información detallada en el espacio, localizarla correctamente de manera subjetiva y responder a ella en forma semejante a como lo haría una persona con visión normal, creemos que se justifica aplicar el término "visión".

Esperamos cumplir con varios objetivos en esta obra: 1) compilar selectivamente la literatura que sirva para señalar los fundamentos morfológicos, fisiológicos, psicológicos y clínicos de nuestros estudios de sustitución sensorial, relacionados con los mecanismos cerebrales subyacentes, así como con la creación de dispositivos prácticos para personas con deficiencias sensoriales; 2) analizar nuestros resultados reunidos hasta la fecha a la luz de los mecanismos cerebrales conocidos, y 3) evaluar la posibilidad de que existan mecanismos cerebrales hasta ahora desconocidos que puedan darnos claves relativas al grado de sustitución sensorial que puede obtenerse con la creación de instrumentos más finos. La demostración de dichos mecanismos puede ofrecer también indicios relacionados con los mecanismos neurales plásticos disponibles en casos de lesiones nerviosas, como las observadas en pacientes apopléticos.

A fin de cumplir con dichos objetivos, se organizó el material de la siguiente manera. En el capítulo 1 se repasan brevemente los estudios de sustitución sensorial realizados hasta la fecha. En el capítulo 2 se presenta una cantidad considerable de material referente a los mecanismos y sustratos nerviosos que intervienen en la transmisión de la entrada sensorial artificial de los sistemas subcorticales, y lo propio se hace para los mecanismos corticales en el capítulo 3. Al igual que en los demás capítulos, no se trata de compendiar exhaustivamente la literatura; sino que se hace hincapié en los estudios que creemos más relevantes para el problema de la sustitución sensorial, excluyendo otros que parecen menos importantes para este tema. En el capítulo 4 se presentan estudios básicos acerca de la percepción y el aprendizaje; muchos de los resultados que hemos obtenido con los sistemas de sustitución de visión táctil se incorporan al final del mismo. En el capítulo 5 se analizan las pruebas de la plasticidad de los mecanismos neurales, lo cual constituye esencialmente el tema central de esta obra. En el capítulo 6 se presenta material seleccionado sobre las deficiencias sensoriales en el hombre, a fin de revelar los mecanismos cerebrales, así como los factores de entrenamiento, motivación y algunos otros de tipo psicológico, importantes para la sustitución sensorial. Es evidente que algunos de los temas tratados tienen aspectos comunes y son demasiado amplios para limitarlos a un solo capítulo. Por ende, se hallarán referencias a los mecanismos perceptuales a lo largo de toda la exposición. Por otra parte, la plasticidad del sistema nervioso será tratada en diferentes contextos de diversos capítulos. Además, la proporción del material básico en relación con el de la sustitución sensorial varía de uno a otro capítulo. Las ilustraciones se han limitado a las que se circunscriben a la investigación llevada a cabo en este laboratorio, o a las del trabajo en que he participado personalmente. Por último, en el capítulo 7 se presentan algunas conclusiones concernientes a los estudios de percepción sensorial realizados hasta hoy día, así como las perspectivas de estudios en esta área.

El campo de la sustitución sensorial es muy reciente. Aun cuando el concepto de restablecer un sentido perdido mediante perceptores artificiales sea muy

antiguo, sólo hasta ahora con los avances recientes del campo de la electrónica han pasado a ser una posibilidad real los instrumentos necesarios para este fin. Por tanto, este trabajo corre el riesgo de ser superado en un tiempo muy breve, toda vez que la elaboración de sistemas de sustitución sensorial más finos permitirá resolver muchos de los problemas aquí planteados, por lo que algunas de las conclusiones podrán parecer ingenuas al lector del futuro. Sin embargo, espero que este esfuerzo sea aceptado con el espíritu que señala Bullock: "...es indispensable una sólida fundamentación en el cuerpo de conocimientos acumulados para la evolución de las ideas. Porque no tiene sentido usar las riendas de la precaución con un caballo manso, no podemos buscar nuevos senderos en un camino trillado y conocido". [Bullock, T. H. (1970). Operations analysis of nervous functions. En "The Neurosciences: Second Study Program" (F. O. Schmitt, G. C. Quarton, T. Melnechuck y G. Adelman, directores), págs. 375-383. Rockefeller Univ. Press, Nueva York.]

PAUL BACH-Y-RITA

#### Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento, por sus invaluables sugerencias y críticas en torno a este trabajo, a los doctores Cáster C. Collins, Jack Loomis, Ken Nakayama, Frank Saunders, Lawrence Scadden y Benjamín White, con quienes colaboré sobre la investigación del sistema de sustitución visual táctil en el Instituto Smith-Kettlewell. Expreso también mi enorme gratitud a los doctores Joseph Metz y Arthur Jampolsky, colegas del Instituto Smith-Kettlewell, y a los doctores John Armstrong, Arthur Benton, Donald Broadbent, Ragner Granit, Richard Gregory, Anthony Heyes, Nicholas Humphrey, Donal MacKay, James Sprague, Hans-Lucas Teuber y Patrick Wall, por sus valiosísimas indicaciones. Quedo particularmente en deuda con el doctor Forbes Norris cuyos sabios consejos me guiaron a preparar esta obra. Agradezco a los doctores Jane Hyde y Arlen Slusher su valiosa ayuda en la redacción, a Eileen Bach-y-Rita y Francés Mannard por el experto auxilio que me prestaron en la preparación de la bibliografía, y a James Brodale por sus ilustraciones, Ellen Omstein por sus servicios bibliográficos, Robert Bowen y Helen Sullivan por las fotografías, y Eleanor Lidolf y Suzanne Schafer por su entusiasta y eficiencia al mecanografiar el original.

El trabajo del que aquí se informa se realizó bajo los auspicios de los Institutos Nacionales de Salud (Research Career Award 5-K3-EY-14, 094, General Research Support Grant SO 1-PRO-5566 y Program Project Grant 5-P01-EY-00299); de la Social and Rehabilitation Service Grant 14-P-55282; de las Fundaciones Rosenberg y Max C. Fleischmann, y con numerosos donativos. Particularmente quiero expresar mi agradecimiento a la Smith-Kettlewell Eye Resercach Foundation por su ayuda y por su constante apoyo en cuanto al material y a la organización del trabajo.

Finalmente, mi más sincero agradecimiento al profesor Ottavio Pompeiano por su gentil hospitalidad durante mi estancia de un año en Pisa, Italia, donde escribí el primer borrador de esta obra.

## Índice de contenido

Prólogo	5
Agradecimientos	9
Cap. 1 - Sistemas de sustitución sensorial	13
1. Sistemas de estimulación mecánica Smith-Kettlewell,	15.
2. Sistema portátil de estimulación eléctrica Smith-Kettlewell,	19.
Cap. 2 - El sistema somestésico: información sensorial a través de la piel	25
1. La entrada: receptores cutáneos y nervios aferentes,	26.
2. Mecanismos de transmisión,	33.
3. El ascenso: sistemas de la médula espinal,	39.
4. Los relevadores: mecanismos subcorticales,	44.
5. Importancia de los mecanismos somestésicos en la sustitución sensorial,	45.
Cap. 3 - Mecanismos corticales	
1. Localización de funciones en la corteza,	56.
2. La corteza somatosensorial,	58.
3. Mecanismos corticales de la visión,	64.
4. Mecanismos motores,	73.
5. Mecanismos de asociación,	78.
6. Mecanismos corticales de la sustitución sensorial,	82.
Cap. 4 - Percepción y aprendizaje en la sustitución sensorial	89
1. Percepción,	90.
2. Aprendizaje,	95.
3. Repercusiones en la sustitución sensorial,	99.
Cap. 5 - Plasticidad	133
1. Plasticidad neural,	134.
2. Mecanismos inhibitorios y centrífugos,	139.
3. La integración,	146.
4. Repercusiones en la sustitución sensorial,	151.
Cap. 6 - Pérdida sensorial y daño cerebral en el hombre	155
1. Efectos de las lesiones cerebrales,	156.
2. Factores que intervienen en la pérdida de la visión,	164.
3. Repercusiones en la sustitución sensorial,	169.
Cap. 7 - Conclusiones	176
Bibliografía	185
Índice analítico	205

## Capítulo 1 - Sistemas de sustitución sensorial

Desde épocas inmemoriales, uno de los sueños de la humanidad ha sido poder sustituir las funciones sensoriales perdidas, en especial la vista y el oído. Tal propósito ha servido de inspiración a muchos inventores y científicos, quienes han dedicado su esfuerzo e inventiva a la creación de múltiples aparatos. En lo que se refiere a la visión, generalmente se han diseñado dispositivos para proporcionarles mayor movilidad al ciego, o bien para auxiliarlo en la lectura de textos impresos.

Existen diferentes instrumentos que sirven para que los ciegos puedan desplazarse por sí mismos y evitar obstáculos peligrosos. Además del conocido bastón y del perro lazarillo, recientemente se han logrado avances promisorios con el sistema ultrasónico de Kay (1970). El dispositivo de Kay registra la distancia a la que están situados los objetos mediante sonidos, dicho aparato se monta en unos anteojos y proporciona cierta información sobre la textura de los objetos. El valor de tales dispositivos para dar movilidad está más allá de toda duda; sin embargo, no resuelven el problema de ubicación e identificación de los objetos, ni tampoco proporcionan información óptima ni gráfica de las formas y pormenores de los objetos del mundo en que se mueve la persona.

Se han hecho innumerables intentos para habilitar a los invidentes a fin de que "visualicen" los objetos que los rodean. Muchos de los primeros intentos prometían grandes beneficios, pero la falta de recursos técnicos y materiales impidió que tuvieran éxito. Una de las razones principales por las que al principio se frenó la creación de artefactos funcionales para sustituir a la visión fue que en el campo de la electrónica no se había avanzado lo suficiente

como para proporcionar los instrumentos prácticos necesarios. Recientemente se publicó un compendio sobre los aparatos y los resultados de algunos de los primeros intentos de sustitución del sentido de la vista (Collins y Bach-y-Rita, 1972).

En los últimos años, algunos inventos han prometido mucho en cuanto a proporcionar información "visual" al ciego. En tales inventos se utiliza la piel como receptor de información óptica y, en general, tienen una matriz de fotorreceptores artificiales y la correspondiente matriz de estimuladores de la piel. Uno de los que han tenido más éxito es el dispositivo de lectura Linvill-Bliss Optacon. Con este sistema el invidente hace pasar un patrón de fotoceldas sobre las líneas de una página impresa y recibe la información por medio de un patrón de estímulo colocado sobre la yema de un dedo. Lo que produce la información táctil, son 144 puntas vibratorias de alambre, activadas por piezoelectricidad.

Mediante este sistema, algunos sujetos han sido adiestrados y han aprendido a leer a velocidades de hasta 80 palabras por minuto, aproximadamente (Linvill y Biss, 1966; Bliss, 1971). Otro sistema, inventado por Starkiewicz, Kuprianowics y Petruczenko (1971), se aplica más a la orientación espacial y consiste en presentar una imagen táctil sobre la frente del sujeto. En este aparato hay un patrón de 60 estimuladores mecánicos sobre la piel de la frente, que funcionan en combinación con una cámara portátil. En este libro no trataremos con detalle los aspectos técnicos de los aparatos de sustitución sensorial, pero las descripciones de los instrumentos pueden encontrarse en otras publicaciones (Nye y Bliss, 1970; Bliss, 1970; Collins and Bach-y-Rita, 1972).

En la última década se ha despertado un gran interés por la posibilidad de construir sistemas protéticos visuales para la implantación de un patrón de estimuladores dentro del cráneo (dentro o sobre la corteza visual). Button y Putnam (1962) implantaron dispositivos en tres sujetos invidentes, y Brindley y Lewein (1968) lo hicieron en uno. Recientemente se publicó una extensa monografía sobre este método (Sterling, Bering, Pollack y Vaughan, 1971). En capítulos posteriores trataremos algunos de los aspectos teóricos de esos estudios.

Nuestras investigaciones realizadas en los últimos ocho años se han orientado de manera fundamental a la creación de un sistema táctil para sustituir a la visión (STSV), el cual es liviano, portátil y económico y permite al invidente una mayor conciencia del mundo tridimensional en movimiento.

#### 1. SISTEMA DE ESTIMULACIÓN MECÁNICA SMITH-KETTLEWELL

Después de estudiar numerosas técnicas para estimular la piel, decidimos que los vibrotactores activados por solenoides. Permiten construir de manera más práctica un equipo conveniente para estudios de factibilidad en los ciegos. Se quería transmitir la imagen captada por una cámara de televisión (controlada por el invidente) a la epidermis del tronco.

Cada punto estimulado sobre la piel representaría una pequeña parte de la imagen captada por la cámara, de manera similar a como las fotografías de un periódico representan escenas mediante una combinación de puntos. Cuando en 1966 llegamos a disponer de un sistema funcional de 400 puntos (matriz de 20 X 20, en contacto con un área cuadrada de piel, de 25 cm por lado) [Collins, 1970], su utilidad superó nuestras expectativas y, además, obtuvimos datos psicofísicos y perceptuales de gran provecho. Los instrumentos se elaboraron (bajo la dirección de Cáster C. Collins) a partir de un sistema inmóvil de 184 kg (400 lb) construido con materiales de desecho y controlado por una

Fig. 1. Sujeto ciego usando el sistema táctil de sustitución visual. La cámara de televisión con muestreo digital, provista de una lente de acercamiento-alejamiento va montada en un trípode; su movimiento es controlado por manivelas hidráulicas. La imagen de la cámara es transformada mediante un conmutador y administrada a una matriz de estimulación táctil, bidimensional, de 400 puntos, montada sobre el respaldo de un sillón de dentista. La imagen mecánica se proyecta sobre la piel de la espalda del sujeto. Éste mueve la cámara a lo largo de la palabra "HOMES" y así puede leerla.

Fig. 2. Imagen de la representación de un rostro humano integrada por 400 puntos, según se ve en el osciloscopio que sirve de monitor. Los sujetos pueden Identificar confiablemente pautas de estímulo vibrotáctiles con este grado de complejidad. El aspecto borroso y los medios tonos de la imagen ocurren visual (y táctilmente) debido a la modulación del ruido y a la integración temporal de la velocidad de campo de 60 Hz. (En ocasiones se mejora la percepción visual de este tipo de representación digital soslayando la imagen, o bien haciéndola más borrosa.) [Reproducido con la autorización de Ncrture (London) 221, 963-964 (959).]

Fig. 3.

cámara de manivela, montada en un trípode (figs. 1-3); hubo varios modelos de instrumentos, hasta llegar al sistema de estimulación eléctrico actual (1971), portátil y liviano, el cual se describe a continuación.

Hasta la fecha se ha adiestrado o sometido a prueba a más de 80 invidentes con nuestro sistema vibratorio-mecánico de 400 puntos. De estos sujetos, a 30 se les han dado más de 40 horas de adiestramiento.

según aparece en una matriz táctil de 400 puntos. Cada punto blanco representa un estimulador vibrátil. Los vibradores que no funcionan en el caso de esta imagen producen las zonas negras. [Reproducido con autorización de New Sci. 27, 677-678 (1969).]

Generalmente, la mayor parte de las primeras horas de adiestramiento se dedican al aprendizaje de las técnicas en el manejo de las cámaras. Dicho aprendizaje abarca el control de la lente de acercamiento-alejamiento, el diafragma y el foco, así como la manera de dirigir la cámara hacia determinada zona del contorno. Gracias a que se puede mover la cámara a voluntad, de ordinario los sujetos lo usan como parte de un órgano perceptual, con lo que se aprende a localizar subjetivamente a los objetos en el espacio, en lugar de hacerlo sobre la piel.

En un principio se enseñó a los sujetos a discriminar líneas verticales, horizontales, diagonales y curvas. Más tarde aprendieron a reconocer combinaciones de líneas (círculos, cuadrados y triángulos), así como formas geométricas tridimensionales. Después de más o menos una hora de este aprendizaje, se les introdujo a un "vocabulario" de 25 objetos comunes y corrientes: teléfono, taza, silla, caballito de juguete y otros (fig. 4). Con la práctica, el tiempo de latencia previo al reconocimiento de los objetos, se redujo de entre 5 y 8 minutos a cosa de 5 o 20 segundos. De paso, los estudiantes descubrieron conceptos visuales como la perspectiva, las sombras, la deformación de la figura en función del

Fig. 4. Algunos de los objetos usados en los primeros estudios con el STSV presentados sobre una escalinata que se empleó también para entrenar a los sujetos invidentes. [Reproducido con la autorización de IEEE Trans. Man Machine Syst. 10, 54-58 (1970)].

punto de mira y el cambio evidente de tamaño, en función de la distancia.

Cuando se presentaba más de un objeto, los sujetos aprendieron a reconocerlos a partir de claves mínimas o parciales. Esta habilidad les permitió describir precisamente la disposición de 3, 4 o más objetos sobre una mesa, teniendo en cuenta la profundidad y sus correctas relaciones espaciales, aun cuando los objetos se superpusieran parcialmente en el campo visual. Por ejemplo, podían identificar un teléfono sobre la mesa, aunque solamente se viera el cordón. Este método de análisis visual y los conceptos derivados del mismo se han empleado para reconocer letras, percibir estímulos en movimiento y observar a otras personas paradas frente a la cámara. Los sujetos aprendieron a distinguir a unas personas de otras a determinar en qué lugar de la habitación se encontraban y a describir su postura, movimientos y características individuales. Los detalles interiores —como los que se ven en la fotografía de



un rostro— son particularmente difíciles de lograr. Con todo, los sujetos experimentados pueden identificar fotografías, al punto de diferenciar entre varios miembros de personal de nuestro laboratorio. Además, pueden establecer los detalles estudiando al modelo con la cámara. Frecuentemente, durante la exploración, el sujeto llega a hacer comentarios como: "es Bety, lleva el cabello suelto y no se puso los lentes; tiene la boca abierta y se pasa la mano derecha desde la parte anterior izquierda de la cara hacia la parte posterior de su cabeza"; sin embargo, este tipo de problemas suele necesitar de muchos segundos para resolverlo.

La mayoría de nuestros sujetos eran estudiantes universitarios con ceguera temprana 1 y, gracias a su gran adaptación y capacidad verbal, han sido sumamente útiles para evaluar el sistema. Sin embargo, también hemos tenido sujetos más jóvenes o más viejos, con diversas capacidades intelectuales, tanto dotados de visión como con ceguera-temprana, o bien con ceguera adquirida. Aun no encontramos diferencias considerables entre ellos, excepto que los sujetos jóvenes y con alto grado de destreza normal aprenden más rápidamente, lo cual se debe primordialmente a su mayor facilidad para aprender a manejar la cámara.

No obstante, el STSV tiene varias fallas. Es pesado y estorboso, gasta mucha energía y los sujetos no pueden interactuar con el medio, salvo moviendo la cámara. Los vibrotactores producen movimiento de la piel y ondas, similares a las que se forman en un estanque de agua cuando se deja caer una piedra en él. En condiciones normales de manejo, el estímulo debe colocarse en la espalda, puesto que cualquier otra localización de la matriz sería molesta. Los estimuladores vibrátiles creados en nuestro laboratorio no pueden espaciarse a menos de media pulgada, debido al diámetro de los solenoides, la frecuencia de vibración es de 60 Hz y no permite codificar la información de la gama del gris. Muchas de estas fallas no existen en el sistema portátil de estimulación eléctrica.

## 2. SISTEMA PORTÁTIL DE ESTIMULACIÓN ELÉCTRICA SMITH-KETTLEWELL

Nuestro primer modelo portátil de STSV tenía un ángulo de 8 X 8 estimuladores eléctricos, para colocarlos sobre el abdomen (Collins, 1971a). El sistema de estimulación consistía en una matriz de 64 discos de latón de 4 mm de diámetro recubiertos de plata y separados entre sí por una distancia de 12 mm; dos discos estaban montados sobre un plástico flexible, impregnado de plata, el cual servía como tierra y estaba aislado de los electrodos. Se producían breves impulsos eléctricos (de 20 a 100 microsegundos de duración) acoplados por un condensador y se transmitían a los estimuladores, los cuales se mantenían en contacto con el abdomen mediante un cinturón Velero. La cámara (que pesaba 454 gramos) se montaba sobre la cabeza, o bien, se colgaba sobre el hombro, como un bolso y tenía un haz óptico de fibras unido al armazón de unas gafas, mismo que transmitía la imagen a la cámara que estaba sujeta a la cintura (fig. 5). Con este sistema se

Fig. 5. Fotografía del primer modelo portátil de prótesis visual. El ciego que usa el aparato localiza un teléfono mediante la imagen electrónica impresa sobre su piel a través de un dispositivo de electrodos que estimula la imagen en el sujeto a través de una banda elástica. La lente va montada sobre una armazón de gafas, y un haz de fibras ópticas conecta la lente con la cámara de televisión. [Reproducido con la autorización de J. Biomed. Syst. 2, 3-9 (1971).]

Fig. 6. Sujeto ciego con un sistema eléctrico portátil de 16 líneas.

La cámara de televisión (que pesa 6 g, incluyendo el circuito electrónico) va montada sobre la armazón de gafas. Un pequeño haz de alambres va conectado al circuito de estimulación eléctrica (el sujeto lo lleva en la mano derecha). La matriz de 256 electrodos concéntricos de plata aparece en la mano izquierda del sujeto.

obtuvieron datos valiosos, puesto que los sujetos pudieron interactuar de manera dinámica con su medio; se les entrenó para que identificaran objetos, caminaran hacia ellos y los manejaran. El sujeto de la figura 5 levanta el auricular de un

teléfono; para hacer esto hay que ejecutar operaciones que son desconocidas para personas con ceguera temprana, tales como la interacción "mano-ojo" que tuvieron que aprender. En unos cuantos intentos, los sujetos pudieron ejecutar estas tareas con precisión, aun cuando al principio tuvieran algunos errores normales. Por ejemplo, un sujeto al que se pidió que caminara hacia

Fig. 7. Sujeto ciego que camina por un pasillo usando el sistema portátil que se mostró en la figura 6. Las pilas se colocan en los bolsillos del chaleco. El suministro de energía está montado en el lado derecho del chaleco, mientras que los circuitos de los estímulos se hallan del lado izquierdo. El sujeto tiene en la mano un tablero de control en el que están localizados los controles de ajuste del vídeo, ancho y amplitud del impulso. La matriz de estímulos se encuentra debajo de la camisa, sujeta y adherida al abdomen.

la pared negra y colocara su dedo sobre la letra "A" (de entre diversas letras simultáneamente presentadas); inicialmente caminó a la pared extendiendo su brazo a la altura de la cintura, puesto que la matriz de estímulos se colocó sobre su abdomen. A pesar de su limitado poder de resolución, con este primitivo sistema se demostró que la estimulación eléctrica puede servir para transmitir imágenes visuales y nos alentó a construir instrumentos más perfeccionados.

Más recientemente creamos un modelo STSV eléctrico portátil de 16 líneas (figs. 6 y 7) con capacidades variables de intensidad y de amplitud del impulso, con lo cual se logró que los sujetos recibieran información relativa al espectro del gris (Collins y Madey, 1971).

En este libro se tratarán los resultados con los sistemas mecánicos y eléctricos (capítulos 2, 4 y 5), pero sólo en la medida en que se relacionan con los mecanismos cerebrales. En otras publicaciones se han dado informes más completos acerca de estos resultados (Bach-y-Rita, Collins, Saunders, White y Scadden, 1969; Scadden, 1969, 1971; B. W. White, Saunders, Scadden, Bach-y-Rita y Collins, 1970; Collins and Bach-y-Rita, 1972).

## Capítulo 2 - El sistema somestésico: información sensorial a través de la piel

La mayor parte de los sistemas de sustitución sensorial, incluido el nuestro, tienen un dispositivo de estimulación cutánea como parte fundamental. Existen varias ventajas por las que conviene elegir la piel como superficie sensorial receptora de la información de un captador artificial. En primer lugar su área es extensa, está ricamente inervada y puede discriminar con precisión. Además, si se emplea la piel del tronco, el sistema táctil de sustitución sensorial no interfiere físicamente con las funciones motrices ni con otras de carácter sensorial. Por ejemplo, cuando se utilizan las yemas de los dedos, como en el sistema Linvill-Bliss Optacon, las manos no pueden emplearse en otras tareas.

La piel tiene bastantes semejanzas funcionales con la retina, en cuanto a su capacidad de transmitir información. La superficie del cuerpo tiene extensas partes relativamente planas y las superficies receptoras de la piel y la retina pueden transmitir estímulos en dos dimensiones, además de la capacidad para realizar integraciones temporales. Así pues, no hay necesidad de hacer transformaciones topológicas completas, ni de codificaciones temporales, para presentar en forma directa la información visual sobre las áreas accesibles de la piel. Hay ciertos tipos de inhibición sensorial, incluido el fenómeno de la banda de Mach y otros tipos de inhibición lateral, que originalmente se probaron para la visión; no obstante pueden demostrarse igualmente para la piel (von Békésy, 1967). Por otro lado, la piel funciona como un estereorreceptor, al menos en el siguiente sentido: hasta cierto punto, tanto los cambios de vibración como de temperatura pueden percibirse a distancia [Katz, citas traducidas por Krueger (1970)]. Por ejemplo, un ciego puede "sentir" que se le aproxima un cilindro caliente a una distancia 3 veces mayor que la que requieren los videntes (Krueger, 1970).

En nuestros experimentos más recientes con el sistema táctil para sustituir a la visión hemos encontrado otras semejanzas entre la piel y la retina, cuando

la primera se usa en tareas que de ordinario desempeña exclusivamente la retina. Se ha demostrado que la matriz receptora de la piel puede transmitir información espacial o tridimensional, de manera que el sistema nervioso central (SNC) puede analizar esta información en una forma considerada como "visual". Los ciegos con los que se experimentó pueden localizar objetos e imágenes en el espacio, aun cuando la información se reciba en una superficie de dos dimensiones.

Cuando se integra una cámara manual con el sistema táctil para sustituir a la visión, la piel del tronco se convierte en parte de un órgano exploratorio. El sujeto maneja la cámara para controlar la parte del "mundo visual" que se proyecta en su piel. Esto no difiere de la asociación del ojo con los movimientos del cuello y la superficie receptora de la retina, que incluye al órgano normal de exploración visual.

Algunas de estas capacidades de la piel pudieron haberse previsto a partir de diversos conceptos sobre percepción y sistemas sensoriales cutáneos que formularon Katz (véase Krueger, 1970) y J. J. Gibson (1966), antes de que se inventaran los sistemas de sustitución sensorial. Por ejemplo, la estimulación de un cabello se localiza subjetivamente en la punta de éste y cuando se toca un objeto con una vara o un bastón lo "sentimos" en la punta de dicho instrumento, aun cuando lo que se estimule sean los receptores de "contacto" (J. J. Gibson, 1966).

Ya se ha demostrado que la piel tiene muchas capacidades para transmitir información "visual" y no sólo "táctil"; por lo tanto, es necesario estudiar nuevamente los receptores cutáneos y sus vías aferentes con base en conceptos más amplios que los tradicionales. Por tal motivo, en las siguientes secciones (1-4) se repasará algo de la bibliografía existente acerca de los receptores cutáneos y el substrato neural que trasmite la información desde ellos hasta el cerebro.

## 1. LA ENTRADA: RECEPTORES CUTÁNEOS Y NERVIOS AFERENTES

### a) Receptores cutáneos

El adulto promedio tiene aproximadamente dos metros cuadrados de piel (R. H. Gibson, 1968a), con pelo en un 90% y el resto lisa o lampiña. Las áreas lampiñas son más sensibles que las velludas, pero ambas están ricamente inervadas con receptores y nervios sensoriales (Sinclair, 1967).

En los estudios de sustitución sensorial se han utilizado tanto las áreas lampiñas como las pilosas, según las necesidades de presentación sensorial que han tenido los distintos investigadores. Así, la máquina de lectura de Stanford Research Institute lleva la información a las terminales sumamente sensibles de los dedos, en tanto que con el método de Smith-Kettlewell Institute se emplea la parte del tronco donde la piel es menos sensible, y está más profusamente cubierta de vello. En estos y otros sistemas de sustitución sensorial, los estímulos se aplican a terminales nerviosos sensoriales por medio de vibraciones mecánicas o de impulsos eléctricos. Las propiedades de los receptores cutáneos que transmiten tal información pueden inferirse a partir de los datos conocidos sobre los diversos tipos de receptores de la piel.

Los receptores cutáneos varían en cuanto a complejidad, pues hay desde terminaciones nerviosas ramificadas hasta terminaciones de extremos ensanchados (incluidos los llamados discos de Merkel y terminaciones de Ruffini) y las terminales en forma de cápsula, como son los corpúsculos de Meissner, los bulbos terminales de Krause y los corpúsculos de Pacini. Estos tipos de receptores se encuentran distribuidos de varias formas en los dos tipos de piel. Generalmente la piel cubierta de vello tiene mayor número de terminaciones nerviosas con muchas ramificaciones y también fibras que inervan los receptores del tacto, asociados con los folículos pilosos. Por otro lado, la piel lampiña tiene abundancia de terminaciones organizadas, con terminales o cápsulas ensanchadas, además de las redes de terminales libres que se encuentran tanto en la piel lisa como en la pilosa, por toda la superficie del cuerpo (Sinclair, 1967). Dastur (1955), en un estudio de muestras dérmicas, tomados de muchas partes del cuerpo, no halló terminaciones nerviosas encapsuladas en la piel velluda del hombre. Con todo, en la piel velluda de algunas especies inferiores, Iggo (1962) identificó terminaciones sumamente organizadas, diferentes de las asociadas con los folículos pilosos. M. R. Miller, Ralston y Kasahara (1960) consideran que toda

la superficie del cuerpo está dotada de tres tipos básicos de terminaciones nerviosas que comprende a las terminaciones libres, las terminaciones ensanchadas y las terminaciones encapsuladas.

En la piel velluda hay un tipo de mecanorreceptor, inervado por fibras mielinizadas, el cual está asociado con los folículos pilosos. Aun cuando este receptor es muy sensible a la presión ejercida sobre la piel, se adapta muy rápidamente, de modo que es más sensible a los estímulos móviles vibratorios. Así, se tiene que en el hombre el umbral de detección de vibraciones aplicadas a la piel velluda es mayor que el correspondiente en la piel lampiña, en todas las frecuencias (Verrillo, 1966). No obstante, el umbral de frecuencia es parecido en los dos tipos de piel. Darian-Smith (1969) determinó las curvas de sintonización de los receptores de adaptación rápida que están asociados con los diferentes tipos de folículos pilosos. Los resultados indicaron que estos receptores pueden detectar estímulos vibratorios dentro de la banda de frecuencia que varía de 5 a 300 Hz. Además, los campos receptivos de las fibras nerviosas que inervan los receptores del tacto son discontinuos en la piel pilosa; el único efecto de la estimulación mecánica es producir una depresión superficial directa sobre un solo corpúsculo. La presión lateral o deformación de la piel circundante, prácticamente no tiene efecto en cuanto a originar descargas neuronales. Las terminaciones nerviosas ramificadas tienen una estructura sencilla que se mezcla con la de los tejidos circundantes. Estas terminaciones no son visibles mediante los procedimientos histológicos comunes, sólo pueden observarse con procedimientos neurohistológicos o histoquímicos, o mediante el microscopio electrónico. Las terminaciones libres nunca tienen la forma de filamentos axoplásmicos. Debajo de la vaina perineural, las fibras nerviosas están recubiertas por las células de Schwann; la membrana basal nunca se pierde (Cauna, 1968). Las terminaciones libres están distribuidas profusamente, tanto en las áreas lampiñas como en las pilosas; se localizan en las papilas dérmicas y en las capas más profundas del corion.

Los receptores superficiales de la piel humana están provistos de axones sensoriales que se ramifican considerablemente y, a veces, con terminales dispersas en una extensa área de la piel (Cauna, 1968; Weddell, 1941). Aparentemente las redes nerviosas cutáneas pueden transmitir sensaciones táctiles, puesto que el umbral táctil o el de la presión, apenas se reducen al extirpar los folículos pilosos [Stetson, citado por Sinclair (1967)]. Asimismo, la córnea —en la que sólo se hallan terminaciones libres— es sensible al tacto, Nafe y Wagoner, 1936; Tower, 1940).

Las terminaciones nerviosas libres pueden percibir otras sensaciones cutáneas, además del tacto. Sinclair (1967) señaló que la piel pilosa esta igualmente capacitada que la lampiña para transmitir sensaciones de dolor, calor y frío. En apariencia, las características de las sensaciones producidas por los dos tipos de piel no difieren mucho, aunque en la piel velluda de los jóvenes, las únicas terminaciones que se hallan distribuidas de manera uniforme son terminaciones libres y cestas neurales en torno a los vellos (Sinclair, 1967). Sinclair concluyó que no era indispensable que hubieran terminaciones organizadas de ningún tipo para experimentar alguna modalidad de sensación cutánea. Así, aparentemente las redes cutáneas de las terminaciones ramificadas captan la sensación de cosquilleo; este estímulo es tan débil que ninguna terminación que no esté en las capas más superficiales de la piel podrá detectarlo (Sinclair, 1967).

La distribución, sensibilidad y otras propiedades de los nervios del folículo piloso, así como las terminaciones nerviosas libres, indican que el sustrato receptor de la piel pilosa puede transmitir información a partir de una matriz artificial de receptores mediante un sistema táctil de sustitución sensorial.

Además de tener terminaciones libres, la piel lampiña está ricamente provista de los llamados receptores "especializados". El corpúsculo de Pacini es un mecanorreceptor sumamente especializado, que se encuentra predominantemente en la piel lampiña. Este tipo de receptor es sumamente sensible a la deformación mecánica producida por el movimiento de la piel, pero tiene un campo receptivo amplio y mal definido. Al parecer los nervios que llegan a los corpúsculos de

Pacini no se ramifican, a diferencia de la mayor parte de las otras fibras sensoriales. No obstante, transmiten información en "línea directa" al sistema nervioso central (Sinclair, 1967). Estos corpúsculos proporcionan poca información relativa a la localización precisa del estímulo, debido a la enorme sensibilidad que tienen al movimiento en una gran extensión de piel y es poco probable que desempeñen una función receptiva en la transmisión de la representación cutánea de un sistema táctil de sustitución sensorial.

Entre los receptores encapsulados o cutáneos organizados, se encuentran los corpúsculos de Meissner, que se asocian primordialmente con el tacto. Dichos receptores tienen campos receptivos limitados y bien definidos. En contraposición con estudios anteriores, Winkelmann (1960) informó que los corpúsculos de Meissner no existen en los labios ni en la lengua, zonas de gran agudeza táctil.

Es posible que algunas de las "terminaciones encapsuladas" sean, en realidad, fibras degeneradas o bien fibras regeneradas y transformadas. Sinclair (1967) informó que, en repetidas ocasiones se han hallado fibras degeneradas en la piel del hombre, en regiones expuestas a traumatismos, como la punta del codo. Además, hay pruebas de que las terminaciones "encapsuladas" de la conjuntiva de muchos mamíferos —incluido el hombre— no son terminaciones especializadas, sino que representan simplemente etapas de un ciclo de crecimiento y degeneración de las fibras nerviosas periféricas (Sinclair, 1967).

Se sabe que ocurren cambios en la estructura de las terminaciones nerviosas dentro de los corpúsculos organizados de la piel del hombre. Se ha demostrado que en las diferentes zonas de la superficie corporal, la forma y distribución de los órganos receptores especializados depende de la edad, e inclusive de la ocupación del sujeto. Por ejemplo, las manos de un obrero tienen menos corpúsculos de Meissner que las de un trabajador de oficina (Cauna, 1956). La labilidad de los órganos encapsulados y las alteraciones de su inervación proporcionan cierta plasticidad a la recepción cutánea de la información sensorial (Cauna, 1968).

#### b) Umbrales de la discriminación y la sensación espacial

Entre los aspectos prácticos que deben considerarse para idear un sistema táctil de sustitución sensorial están el poder de resolución del área receptora cutánea y el estímulo óptimo en cada punto de la matriz. Algunos datos de los estudios psicofísicos proporcionan información relativa a cada uno de estos factores.

Durante muchos años se consideró que el umbral de discriminación bipuntual era un factor que limitaba el desarrollo de las técnicas de estimulación táctil para la sustitución sensorial. El umbral bipuntual estático es una medida de la distancia mínima que debe haber entre dos estímulos táctiles simultáneos para que puedan diferenciarse dos sensaciones independientes. Según se ha visto, esta distancia medida con un "compás de tacto", varía desde 2.3 milímetros en la yema del dedo hasta 67 milímetros en la cara anterior del muslo. La piel de la espalda podría discriminar entre dos estímulos si estos estuviesen separados, cuando menos, 42 milímetros. Así, con los estudios del umbral bipuntual (Weinstein, 1968) se vio que ciertas áreas de la piel tienen muy poca capacidad para localizar y discriminar estímulos táctiles. El umbral bipuntual es tan grande en la piel de la espalda que supuestamente impondría una barrera insuperable a la creación de un sistema de sustitución sensorial de alto poder resolutivo, en el que se empleara estimulación multifocal sobre esta zona de la piel. No obstante, la agudeza de los sentidos del tacto y la presión excede a la medida por discriminación bipuntual estática. Las mediciones estáticas, hechas mediante el "compás de tacto", no revelan las capacidades reales de estos sentidos táctiles (Davis, 1968). En realidad, como sucede con muchas otras determinaciones psicofísicas, el umbral bipuntual estático no es un valor numérico riguroso; puede mejorarse bastante con la práctica y sufrir menoscabo por la fatiga o la distracción (Boring, 1942).

Se ha demostrado que, si se usan estimuladores mecánicos vibrátiles, la piel de la espalda puede discriminar entre dos estímulos espaciados tan sólo por 10 u 11 milímetros (Eskildsen, Morris, Collins y Bach-y-Rita, 1969). Además, se puede lograr una resolución considerablemente mayor si se presentan formas en lugar de

puntos individuales. Por ejemplo, Vierck y Jones (1969) demostraron que si se determinan juicios dimensionales relativos, la agudeza del área de la piel es diez veces mayor que la demostrada en los estudios de umbral bipuntual. De igual manera, en el sistema visual, mientras que la agudeza visual (de malla) máxima es, aproximadamente, de medio minuto de arco (Schlaer, 1937), la agudeza de Vernier es tan sólo de dos segundos de arco (Stigmar, 1970). En el último caso, el hecho de que la sensación se integre a partir de varios receptores adyacentes explica un mayor poder de resolución.

La capacidad para percibir una interrupción en la estimulación constante en varios sentidos ha sido determinada por Geldard (1968). En el caso del oído, la interrupción mínima perceptible fue del orden de 3 milisegundos; en el de la piel de 10 milisegundos y de 30 milisegundos en el ojo. Así, en relación con esta tarea, la piel se desempeña mejor que el ojo, aunque no tanto como el oído. Además, el tiempo de reacción del tacto es menor que el de la visión (Howell, 1960). Asimismo, la piel puede transmitir una frecuencia de fusión de intermitencia más alta que la retina; hasta 400 Hz, en comparación con los 100 Hz del ojo (G. D. Goff, 1959).

### c) Los nervios aferentes

Los nervios aferentes que van desde los receptores cutáneos hasta la médula espinal transmiten información de gran variedad de estímulos sensoriales. Entre ellas están los de tacto, presión, temperatura, vibración y dolor. Durante muchos años, se consideró que la percepción de cierto tipo de sensación era el producto de receptores y fibras aferentes específicos, infiriéndose la existencia de grupos especializados y dependientes de fibras nerviosas con la función de informar cada tipo de cambio ambiental. No obstante, cada vez es mayor el número de pruebas de que cuando menos ciertas fibras pueden responder a más de un tipo de estímulo. Douglas y Ritchie (1962) y Witt y Hensel (1959) demostraron que la misma fibra puede ser sensible a estímulos tanto mecánicos como térmicos. Por ejemplo, Witt y Hensel (1959) encontraron una población de fibras A, sensibles a estimulación mecánica y térmica. Se notó que las fibras individuales respondían diferencialmente, descargando a frecuencias de hasta 100 por segundo, en respuesta a la estimulación mecánica, pero que las frecuencias iban de 10 a 15 por segundo con los estímulos de frío (Hensel, 1968). Asimismo, Pfaffman (1964) demostró que los gatos y las ratas tienen fibras sensibles a más de un tipo de información gustativa. Todas estas demostraciones de respuesta multimodal tienden a invalidar la doctrina de las terminaciones nerviosas específicas, en su interpretación más estricta, si bien no hay duda de la relativa especificidad de ciertos tipos de receptores con respecto a tipos específicos de estímulos. La especificidad se ha demostrado en numerosos estudios de fibras nerviosas aferentes —es decir, del receptor— (por ejemplo, Iggo, 1966; Zotterman, 1962). Dicha especificidad debe desempeñar una función muy importante en la transmisión de información al sistema nervioso central.

Además de los mecanismos específicos de información aferente, las pautas de impulsos nerviosos en grupos de fibras nerviosas, constituyen un importante vehículo para transmitir información desde la periferia. Las fibras aferentes de la piel pueden considerarse como un grupo aislado, dentro del cual hay una variación o gradación continua de propiedades, desde las fibras grandes de umbral bajo, hasta las fibras pequeñas con umbral elevado y con poca capacidad de adaptación (Wall, 1961). Cada fibra puede, en su momento, participar en muchas funciones sensoriales y el fragmento de información que transmite puede no tener significado sensorial, a menos que se integre a la información proporcionada por el resto de fibras en acción. Así, en cierto momento, la actividad de cierta fibra puede contribuir a la experiencia de una sensación táctil y, en otro, a la de dolor, frío o calor (Nafe, 1968).

Los receptores cutáneos en sí difícilmente pueden completar el proceso de diferenciación, en función de la sensación. Si pudieran cabría esperar la existencia de células específicas para cada modalidad sensorial en el asta dorsal de la médula espinal, como lo señalaron Melzack y Wall (1962). Estas células no se han encontrado. Antes bien, las células del asta dorsal reciben pautas de impulsos producidas por una amplia gama de estímulos (Melzack y Wall, 1962).

Como lo expresó Granit (1955), "se tienen razones para creer que las sensaciones rara vez, si no es que nunca, se basan en la clave de frecuencia de una sola pauta aferente, sino que más bien lo hacen en una pauta modulada de fibras múltiples que las transforman en su trayecto a los centros receptores finales del cerebro". Al respecto, Sinclair (1967) recalcó el nutrido traslape de campos sensoriales de la periferia, lo que impide que la actividad de una sola fibra represente un acontecimiento fisiológico normal. Este autor consideró que era obvio que "...el estímulo natural más sencillo, desde un principio debe entrañar cierta pauta de actividad neural". Uno de los métodos, por los que se da esta formación de pautas, puede relacionarse con la interacción de la actividad inducida por el estímulo en ramas separadas de las mismas fibras nerviosas, interacción descrita por Adrián (1928) y más tarde manifestada por otros autores, entre los que se encuentran Lindblom y Tapper (1966).

También debe advertirse que la densidad de inervación no se relaciona necesariamente con la sensibilidad. Por ejemplo, en el ojo, la periferia de la retina es más sensible a la luz, pero tiene una densidad de inervación menor que la de las zonas más centrales. (R. H. Gibson, 1968b). En las áreas de piel atacada por la psoriasis ocurre un aumento en la densidad de inervación (Weddell, Cowan, Palmer y Ramaswamy, 1965); en estas áreas, así como en la piel normal de los mismos pacientes, hay una notable perturbación de la pauta neural, pero esto no va acompañado por cambios sensoriales perceptibles (Weddell, 1966). Ejemplo de un caso inverso lo tenemos en los estudios de Dastur sobre la lepra (1955): no pudo observarse cambio de la sensibilidad táctil sino hasta que se destruyó un gran número de fibras nerviosas. Dastur consideró que esto demostraba la existencia de un considerable "factor de seguridad" en la inervación de la piel.

## 2. MECANISMOS DE TRANSMISIÓN

Para transmitir información significativa al cerebro, el sistema de entrada somestésico debe enviar datos sobre dónde, cuánto y cuándo se aplica un estímulo a la piel. Como lo indican Mountcastle y Darian-Smith (1968), la mecanorrecepción se limita a estos tres grados de libertad. Lugar, intensidad y pauta temporal. La distribución de las áreas cutáneas y sus campos receptivos, los cuales se activan con cualquier estímulo o pauta de estímulo táctil, perciben el dónde. La intensidad de la estimulación de cada receptor es el cuánto. Con los estímulos móviles o las pautas cambiantes de entrada, la pauta temporal u orden serial de los impulsos es lo que indica el cuándo.

En esta sección consideraremos algunos de los aspectos teóricos de la transmisión de información, presentando algunas de las pruebas disponibles sobre la capacidad de los canales para transmitir información, así como algunos de los tipos de códigos disponibles en el sistema nervioso periférico.

### a) Teorías de la transmisión de la información

El campo relativamente nuevo de la teoría de la información ha aportado un lenguaje y varios conceptos aplicables al análisis de los procesos sensoriales. Con el auxilio de los modelos físicos, este campo nos proporciona un marco conceptual de referencia, dentro del cual se pueden considerar aspectos de la transmisión de información, desde los receptores periféricos hasta los mecanismos perceptuales del cerebro. Con todo, debe señalarse que para el sistema nervioso central tiene menos interés la información que su significado.

G. A. Miller (1956) intentó tender un puente para salvar la barrera de comunicación entre los teóricos de la información, por un lado, y el grupo formado por los psicólogos y los fisiólogos, por el otro. Advirtió que la medida de la información transmitida es sencillamente una medida de la correlación entrada-salida. En este sentido diferencia entre "cantidad de información" (a lo que denominó "varianza") y "cantidad de información transmitida" ("covarianza" o "correlación"). G. A. Miller (1956) demostró el uso de sus términos mediante dos círculos que se intersecan —el círculo de la izquierda representaba la varianza de la entrada—, o sea, la cantidad total de la información sensorial; el de la derecha, la varianza de la salida, es decir, la cantidad total de información eferente (motriz). La intersección o zonas de superposición de ambos círculos representaba la covarianza (es decir, la falta de correlación entre la entrada y la salida). Al aumentar la información de entrada a un observador, se

incrementará primero la transmisión de la misma, después llegará a un asintota en un nivel que representa la "capacidad del canal" del observador, o la mayor cantidad de información que puede dar sobre el estímulo, a modo de juicio absoluto. En este sentido, el término "absoluto" se refiere a una distinción entre dos posibilidades igualmente probables. Miller usó el término "bit" (el dígito binario 0 o 1) para representar la cantidad de información necesaria para hacer un juicio absoluto de "sí" o "no". Conforme aumenta el número de alternativas, aumenta también la cantidad de bits, agregándose un bit de información por cada vez que se duplican las alternativas (dos bits para cuatro opciones, tres bits para ocho, etc.).

A partir de experimentos con juicios psicofísicos absolutos, G. A. Miller (1956) calculó la capacidad máxima de transmisión de información en varios sistemas sensoriales, incluidos el somestésico y el visual. Encontró que las capacidades de canal de los diversos sistemas sensoriales eran similares, con un promedio de 2.6 bits (rango de 1.6 a 3.9 bits); es decir, que conforme se aumentó el número de categorías de estímulo o la incertidumbre de éste, la cantidad de información transmitida alcanzó esta asintota o meseta. Esto corresponde a unas seis alternativas, como número límite de valores para el estímulo, más allá de las cuales el sujeto entrará en confusión.

Los límites, más bien estrechos, que presupone la falta de precisión de nuestros juicios absolutos a propósito de las magnitudes simples, pueden ampliarse mediante discriminaciones simultáneas y sucesivas.

Hay varias maneras de lograr la ampliación de los límites de la capacidad personal de los juicios absolutos: 1. podemos hacer juicios que en lugar de ser absolutos sean relativos; 2. podemos aumentar el número de dimensiones del estímulo (dentro de un margen que va desde 6 hasta 150), y 3. podemos arreglar la tarea de tal forma que se permita hacer una sucesión (temporal) de juicios absolutos, produciendo así memoria ["...que ayuda a la discriminación" (G. A. Miller, 1956)].

El juicio absoluto y el alcance de la memoria son tipos muy diferentes de limitaciones que se imponen a nuestra capacidad para procesar información. El juicio absoluto está limitado por la cantidad de información (bits), mientras que la memoria inmediata está limitada por el número de "ítemes" o "bloques". El número de bits de información es constante para la memoria inmediata. Al parecer el alcance de la memoria inmediata casi es independiente del número de bits por bloque. El sujeto aprende a aumentar los bits por bloque. (G. A. Miller, 1956).

#### b) Capacidad de transmisión del canal

Varios autores han medido la cantidad de información que puede transmitirse por los canales nerviosos y han obtenido resultados muy diversos. Así, Werner y Mountcastle (1968) aplicaron estimulación graduada a la piel y registraron la actividad de una fibra aferente mecanorreceptora. Demostraron que la información promedio máxima de fibras de corpúsculos cutáneos "Iggo" es de 2.7 bits por segundo, en tanto que para las fibras de la palma es de 3 bits por segundo. Esto queda dentro del orden de magnitud de los cálculos de Miller con base en juicios absolutos. Bishop (1967) calculó que la frecuencia de las fibras aferentes cutáneas era de entre 5 y 10 bits por segundo.

Por otro lado, Rushton (1961) informó que la capacidad teórica era de 300 bits por segundo, según cálculos que hizo a partir de parámetros fisiológicos; con todo, no se considera que el organismo llegue a alcanzar esta capacidad. Douglas y Ritchie (1962) consideraron que, en teoría, tan sólo dos fibras (cada una de ellas sensible a toda forma de energía, aunque no en la misma medida) bastarían para proporcionar toda la información necesaria para el SNC, a fin de distinguir todas las modalidades, analizando la proporción de actividades en las dos fibras. No obstante, hasta el momento no se ha determinado la frecuencia de transferencia de información que realmente emplea una fibra nerviosa de un organismo viviente.

Hay ciertas pruebas de que los receptores periféricos constituyen el factor que limita la transmisión de la información (Mountcastle, 1961). Al menos en el sistema del lemnisco, la banda de transmisión de frecuencia de los relevadores nerviosos centrales es más amplia que la de los receptores en cuestión (Mountcastle, 1961). Además, las células corticales pueden responder a altas



frecuencias de estimulación, como lo demostraron Mountcastle (1961) en gatos, Brindley y Levin (1968) en estudios de la corteza visual del hombre. Estos últimos autores notaron que un paciente con electrodos implantados en la corteza visual informó que percibía el parpadeo de los fosfenos inducidos, aun cuando la frecuencia de estimulación fuera de varios miles de pulsos por segundo.

Se debe tener mucho cuidado al interpretar afirmaciones relativas a las capacidades del canal en cuanto a la transmisión de información. Como lo señaló Wall (1968b), en tales afirmaciones comúnmente se presupone que lo que se trasmite son acontecimientos instantáneos. Sin embargo, no es esto lo que ocurre normalmente. Lo que puede ser un acontecimiento instantáneo en realidad se analiza durante un cierto lapso que puede abarcar varios segundos (Wall, 1968b). En realidad se han registrado respuestas de células del tallo cerebral aisladas, hasta 4 segundos después de cada administración de un sólo estímulo somestésico natural (Bach-y-Rita, 1964).

#### c) Codificación de los mensajes neurales

El impulso nervioso, reflejado como un potencial de acción, sigue un comportamiento de "todo o nada", de suerte que cualquier variación del mensaje dentro de una sola neurona, se da en términos de modulación de la frecuencia y no de la modulación de amplitud. Esencialmente, un mensaje neural transmite mucho más que una serie de "clicks" o puntos. Aun cuando el contenido de un mensaje telefónico pudiese traducirse a clave Morse, el control de una serie de puntos y rayas no podría transmitir las sutilezas y matices de la voz, como son las insinuaciones, la entonación emocional y el énfasis (confróntese Rushton, 1961).

En estudios fisiológicos se ha demostrado que pueden incorporarse algunas variables a un código neural. Ciertas variables disponibles para transmitir información se buscan en las propiedades específicas de las propias unidades de receptor. Entre éstas se encuentran la especificidad del receptor a cierto tipo de estímulo, la velocidad de adaptación (es decir, la sensibilidad a un estado estable o al cambio de un estado), el tamaño del campo receptivo y su posición en el cuerpo, y la susceptibilidad umbral de la unidad. Entre las variables relativas de impulsos nerviosos de las fibras están la frecuencia de descarga o el intervalo entre impulsos. La duración total de la descarga y el espaciamiento de las ráfagas de descarga. Un grupo de fibras nerviosas ofrece otras variables:

el número de fibras activadas, la densidad relativa de fibras que descargan dentro del área y la activación sucesiva de grupos de fibras que son fundamentales para la percepción del movimiento (cfr. Bullock, 1967).

Muchos investigadores se han interesado por el estudio de los diversos procedimientos mediante los que pueden usarse estos factores para decodificar mensajes nerviosos. Según una definición el código neural, consta de un conjunto de símbolos y reglas de transformación para representar económicamente pautas de información (Uttal y Krissoff, 1968). Por ejemplo, en los nervios periféricos el estímulo externo es representado con base en la pauta de impulsos nerviosos (símbolos) conforme a una comprensión logarítmica (regla de transformación). A otros niveles sinópticos, el mismo estímulo externo puede representarse mediante un código totalmente diferente, con otros símbolos u otra regla de transformación.

Uttal y Krissoff (1968) han escrito toda una serie de códigos posibles y advierten que, "... el problema de la codificación somatosensorial es mucho más complicado y multifacético que la simple dualidad cualitativa en que generalmente se ha hecho hincapié...". La separación de las diversas modalidades en sus familias de micromodalidades se basa en tradiciones populares, históricas y acientíficas. Se considera que no se describen adecuadamente las complejidades de la cualidad subjetiva de los sentidos cutáneos, si se mencionan únicamente las categorías clásicas del tacto, el dolor, la presión, el calor y el frío y un grupo vago de "sensaciones derivadas".<sup>5</sup>

Si existe un número infinito de modalidades "... cada una dependerá de una diferente pauta espacio-temporal de actividad nerviosa; además, deberá haber cierto conjunto de reglas de transformación diferenciales que, según se espera, sucumbirán a la larga, ante un ataque más sistemático."

Los códigos nerviosos han sido clasificados por su diversidad en "digitales" y "analógicos". Aun cuando los potenciales de espiga de los axones parecen

obedecer a la ley de todo o nada, como en el código digital, la frecuencia de espigas o impulsos (o los intervalos entre éstos) puede variar de manera análoga. Típicamente, en la periferia se observa un rango continuo de intensidad de estímulo que se representa en función de un rango continuo de frecuencia de espiga. En apariencia el término "activado por impulso" sería preferible a "digital", ya que se refiere a un subsistema dentro del sistema nervioso (Elias, 1961). No obstante, el hecho de que las funciones digitales puedan tener lugar en el sistema nervioso, se comprueba porque la gente puede contar y razonar lógicamente.

Uttal y Krissoff (1968) consideran otros dos factores de la codificación neural. En primer lugar, el principio de la andanada nos sugiere la posibilidad de que varias estructuras neurales separadas especialmente, en conjunto, transmitir una frecuencia superior a la capacidad de cada estructura nerviosa por separado. En segundo lugar, la capacidad de distinguir entre dos acontecimientos-estímulo en sucesión representa un parámetro temporal. Por tanto, al emplear pautas temporales que llegan a los canales neurales espacialmente diferentes, la precisión de la localización binaural permite detectar diferencias de tiempo entre la recepción de las órdenes, de sólo unas cuantas décimas de microsegundo.

Gray (1968) considera que la superposición de los campos de percepción periférica es un factor que capacita al sistema receptor fásico para codificar información relativa a la fuerza y posición del estímulo, sin usar la dimensión temporal. Como lo señaló Darian-Smith (1969), en las vías aferentes somáticas existe una predominancia de la actividad fásica sobre la actividad tónica; dicho predominio puede beneficiar al relevo de información, contribuyendo a conservar la resolución espacial o temporal o el contraste. Según Gray (1968) es más fácil encontrar la codificación en función de la frecuencia en los sistemas tónicos que en los fásicos. Así, los sistemas fásicos cumplen la función de transmitir rápidamente información relativa a cambios en el medio. Por lo demás, deben estar libres para transmitir cada cambio sucesivo. Probablemente el almacenamiento de información no sea una función de los sistemas fásicos. A este respecto, Bishop (1967) determinó que no se gana mayor cosa al aumentar el tiempo de observación a más de 400 milisegundos; si bien la transferencia de información es baja durante los primeros 20 o 50 milisegundos, alcanza su máximo durante los primeros cientos de milisegundos.

Es evidente que los organismos pueden usar formas muy complejas para analizar y transmitir la información. Por ejemplo, Reichardt (1961) ha encontrado que ciertos escarabajos utilizan componentes de Fourier en la autocorrelación y evaluación de la información óptica. Asimismo, Pollen, Lee y Taylor (1971) tienen pruebas de que a la representación topográfica del espacio visual en el cuerpo geniculado lateral la corteza estriada la transforma en una transformada de Fourier o representación de frecuencia a un nivel tan complejo como el celular. Stevens (1961) advierte que la relación estímulo-respuesta a diversos niveles en la vía neural, puede describirse como una relación de potencial con un exponente constante en una primera aproximación y se han descrito algunas otras formas de codificación neural compleja (Perkel y Bullock, 1968, Schmitt, Quarton, Belnechuck y Adelman, 1970).

### 3. EL ASCENSO: SISTEMAS DE LA MÉDULA ESPINAL

Las fibras aferentes de los receptores cutáneos tienen sus cuerpos celulares en los ganglios de la raíz dorsal del nervio espinal y envían sus axones hacia adentro y hacia arriba de la médula espinal a lo largo de una de varias rutas. Las grandes fibras mielinizadas (de más de 6 /x de diámetro), que durante mucho tiempo se consideraron primordialmente como intermediarios de la mecanorrecepción (tacto, presión, vibración y sentido de la posición), ascienden por la columna dorsal ipsilateral. Después de hacer sinapsis en los núcleos de la columna dorsal de la médula, las neuronas de segundo orden forman el lemnisco medial. Este haz de fibras asciende hasta el tálamo (sección 4 de las estructuras subcorticales), desde donde las neuronas del tercer orden ascienden a la corteza (sección 2, capítulo 3). En contraste con el sistema de lemnisco, las fibras aferentes mielinizadas y no mielinizadas, más pequeñas, forman el cuerpo del sistema del asta dorsal, o sistema anterolateral. A este sistema,

filogenéticamente más viejo, se le ha descrito como trasmisor de la mecanorrecepción generalizada, en particular del dolor y de la temperatura. Después de la sinapsis en el asta dorsal, las células de segundo orden pueden participar en reflejos segmentales locales o en reflejos espinales distantes, o bien pueden ascender por uno de los haces espinobulbar o espinotalámicos de las columnas anteriores o laterales.

Algunas de estas estructuras y vías de la médula espinal deben cruzarse para transmitir en formación, desde una región circunscrita de la piel hasta los mecanismos perceptuales del cerebro, ya sea que la información represente un estímulo táctil natural o la entrada de un receptor artificial, como en el caso de los sistemas de sustitución sensorial. Aun cuando no se conoce qué vías, estructuras y mecanismos son los que participan fundamentalmente en la sustitución sensorial táctil, se considerará algunos factores de posible importancia.

Los estudios anatómicos y fisiológicos han revelado varias diferencias fundamentales que hay entre el sistema del lemnisco y el sistema anterolateral de las fibras ascendentes. En el desarrollo filogenético, a las columnas dorsales se les ha dado mayor importancia. En el sistema anterolateral, que consta de los tactos espinobulbar, paleoespinotalámico y neoespinotalámico, sólo en el último se aprecia un aumento filogenético. Las células nucleares de la columna dorsal que se proyectan dentro del lemnisco medial tienen campos receptivos cutáneos relativamente pequeños y están dispuestas con un alto grado de somatotopia; son específicas con respecto a la modalidad y cada una responde sólo a un tipo de estímulo (por ejemplo, al movimiento del pelo o a un ligero contacto, pero no a ambos). En contraste, las células del asta dorsal, que transmite señales al cerebro mediante las columnas anterior y lateral, son mucho menos consistentes. Como lo advierte Wall (1970b) las células de la lámina 4 del asta dorsal tienen pequeños campos receptivos y un mapa somatotópico comparable al de los núcleos de la columna dorsal, pero las células de la lámina 5 del asta dorsal tienen campos grandes, están dispuestas de manera difusa y en ellas se observa una convergencia de modalidades cruzadas.

Los dos sistemas difieren también en cuanto al control de la transmisión. Mountcastle y Darian-Smith (1968) hacen hincapié en que el sistema de la columna dorsal exhibe "seguridad sináptica" en cuanto a la acción neural en tempo rápido, en tanto que en el sistema del asta dorsal es menos seguro en este sentido. De acuerdo con esto Wall (1970a) señala que en todos los tipos de células de las láminas 4, 5 y 6 de las astas dorsales, influye enormemente toda una variedad de impulsos que descienden de la corteza y el tallo cerebral. Además, Wall (1970a) hace hincapié en la entrada uno a uno del sistema de lemnisco, aunque advierte que, especialmente en los subprimates, la transmisión puede modularse por impulsos de la corteza (Carreras, Levitt, Chambers y Liu, 1960; Jabbur y Towe, 1961) a través del tracto piramidal, así como por la actividad de la formación reticular (Hernández-Peón, Scherrer y Velasco, 1956). [En el capítulo 5, sección 2 se trata con más detalle la modulación de los efectos centrífugos (descendentes)].

Wall (1967b) describe las características del sistema lemnisco de la columna dorsal como "... las de un sistema telefónico privado y muy seguro en que la información aferente está separada en canales que son discretos, tanto para el origen espacial como para la especificidad del estímulo de las fibras aferentes." Mountcastle y Darian-Smith (1968) afirman que el sistema de lemnisco tiene las "propiedades funcionales requeridas por los aspectos discriminativos de sensibilidad somática".

En el siglo XX surgió el concepto de que la discriminación cutánea detallada depende de impulsos, llevados a la corteza mediante las columnas dorsales filogenéticamente jóvenes. Pruebas experimentales más recientes y elaboradas, así como una reevaluación del material clínico relativo a las lesiones de la columna dorsal, llevaron a Wall a impugnar este concepto clásico (Wall, 1970b). Por ejemplo, las discriminaciones de peso, textura, vibración, dos puntos y posición, pueden hacerlas animales cuyas columnas dorsales sean totalmente seccionadas. En tales animales, todas las deficiencias observables se relacionan con el movimiento y no con la sensación (Wall, 1970a). Gilman y Denny-Brown

(1966) estudiaron el comportamiento a largo plazo en monos de columna dorsal seccionada e informaron de deficiencias en las funciones motrices. Notaron que estas deficiencias "... consistían en una perturbación global de los movimientos proyectados al espacio y de las reacciones de orientación de contacto". Observaron una manifiesta recuperación de las capacidades motrices después de algunas semanas, pero las actividades del animal se interrumpían de repente y éste caía en posturas fijas de tipo catatonico. Estos periodos de inmovilidad podían inducirse vendándole los ojos al animal y podían hacerse desaparecer moviendo un objeto dentro de su campo visual. Un animal con una ablación secundaria de la corteza motriz mostró diferencias notables en cuanto a su destreza al tratar de alcanzar el alimento (lo que hacía torpemente) y al acicalarse (delicadamente). Gibson y Denny-Brown interpretaron esto en función de una perturbación de los movimientos exploratorios en el espacio superior y extrapersonal, pero no en el espacio personal. Al hacer este experimento en sentido inverso se han obtenido otras pruebas de la relación entre las columnas dorsales y el movimiento. Wall (1970a) experimentó con ratas y halló que, cuando todos los sistemas ascendentes paralelos son destruidos, pero no las columnas dorsales, estas mismas son incapaces de iniciar movimiento alguno. Más aún, cuando sólo quedan intactas las columnas dorsales, ni siquiera pueden producirse formas simples de comportamiento mediante la estimulación sensorial.

La hipótesis alternativa que ofreció Wall (1970b), asigna a las columnas dorsales una función exploratoria en lugar de un papel puramente sensorial en la discriminación. Wall divide a los estímulos en dos tipos, los que percibe pasivamente el sujeto y los que requieren de una exploración motriz activa o de un análisis secuencial para discriminarlos en forma adecuada. En el primer tipo, el propio estímulo inicial proporciona toda la información necesaria sobre un acontecimiento. Este tipo, que acaso sea raro fuera de la situación de laboratorio, se puede ejemplificar por un chasquido breve al oído o un contacto con la piel. En el segundo, probablemente mucho más común en la vida normal, el sujeto debe buscar el estímulo e investigarlo. Entre estos ejemplos estaría identificar una pintura, lo que requiere movimientos oculares, o un objeto mediante el movimiento de los dedos. Wall supone que las columnas dorsales son fundamentales para este segundo tipo de estímulo, en el que la actividad es necesaria. El papel de las columnas dorsales sería el de iniciar la exploración y conducir la información producida por ésta.

Wall (1970a) por su parte, supone que el análisis de los mensajes que llegan a las otras vías somatosensoriales está bajo el control de impulsos del sistema de lemnisco de la columna medial dorsal, inicialmente mediante un proceso de "búsqueda interna" en el sistema nervioso central. Si la información proporcionada por esta "búsqueda interna" es inadecuada para reconocer el estímulo, entonces se inicia una "búsqueda externa". Los impulsos en la columna dorsal activan a la corteza, en donde se programa el manejo de la información que llega por las otras vías somatosensoriales. En respuesta a la actividad de la columna dorsal, la corteza inicia una búsqueda y utiliza los controles descendentes de los sistemas aferentes para activar aquellos sistemas para que detecten ciertos hechos. En cuanto a la búsqueda externa, la corteza activa los sistemas motores descendentes para poner en juego movimientos; estos generan otras informaciones sensoriales que pasan a los sistemas sensoriales que habían sido establecidos por la actividad precedente de los controles descendentes. Así, el sistema de la columna dorsal filogenéticamente nuevo sirve para poder establecer el programa conforme al cual funcionan los sistemas somatosensoriales más viejos. El sistema nuevo únicamente es necesario para la sensación cuando hay necesidad de hacer un cambio de programa y de manipular las vías viejas. Aun cuando se pueden emplear las columnas dorsales para determinar la significación de cierto estímulo, sus funciones se reducirán cuando se haya logrado una percepción adecuada.

El sistema del lemnisco maneja un repertorio limitado de modalidades sensoriales, en contraste con las interneuronas del asta dorsal. Aparentemente, éstas responden a todo tipo de estimulación cutánea (Wall, 1961). La falta relativa de especificidad de las células del asta dorsal puede indicar que éstas son parte de un sistema estímulo-respuesta en el que se pasa por alto la

modalidad sensorial. Según Wall, lo más probable, es que se trate de células de "sentido común" en que la información como una modalidad es transmitida por la pauta temporal de los impulsos. (Esto puede ser similar a la respuesta de frecuencia, diferente a la estimulación térmica y mecánica de las fibras aferentes, que se trató en la sección 1).

En las interacciones que se producen dentro de la médula espinal intervienen varios mecanismos fisiológicos, entre los que se encuentran la adición de estímulos en las células con constantes de duración y la inhibición y excitación pre y postsináptica. La constante de duración de algunas células de la médula permite que su salida represente una síntesis de la actividad en la pauta de impulsos que reciben de las aferentes primarias (Fuller y Gray, 1969). Por ejemplo, McComas (1963) demostró que, en la rata, las células de segundo orden enviaban ráfagas de impulsos en respuesta a estimulación mecánica leve que producía sólo un impulso de una fibra primaria. Además, al registrar la actividad de interneuronas del asta dorsal, Wall (1961) describió respuestas al contacto leve como ráfaga de impulsos que rápidamente declinaban al nivel de reposo, aun cuando se mantuviera el estímulo. La descarga interneuronal duraba un poco más que la andanada aferente. Al aumentar la presión se prolongaba la descarga interneuronal, lo que indica que algunas fibras aferentes pequeñas llegaban a la interneurona.

Entre otros factores que influyen en la pauta de disparo o respuesta de salida de las interneuronas del asta dorsal, Melzack y Wall (1962) han considerado como factores importantes a la constante temporal del disparo excitatorio y la constante de duración de la inhibición postexcitatoria. A partir de ellas es posible predecir que cierto nivel de salida aferente producirá un efecto oscilatorio, con ráfagas de alta frecuencia de impulsos en respuesta a la fase excitatoria de la andanada aferente, alternando con periodos de silencio debidos a los mecanismos inhibitorios. Melzack y Wall observaron tales ráfagas después de una opresión localizada de la piel o de la aplicación de compuestos irritantes. Su interpretación fue que las células respondían a un rango particular de intensidad de bombardeo aferente, con una pauta sumamente específica de ráfaga de impulsos. Posiblemente tal pauta representaría el "estímulo adecuado" para producir comezón. Con una andanada aferente mayor o menor que la que produce ráfagas de impulsos, la salida de la célula sería continua (Melzack y Wall, 1962). En tal situación la "comezón" representaría una consecuencia de la anatomía y fisiología del núcleo del relevo y no de algún otro receptor periférico especializado (Wall, 1961).

Este autor (1961) sugiere que estas propiedades filtrantes de tan sutil naturaleza (en relación con la "comezón", en este ejemplo) pueden existir en otros relevadores sensoriales y determinar la naturaleza de lo que se percibe.

Se ha notado que la transformación primaria en el primer relevador sináptico puede convertir un solo impulso o una breve andanada en algo de magnitud mayor. Los últimos componentes de esta descarga secundaria pueden coincidir con la actividad subsecuente, representando un nuevo acontecimiento en la población primaria (Fuller y Gray, 1969). La combinación de interacciones inhibitorias y excitatorias resultan de una modificación de las pautas de impulsos que funcionan como relevadores a nivel central. Aunados a la "filtración" impuesta por los efectos descendentes (capítulo 5, sección 2, b) estos mecanismos tienen el efecto último de que la información que se releva a nivel central no sea invariable. La pauta de salida no necesariamente representa una adición de la pauta de entrada (Wall, 1961). Por ejemplo, en los registros tomados de las células del asta dorsal de ratas en movimiento libre, Wall, Freeman y Major (1967) han observado cambios en las relaciones entrada-salida que parecían depender del grado de actividad del animal y de la dirección de su atención. Se encontró otro variante de la pauta de salida en experimentos de sensibilización aferente. Por ejemplo, Ebbecke (1957) demostró que la estimulación de la piel con una cerda en vibración puede "sensibilizar" áreas adyacentes de la piel en tal forma que un solo contacto leve aplicado en ellas producirá una sensación de "cosquilleo".

Existen diversas formas en que la salida puede alterarse en los relevos sinápticos sucesivos. Por ejemplo, Mountcastle (1964) demostró que la mayor

parte de las células responden primordialmente al estado transitorio del estímulo y no al estado estable, según se alcanzan relevadores cada vez más centrales en el sistema aferente.

#### 4. LOS RELEVADORES: MECANISMOS SUBCORTICALES

Para transmitir cualquier información de la piel a la corteza cerebral se requiere que los datos pasen a través del tallo cerebral y el relevador en el tálamo. Las pruebas de que se dispone hasta la fecha indican que toda la información de la sensibilidad somática que llega a nivel cortical lo hace sólo vía el tálamo (Mountcastle y Poggio, 1968). La dualidad de los sistemas somestésicos ascendentes de la médula espinal (que se estudió en la sección precedente) tiene sus correlativos en el tallo cerebral y el tálamo.

Los axones de los folículos terminan en los núcleos funiculares (grácil y cuneiforme) de la médula. Dentro de estos núcleos hay unas neuronas cuyas propiedades anatómicas y fisiológicas sugieren que se trata de interneuronas (Mountcastle y Darian-Smith, 1968). Otras células parecen recibir una entrada una a una de las fibras de la médula y, al parecer, no están sujetas a influencias descendentes. Estas se proyectan frontalmente como el lemnisco medial que sigue la decusación del tallo cerebral caudal. Su proyección al tálamo contralateral es directa; no hay pruebas de que emitan colaterales a lo largo de su ascenso por el tallo cerebral (Mountcastle y Darian-Smith, 1968).

No obstante, la entrada uno a uno no es necesariamente la forma más eficiente de obtener resolución espacial. Gray (1968) indicó que el traslape de información no necesariamente hace menos precisa la localización puntual. Al notar que la población primaria debe transmitir toda la información que esté dentro de su competencia, requerida por las partes del sistema nervioso central, Gray señaló que, en cada neurona del segundo orden, la actividad está "graduada" en relación con la densidad del impulso de la entrada. A medida que se promedia la información a lo largo de un área mayor, aumentan el tamaño y la cantidad de superposiciones de los campos receptivos de segundo orden. Así, hay una asociación menos exclusiva entre una célula de segundo orden y un punto de la piel. Gray (1968) considera que la precisión de localización probablemente disminuiría si en realidad hubiera una asociación exclusiva entre una célula y un punto.

Las fibras de las células del asta dorsal que ascienden más allá de la médula espinal abarcan al sistema anterolateral, que generalmente consta de tres componentes independientes. El sistema neoespinalámico de fibras grandes se une al lemnisco medial en su paso a través del cerebro medio rostral al tálamo, donde su distribución es similar a la del sistema de la médula espinal. Los sistemas espinobulbar y paleoespinalámico, filogenéticamente más viejos, consisten en pequeñas fibras mielinizadas y "amielinizadas". En tanto que el sistema paleoespinalámico se proyecta directamente a los centros del tálamo, el sistema espinobulbar es relevado a través de la formación reticular de la médula y el cerebro medio antes de llegar al tálamo. La formación reticular del tallo cerebral se ha estudiado ampliamente en los últimos veinte años, a partir de que Moruzzi y Maggoun (1949) descubrieron su función de vigilante. Constituye una estructura compleja con muchas células de axones cortos y su estudio se complica por la extrema sensibilidad que tiene a los agentes anestésicos. Sin embargo, no se trata de una masa indiferenciada (Desmedí, 1960); numerosos estudios anatómicos han empezado a develar las complejidades de las diferencias regionales de estructura celular y conexiones (cfr. Brodal, 1957). A la verdad, ciertas funciones específicas pueden relacionarse con partes localizadas de la formación reticular. Entre las funciones generales que se atribuyen a los componentes a los que ha dado en llamarse sistema activador reticular ascendente, cabe mencionar importante función de excitar y poner en estado de alerta al organismo (Mountcastle, 1968). Al parecer, este sistema dispone a la acción, alterando o sintonizando los niveles de estabilidad de las células eferentes de la corteza y otras áreas motrices rostrales.

#### 5. IMPORTANCIA DE LOS MECANISMOS SOMESTÉSICOS EN LA SUSTITUCIÓN SENSORIAL

En las secciones precedentes se presentaron los diversos mecanismos de elección y transferencia de información de la piel a la corteza, a fin de proporcionar material básico relacionado con la transmisión y selección de

información desde una matriz de salida de receptores de sustitución sensorial, colocada sobre la superficie de la piel. Aun cuando los mecanismos específicos son, sin duda, de gran importancia para la transferencia de la información desde la piel hasta el cerebro, los conceptos más nuevos relativos a los mecanismos sensoriales de la piel, principalmente los estudiados por Sinclair (1967) y los conceptos concernientes a la trasmisión aferente y los mecanismos de selección discutidos por Wall (sección 3), son los que se han tomado en cuenta principalmente; estos revelan mecanismos plásticos que no pueden apreciarse a partir de los estudios somatosensoriales clásicos ni los informes que en los libros de texto aparecen acerca de este sistema sensorial. Estos mecanismos plásticos pueden ser de gran importancia para determinar los resultados que pueden obtenerse en las investigaciones de sustitución sensorial que se llevan a cabo en el Instituto Smith-Kettlewell y en otros institutos de investigación. En la presente sección 1 consideraremos: a) algunos de los factores neurales relativos a la percepción y trasmisión de información recibida a través de un STSV y b) algunos estudios recientes sobre las características de la estimulación eléctrica.

#### a) Factores neurales

Los resultados obtenidos con los sistemas táctiles de sustitución estudiados en el capítulo 1, y los mecanismos somestésicos considerados antes revelan que el sistema somestésico es capaz de transmitir información a partir de un receptor artificial.

La matriz receptora colocada sobre la piel se convierte, esencialmente, en un relevo de información desde el receptor artificial hasta el cerebro. En este sentido, su función puede compararse a la de los núcleos de la columna dorsal o del tálamo ventrovasal, que normalmente funcionan como estaciones de relevo del sistema somestésico. Este sistema trasmite información desde los receptores cutáneos centrales, ya sea que la información se reciba a través de estimulación táctil "normal" o mediante el mosaico de estimuladores mecánicos o eléctricos que trasmite la salida de la cámara de televisión. Indudablemente, la información se presenta parcialmente a nivel subcortical, con influencias centrífugas descendentes y con "filtración" y "encausamiento" (según se verá en el capítulo 5, sección 2, b). A continuación se envía la información a las regiones perceptuales del cerebro, probablemente a través de la corteza somestésica.

Por sus características, los receptores cutáneos permiten que la información se trasmita rápidamente, con posibilidades de aumentar la frecuencia de aquella. En comparación con la retina, hay una trasmisión más rápida desde la periferia al cerebro, debido a que no hay demora retiniana en el sistema somestésico. Esto es particularmente evidente si la matriz se administra a una región dérmica cercana al cerebro, como la frente o el cuero cabelludo. Al principio de este capítulo, en la sección 1, c, se hacen otras comparaciones entre la piel y la retina.

Aparentemente, los mecanismos de interacción del estímulo durante la estimulación de frecuencia elevada, de los que trató Wall (1961; véase en página anteriores), se relacionan con esta rápida transferencia de información. La agudeza táctil es óptima cuando se aplican estímulos mecánicos breves de manera repetida [Katz, citado por Werner y Mountcastle (1968)] y la inhibición es más grande para los estímulos de presentación rápida, que producen una cantidad mayor de "encajamiento" (capítulo 5, sección 2). La disminución de propagación lateral con aumento de frecuencia es un fenómeno universal (von Békésy, 1967). Estos factores se reflejarán en la ejecución del sistema sensorial táctil mecánico. Aunque la única frecuencia de vibración mecánica que hemos empleado ha sido de 60 Hz (para mayor sencillez y economía preferimos usar la frecuencia de la corriente), un estímulo de frecuencia más elevada produciría una mayor resolución. De hecho, en los estudios Linnell-Bliss Optacon se ha demostrado que 250 Hz es la frecuencia de estímulo más adecuada para estimular las yemas de los dedos (Rogers, 1970). La frecuencia óptima también puede reflejar el tipo de receptores cutáneos activados por la estimulación dérmica. Sin embargo, no se han determinado las características del receptor o receptores en cuestión. En estudios futuros con el STSV se emplearán frecuencias de estímulo, elegidas

según un "índice de decaimiento." Sin embargo, la frecuencia óptima de la estimulación eléctrica puede ser adecuada para los sistemas mecánicos, y con nuestros modelos recientes de STSV empleamos impulsos eléctricos (véase la sección 5, b abajo).

No hay duda de que la estimulación eléctrica activa diferentes receptores y pautas distintas de receptores que los que activan los vibradores mecánicos. La vía corta de la corriente eléctrica entre los anillos internos y externos de los electrodos concéntricos sólo puede estimular al máximo a las terminaciones nerviosas superficiales libres de que trata Cauna (1968), aunque los tiempos de reacción advertidos indican que se siguen vías rápidas (Saunders, en preparación). Por otra parte, los vibradores mecánicos producen ondas que estimulan a los receptores en sucesión (Gray, 1962) y, probablemente, también estimulan a receptores más profundos. El hecho de que el sujeto no se confunda cuando se cambia el lugar, e incluso el tipo de estímulo, constituye un indicador muy convincente de que los cambios plásticos se han dado a un nivel superior: ciertamente no es que hayan cambiado los receptores periféricos; sucede solamente que los mecanismos de la médula espinal tienen una participación primordial, toda vez que la estimulación mecánica de la espalda y la estimulación eléctrica del abdomen, obviamente suponen estructuras diferentes de la médula a diferentes niveles de la misma. Así, los resultados que hemos obtenido apoyan a la teoría de los patrones de innervación cutánea, pero indican también que son las estructuras perceptuales supramedulares superiores las que intervienen fundamentalmente en las sensaciones y percepciones subjetivas. Además, en condiciones adecuadas, éstas pueden compensar a los cambios periféricos, si estos cambios se añan a los movimientos del "órgano perceptual", controlados por el sujeto (capítulo 5, sección 3, b). Para las regiones perceptuales del cerebro es indistinta la manera como la información entra al cuerpo, siempre y cuando sea captada por un órgano perceptual y recibida por una matriz receptora que pueda dar cuenta de los pormenores de lo que se exhibe. Aparentemente, se puede adiestrar al cerebro para que maneje determinada información en la misma forma que cualquier otra que le transmitan sistemas sensoriales no afectados, siempre y cuando la matriz presente dicha información de manera confiable.

Cuando un invidente mueve la cámara a lo largo de un campo o un objeto, obtiene una imagen que se mueve a través de los receptores de su piel. Existen mecanismos similares a los de la retina (como el de inhibición lateral; véase capítulo 5, sección 2, a) para la ampliación de contornos. Nuestros datos indican que, cuando menos en principio, los sujetos ciegos tienen la información "visual" primordialmente mediante el análisis del contorno (aunque también se emplee el análisis simultáneo de la información; véase capítulo 4, sección 3) y, así, la ampliación artificial del contorno producirá un mejor desempeño. En nuestros primeros estudios, las presentaciones de contorno ampliado no mejoraron el desempeño, pero estudios inéditos recientes de Scadden han demostrado que cuando la intensidad de estímulos se aumenta ante la presentación de dibujos lineales o de formas sólidas de figuras geométricas, se obtiene una ejecución considerablemente mejor con los dibujos lineales: mejoran tanto la latencia del reconocimiento como el porcentaje de respuestas correctas.

Los sujetos que usan el STSV aprenden a tratar a la información que llega a la piel en su contexto adecuado. Así, en un momento la información que llega a la piel ha sido captada por la cámara de televisión, pero en otros se relaciona con la información cutánea usual (presión, cosquilleo, humedad, etc.). El sujeto no se confunde; cuando se rasca la espalda en la zona sobre la cual se coloca la matriz no "ve" nada. Inclusive durante la ejecución de sus tareas con el sistema sensorial, el sujeto puede percibir sensaciones puramente táctiles cuando se le pide que se concentre en ellas. Además, no es necesario reiniciar el aprendizaje cuando se cambia la matriz de un lugar de la piel a otro, puesto que la cámara está controlada por el sujeto invidente. Hay ciegos experimentados (adiestrados en el uso de la matriz mecanovibratoria sobre la espalda), que inmediatamente se adaptaron a usar la matriz generadora de estímulos eléctricos sobre el abdomen. No sólo no sufrió menoscabo la localización espacial subjetiva, a pesar de haber cambiado la matriz de estímulos de atrás hacia adelante, sino que todos



afirmaron que los contornos eran más precisos y claros con la matriz eléctrica colocada sobre el abdomen. Los vibradores producen ondas de movimiento de la piel, que se desplazan a lo largo de ésta.<sup>2</sup> Por el contrario, el efecto de la estimulación eléctrica se limita a una pequeña región comprendida entre los anillos externo e interno de los electrodos concéntricos y éste puede ser un factor que produzca imágenes nítidas. Los ciegos deben aprender cómo interpretar la información de los estimuladores de la piel en función de imágenes "visuales." El proceso de aprendizaje puede ser similar al que tiene lugar en los niños con sistemas sensoriales y motores normales (capítulo 4, sección 2, a), o en los adultos que aprenden un idioma extranjero o la clave Morse, o bien, personas sordas que aprenden a comunicarse por signos de la mano. A medida que progresa el aprendizaje, aumenta el número de procesos de extracción de la información que se hacen automáticos e inconscientes y los fenómenos de "fragmentación" de que se ocupó G. A. Miller (1956) permiten que aumente el número de bits por fragmento. Por ejemplo, un sujeto ciego que ve un conjunto de objetos en un principio debe percibir cada uno de los factores relativos, como la perspectiva de la mesa, el contorno de cada objeto, el tamaño y ubicación del mismo, y la posición relativa de las partes de cada objeto con respecto a otras. Con la experiencia, la información concerniente a estos diversos factores se reúne y evalúa de manera simultánea. Así, los conceptos de "fragmentación" pueden aplicarse al desarrollo de una mayor transferencia de información a través del sistema de sustitución sensorial. Así puede reducirse este mundo "visual", tan complejo mediante procesos selectivos, a proporciones de fácil manejo, permitiendo que la entrada sea transmitida por el sistema somestésico. Como la capacidad del canal del sistema somestésico no difiere señaladamente de la del sistema visual (G. A. Miller, 1956), es absolutamente posible que con un sistema de sustitución sensorial de alta capacidad resolutive, la tasa de transferencia de información puede ser comparable, potencialmente, a la del sistema visual normal, siempre que puedan desarrollarse los procesos de fragmentación.

Los resultados que hemos obtenido hasta ahora revelan ciertas pruebas de "procesamiento en paralelo" (capítulo 4, sección 3), expresión sinónima del término "fragmentación", al igual que la expresión "percepción simultánea". No obstante, el desarrollo de esta capacidad no podrá continuarse sino hasta que se hayan desarrollado matrices con una resolución más elevada. En el capítulo 4 se estudiarán las relaciones que tiene la resolución de la matriz con la selección de la información y la estrategia perceptual.

Los estudios con el STSV revelan que la capacidad que tiene el sistema sensorial táctil para manejar información es mayor de lo que se esperaría a partir de la experiencia común de las personas que, de ordinario, nos atenemos a nuestros sistemas sensoriales visual y auditivo. No obstante, Renshaw y Wherry (1931) echaron de ver que el dominio de la visión, como fuente de información, sobre la localización táctil no aparece sino hasta después de los doce años; desde los ocho hasta los doce años de edad, la localización cinestésica táctil de un punto que se toca es superior a su localización visual. Hace varios años, antes de que aparecieran los sistemas sensoriales táctiles, R. H. Gibson (1968a) señaló que "la naturaleza -al presente limitada- de la comunicación cutánea refleja una incapacidad de hacer uso efectivo de estas propiedades (las propiedades perceptuales del tacto) y no una limitación inherente del sentido del tacto." Esta evaluación se ha confirmado por los estudios sobre sustitución sensorial que hasta ahora se han hecho.

#### b) Estudios con estimulación eléctrica

Para presentar información visual a una zona de la piel, es obvio que el estímulo táctil debe ser indoloro. Se han usado con éxito vibrotractores mecánicos que no producen dolor en los sistemas táctiles para sustituir a la visión, incluidos el de Linnell y Bliss y el nuestro. No obstante, hay algunas ventajas prácticas en emplear estimulación eléctrica, en lugar de mecánica, incluidos la mayor economía del tamaño, el peso, los requerimientos de energía y el costo (Collins, 1970). Hay bastantes estudios que indican la eficacia que tiene la estimulación eléctrica de impulsos en cuanto a provocar una sensación no dolorosa en la piel. Por ejemplo, Gilmer (1966) usó estímulos en forma de

impulsos. R. H. Gibson (1968a) realizó en sus estudios de comunicación cutánea, un amplio estudio de la diferenciación entre el olor y el tacto con impulsos eléctricos leves, señalando que estos tienen la ventaja de estar relativamente exentos de efectos de acomodación, producidos por los estímulos eléctricos de duración más larga. Los estudios realizados en nuestro laboratorio (Collins y Saunders, 1970; Saunders y Collins, 1971; Saunders, en preparación) han continuado y ampliado estas investigaciones.

Así, en nuestro laboratorio se ha demostrado que la estimulación eléctrica es viable para los sistemas de sustitución sensorial y se han creado varios tipos de sistemas de estimulación eléctrica (por ejemplo, figs. 5-7). Se ha provocado la estimulación eléctrica indolora del sentido del tacto; para ello se han empleado impulsos breves (1-500 milisegundos) de corriente constante (0.5-10 mA), administrada mediante un acoplamiento de condensadores a los electrodos de plata coaxiales, con diámetros internos de  $\frac{1}{8}$  a 5 mm (fig. 8). La configuración coaxial limita el flujo de corriente a cierta área de la piel. En líneas generales, el flujo de corriente a través de los órganos musculares e internos queda obstaculizado; a una escala más fina, el campo concéntrico limita las interacciones entre los electrodos adyacentes, contribuyendo así a una mayor agudeza.

El uso de impulsos rectangulares administrados a frecuencias vibratorias de hasta unos cuantos cientos de Hertz, permite una proporción aproximada de 1000:1 de descanso-excitación, dando amplio margen de tiempo para que la piel se recupere entre las estimulaciones sucesivas. Este tiempo de descanso parece ser fundamental para impedir los efectos que producen dolor.

Para permitir un rango dinámico más amplio, la impedancia inicial de la piel puede reducirse al aplicar una solución humectante para llenar los poros con electrólitos o por medio del paso de corriente a través de la piel. En este último caso, el cambio de impedancia puede observarse mediante una técnica de fijación de la corriente por la que se generan impulsos de diversos niveles de corriente que se administran a un electrodo no estimulado previamente. Por la observación del impulso de voltaje requerido para producir una corriente constante se aprecia un borde de ataque relativamente acelerado —la pendiente del cual es función de la corriente incidente— y una reducción neta de la impedancia de la piel, según aumenta la corriente del impulso, como lo demuestra R. H. Gibson (1968a). La manifestación de la sensación, es decir, el sentimiento de un sólo "tap" generalmente es cercana al punto en que la pendiente negativamente acelerada se acerca a su asíntota. Esta asíntota es función de la corriente —porque— determina la pendiente, como de la amplitud del impulso, en tanto que permite el tiempo suficiente para que el borde que va creciendo llegue a su asíntota. También puede observarse que la amplitud del

Fig. 8. Bloque con varios modelos de electrodos para estimular la piel. Los tamaños van desde menos de 0.5 mm hasta 1 mm. Con todos ellos se ha obtenido una estimulación eléctrica cómoda en condiciones de prueba.

impulso no tiene efecto sobre la pendiente del borde en ascenso ni sobre la impedancia neta de la piel.

Pueden percibirse dos fuentes diferentes de incomodidad: una sensación de vibración demasiado intensa a niveles elevados de carga, correspondiente al desagrado resultante de la estimulación máxima de los receptores mediante estímulos adecuados, y una sensación como de un pinchazo caliente. Es más probable que esta última sensación dependa del voltaje, en el sentido de que es más probable que ocurra en un electrodo pequeño o de alta impedancia. La ocurrencia de la sensación puede pronosticarse examinando el voltaje requerido para producir impulsos de corriente constante de una amplitud cada vez mayor. Por debajo del umbral absoluto, el voltaje aumenta en función de la corriente, según una relación ohmica sencilla; no obstante, a cierta distancia por arriba del umbral, el voltaje aumenta en función de la raíz cuadrada de la corriente, lo que indica una disminución de la impedancia de la piel, en función de la corriente incidente; en un cierto punto, los aumentos de la corriente no producen ningún aumento correlativo de voltaje, de modo que la impedancia

disminuye en razón directa de la corriente. En este punto, o cerca del mismo, la sensación de dolor varía en intensidad conforme al voltaje y no conforme a la energía o densidad de la corriente. Si se aumenta repentinamente la corriente se produce un breve aumento de voltaje (y más dolor), seguido por una disminución, que dura segundos, hasta el estado estable del voltaje y al nivel original de dolor. Generalmente, este nivel de incomodidad se encuentra entre intensidades de 4 y 8 veces el nivel de carga del umbral, aunque si se progresa gradualmente, pueden tolerarse niveles de carga de hasta 30 veces el umbral, sin un correspondiente aumento de la molestia. La observación posterior revela que la resistencia total de la piel sigue a un nivel inferior hasta un minuto después de la estimulación intensa y que la gama dinámica ha aumentado. Lo normal es que la carga de umbral absoluta tal vez aumente del 8 al 10% después de 60 segundos de estimulación a doce veces el umbral, y que el umbral de molestia aumenta de seis veces a ocho o nueve. Al comparar diferentes observadores se aprecia que la variación de cantidad de carga requerida por cada uno para llegar al umbral no es importante. Sin embargo, los observadores difieren en cuanto a la impedancia de su piel, asociándose impedancias menores con gamas dinámicas menores. En la actualidad tratamos de encontrar variaciones de las características de la piel que puedan explicar las diferencias observadas.

A medida que se reduce el diámetro del electrodo, la amplitud del impulso requerida para lograr el umbral de sensación se hace menor. Además, la relación entre la corriente incidente y la impedancia de la piel se hace más lineal, hasta el punto en que se hacen más confiables las observaciones de las molestias y las sensaciones individuales. No obstante, la gama dinámica útil puede ser más pequeña, puesto que los electrodos de diámetro reducido tienen una impedancia mayor y, por tanto, alcanzan el voltaje crítico más pronto que los electrodos mayores. Por regla general, según se hacen más pequeños el electrodo y el diámetro del anillo de aislamiento, los observadores manifiestan que perciben una sensación más cómoda que se localiza con más precisión en la piel. Hay ciertos factores limitantes que surgen debido a que los electrodos de diámetro más pequeño son menos eficientes en cuanto a mantener un contacto aceptable con la piel del observador activo y los anillos pequeños son más vulnerables a los cortos circuitos originados por la suciedad y la transpiración; estos factores originan una pérdida de sensación en el punto de contacto del electrodo.

La estimulación eléctrica se ha administrado a diversos lugares del cuerpo. En general, las superficies ventrales son más cómodas que las del dorso para la estimulación eléctrica, mientras que las superficies palmares o plantares son incuestionablemente las menos satisfactorias. Por lo que se refiere a juicios de intensidad, los observadores son capaces de identificar correctamente un aumento o disminución del 6% de la "carga. Esta precisión es comparable a la que alcanzan el ojo y el oído.

Los estudios, antes descritos, sobre los parámetros eléctricos del estímulo y la configuración de los electrodos fueron emprendidos principalmente por Saunders (en preparación). Las observaciones nos indican que, con el diseño adecuado, la piel puede comunicar información dentro de una gama dinámica muy amplia, con discriminabilidad temporal adecuada y con la suficiente agudeza espacial para transmitir la presentación de imágenes bidimensionales complejas.

### Capítulo 3 - Mecanismos corticales

La corteza cerebral, —capa de materia gris de la superficie externa de los hemisferios cerebrales— muestra un considerable aumento de tamaño relativo con el desarrollo filogenético. El aumento se da en función del área, no del espesor; la corteza cerebral del hombre tiene innumerables pliegues y circunvoluciones, en comparación con la superficie relativamente lisa del cerebro de los subprimates. Hay evidencias anatómicas, clínicas y experimentales de la localización de funciones en las llamadas áreas sensoriales y motrices "primarias", conocidas también como "áreas de proyección", debido a sus definitivas conexiones con las estructuras subcorticales. En su totalidad, estas áreas de proyección ocupan una proporción relativamente menor de la corteza cerebral del hombre; a menudo las áreas adyacentes tienen una función

relacionada y generalmente se les agrupa bajo el término de "corteza asociativa." La mayor parte de la corteza cerebral sigue desafiando a la clasificación analítica.

Los intentos de asignar funciones específicas a determinadas áreas corticales (lo que se ha logrado ampliamente en el caso de las áreas de proyección) han llevado a numerosos investigadores a buscar la representación regional de cualidades tan elusivas como los niveles superiores de la integración, incluida la mente, el pensamiento y la inteligencia, así como los fenómenos psicofísicos, como la percepción, la atención y la memoria reciente. Por ejemplo, los lóbulos prefrontales, tienen un prominente desarrollo en el hombre y, debido a ello, tradicionalmente se ha considerado que son los que realizan las funciones intelectuales superiores.

Los conceptos clásicos de la organización y función cortical, por lo que respecta a localizaciones específicas, se han cuestionado seriamente durante muchos años. Por ejemplo, a excepción de la corteza visual primaria (en que las lesiones localizadas producen ceguera permanente en cierta parte del campo visual), una lesión cortical circunscrita no lleva a la pérdida completa y permanente de la función. No se origina comportamiento caótico a partir de lesiones de la corteza; puede haber grandes deficiencias de las capacidades sensoriales motrices, pero el comportamiento residual sigue siendo ordenado. Además, aunque las monoplejias de origen cortical son comunes, las parálisis corticales de menor grado son raras y la recuperación de ellas es rápida (Lashley, 1923).

En el presente capítulo se considerarán algunas pruebas de localización cortical de funciones sensoriales específicas y de funciones distribuidas. Con más o menos detalle se estudiarán las áreas corticales específicas relacionadas con la somestesia, la visión y los efectos motores, describiéndose ciertos aspectos funcionales de las áreas asociativas y de asociación específica, particularmente en lo que se refiere a su relación con los mecanismos corticales de sustitución sensorial.

#### 1. LOCALIZACIÓN DE FUNCIONES EN LA CORTEZA

En el siglo XIX ya se tenían pruebas (provenientes de muy diversas fuentes) de que la faja de corteza anterior al surco central, el giro precentral, estaba íntimamente relacionada con la actividad motriz. Los elegantes análisis de Hughlings Jackson [fragmentos reproducidos por Clarke y O'Malley (1968)] sobre el desarrollo progresivo de ataques epilépticos convulsivos indicaron que había una estrecha correlación entre el lugar en que inicialmente aparecía la convulsión y la localización de una lesión dentro de esta área cortical. Por ejemplo, se observó que los ataques que empezaban por un pie estaban relacionados con lesiones en la parte superior del área precentral; los que comenzaban con sacudidas de la mano o los dedos se correlacionaban con lesiones más laterales y el daño era más lateral en aquellos casos donde las sacudidas iniciables aparecían en la boca. Fritsch y Hitzig [extractos reproducidos por Clarke y O'Malley (1968)] obtuvieron resultados correspondientes en perros, a los que producían movimientos de los miembros contralaterales mediante estimulación eléctrica de la corteza, frente al surco central.

Las llamadas áreas "sensoriales primarias" de la corteza, que representan las funciones específicas de sensibilidad somática (giro postcentral), de la visión (área 17 del lóbulo occipital) y de la audición (lóbulo temporal), reciben sendas proyecciones del "núcleo de relevo" talámico correspondiente. La disposición espacial de cada área sensorial primaria constituye una reproducción ordenada del campo perceptivo periférico de la piel, la retina o la cóclea. Así pues, hay una distribución topográfica de puntos de una superficie sensorial a la superficie cortical. Por ejemplo, la información relativa a la estimulación cutánea que llega al giro postcentral, la trasmite principalmente el sistema del lemnisco medial, se releva en el complejo ventrovasal del tálamo sin pérdida de transmisión de modalidad ni somatotopía. Esta transmisión puntual es una característica de las áreas de proyección sensorial de la corteza; estas áreas deben transmitir información conductualmente importante acerca de las relaciones de los estímulos en el espacio (Lashley, 1930). Una disposición espacial general

es menos clara fuera de estas áreas específicas; hay una correlación menor o indirecta de la entrada periférica y la localización cortical.

Aún no se ha explicado bien qué relación guardan las regiones corticales de fuera de las áreas de proyección sensorial con la evaluación de la información sensorial. Por ejemplo, las respuestas a la estimulación visual pueden registrarse en muchas áreas de la corteza; (por ejemplo, vea la sección 5, más adelante). Se ha informado de respuestas visuales que aparecen antes en la corteza somestésica que en la corteza visual específica (Kreindler, Crighel, Stoica y Sotirescu, 1963). De la misma manera, las respuestas a la estimulación de la piel pueden registrarse en regiones muy diversas de la corteza, incluida la corteza somato sensorial "específica", las áreas de asociación e inclusive la corteza visual (Murata, Cramer y Bach-y-Rita, 1965).

Obviamente, para la mediación específica de las funciones corticales se requieren ciertos mecanismos, además de la localización. Aun cuando algunos de estos mecanismos se estudian en otras secciones, aquí nos ocuparemos brevemente de dos de ellos.

En primer lugar, hay muchas actividades cuyo desempeño requiere tanto de una pauta específica como de una facilitación general o aumento del nivel dinámico. Lashley (1950) consideró que la ejecución depende de dos variables de la actividad nerviosa: a) el mecanismo de reacción que, ya sea de actividad instintiva o aprendida, se relaciona con una pauta definida de neuronas integradas cuyo umbral de excitabilidad es variable y b) la disponibilidad de tal pauta neuronal, y la facilidad con que puede activársela, depende de efectos facilitatorios, menos específicos. Aparentemente, esta teoría de acción o facilitación masiva (Lashley, 1950) se correlacionaba con la de la dualidad funcional del tálamo, se considera a los núcleos de relevos sensoriales como elementos necesarios para señalar información detallada, en tanto que se ha adscrito una función "energizante" al sistema talámico cortical generalizado (Mountcastle y Poggio, 1968); sin embargo, Wall (1970b) ha presentado pruebas de que el sistema extrallemniscal desempeña una función más amplia (capítulo 2, sección 3). La formación reticular del tallo cerebral y, particularmente, los componentes funcionales agrupados como el sistema activador reticular, también deben desempeñar una importante función en la facilitación (capítulo 2, sección 4 y capítulo 5, sección 2, ó).

Por otro lado, la organización de la corteza en seis capas celulares es tal que las principales relaciones sinópticas se dan en el plano vertical. En los trabajos de Mountcastle, Poggio (1968) se encuentra un análisis pormenorizado de los tipos de células y de las capas, así como de los tipos de conexiones sinópticas disponibles; al presente únicamente advertiremos que la disposición de las células en columnas verticales abre extensas posibilidades para las interacciones excitatorias e inhibitorias, algunas de las cuales se tratarán en el capítulo 5.

## 2. LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL

El área somatosensorial primaria del giro postcentral, o de la corteza posrolándica, es la corteza sensorial "clásica", conocida también como área somática I (S I). Durante mucho tiempo se ha pensado que las lesiones de esta área están relacionadas con cambios de las sensaciones somáticas en el hombre, mientras que mediante la estimulación eléctrica se producen sensaciones o parestesias en pacientes conscientes, las cuales guardan una correspondencia topográfica del lugar del estímulo cortical y la superficie corporal contralateral (Penfield y Jasper, 1954). Esta es una de las diversas áreas de la corteza organizadas somatotópicamente. Blomquist y Lorenzini (1965) dan la definición de tales áreas; Towe (1968) describe otra área que presenta una configuración parcialmente somatotópica. No obstante, en esta sección consideramos las principales áreas; las denominadas áreas somáticas I y II, la última de las cuales se localiza en la corteza parietal adyacente al área auditiva secundaria.

En la S I los campos receptivos excitatorios están restringidos en cuanto a tamaño; la modalidad se conserva. En la corteza somatosensorial contralateral pueden registrarse respuestas a la estimulación mecánica de cualquier parte del cuerpo (Larssen y Prevec, 1970). No obstante, es importante recalcar que, como

en el caso de la distribución topográfica del núcleo de relevo talámico, la representación del cuerpo no está en relación estricta con el tamaño de la superficie corporal; por ejemplo, los dedos y labios tienen un área cortical proporcionalmente mayor que la piel del tronco o de la espalda. La principal proyección aferente a esta área proviene del sistema del lemnisco de la médula, vía el tálamo ventrobasal. La relación íntima de la S I con el tálamo ventrobasal se evidencia por la manifestación de degeneración retrógrada en este núcleo talámico, como consecuencia a lesiones de la corteza somatosensorial primaria.

Las propiedades funcionales de las neuronas del giro post-central, que reciben la entrada del sistema del lemnisco, son estáticas con respecto al lugar y a la modalidad; la información relativa a estos factores no se modifica por alteraciones del nivel de excitabilidad del cerebro anterior; ni por sistemas convergentes ni por los agentes anestésicos (Mountcastle y Darian-Smith, 1968). Dependiendo del grado de estabilidad (o seguridad) de los eslabones sinápticos entre las fibras aferentes periféricas y las neuronas centrales, las neuronas post-centrales tienen propiedades influye el nivel de actividad del cerebro anterior, la convergencia y la anestesia.

En el área somestésica S I se ha estudiado ampliamente la organización vertical, que parece un factor común de la neocorteza en general (Mountcastle y Darian-Smith, 1968). Werner y Whitsel (1968) estudiaron células que tenían una submodalidad constante y un tamaño de campo receptivo sin convergencia; éstas representan el sistema lemniscal de la médula. Advirtieron que, en los primates, cada columna celular toma parte in toto, salvo por un área corporal, a la representación del cuerpo. El mapa cortical es bidimensional; el cuerpo tridimensional se convierte en la imagen de un plano bidimensional (Werner y Whitsel, 1968). Powell y Mountcastle (1959) estudiaron respuestas de neuronas en el giro post-central del mono mediante microelectrodos que penetraban la corteza, tanto vertical como tangencialmente. La respuesta inicial de cada neurona encontrada en una sola penetración vertical fue similar; cada neurona respondió a la misma modalidad de estímulos aplicados a un campo receptivo periférico comparable. Hubo una clara demarcación de modalidad entre las diferentes columnas verticales. Mountcastle y Powell (1959) han presentado pruebas de que la activación de neuronas en una columna vertical puede producir la inhibición de las de las columnas adyacentes. En el capítulo 5 sección 2, a, el lector puede encontrar algo más sobre este tipo de inhibición aferente.

Si se comparan la S I y la S II se podrá ver una organización columnar parecida en cada una (Carreras y Levitt, 1959). No obstante, hay ciertas diferencias fundamentales entre las dos. Así, la representación menor y menos detallada de la superficie corporal contralateral es menor y menos detallada; lo mismo sucede con la representación de la superficie corporal ipsilateral en S II (en S I no se advierten respuestas ipsolaterales). Si bien existe una gran población de células "lemniscas" con campos receptivos cutáneos contralaterales pequeños, no hay pruebas de que en S II haya células que respondan a cambios de posición y movimiento de las articulaciones. Además, aunque en cada área puede observarse inhibición aferente, las células de S II no evidencian "seguridad" sináptica y, por tanto, tampoco la señalización rápida y precisa de información que caracteriza a S I. La S II delimita el área auditiva II; en la región de traslapamiento existe una interacción entre los estímulos somáticos y los auditivos. Esta área de transición abarca una amplia población de células con campos receptivos bilaterales más amplios; muchos responden sólo a estímulos nocivos y, en otros aspectos, se parecen a las neuronas del sistema espinal anterolateral, y no al de las columnas dorsales (Mountcastle, 1961).

Hay otras diferencias entre S I y S II en cuanto a su estructura celular. Por ejemplo, Jones y Powell (1968) describieron nutridas conexiones de S I con el área 5 (que es adyacente e inmediatamente posterior a S I), pero ninguna de S II con el área 5. Además, sólo S II recibe fibras del tálamo posterior (Mehler, 1966). Asimismo, la organización de las conexiones de la corteza asociativa es específica para S I, pero difusa en el caso de S II. Jones y Powell también describieron proyecciones pequeñas pero constantes entre S I y S II, por un lado, y el área 6 (premotriz), por el otro, además de una nutrida proyección del

área 5 al área 6; estos autores sugieren que el área 6 puede ser "polisensorial".

Cuando se avanza rostralmente, a partir de la corteza sensorial clásica, S I (incluyendo las áreas "motoras" se observa que se van modificando las características de las neuronas corticales que responden a estímulos somestésicos y sus campos receptivos son mayores (Buser e Imbert, 1961). También se aprecian cambios con respecto a la lateralidad de la representación de la superficie corporal. En los gatos, los estudios morfológicos de Jones y Powell (1968) indican que las proyecciones somestésicas a la corteza ipsilateral se limitan a un pequeño número de áreas corticales adyacentes a las áreas contralaterales de proyección sensorial. Como se advirtió anteriormente, entre estas se encuentran las partes de S II. A fe que Teuber (1965b) notó la aparición de ciertos defectos sensoriales ipsilaterales a consecuencia de ciertas lesiones corticales en el hombre. Existen algunas pruebas de que los dos hemisferios no tienen la misma potencia, en cuanto a su capacidad de procesar información sensorial proveniente de la superficie corporal insilateral. Con base en la distribución y amplitud de los componentes tempranos de potenciales somatosensorialmente producidos en seres humanos, W. R. Goff, Rosner y Allison (1962) sacaron en conclusión de que el hemisferio izquierdo ejerce cierto "predominio", con respecto a la función bilateral de sensación y movimiento. Hay ciertas características por las que puede distinguirse entre las regiones corticales que reciben información del sistema lemniscal y aque-

Fig. 9. Pautas de respuesta similares de una neurona de la corteza visual que responde a pinchazos dados a las cuatro patas de un gato no anestesiado. Los histogramas ilustran los promedios de espiga cada 50 mseg de 47 a 58 respuestas graficadas en función del tiempo medido en segundo, n = número de respuestas tratadas a fin de calcular la latencia promedio; x = valor promedio de las latencias. [Reproducido con la autorización de J. Neurophysiol. 28, 1223-1239 (1965).]

llas cuyas fibras aferentes llegan por la vía del sistema anterolateral. Por ejemplo, Albe-Fessard (1964) hace notar que este último puede dar respuestas máximas a estímulos cutáneos después de que se disecan las columnas dorsales y estas respuestas se reducen selectivamente mediante ciertos anestésicos (halotane, barbitúricos, ether y óxido nitroso) que no tienen efecto en el sistema lemniscal a nivel del tálamo. Las respuestas anterolaterales también se incrementan con cloralosa e hidroxidione (capítulo 5, sección 1).

Las respuestas a la estimulación cutánea y auditiva se han estudiado en la corteza visual del gato (Murata y cois., 1965). Hemos hallado que, estimulando con pinchazos las patas, pueden producirse respuestas en una sola neurona cortical (fig. 9) que no se hacen habituales al repetir la estimulación (fig. 10). Las columnas dorsales no transmitieron la entrada cutánea, según se vio en su persistencia después de seccionar bilateralmente los funículos posteriores. En la figura 11 se presentan respuestas típicas de una neurona cortical visual a los pinchazos de las plantas de cada pata, junto con histogramas de la frecuencia de espiga en función del tiempo; cada histograma representa la media de más de 10 ensayos. Los registros se hicieron después de seccionar, a nivel del tórax medio, ambas columnas dorsales y los tractos anterolaterales ipsilaterales a la neurona cortical estudiada. No se encontraron diferencias significativas de latencia entre las patas delanteras, como tampoco entre

Fig. 10. Respuestas de una neurona de la corteza visual a un pinchazo dado a la pata trasera ipsilateral. A: 10 ensayos consecutivos; B: ensayos 101 a 110. Los histogramas representan promedios de espiga (n = 10 o más) de cada 50 mseg (ordenada) antes y después de los estímulos, sobre el tiempo expresado en segundos (abscisa). Las flechas indican tiempo de estímulo. [Adaptado con autorización de J. Neurophysiol. 28, 1223-1239 (1965).]

Pata delantera contralateral Pata trasera contralateral

Fig. 11. Comparación de las respuestas de una neurona de la corteza visual a pinchazos administrados a las cuatro patas después de seccionar ambos funículos dorsales y el tracto anterolateral ipsilateral respecto del sitio registrado, a nivel del sexto segmento torácico, e histogramas de los promedios de espiga para cada 50 mseg de más de diez ensayos graficados con arreglo al tiempo (expresado en segundos).  $n$  = número de respuestas tratado para calcular la latencia promedio,  $\bar{x}$  = valor promedio de la latencia. [Reproducido con la autorización de J. Neurophysiol. 28, 1223-1239 (1965).]

las traseras, ni entre la pata delantera y pata trasera del mismo lado. La convergencia que se observó en los impulsos de ambos lados del cuerpo constituye un indicio más de que los impulsos activados por estos estímulos cutáneos nocivos fueron transmitidos por sistemas medulares no dorsales. La mayoría de las neuronas responsivas a los pinchazos también lo fueron a los estímulos auditivos, aun cuando las latencias a éstos fueron más cortas que para cualquier otra modalidad sensorial.

Towe (1968) clasificó en dos tipos a las células corticales responsivas a los estímulos cutáneos. Los campos receptores localizados caracterizan a sus células "s"; la mayor parte de las células sensibles al tacto son de este tipo. Por el contrario, las células "m" tienen campos receptivos mayores, respondiendo a estimulación de dos o más patas; la mayoría de las neuronas sensibles pilosas están dentro de esta categoría. Towe notó que las neuronas del tracto piramidal eran primordialmente células "m" que respondían a la estimulación eléctrica de todos los apéndices y que frecuentemente, sus campos receptivos "naturales" abarcaban toda la superficie de la piel. Las células corticales visuales convergentes que estudiamos nosotros (Murata y cois., 1965) parecían pertenecer a la clase "m".

Hay ciertas discrepancias en los informes sobre los efectos de las lesiones en las áreas corticales somatosensoriales. No obstante, esto parece más cuestión de grado que de calidad de la deficiencia. Sin embargo, Mountcastle y Darian-Smith (1968) resumen los experimentos realizados anteriormente con monos que tenían defectos sensoriales contralaterales después de extirpárseles el área sensorial post-central; describen un defecto de sensibilidad de posición, en función de una falta de conciencia del movimiento de un miembro con el mantenimiento prolongado de una postura incómoda. Además, entre las deficiencias de los aspectos discriminativos de la somestesia, están las deficiencias graves de discriminación táctil de la forma, la capacidad de aprender discriminaciones relativas al tamaño o textura de las superficies y las reacciones táctiles de ubicación de los miembros contralaterales. Estos autores notan que las anormalidades no pueden detectarse cuando hay alguna lesión de la S II, tanto en el mono como en el hombre. Por otro lado, Neff (1964) describe el efecto de la extirpación bilateral de la corteza somática como una deficiencia de discriminación de las pautas presentadas al tacto, conservándose la capacidad de aprender otros tipos de discriminación táctil. Ruch y Fulton (1936) notaron que, después de eliminar el giro post-central del hombre, el chimpancé y los monos, se conserva considerablemente la sensibilidad discriminativa.

Posiblemente, la variación en el grado de la pérdida de discriminación sensorial sea un efecto del grado en que se ha extirpado el área cortical específica; como lo señalan Mountcastle y Darian-Smith (1968) las lesiones "puras" del giro post-central del hombre son raras. Otra explicación posible de la discrepancia puede cifrarse en las diferencias de los métodos de prueba que se usan para medir las pérdidas sensoriales (Wall 1970b). Finalmente, cada vez se acepta más la importancia que tiene el adiestramiento para el desarrollo de mecanismos de compensación, después de la pérdida de cualquier parte del sistema nervioso central. Esto se tratará con más detalle en la sección 3 y en el capítulo 6.

### 3. MECANISMOS CORTICALES DE LA VISIÓN

Durante muchos años se han estudiado ampliamente los mecanismos corticales relacionados con la visión; en realidad, gran parte de lo que sabemos acerca de los mecanismos corticales en general se debe a estos estudios. Entre las razones de que este sistema haya recibido tanta atención, —aparte de su importancia



obvia para la visión en el hombre y la mayor parte de los animales— está la de que los estímulos visuales son relativamente fáciles de controlar y cuantificar, además de que la corteza visual primaria está relativamente bien delineada y es, asimismo, accesible desde el punto de vista quirúrgico. Los estudios realizados a base de extirpaciones o lesiones, y mediante otros recursos experimentales para producir efectos visuales, como la técnica de saturar los párpados (Wiesel y Hubel, 1965) han sido de un valor considerable; algunos de los resultados de estos y otros estudios pertinentes se tratarán en esta parte.

La corteza visual primaria, área 17 de Brodmann, es la corteza calcarina del lóbulo occipital. También se le llama área estriada, debido a la banda blanca, — que sólo se observa en esta parte de la corteza—, la cual está formada por las partes terminales de la radiación visual proyectada del cuerpo geniculado lateral del tálamo. La entrada principal a este núcleo de relevo talámico es el tracto óptico, el cual conduce fibras cruzadas de la mitad nasal de la retina y fibras no cruzadas de la mitad temporal. Los impulsos provenientes de las células ganglionares de la retina, transmitidos a través del nervio y el quiasma óptico al tracto óptico, llegan al cuerpo geniculado lateral con un alto grado de localización topográfica; dentro del geniculado lateral, esta topografía se refleja, debido a la disposición del espacio "horizontal" y también la de las láminas "verticales". En la corteza primaria se observa que hay un alto grado de localización topográfica, y que las subáreas específicas de la corteza corresponden exactamente a las subáreas de la corteza de la retina. La organización es tal que las relaciones espaciales de los objetos percibidos del mundo físico tridimensional se reproducen en un espacio neural bidimensional (Poggio, 1968).

Como en el caso de la representación cortical de la superficie corporal en S I, en S II y en las áreas somatosensoriales relacionadas, también hay áreas corticales secundarias asociadas con el sistema visual; entre estas últimas están la 18 y la 19 que confinan con el área primaria, que también funcionan como trasmisoras de la información óptica. Además del sistema geniculoesstriado, una parte de la salida retiniana se transmite a las regiones del tallo cerebral, conocidas como el pretectum, los colículos superiores y la formación reticular mesencefálica; la extensión de estas proyecciones subcorticales disminuyen con el avance filogenético, aun cuando aumente la importancia funcional del sistema geniculoesstriado. En los estudios de las lesiones corticales se atiende principalmente a este cambio filogenético.

#### a) Efectos de las lesiones de la corteza visual

Lashley (1933) encontró que, en las ratas, al destruir completamente la corteza calcarina se eliminaban los hábitos basados en la discriminación de luz y oscuridad, pero tales hábitos podían restituirse de la misma manera y con la misma calidad que antes de la operación. No obstante, las discriminaciones más complejas requerían de cierta parte del sistema geniculoesstriado. Siempre que una pequeña parte de este sistema permaneciera intacto, las ratas podían obtener una puntuación perfecta en las pruebas con cajas de truco (Lashley, 1935). Para que se mantuvieran la discriminación visual de pautas complejas y el comportamiento visual de la rata, bastaba que se conservaran únicamente de 400 a 700 células del geniculado lateral (Lashley 1939) o unas 20 000 células de la corteza visual (Lashley, 1951). Toda vez que en la corteza estriada de la rata normal hay unas 106 células, esto indica que aproximadamente un 2%, o aproximadamente 1.5 m<sup>2</sup> (Lashley, 1939) son suficientes para tales respuestas visuales. Además, en cada animal se conservó un área distinta de la corteza.

Doty (1961) describió respuestas visuales producidas y conductuales en gatos sin sistema geniculoesstriado, después de haberlo extirpado al nacimiento la corteza visual primaria. Este investigador señala que ya en 1889 von Guden informó de conejos que podían "ver", a pesar de haberseles extirpado la corteza visual. Galambos, Norton y Frommer (1967) estudiaron el efecto de lesiones de los tractos ópticos del gato; unas semanas después de que las lesiones destruyeran hasta el 98.5% de los tractos, encontraron un comportamiento visual casi normal; se daba discriminación de formas y los potenciales visuales producidos tenían, aproximadamente, la misma amplitud de antes de la operación. Esto guarda una notable concordancia con la observación de Lashley, en el

sentido de que únicamente el 2% de la corteza estriada es suficiente para permitir un comportamiento visual complejo en las ratas.

Chow (1968) produjo lesiones considerables en un extremo cualquiera del sistema retino-cortical (tractos ópticos y corteza visual) y llegó a la conclusión de que tales lesiones no alteraban la visión normal de formas. Gatos con lesiones considerables y combinadas de estas áreas (dejando sólo alrededor del 15% de las áreas 17 y 18, y de los tractos ópticos) evidenciaron aprendizaje y memoria visual normales, si bien se necesitó de un largo proceso de aprendizaje después de la operación para que pudieran recuperarse. Chow (1968) indicó la posibilidad de que la reorganización de la transmisión nerviosa a nivel del geniculado o fuera de las estructuras geniculocorticales pudiera constituir la base de la reorganización.

Después de extirpar la corteza visual de monos se han obtenido diversos resultados. Denny-Brown y Chambers (1955, 1958) notó que los monos rhesus conservaban la capacidad de localizar objetos en movimiento, aun después de la extirpación bilateral del área 17. Lashley (1950) describió los resultados que obtuvo en monos y son similares a los obtenidos con sus ratas. Además, después de la ablación bilateral de la corteza visual primaria, los monos perdían la discriminación de color, forma posición y brillantez; lo que mantenían era la capacidad de discriminar con base en diferencias de la cantidad total de luz que entraba en el ojo (Klüver, 1942).

Pasik, Pasik y Schilder (1969) han informado de monos a los que se ha extirpado totalmente el área estriada y que, además, tienen una degeneración completa del geniculado lateral; todos sus sujetos pudieron resolver en problemas de discriminación entre luces de alta y de baja intensidad fotópica. De hecho, Schilder, Pasik (1971) recientemente han presentado pruebas de la existencia de discriminación de brillantez, forma y color en monos, después de extirparles toda el área 17, la mayor parte de la 18 y parte de la 19.

Es posible que el adiestramiento, ya sea que se suministre como parte integral del experimento o de manera accidental, sea el factor crítico al que se deban los diversos grados de recuperación funcional que se obtuvieron en estos estudios.

En una investigación reciente, Humphrey obtuvo una recuperación inopinada en un mono al que se extirpó la corteza visual (Humphrey, 1970). Este investigador demostró que su sujeto podía alcanzar con precisión objetos pequeños que se le presentaran a la vista y, en un trabajo subsecuente (Humphrey, comunicación personal), encontró que en campo abierto el mono muestra una visión espacial excelente, aun cuando sigue siendo incapaz de reconocer objetos particulares en una tarea formal de discriminación.

Si bien los monos retienen cierta capacidad visual después de la ablación del área estriada, el efecto de lesiones similares en el hombre es más severo. Se produce una ceguera completa y permanente en la parte del campo visual correspondiente al área cortical dañada. Hay ciertos indicios de que existe grado de sensibilidad a luz en el área afectada (Teuber, Battersby, y Bender, 1960); sin embargo, no hay indicios de que exista realmente "Visión". Poggio (1968) sugiere que las diferencias observadas entre el mono y el hombre pueden relacionarse con la proyección, relativamente mayor, de la retina al macencéfalo del mono, lo que le permite al animal usar las claves de estimulación luminosa mejor que el hombre. Los estudios de lesiones de las estructuras subcorticales arrojan aun más luz en lo tocante a esta hipótesis.

#### b) Mecanismos visuales subcorticales-corticales

El comportamiento visualmente dirigido obedece a la acción de estructuras corticales y mesencefálicas, entre las que hay una notable interacción (Sprague, 1966). En 1966, Sprague notó que la hemianopsia contralateral total sucede a la remoción unilateral de la neocorteza occipitotemporal completa en el gato; también notó que esta deficiencia se atribuye tradicionalmente a las radiaciones visuales que cumplen convulsiones corticales ("ceguera cortical") y se considera de carácter permanente. No obstante, él observó que, en el campo hemianóptico, la visión se recuperaba después de la subsecuente extirpación del folículo superior contralateral a la lesión cortical, lo cual demuestra que ninguna de las suposiciones mencionadas es correcta. Sprague (1966) considera que,

aparentemente, la hemianopsia inicial se debe a la depresión de la función del folículo ipsilateral a la lesión cortical, depresión que se mantiene por influencia de la inhibición del edículo cruzado. Así, al extirpar el tectum contralateral, o bien, al cortar la comisura culicular, se anula esta inhibición, lo cual permite que se restituya la función del edículo ipsilateral y, con ello, se alivie la hemianopsia. También señaló (1966) que cuando se extirpa el colículo superior unilateral se ocasionan deficiencias del comportamiento visualmente dirigido en gatos, incluidas la hemianopsia contralateral homónima y deficiencias de los movimientos del ojo contralateral, pero que estos dejan de evidenciarse después de algunas semanas. En el hámster dorado, la ablación total de los edículos superiores producía una "ceguera" aparente, si bien al examinarlos más cuidadosamente se encontró que la ceguera ocurría únicamente cuando se requerían movimientos de orientación (Schneider, 1969).

La privación sensorial específica extendida que produce la interrupción de los lemniscos en el mesencéfalo rostral de los gatos dio origen a sorprendentes defectos sensoriales. Se produjeron defectos inesperadamente graves en la visión y el olfato, aun cuando no se dañaron las vías específicas. Con lesiones unilaterales, las pruebas cuidadosas revelaron incapacidad para responder a los estímulos. Esto se interpretó como un indicador, no tanto de una eficiencia sensorial sencilla, sino como una deficiencia para utilizar la información sensorial al dar respuestas adaptativas al medio, al atender a los estímulos relativos y al localizar los estímulos (Sprague, Chambers y Stellar, 1961). Los investigadores consideraron que las eficiencias se debían primordialmente a la falta de atención, sugiriendo que obedecían a la pérdida de la entrada sensorial organizada en el cerebro anterior o proscencéfalo, particularmente en la neocorteza y en el proscencéfalo rostral. Sin embargo, notaron que en todos sus gatos con perturbación visual se producía una socavación considerable del colículo superior.

Los resultados de los estudios con lesiones descritos en esta sección y en la precedente ponen de manifiesto que la visión y el comportamiento visualmente dirigido son sumamente resistentes a las lesiones. El factor principal que permite recuperar la función puede ser una gran cantidad de redundancia en las vías de los receptores visuales y de las estructuras centrales, pero mientras no se entiendan mejor los recursos analíticos que emplean los cerebros de los mamíferos en sus funciones visuales, sólo podrá decirse que, al parecer, la redundancia es un factor de la recuperación después de las lesiones. El adiestramiento, los niveles de atención, la interacción inhibitoria, la motivación y la "plasticidad" son otros factores pertinentes en la recuperación, mismos que se han estudiado o se estudiarán en otras secciones.

#### c) Estudios con trastornos visuales artificialmente producidos

Hay una serie de estudios en que se produjeron cambios fisiológicos, morfológicos y conductuales mediante el cierre unilateral de un párpado o el estrabismo artificialmente producido; estos estudios han producido resultados sumamente interesantes. Estos hallazgos son de considerable importancia para la sustitución sensorial, tanto por lo que se refiere a los enfoques en que se utiliza la información cutánea de entrada como por lo que toca a aquéllos que emplean la implantación cortical directa.

Wiesel y Hubel (1965) notaron que, en gatos normales cada ojo puede gobernar el 80% de las células de la corteza visual, pero si se sutura el ojo de un gato recién nacido y se toman registros de la corteza visual del tercer mes en adelante, entonces sólo a una pequeña parte de las células pueden gobernarlas el ojo inutilizado. Consideraron que los efectos de privación evidentemente representaban "...algún tipo de perturbación de las conexiones determinadas innatamente y no una falla en el desarrollo postnatal, relacionada con la falta de experiencia." Wiesel y Hubel (1965) experimentaron cerrando ambos ojos al momento de nacer, al hacer los estudios 3 meses después, se encontraba que el 45% de las células respondían anormalmente, los gatos eran conductualmente ciegos, su corteza era anormal y su cuerpo geniculado lateral revelaba cambios histológicos considerables, reduciéndose las células en un 40%. Wiesel y Hubel (1965) consideraron que el daño producido por el cierre monocular podría

depender en gran medida de la interacción de las dos vías visuales, supuestamente en la corteza, considerando que era "... casi como si las vías aferentes estuvieran compitiendo por ... el espacio en la membrana postsináptica, contrayéndose algunas sinapsis y expandiéndose otras." Hubel y Wiesel (1965) notaron que el estrabismo artificialmente producido ocasionaba cambios notables en la responsividad cortical, respondiendo la mayor parte de las células a la estimulación de sólo un ojo (algunas al homolateral y otras al contralateral). Consideraron que estos resultados demostraban que es posible producir anomalías en el funcionamiento neural mediante alteraciones sutiles de la entrada sensorial y que el mantenimiento de una sinapsis (cuando menos en algunos sistemas) "... depende no sólo de la cantidad de actividad nerviosa de entrada, sino también de la interrelación normal que haya entre la actividad de las diferentes fibras aferentes."

Si después de tres meses de privación monocular, a partir del nacimiento, se abre el ojo y se revisa hasta los cinco años, se encuentra que sólo hay una recuperación muy limitada en la fisiología cortical y ninguna recuperación manifiesta de la atrofia del cuerpo geniculado, aun cuando conductualmente hay cierta recuperación de la vista del ojo privado (Hubel y Wiesel, 1970). La clausura del ojo normal, que es necesaria para la recuperación conductual, no tiene efecto en la fisiología cortical. Un gato con el ojo normal descubierto (el otro fue descubierto después de tres meses, durante 30) siguió siendo permanente y completamente ciego del ojo privado (Hubel y Wiesel, 1970). No obstante, Hubel y Wiesel (1970) informaron que, después del uso exclusivo del ojo privado durante cierto periodo, producido por la clausura del ojo normal, el control visual con el ojo privado resultó mejor que en gatos privados de la misma manera cuyo ojo normal nunca fue cerrado.

La mejoría se advirtió en el ojo privado de un animal cuyo ojo normal fue suturado después de que ambos ojos habían estado abiertos durante más de un año. Dews y Wiesel (1970) notaron, en particular, que un gato recuperó casi el uso normal del ojo privado, mismo que se le cerró durante tres meses a partir del nacimiento. Asimismo, otro gato preparado de una manera similar y que se desempeñaba deficientemente al principio, manifestó una buena ejecución visual con el ojo privado, después de 4 años y medio. Dews y Wiesel (1970) señalaron que una vez que el ojo privado había adquirido control, no quedaba perdido cuando se volvía a abrir el ojo normal; por el contrario, el control conductual podía continuar mejorando después de volver a abrir el ojo normal.

En un estudio reciente, Chow y Stewart (en preparación) han confirmado en esencia los resultados obtenidos por Dews y Wiesel (1970). No obstante, hallaron una mejoría conductual considerable, merced al adiestramiento intensivo y a la manipulación cariñosa de gatos privados binocular y monocularmente, aun cuando uno o ambos ojos hubieran sido suturados para permanecer así de 16 a 24 meses. Indicaron que la privación perturba el sistema visual a dos niveles y que el efecto principal del cierre monocular se da sobre la percepción de formas, en tanto que el efecto principal del cierre binocular se da en las asociaciones visuales con sucesiones de respuestas.

En la corteza visual del gato normal, las neuronas son selectivas para la orientación de líneas y contornos del campo visual. Con todo, Hirsch y Spinelli (1970) han informado que la experiencia visual temprana puede cambiar esta orientación. Estos investigadores criaron gatitos que tenían un ojo que veía listas verticales y el otro listas horizontales. De 21 neuronas con campos receptivos alargados, todas eran gobernadas monocularmente y en todos, salvo por un caso, la orientación del campo receptivo correspondía estrechamente a la forma experimentada por tal ojo. Blakemore y Cooper (1970) criaron gatitos de dos semanas a los 5 meses (con visión monocular normal) en medios con únicamente listas horizontales o verticales y sin la posibilidad de ver sus propios cuerpos; después los expusieron al mundo visual ordinario. Primero se mostraron extremadamente ineptos", desde el punto de vista visual. No manifestaban respuestas de ubicación ni respuestas de sobresalto cuando se les arrojaba un objeto. No obstante, después de 10 horas de visión normal, aparecieron estas respuestas. Algunos defectos fueron permanentes, como movimientos de sacudida de la cabeza, movimientos de seguimiento torpe y dificultades para percibir

profundidades. Además, los gatos criados en ambientes de líneas horizontales no revelaron respuestas de sobresalto ante la aproximación de formas verticales y viceversa. A los 7 meses y medio, la actividad neural de dos de los gatos fue sometida a prueba; de 125 neuronas de la corteza visual, todas, salvo una, tenían una clara selectividad de orientación, acorde con la exposición ambiental. Blakemore y Cooper (1970) sacan en conclusión que "... la corteza visual puede ajustarse durante la maduración a la naturaleza de su experiencia visual." Resultados comparables obtuvieron Spinelli y Hirsch (1971). Del mismo modo, Shlaer (1971) crió a gatitos con prismas a los ojos para inducirles disparidad vertical. A los 4 meses de edad, una muestra de células corticales binoculares reveló que había una distribución anormal de las disparidades ópticas; se vio un desplazamiento en la dirección que tendía a compensar la disparidad producida por el prisma.

Resultados recientes obtenidos por Spinelli y Hirsch (Spinelli, comunicación personal) indicaron una manifiesta plasticidad de la corteza visual. Aunque Hirsch y Spinelli (1970) habían demostrado que al criar gatitos en medios visuales monoculares con listas horizontales o verticales, se determinaban las características de respuesta de las células corticales de la visión, en las cuales podían registrarse dichas respuestas, a partir de entonces han encontrado que cuando más tarde se coloca a los gatos en medios visuales normales, proporcionándoles el comportamiento adecuado, pueden desarrollarse células binoculares normales mientras sigue habiendo células direccionalmente sensitivas con campos binoculares.

Wickelgren y Sterling (1969) sacaron en conclusión que un cambio en el predominio monocular inducido por la privación monocular (cerrando un ojo mediante la sutura de los párpados cuando los gatitos eran pequeños) es fundamentalmente un reflejo del cambio de predominio ocular cortical; cuando se extirpó la corteza, el colículo que respondía casi exclusivamente al ojo normal repentinamente respondió al ojo privado. En el geniculado lateral, que siempre es regido por el ojo adecuado, ya sea que esté privado o normal, no se hallaron resultados similares. Wickelgren y Sterling (1969) indican la posibilidad de dos mecanismos: 1) la ocupación de sinapsis coliculares corticosuperiores visuales, generadas, por parte de sinapsis retinocoliculares, o 2) pérdida de predominio cortical, con la excitación de un control tónico sobre la entrada retinocolicular.

#### d) Células polisensoriales de la corteza visual

En un estudio de las células corticales visuales primarias del gato, Murata y cois. (1965) demostraron que inclusive estas células eran polisensoriales, pues aproximadamente el 37% de ellas respondía a la estimulación auditiva y el 46% a la táctil, en comparación con el 70% que respondía a estímulos visuales que empleamos nosotros (tabla 1). La mayoría de las unidades que respondían a los estímulos visuales y auditivos también respondieron a la estimulación táctil. No obstante, las latencias de la respuestas variaron: las respuestas visuales fueron las más cortas (33 milisegundos), en comparación con las latencias de la estimulación acústica (63 milisegundos) y la táctil [70 milisegundos (% 12)]. ^

Las respuestas a la estimulación de la piel y la sonora fueron menos resistentes a la narcosis por barbitúricos que las respuestas visuales. Estos resultados demostraron que la corteza visual (que es la considerada como más especializada de las áreas de proyección sensorial) recibe entradas de otras modalidades sensoriales, así como de la visual; esto nos indica que, cuando menos, algunas células de esta área desempeñan un papel asociativo o integrador.

#### 4. MECANISMOS MOTORES

La facilidad con que la estimulación eléctrica de la corteza inmediatamente anterior al surco central puede producir movimientos ha originado un sinnúmero de estudios de los mecanismos motores corticales. La asociación evidente de la corteza precentral con el tracto piramidal o córticoespinal es bien conocida a partir de estudios anatómicos y fisiológicos; desde hace tiempo se ha reconocido que las lesiones de este sistema piramidal son el resultado de deficiencias motrices. Aun cuando obviamente existen relaciones topográficas de la corteza motora (área 4) y de la premotora (área 6), son muy diversas las interpretaciones de los resultados de la estimulación eléctrica. Muchos son los factores que incluyen en esta variabilidad y reflejan "inestabilidad"

Tabla 1. Modalidad sensorial b

Somestésico [165] - Acústico [130] - Visual [160]

No - No - No

Sensible sensible - Sensible sensible - Sensible sensible

Núm. de neuronas

7788498111248

Porcentaje de neuronas

46.7 53.3 37.7 62.3 70.0 30.0

Latencia (mseg)

c 1.0-0.8 70.1 ±20.8 40.3%63.5 ± 20.4 40.9%33.4 ± 16.3 (neuronas)

On

90.0%0.8-0.619.4%20.5%3.3%0.6-0.340.3%38.6%6.7%

Tipo de respuesta

Somestésica - Visual

Sensible - No

Sensible - Sensible

No  
Sensible  
Respuesta inmediata  
Respuesta inmediata y demorada  
Activación  
tónica  
Inhibición  
On Off On-off

Número de neuronas  
50141218852382248  
Porcentaje de neuronas  
30.3 8.5 7.3 0.6 53.3 32.5 23.8 13.7 30.0  
Latencia (mseg)  
72.0 63.8 71.0 33.4 39.4 51.3  
On, (valor promedio en cada tipo)  
33.3 Off, °

Reproducido con autorización de /. Neurophysiol. 28, 1223-1239 (1965).

6 El número de neuronas verificadas se da entre corchetes.

c Porcentaje de neuronas que responden a estímulos con la velocidad, número de ocurrencia de respuestas/número de ensayos, entre 1.0-08, 0.8-06, y 0.6-03. Los estímulos somestésicos, acústicos y visuales constituyen pinchazos dados a la pata trasera ipsolateral, así como palmadas y encendido y apagado de la luz. Las muestras en (1) y (2) son las mismas que en la figura 4.

(Leyton y Sherrington, 1917); aquí sólo mencionaremos algunos, sin tratar de investigar la vasta bibliografía disponible.

La anestesia afecta la calidad de los movimientos producidos (Lilly, Austin y Chambers, 1952); entre los parámetros del estímulo se encuentran la configuración de los electrodos (Wyss y Obrador, 1937; Liddell y Phillips, 1951), la posición inicial del miembro (Ward, 1950) y la estimulación previa del mismo sitio cortical o de uno adyacente (Dusser de Barenne y McCulloch, 1939). La representación funcional de cierto punto puede variar de un momento a otro; ciertamente pueden obtenerse inversiones de función, como cuando la estimulación del mismo sitio produce flexión o extensión (Brown y Sherrington, 1912; Lashley, 1923). Ciertas desviaciones de respuesta ante la estimulación del mismo punto cortical pueden producir cambios tan grandes como los que van de los movimientos del dedo a los del hombro o, inclusive, traslape de las áreas correspondientes al rostro y al brazo. (Leyton y Sherrington, 1971). Además, los estudios de Glickstein y Sperry (1960) demostraron que un hemisferio puede asumir el control de ambas patas del sujeto, lo que indica que la transferencia de las funciones de un área cortical a otra es posible.

La corteza motora, y especialmente el área cuatro, ha sido considerada la estructura central principal, en cuanto a controlar el movimiento voluntario, aunque existen claros indicios de que esta primacía la comparte con muchas estructuras, tanto corticales como subcorticales. Por ejemplo, Lashley (1924) consideró que las fibras eferentes de las "áreas motoras" intervienen primordialmente en la iniciación subcortical del movimiento asociado con los receptores del área correspondiente. Según su interpretación (Lashley, 1924), los impulsos que descienden de la circonvolución precentral realmente no producen por sí mismos los movimientos adaptativos más finos; antes bien, "preparan" a las neuronas motoras para que se pueda excitarlas por impulsos provenientes de otras fuentes.

Si bien es cierto que hay algunos indicios de que los movimientos complejos de las manos, boca o pies, que deben adquirirse con la práctica, pueden estar controlados directamente por la circonvolución precentral (Penfield, 1958), muchos investigadores están de acuerdo en que la estimulación de la corteza motora puede producir activación de estructuras no corticales. Por ejemplo, Landau, Bishop y Clare (1965) consideran que la estimulación eléctrica de la superficie de la corteza motora excita primordialmente las fibras aferentes y eferentes corticales a niveles más profundos.

La estrecha relación que hay entre la sensación y el movimiento se demuestra por experimentos que indican que la corteza motora puede ejercer un influjo en la entrada sensorial. Magni, Melzak, Moruzzi y Smith (1959) obtuvieron pruebas, en gatos, de que la salida motora puede ejercer una rápida influencia moduladora en la pauta de entrada. Indicaron que este hecho podía constituir el fundamento de un sistema de realimentación dentro del sistema del lemnisco piramidal, comparable al de afinación que proporciona el sistema eferente gamma a niveles más periféricos. A este respecto vienen a cuento los experimentos de Adkins, Morse y Towe (1966), acerca del influjo de la estimulación del tracto piramidal sobre las neuronas corticales somatosensoriales. Estos autores encontraron —en gatos anestesiados con cloralosa— que la estimulación piramidal no sólo aumentaba la magnitud de los campos receptores cutáneos de las neuronas corticales sometidas al registro, sino que también reveló responsividad a las modalidades sensoriales que fueron ineficaces cuando no hubo estimulación piramidal.

También hay pruebas de que la entrada somestésica desempeña una función en el control del movimiento. Así, el sistema motor precentral parece estar influido en gran medida por los estímulos táctiles (de contacto) [Denny-Brown, 1950]. Por ejemplo, Cazard y Buser (1958) registraron respuestas táctiles en la parte anterior de la corteza motora de gatos, unos no anestesiados y otros bajo el influjo de la cloralosa. Advirtieron que la estimulación del hipocampo aumentaba la amplitud de las respuestas y también permitía la aparición de respuestas ante la estimulación visual y auditiva; esta facilitación duró hasta media hora después de haberse interrumpido la estimulación del hipocampo. Es posible que la proximidad e incluso traslape de las áreas motoras y sensoriales de la corteza pueda haber tenido un significado funcional en la relación táctil con el movimiento. De hecho, algunos investigadores consideran que las cortezas sensorial y motora constituyen de consumo un mecanismo exploratorio único (por ejemplo, Davis, 1968).

Los efectos de las lesiones de la corteza motora se han estudiado ampliamente, tanto en el hombre (véase capítulo 6) como en los animales experimentales. Aquí únicamente consideraremos algunos estudios que indican la magnitud de recuperación funcional y su dependencia del adiestramiento o del uso obligado.

Brown y Sherrington (1912) extirparon el área correspondiente a los miembros superiores en la corteza motora de monos y, después de la recuperación funcional del miembro contralateral paralizado, extirparon más tejido cortical circundante. Nuevamente se observó la recuperación. Más tarde, retiraron el área cortical opuesta, correspondiente al miembro superior, y demostraron que ésta no había asumido el gobierno del miembro originalmente afectado. Lashley (1924) confirmó esta observación de que la recuperación de las lesiones unilaterales de la corteza motora no era el resultado de que el área correspondiente del hemisferio opuesto asumiera el control funcional. Encontró que la recuperación era más rápida cuando había ablación bilateral que cuando únicamente se destruía un lado. Atribuyó esta mayor velocidad de recuperación al uso forzado, impuesto por las circunstancias de haberse paralizado ambos miembros.

En uno de los primeros estudios importantes sobre la función del adiestramiento en la recuperación funcional, Ogden y Franz (1917) destruyeron unilateralmente la circonvolución precentral de tres monos rhesus. A uno se le dejó sin tratamiento, al segundo se le suministró un mensaje y el tercero recibió adiestramiento en su brazo hemipléjico, con la extirpación de la segunda área motora (contralateral), después de recuperarse de los efectos de la primera operación. Notaron que escasamente había recuperación espontánea, aunque el uso obligatorio fue seguido de una recuperación casi total en unas cuantas semanas.

Más recientemente, Travis y Woolsey (1956) analizaron el efecto del descortezamiento bilateral en monos. Observaron perturbaciones motoras más graves cuando se extirpó la corteza en sólo dos de sus capas que cuando fueron varias. Además, el grado de recuperación aumentó cuando se administró a los animales un ejercicio pasivo y ayuda para moverse activamente.



Así, como vimos en relación con las lesiones de la corteza visual, el adiestramiento y la atención personales son dos importantes factores del grado y el ritmo de la recuperación de las lesiones de la corteza motora primaria.

#### 5. MECANISMOS DE ASOCIACIÓN

A las regiones de la corteza externas a las áreas de proyección sensoriales y las motoras primarias generalmente se las agrupaba bajo el término general de "corteza asociativa". Desde hace tiempo se reconozca la importancia funcional de las áreas de proyección, pero, durante muchos años se pensó que no tiene funciones específicas. No obstante, los estudios realizados a lo largo de, aproximadamente, el último cuarto de siglo han demostrado que pueden localizarse funciones específicas, cuando menos, en algunas de las áreas "asociativas"; así, se han adscrito una función visual específica a la corteza temporal inferior y una función somatosensorial específica al área parieto-preoccipital (véase la sección 5, a). Además, estas áreas ciertamente reciben proyecciones talámicas de los núcleos de la línea media. Asimismo, como se demuestra en numerosos estudios entre los que se cuenta el de Murata y cois. (1965), inclusive en las áreas corticales primarias de sensación pueden demostrarse actividades "asociativas" polisensoriales (véase la sección 2 de este capítulo).

##### a) La corteza asociativa específica

De todas las áreas de asociación, dos de las "específicas" tienen una importancia muy particular para los mecanismos de sustitución sensorial. Estas son las áreas inferotemporal (IT) y la parietopreoccipital.

La corteza IT. En algunos estudios se ha relacionado la parte inferior del lóbulo temporal con cierto tipo de discriminación visual. Los efectos de las lesiones de la corteza IT han indicado pérdidas de ciertas visiones asociativas específicas (Chow, 1961; Mishkin, 1966; etc). Así, Mishkin, (1966) señaló que, bajo una observación general, los monos con lesiones IT no podían distinguirse de los normales; no se afectaron funciones táctiles, auditivas u olfatorias muy específicas. Empero, con pruebas más sutiles sí se encontraron deficiencias. Por ejemplo, en los monos con lesiones IT se ha observado una grave perturbación de la constancia de tamaño (Humphrey y Weiskrantz, 1969). Esta función requiere que se integren dos tipos de información: de tamaño y de distancia. Los monos tienden a usar cualquiera de ellas, más no ambas.

En otro estudio con monos, Cowey y Weiskrantz (1967) compararon los resultados de lesiones de la corteza estriada lateral y de la IT. Se vio que, al extirpar la corteza IT, se menoscababa el aprendizaje de discriminación de formas visuales, sin perturbar la agudeza visual ni los campos visuales, así como tampoco la pronta detección y consecución del alimento. Por el contrario, los monos con lesión en la corteza estriada son superiores en las pruebas de aprendizaje de discriminación visual, a pesar de mostrar deficiencias en los actos de alcanzar objetos, dirigidos por la visión, en la agudeza visual y en los campos visuales. Estos autores interpretaron los resultados como indicios de que los defectos de la IT no los provoca una sensibilidad o agudeza visual deficiente.

Weiskrantz (1968) considera que el lóbulo temporal tiene una función perceptual o de entrada. Este autor señaló que, para que un animal aprenda a discriminar, debe ser capaz de concentrarse totalmente en el estímulo correcto, así como de asignarle cierto significado. En relación con esto, es interesante que Cowey y Gross [resultados inéditos, citados por Weiskrantz (1968)] pudieron registrar unidades de la IT que se inflamaban ante estímulos visuales "captadores de la atención."

Se han señalado dos subdivisiones de la zona IT. Gross y Cowey [estudio inédito, citado por Weiskrantz (1968)] hallaron que las lesiones de la corteza IT posterior producen el tan traído y llevado déficit del aprendizaje. Las lesiones de la corteza IT anterior producen también estas deficiencias, aunque en menor grado, mientras que producen también deficiencias mayores, observadas las tareas en que se enseñan concurrentemente varias discriminaciones, con los ensayos espaciados. En un estudio similar, Iwai y Mishkin [citados por M. Wilson (1968)] sacaron en conclusión que era posible asignar mayor importancia a la IT anterior en cuanto a la retención de las respuestas correctas, y a la IT posterior en la apreciación de estímulos complejos. Las discriminaciones

visuales de los monos se perturban en función del orden de la ablación IT unilateral y de la disección del cuerpo calloso subsecuente a la del tracto óptico. Así, cuando se extirpa la IT después de la disección callosa se produce una grave deficiencia; en el orden inverso se produce una deficiencia moderada (Reitz, 1969).

Spinelli y Pribram (1966) indican que las agnosias sensoriales específicas, producidas por lesiones circunscritas en la corteza asociativa de primates, pueden deberse a una especificidad en la proyección eferente, desde estas áreas hasta los núcleos subcorticales de la vía aferente primaria.

Las lesiones bilaterales de los lóbulos temporales en humanos y en animales producen menoscabo de la memoria. En monos con lesiones IT, el olvido es más patente cuando se enseña al animal un nuevo problema visual, parecido a un problema aprendido antes, en el intervalo transcurrido entre el aprendizaje original y la retención subsecuente [interferencia retroactiva) Cowey y Gross, inédito, citado por Weiskrantz (1968)].

La región parietotemporopreoccipital. También se ha identificado como un área de asociación específica a la región en que se unen los lóbulos parietal posterior, occipital anterior y temporal. Esta área puede contener focos separados, encargados de facilitar el aprendizaje discriminativo en la visión y la somestesia, así como de la adquisición de hábitos más complejos. Blum, Chow y Pribram (1950) notaron que, a consecuencia de lesiones en esta área, los monos sufrían perturbaciones perceptuales específicas. Estos autores señalaron que "...la perturbación parietooccipitales en la somestesia no son tan graves como los efectos que tienen las lesiones del área IT sobre la visión."

#### b) Áreas frontales de asociación

Tradicionalmente se ha considerado que lóbulos prefrontales (en parte debido a su notable desarrollo en el hombre) son los que realizan las funciones intelectuales superiores. Sin embargo, Teuber (1959) estudió a 232 pacientes con lesiones cerebrales, sufridas en la guerra, y halló que no se producían cambios selectivos de "función superior" en los casos de lesiones corticales frontales. Aun cuando algunos pacientes con lesiones restringidas en la corteza frontal mostraban defectos, había alteraciones parecidas que se advertían también en pacientes con lesiones de otras partes del cerebro. Lashley (1950, 1951) ha indicado que el área frontal puede intervenir en la integración a nivel superior, debido a cierta función de orden serial (Lashley, 1950) o al mantenimiento de una disposición o actitud constantes. A este respecto, K. H. Pribram (1958) puso de relieve que las lesiones frontales en monos, afectaban negativamente a la ejecución "...siempre que una elección correcta dependa exclusivamente de acontecimientos pasajeros, no presentes al momento de hacerse la elección, e independientemente de la «modalidad»." Las tareas discriminativas que dependen de la presentación simultánea de dos formas en el campo visual no parecen presentar dificultad alguna. Weiskrantz (1968) notó que los monos con lesiones frontales se "anclan" menos a cierto lugar espacial y que los monos con lesiones IT se anclan más que los sujetos testigo (normales).

#### c) Diferencias entre los hemisferios

Hay un gran acúmulo de pruebas —principalmente obtenidas en estudios con humanos— que indica que existen diferentes formas de organización en los hemisferios izquierdo y derecho (Hécaen, 1962). La organización parece más focal en el izquierdo o bien, más difusa o heteromodal en el derecho (Semmes, 1968). Posiblemente en esto residan las aparentes diferencias hemisféricas, con respecto a las funciones asociativas. Así pues, el hemisferio derecho tendría una función más dominante que el izquierdo, en cuanto a las funciones espaciales. Por ejemplo, Renzi, Faglione y Scotti (1968) notaron que los pacientes con daño en el área posterior del hemisferio derecho obtenían calificaciones de velocidad más bajas en tareas de correspondencia visual táctil, que los pacientes con lesiones de cualquier otra área cortical; interpretaron esto como un indicador de que existe una representación de las funciones corticales en la corteza posterior derecha. Semmes (1968) sugirió que las funciones espaciales pueden depender de las convergencias de impulsos representativos de diversas modalidades (por ejemplo, la visual, la cinestésica y la vestibular) que se combinan con la experiencia, para crear un solo espacio

"supramodal". Por el contrario, en el hemisferio izquierdo se observa un mayor grado de representación focal o convergencia de elementos "parecidos". Semmes (1968) expresó: "en contraste con las funciones que pueden depender en alto grado de la convergencia de elementos parecidos, las funciones espaciales pueden depender más bien de la convergencia de elementos desiguales (visuales, anestésicos, vestibulares y acaso de otra índole), los cuales se combinan de tal manera que, merced a la experiencia producen un sólo espacio supramodal." Teuber (1959) tiene ciertas pruebas de que el hemisferio izquierdo guarda una relación con la "inteligencia"; las lesiones de la región parietotemporal izquierda se correlacionaron con puntuaciones reducidas de C. I.; no así las lesiones de otras áreas cerebrales.

#### 6. MECANISMOS CORTICALES DE LA SUSTITUCIÓN SENSORIAL

En este capítulo se han estudiado algunos de los mecanismos corticales que considero particularmente importantes para la sustitución sensorial. Asimismo, tenemos pruebas de la representación distribuida y multifocal de las funciones; de la interacción de la información sensorial en diversas estructuras, incluidas las áreas de sensación primarias; de la naturaleza polisensorial de las funciones integradas, y de la recuperación a partir de ciertas lesiones corticales. Estos y otros importantes factores nos ofrecen un sustrato de mecanismos cerebrales, sumamente maleables, en los que se fundan los resultados obtenidos a la fecha con los sistemas de sustitución sensorial. Además, el grado de plasticidad, inherentes a estos mecanismos, será uno de los últimos factores que limitan a la sustitución sensorial.

Las propiedades plásticas utilizadas en la sustitución sensorial aun se desconocen en su mayoría y sólo podrán descubrirse por la experimentación. No obstante, la demostración de que la sustitución sensorial es una realidad justifica plenamente la indagación experimental de estos mecanismos.

Los factores corticales pueden considerarse con respecto a dos enfoques de la sustitución sensorial: con uno se emplea la entrada cortical directa; con el otro, la entrada vía los receptores de la piel.

##### a) Enfoques de la estimulación cortical al estudio de la sustitución sensorial

Se han emprendido varios estudios sobre la viabilidad de establecer implantamientos en la corteza visual del hombre. Button y Putnam (1962) Brindley y Lewin (1968) han implantado matrices de estimuladores eléctricos dentro de la corteza o sobre ella. Estos estudios, y los de Folien (comunicación personal) han demostrado que con estimulación eléctrica pueden producirse sensaciones luminosas discretas, o fosfenos; además, hay varios grupos de investigadores que contemplan la posibilidad de idear un sistema para proporcionar información "visual" a través de una matriz de estimuladores corticales. Entre los factores corticales que pueden influir en la elaboración de sistemas de sustitución sensorial prácticos de este tipo, están los siguientes: 1) en ciertas regiones corticales, las regiones visuales complejas pueden depender de pequeñas partes de la corteza. En la sección 3, a (más atrás) se presentan pruebas experimentales de esto. Así, desde el punto de vista teórico, una implantación en la corteza no tiene que estar en contacto con una gran parte de la corteza visual. 2) No parece posible reproducir el "mapa" puntual retiniano en la corteza visual primaria. No habría forma práctica de hacerlo durante la cirugía de implantación, y como una gran parte de la proyección retiniana se localiza a niveles profundos de las circunvoluciones corticales, no sería posible ajustar la implantación conforme al mapa cortical. Con todo, en teoría esto no es necesario. Si otros factores permitieran tener un enfoque conveniente de la sustitución, parecería posible aprender el nuevo "mapa". 3) El trabajo de Hubel y Weisel sobre el cuerpo geniculado lateral y la corteza visual de los gatos ha demostrado que se dan cambios irreversibles en ambas estructuras, tanto en casos de clausura temprana como de clausura a edad más avanzada de los ojos. Esto indicaría que al hacer una implantación en la corteza visual de sujetos con ceguera reciente, o en otros con ceguera adquirida de tiempo atrás, pueden encontrarse estructuras nerviosas considerablemente alteradas en el sistema visual. No obstante, con el adiestramiento, la estimulación de la corteza puede producir efectos específicos que no existían previamente. Así, las respuestas visuales puede producir las el adiestramiento. 4) La estimulación cortical

directa proporciona la información directamente a la corteza visual específica, evitando así que pase por las muchas de las capas "filtrantes" de la retina y de los mecanismos subcorticales; además, es posible evitar efectos corticales sobre la selección de la información de entrada a niveles inferiores (véase capítulo 5). Entre estos están los mecanismos de que trata K. H. Pribram (1969) con respecto a la función de la corteza IT, por lo que se refiere al filtrado subcortical de la información visual. La estimulación de tales mecanismos de filtro puede representar un grave obstáculo a la creación de un sistema práctico de sustitución sensorial en el que se utilice la estimulación cortical directa.

5) Otros factores importantes, como los riesgos quirúrgicos, las dificultades para reparar los componentes implantados, y otros posibles problemas de aceptación por parte del invidente, no serán aquí objeto de discusión. Si todos los demás factores fueran favorables, sería posible superar estos a la larga.

b) Sistemas de sustitución sensorial basados en la información táctil

Las vías aferentes que provienen de las áreas de la piel relativamente restringidas que se emplean en los sistemas actuales (tronco, frente o dedos) contienen un número mucho menor de fibras que los nervios ópticos. La estimulación de estas áreas produce normalmente una actividad cortical de menor amplitud y sobre una región de la corteza más restringida, que la estimulación visual normal. No obstante, la fovea, a través de la cual se realiza la visión más pormenorizada, contiene alrededor de 34 000 receptores; esto corresponde a una resolución menor de 200 líneas. Asimismo, el material experimental presentado en la sección 3, a (concerniente a la pequeña cantidad de fibras de la corteza visual o del tracto óptico que pueden mediar comportamiento visual complejo en animales inferiores) puede aplicarse a la evaluación de la posibilidad de que las vías somestésicas y la representación central puedan dar cuenta del comportamiento "visual" complejo.

A lo largo de la filogenia, es evidente que la representación central de una función refleja la importancia de ésta (por ejemplo, Diamond y Hall, 1969). No obstante, no se sabe si en la ontogenia puede ocurrir alguna modificación. Por ejemplo, durante los largos años de práctica por los que atraviesa un pianista, ¿qué cambios ocurren en la zona de la corteza motora que representa a los dedos? ¿Qué otros ocurren en las áreas auditivas? ¿Y en las áreas asociativas? Existen mecanismos para compensar las lesiones, como se ha visto en este capítulo y se verá con más detenimiento en el capítulo 6. Sin embargo, no se sabe qué mecanismos son los que rigen el desarrollo de la que deben importantísima función conductual de las fibras aferentes y su representación central de un área de la piel, bajo la matriz de estímulo. Debe advertirse que las fibras aferentes no se limitan a unas cuantas células centrales. Pueden influir en gran número de células de áreas específicas y "asociativas." Además, las pautas de información son más importantes que las estructuras nerviosas específicas que intervienen en su trasmisión. De esta suerte, el sistema nervioso central se ajustará a estas pautas de entrada, en el contexto de un sistema exploratorio sensoriomotor que aumenta su papel funcional durante el proceso de aprendizaje. Ciertamente, los resultados que hemos obtenido con el STSV apoyan definitivamente estos conceptos.

Los estudios de Hubel-Wiesel, y particularmente el informe de Dews y Wiesel (1970) de que tratamos en la sección 3, c, de este capítulo, son muy pertinentes para evaluar los mecanismos que constituyen el sustrato de la sustitución sensorial. En algunos gatos estudiados por Dews y Wiesel, se ha visto que un ojo, cerrado por sutura al nacimiento y vuelto a abrir varios meses más tarde, puede permitir un comportamiento visual casi normal. La capacidad de comportamiento visual, desarrollada lentamente a lo largo de un periodo de cinco años (a partir de la apertura del ojo suturado al nacimiento) se debió, probablemente, en su mayor parte, al adiestramiento. Aun cuando Dews y Wiesel (1970) no se ocupan de los programas de adiestramiento específicos, los resultados que obtuvieron indican que la conducta visual permitida por el ojo originalmente cerrado mejora una vez que se sutura el ojo "bueno", forzando al gato a que usara más el ojo que originalmente se le había suturado.

Entre los resultados del estudio de Dews-Wiesel (1970), el hecho más sorprendente es que la mejoría del comportamiento visual, permitido por el ojo

que originalmente se había cerrado, se obtuvo sin que se hubiera una recuperación correspondiente a nivel de la corteza visual primaria. La recuperación de las células corticales no pudo demostrarse a pesar de haberlas estudiado cinco años más tarde.

No obstante, se hubiera podido obtener la recuperación, ideando otros mecanismos en los que se utilizaran grupos de neuronas corticales o subcorticales que no fueran del sistema visual, así como partes de éste. Para que esto ocurriera, sería necesario que las células del sistema nervioso central de las regiones no afectadas por el cierre del ojo, asumieran las capacidades de "detectar rasgos", propias de las células de la corteza visual normal (aunque no sea completamente cierto que estas capacidades no se encuentren, en ningún caso, en otras células visuales). Es probable que ocurran fenómenos similares en la sustitución sensorial y que las poblaciones de neuronas centrales asuman nuevas funciones y capacidades. Además, es notable que Dews y Wiesel (1970) hayan encontrado "...una recuperación conductual resultante de la inversión, la cual puede ocurrir probablemente, en cualquier momento de la vida del gato...". De la misma manera, el hombre puede recuperarse notablemente de las lesiones nerviosas, incluso a una edad avanzada (capítulo 6); esto indica que podemos suponer que a cualquier edad puede haber cambios funcionales (véase el capítulo 5) necesarios para la sustitución sensorial.

Según un enfoque de sustitución sensorial táctil, el sistema sensorial antes restringido prácticamente a la información que proporciona el contacto, debe encargarse de la información espacial tridimensional e integrar las claves espaciales que se producen a cierta distancia. Ya hemos demostrado que esto es posible y que se aprende fácilmente. Ahora bien, conceptos teóricos como los de Gibson (capítulo 4) precedieron a los resultados que obtuvimos nosotros, así como algunas interpretaciones pertinentes de la investigación con animales y de los datos clínicos. Por ejemplo, en un estudio sobre las perturbaciones de la percepción espacial, Jasper, Gloor y Milner (1956), concluyeron que "la orientación espacial no parece una modalidad específica al hombre ni al mono". Así, toda vez que el área de la piel que está en contacto con el sistema de sustitución sensorial transmite la información que normalmente depende de los ojos y, funcionalmente, se asocia al sistema motor formando un órgano exploratorio (capítulo 4, sección 3, b) parece que el sistema nervioso central puede aprender a aceptar este hecho. El sistema nervioso puede integrar la información de tal manera que las impresiones subjetivas (e incluso los reflejos de defensa) manifiesten el nuevo papel funcional del área correspondiente de la piel y sus conexiones centrales. No obstante, hemos demostrado que este papel sensorial originario no se pierde; cuando se quita la matriz de estímulo (e incluso cuando está colocada) la región de la piel que hace contacto con ella puede transmitir las sensaciones normales del tacto.

El estudio de los mecanismos visuales de particular interés para la elaboración de sistemas de sustitución, sobre todo porque hemos dirigido la mayor parte de nuestra labor a la sustitución de la visión. Sin embargo, esto no justifica de ninguna manera la creencia de que las estructuras visuales tengan una participación especial en la transmisión de la información proveniente de una matriz de estimulación cutánea. De esta forma (salvo por el papel general que desempeña en todo análisis sensorial y en las funciones intelectuales superiores), la corteza visual puede ser innecesaria para la sustitución de la visión. Es probable que los mecanismos que constituyen el sustrato de todo análisis sensorial sean los que analizan la entrada sensorial sustituida en el marco de referencia de los conceptos visuales, así como de las experiencias "visuales" subjetivas resultantes.

Algunos problemas concernientes a los mecanismos de la sustitución sensorial se pueden prestar a la experimentación. Por ejemplo, mediante el registro de los estudios sobre presiones y enfriamiento reversible en animales, podría determinarse cuál de las áreas corticales "asociativas específicas" posiblemente importantes, la inferotemporal (visual) o la parietopreoccipital (somestésica), participa más en el procesamiento de la información "visual" que transmite la piel. Determinando serialmente la amplitud y distribución de los potenciales corticales, que se producen a partir del área dérmica en cuestión, en los

sujetos ciegos sometidos a adiestramiento de sustitución sensorial se podría ver si existe una alteración en su representación cortical. Un análisis más detenido de los últimos componentes del potencial producido puede revelar cambios relacionados con el significado del estímulo. Los resultados obtenidos con sujetos que padecen ceguera cortical (por lesiones en el lóbulo occipital) pueden proporcionar información sobre el papel que desempeña tal estructura en el aprendizaje "visual" a través de la piel. Las influencias relativas de los hemisferios izquierdo y derecho en el aprendizaje de conceptos espaciales pueden evaluarse de manera similar. Como recurso auxiliar para determinar los mecanismos corticales pertinentes, pueden emprenderse estudios con pacientes que padezcan lesiones corticales específicas, como sucede con algunas personas apopléticas. Los pacientes con lesiones en el lado derecho pueden tener mayores dificultades para aprender a usar información y conceptos espaciales en un contexto de sustitución sensorial (véase sección 5, c). No obstante, al momento, pocas afirmaciones categóricas pueden hacerse sobre estos y otros problemas parecidos de igual interés teórico.

Las nuevas pruebas y las reconsideraciones hechas sobre los hallazgos anteriores dan grandes indicios de que se necesita evaluar de nueva cuenta las funciones de la corteza cerebral. Por ejemplo, la hipótesis de Wall sobre la función somatosensorial del sistema del lemnisco medial (capítulo 2, sección 3) presupone la circonvolución post central e indica una nueva interpretación de su función en la esfera somestésica (Wall, 1970a).

Por lo demás, Diamond y Hall (1969) han encontrado lo que ellos llaman pruebas de una inversión de las funciones tradicionales de las estructuras corticales asociativa y específica; indican que la corteza asociativa puede haber surgido como un área sensorial primitiva y que la corteza estriada es necesaria para la integración a nivel superior. Además, las categorías sensoriales tradicionales aparentemente necesitan de cierta modificación a la luz de los estudios de sustitución sensorial; así, posiblemente no debería limitarse la "visión" a las experiencias sensoriales obtenidas a través de los ojos y de las vías y estructuras ópticas, toda vez que las experiencias obtenidas a través de la piel, mediante el sistema de sustitución sensorial táctil parecen, en cierto sentido, cualitativamente comparables.

En realidad, aquí no podríamos intentar tarea de revalorar las funciones corticales, aunque a lo largo de todo este capítulo se deje ver la necesidad de hacerlo. A falta de un nuevo análisis interpretativo, fue necesario conservar ciertas categorías tradicionales. En el presente capítulo se han tratado ampliamente los sentidos especiales, dentro del marco de las áreas corticales localizadas. Se ha conservado el término "corteza asociativa" a falta de una designación menos ambigua. Al presente, el conservar algo de la terminología y conceptos tradicionales sigue teniendo una justificación lógica, a pesar de que cada vez haya más pruebas de que los límites actuales son demasiado estrechos y que finalmente habrá que ampliarlos o, inclusive, en ciertos casos, cambiarlos por completo. Por ejemplo, de acuerdo con un buen número de autores (entre los que se cuenta a Mishkin, 1966), a lo largo de esta monografía trataré de ciertas categorías funcionales como la percepción, en el contexto de sistemas nerviosos difundidos y no en relación con las áreas discretas de la corteza. Del capítulo 4 al 6 se tratará de la importancia que tienen los mecanismos corticales en la sustitución sensorial, contemplando los mecanismos que subyacen a las categorías funcionales más amplias, habida cuenta de que éstas no pueden localizarse, hasta el momento, en las áreas corticales específicas y que, de hecho, puedan estar en gran parte mediadas por las estructuras subcorticales.

#### Capítulo 4 - Percepción y aprendizaje en la sustitución sensorial

El éxito en la elaboración de sistemas prácticos de sustitución sensorial depende de qué mecanismos perceptuales plásticos pueden procesar los datos provenientes de los receptores, vías y estructuras centrales que, previamente, no se ocupaban del análisis de tal tipo de información sensorial. Para que los datos puedan analizarse correctamente se necesitan mecanismos perceptuales que puedan manejar la información, independientemente de su relación con las

sensaciones clásicas y de las denominaciones que se dé a los receptores y canales sensoriales usados para suministrar la información a estos mecanismos perceptuales.

En los estudios de sustitución sensorial se ha demostrado que los fenómenos perceptuales, como la constancia de tamaño y la percepción espacial — considerados previamente como características privativas del sistema visual— pueden ser delegados al sistema sensorial táctil y que la organización tridimensional de la información en la matriz táctil dinámica es fácilmente concebible. En este capítulo se estudian en primer lugar ciertos aspectos fundamentales de la percepción y el desarrollo de las estrategias perceptuales, particularmente en cuanto se relacionan con la visión y la somestesia; enseguida se analizan brevemente el aprendizaje y los mecanismos nerviosos relacionados con él, por lo que atañe a la información sensorial y al control motor. En la última parte del capítulo se describen ciertos estudios seleccionados del STSV, en las cuales se aprecia el desarrollo de capacidades y estrategias perceptuales de orden "visual".

En nuestros estudios se ha demostrado la importancia que tiene el aprendizaje en la sustitución sensorial, tanto por lo que toca a la manipulación de la cámara, que lleva al desarrollo de un "órgano perceptual" como al aprendizaje perceptual en sí. En el capítulo VI se estudiarán otros factores de la sustitución sensorial, como la motivación, los particulares problemas de adaptación de las personas con deficiencias sensoriales y la cualidad de las experiencias (como el "calor" de los colores que estas personas reciben cuando acaban de tener una entrada sensorial).

#### 1. PERCEPCIÓN

Percibir no es atestiguar la entrada de ciertas señales; en lugar de eso, puede considerarse que es una reacción interna de adaptación a las demandas del mundo exterior —que llegan por los órganos receptores— mediante una "actualización" interna del sistema organizador, de manera que éste se ajuste a las señales de entrada (MacKay, 1965).

Percibir algo (un objeto en el camino, por ejemplo es, según MacKay (1965), responder adaptándose internamente a él; por ejemplo, prepararse condicionalmente a evitarlo, asirlo, etc., y la forma en que se percibe la unidad de todo un objeto refleja la integración del "estado de preparación condicional" para establecer una correspondencia con el estímulo que se origine en él. Esto indica que el mundo está representado interiormente en función de la pauta de exigencias (real o condicional) que se impone al sujeto que la percibe. En cuanto al reconocimiento de formas, Maturana (1964) afirma que la imagen óptica en la retina se transforma a partir de un continuo de luz y se distribuye en un mosaico de puntos luminosos del cual se extrae el mundo visual sobre el que se va actuar. Para hacer esto se necesitan ciertos criterios, a fin de decidir que puntos van aunados, cuáles forman un objeto unitario, cuáles constituyen los límites que lo delinear y cuáles constituyen el fondo. Se introducen criterios culturales para agrupar las partes de un mosaico, organizarlas y ver lo que creemos que representan. La abstracción, prosigue Maturana (1964), puede realizarse de muchas maneras, dependiendo de cuáles aspectos del mundo visual sean los importantes (por ejemplo, el color, el movimiento y la forma). Los animales inferiores tienen pautas de comportamiento más rígidas y, comúnmente, las situaciones de reconocimiento de formas establecidas constituyen la pauta de movimiento que atraviesa la retina de una rana para indicar "mosca" u otro insecto ingerible (Lettvin, Maturana, McCulloch y Pitts, 1959).

Una gran parte de la entrada visual es redundante y contiene bastante más información que la que cualquiera podría darse cuenta, y mucha de ella puede eliminarse. Por ejemplo, una caricatura puede tener una gran cantidad de información con unas cuantas líneas simples.

Mediante el análisis de los movimientos oculares, Mackworth y Morandi (1967) demostraron cómo se pasa por alto la información redundante. Dividieron dos dibujos en 64 cuadros cada uno y determinaron el tiempo que el ojo se detenía en cada cuadro, conforme los sujetos iban revisándolos. Los autores advirtieron pautas de movimientos oculares similares a las descritas por Yarbus (1967).

Todos los contornos redundantes o pronosticables fueron objeto de un número reducido de fijaciones. Las relaciones entre las densidades de fijación y la reconocibilidad estimada indicaron que una escena puede dividirse en características informativas y zonas redundantes. De ordinario, los ojos se dirigen inteligentemente, incluso en la observación casual de imágenes, fijándose aproximadamente 3 veces por segundo. Mackworth y Morandi (1967) señalan que la percepción no es un proceso de muestreo pasivo —las primeras selecciones no dejaron tiempo para estudiar cada región— e indicaron que la visión periférica elimina la estimulación que redundante de las imágenes. "El proceso perceptual", consideraron, "constantemente trata de encontrar regularidades y constancias simples que permitan percibir y descartar los estímulos redundantes indeseables, los cuales pueden sobrecargar los canales de entrada."

Los mecanismos de reconocimiento de formas permiten reconocer inclusive cuando se alteren la forma de presentación, como la perspectiva, o las relaciones de brillantez; estos mismos mecanismos permiten "completar" las figuras, a pesar de que falten sus partes (por ejemplo, en el caso de un círculo incompleto). Lashley (1930) encontró que las ratas educadas a discriminar formas blancas sobre fondo negro no se perturban por la inversión de las relaciones de brillantez, como tampoco por la sustitución de formas sólidas por sus bosquejos, ni por los delineamientos parciales que conserven algo de las proporciones de la figura original. Sutherland (1968) encontró que la discriminación podría transferirse aun cuando el tamaño o la forma fueran alterados. Lashley (1930) indica que, en muchos casos, es obvio que los estímulos equivalentes no tenían que ver en lo absoluto con los elementos retinianos activados durante el aprendizaje: la prueba puede resolverse mediante un conjunto completamente inexperto de receptores. Las formas equivalentes sólo tienen en común las proporciones de intensidad o dimensión.

En una publicación de 1925, Katz [fragmentos traducidos por Krueger (1970)] trataba sobre cómo se completa lo faltante en los conceptos perceptuales. Señaló que los dedos extendidos y separados, colocados sobre la superficie de un cepillo de cerdas, únicamente sienten las puntas de éstas pero en otro sentido, también sienten los espacios que hay entre las cerdas; el sujeto no experimenta una "nada" táctil, sino que también siente el espacio vacío. Katz (Krueger, 1970) resta importancia a las señales locales de los receptores; advierte que un objeto conserva su forma y cualidades, aun cuando se le pase de la mano a zonas menos sensibles que, de haber experimentado el objeto en primer lugar, no habrían producido igual impresión ni permitirían reconocerlo. Si se tienen los dedos separados y colocados en una superficie, se percibe sólo un objeto, aunque en realidad haya cinco sensaciones (J. J. Gibson, 1966).

a) Percepción en que interviene el movimiento del sujeto

La mano es un órgano sensorial unitario, al igual que el ojo. Katz [citas traducidas por Krueger (1970)], al hablar del tacto como un sentido exteroceptivo, describe los aspectos objetivos ("siento un objeto aguzado") y subjetivo ("siento que algo me pincha") del tacto. Por el contrario, en el caso de la visión sólo existe el aspecto objetivo y todas las impresiones se proyectan "al exterior". Este mismo autor afirma que el aspecto subjetivo es más fuerte en aquellas partes del cuerpo donde rara vez se usan para obtener información táctil. Katz (Krueger, 1970) también indica que a la mano en sí, y no a los receptores, puede considerársele como el órgano del tacto. Los sistemas perceptuales, incluido el del tacto, son exploratorios. J. J. Gibson (1966) divide al sistema perceptual en el "receptor" (las partes inmóviles) y el "órgano" (las partes móviles). Afirma que el orden sucesivo puede ser equivalente al orden adyacente y señala que la conciencia de las impresiones temporales y sucesivas de la retina está totalmente fuera de la experiencia perceptual. El problema de percibir mediante el escrutinio sólo se presenta si se supone que cada muestra es discreta o aislada, respecto de sus vecinas en la misma serie; pero si la sucesión contiene una escena, entonces no surge tal problema (J. J. Gibson, 1966). MacKay (1965) señaló que la percepción puede permanecer constante bajo el movimiento voluntario, precisamente debido a que la imagen óptica oscila; la oscilación es parte del objetivo del movimiento. Para



mantener la estabilidad del mundo visual no se necesita una señal de anulación, así como no se requiere hacer cambios retroactivos de la imagen.

b) Perspectiva y profundidad

La percepción del espacio, así como la de la profundidad y el movimiento dependen generalmente de conjuntos de transformaciones y no posición relativa en el medio, el espacio tiene que reorganizarse continuamente a resultados de la interacción entre los sistemas posturales, y de la que hay entre los campos receptores de contacto y de distancia. Gregory (1965) considera que la apreciación del tamaño es el proceso activo del cerebro gracias al cual, el sujeto puede obtener la perspectiva y la tridimensionalidad de las imágenes. Por ejemplo, señala, los objetos indicados en los dibujos como "más lejanos" son sujetos de una ampliación sistemática por parte de los procesos de asociación del tamaño.

La información que se obtiene a través del sistema táctil generalmente se adquiere por exploración secuencial (por ejemplo, cuando los dedos recorren el contorno de la mesa), en tanto que la mejor parte de la información visual se procesa de manera simultánea (por ejemplo, cuando se ven los pormenores de un rostro). Con todo, parte de la entrada táctil se capta simultáneamente, y mucho de la entrada visual se obtiene de manera secuencial o sucesiva. Hace algunos años, Lashley (1951) comentó: "incluso en el caso de la visión, puede cuestionarse el que la estimulación simultánea produzca directamente o no los conceptos espaciales. Generalmente, el objeto visual se examina por los movimientos del ojo y su forma es una reconstrucción de dicha serie de excitaciones. Aun con las exposiciones taquistoscópicas, la posdescarga permite hacer un examen temporal y, con la fijación visual, los ajustes de la atención permiten un escrutinio eficaz." Este autor consideraba que los órdenes espacial y temporal son casi totalmente intercambiables en la acción cerebral.

Hay una diferencia entre percibir y ver en perspectiva; de acuerdo con J. J. Gibson (1966): cuando el pintor atiende al objeto mismo que pinta, entonces percibe, pero cuando atiende a la pintura, entonces ve en perspectiva (y registra sensaciones). Ese autor indica que el hombre no prestó atención a la perspectiva mientras no aprendió a dibujar (y de hecho, la perspectiva no se desarrolló cabalmente sino hasta el siglo XVII), así como los niños no son conscientes de los aspectos o formas hasta que advierten que los dibujos son superficies. Según Teuber (1960) el problema de cómo y cuándo interactúan las actividades de las dos retinas en el sistema nervioso sólo es una forma especial del problema de integrar formas: "en realidad, las percepciones a cargo de las diferentes partes de cada ojo y las correspondientes a las superficies táctiles, plantean los mismos problemas no resueltos."

Por lo general, conforme se aproxima un objeto, ocurren tres cambios: los ojos convergen, aumenta la acomodación y, asimismo, varía el ángulo subtendido por el objeto. No obstante, desde el punto de vista perceptual el objeto conserva el mismo tamaño. La constancia es el resultado de la compensación que "encoge" al objeto que se aproxima mediante a un acomodamiento cada vez mayor. Teuber (1960) describe estudios que revelan este mecanismo mediante la inducción de la micropsia y la macropsia producida por drogas. Si se paraliza el cristalino con atropina, permanece acomodado cuando el sujeto mira un paisaje y luego trata (infructuosamente) de ajustarlo a un objeto próximo. No obstante, los objetos distantes se reducen (micropsia). Se obtuvo el efecto opuesto con fisostigmina, que indujo un espasmo de acomodamiento y lo mantuvo para los objetos cercanos. Los intentos de ajustarse a los objetos distantes produjeron macropsia, es decir, ampliación de las imágenes distantes. Marg y Adams (1970) han proporcionado pruebas preliminares de la existencia de mecanismos nerviosos que pueden constituir el sustrato de estos fenómenos. Tomaron el registro de tres células de la corteza visual del hombre, que cambiaba la dimensión del campo de receptor con los cambios de distancia e indicaron que estos pueden ser los fundamentos de un mecanismo de acercamiento y alejamiento.

Held y sus colaboradores hicieron estudios sobre la función de la participación motriz en el aprendizaje visual, con gatitos activos y pasivos (véase la explicación más adelante, en la sección 2, sobre "aprendizaje"); dichos estudios son importantes porque sus resultados indican una discriminación

de la dirección visual (localización egocéntrica), en respuesta al efecto de profundidad que ejerce el ojo normal (activo) del gatito. Es probable que los animales que emplean la visión monocular, para discriminar entre diferentes profundidades de un "abismo visual",\* únicamente utilicen los diferentes desplazamientos de sus imágenes retinianas durante el movimiento (Walk y Gibson, 1961). Esto indica que se proyecta un conjunto de direcciones visuales, como si se calculara la distancia por triangulación. Con el ojo pasivo no se puede

\* El "abismo visual" consiste en un desnivel, semejante a un escalón cubierto por un vidrio. No hay peligro de que el sujeto caiga, puesto que entre la superficie ocupada por éste y el vidrio no hay continuidad; no obstante, el desnivel es visualmente perceptible. Un gato normal no caminará sobre el vidrio. desarrollar dirección visual egocéntrica, a falta de la realimentación visual que depende del movimiento (Held y Hein, 1967).

## 2. APRENDIZAJE

El aprendizaje requiere tanto la capacidad de formar asociaciones como la de resolver problemas y descubrir relaciones importantes en la situación. No es el hecho de aprender, sino lo que se aprende, lo que distingue a los animales dentro de la escala evolutiva. Para el aprendizaje de los organismos superiores se necesita una percepción de relaciones, la cual queda fuera del alcance de los inferiores (Lashley, 1949).

Numerosos factores influyen en la velocidad y eficacia del aprendizaje. Entre estos están la disposición al aprendizaje, el grado de atención, el grado de motivación, la experiencia, el estado psicológico actual y el tipo de estímulo que se presenta (Gerard, 1961). Por ejemplo, la atención selectiva capacita al sujeto a concentrarse en una forma particular de la estimulación ambiental, como en una conversación de las muchas de una fiesta de coctel, o en los subtítulos de una película cinematográfica en lengua extranjera. Como J. J. Gibson ha indicado (1966), el lapso de atención puede aumentarse con la práctica y ampliar sus alcances. Aprender a no atender a los estímulos es tan importante como a aprender a atender a otros en particular [de hecho, una gran parte del control nervioso superior es inhibitoria (capítulo 5)]. En sus estudios con perros privados sensorialmente, Melzack y Burns (1964) notaron que la incapacidad de pasar por alto ciertos estímulos fue el principal resultado de esa privación.

El aprendizaje es un factor crítico para el desarrollo fructífero de los sistemas de sustitución sensorial y, obviamente, se relaciona con muchas otras materias que se tratan en esta monografía. En esta parte nos limitaremos a considerar las características del aprendizaje perceptual, algunos mecanismos nerviosos del aprendizaje, y a comentar algunos aspectos del aprendizaje mediante sistemas de sustitución sensorial.

### a) Aprendizaje perceptual

A los cinco años de edad, mi hija, observó a un pájaro y un avión que aparentemente volaban en direcciones convergentes; temió que fueran a chocar. Aun no había aprendido a aplicar la apreciación del tamaño, a calcular la velocidad ni a hacer juicios de profundidad adecuados a la situación. Por lo que respecta al desarrollo de una actitud pictórica, J. J. Gibson (1966) indicó que "las constantes de un arreglo pictórico, la información acerca de el perro, el gato, el hombre, la casa o el automóvil se adquieren muy pronto, pero no se echa de ver la organización de la ... forma del objeto, y los niños no asumen una actitud pictórica frente a los objetos ordinarios, sino hasta que aprenden cómo hacerlo." Es obvio que la percepción en el complejísimo medio humano es una capacidad que el recién nacido tiene en forma muy primitiva y que debe perfeccionarse mediante el aprendizaje. J. J. Gibson (1966) dice que al aprendizaje perceptual se le ha conceptualizado como un proceso de "enriquecimiento", pero mejor debería considerársele como un proceso de "diferenciación".

El movimiento generado por el propio sujeto es de gran importancia en el proceso del aprendizaje perceptual [Katz, citas traducidas por Krueger (1970); Held y Hein (1967)]. "El individuo que explora un lugar desconocido, mediante la locomoción, produce transformaciones de la disposición óptica con el propósito

único de aislar lo que permanece constante durante estas transformaciones" (J. Gibson, 1966).

#### b) Mecanismos neurales

Se han realizado amplios estudios sobre los mecanismos nerviosos en que se funda el aprendizaje, pero en esta sección únicamente se incluyen algunos que se han considerado pertinentes a la materia de la sustitución sensorial.

Durante muchos años se ha pensado que uno de los sustratos nerviosos principalmente del aprendizaje consiste en los cambios de las propiedades de las sinapsis. Eccles (1964b, 1965a) resumió muchos de estos en su bien logrado análisis de la fisiología sináptica. Consideró la posibilidad de que las terminales sinópticas del cerebro den lugar a nuevas ramas, facilitando así nuevas sinapsis, y que una sinapsis puede desarrollar una mayor área activa a través del uso. Eccles (1965a) señaló que, cuando se activan las sinapsis en rápidas repeticiones, en los niveles superiores del cerebro se desarrolla una gran potencia sináptica, mientras que esto no sucede con tanta eficiencia en la médula espinal. Así pues, en el cerebro se observa una labilidad o plasticidad sumamente desarrollada, misma que podía ser el fundamento del aprendizaje. Melzak y Bums (1964), en sus estudios con perros privados de los sentidos, informaron que se produce el inverso de la pauta de activación, la cual se desarrolla por la inhibición que resulta del aprendizaje. Estos autores advirtieron un comportamiento inadecuado; puede considerarse que este se debe a la falta de desarrollo de mecanismos de control centrífugo. Estos autores indican que la experiencia puede influir en la elección de ciertas pautas que sirven de ayuda a la percepción y a la respuesta, en tanto que otras pautas (o partes de ellas) son inhibidas, o bien filtradas, de lo cual se infiere que la elección de la información constituye un proceso activo. A falta de experiencia, todos los estímulos de un nuevo medio son igualmente significativos o carentes de sentido; el no poder filtrarlos conduce a una atención excesiva, la cual interfiere con los mecanismos que normalmente actuarían para elegir las claves de las respuestas adaptativas (Melzack y Buras, 1964). Al comentar el artículo de Melzack y Burns, Thompson (1964) sugirió la posible importancia de estos datos para el caso opuesto, los fenómenos de disposición al aprendizaje. Los sujetos que tienen mucha experiencia en relación con problemas de cierto tipo (por ejemplo, de matemáticas) pueden aprender más rápidamente de un nuevo problema de dicha clase. W. A. Wilson (1965) notó que la "disposición al aprendizaje" de los monos podría transferirse entre las modalidades visual y táctil; se observó que los animales con experiencia visual tenían más capacidad en relación con los problemas táctiles, y viceversa.

Lashley (1949) afirmó que, "en su organización funcional, el sistema nervioso consta de esquemas de pautas básicas, dentro de las cuales se ajustan espontáneamente los estímulos nuevos. Inclusive en el caso de actividades aprendidas, el aprendizaje puede entrañar, y tal vez lo hace muy frecuentemente, la organización de un esquema generalizado nuevo, en vez de la formación de una asociación limitada." Por ejemplo, con el lenguaje, la forma gramatical de cada uno es lo que se aprende, pero una vez adquirida, se dan espontáneamente nuevas palabras o idea con arreglo a la estructura del lenguaje.

En una serie de estudios emprendidos por Held y sus colaboradores (por ejemplo, Held y Hein, 1967) se recalca la importancia de la que tiene la participación motora en el aprendizaje. Con un grupo de gatitos, el aprendizaje visual se restringió a una de dos situaciones: un grupo (el activo) caminaba en un círculo tirando de una góndola en la que iba un gatito del segundo grupo (pasivo). Ambos grupos experimentaron la misma estimulación visual, pero los gatitos activos coordinaron su aprendizaje visual con la actividad motora (locomoción), en tanto que el grupo pasivo no lo hizo así. Después de muchas horas de este entrenamiento, el grupo activo mostró respuestas normales a una serie de pruebas, incluida la del abismo visual, en tanto que el grupo pasivo dio respuestas anormales. En un experimento similar, a los gatitos se les cubrió un ojo durante el movimiento activo, mientras que el otro ojo permanecía descubierto durante el movimiento pasivo. La entrada visual del ojo receptor solamente durante el movimiento pasivo tampoco pudo mediar un comportamiento

visual normal, en tanto que el ojo descubierto durante el movimiento activo sí permitió un comportamiento visual normal.

Desde 1897 se ha reconocido [Bryan y Harter, citados por Attneave (1961)] que la adquisición de una capacidad perceptual predominante (por ejemplo, la recepción o lectura del código Morse) y la adquisición de una destreza motora (emplear la clave o mecanografiar) son procesos notablemente similares. Ambos son procesos lentos, con varias mesetas o periodos de no aprendizaje.

Bryan y Harter [citados por Attneave (1961)] consideraron que la reanudación del progreso después de la meseta dependía de la organización del material en unidades más grandes, ya fuera perceptuales o motoras. G. A. Miller (1956), elaboró aún más este concepto y señaló que en la memoria inmediata sólo pueden tenerse presentes unos 6 u 8 objetos a la vez; además, indicó que no importa si dichos objetos presuponen muchos o pocos receptores del organismo, ni que las unidades o "fragmentos" contengan pocos o muchos bits de información (en el capítulo 2, sección 2 a, se estudia más ampliamente la importante contribución de Miller).

Respecto al aprendizaje motor, Paillard (1960) afirma que "el mejoramiento de la ejecución motora se caracteriza esencialmente por la restricción selectiva de los movimientos estrictamente necesarios para llevar a cabo la acción. A medida que la precisión de la atención aumenta con el aprendizaje de una tarea que requiera habilidad, la tensión ejercida disminuye, y desaparecen los movimientos parásitos en tanto que los componentes motores se van liberando, cada vez más, del control superior. Asimismo, "los receptores de distancia se liberan progresivamente de parte de sus funciones originarias y... finalmente, tienen que desempeñar la sola función de llevar a cabo la acción perfectamente automatizada y de suspenderla." La principal diferencia entre el aprendizaje motor y el sensorial, por un lado, y los movimientos diestros, por el otro, es que estos últimos, al ser estereotipados, requieren menos control central, en tanto que la entrada sensorial es menos pronosticable. Con todo, Paillard (1960) afirma que la ejecución de las formas de movimiento manual muy fluidas, por ejemplo, dependen de la postura inicial de los segmentos. El mismo efecto final puede obtenerse de cientos de maneras diferentes y un movimiento dado nunca podrá reproducirse de manera idéntica. En un estudio de aprendizaje con una sola capa de células de la corteza motriz del gato, O'Brien y Fox (1969) demostraron que las células multisensoriales mostraban las alteraciones más visibles en cuanto a las respuestas. Sin embargo, aún no se sabe cuáles son los agregados celulares que participan en el aprendizaje. Hubel [información de Teuber (1965a)] estudió los gatos criados por Held, con aprendizaje sensorial normal en un ojo y falta de percepción normal en el otro debida a la falta de control motor (véase más atrás). Hubel encontró que los campos receptivos eran normales e indicó, concordando con Teuber (1965a), que las interacciones entre el movimiento autoproducido y la entrada reaférente deben ocurrir a un nivel superior, más allá de la corteza visual. Esta conclusión está apoyada por el análisis del resultado del aprendizaje visual a través del ojo del gato que había sido cerrado desde el nacimiento hasta los 3 meses de edad. Los campos receptivos permanecieron más o menos anormales, pero el comportamiento visual mejoró con la práctica (capítulo 3, sección 3, c).

En un estudio reciente de Shlaer (1971) se demuestra que la formación y mantenimiento de las formaciones corticales permanentes se modifican con el aprendizaje perceptual. Se crió a gatitos con prismas frente a los ojos, los cuales producían una disparidad del plano vertical. A los 4 meses de edad se determinó la disparidad necesaria para estimular al máximo a una muestra de células corticales binoculares. La distribución de la disparidad óptima fue anormal y cambió en el sentido que se compensaba la disparidad producida por el prisma. En numerosos estudios se han investigado zonas de la corteza asociativa específicas del aprendizaje con cierta modalidad. Por ejemplo, Blakemore y Ettliger (1968) estudiaron el aprendizaje y discriminación de los monos; encontraron que el extirpar corteza temporal se impide el aprendizaje visual, mas no el táctil; y la extirpación del lóbulo parietal posterior impide el aprendizaje táctil, pero no el visual (los estudios relacionados se describen en el capítulo 3).

### 3. REPERCUSIONES EN LA SUSTITUCIÓN SENSORIAL

Los principales factores de la sustitución sensorial accesibles al estudio que puede efectuarse con los sistemas disponibles al presente. Hasta que puedan emprenderse los estudios neurofisiológicos apropiados, los estudios perceptuales seguirán siendo la fuente principal de datos relacionados con la sustitución sensorial.

Los estudios con el STSV han proporcionado pruebas de la importancia que tiene el control motor en la percepción, la capacidad de la piel para transmitir información espacial tridimensional (incluidos los medios "visuales" de análisis de información), la capacidad de una superficie receptora con poca capacidad de resolución bipuntual estática para transmitir información pormenorizada de formas presentada en secuencia y las funciones altamente adaptativas que desempeñan las superficies de receptores.

Incluso pueden obtenerse ilusiones "visuales" a través de la piel; por ejemplo, el "efecto de la cascada" 3 lo han descrito sujetos ciegos o que poseen el sentido de la vista pero han sido vendados. Entre otras tareas complejas, los sujetos experimentados han aprendido a discriminar entre fotografías de miembros del personal y han sido capaces de describir detalles como la longitud del pelo y si la persona usa gafas o no. En la sección 3, a, se presentarán algunos de estos estudios, antes de relacionarlos con los conceptos y estudios pertinentes de la percepción y el aprendizaje tratados en la sección 3, b.

#### a) Datos experimentales de los estudios con el STSV

En todos los estudios del STSV en que se ha empleado el sistema vibrotactor fijo, montado en una butaca de dentista (fig. 1), se usaron claves "monoculares" estáticas para transmitir toda la información que recibieron sujetos ciegos. Los tipos de disposiciones espaciales que constituyen estas claves son los que tradicionalmente se han empleado en la pintura para representar un mundo tridimensional sobre un plano. La percepción aguzada del mundo, en un estado monocular estático, fue lo que originalmente dio origen a la representación precisa de la perspectiva, el sombreado, la constancia de tamaño y otras manifestaciones planas de la tridimensionalidad."

El sistema táctil del sujeto funciona como lo haría el sistema visual de la persona normal, si ésta se hallara sentada en una silla, con la cabeza y el cuello inmovilizados, además de tener un ojo cubierto, un campo visual estrecho (entre 2 y 10 grados) y que sólo pudiera mover lentamente los ojos. Esencialmente, esta percepción limitada proporciona, el punto de vista de una perspectiva unipuntual en el campo de la pintura (fig. 13). Cuando se dispone de un solo punto de vista o de una perspectiva unipuntual se está tratando con la relación entre la altura del ojo y el rayo central visual, que es una línea directa desde el ojo hasta el objeto observado. En el adiestramiento se coloca un exhibidor típico 20 grados por debajo del nivel visual de la cámara, poniendo el punto de fuga del exhibidor por encima de la altura del ojo. Así, los objetos colocados sobre la mesa parecen un tanto reducidos, mientras que los objetos más lejanos a ella se ven como si estuvieran a un nivel más alto en el campo visual, con respecto a los más cercanos. Claves de este tipo pueden aprenderlas los sujetos ciegos mediante sistemas táctiles de sustitución visual para calcular la posición y distancia relativas de

Fig. 13. Principios de la perspectiva demostrados mediante un sistema táctil estático de sustitución de la visión. Cuando los objetos (indicados aquí como líneas verticales gruesas) son colocados en la superficie de la mesa de manera que estén en el mismo plano horizontal (vista lateral), la disparidad entre sus bases en el plano vertical es función de la altura de la cámara (nivel ocular) por arriba del objetivo (vista frontal). En la figura 14 se muestra un objetivo real. [Reproducido con la autorización de los autores, el director y los editores de Med. Biol. 1/lus., 20, 6-12 (1970).]

varios objetos colocados sobre una mesa. La importancia de esta experimentación y evaluación converge en un resultado significativo. Con el adiestramiento y las técnicas de presentación adecuados a las capacidades y limitaciones del sistema

monocular estático, los sujetos ciegos aprenden los conceptos visuales necesarios para formular diversos juicios espaciales (Bach-y-Rita y cois., 1969a). Por ejemplo, pueden hacer evaluaciones precisas de tamaño, distancia, rotación y otros conceptos tridimensionales, según se les van presentando en un exhibidor bidimensional; además, pueden aplicar este aprendizaje a otro tipo de configuración de objetos.

Si el sujeto que ha perdido la vista a edad temprana, entonces las claves perceptuales que se usen para hacer estas evaluaciones tienen que demostrarlas, explicarlas y emplearlas ellos mismos como instrumentos intelectuales. Para determinar la distancia relativa entre dos objetos colocados sobre una mesa, una persona sin experiencia visual debe aprender previamente el conjunto de claves visuales, así como la manera de aplicarlas posteriormente en nuevas situaciones. Se ha oído a los sujetos razonar: "Veamos, la base del cono está debajo de la base del tetraedro, de suerte que éste debe estar más lejos." No obstante, después de adquirir cierta experiencia, los sujetos pueden hacer estimaciones precisas de la distancia que hay entre los objetos, según su altura relativa en el campo visual; un sujeto nos informó que había hecho un juicio inmediato de la orientación de un cubo a base de las claves que había aprendido, pero sin pasar por el largo proceso de razonamiento que había usado tantas veces antes. La verdad es que se realiza un proceso de aprendizaje y las siguientes consideraciones e ilustraciones de varios tipos de presentación de los estímulos son el resultado de una amplia investigación, practicada hace ya algún tiempo y encaminada a acelerar dicho proceso.

Ya se mencionó la clave que muchos ciegos consideran como su recurso principal para determinar la distancia relativa, es decir, la altura aparente de los objetos en el campo visual. Esto se ha demostrado eligiendo dos objetos bien conocidos para el sujeto, colocándolos de manera que no se traslapen y a distancias variables entre sí sobre el plano frontal (fig. 14). Los sujetos aprenden rápidamente a distinguir las diferencias de altura aparente y, al parecer, esta clave es más importante para determinar la distancia que otras que pueden usarse por ejemplo, que los objetos más lejanos se ven como si fueran más oscuros. Nuevamente, esto puede ser una función de las limitaciones del sistema, y no una observación realmente válida.

Cuando un sujeto se sienta en la silla del STSV (fig. 1) y se ocupa de tareas en que se requiere identificar ciertos objetos, así como juzgar el tamaño de estos, los objetos se colocan a una distancia conocida. Sin esta información no sería posible formular juicios precisos, puesto que el sujeto no puede moverse en relación con los objetos que estudie. No obstante, con el nuevo sistema portátil desaparece esta dificultad. Por ejemplo, cuando se puso una mano frente a la cámara, controlada por el sujeto ciego, sin informarle acerca de la distancia, éste afirmó: "es un objeto más o menos como el Sol, con rayos que salen de él", y puso su propia mano con los dedos extendidos. En igual forma, cuando se colocó frente a la cámara un rollo de cinta adhesiva, el sujeto ciego afirmó: "es un círculo compacto, pero podría ser cualquier cosa desde la llanta de un automóvil hasta un cheerio (cereal que se encuentra en forma de meditas de menos de 1 centímetro de diámetro)."

Es interesante ver lo que puede lograrse en cuanto a identificar objetos cuando se presenta la oclusión, puesto que el sistema vibrotáctil no tiene forma de ampliar el contorno que se traslapa mediante el color,

Fig. 14. A- muestra para apreciar la distancia relativa. La base del teléfono más distante se ve más alta en el plano vertical que la del animal de peluche. Este fenómeno también es evidente en el monitor de osciloscopio, B. [Reproducido con la autorización de los autores, el director y los editores de Med. Biol. Illus. 20, 6-12, (1970)]

Fig. 15. Oclusión por interposición de un tetrahedro entre la regadera y el observador. Tanto en la muestra real, A. como en el monitor de osciloscopio, B, puede verse la manera en que se juzga la distancia usando las características distintivas del objeto. [No obstante, los invidentes examinan generalmente estos objetos con un sistema diferente de lentes de alejamiento-acercamiento, para

poder captar más detalles de contorno. [Reproducido con la autorización de los autores, director y editores de Med. Biol. Illus. 20, 6-12 (1970).]

la sombra, ni ninguna otra manifestación cotidiana de las orillas que dividen a dos objetos. (No obstante, en el sistema de estimulación eléctrica se tiene en cuenta la escala del gris, y los sujetos ciegos puedan percibir 14 graduaciones entre el blanco y el negro.) A pesar de esta dificultad, los sujetos han llegado a ser muy eficientes para identificar objetos traslapados a partir de sus características distintivas, como el pico de una regadera o el ápice de un tetraedro (fig. 15 ). También pueden aprovechar la oclusión de un objeto con otro como otra clave monocular para hacer juicios sobre la distancia y la posición relativa. Esto puede atribuirse en parte a la posición relativa de las características distintivas; por ejemplo, si la regadera está mucho más atrás del tetraedro, su pico aparecerá más arriba de ese lado. La mayoría de los sujetos informaron espontáneamente que percibieron características distintivas dentro del grupo de objetos aprendidos, usándolas para emitir juicios sin ayuda.

Fig. 16. Disco de fieltro blanco sobre un fondo de fieltro negro, según aparece en el monitor de osciloscopio. La estimulación es recibida por la espalda del sujeto. Están representados los 400 vibradores de la matriz; pero el área más iluminada indica cuáles vibradores están activos. [Reproducido con el permiso de los autores, el director y los editores de Med. Biol. Illus, 20, 6-12. (1970).]

Además de la presentación normal (fig. 16), que es un facsímil tridimensional completo del objeto que está frente a la cámara, se puede presentar solamente el contorno de un objeto iluminado (fig. 17). Esta característica se incluyó para presentar la hipótesis de que la gran cantidad de estimulación producida por la representación bidimensional de un sólido puede oscurecer los contornos característicos.

En estudios recientes se ha demostrado que si la intensidad de la estimulación se aumenta en la presentación del contorno solamente (fig. 17), los sujetos ciegos demuestran una ejecución mejor, en comparación con la presentación normal (fig. 16) [Scadden, en preparación]. Este factor nos indica que puede incorporarse al STSV cierta forma de preprocesamiento fácilmente manejable por el sistema nervioso central, como en el caso de la visión, en que dibujos y caricaturas de trazos sencillos transmiten una gran cantidad de información.

Fig. 17. Cuadrado de fieltro blanco, según se representa en la espalda del sujeto y en el monitor de osciloscopio si se activa el circuito electrónico de presentación delineada. Un solo interruptor convierte la muestra de una presentación de imagen total en otra de solamente el contorno. [Reproducido con el asentimiento de los autores, el director y los editores de Med. Biol. Mus. 20, 6-12 [1970).]

Fig. 18.

Actualmente, durante el adiestramiento típico del laboratorio se presentan objetos blancos frente a un fondo negro. Esto proporciona un contraste máximo para el sistema de baja resolución y proporciona a la vez un contorno no distraente que sirve muy bien para el principio del adiestramiento. En esta forma de presentación, la cámara de televisión capta la luz que refleja el objeto e imita impulsos ordenados que activan a los vibradores. Cada vibrador corresponde a una posición de campo que, a su vez, corresponde a un punto de la superficie receptora de la cámara. Así pues, los estimuladores activados presentan un facsímil táctil del área iluminada que hay frente a la cámara. No obstante, en algunas situaciones es deseable activar los vibradores correspondientes a las áreas oscuras en la imagen de la cámara, en lugar de las iluminadas, como cuando se observa un objeto oscuro sobre un fondo claro. De otra forma, con el tipo de presentación analizando anteriormente, el objeto negro se vería como una forma "vacía", rodeada por una gran masa de estimulación

(fig. 18). En el laboratorio se ha demostrado que éste constituye un tipo muy difícil de presentación en cuanto a la identificación del objeto. Se pueden salvar estas dificultades eligiendo el segundo tipo de presentación, o tipo invertido, en que las unidades de la matriz vibratoria son activadas por sombras que quedan en las áreas correspondientes de la imagen de la cámara. Estas unidades se pueden elaborar con un circuito electrónico de inversión de la polaridad llamado "inversión negro-blanco". En este caso un objeto negro sobre fondo blanco se percibirá como una forma de estimulación en un contorno vacío.

Con un sistema eléctrico rudimentario de 64 puntos, portátil, unos sujetos ciegos pudieron entrar en un salón prácticamente vacío, localizar un objeto blanco colocado sobre fondo negro, caminar hacia él y tomarlo. En los primeros ensayos no hubo coordinación "ojo-mano", por lo que el sujeto, al tratar de alcanzar el objeto, se pasaba de distancia o le faltaba, o bien fallaba yéndose hacia la izquierda o hacia la derecha del objeto. No obstante, con la práctica, los sujetos pudieron alcanzar con precisión el objeto o levantarlo (fig. 5). Cuando se colocaron varias letras en una pared, los sujetos aprendieron a localizarlas y a caminar hacia ellas; también aprendieron a identificar correctamente la letra requerida y colocar con precisión un dedo sobre ella. La tarea les tomó aproximadamente de 10 a 15 segundos, contados a partir del momento en que el sujeto entraba al aula (Scadden, en preparación).

La mayor parte de estudios sobre STSV estudiados hasta aquí fueron presentados de manera anecdótica en diversos informes previas (Beach-y-Rita y cois., 1969a; Bach-y-Rita, Collins, Scadden, Holmlund y Hart, 1970; Scadden, 1969). Esos datos anecdóticos han sido de enorme utilidad en nuestro empeño por desarrollar equipos de STSV más avanzados, de mayor resolución y portátiles. No obstante, también se emprendieron numerosos estudios cuantitativos. Algunos de ellos se estudian adelante. En otra parte se han presentado informes de investigación más extensos (Bach-y-Rita y cois., 1969b, 1970; B. W. White y cois., 1970; Scadden, 1971).

Para determinar umbrales bipuntuales de vibración en la dermis de la espalda, se empleó una matriz de tactores del mismo tipo que los que se usaron en el STSV vibrotáctil. El aparato consistió en una hilera de 5 tractores mecánicos de vibración, dispuestos en una caja de plástico. El espaciamiento entre los 5 tactores se dispuso de manera que las distancias entre estímulos de 10 a 60 milímetros estuviesen disponibles en pasos de 10 milímetros. El punto de contacto para cada tactor era un hemisferio de plástico con un radio de 0.5 mm. Los puntos de contacto se centraron en aperturas de 8 milímetros, en una platina de lucita transparente, cuya parte plana quedaba sobre la piel. El tactor de vibración hacía contacto con la superficie de la piel durante, aproximadamente, un tercio de su periodo de excursión. Visto a la iluminación estroboscópica, se advirtió que el tactor oprimía la superficie de la piel a un máximo aproximado de 1 milímetro. La deformación de la piel se limitó al área inmediatamente inferior a la apertura y la platina de lucita impedía que se propagaran las ondas a lo largo de la superficie de la piel. Ya alcanzado el punto máximo de su excursión o desplazamiento, el tactor se retiraba del contacto, separándose unos tres milímetros por encima de la superficie de la piel. Ésta, previamente deprimida, recuperaba su superficie plana inmediatamente después de retirarse el tactor. De esta suerte, el estímulo aplicado a la piel en el punto de contacto no era un movimiento continuo sinusoidal sino más bien una serie de impulsos o "pinchazos", limitada a un área de 8 milímetros de longitud.

En el primero de los dos estudios con este aparato se usaron presentaciones simultáneas de estímulo, —empleando el método de estímulo constante—, las cuales produjeron un umbral medio de 17.8 milímetros. En el segundo estudio, tanto el umbral simultáneo como el sucesivo se aproximaron a los 11 mm. Estos resultados difieren de los estudios clásicos, en los cuales se han empleado compases de tacto que arrojaban umbrales simultáneos de 68 mm y umbrales sucesivos de 17 (Eskildsen y cois., 1969).

La perspectiva lineal y la claridad de resolución se estudian simultáneamente mediante la representación, en varias posiciones de inclinación, de un cuadrado blanco de 15 cm, dividido en cuadrantes por gruesas líneas negras. Se presentaron 20 ensayos al azar a cinco sujetos ciegos adiestrados; se



les pidió que indicaran la dirección de la inclinación. En el exhibidor se presentaron dos claves: primera, la convergencia de las líneas interior y exterior hacia la dirección de la inclinación y, segunda, la claridad de resolución, suministrada por la iluminación del laboratorio, haciendo que el lado más lejano se viera menos claro. Además, la reducción del objetivo debida al paralaje servía como una clave inmediata del plano de inclinación. Después de un intervalo de preparación de 10 ensayos, los sujetos alcanzaban una precisión promedio del 90%, en cuanto a la dirección de la inclinación, y del 100%, en cuanto al plano de inclinación. A esto siguió otra secuencia en la que se empleó una iluminación uniforme para todo el campo; así se eliminó la clave de la claridad de resolución. La precisión promedio de esta secuencia fue del 75%, con 100% de precisión, en cuanto al plano de inclinación. La perspectiva lineal proporciona el fundamento para juzgar la inclinación, mientras que la claridad de resolución provee de información útil adicional (Scadden, presentado en el Congreso de la Asociación Psicológica Occidental, 1969).

En una serie de estudios, se comparó el desempeño de 6 sujetos ciegos experimentados que usaban el STSV, por un lado, y de 6 sujetos normales que veían el monitor de osciloscopio. En seguida trataremos de los 4 experimentos realizados con estos 12 sujetos. 1) Se prepararon cuadrículas de líneas paralelas negras y blancas con 5 grados de dificultad, mismas que tenían 4, 6, 8, 10 y 12 pares de líneas. Estos estímulos fueron presentados de manera vertical u horizontal, en orden aleatorio y mediante diapositivas fotográficas. Se le pedía al sujeto que detectara la orientación, y se anotó la latencia de su respuesta. 2) Parte de un gran tablero de ajedrez se fotografió a un ángulo de 70 grados de la perpendicular, de suerte que la diapositiva aparecía con cuadrados

Fig. 19. El observador ve hacia abajo la mesa sobre la cual se ha colocado el tablero ajedrezado. La mesa es horizontal respecto del nivel del ojo, de manera que su punto de fuga estará a este nivel. En el ángulo "a" el tablero estará situado perpendicularmente respecto de la visual, de manera que las líneas paralelas no se unirán en la distancia. En el ángulo "b", el tablero se inclina alejándose del ojo y no es perpendicular a la visual, de suerte que las líneas parecen unirse y acortarse. [Reproducido con permiso de los autores, el director y los editores de Med. Biol. Mus. 20, 6-12 (1970).]

Fig. 20. Tablero proyectado sobre una pantalla translúcida, A. El monitor de osciloscopio, fí, muestra una parte de ella cuando se ajusta la lente de acercamiento-alejamiento de la cámara de televisión para obtener un campo visual de aproximadamente diez grados. [Reproducido con permiso de los autores, director y editores de Med. BroJ. Mus. 20, 6-12 (1970).]

inclinados y convergentes en blanco y negro. La proporción de convergencia era de 2:1, con un total de 60 cuadrados blancos (figs. 19 y 20). Haciendo girar la diapositiva en el proyector, la dirección de convergencia podía presentarse hacia arriba, hacia abajo, a la derecha o izquierda. Se suministró una serie aleatoria de 20 presentaciones por prueba; el adiestrador registró la latencia y la precisión de la respuesta. En relación con la tarea de juzgar la inclinación del tablero, el grupo normal tuvo mayor precisión (97.5% a 82.9%,  $p < 0.01$ ) y las latencias de este mismo grupo fueron considerablemente más cortas (2.8 a 8.4 segundos,  $p < 0.001$ ) que las del grupo ciego. Los sujetos de este grupo, restringidos a la manipulación de la cámara, fueron un tanto más lentos en explorar la imagen que los sujetos normales, quienes escudriñaban visualmente el monitor, lo cual tal vez explique la diferencia de latencias. En las pruebas y adiestramientos subsecuentes, 3 de los sujetos ciegos han logrado un criterio de 100% de precisión de la discriminación. 3) Mediante diapositivas fotográficas ordenadas al azar se presentaron letras mayúsculas de imprenta. El sujeto examinaba la letra y respondía verbalmente. El adiestrador le decía al sujeto si su juicio era correcto o incorrecto; en este último caso el sujeto respondía nuevamente. La latencia de la respuesta correcta se registró y promedió respecto de 26 letras. Con 6 sujetos, la latencia promedio inicial a la

Tabla 2. Precisión de hacer apreciaciones de respuesta y latencia la orientación de la ajedreado ade sujetos ciegos y normales al línea y la inclinación del tableroOrientación deInclinación delSujetosla líneaatableroPrecisiónCiego N = 699.6%82.9%cr = 10.4Normal N = 6100.0%97.5%a = 1.5SignificanciaInsignificante $p < 0.01$ Latencia (seg)Ciego N = 61.28.4<T = 2.9Normal N = 61.12.8<r = 0.7SignificanciaInsignificante $p < 0.001$ a Los datos presentados aquí muestran que los dos grupos no difirieron con-siderablemente en cuantoa percibir la orientación de las líneas paralelas. [Reproducida con la autorizaciónde Nature (London) 221, 963-964 (1969)].

Tabla 3. Datos sobre la precisión en la identificación de la imagen (letras del alfabeto)

aPreciación

Zona del cuerpo (porcentaje)

Latencia (seg)

Abdomen 8518

Interior del muslo 7529

Exterior del muslo 7031

Espalda 5038a

Con una matriz de 10 X de estimuladores con separaciones de 12 mm colocados sobre diversas zonas del cuerpo; N = 6.

respuesta correcta fue de 52 segundos; esta latencia decayó a 17, 14 y 10 segundos a lo largo de 3 periodos de prueba sucesivos, respectivamente. 4) Para introducir el "vocabulario" de 25 objetos comunes, el adiestrador dirigió primero al sujeto en el análisis de cada uno, señalando las partes, sus relaciones, y el objeto como un todo. Subsecuentemente presentó uno de los objetos preguntándole al sujeto que era, y registró el tiempo que tomaba en dar la respuesta correcta y proporcionándole la retroalimentación que consideraba apropiada. En un principio, el lapso de reconocimiento fue de entre 5 y 8 minutos por objeto «en las primeras presentaciones. Conforme el sujeto se familiarizó más con cada objeto y con sus diferentes orientaciones posibles y, según se desarrollaron sus técnicas de análisis visual, el tiempo de reconocimiento declinó hasta ser de 5 a 20 segundos, después de 10 o más horas de adiestramiento.

En los experimentos de resolución, al presentarse letras mayúsculas -usando 10 hileras de estimuladores (matriz de 200 puntos) por letra-, seis sujetos ciegos lograron una precisión de 69.6%; con 20 hileras de estimuladores (matriz de 400 puntos) se logró una precisión de 87.5% de reconocimiento.

Se hizo otro experimento con una imagen (de letras) que abarcaba una matriz con 10 X 10 de estimuladores, con centros separados a distancias de 12 mm; se obtuvieron los datos preliminares que se ven en la tabla 3, para lo cual se usó como parámetro el lugar estimulado del cuerpo; se utilizaron 6 sujetos (Scadden, en preparación).

Por otra parte, Scadden (1971) informó recientemente de experimentos en que se compara el desempeño de sujetos ciegos con el STSV, con matrices de estímulos vibrotáctiles de 400 y 200 puntos. En uno de estos experimentos se usaron anillos vacíos (negros) de diversos tamaños (correspondiendo el más pequeño a un solo estimulador) dentro de círculos totalmente blancos, colocados sobre un fondo negro. Durante cada prueba se colocaban un círculo y un anillo junto a un círculo totalmente blanco; se le pedía al sujeto que revisara los exhibidores con la cámara e informara cuál círculo era totalmente blanco, el de la derecha o el de la izquierda. En este y otros estudios de los que Scadden (1971), informa muy pormenorizadamente, los sujetos obtuvieron desempeños cada vez mejores, aunque mínimos, con la matriz de estimuladores de 400 puntos.

b) Importancia de los estudios con el STSV para los conceptos y el aprendizaje perceptuales

Para estudiar la percepción deben tenerse en cuenta ciertos fenómenos perceptuales que a menudo han pasado por alto los fisiólogos que estudian la sensación. Los siguientes, que analizó Teuber (1960), son algunos de los que yo

considero particularmente importantes para los estudios de sustitución sensorial. Integración: algunos puntos de una configuración de estímulos siempre se perciben como homogéneos y otros no. Tal vez, la integración de las modalidades sensoriales sea una forma especial de esta integración de la percepción. Selectividad: la percepción es selectiva: un punto se percibe por oposición a otros. Esto probablemente se deba a la preparación o sensibilización y a la acción centrífuga. Reacción a relaciones o proporciones: el organismo reacciona a razones de excitación y no a cantidades absolutas de estimulación. No podemos pronosticar, nada más con base en las características físicas de los estímulos, en qué forma se percibirá algo como similar a algo más (por ejemplo, los tonos separados por una octava). La percepción de similitud es indispensable para la capacidad de reconocer. Orden seriada o temporal: a este importante factor de la percepción a menudo se le pasó por alto en el pasado, debido a que los investigadores se atenían indebidamente al estudio de las formas estáticas. Equivalencia de ciertas pautas temporales y espaciales: dentro de ciertos límites, podemos aprehender una configuración visual o táctil, independientemente de que podamos estudiarla o sólo darle un vistazo. Esto probablemente requiere de un mapeo central del orden temporal, traduciéndolo a orden espacial (simultáneo). Teuber (1960) continúa diciendo que un aspecto fundamental de la percepción de figuras es la transposición; por ejemplo, se puede reconocer una melodía, ya sea que la entone un bajo, una soprano, en un tono u otro. Asimismo, las formas pueden reconocerse a pesar de las variaciones de sus dimensiones totales, su color y fondo, ya sea que se presenten a la vista o al tacto.

Ejemplos de estos fenómenos perceptuales pueden verse en los estudios de sustitución y rehabilitación sensorial. Entre estos está la demostración del desarrollo de estrategias de integración. En sujetos que fueron ciegos durante muchos años y han recuperado la vista (Gregory y Wallace, 1963; Valvo, 1971; capítulo 6, sección 2), el cambio del mundo táctil al visual es inmediato sólo en el caso de aquellas figuras (como número y letras) aprendidos previamente mediante el tacto. Durante las primeras etapas que siguen a la adquisición de la vista, antes de que la interacción de las modalidades sensoriales fuera funcionalmente útil, uno de los pacientes de Valvo tuvo la "visión" de una enfermera cuando la oyó entrar a la habitación, con lo cual reveló que confundía la modalidad de la información. El desarrollo de métodos de integración también se aprecia claramente en la sustitución sensorial en que los sujetos ciegos que usan el STSV aprenden a agrupar letras en ciertas categorías, dependiendo de sus características comunes: O, G y Q, forman una categoría, y N, H y M forman otra. La táctica perceptual inicial para reconocer las letras es, en primer lugar, identificar la categoría y, en segundo, cada letra de la misma.

El orden serial y temporal y la equivalencia de las pautas temporales y espaciales parecen ser factores de importancia para interpretar la información presentada a la superficie de la piel, pero a la fecha tenemos testimonios limitados a este respecto. En el sentido del tacto, el procesamiento paralelo se utiliza menos que el secuencial. No obstante, en la vida real, ninguna persona realiza un proceso paralelo ni con la visión ni con el tacto. Siempre va combinado con el recabamiento secuencial de información. La transposición de datos secuencialmente adquiridos (por ejemplo, al pasar las manos a lo largo de los cuatro lados de una mesa) en percepciones unitarias (por ejemplo, "tablas") es un artificio táctil común; así los sujetos que adquieren la vista gracias a la cirugía transfieren esta técnica a su nuevo canal de sensaciones visuales (von Senden, 1960; Valvo, 1971). Estos sujetos sólo pueden adquirir la capacidad de procesar en paralelo mediante un adiestramiento prolongado; cuando adquieren esta capacidad pueden obtener información de un sólo vistazo. La experiencia obtenida hasta la fecha con el STSV es limitada en este respecto, pero algunos experimentos realizados con sujetos ciegos que adquieren información durante exposiciones breves y sin movimiento de la cámara revelan que esto puede lograrse mediante la matriz táctil, como durante las breves presentaciones "taquitoscópicas" (de medio segundo a un segundo) de los objetos mediante una cámara inmóvil (Saunders, observaciones inéditas). Además, las sensaciones ilusorias que experimentan nuestros sujetos (como se verá más adelante en esta

sección) son posibles debido al procesamiento en paralelo. Con todo, necesitamos hacer otros experimentos, antes de que podamos determinar las capacidades de procesamiento en paralelo o simultáneo del sistema nervioso central, relativas a la información que se obtiene a través de la piel. Este factor es de considerable importancia, puesto que sólo mediante el procesamiento paralelo intensivo es como la información visual puede interpretarse rápidamente, de la misma manera como se necesitaría un sistema de movilidad para el ciego. En nuestros estudios acerca de la trayectoria del escrutinio (véase más adelante) pueden advertirse pruebas del desarrollo de la "fragmentación" (que ocurre en el procesamiento en paralelo).

Sujetos ciegos que han sido adiestrados como él STSV han demostrado una equivalencia perceptual tanto dentro de una sola modalidad como entre diversas. No obstante, tal equivalencia no es única. "Fuego" es lo mismo ya sea que la información se haya obtenido mediante el oído, la vista, el tacto o el olfato (J. J. Gibson, 1966), y el concepto de "patata" es igual, no importa que esté cruda, hervida, horneada, hecha puré o en rebanadas (Ettlinger, 1967). El problema de la percepción no reside en la manera como se asocian las percepciones. Antes bien, radica en cómo el sonido, el olor, el calor o la luz que define "fuego" y en qué forma se discriminan estas sensaciones de todos los demás sonidos, olores, etc., que no definen al fuego (J. J. Gibson, 1966). El problema de la equivalencia perceptual entre los diferentes sentidos no parece ser muy diferente del problema de la equivalencia dentro de una sola modalidad en particular. Existe cierto aspecto común de la actividad perceptual que nos permite utilizar la información de un solo canal sensorial, o de varios canales, de tal manera que se extraigan las propiedades invariables de los objetos. La transferencia dentro de una modalidad, así como entre dos modalidades, puede ser una consecuencia directa de las características invariables que se pueden percibir a través de cualquier medio: táctil, visual o auditivo (Rudel y Teuber, 1964).

Es posible que el cambio transmodalidad entre el tacto y la vista se produzca en los monos (W. A. Wilson, 1965) y los simios (Davenport y Rogers, 1970), así como en el hombre. Krauthamer (1968) demostró la transmodalidad de percepción entre el tacto y la vista en el hombre, y Gregory y Wallace (1963) mostraron que un hombre ciego desde la infancia, pero que había recuperado la vista a los 52 años de edad (después de una intervención en la córnea) inmediatamente pudo identificar números (que previamente había aprendido por el tacto) en la carta a colores de Ishihara. Esta fue una clara demostración de la transferencia de la percepción táctil a la visual, confirmada por Valvo (1971). Los sujetos ciegos que usan STSV pueden transferir percepciones táctiles, aprendidas por la exploración digital, a percepciones obtenidas a través del STSV y, aunque técnicamente esto se da dentro de la misma modalidad (táctil), es comparable al cambio de la modalidad visual a la táctil.

La localización subjetiva externa, obtenida por los sujetos ciegos mediante el STSV, tiene sus correspondencias en otras experiencias sensoriales táctiles. Así pues, las percepciones de un sujeto que desempeña una tarea con algún objeto (un bastón, un lápiz) son referidas al extremo del bastón o a la punta del lápiz, no a la mano. Un conductor de automóvil siente la tersura o aspereza del camino, no el movimiento del volante; el piloto siente las cualidades elásticas del aire y no el movimiento de los instrumentos que controla [Katz, citas traducidas por Krueger (1970)]. Lashley (1951) incluyó al tacto, aunado a la visión, al oído y al olfato, entre los receptores de distancia. Con todo, en nuestros estudios con el STSV, la piel pierde primordialmente su función puramente receptora para estas tareas y asume la de un relevo entre el receptor artificial (la cámara de televisión) y el cerebro (esto se trata también en el capítulo 2, sección 5, a).

Aun cuando los sujetos ciegos obtienen con el STSV la mayor parte de su información de la exploración secuencial de contornos, estudios recientes han revelado que adquieren cierta información merced a más recursos "visuales" del procesamiento simultáneo. Se han podido instalar potenciómetros para vigilar cada movimiento de la cámara en cualquier dirección. Se registraron estos movimientos mientras sujetos ciegos desempeñaban diversas tareas perceptuales

(íigs. 21-26). Estos estudios revelaron que, de tiempo en tiempo, los sujetos ciegos que emplean el STSV utilizan trayectorias lineales de escrutinio, lo que demuestra que la exploración del contorno no es siempre necesaria cuando se trata de objetos bien conocidos (Scadden y Collins, en preparación). Los estudios con el STSV han confirmado los resultados de estudios previos (por ejemplo, Katz, véase Krueger, 1970; Held y Hein, 1967)

Fig. 21. Ilustración del equipo empleado para los estudios sobre trayectoria del escrutinio. Centro, derecho: cámara de televisión suspendida de un pescante. Los potenciómetros (montados debajo del pescante y arriba de la cámara de televisión) registran los movimientos de la cámara en cualquier dirección. Centro, izquierda: objeto que se va a examinar (regadera) colocado sobre la mesa. Izquierdal: Polígrafo X-Y para trazar la trayectoria del escrutinio. Ángulo inferior derecho: Sillón de dentista adaptado con el arreglo de circuitos y estímulos vibrotáctiles, de frente al sujeto que se va a examinar.

Fig. 22. Datos de trayectoria del escrutinio obtenidos con los instrumentos mostrados en la figura 21. El caballo aparecía al azar entre otros objetos, y orientado en diferentes sentidos. Las trayectorias del sujeto M. C. correspondientes a tres presentaciones del caballo visto lateralmente se muestran en A, 8 y C. Originalmente la cámara no estaba orientada hacia el objetivo. La línea quebrada representa el movimiento de la cámara tendiente a enfocar el caballo.

sobre la importancia que tienen el movimiento y el control motor para la percepción. El movimiento, indica Katz (Krueger, 1970), adquiere su poder en virtud de la producción de sensaciones de vibración y presión; las primeras determinan la modificación de la superficie y las últimas la presencia de ésta. Esta información no se integra en un solo instante, sino en un breve periodo. En nuestros estudios con el STSV, una de las tácticas más importantes ha sido proporcionar la superficie receptora sensorial sobre el tronco, con un enlace motor; en los primeros modelos de STSV fueron las manos y los brazos los que sirvieron a este fin. Con modelos recientes se han empleado los movimientos de la cabeza. Así, la superficie receptora ha llegado a ser parte del órgano perceptual

Fig. 23. Trayectorias de escrutinio del sujeto M. C. viendo al caballo después de una rotación de  $90^\circ$  (A) y de  $45^\circ$  (8) respecto de su posición en la figura 22.

que sustituye al de la visión: el ojo, incluida su superficie receptora (la retina), y el enlace motor (ojo y músculos del cuello). El uso de este órgano perceptual depende de las estrategias perceptuales desarrolladas con el adiestramiento y la experiencia. Por ejemplo, puede usarse dicho órgano perceptual para buscar ciertas características del objeto o para obtener información con la cual confrontar una hipótesis perceptual.

No se sabe cómo la información sensorial presentada en una superficie receptora bidimensional puede transmitir percepciones tridimensionales. Los resultados que hemos obtenido demuestran que la información tridimensional se obtiene a través de la piel del tronco, cuando esta superficie receptora funciona como un órgano perceptual. Los mecanismos que interpretan los aspectos de profundidad pueden ser similares a los que funcionan en el caso de la visión. Aun cuando a partir de nuestros estudios queda claro que los mecanismos perceptuales de la tridimensionalidad no pueden estar exclusivamente enlazadas con la retina, no es posible esclarecerlos más.

Fig. 24. Trayectorias del escrutinio (A, B y C; líneas continuas) de las tres observaciones del sujeto L. S. sobre una regadera orientada como se ve en el ángulo superior izquierdo (fotografiada en la imagen del monitor de osciloscopio). La regadera aparecía aleatoriamente.

Fig. 25.

Hay casos de respuesta de sobresalto ante ilusiones táctiles que experimentan los sujetos con el STSV; estos casos son claros ejemplos de cómo se organiza el espacio tridimensional con la información obtenida mediante una matriz táctil. Por ejemplo, un día un sujeto invidente se encontraba explorando el tablero de ajedrez cuando el soporte en que estaba montado éste cayó hacia la cámara, produciendo al caer un efecto de espejismo. Unos días después, mientras el sujeto movía la cámara "barriando" un muestrario de objetos, el experimentador movió el nivel de control de acercamiento-alejamiento (que, como el movimiento, la apertura y la intensidad, normalmente está bajo el control del sujeto). El cambio de ángulo visual producido por la variación de la lente de acercamiento ocasionó un efecto de espejismo; el sujeto sorprendido levantó los brazos echando la cabeza hacia atrás para evitar que lo golpeará el objeto "que se acercaba". Es digno de notarse que, en ese momento la matriz de estímulo estaba colocada en la espalda del sujeto y, sin embargo, éste se movió hacia atrás, levantando los brazos frente a sí para evitar el objeto, el cual estaba subjetivamente localizado en el espacio tridimensional frente a él. La respuesta de sobresalto descrita se obtuvo con un sujeto experimentado que se había acostumbrado al movimiento de la cámara, al efecto de acercamiento-alejamiento y a la apertura de la misma, todo ello bajo su control. Cuando se pide a los sujetos que identifiquen formas estáticas con la cámara fija, entonces les cuesta mucho trabajo. No obstante, en algunos experimentos, los sujetos ciegos que tienen experiencia con el STSV fueron capaces de identificar objetos con sólo presentaciones "taquitoscópicas" breves, las cuales duraban de  $V_2$  a 1 segundo sin mover la cámara.

Usando una cámara fija, los sujetos manifiestan tener experiencias en función de las sensaciones cutáneas, pero cuando mueven la cámara lo que manifiestan está en función de objetos localizados en el exterior. Aparentemente, el movimiento de la cámara producido por el propio sujeto es análogo a los movimientos oculares. Hemos indicado (B. W. White y cois., 1970) que la localización externa de las percepciones depende de manera crítica de tales movimientos y que una hipótesis plausible es que la traslación de la entrada, que está precisamente correlacionada con el movimiento producido por el propio sujeto es la condición suficiente y necesaria para que los fenómenos experimentados se atribuyan a un mundo exterior estable. Por el contrario, no habiendo tal correspondencia, el observador percibe que la causa está en sí mismo.

Fig. 26. Trayectorias de escrutinio del sujeto J. G. al ver una jarra de agua con tres graduaciones diferentes de la lente de acercamiento-alejamiento:  $5\sigma$  (A),  $10^\circ$  (B) y  $2\sigma$  (C) de magnitud del campo. Adviértase que con una graduación de la lente de acercamiento que permita sólo un campo de  $2\sigma$ , el sujeto necesita más movimiento de la cámara para identificar el objeto.

Esto puede compararse a la diferencia que hay entre lo "real" y lo "irreal", la cual se establece en relación con la información proveniente de otros sistemas sensoriales; por ejemplo, entre un objeto real y su reflejo en una ventana de vidrio. Hemos indicado (B. W. White y cois., 1970) que deben revalorarse los estudios de imagen retiniana estabilizada, pues puede ser que el desvanecimiento de las percepciones se deba a su localización en el observador y no al mundo exterior. La información interna se elimina fácilmente (por ejemplo, el sabor de la saliva), así como los movimientos de las partículas que flotan en los ojos.

En la estructura simultánea de una configuración óptica pueden introducirse discontinuidades sin que se pierda gran cosa, así como sucede con el observador inmóvil que ve algo a través de una reja (J. J. Gibson, 1966). En la misma forma, la presentación táctil del STSV sobre el tronco es puntuada y discontinua, a pesar de lo cual las percepciones no reflejan esta discontinuidad, sino que aparecen como unitarios. En efecto, la percepción unitaria persiste aun cuando la presentación sea dividida por varios centímetros de piel entre las partes de la matriz de estímulo. La matriz de estímulo originaria del STSV consistía en

Fig. 27.

cuatro cuadrantes de 100 estimuladores cada uno. La distancia entre cada vibrador tipo Teflon de un cuadrante era de 1.25 cm, pero la distancia entre estimuladores de cada cuadrante podía variarse separando los cuadrantes (fig. 27). Por lo tanto, la banda central sin estimuladores podía variar desde 1.25 cm hasta 3.8 cm. No obstante, los sujetos ciegos no podían localizar perceptualmente esta banda sin estímulos después de, aproximadamente, una hora de práctica con el STSV. Conforme hacían pasar la cámara sobre el objeto, el contorno "saltaba" el vacío, pero perceptualmente el campo era continuo. Esto no es comparable con el punto ciego de la retina, puesto que éste constituye la zona en que el nervio óptico y los vasos sanguíneos entran en el ojo; en tanto que la banda vacía de la matriz estimuladora de la piel tiene un complemento de receptores sensoriales. Con todo, en cierto sentido, son análogos el punto ciego de la retina y la banda sin estímulos de la piel: no se percibe ningún "vacío" o "discontinuidad" ya que, como lo afirmó J. J. Gibson (1966), la percepción requiere de una información de estímulos simultánea y ni el punto ciego de la retina ni la banda sin estímulos pueden proporcionar información. Sin embargo, si se desplaza lateralmente la matriz de estímulo, de manera que la zona que previamente carecía de estímulos quede cubierta por la matriz de estímulos, la falta de estímulos en la banda idéntica de piel será interpretada ahora como una "discontinuidad". De esta suerte, los mecanismos perceptuales centrales pudieron adaptarse inmediatamente al cambio de posición del vacío en la configuración del estimulador, a pesar de los cambios de localización de tal vacío, e independientemente de la identidad de los receptores correspondientes a tal banda carente de estimuladores.

Cuando se extrapola la posición potencial del juicio perceptual, a partir de las características del receptor, puede incurrirse en estimaciones confusas. La percepción se basa en discriminaciones de formas que entrañan factores temporales y espaciales y que, por tanto, presuponen múltiples receptores. Además, Teuber (1960) ha notado que "...el organismo puede responder diferencialmente a la estimulación sensorial, de tal manera que las respuestas pueden tener más dimensiones que el estímulo mismo. Diferentes funciones que relacionan la frecuencia y la intensidad del sonido arrojan, cuando menos, cuatro atributos sensoriales y tal vez más. Si esto es verdad, entonces en nuestras investigaciones sobre los fundamentos nerviosos de tal diferenciación deberemos proceder con gran cuidado; es obvio que las diferenciaciones puede ocurrir en cualquier etapa, desde la periferia (los receptores), hasta las vías finales que preceden a las respuestas motoras discriminadoras. Así, no será raro ver que un organismo haga discriminaciones que, aparentemente, vayan más allá de la diferenciación de sus receptores periféricos."

A la fecha, los estudios de resolución con el STSV, así como los estudios clásicos de agudeza táctil (capítulo 2, secciones 1, 4 y 5) no parecen reflejarse en los resultados conductuales y anecdóticos, obtenidos con sujetos ciegos que exploran objetos reales y configuraciones tridimensionales de ellos. Lo que es más notable, las respuestas subjetivas de estos sujetos invidentes, conforme van descubriendo y empleando los conceptos del paralaje, la perspectiva, el espejismo, el acercamiento-alejamiento y la localización espacial subjetiva, no parecen concordar con los datos relativos a la agudeza del tacto. Se observa prolongada latencia de las respuestas y falta de desarrollo considerable en ciertas tareas entre los resultados obtenidos con una matriz de 200 y otra de 400 puntos; de ser aislados de los resultados conductuales, esto indicaría que no pueden obtenerse tales resultados conductuales favorables.

Las razones de estas discrepancias no son totalmente claras. Las matrices de 200 y 400 puntos se aplican a la misma superficie de piel, lo que quiere decir que los estimuladores están menos espaciados en la matriz de 400 puntos. Sin embargo, en todos estos estudios se usó el mismo ángulo de cámara y, por tanto, no podían esperarse diferencias considerables en el análisis de contornos, aunque sí diferencias en cuanto a detalles internos e información de entrada

simultánea. Estos factores no fueron sometidos a prueba adecuadamente, ni pudieron serlo, habida cuenta de la baja capacidad de resolución de los sistemas disponibles al momento.

Todos estos estudios sobre la agudeza se realizaron con el sistema de vibración mecánica y en la mayoría de ellos se empleó el primer control mediante cámara de manivela. En esta forma, las ondas (Gray, 1962) que se desplazan por la superficie de la piel interactuarían indudablemente de manera diferente. Los mecanismos de control inhibitorio y centrífugo para la selección de información subcortical (capítulo 5, sección 2) y los mecanismos de procesamiento central para la información "visual", transmitida al cerebro vía la piel, todavía no están bien desarrollados en nuestros sujetos. En todo caso, como las respuestas conductuales son sumamente alentadoras, se continuará la labor encaminada a idear sistemas de mayor capacidad de resolución y más portátiles; así se podrá suministrar más información útil a la piel, para lo que se emplearán diversas configuraciones estímulo-electrodo (por ejemplo, áreas de piel más pequeñas o más grandes, abarcando tal vez la totalidad del tronco), pero sólo los estudios futuros podrán resolver los resultados aparentemente contradictorios.

En un artículo anterior comentamos acerca de la función que han desempeñado los conceptos tradicionales sobre la percepción, en cuanto a influir en la creación de prótesis sensoriales.

"En el pasado, muchos esfuerzos de proporcionar información al invidente se han fundado en ideas, irremediablemente anticuadas, acerca de la manera como funciona el sistema perceptual. En la prehistoria de la psicología solía hacerse la distinción entre sensación y percepción. La primera tenía que ver con la estimulación de los órganos terminales que enviaban sus órdenes al cerebro, donde éstos se sintetizaban y correlacionaban merced a la experiencia prolongada, hasta que surgía la percepción. Muchos esfuerzos encaminados a producir prótesis sensoriales se atienen todavía a esta antigua noción y se empeñan en proporcionar un conjunto de sensaciones discriminables al máximo. Con este enfoque, se topa uno casi inmediatamente con el problema del exceso de información: una aguda limitación del ritmo con que una persona puede habérselas con la información que recibe. Se trata de la diferencia que habría entre hacer aterrizar un aeroplano basándose en los cuadrantes e indicadores que proporcionan lecturas de datos tales como la velocidad del aire, la inclinación, la desviación y el bamboleo, por un lado, y en hacerlo aterrizar ateniéndose a un tablero análogo de contacto, por el otro. La percepción visual es mejor cuando está inundada de información, cuando hay toda una página de prosa frente a los ojos o una imagen completa del ambiente; desmerece cuando disminuye la información, cuando es forzoso leer una palabra a la vez o cuando se debe ver el mundo a través de un tubo. Sería apresurado pronosticar que la piel podría ver todas las cosas que ve el ojo, pero nunca seríamos capaces de decir que fuera posible determinar la identidad y disposición tridimensional de un conjunto de objetos conocidos cuando este sistema se ha diseñado para suministrar 400 sensaciones máximamente discriminables a la piel. Los sistemas perceptuales de los organismos son las máquinas de reducción de información más notable que se conocen. No se encuentran en problemas difíciles ante ninguna situación en que deba filtrarse gran parte de la información, o sea, pasarla por alto, pero invariablemente quedan obstaculizados cuando la información se reduce drásticamente o se codifican artificialmente. Parte de la controversia que hay en torno a la necesidad de procesar previamente la información sensorial surge del descontento con el ritmo en que el ser humano puede procesar acontecimientos sensoriales discretos. Es posible que estos signos de exceso de carga reflejen una presentación inadecuada, más que una limitación del sujeto que percibe. Ciertamente, las limitaciones de este sistema todavía pueden atribuirse a las deficiencias del sistema de presentación, en vez de a las limitaciones de la capacidad de manejo de información de la epidermis (B. W. White y cois., 1970).

Hay ciertas diferencias fundamentales entre las respuestas perceptuales de los sujetos videntes que observan un osciloscopio, en que cada punto de la pantalla del mismo corresponde a los puntos de estimulación dérmica de nuestro STSV (fig. 3), y las respuestas perceptuales de los ciegos que usan este sistema y perciben la representación de un objeto sobre su piel con el mismo grado de



resolución. En el primer caso, los sujetos videntes emplean un gran número de receptores retinianos, con los cuales reúnen la información representada por la representación osciloscópica de 256 o 400 puntos. Un punto de la imagen osciloscópica activa más de un receptor retiniano, y los mecanismos de procesamiento visual periférico y central están bien adiestrados para interpretar tales datos y transmitir a las áreas perceptuales superiores únicamente la información suficiente para formular el juicio perceptual. Además, los movimientos rápidos del ojo permiten cambios, igualmente ágiles, de la atención selectiva hacia ciertas partes de la representación visual. En segundo lugar, aunque cada estimulador de la piel activa numerosos receptores táctiles, los mecanismos de procesamiento de información táctil periféricos y centrales no están adiestrados para transmitir la información a un grado comparable con el del sistema visual. Los estudios de von Senden (1960), Gregory y Wallace (1963); y Valvo (1971) [de los que se trata en el capítulo 6] han demostrado que, en los sujetos que adquieren la visión después de muchos años de ceguera, inclusive los mecanismos visuales requieren de un prolongado entrenamiento, antes de que pueda obtenerse una ejecución perceptual eficiente. Así, es razonable suponer que a los mecanismos de procesamiento táctil hay que adiestrarlos de la misma manera para transmitir información "visual"; a objeto de extraer y relevar la información adecuada para el desempeño perceptual preciso de los centros nerviosos superiores. Solamente el adiestramiento, adecuado y prolongado, de los mecanismos de procesamiento táctil permitirá determinar la capacidad de los mecanismos de procesamiento táctil, para alcanzar un grado de ejecución comparable al del sistema visual. Un programa de entrenamiento así sería infructuoso sin una información suficientemente pormenorizada y, por tanto, se debe esperar a que se desarrollen dispositivos con un mayor poder de resolución. En consecuencia, los estudios sobre la agudeza de la ejecución de la piel con sistemas con poco poder de resolución son de interés académico, pero no se justifica inferior la ejecución que se podría lograr con un sistema de alto grado de resolución, a partir de la que se obtiene con uno de menor poder resolutivo. Pensamos que si sólo se pudiera obtener una representación visual de poco poder resolutivo con ciertos pacientes, sometidos a operaciones del ojo similares a las consideradas por Gregory y Wallace (1963) y por Valvo (1971) capítulo 6, sección 2, b), ningún adiestramiento podría producir el desarrollo de sistemas de percepción visual.

A partir de sus estudios con pacientes que sufrían de lesiones cerebrales, Goldstein (1931) concluyó que siempre que un sistema dado pueda funcionar, aun con una eficiencia reducida, el organismo no lo dejará por usar otro mecanismo y, por tanto, no se desarrollarán mecanismos compensatorios. En la misma forma, los pacientes con una visión muy reducida no desarrollan capacidades compensatorias en otro sistema (y, de hecho, no se adaptarán al STSV). A este respecto, Cholden (1954) tuvo que sacar en conclusión que, primero, era necesario morir como persona que disfruta de la vista para poder renacer como invidente.<sup>4</sup> No existe un estímulo adecuado para que el sistema nervioso central desarrolle los mecanismos necesarios, a fin de que el sujeto se desempeñe eficientemente como ciego, sino hasta que se pierde totalmente la vista y, por tanto, Fitzgerald (1970) afirmó —de conformidad con Goldstein (1931)— que es mejor perder la vista totalmente que de manera parcial. Pensamos que en los estudios de sustitución sensorial pueden surgir circunstancias comparables. Las capacidades de los mecanismos de procesamiento de información táctil para procesar información "visual" y para que el sujeto emplee adecuadamente esta información, desarrollando las estrategias perceptuales adecuadas, no podrán conocerse, sino hasta que se presente la oportunidad de hacerlo. Esto requiere de una matriz con suficiente poder resolutivo, así como del adiestramiento adecuado.

Hasta la fecha, uno de los descubrimientos más notables que se han hecho en los estudios con el STSV ha sido el de la rapidez del aprendizaje perceptual, a pesar de que haya un grado bajo de resolución. En unos cuantos ensayos, los sujetos con ceguera temprana aprenden conceptos perceptuales que hasta entonces desconocían por completo. Entre estos conceptos están la constancia de tamaño,

la perspectiva, el uso perceptual del paralaje, el espejismo y las claves monoculares de profundidad.

Comúnmente la transición de las percepciones táctiles a las subjetivamente localizadas en el espacio ocurre merced a un periodo de entre 5 y 15 horas de adiestramiento, pero únicamente si el ciego controla todo el movimiento (dirección de la cámara, apertura del diafragma, acercamiento y alejamiento). Este aprendizaje perceptual ocurre, aun cuando el sujeto esté puesto en una silla fija y sólo tenga control indirecto del movimiento de la cámara mediante el manejo de manivelas, como sucedía con el primer modelo del sistema (fig. 1). En esta forma, es evidente que la resolución del presente STSV es suficiente, cuando menos para este grado de aprendizaje perceptual.

El aprendizaje perceptual realizado en una zona de la piel se transfiere a otra. De este modo, los sujetos que aprendieron teniendo la matriz colocada en la espalda, inmediatamente transfirieron el aprendizaje, incluida la localización subjetiva del espacio, cuando la matriz de estímulo se les colocó en el abdomen (capítulo 2, sección 5).

La experiencia perceptual y conductual de la sustitución sensorial puede, en un sentido amplio, compararse al aprendizaje del automovilista. Al principio, cada movimiento debe considerarse concienzudamente, antes de ejecutarlo. La coordinación (como la que debe haber entre la acción del embrague y el cambio de velocidades) se realiza de manera torpe y se cometen frecuentes errores. Los conceptos relativos a las dimensiones del automóvil son incorrectos y el conductor novato siente que el vehículo es algo ajeno a él, como sentiría una dentadura postiza nueva. Con la experiencia, los movimientos se vuelven automáticos e inconscientes, hasta el punto en que el conductor puede conversar al mismo tiempo que coordina con precisión los movimientos de pies y manos, necesarios para el cambio de velocidades. El conductor amplía sus percepciones hasta las fronteras del vehículo y éste se vuelve una extensión de su cuerpo. Por ejemplo, subjetivamente, las defensas se vuelven una prolongación de su sistema somestésico y cualquier golpe a la defensa lo "siente", al grado de que en ocasiones emite una exclamación como de dolor. El conductor se adelanta a los movimientos del automóvil, mientras entra y sale del tráfico o se dispone a virar hacia una calle estrecha, de manera muy similar a como el corredor se ladea al tomar una curva en la pista. Cuando un niño se atraviesa en la calle, las reacciones del conductor son rápidas y precisas, pero siguen siendo inconscientes: a menos que se le pida específicamente detener el auto, no reparará conscientemente en la sucesión de acciones consistente en retirar el pie del acelerador, desplazarlo hacia la izquierda, colocarlo sobre el pedal del freno y aplicar la fuerza.

No obstante, la analogía no debe llevarse muy lejos, puesto que en el ejemplo del automóvil se cuenta con la visión y se actúa concertadamente con las fronteras somatosensoriales, subjetivamente ampliadas. Sin embargo, en el caso de los sujetos de experimentos con el STSV, la cámara de televisión es el "receptor visual" y la piel realiza la función de un relevador. Aun así, en los estudios con el STSV pueden notarse paralelismos con el aprendizaje del espacio perceptual subjetivamente ampliado (como el ejemplo de quien aprende a conducir un automóvil). Por ejemplo, varias facetas de esta semejanza se manifestaron en la acción del sujeto ciego que observaba un objeto y se echó de un salto hacia atrás, defensivamente, cuando, sin advertírselo, el experimentador activó la manivela de "acercamiento". El sujeto mostró una reacción defensiva inconsciente, rápida y precisa; esto revela que la información sensorial le llegaba con el suficiente detalle para permitirle identificar formas, suficiente experiencia con el recién adquirido recurso visual de análisis para emplear correctamente la constancia de tamaño y la información relativa a las ilusiones "visuales" para juzgar la "aproximación" del objeto (lo que supone convertir la información tridimensional mediante una representación bidimensional, a medida que se "amplía" dentro del campo visual); asimismo, el suceso revela el desarrollo de la capacidad de fragmentación (véase el capítulo 2, sección 2, a), aunada a la localización subjetiva correcta, dentro del espacio tridimensional frente al sujeto, a pesar de que la piel de la espalda era la zona que recibía la estimulación. A menos que se les pida hacerlo específicamente, los sujetos

experimentados no atienden a la sensación de la piel de la espalda, aun cuando ésta puede recordarse y experimentarse, retrospectivamente, así como el conductor de automóvil puede recordar los movimientos de su pie entre el acelerador y el freno.

En los estudios de modificación sensorial se advierte un aprendizaje comparable cuando existe un control motor. Por ejemplo, se han realizado numerosos estudios con prismas y lentes de inversión. Como lo señaló Teuber (1960), uno de los requisitos indispensables para la adaptación en estos casos es cierta relación ordenada entre la sensación y las consecuencias sensoriales del movimiento generado por el propio sujeto. Von Holst y Mittelstaedt (1950) trataron de la diferencia existente entre la estimulación aferente (ambiental) y la estimulación reaférente (movimiento activo de quien percibe) que se aplica a estos estudios. En los estudios con prismas y lentes de inversión, también se necesita un periodo de reaprendizaje cuando el sujeto se quita los lentes y vuelve a su estado normal. Durante este tiempo, el sujeto atraviesa por un periodo de dificultad perceptual y se han observado fenómenos como la diplopia monocular, a consecuencia de los experimentos prolongados con prismas de inversión [Kohler, citado por Teuber (1960)].

En el caso de un ciego desde la primera infancia y que recuperó la vista después de una intervención quirúrgica en la córnea, a los 52 años de edad, Gregory y Wallace (1963) observaron transferencia del aprendizaje táctil al visual (capítulo 6, sección 2). No obstante, el sujeto tuvo grandes dificultades para aprender a percibir. Únicamente podía describir con precisión los objetos que conocía por el tacto. Se perturbó su organización espacial, posiblemente debido a juicios de tamaño inadecuados, producidos por los mecanismos de constancia de tamaño. Reveló una patente falta de atención visual. La lentitud de su aprendizaje visual se debió en gran parte a la falta de práctica en cuanto a emplear la información disponible. "Parece como si la dificultad no residiera tanto en el aprendizaje per se, sino en cambiar los hábitos y prácticas perceptuales del ámbito del tacto al de la visión" (Gregory y Wallace, 1963). En los casos de adquisición de la vista por medio de la cirugía, de los cuales se ocupa Valvo (1971), se encontraron dificultades parecidas.

El principal origen de las dificultades con que se topó el paciente de Gregory y Wallace (1963) pudo haber sido la falta de adiestramiento adecuado de la vista. Gregory (1966) notó que, de todos los casos de sujetos ciegos desde el nacimiento hasta que adquirieron la vista como adultos, la mayor parte necesitó de un adiestramiento prolongado para ver y otros nunca llegaron a hacerlo; aunque algunos sujetos inteligentes y bien preparados sí llegaron a ver bien inmediatamente, tal vez estos fueron capaces de adiestrarse a sí mismos.

En los estudios realizados con el STSV el aprendizaje progresó de manera ordenada, comenzando por líneas y formas sencillas hasta llegar a figuras y objetos; luego a configuraciones espaciales tridimensionales de objetos, antes de pasar a las de figuras, fotografías y movimientos. Se observó que los sujetos se sentían frustrados cuando infructuosamente intentaban realizar tareas demasiado difíciles, antes de alcanzar el nivel adecuado de aprendizaje perceptual. Se permitió a cada sujeto progresar a su propio paso, utilizando métodos de enseñanza individual. Este proceso de aprendizaje gradual en un medio controlado se contrapone tajantemente con el mundo perceptual, desordenado e infinitamente complejo, que se impone violentamente a los sujetos que cobran el sentido de la vista mediante la cirugía, como en el caso descrito de Gregory y Wallace (1963).

Eccles (1956b) señaló que la percepción visual de formas no es innata: "por el contrario, mi percepción visual es una interpretación visual de los datos retinianos que, a lo largo de la vida, he aprendido a realizar. Uno no aprende a partir de una experiencia caleidoscópica pasiva, sino en virtud de lo que podríamos llamar «aprendizaje de participación»." En la misma forma, la experiencia, el adiestramiento y el "aprendizaje de participación" (siendo indispensable el vínculo sensorio-motor) son necesarios para la sustitución sensorial.

En estudios preliminares con un sistema táctil de sustitución auditiva para sujetos sordos se ha demostrado que los "sonidos" que el observador espera

escuchar (como su propia voz o el ruido de su máquina de escribir) pueden ser rápidamente inhibidos y que el sujeto aprende a responder ante los sonidos inesperados y significativos (Saunders en preparación).

El conocimiento de los mecanismos del análisis sensorial es de importancia fundamental para el desarrollo de sistemas prácticos de sustitución sensorial. Sin embargo, estos sistemas también pueden ser instrumentos útiles para estudiar los mecanismos perceptuales. El investigador puede controlar toda la información, la presentación de la misma y el proceso de aprendizaje. También puede elegir los sujetos experimentales adecuados y estudiar los factores que conducen a la adquisición de las capacidades perceptuales. Además puede estudiar los mecanismos que permiten que la función de estructuras perceptuales especializadas, como la retina, la asuman otras estructuras y, en esta forma, estará en condiciones de evaluar la participación relativa de las estructuras periféricas y centrales en el análisis perceptual.

## Capítulo 5 - Plasticidad

Entre las cualidades más notables del sistema nervioso central (SNC) está su capacidad de compensar las pérdidas producidas por lesiones (capítulos 3 y 6). Esta capacidad demuestra que hay otras áreas cerebrales que pueden realizar las funciones que previamente desempeñaba el tejido nervioso perdido, o que dichas funciones puede desempeñarlas el tejido nervioso restante. En los estudios de sustitución sensorial se ha demostrado que el SNC también puede adaptarse a nuevas clases de exigencias funcionales a que lo someta un sistema sensorial dado.

La plasticidad es la característica por la que en el sistema nervioso central pueden producirse cambios funcionales duraderos. Constituye una de las dos propiedades fundamentales del sistema nervioso; la otra es su excitabilidad, que se relaciona con los cambios rápidos, que no dejan huella en el sistema nervioso (Konorski, 1961).

La información sensorial llega al cerebro en forma de impulsos nerviosos. No hay duda de que las pautas temporales y espaciales de impulsos nerviosos constituyen el fundamento de nuestra percepción sensorial; la codificación de la información en forma de pautas de impulsos nerviosos constituyen el fundamento de nuestra percepción sensorial; la codificación de la información en forma de pautas de impulsos nerviosos es un concepto fundamental en neurofisiología y psicología (Melzack y Wall, 1962). Por ejemplo, los nervios ópticos envían la información visual en forma de pautas de potenciales de acción nerviosa. En sí, las imágenes ópticas no van más allá de los receptores retinianos. El cerebro debe interpretar los impulsos nerviosos como una imagen visual. Una vez descifradas las pautas de impulsos aferentes, el grado de plasticidad que tengan estos mecanismos determinará las limitaciones funcionales de los sistemas de sustitución sensorial. En la sustitución sensorial, la plasticidad es, tal vez, el factor más importante de todas las propiedades del sistema nervioso. Por lo tanto, en esta monografía, así como en los artículos que la preceden (Bach-y-Rita, 1967, 1970, 1971b) se han sometido a evaluación los datos que apoyan la teoría de que la plasticidad motriz y sensorial es el factor fundamental para el desarrollo de un sistema táctil de sustitución visual con un alto grado de resolución.

En un artículo anterior (Bach-y-Rita, 1967), definimos el término plasticidad sensorial como una subclase de la plasticidad, de la siguiente manera: "la capacidad que tiene el sistema sensorial (receptores, vías aferentes y representación de SNC) para asumir las funciones de otro sistema." No obstante, debe señalarse que los receptores biológicos de los sistemas sensoriales principales (por ejemplo, los conos y bastones en la visión) son sumamente especializados y que su función no puede desempeñarla ningún otro conjunto de receptores del cuerpo. Sin embargo, los receptores artificiales pueden desempeñar las funciones transductoras de un conjunto de receptores perdidos o no disponibles. Por ejemplo, la cámara de televisión asume estas funciones en nuestro sistema táctil de sustitución visual. En este caso, se presenta la información de los receptores artificiales sobre la piel, la cual

debe asumir la función de un relevador (capítulo 2, sección 5). Por tanto, los principales cambios plásticos no ocurren en los receptores primarios, sino en sus guías nerviosas, sus conexiones centrales y los mecanismos que procesan e integran la información proveniente de los receptores.

Los mecanismos nerviosos en que se basa la adaptación a los sistemas de sustitución sensorial pueden ser parecidos a los relacionados con el aprendizaje y a la capacidad del sistema nervioso central para recuperarse de las lesiones. Todas estas situaciones exigen de un alto grado de adaptabilidad cerebral. A lo largo de esta monografía se demuestra cómo los mecanismos plásticos se relacionan con estas situaciones. En este capítulo se evalúan los factores fundamentales a estos mecanismos plásticos. Entre ellos están la capacidad neural, el control centrífugo de la estimulación sensorial y los mecanismos inhibitorios y de integración.

#### 1. PLASTICIDAD NEURAL

Hay algunos cambios morfológicos permanentes asociados con las actividades de larga duración de las neuronas; la atrofia por desuso y la hipertrofia por el uso tienen repercusión a todos los niveles en la neurona. El tamaño del nucléolo, el tamaño del núcleo, la masa total de arborizaciones dendríticas, el diámetro del axón, la mielinización, el tamaño de las terminaciones nerviosas y las transformaciones de proteínas y lípidos (Szentágothai, 1964). Bennett, Diamond, Krech y Rosenweig (1964) demostraron que el peso de la corteza, su grosor y la actividad de la acetilcolina son factores en los que influye el funcionamiento. Así pues, en las ratas jóvenes y adultas muy experimentadas, que han tenido muchas oportunidades de estimulación sensorial, se observan aumentos de estas variables, en comparación con otras ratas criadas en medios insuficientes desde el punto de vista sensorial. Las diferencias van desde un 6.2% de aumento de la corteza visual a un 2.7% de aumento en el peso de la corteza somatosensorial. Con base en estos resultados, los autores concluyeron que la experiencia de una modalidad sensorial puede influir de una manera más bien específica las regiones cerebrales que sirven a tal modalidad. Además, "... la atrofia de un canal sensorial conduce a un uso mayor de otras modalidades y a un mayor desarrollo cerebral («compensación»)". En ratas ciegas se observó un aumento en el peso y la actividad acetilcolínica de la corteza somestésica, con respecto de las ratas testigo.

Tilney (1929) ha informado de cambios corticales comparables en el hombre (capítulo 6, sección 2, a). Bennet y sus colaboradores indican que el número de sinapsis puede aumentar con el enriquecimiento de la información sensorial y que un aumento del 5% de la actividad acetilcolínica puede reflejar un aumento del 20%, en cuanto al número de sinapsis (Bennet y cois., 1964).

La mayor parte de la corteza está constituida por arborizaciones dendríticas (Sholl, 1956); Ruiz-Marcos y Valverde (1970) demostraron que a las dendritas las afecta más gravemente la privación sensorial. Demostraron que, después de extirparle los ojos a ratones recién nacidos, disminuye la densidad de dendritas de la corteza visual, mayormente en la capa III (que de ordinario reciben las terminales aferentes específicas). En los ratones a los que se practica la misma operación a una edad más avanzada se observan pocos cambios. Schapiro y Vokovich (1970) notaron que, en ambientes con más estímulos, las ratas experimentaron aumentos del 10 al 33% en el número de espinas dendríticas de la corteza. Estos autores indicaron que las ratas y gatos recién nacidos (Scheibel y Scheibel, 1964) no tienen espinas dendríticas y que éstas se desarrollan en relación con cambios conductuales y neurofisiológicos cada vez más complejos; ellos mismos sugieren que la estimulación sensorial durante el periodo de desarrollo espinal puede acelerar diferencialmente la maduración de los lugares sinópticos del árbol dendrítico piramidal. Al revisar las pruebas de que, en los animales adultos, la estimulación sensorial aumenta el flujo sanguíneo en las vías receptoras y de relevo del sistema nervioso central, estos autores sugirieron que los aumentos del flujo sanguíneo regional tienen la función de acelerar de lugares sinápticos.

Hay un aumento en el número de ramas y el tamaño y número de sus botones terminales debido al uso (Gerard, 1961). Por ejemplo, en las ratas criadas con luz normal hasta la edad de un mes y puestas después en la oscuridad durante 3

meses, el diámetro del perfil sináptico en el geniculado lateral fue mayor en un 11% y la densidad de los axones fue un 29% menor que en los sujetos testigos criados en condiciones normales. En un experimento hechos a la inversa, se observó que las ratas criadas en la oscuridad y puestas después en la luz, a la edad de un mes, se producía un 15% de disminución en el tamaño de las terminales sinápticas. Pero estas terminales estuvieron agrupadas más densamente (en un 34%) que en las ratas testigos que permanecieron en la oscuridad. Estos experimentos demostraron que tales cambios estructurales del geniculado lateral son reversibles. Además de estas alteraciones de las neuronas centrales, pudieron demostrarse también notables cambios estructurales en la capa externa plexiforme de la retina, en las ratas criadas en la oscuridad (Cragg, 1968).

Cragg (1968) calculó la densidad de las neuronas de la corteza visual de la rata en aproximadamente,  $4.6 \times 10^7/\text{cm}^8$ . Los cuerpos celulares ocupan un 3% del volumen de la corteza y la densidad de las terminales de los axones, en el 97% restante de la corteza, es aproximadamente de  $1.4 \times 10^{12}/\text{cm}^3$ . El promedio de terminales sinápticas en cada neurona es aproximadamente de 30 000; cualquier neurona de la corteza visual de la rata tiene, cuando menos, algunos cientos de neuronas conectados a ella. Marin-Padilla (1968) ha llegado a contar 60 contactos entre un axón y una dendrita en el cerebro humano, pero calcula que el número real debe ser mucho mayor. Así, cada neurona cortical tiene gran número de conexiones con muchas otras neuronas y esta gran red de conexiones interneuronales bien puede ser el fundamento de la plasticidad cerebral (Fessard, 1961). Los estudios recientes de Shlaer (1971) han proporcionado firmes bases a la modificabilidad de las conexiones corticales mediante la manipulación del aprendizaje perceptual (capítulo 4, sección 2, 6).

Se ha sugerido (Eccles y McIntyre, 1953; Eccles, 1958) que existe cierta plasticidad en las conexiones centrales de una fibra aferente, la cual puede variar según el uso. Además, hay bases histológicas para este concepto (de Robertis, 1961). J. C. White y Sweet (1969) analizaron los resultados clínicos de la cordotomía como medio de aliviar el dolor e informaron de la pérdida final de la analgesia, 4 o 5 años después de la cordotomía, con la reaparición progresiva del dolor. La hipótesis más probable fue que esta recuperación "... representa la notable capacidad de la Naturaleza para compensar una pérdida, desarrollando la capacidad de otras fibras sensoriales para transmitir una forma sencilla de dolor y, en un grado mucho menor, de los años de discriminación térmica después de una tractomía más general."

Se ha demostrado que ciertas drogas son medios eficientes para demostrar la plasticidad de las conexiones neurales. Por ejemplo, Adkins y cois. (1966) encontraron que, en gatos anestesiados con cloralosa, la estimulación piramidal no sólo provocaban el aumento de tamaño de los campos receptivos cutáneos de las neuronas corticales que se registraron, sino que también sirvió para observar que hay cierta responsividad a las modalidades sensoriales que no tenían efecto cuando no se presentaba la estimulación piramidal. Albe-Fessard y Fessard (1963) resumieron una serie de experimentos que demuestran que la estimulación con cloralosa hace que aumente la magnitud de los potenciales corticales producidos en zonas de convergencia. En cuanto a la corteza primaria, Robertson (1965) ha observado células en la corteza visual del gato -antes, durante y después de la administración de anestesia por tiopental- y encontró que ésta hace aumentar los campos receptivos y los tipos de estímulos a los que responden las células; el tiopental hace que las células que previamente no eran receptivas respondan a los estímulos visuales. Es muy poco probable que las drogas administradas de manera intensa puedan producir nuevas sinapsis y vías nerviosas. Por lo tanto, es probable que las drogas descubran sinapsis y vías nerviosas ya existentes, pero no utilizadas en condiciones normales.

En las observaciones clínicas se hallan otras pruebas que indican la existencia de mecanismos neuronales plásticos latentes (capítulo 6, sección 1, e). En esta forma, los datos obtenidos a partir del estudio de personas con lesiones en la circonvolución precentral o en la cápsula interna, apoyan decididamente la probabilidad de que existan algunas sinapsis o vías nerviosas como un "margen subliminal" de estos pacientes. El grado de parálisis del miembro afectado varía día con día. En efecto, la parálisis puede desaparecer

parcial o totalmente durante una perturbación emocional, sólo para reaparecer una vez pasada la perturbación (Lashley, 1924). Así, los resultados clínicos indican que el número de estructuras y vías centrales que realizan cualquier función es potencialmente mayor que en condiciones de línea basal. El "margen subliminal" de las estructuras y vías es considerable, y en las condiciones adecuadas pueden ser puestas en acción por el sistema nervioso central.

Fig. 28. Registro de una célula convergente de la formación reticular pontina de un gato anestesiado mediante cloralosa, obtenido con una micropipeta. En la primera serie horizontal se muestran las respuestas a la estimulación eléctrica de las cuatro patas: anterior contralateral (ac) y homolateral (ah), posterior contralateral (pe) y homolateral (ph). Los primeros tres registros de la segunda hilera ilustran la oclusión de la respuesta mediante un estímulo diferente presentado más de 100 mseg antes, mientras que el cuarto registro muestra el efecto aditivo a diferentes estímulos presentados con una separación aproximada de 10 mseg. La tercera hilera ilustra la respuesta dada a un toque leve de la córnea homolateral, y las respuestas al encendido y apagado de la luz. [Reproducido con autorización de Exp. Neurol. 9, 327-344 (1964).]

La tan difundida convergencia polisensorial del sistema nervioso central representa el sustrato de los cambios drásticos. Albe-Fessard y Fessard (1963) indicaron que las respuestas convergentes que se aprecian en las áreas corticales asociativas no dependen de las áreas primarias; al extirpar la corteza S I y motora se puede aun aumentar la respuesta asociativa. La convergencia polisensorial es más notable en la formación reticular (fig. 28), donde más del 80% de las unidades estudiadas fueron convergentes (Bach-y-Rita, 1964). No obstante, inclusive en las células de las áreas corticales sensoriales primarias se observa una convergencia polimodal. Bremer (1952) fue el primero que describió las respuestas a los estímulos acústicos dentro de la corteza visual; Jung, Kornhuber y da Fonseca (1963) demostraron, en gatos, que los influjos vestibular y acústico convergen en las mismas neuronas corticales del área visual. En el estudio de Murata y cois. (1965), descrito en el capítulo 3, sección 2, se presentan pruebas de convergencia neuronal de los estímulos cutáneos acústicos y nocivos en la corteza visual del gato.

## 2. MECANISMOS INHIBITORIOS Y CENTRÍFUGOS

De entre la gran cantidad de mecanismos inhibitorios que funcionan a todos los niveles del sistema nervioso, aquí nos ocuparemos de dos, por cuanto tienen una importancia especial para los estudios de la sustitución sensorial. Primero consideraremos algunos aspectos de la inhibición aferente, sobre todo la inhibición lateral, que sirve para poner de relieve el contraste de los límites, y para agudizar los contornos de la percepción de las imágenes. Después se tratará acerca de algunas de las influencias centrífugas descendientes que sirven, en parte para eliminar la información extraña, de manera que los mecanismos cerebrales superiores no sean sometidos a una apabullante andanada de señales provenientes de los receptores.

### a) Inhibición aferente

Hay varios tipos de inhibición dentro de los sistemas sensoriales; uno de los más ampliamente estudiados es la inhibición lateral. Una de las demostraciones más sencillas del fenómeno de la inhibición lateral puede encontrarse en el ojo compuesto del crustáceo *Limulus* (Hartline, 1949; Ratliff, Hartline y Miller, 1963). En esta especie, cada ojo está compuesto de un mosaico de órganos terminales independientes u omatidios, cada uno de los cuales contiene un conjunto de receptores de luz. De los receptores, las fibras nerviosas pasan al nervio óptico; en este trayecto, las fibras se van conectando entre sí mediante un plexo de fibras lateral. Cuando la luz se dirige de tal suerte que solamente incide sobre un omatidio la actividad espontánea de los omatidios adyacentes se inhibe, supuestamente en virtud de la intervención del plexo lateral.

De manera más compleja, esta inhibición lateral se ha demostrado en los sistemas sensoriales visuales y cutáneos de los vertebrados. En efecto, parece que ésta es una propiedad común a todo sistema sensorial (von Békésy, 1967). El

efecto de la inhibición lateral es que el estímulo, que se propaga lateralmente, se "encauza" gradualmente hacia una sección más restringida y localizada de la vía neural. En los órganos de los sentidos, esta acción de "encauzamiento" inhibe los efectos de estímulo más débiles y "...reúne los efectos más intensos en una sola vía común" (von Békésy, 1967). De esta manera, el "ruido de fondo", el exceso de información, o la información menos significativa, por ejemplo, se filtran en una de las primeras etapas. Aunada a los mecanismos centrífugos (de los que se tratará en la sección siguiente) la inhibición lateral representa un método para incrementar la transmisión de datos "significativos" a expensas de los "supérfluos". Barlow (1961b), advirtió que la inhibición lateral permite que casi la misma cantidad de información se trasmita con un menor gasto de impulsos y, así, constituye un ejemplo de código reductor de la redundancia.

Entre sus funciones, los sistemas visuales y cutáneos incluyen la discriminación de pequeñas diferencias en el espacio. Esta diferenciación depende casi por completo de los procesos inhibitorios para realzar el contraste de las fronteras o límites (Davis, 1968). A niveles superiores del sistema nervioso pueden hallarse otros ejemplos de inhibición aferente que intervienen en esta función. Por ejemplo, Mountcastle (1961) halló que cuando una neurona cortical se inhibe por un estímulo aplicado a la piel, de hecho, tal neurona, es excitatoria con respecto a las neuronas corticales adyacentes. Con base en esta configuración de cadenas de células, dispuestas en columnas verticales, Powell y Mountcastle (1959) demostraron que, en la corteza somatosensorial, la activación de una columna puede ocasionar la inhibición de las adyacentes. Este tipo de inhibición lateral puede mediarse por medio de la actividad inhibitoria de colaterales, provenientes de las eferentes de la columna activada (Mountcastle y Poggio, 1968). Bach-y-Rita (1964) demostraron que las células adyacentes de la formación reticular del puente también dan respuestas opuestas a un estímulo cutáneo (fig. 29).

Fessard (1961) advierte que los efectos de nitidez y enfoque de los mecanismos neurales se aprecian al comparar los potenciales producidos que se registran en estaciones de relevo sucesivas, a lo largo de las vías ascendentes. Por ejemplo, en las estaciones sinápticas del sistema del lemnisco, la inhibición aferente puede demostrarse en todas las etapas. A nivel de los núcleos de la médula espinal esto parece predominantemente un tipo presináptico de inhibición, mientras que en los niveles talámicos y corticales se observara una inhibición postsináptica. Mount-

Fig. 29. Actividad de neuronas adyacentes registrada con la misma disposición de electrodos; las unidades son de la formación reticular pontina registradas mediante una micropipeta. El registro muestra la actividad contraria de las neuronas adyacentes. [Reproducido con autorización de Exp. Neurol, 9, 327-244 (1964).]

castle y Darian-Smith (1968) resume los diversos tipos de mecanismos de proalimentación y retroalimentación que pueden participar en la inhibición aferente en estas estaciones.

#### b) Control centrífugo e información aferente

Los principales sistemas sensoriales, incluido el somestésico, contienen componentes descendentes o centrífugos, además de los ascendentes que llevan la información de los receptores al centro. Las influencias descendentes pueden extenderse desde la corteza cerebral hasta los receptores mismos. En general, estas influencias son inhibitorias y tienden a suprimir la información recibida en los niveles superiores; la selectividad o filtrado es una consecuencia importante de tales mecanismos inhibitorios.

Los efectos corticales sobre los sistemas espinal y medular han sido estudiados ampliamente. Así, las neuronas de los núcleos de la columna dorsal pueden inhibirse mediante estimulación eléctrica de áreas de la corteza del gato que, en gran medida, sean coexistentivas con la corteza sensoriomotora (por ejemplo, Towe y Jabbur, 1961). Seccionando transversalmente la vía piramidal se disminuye considerablemente esta respuesta inhibitoria (Towe y Jabbur, 1961). La inhibición de los núcleos de la columna dorsal, producida por la corteza, ocurre



cuando no se registran potencialmente postsinápticos inhibitorios y, por lo tanto, se supone que es presináptica.

Dawson (1958) demostró en ratas que un sólo impulso, aplicado a la corteza sensoriomotora podía reducir la respuesta del núcleo cuneiforme a la estimulación de la parte delantera hasta en un 50% y con una latencia de únicamente 5 milisegundos. En uno de los núcleos de la columna dorsal, el cuneiforme, las influencias inhibitorias presinápticas pueden durar más de 100 milisegundos (Eccles, 1964a). Esta despolarización aferente primaria, posterior a la estimulación cortical sensoriomotora, también la registraron Andersen, Eccles, y Sears (1962), así como Carpenter, Lundberg y Norrsell (1962, 1963). Lundberg (1964) considera que es una forma de regular la entrada sensorial general y sugiere que puede haber 4 o más vías descendentes de origen supraespinal que proporcionen la inhibición a nivel intemeuronal.

También hay pruebas de inhibición postsináptica en los núcleos de la columna dorsal; los potenciales postsinápticos inhibitorios duran hasta 160 milisegundos, después de la estimulación mecánica de la pata delantera del mismo lado, según lo han demostrado Andersen, Etholm y Gordon, 1970. Lundberg (1966) estima que un porcentaje muy alto de intemeuronas espinales reciben los potenciales postsinápticos inhibitorios de las aferentes primarias. Andersen y cois. (1970) sugieren que este mecanismo puede estar relacionado con la inhibición aferente de las neuronas circunvecinas. De hecho, en el sistema somatosensorial, los componentes corticófgos pueden influir también en efecto agudizador de los mecanismos inhibitorios aferentes, mediante un mecanismo de retroalimentación reflejo (Mountcastle y Darian-Smith, 1968).

La formación reticular del tallo cerebral ejerce un poderoso efecto inhibitorio y facilitatorio sobre los mecanismos aferentes inferiores, además de sus bien conocidos efectos modulatorios con respecto a sus sistemas motores (Magoun, 1958; Lundberg, 1966; Hemández-Peón y cois. 1956; Cangiano, Cook y Pompeiano, 1969). Los efectos de los mecanismos inhibitorios pueden demostrarse a nivel de la médula espinal. Así, Wall (1968a) notó el efecto de las influencias descendentes del tallo cerebral sobre el sistema sensorial cutáneo. La interrupción de estas influencias no sólo alteró la sensibilidad de las células medulares cutáneas, sino también su identificación de modalidad. Por ejemplo, algunas células, que previamente sólo respondían a estímulos musculares y de las articulaciones, se volvieron responsivas a estímulos cutáneos cuando se eliminaron las influencias descendientes del tallo cerebral. Wall (1968) encontró que el campo receptor promedio de las fibras periféricas del gato, en respuesta a un estímulo táctil leve, fue de 5 X 4 mm. En contraste, las células primarias medulares tienen campos receptores promedio de 63 X 32 mm. En la preparación espinal los campos receptivos cutáneos de las células de la médula espinal fueron mucho mayores que en el estado descerebrado (Wall, 1968a), debido a la inhibición de los mecanismos reticulares inhibitorios producida mediante la disección espinal.

Parece que los mecanismos inhibitorios extienden la amplitud dinámica de las células del asta dorsal, según Wall lo ha demostrado (1961) en experimentos con estimulación a base de operaciones intermitentes sobre la piel. Se empleó un estímulo vibratorio, poniendo a una platina que oprimiera ligeramente la piel a una frecuencia de 60 veces por segundo. Cada vez que aumentaba la presión sobre la piel, las fibras aferentes grandes suministraban uno o más impulsos a las células del asta dorsal. En las células registradas se observó una pauta muy regular de descarga; conforme aumentó la presión, las células podían responder con uno, dos o tres impulsos, seguidos por un periodo de inactividad que cesaba con el siguiente aumento de presión. Esto se contrapone a la "ráfaga" prolongada que produce la presión constante; en ocasiones, la descarga duraba más que la de la andanada aferente. En esta forma, Wall (1961) sacó en limpio que las células se inhiben parcialmente durante el periodo de inactividad, después de cada ráfaga de estímulos, y sugirió que las fibras aferentes grandes producen un efecto mixto, excitatorio e inhibitorio, sobre las células. Esta puede recibir una retroalimentación inhibitoria, que ampliaría sus márgenes dinámicas de suerte que (no obstante ser capaz de responder a pequeñas andanadas aferentes) seguiría siendo capaz de responder a andanadas cada vez mayores sin saturar.

Las propiedades de convergencia y amplificación del sistema sensorial cutáneo son tales que las pautas temporales de impulsos provenientes de las células medulares reflejan ciertos aspectos de estímulos periféricos, lejos de representar simplemente la suma de las pautas de entrada. Así, estas células funcionan como "embudos" y "filtros", en lugar de hacerlo como "relevadores" (Wall, 1961).

Además de los efectos que la corteza primaria y la formación reticular ejercen sobre la entrada aferente (los ya mencionados), otras áreas centrales pueden influir en la transmisión aferente. Entre ellas están los núcleos vestibulares (Pompeiano, 1972), los ganglios basales (Krauthamer y Albe-Fessard, 1965), las llamadas áreas corticales "asociativas" (K. H. Pribram, 1969; Abdelmoumene, Besson y Aléonard, 1970), y el cerebelo (Cangiano y cois. 1969). Por ejemplo, Cangiano y cois. (1969) demostraron que al estimular repetidamente el núcleo fastigial contralateral del cerebelo del gato, aumenta la excitabilidad de las aferentes cutáneas de conducción rápida, en una proporción que va del 180 al 200%. La estimulación fastigial produce un potencial negativo de la raíz dorsal, debido a la despolarización de las arborizaciones terminales de las aferentes primarias, posiblemente a través de las vías que van de la formación fastigio-reticular a la columna dorsal (Cangiano y cois., 1969).

En otros sistemas aparte del cutáneo se observa un control centrífugo similar sobre la entrada sensorial. Amato, La Grutta y Enia (1970) demostraron que la estimulación de la corteza auditiva producía una inhibición del 50 al 60% del potencial auditivo producido que se registra en el núcleo geniculado medio y en el colículo inferior. Desmedí (1965) encontró que, mediante fibras corticofugas, la corteza temporo-insular alimenta la vía auditiva y la región correspondiente área auditiva IV (que no es contigua a las áreas auditivas I y II). Además, Desmedí y Franken (1963) admitieron un considerable fortalecimiento de las respuestas producidas que no se registran en la corteza auditiva, después de la desaferentación parcial de esta corteza. Estas respuestas fortalecidas demostraron que las lesiones eliminaron los influjos inhibitorios.

Los estudios de Sprague (1966) sobre el sistema visual (señalados en el capítulo 3, sección 3, b) demostraron la recuperación de la vista en gatos con "ceguera cortical" unilateral, después de extirpar el colículo superior contralateral; esto se interpretó como un indicio de efecto inhibitorio del colículo superior, previamente intacto. De la misma forma, Denny-Brow y Yanagisawa (1970) han notado que reduciendo el aspecto ventrolateral del tracto sensorial cefálico de la médula inferior, en el tubérculo cinereum, disminuye la zona analgésica de la región inferior de la cara posterior de los monos. Así, estas fibras ventrolaterales deben tener normalmente un efecto inhibitorio en los impulsos, capaz de originar dolor, porque cuando se las corta, las zonas a las que previamente se administraron analgésicos recobran la sensibilidad.

Los efectos de los mecanismos centrífugos sobre la transmisión aferente pueden advertirse en el comportamiento, como sucede en el sueño o con los cambios de la atención. Pompeiano, Carli y Kawamura (1967) notaron que mientras mayor sea la frecuencia de repetición del movimiento ocular rápido (MOR) del sueño, mayor será la represión que ejerzan las respuestas de la médula espinal sobre la estimulación del nervio ciático. Estos autores indican que un sistema de control supraespinal diferente del que se origina en la corteza sensoriomotora debe ser inhibitorio para el conjunto intemeuronal que transmite los influjos corticoespinales al tracto espinocerebelar dorsal. Consideran que probablemente, este sistema de control es parecido al que disminuye la transmisión de los impulsos cutáneos y de los impulsos aferentes musculares de umbral alto. Holmgrist, Lundberg y Oscarsson (1960) demostraron que posiblemente, una vía descendente desde el tallo cerebral, que corra por el folículo lateral, interrumpa la transmisión polisínáptica de las aferentes cutáneas, no sólo para las neuronas del tracto espinocerebelar dorsal, sino también en las vías espinales ventrales ascendentes.

Wall y cois. (1967) observaron en ratas no confinadas que la atención podía modificar la transmisión aferente. La excitabilidad de las células del asta dorsal aumentaba si la rata dirigía su atención a la zona de la piel que

contenía el campo receptor de la célula estudiada. La excitabilidad disminuyó cuando la atención de la rata fue dirigida a otra parte.

Los mecanismos de control centrífugo no son completamente innatos. Melzack y Bums (1964) demostraron que perros privados sensorialmente reaccionan exageradamente a lo que, en circunstancias normales, serían estímulos comunes; además, indican que el SNC es bombardeado por toda la entrada sensorial, debido a la falta de los mecanismos filtrantes que normalmente se desarrollan con la experiencia temprana. (Los experimentos mencionados se han tratado en el capítulo 4, sección 2, b).

Hay ciertas consideraciones generales que se aplican a los mecanismos de control centrífugo de cualquier sistema aferente. Bajo el control centrífugo, la entrada sensorial es notablemente reducida, pero la información útil se conserva o aumenta. Información "útil" es un término relativo y su selección es producto de un proceso de aprendizaje en que la identificación de la información redundante, o relativamente poco importante, le permite al sujeto adquirir, dentro de un tiempo dado, cada vez más "información útil", según progresa su aprendizaje. De hecho, la rápida identificación de las pautas de estímulo con "imprevisibilidad reducida" puede ser el aspecto más importante del aprendizaje. Es posible que los cambios plásticos, como la hipertrofia cortical que se produce en ambientes enriquecidos (sección 1), se relacione con este proceso.

Barlow (1961a) considera que la "información" es un atributo cuantitativo del mensaje, si la probabilidad previa de recibirlo es desconocida; generalmente, esto quiere decir que pertenece a un conjunto o población de mensajes estadísticamente independientes, mutuamente exclusivos, cuya distribución de frecuencias no se conoce. Al reducirse la redundancia, los impulsos aferentes indican la ocurrencia de características específicas —aunque no necesariamente simples— de la entrada informativa. Por otro lado, también influyen en la suma total de impulsos requerida para transmitir la información y, por tanto, ayudan a indicar la improbabilidad de la entrada sensorial en curso. (Barlow, 1961a). Con base en estas suposiciones, Barlow (1961a) propone: a) que la frecuencia de impulsos en respuesta a los estímulos usuales debe disminuir; b) que los tipos de transformaciones deben cambiar conforme a las probabilidades del estímulo que está pasando a través de relevador sensorial, y c) que las salidas deben corresponder a características más bien complejas de las entradas, no a las propiedades que son sencillas desde puntos de vista físicos o anatómicos. Como ejemplo, Barlow (1961a) señala toda la complejidad de una situación sensorial que un escritor habilidoso puede producir con unas cuantas palabras.

### 3. LA INTEGRACIÓN

"Integración" es término amplio y general; debe considerarse como la función primordial de la actividad nerviosa. En un nivel elemental, cada neurona en sí es un microcosmos en que pueden hallarse todas las funciones fundamentales, reunidas bajo el rubro de la integración.

Por ejemplo, desde sus dendritas hasta el extremo del axón, la neurona representa un modelo, a escala reducida, del vínculo sensoriomotor (Fessard, 1963). En una escala más amplia, los impulsos sensoriales provenientes de los mismos receptores, o de otros, se integran en todos los niveles del sistema nervioso central. La información aferente se procesa para producir la salida motriz adecuada; la información sensorial está integrada con la información proveniente de los elementos del "sistema nervioso central superior", encargado de funciones como la memoria, el pensamiento y la toma de decisiones.

Dos requisitos primordiales para las interacciones integrativas son la convergencia de los impulsos y el tiempo. La convergencia de los diferentes influjos sensoriales sobre las neuronas puede mantenerlas en un estado de excitación repetida, casi permanente, particularmente en los sujetos despiertos. Esto resulta de la despolarización sostenida que se obtiene del bombardeo incesante de los impulsos aferentes que provienen de muchas fuentes (Fessard, 1961). Entre los factores que suministran el tiempo necesario para la integración, están el periodo refractario (durante el cual los otros estímulos presinápticos no son efectivos) y la constante de decaimiento (que es el tiempo necesario para alcanzar alrededor de un 37% del valor final de la respuesta).

Gray (1968) notó que la constante de decaimiento de las células de integración en la médula espinal es lo bastante larga para permitir la interacción de diversas influencias periféricas centrales. Rushton (1961) consideró que, para la integración, la constante de decaimiento debería ser mucho más prolongada que el periodo refractario; también indicó que el decaimiento debe ser más lento en los centros cerebrales que en la periferia. Las huellas muy duraderas de una actividad, como la activación tetánica y la post-tetánica, desempeñan también cierta función temporal en la integración (Fessard, 1961).

La salida de cualquier sistema sinóptico depende de toda una gama de factores. Entre estos cabe mencionar: a) el estado general de la actividad de "fondo" de un conjunto neuronal; b) la proporción de fibras presinápticas inhibitorias y excitatorias; c) la cantidad de adición espacial y temporal de las respuestas postsinápticas locales; d) los cambios de la capacidad estimuladora sinóptica de las terminales presinápticas con actividad reiterativa; e) la inhibición o facilitación repetida a través de las colaterales de los axones, y f) el grado de subnormalidad de las neuronas de descarga, que limita la frecuencia de disparo (Mountcastle y Baldessarini, 1968).

La relativa preponderancia de estos factores puede variar a diferentes niveles de la actividad del sistema nervioso central. En el capítulo 2 se estudiaron algunas de las etapas del procesamiento de información del sistema sensorial somestésico, en el que se describe la dualidad de los mecanismos, desde la médula espinal hasta el tálamo. En los niveles subcorticales se da una importancia de la integración central de la información sensorial (Albe-Fessard y Fessard, 1963).

En las áreas de la corteza en que se observa una notable convergencia polisensorial y una ausencia de somatotopia, la convergencia, la descarga reiterativa autogénica y el potenciamiento forman una cadena "cooperativa" de procesos dinámicos que asocian la integración en el espacio neuronal —debida a la convergencia— con la integración en el tiempo (Fessard, 1961).

Para considerar los mecanismos de integración cortical es importante tener en cuenta las diferencias existentes entre las propiedades funcionales y las capacidades de manejar la información, no sólo de cada región cortical, sino de cada hemisferio. La información sensorial y motriz queda representada en forma diferente en cada hemisferio: en el izquierdo de manera más focal y más difusamente en el derecho [Semmes, 1968 (cfr. capítulo 3, sección 5, c)]. Semmes (1968) sugiere que la representación focal de las funciones elementales en el hemisferio izquierdo favorece la integración de unidades similares y, en consecuencia, la especialización de los aspectos del comportamiento que requieren de un control sensoriomotor complicado, como en los casos de la destreza manual y el lenguaje. Por otro lado, la corteza derecha está organizada de manera difusa y favorece la integración de unidades disímbolas, y la especialización del comportamiento que requiere de información multimodal, como en el caso de diversas habilidades espaciales. Hécaen (1962) considera que el hemisferio derecho es particularmente importante para la percepción y, especialmente, para su aspecto espacial.

Es notable que la formación reticular del tallo cerebral, que tiene un porcentaje sumamente elevado de células multisensoriales con alto grado de convergencia (sección 1 de este capítulo), presenta varias modalidades muy interesantes de la actividad ulterior producida por un sólo estímulo, con lo que se obtienen respuestas claras que pueden repetirse hasta cuatro segundos después (fig. 30) del estímulo (Bach-y-Rita, 1964). El significado funcional de estos hallazgos no se ha esclarecido todavía, aunque la larga duración de la latencia sugiere que la informa-

Fig. 30. Leves variaciones de la respuesta demorada al mismo estímulo, en una célula inactiva de la formación reticular pontina, registradas mediante una microplpeta. Se presentó seis veces una estimulación táctil leve de la pata ph. Pueden apreciarse leves variaciones tanto en las respuestas inmediatas como en las demoradas. [Reproducido con autorización de Exp. NeuroL 9, 327-344 (1964)]

ción contenida en el estímulo puede viajar a través de diversas estructuras del sistema nervioso central mientras se analiza e integra. La latencia larga no se debe al tiempo de conducción a través de las vías periféricas e inferiores del sistema nervioso central. Por ejemplo, si se registra actividad nerviosa en la formación reticular, no hay una diferencia considerable en la latencia después del estímulo, ya sea que éste se aplique a la cola o a las vibras (fig. 31). La actividad tardía no puede entrar en las decisiones relativas a dar respuestas inmediatas, puesto que la demora de 4 segundos podría ser fatal en muchas situaciones. Es más probable que estas respuestas se relacionen con el análisis e integración detallados de la información con la información previa y los resultados del análisis de otras informaciones anteriores.

Broadbent (1965) se ocupó del estudio de uno de los factores temporales de los mecanismos integradores "superiores". Una tarea que se ha practicado mucho da un menor aumento del tiempo de reacción que otra que no se ha practicado, según se duplique el número de alternativas posibles. Esto se aplica incluso cuando la tarea en cuestión nunca la haya desempeñado la persona, suponiendo que guarde cierta relación con un estímulo experimentado, a menudo de manera que la reacción requerida parezca natural (Broadbent, 1965). La demora en el sistema nervioso previa a la acción proporciona un alto grado de confiabilidad, ya que permite promediar mensajes sucesivos. Broadbent considera que, probablemente, el sistema permite acumular evidencias hasta tener las

Fig. 31. Variaciones mínimas de las respuestas de latencia larga de una célula de la formación reticular pontina registradas con un electrodo concéntrico. Las descargas de latencia larga (de la célula más pequeña) muestran poca variación a los diferentes tipos de estimulación: estimulación eléctrica de las patas ah y ac; toque leve a la pata ah, estímulo auditivo, tirón de un pelo de la cola, tirón de una vibrisa homolateral (vib). En todos los registros las respuestas de latencia corta, media y larga (cuando hubo respuesta) de la célula grande, son similares a las de la unidad más pequeña. [Reproducción con la autorización Exp. Neurol. 9, 327-344 (1964).]

suficientes en favor de una alternativa; el procesamiento central contiene una cantidad apreciable de inconstancias y este autor sugiere que el sistema nervioso puede emplear métodos estadísticos para llegar a una decisión.

El sistema nervioso tiene la capacidad de segmentar la información de diferentes maneras, para analizar una escena compleja que se le presente por un breve tiempo y advertir cualesquiera inconstancias considerables (Sutherland, 1968). Un mayor tiempo para el análisis permitiría a los mecanismos estudiados por Broadbent aumentar la precisión del procesamiento de información. Las respuestas demoradas que se registraron en el sistema nervioso central, igual que la respuesta de 4 segundos de que informa Bach-y-Rita (1964), pueden relacionarse con estas funciones, pero aún faltan evidencias directas en favor de esta posibilidad.

Casi siempre, el cerebro recibe información diversa sobre la misma cosa, la cual proviene de un gran número de receptores y órganos receptores (Jung, 1961). A veces no somos conscientes de cuál de las entradas sensoriales (por ejemplo, el tacto, la vista, el olfato y el sonido), recibida por separado o en combinación con otra, se emplea para identificar a un objeto dado. Ciertamente, la identificación de la modalidad se pierde a menudo en los niveles de integración superior. No obstante, la información sensorial se emplea adecuadamente para dar las respuestas perceptuales y conductuales necesarias y esto lo efectúan los mecanismos de integración.

No se sabe qué estructuras nerviosas funcionan en los niveles superiores de integración en que los mensajes sensoriales, después de la interacción con diversos tipos de actividad nerviosa, se convierten en percepciones. Ni siquiera se sabe si se localizan en el tallo cerebral, en la corteza o están distribuidos difusamente a lo largo de las diversas partes del sistema nervioso central. Jasper (1963) señaló que "los mecanismos de integración no parecen limitarse a los sistemas nerviosos más o menos «no específicos», si bien es en las breves

intemeuronales o de interconexión donde esperaríamos encontrar las integraciones de nivel más elevado; estas pueden o no estar en áreas anatómicamente distintas del cerebro, corticales o subcorticales."

Lashley (1958) supuso que los miles de millones de neuronas de la red cerebral se organizan en buen número de sistemas, pero que estos no son anatómicamente independientes, de suerte que las mismas neuronas de diferentes permutaciones pueden participar en muchos sistemas. Consideró que debe considerarse a la corteza como una gran red de circuitos de reverberación en constante actividad (Lashley, 1951) y que las respuestas diferenciales dependen de la pauta de células que son excitadas en combinación. En un estudio sobre la corteza visual, Lashley (1951) señaló que esta área es una red de células de acción limitada y que sus funciones integradoras son una expresión de las propiedades de tal red. Consideró que la red nerviosa activa, organizada rítmica y espacialmente, era "...casi coextensiva con el sistema nervioso", y afirmó que "tengo buenos motivos para suponer que muchos fenómenos de la generalización, tanto sensorial como conceptual, son productos no sólo de la conmutación, sino también de la interacción de pautas complejas de organización dentro de tales sistemas (de redes)."

Finalmente, consideraremos brevemente la integración sensoriomotora al sistema muscular del ojo, puesto que este sistema sensoriomotor tan preciso y complicado ha servido en muchas investigaciones como modelo de los mecanismos integrativos nerviosos (Bach-y-Rita, Collins y Hyde, 1971). Como se vio en el capítulo 4 (sección 1, a), la superficie receptora y el órgano de percepción difieren debido a que éste está asociado con el sistema de control motor. En el sistema visual, el órgano perceptual es el ojo con su aparato motor, los seis músculos extraoculares de cada ojo. Estos músculos están bajo un control nervioso extremadamente complicado que les posibilita ejecutar combinaciones sumamente coordinadas de contracciones y extensiones, necesarios para la precisión de sus movimientos primarios, secundarios y terciarios. Los músculos extraoculares tienen características biológicas que no se hayan en otros músculos, incluidos varios tipos de fibras musculares para los movimientos de graduación muy precisa y para los movimientos rápidos (Bach-y-Rita, 1970a). Los mecanismos neurofisiológicos aferentes y eferentes del control muscular del ojo han sido objeto de un compendio crítico de la bibliografía al respecto, hecho a últimas fechas (Bach-y-Rita, 1971a).

El sistema de control motor del ojo incluye un sistema de integración o internuncial, probablemente en la formación reticular dorsal del tallo cerebral de la región de los núcleos de los músculos del ojo (Lorente de No, 1933; Cooper, Daniel Whitteridge, 1955, Bach-y-Rita, 1956). En este caso, la información aferente de las múltiples entradas (por ejemplo, el sistema vestibular, el visual, la propiocepción muscular del cuello y el ojo) interactúa con las entradas nerviosas de otras regiones corticales y subcorticales; en consecuencia, se envía una cantidad precisa de información a cada uno de los doce músculos del ojo para producir el grado adecuado de contracción o extensión. Aun cuando no sea posible estudiar adecuadamente una función nerviosa aislada de las demás, sí se puede controlar y modificar selectivamente gran parte de la entrada al área integradora oculomotriz y medir con precisión los efectos que se producen en la salida motora. En esta forma, el sistema ofrece muchas ventajas para el estudio de los mecanismos de integración.

#### 4. REPERCUSIONES EN LA SUSTITUCIÓN SENSORIAL

"Los organismos, al habérselas con las señales sensoriales, se satisfacen con hacer discriminaciones poco precisas, a menos que se les «instruya» específicamente para que hagan una discriminación precisa, a costa de invertir más tiempo haciéndolas y de pasar por alto otros acontecimientos sensoriales que no importan al análisis" (Rosenblith, 1961). Por tanto, no es necesario mucho detalle para que el sistema de sustitución sensorial sea útil. Los mecanismos de procesamiento sensorial central pueden extraer cierto porcentaje de la información disponible, a partir de la matriz táctil de bajo poder de resolución; dicho porcentaje puede ser mayor que el que normalmente se espera a partir de la información visual de un mayor grado de resolución.

Wall (1961) describe un mecanismo inhibitorio, revelado por una estimulación aplicada a la piel de 60-Hz (sección 2, ó), y en los estudios de von Békésy (1967) se ha demostrado que la inhibición es mayor en el caso de los estímulos de presentación rápida, que producen una mayor cantidad de "encauzamiento", notándose que la disminución de la propagación lateral con el aumento de frecuencia es un fenómeno universal. Estos estudios son de considerable importancia para el desarrollo de sistemas táctiles de sustitución sensorial. Después de comparar la ejecución de sujetos ciegos que aprenden a leer mediante la proyección de letras a la piel de las yemas de los dedos, a través de una matriz de estimuladores táctiles que operan a diversas frecuencias, Rogers (1970) determinó que una estimulación de 250 Hz es más eficiente que cualquier otra de menor frecuencia.

En nuestros estudios sobre sustitución de la visión por el tacto, advertimos que la estimulación eléctrica (que es sumamente localizada) produce "contornos" más nítidos que los vibradores mecánicos que originan ondas de movimiento a lo largo de la piel (Gray, 1962). En estudios preliminares también se ha demostrado que, cuando una matriz de electrodos de plata de 3 mm con espaciamentos de 6 mm sustituye a electrodos concéntricos de 5 mm con espaciamiento de 12 mm, disminuyen los requisitos de energía y amplitud del pulso para obtener una percepción adecuada. Esto indica que el sustrato de la mayor eficiencia de la matriz de estímulo más pequeña pueden ser ciertos mecanismos inhibitorios.

La cuestión crítica está en determinar si la función sensorial táctil, modificada con el STSV, producirá cambios comprobables en el sistema nervioso central después de un uso prolongado. ¿Aumentará en tamaño la representación cortical de las regiones de la piel? ¿Producirá el uso funcional continuado de la franja subliminal la utilización de cantidades mayores de tejido nervioso para analizar la información sensorial proveniente de la región de la piel que está en contacto con la matriz de estímulo? Por ahora no puede responderse a estas preguntas, menos aún cuando desconocemos si ocurren cambios similares en las situaciones de aprendizaje normal, por ejemplo, los cambios de las áreas motoras y sensoriales que pueden ocurrir durante los años de estudio de un pianista. No sabemos qué mecanismos nerviosos se relacionan con funciones neurales tan elevadas; obviamente la representación somatotópica que se da en la corteza se relaciona sólo con las primeras etapas del análisis de la información.

Los sujetos que hemos adiestrado en el uso de la matriz de vibración mecánica colocada sobre la espalda pueden ajustarse inmediatamente a la ubicación de la matriz de estímulo sobre otras áreas de la piel, como el abdomen o la cadera, así como al cambio de la estimulación mecánica a la eléctrica. Si hubiéramos visto que los sujetos necesitaban un adiestramiento más prolongado cuando se cambiaba la matriz de estímulo de un área a otra, hubiéramos supuesto que los cambios plásticos ocurrían señaladamente en relación con los mecanismos subyacentes al análisis de la información proveniente de regiones específicas de la piel. No obviamente, en vista de la adaptabilidad a los cambios en cuanto a la ubicación de la matriz de estímulo, no es posible pronosticar que al adiestramiento prolongado con el STSV sucederán cambios en la representación somatotópica cortical, pero sí puede estudiarse específicamente esta cuestión. Si podemos adiestrar animales de laboratorio en el uso de estos sistemas de sustitución sensorial, entonces podremos determinar la representación somatotópica antes del adiestramiento y supervisarla durante el mismo. Si se pueden demostrar cambios de los mecanismos específicos, entonces se podrá saber algo más acerca de los cambios que ocurren en el sistema nervioso central durante otros tipos de aprendizaje, como sucede durante el adiestramiento de un pianista.

Con un sencillo sistema de alarma táctilauditiva que estamos desarrollando en nuestros laboratorios, pueden demostrarse mecanismos similares a los relacionados con los cambios de control centrífugo que se observan con el sistema de sustitución visual. Con únicamente dos estimuladores de la piel, activados mediante señales de audio, los sujetos sordos aprenden pronto a pasar por alto los "sonidos" que ellos mismos producen, así como los obvios, como el de los pasos, la máquina de escribir y los sonidos autogenerados del habla. Un

sujeto sordo que participaba en una conversación tripartita y estaba acostumbrado a los "sonidos" de las tres voces, se volvió hacia una cuarta persona que le llamó por su nombre desde cierta distancia. El nuevo sonido era inesperado y requería atención (Saunders, observaciones inéditas). Así, los mecanismos de control centrífugo parecen reaccionar inclusive en este tipo de situación primitiva de sustitución sensorial.

En la elaboración de sistemas de sustitución sensorial, los mecanismos centrífugos y las estructuras nerviosas (relevadores sensoriales, interneuronas y guías nerviosas centrífugas), en combinación con receptores sensoriales saludables, esto tendrá una importancia fundamental. Esta puede ser una de las principales ventajas de los sistemas de sustitución táctil, en comparación con los métodos que se basan en la implantación de electrodos en la corteza. De este modo, existe el sustrato sobre el cual construir, mediante un proceso de aprendizaje, los mecanismos de control centrífugo adecuados a las nuevas tareas perceptuales.

Nuestros estudios de sustitución sensorial se han concentrado en la sustitución de la visión. Con todo, los mecanismos cerebrales de la sustitución de la visión deberán ser igualmente aplicables a los sistemas de sustitución sensorial que compensen otras deficiencias sensoriales. De hecho, hemos iniciado estudios sobre sistemas auditivos de sustitución,

Fig. 32. Método de estimulación táctil simple y económico propuesto como sustituto de la retroalimentación anestésica de los ángulos relativos del antebrazo. Interruptores segmentados sobre cada eje de rotación de la prótesis sirven de convertidores digitales directos del ángulo para activar punto a punto al estimulador táctil correspondiente en contacto con el brazo. Estimuladores táctiles cuya frecuencia sea modulada en función directa de la presión servirán para transmitir, mediante transductores, la presión ejercida por la pinza de los "dedos."

[Reproducida con la autorización de Bach-y-Rita y Collins (1970).]

proponiendo el desarrollo de un sistema que proporcione información táctil, postural y de presión, a partir de receptores artificiales colocados en un miembro artificial (Bach-y-Rita y Collins, 1970). Con la información proveniente de los receptores del miembro artificial (fig. 32) creemos que un aprendizaje similar ocurrirá, al igual que en el caso del sistema táctil de sustitución de la visión, y que los sujetos que han perdido un miembro podrán mover sus prótesis con facilidad y precisión, usando el sistema nervioso central para calcular, por ejemplo, los vectores adecuados. Con la práctica, estos movimientos normales. Así, el miembro artificial pasará a ser considerado subjetivamente como parte del cuerpo.

Aun cuando los sistemas de sustitución sensorial, auditivos y prostéticos, necesitaran valerse de receptores táctiles para transmitir la información al cerebro, los requisitos de presentación de ésta serán diferentes que los que se necesitan en el caso del STSV. En esta monografía no nos ocuparemos de estos aspectos.

## Capítulo 6 - Pérdida sensorial y daño cerebral en el hombre

En algunos de los capítulos anteriores de esta monografía se presentan materiales que en gran parte, se recopilaron de estudios experimentales con animales. Aunque estas pruebas experimentales sean invaluable para descubrir muchos de los mecanismos cerebrales en que se fundan los fenómenos de sustitución sensorial, podemos decir que no arrojan luz sobre algunos de los efectos más sutiles de la pérdida sensorial en el hombre. Tampoco muestran las posibilidades de recuperación funcional del paciente que, ciertamente, tiene un sistema nervioso más desarrollado y obviamente más plástico que el de organismos inferiores.

En los primeros capítulos se consideraron algunos aspectos y tipos de pérdida sensorial humana, cuando se consideró pertinente hacerlo. Este se concentra en los factores de dichas pérdidas, mismos que son de especial



importancia para la sustitución sensorial. Por ejemplo, hay ciertos casos raros de recuperación de lesiones graves en el cerebro, los cuales son especialmente interesantes, aun cuando en otros casos de lesiones parecidas no se obtenga una recuperación similar. Estos casos ofrecen oportunidades sumamente valiosas para los fisiólogos, así como para los especialistas en clínicas.

El solo hecho de que algunos pacientes se hayan recuperado alentará a los investigadores para tratar de determinar los factores específicos que se relacionan con la recuperación y las posibilidades de obtener resultados comparables en casos similares. Los mecanismos plásticos que se descubren a partir de estos casos pueden aplicarse a la sustitución sensorial. Además, los estudios de sustitución sensorial ayudarán a descubrir mecanismos plásticos que, a su vez podrán aplicarse al tratamiento de lesiones cerebrales.

#### 1. EFECTOS DE LAS LESIONES CEREBRALES

La evaluación clínica y cuidadosa de los daños y perturbaciones cerebrales ha proporcionado una gran cantidad de información sobre los mecanismos del cerebro. Por diversas razones, gran parte de esta información proviene del estudio de pacientes con lesiones cerebrales sufridas en la guerra (Foerster, 1930a, b; Luria, 1966; Goldstein, 1942; Teuber, 1959). Dichas lesiones ocurren repentinamente en una población joven y saludable; ocurren en un número de casos lo suficientemente grande como para permitir un análisis estadístico válido; a menudo, las lesiones son localizadas, se dispone de descripciones médicas completas y, en el caso de los estudios recientes, es posible comparar los CI obtenidos después de la lesión con los determinados antes de sufrirla el paciente. A continuación se presentarán algunos de los resultados de estos estudios (véase también el capítulo 3, sección 5, b y c).

##### a) Lesiones corticales y representación funcional

Los daños cerebrales pueden producir efectos específicos y generales, tanto reversibles como irreversibles. No obstante, algunos de los resultados de las lesiones parecen contraponerse a los conceptos sobre mecanismos cerebrales con los que se intenta localizar funciones específicas en ciertas regiones o estructuras del cerebro (cfr. capítulo 3, sección 1). Lashley (1937) declaró que "las funciones que parecen unitarias en el comportamiento son interrumpidas por las lesiones locales y las funciones que parecen obviamente diversas se realizan dentro en un mismo campo anatómicamente homogéneo."

Las lesiones de una parte de la corteza pueden afectar a las funciones que dependen primordialmente de las estructuras centrales localizadas a cierta distancia de la lesión. Teuber (1959) informó que sujetos con pérdidas sensoriales considerables en una mano tenían un desempeño considerablemente deficiente en cuanto al reconocimiento de objetos con ambas manos; concluyó que las deficiencias de discriminación se asocian con pérdidas sensoriales más fundamentales, pero que trascienden estas pérdidas fundamentales, gracias a que se relacionan con otras partes del organismo del paciente que no están dañadas. Jasper [comentado por Nauta (1964)], al tratar de la producción de "huellas en la memoria" mediante la estimulación eléctrica de las áreas corticales del hombre (en los estudios que llevó a cabo en colaboración con Penfield) advirtió que ellos no interpretan este descubrimiento como una prueba del "almacenamiento" de la memoria en las áreas estimuladas. Antes bien, consideran la posibilidad de que estén en juego mecanismos mucho más difundidos, los cuales pueden ponerse en acción por medio de estimulación local.

Cualquier región cortical particular, en la que estén representadas específicamente ciertas funciones, influirá también en otras funciones, en un sentido general (cfr. las opiniones de Lashley que aparecen en el capítulo 3). Al tratar los efectos de las lesiones cerebrales, Vygotsky (1965) ofrece otra interpretación posible: cada función compleja que no depende de manera inmediata del área afectada sufre de una manera muy específica. El efecto no es la perturbación del "fondo" homogéneo; más bien representa la perturbación de una "figura" específica que depende del daño sufrido por un área que, normalmente, proporciona los elementos importantes para realizar dicha función (es decir, para la identificación de esta figura).

Así, los efectos de las lesiones corticales pueden representar la pérdida de funciones específicas (en el sentido clásico y en el de Vygotsky), así como la

pérdida de efectos facilitatorios no específicos; algunas funciones cerebrales pueden estar distribuidas a lo largo de extensas áreas del SNC. Podemos dar un ejemplo del estudio de Teuber (1959) acerca de heridas profundas en el cerebro, sufridas por 232 heridos de guerra. Los efectos fueron mucho menos cuantiosos de lo que se previó. De ordinario ocurrieron al mismo tiempo cambios específicos y generales. La mayoría de los pacientes tuvieron puntuaciones de CI más altas que las que tenían al ingresar al ejército. A consecuencia de lesiones discretas de la corteza cerebral, a menudo hubo escotomas invariables discretos. No obstante, también ocurrieron frecuentemente efectos difusos, como la disminución de la frecuencia de fusión crítica y el empeoramiento de la percepción de movimiento, la adaptación a la oscuridad y la visión taquitoscópica. Los sujetos con defectos de visión de campo mostraban menor capacidad para descubrir "figuras ocultas". No obstante, vale la pena señalar que Teuber (1959) informa de efectos difusos similares en pacientes con lesiones en cualquier lóbulo, en cualquiera de los hemisferios o en ambos.

Levine (1952) sometió a prueba las funciones intelectuales de un grupo de soldados ciegos y encontró una marcada inferioridad intelectual en 20 sujetos con algún daño en la corteza occipital, en comparación con 118 cuya ceguera era producto de lesiones periféricas y con 32 que tenían lesiones periféricas y en el cerebro. No obstante, Levine (1952) concluyó que existe un "sorprendente grado de recuperación a partir de la pérdida intelectual ocasionada por lesiones corticales. La recuperación de los efectos de las lesiones estacionarias continúa por un periodo muy largo y tiene lugar para la mayoría de las funciones; posiblemente para todas".

#### b) Propagación y extinción de los campos corticales

Lashley, quien padecía periódicamente de escotomas por migraña, observó cuidadosamente este fenómeno y reunió algunos datos sobre la función cerebral típica de esta enfermedad (Lashley 1949). Notó que la forma del escotoma sigue siendo la misma, conforme se va desplazando en el campo visual, aumentando de tamaño según pasa en dirección a los campos periféricos. El tamaño aparente del campo visual no se relaciona con el tamaño de la región excitada en la corteza estriada, puesto que el campo visual de la mácula es mucho mayor que la representación cortical del resto de la retina (Poliak, 1932). Lashley (1941) sugirió que el tamaño aparente debe determinarse en una etapa ulterior de la integración y que, en el caso de los escotomas más pequeños, la dimensión real del área cortical en cuestión es probablemente constante durante el avance del padecimiento. "La limitación de los síntomas a los de una perturbación visual primaria es un indicio de que hay una clara separación funcional de las áreas estriadas de las regiones adyacentes de la corteza. Al parecer, la propagación se elimina en el límite de la corteza estriada" (Lashley, 1941).

La extinción de formas puede ocurrir en ciertas áreas de un campo defectivo como, por ejemplo, cuando se estimulan simultáneamente otras áreas intactas (Teuber, 1960). Este fenómeno también puede observarse en los sentidos táctil y sinestésico. Frecuentemente, aunque no siempre, en los casos de extinción se encuentran lesiones parietooccipitales del lado derecho. Teuber (1960) considera que el síndrome Balint en que el paciente puede percibir cualquier cosa que fije visualmente en cualquier momento, pero nada más, puede ser otra forma de extinción.

#### c) Actividad eléctrica y lesiones cerebrales

Los potenciales corticales producidos por estímulos sensoriales, según se ha demostrado, reflejan el procesamiento central de los datos sensoriales.

Debecker y Desmedí (1966) estudiaron los potenciales producidos durante tareas de permutación sensorial (acústica y somatosensorial), en que se empleaban chasquidos o estimulación de los dedos. En el último caso, los potenciales producidos mostraron un notable aumento del voltaje de los últimos componentes, pero ningún cambio de los primeros. Se ha visto que los cambios últimos de los potenciales producidos están asociados con la evaluación del estímulo (Mackay, 1969); y Sutton, Braren, Zubin y John (1965) observaron variables psicológicas sobre los potenciales producidos a 300 msec. Algunos componentes últimos pueden aparecer, aun cuando no se presente el estímulo (MacKay 1969). De los numerosos estudios sobre potenciales producidos en

pacientes con lesiones cerebrales, se citarán dos como ejemplos de eliminación de los componentes primeros, con retención de los últimos. En seis pacientes con hemisferotomías, Hazemann, Dupont, y Olivier (1970) estudiaron la distribución de los potenciales producidos mediante estimulación eléctrica de los dedos; notaron que las respuestas ipsolaterales contenían únicamente los componentes últimos (en los sujetos normales suelen registrarse también respuestas inmediatas). En esta forma demostraron que puede haber respuestas ipsolaterales aun sin haber potenciales contralaterales. En un sujeto con pérdida traumática de las fibras nerviosas de la decusación óptica (que redonda en falta de información proporcionada por la retina a la corteza visual contralateral), Lehmann, Fisher, y Fender (1967) encontraron que únicamente pueden registrarse componentes últimos del potencial visual producido después de un estímulo visual suministrado al ojo contralateral. También se estudiaron alteraciones en el comportamiento visual del paciente: no hubo correspondencia retiniana; los estudios de perimetría de Goldman revelaron un claro rafe vertical en cada ojo, entre los campos nasales normales y los retinianos extinguidos. A pesar de esto, el paciente fue capaz de lograr una sola percepción binocular, revelando así una transferencia interhemisférica de información, sin que se contraponga la sección callosa (Fisher, Jampolsky y Flom, 1968a; Fisher, Jampolsky, Scott, Morris, Lehmann y Alden, 1968b).

#### d) Diferencias interhemisféricas y percepción espacial

En su estudio de 232 heridos de guerra, Teuber (1959) advirtió afecciones localizadas en la ejecución sensoriomotora, producto de lesiones de la corteza pre y post central. En los casos en que intervino el hemisferio izquierdo, las lesiones de esta área central o de las regiones parietales medias produjeron cambios sensoriales considerablemente más frecuentes y graves en la mano contralateral que los producidos por otras lesiones. Parecería como si la representación sensorial fuera menos localizada en el hemisferio derecho que en el izquierdo (cfr. capítulo 3, sección 5 y capítulo 5, sección 3).

Semmes (1968) evaluó los resultados de lesiones sufridas por algunos pacientes y determinó que la percepción deficiente de formas resulte de unas lesiones podía deberse a cualquiera de dos afecciones: la pérdida sensorial o la incapacidad para manejar relaciones espaciales. Las lesiones del hemisferio izquierdo pueden producir efectos ipsolaterales y contralaterales sobre las manos, en tanto que a las lesiones del derecho les siguen efectos estrictamente contralaterales. En cuanto a los efectos ipsolaterales, la mano derecha resulta afectada con la misma frecuencia por lesiones dentro o fuera del área sensoriomotriz derecha (representación difusa). Por el contrario, a la mano izquierda la afectan mucho más frecuentemente las lesiones sensoriomotoras del hemisferio izquierdo (representación focal). Así, Semmes (1968) concluyó que la forma de representación depende del hemisferio.

A este respecto, Sperry (1966) y Gazzaniga, Bogen y Sperry (1965) hicieron interesantes estudios en pacientes con el cerebro dividido (con el cuerpo caloso dividido quirúrgicamente para el tratamiento de la epilepsia crónica). Los pacientes mostraron afección funcional de sus manos derechas en el desempeño de ciertas tareas espaciales en las que normalmente predomina el hemisferio derecho.

En una serie de cinco pruebas táctiles, Carmon (1969) estudió el efecto del lado en que esté la lesión en un grupo de 54 pacientes con lesiones cerebrales (27 del hemisferio derecho y 27 del hemisferio izquierdo), comparándolos con 38 sujetos normales. Todos los pacientes tenían umbrales superiores a los de los controles, con lesiones contralaterales que producían los aumentos más considerables. Se encontraron diferencias notables entre los promedios obtenidos sobre el lado ipsolateral y los promedios de los controles, en cuanto a resolución táctil, observándose que en los sujetos con lesiones en el hemisferio derecho se producía un menoscabo en las funciones de identificación de la dirección. Este investigador concluye que la disfunción bilateral de la sensibilidad táctil se observa en pacientes con lesiones hemisféricas unilaterales y que el predominio del hemisferio derecho únicamente se relaciona con tareas táctiles de índole espacial.

Teuber (1963) evaluó los resultados de lesiones de diferentes regiones del cerebro sobre la percepción espacial. Encontró que las lesiones occipitales agudas producían una distorsión de las coordenadas visoespaciales, con una deformación localizada de los contornos. Además, disminuyó la frecuencia de fusión del parpadeo, hubo alteraciones de la percepción motriz, aumentando la velocidad subjetiva de movimiento y, en ocasiones, diplopía monocular o polipía. Dichas lesiones afectaron las respuestas dadas a la duración y tempo de los estímulos, así como las interacciones complejas entre las diferentes partes del campo. Después de un periodo de seis meses a un año, disminuyeron los efectos y, más tarde, sólo perduraron síntomas mínimos, aunque, en algunos casos, reaparecieron pasajeramente en forma de accesos y visuales.

Las lesiones frontales, agudas o crónicas, producen cambios sutiles en las interacciones visoposturales relacionadas con la interacción entre los receptores posturales y de distancia, de suerte que en condiciones de una postura corporal desusada se confunda la ubicación de los objetivos.

Las lesiones parietales agudas pueden producir dificultades bastante generales en la orientación, con respecto al cuerpo del sujeto y el espacio que le rodea; en las últimas etapas, inclusive, surgen ciertos problemas para seguir una ruta con la ayuda de un mapa, como si hubiera una duradera disfunción del uso de la representación espacial esquemática. Las deficiencias producidas por lesiones parietales rara vez se asocian con una modalidad sensorial específica. El grupo con la mayor disfunción relativa a las tareas consistentes en determinar rutas, mostró también el máximo de deficiencia en lo tocante a la discriminación táctil de dos puntos. Teuber (1963) advirtió dificultades de transferencia intermodalidades en el grupo con lesiones parietales. Observó ciertas diferencias de los efectos de las mismas lesiones en niños.

A partir de sus estudios Teuber (1963), concluyó que para el observador inmóvil, la percepción requiere del mapeo de la proyección ordenada del espacio que le rodea. Este investigador considera que el movimiento autoinducido retroalimenta al sistema visual primario y que el mecanismo de ajuste o compensatorio es vulnerable, independientemente de las lesiones cerebrales.

Entre los conceptos clínicos básicos que han tenido que modificarse en vista de las evidencias más recientes acerca de las funciones cerebrales, la interpretación de la agnosia (pérdida de la capacidad para reconocer el significado de los estímulos sensoriales) es particularmente importante para la sustitución sensorial. Teuber (1963) considera "que el problema de la agnosia se relaciona estrechamente con el meollo de cualquier teoría fisiológica de la percepción". Considera que las agnosias faciales no son visoespaciales, sino que el cambio esencial es supramodal.

Este investigador ha renovado el concepto de agnosia, en vista de la localización funcional bilateral (no estrictamente unilateral) de la sensación somática y de las diferencias de organización en los dos hemisferios. Además, nota que debería someterse nuevamente a investigación el pulvinar, para determinar su función dentro de la percepción de formas espaciales. Por lo que toca a la revisión del concepto de agnosia, Teuber (1965b) afirma que "en efecto" existe una forma espacial de afección perceptual que no puede reducirse a las deficiencias preceptuales".

e) Factores que intervienen en la recuperación de las lesiones cerebrales

Para entender los mecanismos en que se basa la sustitución sensorial, conviene evaluar los factores que llevan al hombre a recuperarse de lesiones cerebrales. El recuperar las capacidades funcionales presupone el desarrollo de mecanismos cerebrales para compensar la pérdida o perturbación de aquellos afectados por la lesión. Estos mecanismos compensatorios pueden ser similares a los que funcionan en presencia de una nueva forma de entrada sensorial, como sucede en el caso de la sustitución.

Entre los factores que influyen en la rapidez y grado de recuperación, además de la magnitud y localización de la lesión, están los de facilitación, la motivación y el adiestramiento. Aunque muchos aspectos de estos factores se han tratado en otros capítulos, nunca podrá exagerar su importancia. En la presente

sección se considerará con cierto detalle la recuperación, fundamentalmente a partir de lesiones que afectan a los sistemas motores.

Las deficiencias debidas a lesiones en las partes menos diferenciadas del cerebro, o en las regiones en que existe una representación bilateral de los receptores, revelan una gran capacidad de mejoría (Foerster 1930a). No obstante, se ha visto que las lesiones de las estructuras más diferenciadas, como las áreas de proyección primaria de la corteza y el tracto piramidal (véase más adelante) permiten un grado mucho mayor de recuperación, en ciertas condiciones, que el que se había pensado. En muchos casos, parece como si la motivación y el adiestramiento hubieran sido los principales factores asociados con la recuperación de algunos pacientes, pero no de otros con lesiones similares. Por ejemplo, Guttmann (1953) encontró que si se inician el tratamiento y adiestramiento de parapléjicos en una etapa temprana, más del 70% de ellos podrá recuperarse al grado de desarrollar una actividad productiva.

Guttmann (1953) observa: "...antes se consideraba al parapléjico como un inválido desahuciado, y la mayoría de los médicos estaba convencida de que por tal tipo de paciente era bien poco o nada lo que podía hacerse." A pesar de todo, recientemente se ha logrado una recuperación funcional considerable. El reajuste de estos pacientes ha dado como resultado una nueva pauta de innervación".

Aguilar (1969) asesoró con pruebas la neuropatología de un caso en que se vio una notable restitución de función motora en un paciente de 72 años, después de un ataque de embolia grave, sufrido a la edad de 65. La hemiplejía del lado derecho y la afasia producida por la embolia fueron objeto de una fisioterapia inmediata y completa. Se motivó muy bien al paciente, el cual practicaba continuamente, gateando primeramente por el suelo para alcanzar objetos mediante movimientos muy bien toscos; más tarde ejercitaba todos los músculos sobre los que tenía control voluntario. Varios meses después pudo escribir a máquina con un dedo de la mano derecha; más tarde con dos y tres dedos, y finalmente con todos. Hasta tres años después del ataque de la embolia portaba una pelotita en el bolsillo derecho de su saco, la cual oprimía frecuentemente para aumentar la fuerza de su mano. El resultado fue que recuperó el habla normal, la facultad de andar y el control motor de movimientos muy precisos, como los que son propios de la escritura a mano; tres años después de la embolia, el paciente fue reinstalado en su trabajo profesional de tiempo completo en la universidad. A su muerte, ocasionada por una oclusión coronaria ocurrida siete años

Fig. 33. Corte frontal del bulbo raquídeo de un paciente de 72 años de edad que se había recuperado de una embolia. Se advierte la atrofia y desmielinización de la pirámide izquierda. Tinción de Schiff con ácido peryódico azul Luxol. [Reproducida con la autorización de Amer. J. Phys. Med. 48, 279-288 (1969).]

después de la embolia, la autopsia reveló una lesión extensa del tracto corticoespinal. Aguilar (1969) concluye que este resultado "...es una prueba más de la existencia de la plasticidad motriz en el sistema nervioso del adulto".

Lashley (1924) consideró que el estado que sucede al daño, de la circunvolución precentral o de la cápsula interna (en el hombre y los animales experimentales), debe describirse "como una enorme dificultad para realizar movimientos [y no] como una parálisis absoluta". A este respecto Minkowsky (1917) afirmó que, aparentemente, la parálisis consiste en una dificultad mayor o menor para iniciar movimientos cuya organización no se perturba. El grado de parálisis varía de un día a otro y la excitabilidad parece aumentar el control motor, haciendo que la parálisis desaparezca parcial o totalmente durante la perturbación emocional, sólo para volver cuando ha pasado ésta; después de la recuperación de la parálisis cerebral, el síntoma más notorio es la debilidad de los miembros que estuvieron paralizados (Lashley, 1924). La causa puede ser falta de una masa suficiente de información nerviosa entrante que mantenga la actividad muscular, falta debida a la disminución del número de células nerviosas en funcionamiento, o bien, a la facilitación inadecuada (Lashley, 1924). El mismo autor (1930) concluye que "...la facilitación emocional... no proporciona las integraciones específicas, sino que sólo hace más excitables a

las vías cñales comunes o aumenta la intensidad de la actividad de los mecanismos de integración".

La recuperación puede continuar durante muchos años después de la lesión cerebral, tanto en el hombre como en los animales experimentales. Blakemore y Falconer (1967) notaron que los pacientes con pérdida, de la memoria, debida a la excisión del lóbulo temporal predominante pueden mostrar un notable grado de recuperación tardía (hacia el tercero o cuarto año). Factores similares a los antes considerados pueden intervenir en la recuperación tardía, pero aún no se sabe cuáles son los mecanismos que intervienen en ello.

## 2. FACTORES QUE INTERVIENEN EN LA PÉRDIDA DE LA VISIÓN

### a) Concomitantes fisiológicos de la ceguera

En un minucioso estudio de los electroencefalogramas (EEG) de pacientes ciegos, Cohén (1930) notó que en las personas que quedaron ciegas poco después de nacer casi no se observaba ritmo alfa occipital. Se encuentran tres tipos principales de registro: 1) bajo voltage, con una actividad rápida predominante, 2) actividad disrítmica y mixta, y 3) actividad delta y theta en su mayor parte. Los lóbulos occipitales ya no son el origen de los ritmos de fondo del EEG, como sucede en las personas con vista (Cohén, 1970). Este mismo autor advirtió que tampoco se observa el ritmo alfa occipital en los casos de ceguera total ni en los de pérdida temprana de la visión, excepto por lo que se refiere a la percepción de luz. Sin embargo, sí hay cierta actividad alfa en los casos en que existe percepción de objetos, o bien, la agudeza visual es superior a 5/200. Cuando la agudeza visual es de más de 10/200, la actividad alfa es casi normal.

Cuando la ceguera ocurre en el adulto, la actividad alfa disminuye gradualmente en cantidad y amplitud; la bloquea la imaginación activa. Después de un periodo de cinco a diez años de ceguera, la actividad alfa habrá desaparecido virtualmente en los sujetos ciegos que dejan de tener imágenes visuales en los sueños y en la vigilia (Cohén, 1970). No obstante, Lairy (1970) observó que los registros electroencefalográficos del área occipital, correspondientes a casas de ceguera total, eran los más planos. Cohén (1970) indica que, en el área central del cerebro de los ciegos, la actividad tipo alfa es más frecuente que en la región parietal de los sujetos que disfrutaban de la visión. Parmelee (1970) indicó que esto puede relacionarse con el hecho de que la estimulación táctil es más importante para el ciego.

Axelrod (1959) informó que la ceguera temprana produce deficiencias sutiles, aunque constantes, en la ejecución de tareas no visuales (auditivas y táctiles), así como dificultades para la transferencia intermodal. A este respecto se ha pensado (Cohén, 1970) que la fibroplasia retrolental produce defectos centrales no visuales, pero es posible que estos defectos sean menos importantes que la pérdida de la visión, con la privación sensorial resultante (capítulo V, sección 1). Además, se sabe que la ceguera temprana afecta a las células corticales de la visión de los gatos, en cuanto a su capacidad de responder a estímulos (Hubel y Wiesel, 1965, en el capítulo 3, sección 3, c), y que esto puede influir en la función de las células de la corteza visual durante tareas de índole no visual. Otro factor puede ser que la pérdida de información visual (que normalmente constituye un porcentaje muy alto de la entrada sensorial total al cerebro) puede desaferentar parcialmente las células corticales de las áreas no visuales, pues se sabe que normalmente, las respuestas visuales pueden registrarse desde muchas áreas corticales, además de las áreas visuales primarias.

Hacen falta estudios minuciosos sobre los efectos morfológicos y fisiológicos de la ceguera en el hombre. No obstante, en el caso de un sujeto bien adaptado, pero con muchas deficiencias sensoriales, incluida la ceguera temprana, se advirtieron cambios corticales notables en la autopsia. El sujeto había padecido fiebre escarlatina a los dos años de edad. Quedó totalmente ciego, sordo, con insuficiencia del sentido del gusto y pérdida del olfato. Llevó una vida productiva ocupando su tiempo libre en el tejido con agujas. La autopsia reveló que los colículos superior e inferior estaban aplanados y eran pequeños, así como el pulvinar. Los lóbulos occipitales eran pequeños y aplanados, y los temporales de tamaño reducido, con anchas fisuras y poco desarrollo de las circunvoluciones. Por otro lado, los lóbulos parietales estaban "bien desarrollados" y los frontales eran "un poco inferiores al

promedio" (Tilney, 1929). Aun cuando se precisan estudios confirmatorios, esto indica que la falta de uso produce atrofia cortical y subcortical, o falta de desarrollo. Tilney (1929) indicó que la demanda funcional produce desarrollo de mielinización en proporción directa a la demanda, pero que el número total de células corticales recibe poca influencia.

No obstante, debe señalarse que ni siquiera la falta total de información visual elimina la entrada aferente en un gran número de células de la corteza visual, puesto que muchos investigadores han demostrado que las células corticales visuales dan respuestas ante toda una variedad de estímulos no visuales (capítulo 3, sección 3, d). Acaso este factor explique por qué no hay degeneración de las células de la corteza visual después de la extirpación del globo ocular, aun cuando sí la haya en el cuerpo geniculado lateral.

#### b) Factores perceptuales

A los sujetos ciegos de nacimiento les faltan muchos conceptos espaciales o bien los tienen deformados, según lo han revelado nuestros estudios con el STSV [capítulo 4, sección 3 (aunque estos conceptos se aprenden rápidamente durante el adiestramiento con este sistema)]. Gregory y Wallace (1963) informan que en su estudio sobre la visión que se adquiere a una edad avanzada (capítulo 4, sección 3, fc), no se percibieron las claves de constancia de tamaño, y que otras claves de percepción de profundidad no estuvieron presentes; por ejemplo, sus sujetos no experimentaban ilusiones visuales normales.

Recientemente Valvo ha informado (1971) de resultados similares en sus estudios con varios sujetos que adquirieron la vista en la edad adulta. Los pacientes de Valvo recuperaron la visión mediante operaciones de la córnea osteo-odonto-queratoprostéticas, método de Strampelli. La operación consiste en una ingeniosa técnica mediante la cual se implanta la lente en un fragmento de diente extraído del sujeto, y la parte dentaria con la lente se implanta en la córnea afectada. Por ser un homoinjerto, al diente no lo rechaza el organismo y, así, constituye el medio para crear una vía transparente al través de la córnea afectada. Los estudios de Valvo con siete pacientes confirman y amplían los descubrimientos de Gregory y Wallace.

Las deficiencias sensoriales parciales pueden ser compensadas (cuando no son muy graves) mediante formas que no siempre son de fácil comprensión. Por ejemplo, Jampolsky (comunicación personal) ha estudiado el caso de un maestro de escuela que padecía de un nistagmus considerable y a quien se había operado de cataratas congénitas. Pese a que la agudeza visual medible de este paciente era de solamente 12/1 000 a la distancia, lleva una vida básicamente normal y puede leer libros y periódicos. Hay otros pacientes que tienen deficiencias sensoriales menos aparentes o medibles y, no obstante, suelen estar más impedidos. El caso de Jampolsky sirve para poner de relieve las diferencias entre la agudeza y la eficiencia visuales. Los mecanismos que el cerebro emplea para extraer la información importante al desempeño de determinada tarea, a pesar de una gran deficiencia sensorial, aún son desconocidos, pero obviamente se prestan al estudio de los mecanismos en que se funda la sustitución sensorial.

A los pacientes con lesiones de la mácula se les puede entrenar a que empleen otras partes de la retina, para desarrollar una excelente visión funcional. Se han ideado varios dispositivos visuales que aumentan la imagen, los cuales permiten leer a las personas con lesión de la mácula (Potts, Volk y West, 1959; Genensky, Baran, Moshin y Steingold, 1968). Mediante el aumento usado para la lectura y un telescopio (montado sobre gafas, o de un modelo manual) para la visión a distancia, Faye demostró que los pacientes pueden adquirir una visión de 20/20 usando su retina extramacular. Después de un adiestramiento de varias semanas o meses, los pacientes pueden aprender a leer a velocidades superiores a 200 palabras por minuto. También aprenden, a inhibir los movimientos oculares y a usar movimientos de la cabeza (80%) o a mover la página o impreso (20%) para seguir las líneas del escrito. Algunos pacientes con lesiones retinianas centrales de magnitudes considerables, pueden usar la parte más periférica de la retina —más allá del ecuador— para la lectura (Faye, comunicación personal). Los receptores retinianos periféricos no tienen fibras nerviosas aferentes individuales, como los receptores maculares. No obstante,

con estos estudios se ha demostrado que mediante el auxilio del aumento pueden desempeñar las mismas funciones visuales complejas que normalmente realiza la mácula, incluido el análisis del contorno y la interpretación de pormenores internos.

### c) Factores psicológicos

A raíz de estudiar las reacciones psíquicas a la ceguera, Fitzgerald (1970) notó que, desde el punto de vista de la buena adaptación a la pérdida sensorial, era mejor perder la vista por completo, en vez de parcialmente y concluyó que era necesario . . . morir como persona con vista, para renacer como hombre ciego.. .” Fitzgerald (1970) notó que únicamente la mitad del grupo de ciegos estudiados aceptó usar el bastón blanco que se les regaló y sólo la mitad tomó parte en uno o más programas de rehabilitación que se les ofrecieron. Encontró poca diferencia en las restricciones de desplazamiento de los que prácticamente no tenían vista, con respecto a los que tenían una vista parcial bastante aceptable; en muchos de los últimos se observó una inusitada limitación de movilidad. Consideró que el factor importante para ellos era aceptar la ceguera y el deseo de adquirir nuevas capacidades (59% del grupo estudiado no reanudó sus actividades normales después de quedar sin vista). Las observaciones de Fitzgerald concuerdan en lo esencial con el punto de vista de Goldstein (1931) quien observó que, en lo que se refiere a lesiones del sistema nervioso, siempre que un sistema dado pueda funcionar —aun cuando sea con una eficiencia mínima— el organismo no cambiará al uso de otro mecanismo; hasta que se destruye completamente el primero, el desplazamiento se da de manera inmediata.

El paciente estudiado por Gregory y Wallace [(1963) vista adquirida tardíamente] podía “ver”, pero manifestó que el mundo le parecía monótono; asimismo se mostró deprimido; le molestaban cosas como la pintura que se descascara; frecuentemente dejaba de encender la luz en la noche, prefiriendo permanecer a oscuras. Encontraba poco placer en ver las cosas y pasaba de largo frente a los objetos (por ejemplo, las jaulas de los animales en el zoológico) sin verlos, cuando una persona con vista normal hubiese reaccionado ante ellos. No obstante, cuando se le llamaba la atención hacia los animales reaccionaba inmediatamente [Gregory y Wallace (1963)]. Gregory (1966) anotó que parecía que él “. . . hizo uso inmediato de su experiencia táctil temprana, que durante mucho tiempo su visión estuvo grandemente limitada a lo que conocía de antemano”. Los pacientes de Valvo mostraron experiencias similares (Valvo, 1971). La depresión es común en las personas que recuperan la vista después de muchos años de padecer la ceguera (von Senden, 1960; Gregory y Wallace, 1963; Valvo, 1971). En cuanto a su caso, Gregory y Wallace (1963) observaron que “ciertamente se atenía en gran parte a la vista, pero formamos la opinión de que esta confianza le costó el respeto en sí mismo, puesto que se había mostrado orgulloso de sus capacidades cuando su limitación era obvia, pero ahora sus logros anteriores parecían insignificantes y casi ridícula su situación actual... pensamos que perdió más de lo que ganó al recuperar la vista”. Estos autores citan a Beir (1783-1813) quien informó de depresión y cambios de carácter en estos casos “. . . la cual se debe, en parte, tal vez al hecho que todos los pacientes habían supuesto que todos los objetos, que sólo podían percibir por el tacto cuando estaban ciegos eran diferentes de como se ven normalmente y pueden ser que también algo así como el sentirse heridos en su orgullo contribuyó un poco a esa transformación, puesto que ahora de repente se ven a la zaga respecto de otras personas de su edad, inclusive en los aspectos más triviales del conocimiento.”

Gregory y Wallace (1963) plantean el problema de que si la crisis emocional es fundamentalmente una respuesta a la lentitud del aprendizaje perceptual. ¿Por qué esto no ocurre en el niño normal? una respuesta puede ser que el niño esté acostumbrado a la torpeza con que se desempeña en tales situaciones, como cualquiera puede atestiguarlo si ha observado a un niño tratar de enhebrar una aguja o escribir el alfabeto. Por el contrario el adulto es demasiado impaciente y desea ver resultados rápidos en situaciones comparables. Nuevamente cabe señalar la falta de adiestramiento adecuado en ciertos casos de pacientes que acaban de recuperar la vista. No obstante Gregory y Wallace (1963) consideran que el aprendizaje no es el problema fundamental: “parecería como si la dificultad no residiera tanto en el aprendizaje per se, como en el cambiar



hábitos perceptuales y métodos que antes se aplicaban al tacto para ahora aplicarlos a la vista" Para ellos, consideraciones comparables pueden ser uno de los obstáculos principales con que se topa la reeducación de los pacientes con cualquier tipo de incapacidad neurológica superior.

### 3. REPERCUSIONES EN LA SUSTITUCIÓN SENSORIAL

El análisis de la capacidad de recuperación y el grado de la recuperación de las afecciones centrales y periféricas arroja luz sobre los posibles mecanismos disponibles para el ajuste a los sistemas de sustitución sensorial. Además, pueden hacerse estudios con sujetos que adquieren una "nueva" entrada sensorial merced a la cirugía como en los casos de que se dio noticia en la sección precedente, pueden proporcionar datos relativos a los complejos factores psicológicos relacionados con el ajuste a la nueva entrada sensorial.

La cuidadosa evaluación de factores que llevaron a la recuperación en los casos de lesión cerebral como los referidos en este capítulo, tal vez nos conducirán a descubrir mecanismos que no habían podido demostrar con experimentos con animales ni en estudios psicofisiológicos en el hombre. En el caso de la experimentación con animales generalmente se estudia un mecanismo biológico en lo particular, aislándolo de otros mecanismos en la medida de lo posible. En los estudios psicofisiológicos se miden las capacidades específicas de un sistema en condiciones estrictamente controladas. Por ejemplo, puede determinarse la agudeza de una superficie receptora. No obstante, estas condiciones no permiten analizar las capacidades que tiene esta superficie receptora para transmitir al cerebro la información proveniente de pautas complejas, obtenida por esta superficie —por métodos perceptuales aprendidos— al hacer una exploración activa del medio para obtener información útil.

Tanto en los experimentos con animales como en los estudios psicofisiológicos se investigan las capacidades de un sistema, en condiciones que pueden oscurecer sus capacidades reales. En sus cuidadosos experimentos psicofísicos, Geldard (1960, 1968) obtuvo resultados que demuestran que sólo se podían considerar hasta diez lugares de la piel (distribuidos en todo el cuerpo) para usarlos en la comunicación vía táctil. Ahora bien, en nuestros estudios con 400 estimuladores colocados en una pequeña área de la piel del tronco y en los estudios de Blis-Linvill (Blis, 1971) con 144 estimuladores colocados en la punta de un solo dedo (capítulo 1, sección 1) se demostró que la capacidad del sistema táctil es mucho mayor que lo que indicaban los estudios psicofisiológicos de Geldard, siempre que el sujeto se le presenten tareas útiles y se le adiestre para que utilice la información.

Ni los resultados obtenidos por Blis-Linvill (capítulo 1, sección 1) ni los nuestros podían haberse pronosticado a partir de los estudios de agudeza obtenidos en condiciones de laboratorio muy controladas. En ambos casos fue necesario iniciar los estudios con matrices de estímulo que pudieran transmitir información suficiente que fuese útil al sujeto. Sólo por estos medios se pudo poner a prueba la capacidad que tiene el sistema para obtener información útil de la matriz de presentación de estímulos.

Muchos de los principales descubrimientos médicos surgieron a partir de la cuidadosa observación realizada por clínicos particularmente ingeniosos. Hughlings Jackson destacó las oportunidades que para el descubrimiento ofrecían los "... experimentos realizados con el cerebro en ocasión de alguna enfermedad". Alegaba que el sistema nervioso era una máquina sensoriomotriz dividida en centros coordinados y, después de considerar y observar cuidadosamente las "convulsiones que se inician en un solo lado" ("epilepsia Jacksoniana"), sugirió la probabilidad de que existieran centros motores para los diversos movimientos dentro de la zona de la arteria cerebral media. Este era un razonamiento constructivo puro, basado totalmente en estudios clínicos y patológicos; también observó que "el hecho de que los síntomas sean locales indica, me atrevo a afirmar, que existe necesariamente una lesión local". No obstante, notó que "no hay nada más aceptado que el hecho de que una gran parte de un hemisferio cerebral pueda ser destruida cuando no existan síntomas obvios de tipo alguno... si un número reducido o, digamos, una pulgada cuadrada de circunvoluciones fuese extirpada con el bisturí, no se presentaría una pérdida de capacidades, ni la parálisis". A partir de estos estudios sacó en conclusión

que en las enfermedades cerebrales existe; "un orden opuesto al de la evolución. Por tanto, le llamó principio de la disolución, considerando a la disolución como lo opuesto a la evolución" [Extractos y comentarios en Clarke y O'Malley (1968)].

Algunos factores psicológicos son obvios, pero otros de igual importancia son difíciles de evaluar. Por ejemplo, cuando adiestrábamos en el STSV a dos universitarios con ceguera temprana que pronto aprendieron a ejecutar las tareas que se les asignaron, se nos ocurrió que, de entre las fotografías que se les mostraban, las plegables de las páginas centrales de la revista Playboy (en que aparecen muchachas desnudas) constituirían un material agradable e interesante para ellos; no obstante, pronto advertimos que aunque ellos podían describir gran parte del contenido de las fotografías, la experiencia no tenía componentes afectivos; no se producían sentimientos de agrado. Esto afectó grandemente a los jóvenes, quienes estaban conscientes de que fotografías similares contenían un componente afectivo para sus amigos normales. Dejamos de usar este material fotográfico, pues nos dimos cuenta que aún no estábamos preparados para afrontar los aspectos psicológicos de la situación. En la misma forma, muchos de nuestros sujetos, cuando estuvieron lo suficientemente adiestrados quisieron "ver" a sus amigos, a sus perros lazarillos o al personal del laboratorio. Por ejemplo, algún sujeto preguntaba si podía traer a su novia porque le gustaría "ver" como era. A los experimentadores les parece que ésta no siempre es una experiencia agradable. Yo recuerdo a un sujeto que contempló detenidamente a su novia con la cámara durante cinco minutos, y jamás dijo una palabra. Para el desconcierto de todos, incluida su novia, se mostró descorazonado con la experiencia. Una universitaria brillante y optimista, al aprender conceptos espaciales y al observar los objetos del medio descubrió con desaliento que siempre se veían en perspectiva. Por ejemplo, aprendió que una mesa rectangular nunca se veía como un rectángulo, a menos que el observador estuviera suspendido directamente sobre ella, y que una moneda que de ordinario se ve desde cierto ángulo, generalmente se veía como un elipse y no como un disco, mientras que una persona con vista las percibiría como un rectángulo y un disco, independientemente del ángulo desde el cual las mirara. Con un dejo de desazón, ella exclamó: "¡Vamos! ustedes, las personas que ven, viven ciertamente en un mundo deformado." No obstante, en unas cuantas horas de adiestramiento se había familiarizado con estas formaciones, mismas que dejaron de inquietarla, y los conceptos espaciales que aprendió fueron de una utilidad considerable para ella en su movilidad y en su interacción con el medio.

Aún no se ha aclarado qué factores psicológicos originan el desencanto inicial de la "experiencia visual". En parte, puede relacionarse con un sentimiento de desengaño, puesto que el sujeto tuvo una experiencia que no era tan agradable como la que se imaginaba; aunque es probable que el factor principal sea el adiestramiento. Las experiencias sensoriales adquieren un componente afectivo sólo mediante el adiestramiento. El color rojo es un color cálido, debido a nuestras experiencias subjetivas relacionadas con él. Los rasgos de una muchacha bonita son agradables debido a factores culturales y de otro tipo; las comparaciones y juicios de valor tienen sentido sólo después de una larga experiencia. En la misma forma, las palabras altisonantes o soeces rara vez tienen un fuerte contenido emocional cuando las dice una persona que aprendió el idioma correspondiente en la edad adulta. No es de extrañarse que los componentes subjetivos de la información sensorial sucedánea estén ausentes en un principio, y algunos acaso no se presenten después de años de usar un sistema práctico de sustitución sensorial.

A partir de los estudios con sujetos que adquieren la vista de adultos (von Senden, 1960; Gregory y Wallace, 1963; Valvo, 1971), es obvio que se requieren un gran esfuerzo y largos periodos de aprendizaje para desarrollar una visión funcionalmente útil y poder apreciar la profundidad. Con todo, nuestros sujetos ciegos que usan el STSV rápidamente aprenden mucho de los métodos perceptuales de la visión como, por ejemplo, los juicios perceptuales de la visión, de perspectiva, de paralaje, las ilusiones, el acercamiento y el alejamiento. Hay muchas razones posibles de esta disparidad en el aprendizaje preceptual temprano.

a) Sencillez de las matrices de presentación de estímulos

A nuestros sujetos del STSV les presentamos matrices visuales que generalmente son muy sencillas y que, poco a poco, se van haciendo complejas y confusas, según progresa el adiestramiento. No obstante, aún no se han desarrollado sistemas de alto poder de resolución, por lo que, esencialmente, los sujetos ven por la limitada matriz de presentación como si fuera a través de un largo tubo puesto y no disponen de "visión" periférica, pues el campo visual es de solo dos a diez grados. No es seguro que los sujetos puedan aprender a manejar todos los detalles del mundo visual normal cuando se desarrollan sistemas de mayor resolución. Es interesante especular si un programa de adiestramiento riguroso, similar, con sujetos que adquirieron la visión mediante cirugía ocular reduciría al mínimo la frustración y desagrado que experimentan estas personas cuando son expuestas de pronto a la abrumadora confusión y complejidad del mundo visual.

b) Selección de los sujetos

En nuestros estudios con el STSV, la mayoría de los sujetos ciegos han sido bien adaptados, inteligentes y adultos con ceguera temprana; esta selección puede haber influido grandemente en los resultados que hasta ahora hemos obtenido. No obstante, algunos de los sujetos estudiados por von Senden (1960) y por Valvo (1971) eran también jóvenes, inteligentes y muy motivados, a pesar de tener grandes dificultades para aprender a ver. Es evidente que la selección de los sujetos no es el factor principal de las diferencias obtenidas en los resultados.

c) Madurez de las vías nerviosas

En el caso de personas que son ciegos de nacimiento o lo han sido durante largos periodos, las estructuras retinianas, del geniculado y de la corteza estriada sufren cambios, o bien, no pueden desarrollarse de manera adecuada (capítulo 5, sección 1). Los estudios de Wiesel y Hubel (1965) sobre la corteza visual del gato indican que los efectos de privación sensorial representan una perturbación de las conexiones innatamente determinadas y, con ellos, pudo observarse una patente competencia por el espacio de la membrana post-sináptica, reduciéndose algunas sinapsis y expandiéndose otras (capítulo 3, sección 3, c). Sin duda, la falta de desarrollo de los organismos de control centrífugo permite que llegue una estimulación excesiva de diversos niveles hasta la corteza primaria y más allá, a las regiones perceptuales superiores. Es probable que esta excesiva entrada sensorial a los primeros niveles corticales no resulte en una información más útil, disponible a los niveles perceptuales superiores. Por el contrario, la excesiva entrada "sin filtrar" puede ser la causa del desagrado que experimentan los sujetos que adquieren la vista a través de la cirugía ocular. Al parecer, el control centrífugo de la entrada sensorial se adquiere lentamente en el caso de estos sujetos. Por otra parte, los sujetos que usan el STSV tienen mecanismos centrífugos intactos para la entrada sensorial a través de la piel. Sin duda, el mayor detalle que ofrece la matriz de estimuladores de la piel al principio constituye una carga para estos mecanismos, pero puede ser más fácil lograr la expansión de los mecanismos existentes que crear mecanismos totalmente nuevos, como sería necesario en el caso de los sujetos que acaban de adquirir la vista, después de una cirugía ocular.

El hecho de que algunos sujetos operados hayan podido interpretar correctamente números y letras (Gregory y Wallace, 1963; Valvo, 1971) no es incompatible con esta premisa. Los números y las letras no están excesivamente detallados, de manera que no es necesaria más que una "filtración" mínima.

Los niveles perceptuales superiores son fundamentalmente amodales; en estos casos, los sujetos habían tenido una amplia experiencia táctil previa con números y letras; aparentemente esta experiencia es transferible a la entrada visual recién adquirida de estas formas conocidas de antemano.

Valvo (1971) notó que uno de sus sujetos podía leer encabezados de periódicos, aun cuando no podía desempeñar otras tareas visuales. Gregory y Wallace (1963) previamente informaron que su sujeto podía reconocer números en la prueba de ceguera al color de Ishihara. Además, las pruebas de Valvo (Valvo, 1971) revelaron que otras formas retinianas que midió este investigador eran normales, por lo cual concluyó que las dificultades perceptuales que tenían

estos pacientes se debían a factores corticales. Algunos de sus sujetos tenían una buena agudeza visual (por ejemplo, de 20/60), pero una eficiencia visual muy pequeña. Así, su conducta era fundamentalmente la de los ciegos. Estos factores apoyan el punto de vista de que las dificultades que tienen los adultos que adquieren la vista por cirugía no se relacionan fundamentalmente con las capacidades de transducción del ojo, ni siquiera con la capacidad de transmitir información visual a la corteza y a las estructuras superiores (puesto que algunos de estos sujetos pueden leer números y letras y tienen una buena agudeza visual). En esta forma, parece que los factores fundamentales de la transición entre la ceguera y la visión adquirida por cirugía ocular son la adquisición de métodos perceptuales visuales, merced al aprendizaje, el desarrollo de vías nerviosas para procesar la información visual y para el control centrífugo de la entrada sensorial, así como factores psicológicos tales como la motivación y la adaptación del individuo al mundo visual.

Los ciegos primero deben aprender a aceptar el hecho de que son y siempre serán ciegos, antes de poder adaptarse bien a su condición, y este factor está profundamente arraigado en todos los sujetos ciegos bien adaptados que hemos podido estudiar. Por lo tanto, la perspectiva de alcanzar un sistema de sustitución visual es contemplada con gran escepticismo, (lo que ciertamente no desalentamos, puesto que únicamente existen modelos experimentales de STSV y el desarrollo de un sistema realmente práctico de ninguna manera es algo que demos por sentado). El entusiasmo producido por el descubrimiento de las posibilidades perceptuales del STSV generalmente es orientado tanto por el experimentador como por el sujeto invidente, hacia ciertas vías que no pongan en peligro la adaptación a la ceguera. Los sujetos pueden abrigar grandes esperanzas en cuanto a utilizar el sistema en una forma suplementaria, no sustitutiva, como en la lectura, la observación de un osciloscopio, estudios de geometría tridimensional y gráficas, y en otras áreas de interés particular. Por ejemplo, uno de nuestros sujetos pareció perder interés de participar en el experimento. Al discutir su caso entre los experimentadores se vio que ella se había casado recientemente y estaba absorbida en el arreglo de su hogar, así, se decidió usar, como objetos de muestra diversos utensilios de cocina y otros objetos relacionados con las labores domésticas. Inmediatamente mostró gran interés en los experimentos, los cuales pudo relacionar con su vida cotidiana.

Los aspectos psicológicos aquí considerados, son pertinentes al des

## Capítulo 7 - Conclusiones

Hemos repasado y evaluado los factores nerviosos que consideramos relacionados con la sustitución sensorial. No estamos seguros de haber considerado todos los factores pertinentes, ni de que aquellos en que hacemos hincapié sean realmente los más importantes. A pesar de todo, los resultados obtenidos por nuestro grupo y por otros en el curso del desarrollo de sistemas de sustitución sensorial, han hecho necesario que se evalúen los posibles mecanismos nerviosos, a fin de construir la base de los estudios específicos sobre cada uno de los aspectos de estos mecanismos. La situación puede ilustrarse muy bien mediante un ejemplo de Barlow (1961a), quien expresó que el conocer las características (fuerza, ligereza, etc.) del ala de un ave no es, por sí solo, suficiente para inferir que las aves vuelan. No obstante, si no se sabe esto, cualquier estudio pormenorizado al respecto sería infructífero. Primero fue necesario demostrar que la sustitución sensorial es posible; ya con este conocimiento puede emprenderse un estudio detallado de los mecanismos, el cual debe ser provechoso en un sentido más amplio. Es obvio que el mecanismo está en los órganos receptores periféricos, probablemente, tampoco en la médula espinal ni en el tallo cerebral; tal vez reside en el cerebro y la elucidación del problema ayudará a aumentar nuestros conocimientos generales sobre el funcionamiento del cerebro humano.

La "sustitución sensorial" deberá extenderse hasta que abarque la ampliación o suplementación sensorial. A este respecto, Gerard (1969) ha afirmado "...siempre he considerado que las prótesis no simplemente reparan cierto

defecto, sino que aumentan positivamente las capacidades de un organismo, principalmente del hombre". Así, es posible que, entre los futuros inventos, haya sistemas para proporcionar información (altímetro, radar, información visual de retrovisión, etc.) a los pilotos de aviones o información para el microensamble o manipulación en un medio radioactivo, o para muchos otros tipos de sistemas de amplificación sensorial. Los mecanismos sensoriales subyacentes deberán ser similares o idénticos a los relacionados con la sustitución de la vista.

Los órganos perceptuales incluyen un órgano receptor y a los mecanismos motrices asociados para mover el órgano receptor; el órgano perceptual de la vista es el ojo, junto con los músculos del mismo. En la misma forma, para la sustitución sensorial la superficie receptora, por ejemplo, la piel debe estar asociada a un sistema motor para el aprendizaje perceptual; al parecer, la transferencia intermodalidades, a partir del aprendizaje táctil se asocia con el control motor del órgano perceptual (capítulo 4, sección 3, b). Valvo (1971) ha indicado de la misma forma que la transferencia intermodalidades, en sus pacientes puede estar asociada a pautas motrices. En un principio, para nuestro STSV empleamos las manos y los brazos. Al presente, con la cámara montada en un armazón de anteojos, los músculos del cuello controlan los movimientos de la cámara. En lo futuro será posible utilizar los músculos del ojo, con un espejo córneo sobre el ojo invidente, integrado mediante una disposición de espejos con la cámara montada sobre el armazón de las gafas (Collins, 1971b).

Previamente los resultados que hemos obtenido han servido para apoyar ciertas conclusiones anteriores [Katz, extractos traducidos por Krueger (1970); Held y Hein (1967)] sobre la importancia del vínculo sensoriomotor para el aprendizaje perceptual (capítulo 4, secciones 1, a y 2, a). El sistema nervioso central debe estar consciente de todos los aspectos de recabamiento de la información sensorial y participar de ellos. Así, el preprocesamiento amplio de la información, a partir de un receptor artificial, a fin de no sobrecargar los receptores de la región interfacial hombre-máquina (por ejemplo del oído o de cierta área de la piel), debe producir una situación tal que el cerebro no puede aprender a procesar la información, debido principalmente a que no está consciente ni participa de cada estado y cada operación del análisis de los datos.

Con todo, el preprocesamiento de un tipo que no produce grandes dificultades perceptuales puede incluirse con éxito en los programas de sustitución sensorial. Por ejemplo, puede usarse una alternativa opcional de la inversión negro-blanco, así como técnicas para aclarar los contornos (capítulo 4, sección 3), puesto que dichas técnicas realizarían funciones de las que puede estar consciente el sistema nervioso central, permitiendo así la percepción. Tal vez sea necesario usar algunas de estas técnicas de preprocesamiento. Cuando se cuente con medios técnicos que proporcionen un alto grado de resolución para transmitir información pictórica detallada de la piel al cerebro, acaso la experimentación intensiva llegue a revelar que no es posible desarrollar los mecanismos de control inhibitorio y centrífugo, ni los mecanismos relacionados con la percepción de rasgos y características y con el procesamiento de la información al grado que puedan compararse con los del sistema visual.

Los resultados obtenidos con el STSV han demostrado lo práctico del sistema en el campo del aprendizaje. Por ejemplo, estudiantes ciegos pueden leer material gráfico (como las gráficas de barras) e identificar proyecciones geométricas. Los conceptos espaciales aprendidos por sujetos ciegos no son accesibles a éstos por ningún otro medio conocido. De hecho, estos son los principales resultados prácticos obtenidos hasta ahora. En la misma forma, se han obtenido excelentes resultados enseñando a ciegos a leer la letra impresa normal mediante el sistema Linvill-Elisa Optacon (Bliss, 1971).

Acaso las aplicaciones se amplíen a la rehabilitación vocacional en un futuro próximo. No obstante, aún no se ha demostrado que los sistemas de sustitución táctil puedan aplicarse a la movilidad. Los rápidos cambios de luminosidad y la gran cantidad de detalles con que rápidamente se va enfrentando el ciego al caminar, cuando usan el STSV, aún no han podido superarse con los sistemas de baja resolución estudiados hasta la fecha.

A pesar de todo, es probable que la aplicabilidad de la sustitución sensorial táctil a situaciones sensoriales complejas (como aquellas a las que se enfrenta quien camina por una avenida muy transitada) no pueda determinarse por inferencia, a partir de las mediciones de agudeza realizadas en el laboratorio. Acaso no sepamos si los ciegos podrán servirse de estas técnicas para la movilidad, hasta que tengamos los instrumentos adecuados para poner a prueba la capacidad de los mecanismos táctiles para transmitir (y en el caso del cerebro, para obtener) la información necesaria.

En nuestros estudios de sustitución sensorial; la piel ha servido de superficie receptora para transmitir desde el receptor artificial (cámara de televisión) hasta el cerebro. Con todo, la cámara de televisión no sirve como una extensión de la piel, a modo que semeje la extensión del sentido del tacto que logra el ciego mediante un bastón largo. Por el contrario, la función de la piel en nuestro sistema de sustitución sensorial es modificar su función perceptual adecuándola a esta situación funcional. La piel adopta entonces la función de un relevador (parecido a las células ganglionares retinianas o al núcleo geniculado lateral) de la información proveniente de la cámara de televisión que no es una extensión del sentido del tacto, sino, más bien, una superficie receptora artificial. Ahora bien, en otro sentido, la piel conserva su función de receptor, pero el sujeto aprende a manejar la información en contexto, de suerte que no confunde la información que llega vía cámara de televisión, con la información relacionada a las sensaciones normales de la piel, como serían la sensación de escozor o de tibieza. En la misma forma como dejamos de atender a la sensación de oprimir el lápiz con el que escribimos, concentrándonos en lo que vamos escribiendo sobre el papel, así nuestros sujetos que usan el STSV dejan de atender a las sensaciones táctiles para atender a la información que llega a través de la cámara.

Además de su vínculo sensorial con el cerebro, a través del relevo de la piel, la cámara de televisión está asociada con el sistema motor que la controla (en nuestros estudios, las manos y los brazos, o el cuello), formando así un órgano perceptual. No importa que el sistema motor que controla el movimiento de la cámara esté a gran distancia de la superficie receptora que sirve como relevo sensorial, puesto que los dos sistemas forman, conjuntamente, un órgano perceptual.

Mucho tenemos que aprender del estudio de los problemas con que se topan los sujetos que adquieren la vista mediante cirugía ocular (capítulo 6, sección 2). Inclusive las personas que son sometidas a un adiestramiento con los sistemas de sustitución sensorial más provechosos, puede esperarse que adquieran capacidades perceptuales en varias etapas (del aprendizaje de "meseta" se trata en el capítulo 4, sección 2, 6), con periodos intermedios o de meseta en que no se registra aprendizaje alguno, mismos que pueden llevar al desaliento. Se trata de que los sujetos lleguen a usar el sistema sensorial nuevo con cierta precaución, de manera que sus primeras expectativas sean las de adquirir capacidades muy específicas como la movilidad o la capacidad de leer un osciloscopio y no la esperanza de adquirir todo un conjunto nuevo de capacidades perceptuales. En la misma forma, los pacientes de Valvo a menudo no querían adquirir la capacidad de emplear la vista para más de una tarea o de unas cuantas tareas específicas (Valvo, 1971). Generalmente se verá un alto grado de dificultad de adaptación a la nueva información sensorial y a la nueva condición del individuo que no tenga una gran deficiencia con el consiguiente aumento de las expectativas de comportamiento perceptual preciso. Al principio los sujetos se mostrarán desalentados por lo que perciben, por ejemplo, hemos notado este fenómeno en nuestros sujetos que usan el STSV que observan a sus novias o esposas (capítulo 6, sección 3). Las personas que adquieren la vista quirúrgicamente también manifiestan su decepción respecto de los colores que les parecen sosos, o respecto de la fisonomía de las mujeres. Evidentemente, la experiencia prolongada y el desarrollo de muchas asociaciones perceptuales y emocionales son necesarios, antes de que ciertos colores puedan parecer "cálidos" o un rostro pueda parecer hermoso.

La adquisición de muchas capacidades perceptuales puede ser mucho más rápida y pueden ocurrir reacciones menos desagradables a la entrada sensorial altamente

detallada en sujetos sometidos a un adiestramiento de sustitución sensorial que los que adquieren la vista por medios quirúrgicos, si el desarrollo de las vías neurales y del control centrífugo de la entrada sensorial es un factor importante (como se sugiere en esa monografía). Esto puede deberse al hecho de que en algunos sistemas de sustitución sensorial se emplean superficies sensoriales saludables (la piel en nuestros estudios) con vías neurales y mecanismos de control centrífugo bien desarrollados para el análisis de la información táctil. Nuestros resultados con el sistema mencionado han demostrado que estas mismas vías y mecanismos pueden emplearse al menos parcialmente, para el análisis de la información "visual". Sin embargo, la agudeza es deficiente con la instrumentación desarrollada hasta ahora y el "ángulo visual" se restringe a una abertura de 2 a 10 grados. En comparación con la visión normal, nuestros sujetos que usan el STSV en esencia ven a través de un tubo largo con una imagen de baja resolución y del tamaño de una estampilla postal con lo que la percepción de los detalles internos, tales como los rasgos de un rostro, es más bien difícil. Con los instrumentos que hasta ahora se han desarrollado no es posible la visión periférica, aunque se estén realizando estudios que, a la larga, permitan una mayor agudeza y ángulos visuales más amplios, así como un contorno de baja resolución (visión periférica).

Si se idea un sistema de sustitución sensorial práctico para compensar la pérdida funcional de un sistema sensorial (por ejemplo, la vista) entonces deberá ser igualmente posible aprovechar los mecanismos plásticos que permitan crear sistemas de sustitución sensorial para compensar otras deficiencias sensoriales como la sordera o la falta de sensación en los miembros artificiales (capítulo 5, sección 4). Además, podrán buscarse, entonces con razón, otros mecanismos plásticos para compensar funciones sensoriales o motoras, perdidas a consecuencia de una enfermedad como la embolia o para permitir el desarrollo de sistemas de amplificación sensorial, como en el caso de proporcionarle información "visual" a un piloto en lo que se refiere a altitud y a la retrovisión. Además, otros factores de considerable importancia en la sustitución sensorial, como la motivación, el entrenamiento adecuado y el control que tiene el sujeto del movimiento, así como otras variables, pueden ser igualmente pertinentes para amplificación sensorial y la recuperación de las lesiones cerebrales.

Uno de los primeros intentos de crear una prótesis para sordos, llevó a Wiesner, Wiener y Levine (1949) a decir: "entonces trabajamos con base en el principio de que era necesario utilizar un sentido inferior, como el tacto, para reducir la información de entrada a la que era semánticamente suficiente para no sobrecargar los receptores de la piel y prolongar el periodo de aprendizaje. Al hacer esto hemos tenido que transferir parte de la función cortical del mecanismo de oído normal a un sistema eléctrico localizado fuera del cuerpo. La grave limitación que supone la cantidad de información que existe cuando tratamos de transferir una de las funciones corticales a una máquina externa al individuo, habrá de ser un principio directriz para la creación de otros mecanismos de remplazamiento sensorial, por ejemplo, para los ciegos." Precisamente con estos puntos de vista es con los que estoy en abierto desacuerdo. El principio directriz de nuestros estudios ha sido presentar toda la información neta posible, para permitirle al cerebro elegir la información adecuada para cada tarea. De esta manera, la memoria y los mecanismos de acción descendente pueden alterar dinámicamente los "filtros" de entrada y, con el adiestramiento, de una manera similar a sus influjos sobre la información reunida por otros órganos perceptuales (normales).

Los mecanismos plásticos existentes pueden descubrirse mediante "experimentos naturales", comparables a los "experimentos con enfermedades" de que tratan Hughlings y Jackson (capítulo 6, sección 3). Dadas las limitaciones de los métodos experimentales es más probable que los avances principales en este sentido surjan de la observación, el análisis y la explotación de mecanismos descubiertos casualmente en ciertos casos extraordinarios seguidos por cuidadosos experimentos de laboratorio, encaminados a verificar los descubrimientos que se presten al análisis de laboratorio. En los estudios de mecanismos muy extensos como el de la plasticidad, en que intervienen grandes

áreas del cerebro, y en que participan muchos factores (por ejemplo, el adiestramiento, la motivación y el sustrato nervioso) el método científico clásico es, en sí mismo, inadecuado. Con las técnicas actuales no es posible descubrir tales mecanismos mediante estudios en los que todas las condiciones se mantengan constantes, excepto por una variable que es la que se mide. Wall (1970) advirtió sobre el peligro de extrapolar sobre experimentos de laboratorio a las situaciones de la vida real. De la misma manera consideramos que el sistema nervioso debe estudiarse como un todo y no solo es imposible controlar todas las variables, sino que debe admitirse que no puede medirse cuánto influye cada una de ellas en el desarrollo de los mecanismos plásticos, ni puede identificarse a cada una de tales variables. Para hacer una minuciosa disección en el laboratorio de todos los factores, deberá aguardarse a que alguien demuestre la existencia y alcance de dichos mecanismos.

El enfoque que he adoptado para descubrir los mecanismos cerebrales de la sustitución sensorial se funda primordialmente en experimentos "naturales": la observación y análisis de las estrategias perceptuales y capacidades funcionales de los sujetos que obtienen y utilizan información, proporcionada por sistemas de recepción artificial. Los mecanismos responsables de las diferencias de ejecución, entre lo que se pronosticaría a partir de los estudios de agudeza realizados mediante el STSV y los resultados que obtuvimos con algunos sujetos ciegos que, al presente, utilizan el sistema para tareas perceptuales de interés para ellos, deben compararse con los mecanismos a los que se deben las diferencias entre la ejecución pronosticable (basada en medidas de agudeza) y la ejecución real, en casos como el descrito por Jampolsky (capítulo 6, sección 2, b). Una considerable cantidad de información concerniente a los mecanismos plásticos y a la recuperación potencial de lesiones producidas por la embolia se pueda aprovechar analizando cuidadosamente los factores que conducen a la recuperación en casos poco comunes como el descrito por Agullar (1969) y del cual se trató con más detenimiento en el capítulo 6, sección 1, e.

Naturalmente, debe hacerse más hincapié en que los mecanismos plásticos que buscamos sólo podrán demostrarse (independientemente de las circunstancias experimentales) en caso de que existan. Hemos interpretado los hallazgos de muchos experimentos con animales (capítulos 3, 4 y 5), y en ciertos casos clínicos (capítulo 6), así como los resultados de algunos de nuestros estudios con el STSV, como indicios de que algunos de esos mecanismos sí existen. Además, hay algunas interesantes pistas de que existe una plasticidad suficiente para permitir el desarrollo de sistemas de sustitución sensorial sumamente eficientes. Nuestro enfoque con el STSV ha sido desarrollar los instrumentos adecuados para permitir que la información detallada sea captada con la confiabilidad suficiente para permitir que estos mecanismos plásticos sean descubiertos en el adiestramiento relativo al sistema. Hemos emprendido algunos experimentos controlados en el laboratorio con el sistema mencionado (capítulo 4, sección 3, a) y seguiremos haciéndolo, particularmente después de demostrar claramente la existencia de algunos mecanismos plásticos. Con todo, como se ha indicado previamente (B. W. White y cois.) nunca diríamos que se puede determinar la identidad y configuración tridimensional de un grupo de objetos bien conocidos, cuando el STSV se diseñó para proporcionar cuatrocientas sensaciones discriminables a la piel. En esta forma, se espera que surjan los resultados principales, a partir de estudios que tengan más en común con los "experimentos con enfermedades" de Hughlings Jackson (capítulo 6, sección 3) que con experimentos de laboratorio muy bien estructurados y controlados.

En los comentarios de la evaluación previa de la plasticidad sensorial, escritos antes de los resultados que describimos en los capítulos 1 y 4, se dijo que:

"El fundamento teórico para elaborar el sistema de sustitución visual antes descrito presupone el concepto de un cerebro tan maleable que la experiencia subjetiva de la "visión" (así como la información aferente cualitativa y cuantitativamente necesaria para la "visión" útil) pueda obtenerse a través de un receptor artificial que se proyecta a los receptores cutáneos.

"Las experiencias subjetivas pueden ser producto de un proceso aprendizaje en que se utilicen entradas aferentes de muchas fuentes. Congruente con esta



premisa es el hecho de que la información aferente de un solo receptor pueda tener parte en la producción de varias sensaciones diferentes, dependiendo de las pautas temporales y espaciales concomitantes de actividad aferente. La clasificación subjetiva puede deberse en buena parte a un proceso de aprendizaje en el que se incluiría el desarrollo de mecanismos de codificadores que produjeran las categorías subjetivas (por ejemplo, las sensaciones de contacto, de cosquilleo y de humedad). La identificación se fundaría en el análisis de las pautas de los impulsos nerviosos aferentes que llegan al cerebro.

"En el caso de la información que se origina en un receptor artificial, la capacidad del cerebro para obtener los datos y recrear subjetivamente la imagen captada por el receptor artificial, dependería de la adaptabilidad o plasticidad del cerebro. Existen amplias pruebas, ya estudiadas aquí, de que el cerebro es capaz de adaptarse a unas muy diversas condiciones extremas. El que actualmente no se dispone de un sistema de sustitución sensorial óptimo puede no deberse a la limitación de las capacidades sensoriales, sino al hecho de que no se ha construido un sistema que desafíe las capacidades adaptativas del cerebro humano" (Bach-y-Rita, 1967).

En los últimos años, estas capacidades adaptativas han sido puestas más seriamente a prueba, habiéndose respondido ya a muchas interrogantes. Se ha demostrado que es posible la sustitución sensorial, cuando menos en el laboratorio, y que los aspectos subjetivos, la información detallada relativa a las formas y los conceptos perceptuales tridimensionales, e inclusive las ilusiones visuales obtenidas anteriormente únicamente con los ojos, pueden lograrse con un sistema táctil de sustitución sensorial.

Otros estudios determinarán el grado de plasticidad disponible que, a su vez, determinará el grado de información que pueda obtenerse mediante sistemas de sustitución sensorial. Sin embargo, los resultados obtenidos a la fecha hacen necesario que los problemas no se relacionen con el hecho de que estos fenómenos puedan o no ocurrir, sino con el cómo ocurren y con el grado en que lo hacen.

#### Bibliografía

- Abdelmouméne, M., Besson, J. M. y Aléonard, P. (1970). Cortical areas exerting presynaptic inhibitory action on the spinal cord in cat and monkey. *Brain Res.*, 20, 327-329 (143).5
- Adkins, R. J., Morse, R. W. y Towe, A. L. (1966). Control of somatosensory input by cerebral cortex. *Science*, 153, 1020-1022 (77, 137).
- Adrian, E. D. (1928). "The Basis of Sensation: The Action of the Sense Organs". Hafner, Nueva York (32).
- Aguilar, M. J. (1969). Recovery of motor function after unilateral infarction of the basis pontis. *Amer. J. Phys. Med.*, 48, 279-288 (162, 163, 182).
- Albe-Fessard, D. (1964). Discussion. En "Information Processing in the Nervous System" (R. W. Gerard and J. W. Duffff dirs.), Int. Congr. Ser. núm. 49, págs. 257-258. *Experpta Med. Found.*, Amsterdam (62).
- Albe-Fessard, D. y Fessard, A. (1963). Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level. *Progr. Brain Res.*, 1, 115-148 (137, 138, 147).
- Amato, G., La Grutta, V. y Enia, F. (1970). The control of acoustic input in the medial geniculate body and inferior colliculus by auditory cortex. *Experientia*, 26, 55-56 (143).
- Andersen, P., Eccles, J. C. y Sears, T. A. (1962). Presynaptic inhibitory action of cerebral cortex on the spinal cord. *Nature (London)*, 194, 740-741 (142).
- Andersen, P., Etholm, B. y Gordon, G. (1970). Presynaptic and postsynaptic inhibition elicited in the cat's dorsal column nuclei by mechanical stimulation of skin. *Physiol. (London)*, 210, 433-455 (142).
- Attneave, F. (1961). In defense of homunculi. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 777-782. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (98).
- Axelrod, S. (1959). "Effects of Early Blindness: Performance of Blind and Sighted Children on Tactile and Auditory Tasks", Res. Ser. num. 7. *Amer. Found, for the Blind Nueva York* (165).

Bach-y-Rita, P. (1956). El sistema intemuncial oculomotor. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 2, 65-71 (151).

Bach-y-Rita, P. (1964). Convergent and long latency unit responses in the reticular formation of the cat. *Exp. Neurol.*, 9, 327-344 (36, 139, 140, 147, 149).

Bach-y-Rita, P. (1967). Sensory plasticity: Applications to a vision substitution system. *Acta Neurol. Scand.*, 43, 417-426 (134, 183).

Bach-y-Rita, P. (1970). Neurophysiological basis of a tactile vision substitution system. *IEEE Trans. Man-Machine Syst.*, 11, 108-110 (134).

Bach-y-Rita, P. (1971a). Neurophysiology of eye movements. En "The Control of Eye Movements" (P. Bach-y-Rita, C. C. Collins y J. E. Hyde, dirs.), págs. 7-45. Academic Press, Nueva York (151).

Bach-y-Rita, P. (1971b). Neural substrates of sensory substitution. En "Pattern Recognition in the Biological and Technical Systems" (R. Klinke and O. T. Grusser, dirs.), págs. 130-142. Springer-Verlag, Berlin y Nueva York (134).

Bach-y-Rita, P. y Collins, C. C. (1970). Sensory substitution and limb prosthesis. En "Advances in External Control of Human Extremities" (M. M. Gavrilov and A. B. Wilson, Jr., dirs.), págs. 9-21. Etan, Dubrovnik (154).

Bach-y-Rita, P., Collins, C. C., Saunders, F., White, B. y Scadden, L. (1969a). Vision substitution by tactile image projection. *Nature (London)*, 221, 963-964 (23, 101, 108).

Bach-y-Rita, P., Collins, C. C., White, B., Saunders, F. A., Scadden, L. y Blomberg, R. (1969b). A tactile vision substitution system. *Amer. J. Optom.*, 46, 109-111 (23, 108).

Bach-y-Rita, P., Collins, C. C., Scadden, L., Holmlund, G. W. y Hart, B. K. (1970). Display techniques in a tactile vision substitution system. *Med. Biol.* III., 20, 6-12 (108).

Bach-y-Rita, P., Collins, C. C. y Hyde, J. E., dirs. (1971). "The Control of Eye Movements", Academic Press, Nueva York (150).

Barlow, H. B. (1961a). Possible principles underlying the transformations of sensory messages. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 217-234. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (145, 176).

Barlow, H. B. (1961b). Three points about lateral inhibition. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 782-786. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (140).

Bennett, E. L., Diamond, M. C., Kreeh, D. y Rosenzweig, M. R. (1964). Chemical and anatomical plasticity of brain. *Science*, 146, 610-619 (135).

Bishop, P. O. (1967). Central nervous system: Afferent mechanisms and perception. *Annu. Rev. Physiol.*, 29, 427-484 (35, 38).

Blakemore, C. B. y Cooper, G. F. (1970). Development of the brain depends on the visual environment. *Nature (London)*, 228, 477-478 (71).

Blakemore, C. B. y Ettliger, G. (1968). The independence of visual and tactile learning in the monkey. *Physiol. (London)*, 196, 127P (99).

Blakemore, C. B. y Falconer, M. A. (1967). Long-term effects of anterior temporal lobectomy on certain cognitive functions. *Neurol., Neurosurg. Psychiat.*, 30, 364-367 (164).

Bliss, J. C. (1970). Proceedings of the tactile displays conference. *IEEE Trans. Man-Machine Syst.*, 11, 1-122 (14).

Bliss, J. C. (1971). A reading machine with tactile display. En "Visual Prosthesis: The Interdisciplinary Dialogue" (T. D. Sterling et al, dirs.), págs. 259-263. Academic Press, Nueva York (14, 170, 178).

Blomquist, A. J. y Lorenzini, C. A. (1965). Projection of dorsal roots and sensory nerves to cortical sensory motor regions of squirrel monkey. *J. Neurophysiol.*, 28, 1195-1205 (58).

Blum, J. S., Chow, K. L. y Pribram, K. H. (1950). A behavioral analysis of the organization of the parieto-temporo-preoccipital cortex. *Comp. Neurol.*, 93, 53-100 (80).

Boring, E. G. (1942). "Sensation and Perception in the History of Experimental Psychology". Appleton, Nueva York (30).

Bremer, F. (1952). Les aires auditives de l'ecore cerebrale. En "Cours international d'audiologie clinique", págs. 1-22. Montligeons, Paris (139).

Brindley, G. S. y Lewin, W. S. (1968). The sensations produced by electrical stimulation of the visual cortex. /. *Physiol.* (London), 196, 479-493 (14, 36, 83).

Broadbent, D. E. (1965). Information processing in the nervous system. *Science*, 150, 457-462 (148, 149).

Brodal, A. (1957). "The Reticular Formation of the Brain Stem: Anatomical Aspects and Functional Correlations". Oliver & Boyd, Edinburg (45).

Brown, T. G. y Sherrington, C. S. (1912). On the instability of a cortical point. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, 85, 250-277 (76, 77).

Bullock, T. H. (1967). Signals and neuronal coding. En "The Neurosciences: A Study Program" (G. C. Quarton, T. Melnechuk y F. O. Schmitt, dirs.), pags. 347-352. Rockefeller Univ. Press, Nueva York (37).

Buser, P. e Imbert, M. (1961). Sensory projections to the motor cortex in cats: A microelectrode study. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), pags. 607-626. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (60).

Button, J. y Putnam, T. (1962). Visual responses to cortical stimulation in the blind. /. *Iowa Med. Soc.*, 52, 17-21 (14, 83).

Cangiano, A., Cook, W. A., Jr. y Pompeiano, O. (1969). Primary afferent depolarization in the lumbar cord evoked from the fastigial nucleus. *Arch. Ital. Biol.*, 107, 321-340 (142, 143).

Carmon, A. (1969). Contralateral and ipsilateral tactile sensitivity in patients with unilateral cerebral lesions. *Diss. Abstr.*, 30, num. 2 (Order No. 69-13), 136 (160).

Carpenter, D., Lundberg, A. y Norrsell, U. (1962). Effects from the pyramidal tract on primary afferents and on spinal reflex actions to primary afferents. *Experientia*, 18, 337-338 (142).

Carpenter, D., Lundberg, A. y Norsell, U. (1963). Primary afferent depolarization evoked from the sensorimotor cortex. *Acta Physiol. Scand.*, 59, 126-142 (142).

Carreras, M. y Levitt, M. (1959). Microelectrode analysis of the second somatosensory cortical area in the cat. *Fed. Proc., Fed. Amer. Soc. Exp. Biol.*, 18, 24 (59).

Carreras, M., Levitt, M., Chambers, W. y Liu, C. N. (1960). Unit activity in the posterior column nuclei and corticofugal influences upon it. *Anat. Rec.*, 136, 174-175 (40).

Cauna, N. (1956). Nerve supply and nerve endings in Meissner's corpuscles. *Amer. J. Anat.*, 99, 315-350 (30).

Cauna, N. (1968). Light and electron microscopical structure of sensory endorgans in human skin. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), pags. 15-37. Thomas, Springfield, Illinois (28, 30, 47).

Cazard, P. y Buser, P. (1958). Réponses sensorielles dans le cortex moteur pyramidal du lapin et leur facilitation prolongée par stimulation de l'hippocampe. *C. R. Soc. Biol.*, 152, 1062-1066 (77).

Cholden, L. (1954). Some psychiatry problems in the rehabilitation of the blind. *Bull. Menninger Clin.*, 18, 107-112 (128).

Chow, K. L. (1961). Anatomical and electrographical analysis of temporal neocortex in relation to visual discrimination learning in monkeys. En "Brain Mechanisms and Learning" (A. Fessard et al, dirs.), pags. 507-525. Blackwell, Oxford (79).

Chow, K. L. (1968). Visual discriminations after extensive ablation of optic tract and visual cortex in cats. *Brain Res.*, 9, 363-366 (66).

Clarke, E. y O'Malley, C. D. (1968). "The Human Brain and Spinal Cord", pags. 499-505 y 507-511. Univ. of California Press, Berkeley (56, 171).

Cohen, J. (1970). Brain waves and blindness. En "Proceedings of the Conference on New Approaches to the Evaluation of Blind Persons" (L. L. Clark y Z. Z. Jastrzemska, dirs.), pags. 112-125. Amer. Found. for the Blind, Nueva York (164-165).

Collins, C. C. (1970). Tactile television: Mechanical and electrical image projection. *IEEE Trans. Man-Machine Syst.*, 11, 65-71 (15, 50, 51).

Collins, C. C. (1971a). A portable seeing aid prototype. /. *Biomed. Syst.*, 5, 3-10 (19).

- Collins, C. C. (1971b). Tactile vision synthesis. En "Visual Prosthesis: The Interdisciplinary Dialogue" (T. D. Sterling et ad., dirs.), págs. 267-279. Academic Press, Nueva York (1971).
- Collins, C. C. y Bach-y-Rita, P. (1972). Transmission of pictorial information through the skin. *Advan. Biol. Med. Phys.* (en prensa) (14).
- Collins, C. C. y Madey, J. M. J. (1971). Electrocutaneous visual prosthesis. *Proc. Conf. Eng. Med. Biol.*, 13, 174 (abstr.) (23).
- Collins, C. C. y Saunders, F. (1970). Tactile television: Electrocutaneous perception of pictorial images. En "Neuroelectric Research" (D. Reynolds and A. Sjöberg, dirs.), capítulo 6, págs. 55-64. Kingsport Press, Tennessee (50, 51).
- Cooper, S., Daniel, P. M. y Whitteridge, D. (1955). Muscle spindles and other sensory endings in the extrinsic eye muscles; the physiology and anatomy of these receptors and of their connexions with brain stem. *Brain*, 78, 564-583 (151).
- Cowey, A. y Weiskrantz, L. (1967). A comparison of the effects of inferotemporal and striate cortex lesions on the visual behavior of rhesus monkeys. *Quart. J. Exp. Psychol.*, 19, 246-253 (79).
- Cragg, B. G. (1968). Are there structural alterations in synapses related to functioning? *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, 13, 171, 319-323 (136).
- Darian-Smith, I. (1969). Somatic sensation. *Annu. Rev. Physiol.*, 31, 417-450 (28, 38).
- Dastur, D. K. (1955). Cutaneous nerves in leprosy-the relationship between histopathology and cutaneous sensitivity. *Brain*, 78, 615-633 (27, 33).
- Davenport, R. K. y Rogers, C. M. (1970). Intermodalequivalence of stimuli in apes. *Science*, 168, 279-280 (116).
- Davis, H. (1968). Epilogue: A chairman's comments on the neural organization of sensory systems. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 589-592. Thomas, Springfield, Illinois (30, 77, 140).
- Dawson, G. D. (1958). The effect of cortical stimulation on transmission through the cuneate nucleus in the anesthetized rat. */. Physiol. (London)*, 142, 2P-3P (141).
- Debecker, J. y Desmedt, J. E. (1966). Rate of intermodality switching disclosed by sensory evoked potentials averaged during signal detection tasks. *J. Physiol. (London)*, 185, 52P-53P (158).
- Denny-Brown, D. (1950). Disintegration of motor function resulting from cerebral lesions. */. Nerv. Ment. Dis.*, 112, 1-45 (77).
- Denny-Brown, D. y Chambers, R. A. (1955). Visuo-motor function in the cerebral cortex. *J. Nerv. Ment. Dis.*, 121, 288-289 (67).
- Denny-Brown, D. y Chambers, R. A. (1958). Visual orientation in the macaque monkey. *Trans. Amer. Neurol. Ass.*, 83, 37-40 (67).
- Denny-Brown, D. y Yanagisawa, N. (1970). The descending trigeminal tract as a mechanism for intersegmental sensory facilitation. *Trans. Amer. Neurol. Ass.*, 95, 129-131 (144).
- de Renzi, E., Faglione, P. y Scotti, G. (1968). Tactile spatial impairment and unilateral cerebral damage. */. Nerv. Ment. Dis.*, 146, 468-475 (81).
- de Robertis, E. (1961). Histophysiological aspects of signal transmission in the nervous system. The role of synaptic vesicles. *Trangle*, 5, 76-89 (136).
- Desmedt, J. E. (1960). Neurophysiological mechanisms controlling acoustic input. En "Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems" (G. L. Rasmussen y W. F. Windle, dirs.), págs. 152-164. Thomas, Springfield, Illinois (45).
- Desmedt, J. E. (1965). La neurophysiologie de la perception sensorielle. *Bull. Acad. Roy. Med. Belg.*, 5, 461-475 (144).
- Desmedt, J. E. y Franken, L. (1963). Long-term physiological changes in auditory cortex following partial deafferentation. En "The Effect of Use and Disuse on Neuromuscular Functions" (E. Gutmann y P. Hnik, dirs.), págs. 264-276. Elsevier, Amsterdam (144).
- Dews, P. B. y Wiesel, T. N. (1970). Consequences of monocular deprivation on visual behavior in kittens. *J. Physiol. (London)*, 206, 437-455 (70, 85-86).
- Diamond, I. T. y Hall, W. G. (1969). Evolution of neocortex. *Science*, 164, 251-262 (84, 87).

- Doty, R. W. (1961). Functional significance of the topographical aspects of the retino-cortical projection. En "The Visual System: Neurophysiology and Psychophysics" (R. Jung and H. Komhuber, dirs.), pags. 228-245. Springer-Verlag, Berlin y Nueva York (66).
- Douglas, W. W. y Ritchie, J. M. (1962). Mammalian non-myelinated nerve fibers. *Physiol. Rev.*, 42, 297-334 (31, 35).
- Dusser de Barenne, J. G. y McCulloch, W. S. (1939). Factors for facilitation and extinction in the central nervous system. /. *Neurophysiol.*, 2, 319-355 (76).
- Ebbecke, U. (1957). Zentralnervöse Irradiation, Konvergenz und Fusion in ihrer Anwendung auf Reflex-und Sinnes-Physiologie. *Pfluegers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere*, 264, 1-16 (44).
- Eccles, J. C. (1958). Problems of plasticity and organization at simplest levels of mammalian central nervous system. *Perspect. Biol. Med.*, 1, 379-396 (136).
- Eccles, J. C. (1964a). Inhibitory controls on the flow of sensory information in the nervous system. En "Information Processing in the Nervous System" (R. W. Gerard y J. W. Duff, dirs.), *Int. Congr. Ser. num. 49*, pags. 24-40. *Excerpta Med. Found.*, Amsterdam (141, 142).
- Eccles, J. C. (1964b). "The Physiology of Synapses". Academic Press, Nueva York (96).
- Eccles, J. G. (1965a). Possible ways in which synaptic mechanisms participate in learning, remembering and forgetting. En "The Anatomy of Memory" (D. P. Kimble, dir.), pags. 12-87. Science and Behavior Books, Palo Alto, California (96).
- Eccles, J. G. (1965b). "The Brain and the of Conscious Experience". Cambridge Univ. Press, Londres y Nueva York (131).
- Eccles, J. C. y McIntyre, A. K. (1953). The effects of disuse and of activity on mammalian spinal reflexes. /. *Physiol. (London)*, 121, 492-516 (136).
- Elias, P. (1961). A note on the misuse of "digital" in neurophysiology. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), pags. 794-795. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (37).
- Eskildsen, P., Morris, A., Collins, C. C. y Bach-y-Rita, P. (1969). Simultaneous and successive cutaneous two-point thresholds for vibration. *Psychon. Sei.*, 14, 146-147 (30, 109).
- Ettlinger, G. (1967). Analysis of cross-modal effects and their relationship to language. In "Brain Mechanisms Underlying Speech and Language" (F. L. Darley, dir.), pags. 53-60. Grune & Stratton, Nueva York (115).
- Fessard, A. (1961). The role of neuronal networks in sensory communications within the brain. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), pags. 585-606. MIT Press. Cambridge, Massachusetts (136, 140, 146).
- Fessard, A. (1963). Integration: A commentary on the Pisa symposium. *Progr. Brain Res.*, 1, 466-474 (146).
- Fisher, N. F., Jampolsky, A. y Flom, M. C. (1968a). Traumatic bitemporal hemianopsia. Part II. Binocular cooperation. *Amer. J. Ophthalmol.* [3], 65, 574-577 (159).
- Fisher, N. F., Jampolsky, A., Scott, A. B., Morris, A., Lehmann, D. y Alden, J. (1968b). Traumatic bitemporal hemianopsia. Part III. Nasal versus temporal retinal function. *Amer. J. Ophthalmol.* [5], 65, 578-581 (159).
- Fitzgerald, R. G. (1970). Reactions to blindness. *Arch. Gen. Psychiat.*, 22, 370-379 (128, 168).
- Foerster, O. I. (1930a). I. Restitution der Motilität. *Deut. Z. Nervenheilk.*, 115, 248-295 (156, 162).
- Foerster, O. I. (1930b). II. Restitution der Sensibilität. *Deut. Z. Nervenheilk.*, 115, 196-314 (156).
- Fuller, D. R. G. y Gray, J. A. B. (1969). A quantitative analysis of the responses of certain dorsal horn neurones to mechanical stimulation of the large foot pad in cats. *J. Physiol. (London)*, 200, 575-587 (42, 43).
- Galambos, R., Norton, T. T. y Frommer, G. P. (1967). Optic tract lesions sparing pattern vision in cats. *Exp. Neurol.*, 18, 8-25 (66).
- Gazzaniga, M. S., Bogen, J. E. y Sperry, R. W. (1965). Observations on visual perception after disconnexion of the cerebral hemispheres in man. *Brain*, 88, 221-294 (160).

- Geldard, F. A. (1960). Some neglected possibilities of communication. *Science*, 131, 1583-1588 (170).
- Geldard, F. (1968). Bod'y Eng'lish. *Psychol. Today*, 2, 42-47 (31, 170).
- Genensky, S. M., Baran, P., Moshin, H. L. y Steingold, H. (1968). "A Closed Circuit TV System for the Visually Handicapped", Memo. RM- 5672-RC. Rand Corporation, Santa Monica, California (167).
- Gerard, R. W. (1961). The fixation of experience. En "Brain Mechanisms and Learning". (A Fessard et al., dirs.), págs. 21-35. Blackwell, Oxford (95, 136).
- Gerard, R. W. (1969). Summary of proceedings. En "Biocybernetics of the Central Nervous System" (L. P. Proctor, dir.), págs. 435-439. Little, Brown, Boston, Massachusetts (176).
- Gibson, J. J. (1950). "The Perception of the Visual World". Houghton, Boston, Massachusetts (92).
- Gibson, J. J. (1966). "The Senses Considered as Perceptual Systems". Houghton, Boston, Massachusetts (26, 92, 93, 94, 95, 115, 123, 124).
- Gibson, R. H. (1968a). Electrical stimulation of pain and touch. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 223-261. Thomas, Springfield, Illinois (26, 50, 51).
- Gibson, R. H. (1968b). Discussion. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), pág. 157. Tomas, Springfield, Illionis (33).
- Gilman, S. y Denny-Brown, D. (1966). Disorders of movement and behavior following dorsal column lesions. *Brain*, 89, 397-418 (40).
- Gilmer, B. von H. (1966). "Problems in Cutaneous Communication from Psychophysics to Information Processing". *Amer. Found, for the Blind, Nueva York* (50).
- Glickstein, M. y Sperry, R. W. (1960). Intermanual somesthetic transfer in split-brain rhesus monkeys. /. *Comp. Physiol. Psychol.*, 53, 322-327 (76).
- Goff, G. D. (1959). Differential discrimination of frequency of cutaneous mechanical vibration. Unpublished Doctoral Dissertation, Dept, of Psychology, University of Virginia (31).
- Goff, W. R., Rosner, B. S. y Allison, T. (1962). Distribution of cerebral somatosensory evoked responses in normal man. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 14, 697-713 (61).
- Goldstein, K. (1931). Über die Plastizität des Organismus auf Grund von Erfahrungen am nervenkranken Menschen. En "Handbuch der normalen and pathlogischen Physiologie" (A. Bethe et dl., eds.), vol. 15, págs. 1131-1174. Springer-Verlag, Berlín y Nueva York (128, 168).
- Goldstein, K. (1942). "Aftereffects of Brain Injuries in War". Gruñe & Stratton, Nueva York (156).
- Granit, R. (1955). "Receptors and Sensory Perception". Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut (32).
- Gray, J. A. B. (1962). Coding in systems of primary receptor neurons. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 16, 345-354 (47, 125, 152).
- Gray, J. A. B. (1968). Responses of certain dorsal horn cells to mechanical stimulation of the cat's pad. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 534-551. Thomas, Springfield, Illinois (38, 45, 146).
- Gregory, R. L. (1965). Seeing in depth. *Nature (London)*, 207, 16-19 (93).
- Gregory, R. L. (1966). "Eye and Brain—The Psychology of Seeing". World University Library, Nueva York (131, 169).
- Gregory, R. L. y Wallace, J. G. (1963). "Recovery from Early Blidness— A Case Study". *Monogr. Supple. 2. Heffers, Cambridge, Inglaterra* (114, 116, 127, 131, 166, 169, 172, 174).
- Guttman, L. (1953). Principles of reconditioning severely injured men, with particular reference to the management of paraplegia. En "Symposium on Stress, Army Medical Service Graduate School", pags. 246260. US Govt. Printing Office, Washington, D. C. (162).
- Hartline, H. K. (1949). Inhibition of activity of visual receptors by illuminating nearby retinal areas in the Limulus eye. *Fed. Proc., Fed. Amer. Soc. Exp. Biol.*, 8, 69 (139).

Hazemann, P., Dupont, E. y Olivier, L. (1970). Somaesthetic evoked potentials recorded on the scalp in six cases of hemispherectomy. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 28, 645 (159).

Heeaaen, H. (1962). Clinical symptomatology in right and left hemispheric lesions. En "Interhemispheric Relations and Cerebral Dominance" (V. B. Mountcastle, dir.), pags. 215-243. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland (147).

Held, R. y Hein, A. (1967). On the modifiability of form perception. En "Models for the Perception of Speech and Visual Form" (W. Wathen-Dunn, dir.), pags. 296-304. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (91, 97, 117, 177).

Hensel, H. (1968). Electrophysiology of cutaneous thermoreceptors. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), pags. 384-399. Thomas, Springfield, Illinois (31).

Hernández-Peón, R. H., Scherrer, H. y Velasco, M. (1956). Central influences on afferent conduction in the somatic and visual pathways. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 2, 8-22 (40, 142).

Hirsch, H. V. B. y Spinelli, D. N. (1970). Visual experience modifies distribution of horizontally and vertically oriented receptive fields in cats. *Science*, 168, 869-871 (71).

Holmqvist, B., Lundberg, A. y Oscarsson, O. (1960). Supraspinal inhibitory control of transmission to three ascending spinal pathways influenced by the flexion reflex afferents. *Arch. Ital. Biol.*, 98, 60-80 (144).

Howell, W. C. (1960). On the potential of tactual displays: An interpretation of recent findings. En "Symposium on Cutaneous Sensitivity" (G. R. Hawkes, dir.), U. S. Army Med. Res. Lab. Rep. num. 424-, pags. 103-113. U. S. Army, Washington, D. G. (31).

Hubei, D. H. y Wiesel, T. N. (1965). Binocular interaction in striate cortex of kittens reared with artificial squint. *J. Neurophysiol.*, 28, 1041-1059 (69, 70).

Hubei, D. H. y Wiesel, T. N. (1970). The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens. *J. Physiol. (London)*. 206, 419-436 (70).

Humphrey, N. K. (1970). What the frog's eye tells the monkey's brain. *Brain Behav. Evol.*, 3, 324-337 (67).

Humphrey, N. K. y Weiskrantz, L. (1969). Size constancy in monkey's with inferotemporal lesions. *Quart. J. Exp. Psychol.*, 21, 225-238 (79).

Iggo, A. (1962). New specific sensory structures in hairy skin. *Acta Neuroveg.*, 24, 175-180 (27).

Igg<sup>o</sup>5 A. (1966). Cutaneous receptors with a high sensitivity to mechanical displacement. En "Touch, Heat and Pain" (A. V. S. de Ruck and J. Knight, dirs.), pags. 237-260. Little, Brown, Boston, Massachusetts (32).

Jabbur, S. J. y Towe, A. L. (1961). Cortical excitation of neurons in dorsal column nuclei of cat, including an analysis of pathways. *J. Neurophysiol.*, 24, 499-509 (40).

Jasper, H. H. (1963). Studies of non-specific effects upon electrical responses in sensory systems. *Prog. Brain Res.*, 1, 272-293 (150).

Jasper, H. H., Gloor, P. y Milner, B. (1956). Higher functions of the nervous system. *Annu. Rev. Physiol.*, 18, 359-386 (86).

Jones, E. G. y Powell, T. P. S. (1968). The ipsilateral cortical connexions of the somatic sensory areas in the cat. *Brain Res.*, 9, 71-94 (60).

Jung, R. (1961). Neuronal integration in the visual cortex and its significance for visual information. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), pags. 627-674. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (149).

Jung, R., Komhuber, H. H. y da Fonseca, J. S. (1963). Multisensory convergence on cortical neurons. Neuronal effects of visual acoustic and vestibular stimuli in the superior convolutions of the cat's cortex. *Progr. Brain Res.*, 1, 207-240 (139).

Kay, L. (1970). A preliminary report on ultrasonic spectacles for the blind. *Amer. Found. Blind. Res. Bull.*, 21, 91-100 (13).

Kliiver, H. (1942). Functional significance of the geniculostriate system. *Biol. Symp.*, 7, 253-299 (67).

Konorski, J. (1961). The physiological approach to the problem of recent memory. En "Brain Mechanisms and Learning" (A. Fessard et al., dirs.), pags. 115-132. Blackwell, Oxford (133).

Krauthamer, G. (1968). Form perception across sensory modalities. *Neuropsychologia*, 6, 105-113 (116).

Krauthamer, G. y Albe-Fessard, D. (1965). Inhibition of non-specific sensory activities following striopallidal and capsular stimulation. /. *Neurophysiol.*, 28, 100-124 (143).

Kreindler, A., Crighel, E., Stoica, E. y Sotirescu, N. (1963). Investigation of short-latency responses evoked by acoustic stimuli from the somesthetic and visual zones in unanesthetized cats. *Fiziol. Zh. SSSR im. I. M. Sechenova*, 49, 1391-1399 (57).

Krueger, L. E. (1970). David Katz's *Der Aufbau der Tastwelt* (the world of touch) : A synopsis. *Perception Psychophys.*, 7, 337-341 (26, 91, 96, 116, 118, 177).

Lairy, G. C. (1970). Comment. En "Proceedings of the Conference on New Approaches to the Evaluation of Blind Persons" (L. L. Clark y Z. Z. Jastrzemska, dirs.), pags. 125-128. *Amer. Found. for the Blind*, Nueva York (165).

Landau, W. M., Bishop, G. H. y Claire, M. H. (1965). Site of excitation in stimulation of the motor cortex. /. *Neurophysiol.*, 28, 1206-1222 (76).

Larssen, L. E. y Prevec, T. S. (1970). Somato-sensory response to mechanical stimulation as recorded in the human EEG. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 28, 162-172 (58).

Lashley, K. S. (1923). Temporal variation in the function of the gyrus precentralis in primates. *Amer. J. Physiol.*, 65, 585-602 (56, 176).

Lashley, K. S. (1924). Studies of cerebral function in learning. V. The retention of motor habits after destruction of the so-called motor areas in primates. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 12, 249-276 (76, 77, 137, 164). Lashley, K. S. (1930). Basic neural mechanisms in behavior. *Psychol. Rev.* 37, 1-24 (57, 58, 91).

Lashley, K. S. (1933). Integrative functions of the cerebral cortex. *Physiol. Rev.*, 13, 1-42 (66).

Lashley, K. S. (1935). The mechanism of vision. XII. Nervous structures concerned in the acquisition and retention of habits based on reactions to light. *Comp. Psychol. Monogr.*, 11, 43-79 (66).

Lashley, K. S. (1937). Functional determinants of cerebral localization. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 38, 371-387 (156).

Lashley, K. S. (1939). The mechanism of vision. XVI. The functioning of small remnants of the visual cortex. /. *Comp. Neurol.*, 70, 45-67 (66).

Lashley, K. S. (1941). Patterns of cerebral integration indicated by the scotomas of migraine. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 46, 331-339 (158).

Lashley, K. S. (1949). Persistent problems in the evolution of mind. *Quart. Rev. Biol.*, 24, 28-42 (95, 97).

Lashley, K. S. (1950). In search of the engram. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 4, 454-482 (57, 58, 67, 81).

Lashley, K. S. (1951). The problem of serial order in behavior. En "Cerebral Mechanisms in Behavior" (L. A. Jeffress, dir.), pags. 112-136. *Wiley*, Nueva York (66, 81, 93, 116, 150).

Lashley, K. S. (1958). Cerebral organization and behavior. *Res. Publ., Ass. Res. Nerv. Ment. Dis.*, 36, 1-18 (150).

Lehmann, D., Fisher, N. F. y Fender, D. H. (1967). Averaged evoked EEG potentials in a patient with split chiasm. *Invest. Ophthalmol.*, 6, 671 (159). What the frog's eye tells the frog's brain. *Proc. IRE*, 47, 1940-1951 (90).

Levine, J. (1952). Relative effects of occipital and peripheral blindness upon intellectual functions. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 67, 310-314 (157).

Leyton, A. S. F. y Sherrington, C. S. (1917). Observations on the excitable cortex of the chimpanzee, orang-utang and gorila. *Quart. J. Exp. Physiol*, 11, 135-222 (76).

Liddell, E. G. T. y Phillips, C. G. (1951). Overlapping areas in the motor cortex of the baboon. /. *Physiol. (London)*, 112, 392-399 (76).



Lilly, J. C., Austin, G. M. y Chambers, W. W. (1952). Threshold movements produced by excitation of cerebral cortex and efferent fibers with some parametric regions of rectangular current pulses (cat and monkeys). /. *Neurophysiol.*, 15, 319-341 (76).

Lindblom, U. y Tapper, D. N. (1966). Integration of impulse activity in a peripheral sensory unit. *Exp. Neurol.*, 15, 63-69 (33).

Linville, J. G. y Bliss, J. G. (1966). A direct translation reading aid for the blind. *Proc. IEEE*, 54, 40-51 (14).

Lorente de No, R. (1933). Vestibulo-ocular reflex arc. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 30, 245-291 (151).

Lundberg, A. (1964). Supraspinal control of transmission of reflex paths to motoneurons and primary afferents. *Progr. Brain Res.*, 12, 197-221 (142).

Lundberg, A. (1966). Integration in the reflex pathway. En "Muscle Afferents and Motor Control" (R. Granit, dir.), págs. 275-305. Wiley, Nueva York (142).

Luria, A. R. (1966). "Higher Cortical Functions in Man". Consultants Bureau, Nueva York (156).

McGomas, A. J. (1963). Responses of the cat dorsal column system to mechanical stimulation of the hind paw. *J. Physiol. (London)*, 166, 435-448 (42).

MacKay, D. M. (1965). A mind's eye view of the brain. *Progr. Brain Res.*, 7, 321-332 (90, 92).

MacKay, D. M. (1969). Evoked brain potentials as indicators of sensory information processing. *Neurosci. Res. Program. Bull.*, 7, 181-276 (159).

Mackworth, N. H. y Morandi, A. J. (1967). The gaze selects informative details within pictures. *Perception Psychophys.*, 2, 547-552 (91).

Magni, F., Melzak, R., Moruzzi, G. y Smith, C. J. (1959). Direct pyramidal influences on the dorsal-column nuclei. *Arch. Ital. Biol.*, 97, 357-377 (77).

Magoun, H. W. (1958). "The Waking Brain". Thomas, Springfield, Illinois (142).

Marg, E. y Adams, J. E. (1970). Evidence for a neurological zoom system in vision from angular changes in some receptive fields of single neurons with changes in fixation distance in the human visual cortex. *Experientia*, 26, 270-271 (95).

Marin-Padilla, M. (1968). Cortical axo-spinodendritic synapses in man: A Golgi study. *Brain Res.*, 8, 196-200 (136).

Maturana, H. R. (1964). Functional organization of the pigeon retina. En "Information Processing in the Nervous System" (R. W. Gerard and J. W. Duffly, dirs.), *Int. Congr. Ser.*, num. 49, págs. 170-178. *Excerpta Med. Found.*, Amsterdam (90).

Mehler, W. R. (1966). Some observations on secondary ascending afferent systems in the central nervous system. En "Pain" (R. S. Knighton y P. R. Dumke, dirs.), págs. 11-32. Little, Brown, Boston, Massachusetts (60). B

Melzack, R. y Burns, S. K. (1964). Neuropsychological effects of early sensory restriction. En "Feedback Systems Controlling Nervous Activity" (A. Escobar, dir.), págs. 287-307. *Soc. Mex. Cieñe. Fisiol.*, México (95, 96, 97, 145).

Melzack, R. y Wall, P. D. (1962). On the nature of cutaneous sensory mechanisms. *Brain*, 85, 331-356 (32, 43, 133).

Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information. *Psychol. Rev.*, 63, 81-97 (34-35, 49, 98).

Miller, M. R., Ralston, H. J., 111. y Kasahara, M. (1960). The pattern of cutaneous innervation of the human hand, foot and breast. *Advan. Biol. Skin*, 1, 1-47 (27).

Minkowski, H. (1917). Etude physiologique des circonvolutions rolandiques et pariétales. *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat.*, 1, 389-459 (164).

Mishkin, M. (1966). Visual mechanisms beyond the striate cortex. En "Frontiers in Physiological Psychology" (R. W. Russel, dir.), págs. 93-119. Academic Press, Nueva York (79, 88).

Moruzzi, G. y Magoun, H. W. (1949). Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 1, 455-473 (45).

Mountcastle, V. B. (1961). Some functional properties of the somatic afferent system. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 403-436. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (35, 36, 59, 60, 140).

Mountcastle, V. B. (1964). Discussion. En "Information Processing in the Nervous System" (R. W. Gerard y J. W. Duff, dirs.), Int. Congr. Ser., núm. 49, pág. 61. Excerpta Med. Found., Amsterdam (44).

Mountcastle, V. B. (1968). Sleep, wakefulness, and the conscious state: Intrinsic regulatory mechanisms of the brain. En "Medical Physiology" (V. B. Mountcastle, dir.), vol. II, págs. 1315-1342. Mosby, St. Louis, Missouri (45).

Mountcastle, V. B. y Baldessarini, R. J. (1968). Synaptic transmission. En "Medical Physiology" (V. B. Mountcastle, dir.), vol. II, págs. 1231-1274. Mosby, St. Louis, Missouri (147).

Mountcastle, V. B. y Darian-Smith, I. (1968). Neural mechanisms in somesthesia. En "Medical Physiology" (V. B. Mountcastle, dir.), vol. II, págs. 1372-1423. Mosby, St. Louis, Missouri (33, 40, 44, 59, 60, 64, 140, 142).

Mountcastle, V. B. y Poggio, G. F. (1968). Structural organization and general physiology of thalamotelencephalic systems. En "Medical physiology" (V. B. Mountcastle, dir.), vol. II, págs. 1277-1314. Mosby, St. Louis, Missouri (44, 58, 140).

Mountcastle, V. B. y Powell, T. P. S. (1959). Central nervous mechanisms subserving position sense and kinesthesia. Bull. Johns Hopkins Hosp., 105, 173-200 (59).

Murata, K., Cramer, H. y Bach-y-Rita, P. (1965). Neuronal convergence of noxious, acoustic and visual stimuli in the visual cortex of the cat. /. Neurophysiol, 28, 1223-1239 (57, 62, 64, 72, 78, 139).

Nafe, J. P. (1968). Neural correlates of sensation. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 5-14. Thomas, Springfield, Illinois, (32).

Nafe, J. P. y Wagoner, K. S. (1936). The sensitivity of the cornea of the eye. /. Psychol., 2, 433-439 (28).

Nauta, W. J. (1964). Some brain structures and functions related to memory. Neurosci. Res. Program, Bull., 2, 1-35 (136).

Neff, D. (1964). Discussion. En "Information Processing in the Nervous System" (R. W. Gerard y J. W. Duff, dirs.), Int. Congr. Ser., núm. 49, pág. 179. Excerpta Med. Found., Amsterdam (64).

Nye, P. W. y Bliss, J. C. (1970). Sensory aids for the blind: A challenging problem with lessons for the future. Proc. IEEE, 58, 1878-1898 (14).

O'Brien, J. H. y Fox, S. S. (1969). Single-cell activity in cat motor cortex. I. Modifications during classical conditioning procedures. J. Neurophysiol, 32, 267-284 (98).

Ogden, R. y Franz, S. I. (1917). On cerebral motor control: The recovery from experimentally produced hemiplegia. Psychobiology, 1, 3350 (78).

Paillard, J. (1960). The patterning of skilled movements. En "Handbook of Physiology" (Amer. Physiol Soc., J. Field, dir.), Sect. 1, vol. III, págs. 1679-1708. Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland (98).

Parmelee, A. H., Jr. (1970). Discussion. En "Proceedings of the Conference on New Approaches to the Evaluation of Blind Persons" (L. L. Clark y Z. Z. Jastrzemska, dirs.), págs. 129-132. Amer. Found. for the Blind, Nueva York (165).

Pasik, P., Pasik, T. y Schilder, P. (1969). Extrageniculostriate vision in the monkey: Discrimination of luminous flux-equated figures. Exp. Neurol., 24, 421-437 (67).

Penfield, W. (1958). "The Excitable Cortex in Conscious Man". University Press, Liverpool (76).

Penfield, W. y Jasper, H. (1954). "Epilepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain". Little, Brown, Boston, Massachusetts (58).

Perkel, D. H. y Bullock, T. H. (1968). Neural coding. Neurosci. Res. Program, Bull, 6, 221-348 (38).

Pfaffman, C. (1964). On the code for gustatory sensory quality. En "Information Processing in the Nervous System" (R. W. Gerard y J. W. Duff, dirs.), Int. Congr. Ser., núm. 49, págs. 267-273. Excerpta Med. Found., Amsterdam (31).

Poggio, G. F. (1968). Central neural mechanisms in vision. En "Medical Physiology" (V. B. Mountcastle, dir.), vol. II, págs. 1592-1625. Mosby, St. Louis, Missouri (65, 67).

Poliak, S. (1932). The main afferent fiber systems of the cerebral cortex in primates. Univ. Calif., Berkeley. Pub. Anat., 2, 1-370 (158).

Pollen, D. A., Lee, J. R. y Taylor, J. H. (1971). How does the striate cortex begin the reconstruction of the visual world? Science, 173, 7477 (38).

Pompeiano, O. (1972). Interaction between vestibular and non-vestibular sensory inputs. En "Fourth Symposium on the Role of the Vestibular Organs in Space Exploration" (A Graybiel, dir.), NASA, Pensacola, Florida (en prensa) (143).

Pomeiano, O., Garli, G. y Kawamura, H. (1967). Transmission of sensory information through ascending spinal hindlimb pathways during sleep and wakefulness. Arch. Ital. Biol., 105, 529-572 (144).

Potts, A. M., Volk, D. y West, S. S. (1959). A television reader as a subnormal vision aid. Amer. J. Ophthalmol. [3], 47, 580-581 (167).

Powell, T. P. S. y Mountcastle, V. B. (1959). Some aspects of the functional organization of the cortex of the postcentral gyrus of the monkey: A correlation of findings obtained in a single unit analysis with cytoarchitecture. Bull. Johns Hopkins Hosp., 105, 133-162 (59, 140).

Pribram, H. B. y Barry, J. (1956). Further behavioral analysis of parietotemporo-preoccipital cortex. J. Neurophysiol., 19, 99-106 (80).

Pribram, K. H. (1958). Neocortical function in behavior. En "Biological and Biochemical Bases of Behavior" (H. F. Harlow and C. N. Woolsey, dirs.), págs. 151-172. Univ. of Wisconsin Press, Madison (80).

Pribram, K. H. (1969). The neurophysiology of remembering. Sci. Amer., 222, 73-86 (83, 143).

Ratliff, R., Hartline, H. K. y Miller, W. H. (1963). Spatial and temporal aspects of retinal inhibitory interaction. /. Opt. Soc. Amer., 53, 110-120 (139).

Reichardt, W. (1961). Auto correlation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 302-317. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (38).

Reitz, S. L. (1969). Effects of serial disconnection of striate and temporal cortex on visual discrimination performance in monkeys. /. Comp. Physiol. Psychol., 68, 139-146 (80).

Renshaw, S. y Wherry, R. J. (1931). Studies on cutaneous localization. III. The age of onset of ocular dominance. /. Genet. Psychol., 39, 493-496 (50).

Robertson, A. D. J. (1965). Anaesthesia and receptive fields. Nature (London), 205, 80 (137).

Rogers, G. H. (1970). Choice of stimulator frequency for tactile arrays. IEEE Trans. Man-Machine Syst., 11, 5-11 (47, 152).

Rosenblith, W. A. (1961). Editor's comment. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 815-824. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (151).

Ruch, T. C., and Fulton, J. F. (1936). Somatic sensory function of the cerebral cortex in the monkey and chimpanzee. Amer. J. Physiol., 116, 134-135 (64).

Rudel, R., and Teuber, H.-L. (1964). Crossmodal transfer of shape discrimination by children. Neuropsychologia, 2, 1-8 (116).

Ruiz-Marcos, A. y Valverde, F. (1970). Dynamic architecture of the visual cortex. Brain Res., 19, 25-39 (135).

Rushton, W. A. H. (1961). Peripheral coding in the nervous system. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 169-181. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (35, 36, 146).

Saunders, F. A. y Collins, C. C. (1971). Electrical stimulation of the sense of touch. /. Biomed. Syst., 25, 27-37 (51).

Scadden, L. A. (1969). A tactual substitute for sight. New Sci., 27, 677-678 (23, 108).

Scadden, L. A. (1971). Perception of patterned vibrating stimulation: An evaluation of the tactile vision substitution system. Unpublished Ph. D. Thesis, Dept. of Visual Sciences, University of the Pacific (23, 108, 113).

Schapiro, S. y Vukovich, K. R. (1970). Early experience effects upon cortical dendrites: A proposed model for development. *Science*, 167, 292-294 (135).

Scheibel, M. E. y Scheibel, A. B. (1964). Some structural and functional substrates of development in young cats. *Progr. Brain Res.*, 9, 6-25 (135).

Schilder, P., Pasik, P. y Pasik, T. (1971). Some evidence for brightness, form and color discrimination by monkeys lacking striate cortex. *Int. Congr. Physiol. Sci.*, 25, 498 (67).

Schlaer, S. (1937). The relation between visual acuity and illumination. *Gen. Physiol.*, 21, 165-188 (31).

Schmitt, F. O., Quarton, G. C., Melnechuk, T. y Adelman, G. dirs. (1970). "The Neurosciences: Second Study Program". Rockefeller Univ. Press, Nueva York (38).

Schneider, G. E. (1969). Two visual systems. *Science*, 163, 895-902 (68).

Semmes, J. (1968). Hemispheric specialization: A possible clue to mechanism. *Neuropsychologia*, 6, 11-26 (81-82, 147, 160).

Shlaer, R. (1971). Shift in binocular disparity causes compensatory change in the cortical structure of kittens. *Science*, 173, 638-641 (71, 99, 136).

Sholl, D. A. (1956). "The Organization of the Cerebral Cortex", Methuen, Londres (135).

Sinclair, D. (1967). "Cutaneous Sensation". Oxford University Press, Londres y Nueva York (27-29, 32, 46).

Sperry, R. W. (1966). Brain bisection and mechanisms of consciousness. En "Brain and Conscious Experience" (J. C. Eccles, dir.), pags. 298-313. Springer Publ., Nueva York (160).

Spinelli, D. N. y Hirsch, H. V. B. (1971). Genesis of receptive field shapes in single units of cat's visual cortex. *Fed. Proc., Fed. Amer. Soc. Exp. Biol.*, 30, 615 (f ragmen to) (71).

Spinelli, D. N. y Pribram, K. H. (1966). Changes in visual recovery functions produced by temporal lobe stimulation in monkeys. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 20, 44-49 (80).

Sprague, J. M. (1966). Interaction of cortex and superior colliculus in mediation of visually guided behavior in the cat. *Science*, 153, 1544-1547 (68, 144).

Sprague, J. M., Chambers, W. W. y Stellar, E. (1961). Attentive, affective, and adaptive behavior in the cat. *Science*, 133, 165-173 (68).

Starkiewicz, W., Kurprianowicz, W. y Petruczenko, F. (1971). 60-channel elektroftalm with CdS04 photoresistors and forehead tactile elements. En "Visual Prosthesis: The Interdisciplinary Dialogue" (T. D. Sterling et al, dirs.), pags. 295-299. Academic Press, Nueva York (14).

Sterling, T. D., Bering, E. A., Jr., Pollack, S. V. y Vaughan, H. G., Jr., dirs. (1971), "Visual Prosthesis: The Interdisciplinary Dialogue". Academic Press, Nueva York (14).

Stevens, S. S. (1961). The psychophysics of sensory function. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), pags. 1-31. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (38).

Stigmar, G. (1970). Observations on vernier and stereo acuity with special reference to their relationship. *Acta Ophthalmol.*, 48, 979-998 (31).

Sutherland, N. S. (1968). Outlines of a theory of visual pattern recognition in animals and man. *Proc. Roy. Soc., Ser. B.*, 171, 297-317 (91, 149).

Sutton, S., Braren, M., Zubin, J. y John, E. R. (1965). Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, 150, 1187-1188 (159).

Szentagothai, J. (1964). Discussion. En "Information Processing in the Nervous System (R. W. Gerard y J. W. Duff, dirs.), *Int. Congr. Ser. num. 49*, pag. 443. *Excerpta Med. Found.*, Amsterdam (134).

Teuber, H. L. (1959). Some alterations in behavior after cerebral lesions in man. En "Evolution of Nervous Control from Primitive Organisms to Man". *Publ. num. 52*, pags. 157-194. *Amer. Ass. Advance. Sci.*, Washington, D. C. (81, 82, 156-157, 159).

Teuber, H.-L. (1960). Perception. En "Handbook of Physiology" (Amer. Physiol. Soc., J. Field, dir.), secc. 1, vol. III, pags. 1595-1668. Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland (93, 94, 113, 124, 130, 158).

Teuber, H.-L. (1963). Space perception and its disturbances after brain injury in man. *Neuropsychologia*, 1, 47-57 (160-161).

Teuber, H.-L. (1965a). Comment. En "The Anatomy of Memory" (D. P. Kimble, dir.), págs. 79-81. Science and Behavior Books, Palo Alto, California (98, 99).

Teuber, H.-L. (1965b). Somatosensory disorders due to cortical lesions. Postscript: Some needed revisions of the classical views of agnosia. *Neuropsychologia*, 3, 371-378 (60, 158).

Teuber, H.-L., Battersby, W. S. y Bender, M. B. (1960). "Visual Field Defects After Penetrating Missile Wounds of the Brain". Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts (67).

Thompson, R. (1964). Comment. En *Feedback Systems Controlling Nervous Activity* (A. Escobar, dir.), pág. 305. Soc. Mex. Cienc. Fisiol., México (97).

Tilney, F. (1929). A comparative sensory analysis of Helen Keller and Laura Bridgman. II. Its bearing on the further development of the human brain. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 21, 1237-1269 (135, 166).

Towe, A. L. (1968). Neuronal population behavior in the somatosensory systems. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 552-574. Thomas, Springfield, Illinois (45, 58, 63).

Towe, A. L. y Jabbur, S. J. (1961). Cortical inhibition of neurons in dorsal column nuclei of cat. /. *Neurophysiol.*, 24, 488-498 (141).

Tower, S. S. (1940). Unit for sensory reception in cornea. /. *Neurophysiol.*, 3, 486-500 (28).

Travis, A. M. y Woolsey, C. N. (1956). Motor performance of monkeys after bilateral partial and total cerebral decortications. *Amer. J. Phys. Med.*, 35, 273-310 (177).

Uttal, W. R. y Krissoff, M. (1968). Response of the somesthetic system to patterned trains of electrical stimuli. An approach to the problem of sensory coding. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 262-303. Thomas, Springfield, Illinois (37).

Valvo, A. (1971). "Sight Restoration After Long-Term Blindness: The Problems and Behavior Patterns of Visual Rehabilitation". *Amer. Found. for the Blind*, Nueva York (114-115, 116, 127-128, 131, 166, 168, 172, 174, 177, 179).

Verrillo, R. T. (1966). Vibrotactile thresholds for hairy skin. /. *Exp. Psychol.*, 72, 47-50 (28).

Vierck, C. J., Jr. y Jones, M. B. (1969). Size discrimination on the skin. *Science*, 163, 488-489 (31).

von Békésy, G. (1967). "Sensory Inhibition". Princeton Univ. Press. Princeton, Nueva Jersey (25, 47, 49, 140, 151).

von Holst, E. y Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie). *Naturwissenschaften*, 37, 464-476 (130).

von Senden, M. (1960). "Space and Sight" (P. Heath, traductor). Free Press, Glencoe, Illinois (115, 127, 168, 172, 173).

Vygotsky, L. S. (1965). Psychology and localization of functions. *Neuropsychologia*, 3, 381-386 (157).

Walk, R. D. y Gibson, E. J. (1961). A comparative and analytical study of visual depth perception. *Psychol. Monogr.* 75, (15, núm. 519 completo), 1-44 (94).

Wall, P. D. (1961). Two transmission systems for skin sensations. En "Sensory Communication" (W. A. Rosenblith, dir.), págs. 475-496. MIT Press, Cambridge, Massachusetts (32, 42-43, 47, 142-143, 151).

Wall, P. D. (1968a). Organization of cord cells which transmit sensory cutaneous information. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 512-533. Thomas, Springfield, Illinois (142, 143).

Wall, P. D. (1968b). Comment. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), pág. 550. Thomas, Springfield, Illinois (36).

Wall, P. D. (1970a). Sensory role of impulses traveling in the dorsal columns. *IEEE Trans. Man-Machine Syst.*, 11, 39-43 (40-41).

Wall, P. D. (1970b). The sensory and motor role of impulses traveling in the dorsal columns towards cerebral cortex. *Brain*, 93, 505-524 (40-41, 58, 64, 87, 181).

- Wall, P. D., Freeman, J. y Major, D. (1967). Dorsal horn cells in spinal and in freely moving rats. *Exp. Neurol.*, 19, 519-529 (43, 144).
- Ward, J. W. (1950). Motor phenomena elicited in the unanesthetized animal by electrical stimulation of the cerebral cortex. *Res. Publ., Ass. Res. Nerv. Ment. Dis.*, 30, 223-237 (76).
- Weddell, G. (1941). The pattern of cutaneous innervation in relation to cutaneous sensibility. *J. Anat.*, 75, 346-367 (28).
- Weddell, G. (1966). The relationship between pain sensibility and peripheral nerve fibers. En "Pain" (R. S. Knighton and P. R. Dumke, dirs.), págs. 3-9. Little, Brown, Boston, Massachusetts (33).
- Weddell, G., Cowan, M. A., Palmer, E. y Ramaswamy, S. (1965). Psoriatic skin. *Arch. Dermatol.*, 91, 252-266 (33).
- Weinstein, S. (1968). Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex, and laterality. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 195-222. Thomas, Springfield, Illinois (3°).
- Weiskrantz, L. (1968). Experiments on the r.n.s. (real nervous system) and monkey memory. *Proc. Roy Soc., Ser. B*, 171, 335-352 (79, 80).
- Werner, G. y Mountcastle, V. B. (1968). Quantitative relations between mechanical stimuli to the skin and neural responses evoked by them. En "The Skin Senses" (D. R. Kenshalo, dir.), págs. 112-138. Thomas, Springfield, Illinois (35, 47).
- Werner, G. y Whitsel, B. L. (1968). Topology of the body representation in somatosensory area I of primates. *J. Neurophysiol.*, 31, 856-869 (59).
- White, B. W., Saunders, F. A., Scadden, L., Bach-y-Rita, P. y Collins, C. C. (1970). Seeing with the skin. *Perception Psychophys.*, 7, 23-27 (23, 108, 123, 128, 182).
- White, J. C. y Sweet, W. H. (1969). "Pain and the Neurosurgeon". Thomas, Springfield, Illinois (136).
- Wickelgren, B. G. y Sterling, P. (1969). Effect on the superior colliculus of cortical removal in visually deprived cats. *Nature (London)*, 224, 1032-1033 (72).
- Wiesel, T. N. y Hubel, D. H. (1965). Comparison of the effects of unilateral and bilateral eye closure on cortical unit responses in kittens. *J. Neurophysiol.*, 28, 1029-1040 (65, 69, 173).
- Wiesner, J., Wiener, N. y Levine, L. (1949). Some problems in sensory synthesis. *Science*, 110, 512 (181).
- Wilson, M. (1968). Inferotemporal cortex and the processing of visual information in monkeys. *Neuropsychologia*, 6, 135-140 (80).
- Wilson, W. A. (1965). Intersensory transfer in normal and brain-operated monkeys. *Neuropsychologia*, 3, 363-370 (116).
- Winkelmann, R. K. (1960). "Nerve Endings in Normal and Pathological Skin". Thomas, Springfield, Illinois (29).
- Witt, I. y Hensel, H. (1959). Afferente Impulse aus der Extremitätenhaut der Katze bei thermischer und mechanischer Reizung. *Pflügers Arch. Gesamte Physiol. Meuchen Tiere*, 268, 582-596 (31).
- Wyss, O. A. M. y Obrador, S. (1937). Adequate shape and rate of stimuli in electrical stimulation of the cerebral motor cortex. *Amer. J. Physiol.*, 120, 42-51 (76).
- Yarbus, A. L. (1967). "Eye Movements and Vision". Plenum Press, Nueva York (91).
- Zotterman, Y. (1962). Nerve fibers mediating pain: A brief review. With a discussion on the specificity of cutaneous afferent nerve fibers. En "The Assessment of Pain in Man and Animals" (C. A. Keele and R. Smith, dirs.), págs. 60-73. Univ. Fed. for Animal Welfare, Londres (32).

#### Índice analítico

- Abdomen, estimulación del, 20, 48, 49, 129, 152 (véase también Estimulación eléctrica)
- Acción, potencial de, 36, 133
- Acercamiento-alejamiento, mecanismo de, en la corteza cerebral del hombre, 94
- Acetilcolina, 135

Acomodación, 94  
Adición del estímulo, 43 espacial y temporal, 146  
Afasia por embolia, 63  
Afectivo de la experiencia sensorial, componente, 171-172, 175, 180  
Aferentes, vías cutáneas, 26, 31-35, 39, 84  
Agnosia, 80  
Agudeza de la superficie receptora, 170 del tacto y la presión, 31 espacial de la piel, 31, 54, 123, 125, 127 (véase también Resolución) táctil, 47 visual, 31, 79, 165, 167, 170 Alfa, ritmo, 164-166 Amplificación del contorno, 48, 102, 139, 140, 177  
Anestesia, 76  
Anestésicos, agentes, 45, 59, 60 (véase también Barbitúricos; Cloralosa)  
Anterolateral de fibras ascendentes, sistema, 39, 45, 60-62  
Apreciación del tamaño, 93, 95  
Arborizaciones dendríticas, 135  
Asociación, áreas de (véase Corteza, áreas de asociación)  
Atención efecto sobre la transmisión aferente, 144 selectiva, 95, 127  
Atrofia, desuso, 134, 166  
Atropina, efecto sobre la lente, 94  
Autocorrelación en los escarabajos, 38  
Autogenerado, movimiento, 92 de la cámara, 17, 26, 48, 121, 128  
  
Autogenerado, movimiento (cont.) (véase también Cámara, manipulación de la)  
Axoplásmicos, filamentos, 28  
Balint, síndrome de, 158  
Barbitúricos, 62  
Basai, membrana, 28  
Básales, ganglios, 143  
Bipuntual, discriminación ( véase Discriminación bipuntual) resolución, 100 umbral, 30-31  
Bipuntuales, umbrales de la vibración, 109-110  
"Bits", 34-35, 49, 98  
Búsqueda externa, 42 interna, 41, 42  
Cámara, manejo de la, 17, 19, 49-50, 90, 111, 125, 128, 177, 179 (véase también Autogenerado, movimiento de la cámara)  
Cambios plásticos por alteración del estímulo, 47  
Campos corticales, propagación y extinción, 158  
Canal, capacidad del, 33-36, 49  
Cápsula interna, lesiones de la, 137, 164  
Cascada, efecto de, 100  
Catarata congénita, 167  
Ceguera congénita, 19 (véase también Ceguera temprana) cortical, 66-68, 86, 144 factores psicológicos de la, 168-169 temprana, 19, 22, 83, 101, 128, 165, 171, 173  
Células polisensoriales de la corteza visual, 72, 79 (véase también Convergencia polisensorial ; Neuronas de la corteza visual)  
Centrífugo, mecanismos de control, 96, 125, 140-145, 153, 174-175, 178, 180  
Centrífugos, efectos, 40, 46, 139  
Cerebelo, estimulación repetida del, en gatos pequeños, 143  
Cierre del ojo, 83, 85, 99 del párpado, 69-70 ( Circunvolución) (Giro) postcentral, 57-59, 87 (véase también Corteza somatosensorial) lesiones, 64 precentral, 56, 76, 78, 163 (véase también Corteza motora precentral) lesiones, 137, 163  
Claves monocular estática, 100-102 percepción de la profundidad, 166 Cloralosa, 77, 137  
Codificación temporal, 25  
Código artificial, 32 de reducción de la redundancia, 140 frecuencia, 32 neural, 32, 36-39, 133  
Colaterales recurrentes, 140, 147  
Colículo inferior, 144, 166 superior, 65, 72, 165 lesiones del, 68-69, 144  
Compensatorios, mecanismos, 64, 84, 128, 137, 162-164

Conjuntiva, terminaciones nerviosas de la, 29  
Conmutación intermodal, 116, 165, 168, 169 (véase también Modalidad, transferencia de)  
Constancia del tamaño, 84, 94, 100, 128, 130, 166  
Constante temporal de las células de la médula, 43  
Contornos, análisis de los, 48, 116, 125, 167  
Covarianza, 34  
Convergencia de elementos, 82 de impulsos, 63, 146 de las áreas corticales, 138, 147 de líneas como clave, 109, 110 ocular, 94 polisensorial, 138, 147  
Corion, terminaciones nerviosas del, 28, 29  
Córnea, operación de la, 166 terminaciones nerviosas de la, 28, 29  
Corpúsculos de Meissner, 27, 29, 30 de Pacini, 27-29  
Correlación entrada-salida, 34  
Correspondencia retiniana, 159  
Corteza (véase también Circunvolución; Lóbulo; Convergencia; Estimulación eléctrica) áreas de asociación, 55, 60, 78-80, 84, 87, 88, 99, 138, 143 auditiva, 84 estimulación, 143 cambios con el uso, 135, 152-153 capas celulares, 58 cerebral cambios filogenéticos, 55 efectos descendentes de la, 40, 41 (véase también Centrífugo, mecanismos de control) desencadenamiento de la actividad en la, 42 entrada a las células, 165 estriada, 38, 87, 157, 173 (véase también Corteza visual; Lóbulo occipital) frecuencia de las células, 36 frontales, lesiones, 81, 161 gato, 69, 71, 72, 173 humana, 36, 94 infero temporal, 78-79, 87 lesiones, 79 lesiones de la, 56, 60, 64, 65-68, 79, 81, 87, 156, 157, 160-161 motora, 45, 56, 73-77, 84, 98 (véase también Circunvolución precentral) lesiones de la, 77, 83, 137 neuronal, densidad, 136 occipital (véase también Lóbulo occipital; Corteza visual; Corteza estriada) parietal, 58 lesiones, 160-161 postcentrales, lesiones, 159 precentrales, lesiones, 159 proyección, áreas de, 55, 57, 60, 162 respuestas en, 57, 62-63, 139 sensoriomotriz, 144 somatosensorial, 58-63 cambios con el uso, 135 inhibición en, 139 lesiones de, 62 somestésica, 46, 57 temporal, ablación, 99 temporo-insular, 144 visual, 64-67, 83, 84, 86, 99, 135, 150, 174 (véase también Neuronas de la corteza visual; Corteza estriada; Lóbulo occipital)  
Cortical, localización de la función, 56-58, 73, 156-158  
Corticales, implantaciones para las prótesis visuales, 14, 83-84, 153-154  
Corticoespinal, lesión del tracto, 164  
Cosquilleo, 29, 44, 48, 179, 183  
Cuerpo calloso, 80, 160  
Degeneración retrógrada en el tálamo, 59  
Dendríticas arborizaciones, 135 espinas, 135 Dérmicas, papilas, 28 Diplopía monocular, 130, 160  
Discriminación (véase también Resolución) aprendizaje, 70, 80, 99 bipuntual, 161 cutánea, 25, 30, 40 deficiencias, 156 en los organismos, 151 función de las columnas dorsales en la, 40-42 pauta de, 66, 91 simultánea y sucesiva, 34 táctil, menoscabo de, 64 tareas, 67, 80-81 visual después de lesiones, 67, 79  
Disminución de las neuronas de integración, constante de, 146  
Disolución, principio de, 171  
Disparidad (véase Prisma, disparidad producida por)  
Dorsal, asta, 32, 42-43 células del, 39, 40, 42-45, 144 amplitud dinámica, 142 sistema del, 40  
Electroencefalograma (EEG) de las personas ciegas, 164-165  
Embudos, 143  
Encauzamiento de la entrada sensorial, 47, 140, 152  
Epilepsia intratable, 160 jacksoniana, 56, 171 Equivalencia de pautas, 114, 115 perceptual, 114, 115 Escotoma(s), 158 migraña, 158  
Escozor, estímulo adecuado para el, 43  
Escrutinio, trayectoria del, estudios sobre, 115, 117-118  
Espalda, estimulación de la, 19, 31, 48, 49, 108, 120, 129, 130, 152 (véase también Estimulación vibratoria mecánica)  
Especificidad del estímulo de las fibras aferentes, 40  
Espinal, sistema del lemnisco de la médula, 39-42, 45, 57, 59, 61-62, 77, 87, 140



Estimulación (véase también Abdomen; Espalda; Yema del dedo; Sistema piramidal; Tronco) eléctrica de la corteza, 36, 56, 73, 76, 83, 141, 156 de la piel, 15, 19-20, 27, 47-54, 102, 152, 153 (véase también Abdomen; Yema de los dedos; Tronco) de los apéndices, 64 de los dedos, 158 y la parestesia, 58 mecánica, 27, 30, 42, 47, 50, 58, 151-152 (véase también Espalda, estimulación de la; Estimulación vibratoria) térmica de las fibras aferentes, 32, 42 vibratoria, 28, 44, 143 (véase también Vibrotactores) frecuencia de, 47 Estimuladores eléctricos, 19-20 vibratorios, 19, 30 (véase también Vibrotactores)

Estímulo óptimo de la piel, 30, 47

Estrabismo artificial, 69-70

Excitabilidad, como propiedad del sistema nervioso, 133

Exploratoria de la médula, función, 41

Facilitación emocional, 164 general, 57 por estimulación del hipocampo, 77

Fibras degeneración de las, 29 nerviosas, variables de la transmisión, 36

Fibroplasia retrolental, 165

Filtración de la entrada sensorial, 43, 46, 83, 84, 96, 126, 139-141, 145, 174

Filtros, 143, 181

Fisostigmina, efecto sobre la acomodación, 94

Folículo piloso, nervios del, 29

Folículos pilosos, 27-29

Formación específica, 57 método, 114

Formas, percepción de, 71 reconocimiento de, 90-91

Fosfenos, 36, 83

Fotorreceptores, 14

Fourier, componentes de, en los escarabajos, 38

Fóvea, receptores de la, 84

Fragmentación, 49, 115, 130

"Fragmentos", 35, 49, 98

Franja subliminal, 152 de sinapsis, 137

Fusión, frecuencia crítica de, 157

Geniculado estructura del, 173 lateral, 38, 65, 67, 72, 83, 166, 179 atrofia, 69-70 de las ratas, 66, 136 medial, 144

Genículo-estriado, sistema, 65-66

Gris, escala del, 23, 105

Hemianopsia, 68

Hemiplejía por embolia, 163

Hemisféricas, diferencias, 60, 81-82, 87, 147, 160-161

Hemisférico, predominio, 160-161

Hipertrofia cortical, 145 uso, 134

Hipocampo, estimulación del, 76-77

Imagen retiniana estabilizada, 123

Imágenes retinianas durante el movimiento, 94

Impedancia de la piel, 51-53

Impresiones retinianas, 92

Incertidumbre del estímulo, 34

Información, almacenamiento de, 38 análisis de la, 148, 153, 180 central, 151, 152 codificación de la, 133 interhemisférica, 159 precisión de la, 149 procesamiento de, 89, 126 procesos de extracción de, 49, 167, 170 reducción de la, 126 redundante, 145 selección de la, 97, 117, 181 señalización de la, en las neuronas corticales, 59 teoría de la, 33-35 transferencia de la, 49

Inhibición (véase también Interacción) aferente, 59, 139-141 con estímulos rápidos, 46 contorno aferente, 142 del colículo, 68 lateral, 48, 138-140 posexcitatoria, 43 postsináptica, 42, 140-142 presináptica, 42, 140-141 sensorial, 25, 139-141 sináptica, 140

Inhibitorios, mecanismos, 139-145, 151, 152, 175

Integración (es) (véase también Inhibición) de las claves, espacial, 86 de las vías visuales, 69

Integración (es) (cont.) en las ramas de fibras nerviosas, 32 inhibitoria, 69 inhibitoria y excitatoria, 43, 58 integrativas, 145-151 temporal, 25

Interacción retiniana, 94

Intemeuronas de los núcleos de la médula espinal, 44 del asta dorsal, 42-43  
Interrupción de la estimulación continua, 31  
Inversión negro-blanco, 108, 177  
Juicio (s) absoluto, 34-35 de inclinación, 110 de magnitud relativa, 31, 105 de profundidad, 172 espacial, 101-102 perceptual, 124, 127  
Latencia de las células de la corteza visual, 72 del reconocimiento de objetos, 17, 48, 111, 112 en la prueba de inclinación del tablero ajedrezado, 110, 111  
Lectura, máquina de (véase Optacon)  
Lemnisco medial, 39, 44, 45, 57, 87 sistema del (véase Sistema del lemnisco de la médula espinal) Lepra, sensibilidad táctil en caso de, 33  
Lesiones nerviosas en el hombre, 85, 156-164  
Letras, reconocimiento de, 18, 108, 111-113, 114, 174  
Lóbulo frontal, 166 (véase también Corteza frontal) occipital, 65-67, 80, 157, 165, 166 (véase también Corteza estriada visual)  
    lesiones del, 86, 87, 157, 160 parietal, 80, 164, 165, 166 (véase también Corteza parietal) posterior, extirpación, 99 prefrontal, 55, 81 temporal, 79, 80, 166 lesiones del, 164 Localización binaural, 38 egocéntrica, 95 en el sistema visual, 65 funcional (véase Corteza, localización de la función) precisión de la, 44, 45 topográfica (véase también Somato topí a)  
Macropsia, 94  
Mácula, 158, 167  
Mano afecciones de la, 156, 160 como órgano del tacto, 92  
Mecanismos plásticos, 134-141, 155, 180-182 de trasmisión aferente, 46  
Mecanorrecepción, 33, 39  
Mecanorreceptivas, fibras, 35  
Mecanorreceptores, 27  
Médula, 39, 44, 45, 144  
Médula espinal, 31, 32, 39, 44, 62, 147, 176 (véase también Anterolateral, sistema; Asta dorsal) activación sinóptica, 97 debilitamiento, constante de, 146 inhibición, 141, 144 función, 41-42 lesiones, 41, 62 núcleos, 39-40, 44, 46, 141, 142  
Memoria, 35, 80, 146 huella de la, 156, 157 inmediata, 35, 98  
Memoria (cont.) pérdida de la, 80, 164 reciente, 55  
Mesencéfalo, 45, 67-68  
Meseta, aprendizaje de, 98, 179  
Micropsia, 94  
Mielinización, 135, 166  
Miembros, prótesis que los sustituyen, 154  
Modalidad, especificidad de la, 32, 86 identificación de la, 114, 142, 149 transferencia de, 97, 177 (véase también Conmutación intermodal)  
Modalidades de la sensación, 37, 135, 161 (véase también Convergencia polisensorial ; Conmutación intermodal) convergencia, 40, 59, 82 cutánea, 28 en la corteza, 58-59, 72, 77, 99, 136 equivalencia perceptual entre las, 115 interacción, 115 sensibilidad multimodal, 32  
Modulación (véase también Reticular, formación) frecuencia, 35, 36 por la salida motora, 76  
Movilidad, recursos para fomentarla en los ciegos, 113, 115, 178  
Movimiento activo y pasivo en el aprendizaje, 97 control del, mediante la entrada somestésica, 75, 76 en la percepción, 118 exploratorio, 41  
Movimientos oculares, 41, 91, 93, 150, 151, 167 rápidos, 144  
Músculos extraoculares, 151  
Neospinotalámicos, tractos, 39, 45  
Nervios cutáneos aferentes, 31-35  
Neurona cambios con la actividad, 134-135 cortical, interconexiones, 136 de la corteza visual convergencia, 137 en las ratas, 136 en los gatos, 62-63, 69, 72, 85, 139, 165 el microcosmos de la, 146 Nistagmos, 167  
Nucléolo, 135  
Oclusión de los objetos, como clave, 103  
Oculomotor, sistema, 151  
Oído, sistema de sustitución del (véase Táctil, sistema de sustitución del oído)  
Ojo compuesto de los crustáceos, 139

Omatidios, en los crustáceos, 139  
Optacon, dispositivo para la lectura, 14, 25, 27, 47, 178  
Óptica cintilla, 65, 84 lesiones, 66, 79 estructura de la matriz, 123, 124  
Óptico, nervio, 123, 133, 159 de los crustáceos, 139  
Orden serial de la percepción, 114, 115 temporal de la percepción, 114, 115  
Órgano (véase también Perceptual, órgano) exploratorio, 26, 86 perceptual, 17, 92, 118, 150, 177, 179, 181  
Paleospenotalámico, tracto, 39, 45  
Paralaje, 109, 125, 128, 172  
Paralelo, procesamiento, 50, 93, 114, 115, 116 en el sentido del tacto, 114  
Parámetros del estímulo, 50-52, 76  
Parapléjicos, recuperación de los, 162  
Parpadeo, frecuencia de fusión del, 31, 60  
Pauta(s) (véase también Equivalencia) de activación, 96 de actividad neural, 32, 37, 57, 133, 150 de estímulos, 32, 95, 114, 145 de impulsos, 32, 42-43, 133 de información, 37, 68, 84, 99 equivalentes, 91 espaciales, 182 estáticas, 93 extinción de, 158 presentación de, 31 temporales, 38, 42, 143, 183  
Periodo refractario de las neuronas, 146  
Piel como exteroceptor, 26, 116 como receptor, 14, 25 lampiña, 27-28 pilosa, 27-28  
Piramidal, estimulación, 137 sistema, 73, 77, 136 lesiones de, 73, 141 vía, 40, 63, 73, 162  
Plasticidad definición, 133-134 de la percepción cutánea de la información sensorial, 30 en la corteza visual de gatos, 71  
Pormenores, internos, 18 Potenciales, producidos corticales efectos de la cloralosa, 137 en el hombre, 87, 158-159 en los relevos sensoriales, 140 somatosensoriales en el hombre, 61  
Potenciamiento postetánico, 146 tetánico, 146  
Predisposición al aprendizaje, 94, 95, 97  
Predominio cortical, 72 corticoocular, 72 de la visión, 50 hemisférico, 61, 81-82  
Preprocesamiento, 106, 126, 177  
Pretectum, 65  
Prisma, disparidad producida por el, 71, 99 estudios sobre la inversión del, 130  
Privación ocular, 69-70 sensorial, 68, 95, 135, 145, 165, 173  
Propiocepción y movimientos oculares, 51  
Proyección, área de (véase Corteza, área de proyección de la) Psoriasis, densidad de la enervación en la, 33  
Pulvinar, 161, 166  
Receptivos, campos de la corteza, 59-60, 64, 71, 76, 94, 98, 99, 136 de las células de la médula, 40, 142-143 de las fibras nerviosas, 27 de los corpúsculos de Meissner, 29 de los corpúsculos de Pacini, 29 de segundo orden, 44 periféricos, 35, 38, 59, 142  
Receptora, matriz, 40, 48  
Receptor (es), cutáneos, 26-30, 31, 32, 39, 46, 47, 183 campos, de contacto y distancia, 93 motor, 40, 48 retinianos, 91, 127, 132, 133 sistema, fásico, 38  
Redes de nervios cutáneos, 28  
Redundancia de la información visual, 91 de las vías de recepción visual, 69 reducción de la, 145  
Reglas de transformación, 37  
Relevador (es) neural, 36 núcleo sensorial, 43, 56, 58, 64  
Relevador(es) (cont.) sensorial, 43, 45, 56, 141, 145, 152, 178-180 sináptico, 43-44  
Resolución (véase también Bipuntual, umbral; Umbral de la discriminación espacial; Discriminación) claridad de, 109 de la presentación, 22, 50, 107, 108, 123, 126-127, 151, 172 del área receptora cutánea, 30-31 espacial, 38, 44 experimentos sobre, 113, 125 táctil, 160 temporal, 38 visual, 31  
Reticular, formación, 45, 58, 65, 140, 151 (véase también Tallo cerebral) actividad demorada, 36, 148, 150 convergencia en la, 137, 147 modulación producida por, 40, 142-143 sistema activador, 44-45, 57

Retina, 33, 83, 90, 119, 167 cambios creados en ratas criadas en la oscuridad, 136 comparada con la piel, 25-26, 31, 47 en la ceguera temprana, 173 lesiones de la, 167 proyecciones de la, 65, 83, 93 punto ciego, 124 Retinianos, datos, 131 Reverberantes, circuitos de la corteza, 150 Schwann, células de, 28 Selectividad de la percepción, 113 Sensibilización aferente, 44 Sensorial, privación (véase Privación sensorial) Sinapsis aumento con el enriquecimiento sensorial, 135 Cambios con lesiones, 69-70 de las propiedades, 96-97, 173 del asta dorsal, 39 en el sistema visual, 65 Sinápticas, terminales cambios en ratas criadas en la oscuridad, 136 de las neuronas de la corteza visual de la rata, 136 Sináptico, impulso, 40 Sistema (s) de células corticales, 150 de control de los músculos del ojo, 150, 151 de la médula espinal, 39-44, 48 de terminales libres, 27 fásicos, 38 motores, lesiones, 161-164 táctil de sustitución auditiva, 131, 151, 180 tónicos, 38 Sobrecarga, 126, 177, 181 Somatotopía de la corteza, 57-59, 152 de los núcleos de la médula, 39, 40 Sueño, 144 Tablero de ajedrez, prueba de inclinación del, 109-110 Tálamo, 39, 44-45, 57, 59, 62, 65, 78, 140, 147 dualidad, 58, 147 posterior, 60 ventrobasal, 46, 57, 59 Talamocortical, sistema, generalizado, 58 Talamocorticales, arcos, 80 Tallo cerebral, 44, 45, 58, 65, 142, 145, 147, 150, 151, 176 (véase también Médula; Mesencéfalo; Reticular, formación) células del, reacciones tardías en, 36, 147 efectos descendentes del, 40 Teoría de los patrones de inervación cutánea, 48 Terminaciones del nervio cutáneo de extremo ensanchado, 27 encapsuladas, 27, 29, 30 libres, 27, 28, 29, 47 Tiempo de reacción de las tareas, 148 del tacto y la visión, 31 Tracto (s) espinobulbar, 39 espinocerebelar, 144 espinotalámicos, 39 Transformaciones conjuntos de, 92 tipos de, 145 Traslape de los campos sensoriales, 32 Trasmisión de la información, 45-46, 84, 85, 140, 174, 178 a través de la piel, 86, 93, 169 de los corpúsculos de Pacini, 29 en el sistema oculomotor, 151 por las fibras aferentes, 32 teorías, 33-38, 44 Trasposición, 114, 115 Tronco, piel del, 26, 119 estimulación, 27, 84, 124, 170 Umbral de la discriminación espacial, SOSI de las fibras aferentes, 31 del tacto o presión, 28 frecuencia, de la piel, 28 Vaina perineural, 28 Varianza, 34 Vestibulares, núcleos, 143 Vibro táctil, sistema, 110, 118 Vibrotáctiles, matrices de estimulación, 113 Vibro tactores, 15, 19, 49, 50, 107-108, 124 (véase también Estimulación vibratoria) mecánicos, 47, 151 Visual abismo, 94, 97 ángulo, 94, 180 Visuales, ilusiones, 100, 166, 184 Yemas de los dedos estimulación, 14, 25, 27, 47, 84, 152, 170 umbral bipuntual, 30, 31

Esta obra se terminó de imprimir el día 12 de marzo de 1979, en los talleres de Servicio Tipográfico Editorial y Calz. de Tlalpan 413-D, México 13, D.F. Se tiraron 3 000 ejemplares, más sobrantes de reposición

Referencias

1 En sentido estricto, la expresión "ceguera congénita" debiera emplearse sólo para referirse a personas con ceguera total comprobada al momento de nacer. De ordinario la ceguera no es diagnosticada durante los primeros meses de vida, de suerte que a pocas personas puede llamárseles "congénitamente ciegos".

2 Von Békésy (1967) ha informado que, en el brazo, las ondas de la piel son del orden de 2 cm por vibraciones de 50 Hz. Al aumentar la frecuencia del vibrador hasta 150 Hz, la longitud de onda se reduce a 0.6 cm.

3 Después de ver un objeto en movimiento continuo —como un tambor listado en rotación—, cuando deja de moverse el sujeto percibe un movimiento en la dirección opuesta.

4 Una afirmación contraria, aunque equivalente, fue lo que hizo uno de los pacientes de Valvo, quien adquirió la visión (1971).

5 Los números escritos entre paréntesis, que aparecen después de cada referencia, indican la página del texto en la que se cita ésta.