

*Neuroanatomía funcional
del lenguaje*

Faustino Diéguez Vide



Índice

Prólogo	9
----------------------	---

PARTE I
INTRODUCCIÓN TERMINOLÓGICA
Y FUNDAMENTOS DE NEUROANATOMÍA

1. Introducción	15
1.1. Sobre la disciplina	15
1.1.1. <i>Neuropsicología, psicolingüística y neurolingüística... neuropsicolingüística</i>	17
1.1.2. <i>Lingüística clínica y afasiología</i>	18
1.2. Algunos aspectos generales	18
1.2.1. <i>Sistema(s) nervioso(s)</i>	19
1.2.2. <i>Términos de dirección y planos de sección</i>	19
1.2.3. <i>Términos de relación y dirección entre estructuras</i>	22
1.3. Breve apunte	23
1.3.1. <i>Métodos lesionales</i>	24
1.3.2. <i>Métodos funcionales</i>	25
1.3.3. <i>Otros métodos de localización</i>	26
2. Estructura y fisiología celular	29
2.1. Células del sistema nervioso	30
2.1.1. <i>Neuronas</i>	30
2.1.2. <i>Neuroglia</i>	35
2.2. Actividad eléctrica de las neuronas	36
2.2.1. <i>Actividad eléctrica en el axón: el impulso nervioso</i>	36
2.2.2. <i>Actividad eléctrica en las dendritas</i>	39
2.3. Actividad química de las neuronas	40

3. Anatomía del sistema nervioso central	43
3.1. Mapas topográficos cerebrales	44
3.1.1. <i>Mapa de proyección</i>	44
3.1.2. <i>Mapa funcional</i>	45
3.1.3. <i>Mapa citoarquitectónico</i>	46
3.2. Hemisferios cerebrales: superficie cortical lateral	46
3.2.1. <i>Lóbulo frontal</i>	48
3.2.2. <i>Lóbulo temporal</i>	50
3.2.3. <i>Lóbulo parietal</i>	52
3.2.4. <i>Lóbulo occipital</i>	54
3.3. Hemisferios cerebrales: vista inferior (ventral)	55
3.4. Hemisferios cerebrales: vista medial (sagital)	57
3.4.1. <i>Sustancia gris (corteza medial)</i>	57
3.4.2. <i>Sustancia blanca subyacente (corteza medial)</i>	58
3.5. Ganglios de la base	60
3.5.1. <i>Clasificación de los ganglios de la base</i>	61
3.5.2. <i>Sustancia blanca en los ganglios de la base</i>	62
3.6. Sistema límbico	63
3.7. Estructuras talámicas	65
3.7.1. <i>Hipotálamo y epítálamo</i>	65
3.7.2. <i>Tálamo</i>	66
3.8. Tronco del cerebro: mesencéfalo, metencéfalo y mielencéfalo	68
3.8.1. <i>Mesencéfalo</i>	69
3.8.2. <i>Metencéfalo</i>	71
3.8.3. <i>Mielencéfalo</i>	73
3.9. Cerebelo	74
3.10. Médula espinal	75
3.10.1. <i>Sustancia gris</i>	76
3.10.2. <i>Sustancia blanca</i>	77
4. Anatomía del sistema nervioso periférico	81
4.1. Sistema nervioso autónomo	81
4.2. Nervios espinales y ganglios	82
4.3. Nervios (o pares) craneales	83
4.3.1. <i>Nervios craneales relacionados con aspectos sensoriales del lenguaje</i>	84
4.3.2. <i>Nervios craneales motores relacionados con la lectura</i>	85
4.3.3. <i>Nervios craneales motores relacionados con el habla</i>	87

5. Protección e irrigación del sistema nervioso	93
5.1. Protección	93
5.1.1. <i>Duramadre</i>	93
5.1.2. <i>Aracnoides</i>	95
5.1.3. <i>Piamadre</i>	95
5.2. Protección y nutrición	95
5.2.1. <i>Circulación del líquido cefalorraquídeo</i>	97
5.3. Irrigación sanguínea	98
5.3.1. <i>Irrigación sanguínea y arterias corticales principales</i>	98
5.3.2. <i>Arterias cerebrales</i>	99

PARTE II

NEUROANATOMÍA DE LOS PROCESOS VERBALES

6. Comprensión oral	103
6.1. En la periferia: del oído interno a la corteza cerebral	104
6.1.1. <i>Mecanismo de la audición en el oído</i>	104
6.1.2. <i>Vía auditiva</i>	106
6.2. Procesamiento fonético: la percepción de los sonidos	109
6.3. Procesamiento fonológico: hacia la forma de las palabras gracias a dos sistemas neuronales	112
6.3.1. <i>Procesamiento de la recuperación de la forma fonológica de la palabra</i>	113
6.3.2. <i>Sistemas o rutas neuronales en la recuperación de palabras</i> ..	115
6.4. Procesamiento morfológico: afijos y palabras gramaticales	117
6.5. Procesamiento léxico-semántico: palabras y significados	120
6.5.1. <i>Procesamiento semántico</i>	121
6.5.2. <i>Procesamiento de categorías</i>	126
6.6. Procesamiento sintáctico: hacia la jerarquía	134
6.6.1. <i>Procesamiento sintáctico en el lóbulo temporal</i>	134
6.6.2. <i>Procesamiento sintáctico en el lóbulo frontal</i>	136
6.6.3. <i>Conexiones temporofrontales</i>	138
6.6.4. <i>Otras estructuras</i>	138
6.7. Dos breves notas: procesamiento prosódico y narrativo	141
7. Producción oral	143
7.1. Planificación: macroplanificación y microplanificación	144
7.2. De la planificación a la sintaxis: ordenar la planificación	146
7.3. La recuperación de la palabra: semántica y fonología	150

7.3.1. Regiones temporoparietales	151
7.3.2. Región frontal (y parte anterior de la circunvolución cingular)	152
7.3.3. Cerebelo	155
7.4. La articulación “encubierta”: el habla interna	156
7.4.1. Lóbulo frontal	157
7.4.2. Otras estructuras	158
7.5. Ejecución de la articulación: de la corteza al aparato bucofonatorio	159
7.5.1. La articulación en la corteza cerebral (y áreas relacionadas)	160
7.5.2. De la corteza a la ejecución motora	162
7.6. El control de la ejecución motora	167
8. Comprensión escrita (lectura)	173
8.1. De la retina a la corteza: la vía visual	174
8.2. Del procesamiento visual inicial al área de la forma visual de las palabras	177
8.2.1. Papel de la corteza extraestriada y de áreas temporales y parietales	179
8.2.2. Papel de la corteza occipitotemporal ventral izquierda	179
8.3. El viaje de las palabras visuales: las rutas léxica y subléxica	182
8.3.1. La destreza del lector	184
8.3.2. Sistemas de escritura	185
8.3.3. Tipología léxica	186
8.4. Un apunte sobre la lectura en voz alta de las rutas léxica y subléxica	189
9. Producción escrita (escritura)	193
9.1. Selección léxica: de semántica y ortografía, y del viaje de las palabras	195
9.2. El control motor de la escritura: “planificación” (preparación) de la ejecución motora	197
9.2.1. Lóbulo parietal	198
9.2.2. Área de Exner	199
9.2.3. Regiones frontales ventrales y otras estructuras	199
9.3. La ejecución de la escritura	201
9.4. El mecanismo de control de la escritura	204
Referencias bibliográficas seleccionadas	207

2

Estructura y fisiología celular

Un análisis inicial de la evolución humana, desde la biología y la ontogenia, parecería indicar que existe una clara relación entre dicha evolución y el tamaño del cerebro. Echemos una ojeada a los datos siguientes:

Nacimiento	400 g	Grandes primates
11 meses	850 g	Hombre de Java (<i>Homo erectus erectus</i>)
3 años	1.100 g	Hombre de Pekín (<i>Homo erectus pekinensis</i>)
Edad adulta	1.450 g	<i>Homo sapiens</i>

Estos datos indicarían una clara relación. No obstante, si se aportan algunos datos más, pronto se desmonta esta hipótesis. Se conoce que los hombres de Cromañón y de Neandertal poseían una capacidad craneana prácticamente igual que la del *Homo sapiens*. Y lo mismo sucede con diversas fluctuaciones: Gall (el creador de la frenología en el siglo XIX) tenía un cerebro de un poco más de un kilo, mientras que lord Byron lo tenía de entre 2-2¼ kg (Changeux, 1983). Pero hay datos aún más drásticos: el peso medio del cerebro de las mujeres es de 1.100 g, mientras que el de un elefante de África oscila en torno a los 5.700 g. Es evidente, entonces, que el peso cerebral se relaciona con el tamaño del cuerpo, no con ninguna capacidad cognitiva: más en concreto, es una cuarentava parte del peso del cuerpo.

Eliminado el peso y el tamaño, lo que sí es verdaderamente importante –y lo que ha permitido que el hombre sea lo que es– es la existencia y el funcionamiento de las células cerebrales, las neuronas, así como las conexiones entre ellas. El número es considerable, porque existen tantas como estrellas en la Vía Láctea, 10^{11} , pero aún son más importantes las conexiones que se establecen entre ellas, entre 10^{15} y 10^{17} . Por esto, el estudio de la anatomía cerebral debe comenzar por un

análisis de la anatomía y la fisiología neuronal, aunque dadas las características de esta obra no será más que una aproximación muy general.

2.1. Células del sistema nervioso

Aunque sea de forma simplificada, es posible afirmar que el sistema nervioso está formado por dos tipos de células que, en lo esencial, comparten su estructura con el resto de células del cuerpo. Una de estas células es esencial para toda acción humana, incluyendo la cognición: se trata de la neurona. El conjunto de neuronas, junto con las denominadas células gliales (o neuroglia), conforman todo el tejido nervioso.

2.1.1. Neuronas

Las neuronas son, metafóricamente hablando, el fundamento de la cognición. Por eso es necesario conocer la estructura y el funcionamiento neuronal si se desea entrar en el estudio del cerebro, puesto que las neuronas representan la unidad anatómica y funcional básica del sistema nervioso. Toda neurona posee tres partes, como pone de manifiesto la figura 2.1: un *cuerpo celular* o *soma*, un conjunto de *dendritas* y un *axón* (las dendritas y el axón son prolongaciones del soma).

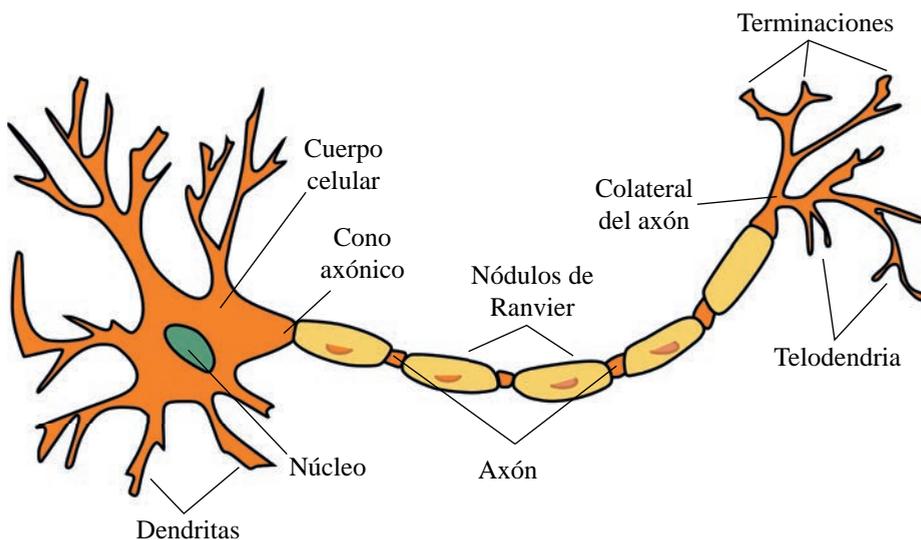


Figura 2.1. Estructura de una neurona.

Se describirán estas tres partes de una neurona mostrando algunos de sus componentes.

A) Soma

El soma (o cuerpo celular), de entre 45 y 100 μm de diámetro, posee la función principal de ser el centro metabólico de la neurona gracias a sus numerosas organelas, con funciones específicas. Como toda célula, está constituida por un *núcleo* y por *citoplasma*. Dentro del núcleo hay cromosomas y un nucléolo. Los cromosomas están formados por ácido desoxirribonucleico (ADN) que, combinado con proteínas, forma todo el código genético. Su función es doble: primero, controla el crecimiento y desarrollo de la neurona, y, segundo, produce proteínas. El nucléolo contiene ácido ribonucleico (ARN) y, como centro de almacén y transcodingación, se relaciona con la síntesis de proteínas. Es preciso comentar que las proteínas ayudan en la creación y el mantenimiento del citoesqueleto celular.

Por su parte, el material citoplasmático de la célula contiene diversas organelas con varias funciones diferenciadas que, en general, metabolizan las proteínas que mantienen y permiten el crecimiento de las células y de sus proyecciones. Entre estas organelas se encuentran los *microtúbulos*, que proporcionan apoyo metabólico y estructural a toda la neurona actuando como canales para facilitar el transporte ortógrado (del soma a las partes distales) y retrógrado (de las partes distales al soma). De igual forma, otras organelas participan en la síntesis y empaquetamiento de proteínas (complejo de Nissl, aparato de Golgi), en la digestión intracelular (lisosomas) o en el aporte de energía a la célula (mitocondrias). Estas últimas extraen la glucosa de la sangre que llega al cerebro y la “rompen”, formando trifosfato de adenosina y, en consecuencia, liberando energía. Como la energía es necesaria en toda la célula, las mitocondrias se distribuyen por toda la neurona. Un aspecto interesante es que las neuronas poseen la tasa metabólica celular más alta de todo el cuerpo humano.

Como toda célula, la neurona está delimitada por una membrana externa denominada membrana plasmática y que funciona como una barrera selectiva que controla los nutrientes que entran a la célula y los desechos que se eliminan. La membrana, asimismo, participa activamente en la transmisión del impulso nervioso, como se verá más adelante.

B) Dendritas y axón

Las neuronas poseen diversas formas. En muchos casos, la diferente forma de una neurona depende de cómo son las dendritas –etimológicamente, árbol, por lo que se conoce también como “árbol dendrítico”– y de cómo es el axón.

Las dendritas son una extensión del soma y poseen como función principal la recepción y la integración de estímulos y es, por esta razón, que las neuronas con grandes árboles dendríticos serán esencialmente sensitivas. El número de dendritas es variable según la morfología de la neurona y se sitúan tanto cerca del soma (basales) como alejadas de este (apicales). El tamaño también es variable, desde pocas micras a varios milímetros. La especialización respecto a la recepción es mayor en algunas dendritas, pues poseen *espinas* dendríticas, una especie de estructuras bulbosas que sobresalen de la superficie dendrítica. Las dendritas clasifican sus ramificaciones de acuerdo con su relación respecto al soma: las de la primera rama son segmentos de primer orden; las de la segunda, después de la bifurcación, segmentos de segundo orden, etc. (las espinas dendríticas no aparecen en las dendritas de primer orden ni en las distales).

Por su parte, el axón, originado en el denominado *cono axónico*, posee la función principal de transmitir la información, lo que implica que neuronas con grandes axones tendrán una función principalmente motora. Los axones también son variables, sobre todo respecto a su longitud (de pocas micras hasta más de un metro). A pesar de tener solo un axón, algunos poseen *colaterales*, lo que amplía la transmisión. Un aspecto muy importante respecto a la transmisión del impulso nervioso es la *vaina de mielina*. La vaina de mielina aísla el axón, impidiendo una pérdida de la energía eléctrica. En el apartado 2.1.2 se describirá la creación de esta vaina de mielina, mientras que la participación en la transmisión del impulso nervioso se describirá en el apartado 2.2.1.

La parte final del axón y la parte final de los colaterales se dividen en la denominada *telodendria* para finalizar en las *terminaciones* (o *botones axonales*). Es en las terminaciones donde se liberan los neurotransmisores para la comunicación química entre neuronas (*cf. infra*).

C) Sinapsis

La zona de contacto de una neurona con otra se denomina *sinapsis* (o unión sináptica). En la figura 2.2 pueden verse diversas clases de sinapsis.

Las sinapsis poseen tres características esenciales:

1. Por la forma de las terminaciones, el contenido en neurotransmisor y el modo en que se conectan dos neuronas, existen diversas clases de sinapsis, lo que se relaciona con distintas funciones; no obstante, las dos funciones principales son excitar la neurona con la que se conecta o inhibirla.
2. Como se aprecia en la figura 2.2, las sinapsis se establecen en distintas zonas de la neurona. La sinapsis más extendida es la que se establece entre un axón y una espina dendrítica (*axoespinodendrítica*) o entre un axón y una dendrita (*axodendrítica*), pero el axón puede establecer conexiones tam-

bién con el cuerpo celular (*axosomática*), con otro axón (*axoaxónica*), con el espacio sináptico (*axosináptica*) o, incluso, con el espacio extracelular (*axoextracelular*). Un tipo especial es la sinapsis *axosecretora* en la que el terminal axónico envía su transmisor directamente a la sangre.

3. Aunque la transmisión es función principal del axón, se pueden observar otras conexiones, como las que establecen entre sí las dendritas (*dendrodendríticas*) o la que los axones realizan sobre los músculos o los capilares.

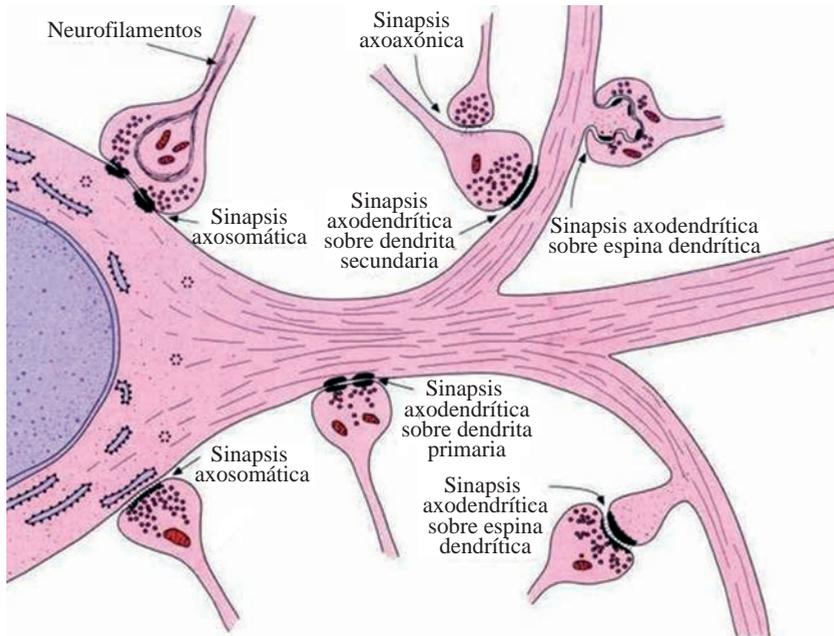


Figura 2.2. Tipos de sinapsis según su contacto (adaptado de www.guiasdeneuro.com).

D) Tipología neuronal

Hasta ahora, se han comentado las características de una neurona de forma genérica. Pero, en realidad, existe una tipología variada de neuronas, de acuerdo con su morfología –es decir, según el número de proyecciones, pues ya se ha comentado también que se pueden clasificar según su función–, como se muestra en la figura 2.3.

1. *Unipolares*: poseen una única prolongación que surge del soma. Es el tipo más antiguo (invertebrados), pero se observa también en algunas neuronas sensoriales relacionadas con el tacto o el dolor.

2. *Pseudounipolares*: son células en forma de T porque aunque se separa en dos proyecciones –central (axónica) y periférica (dendrítica)– comparten el momento de la partida del soma. Estas neuronas están presentes en algunas zonas de la médula espinal.
3. *Bipolares*: poseen un árbol dendrítico y un axón a uno y otro lado del soma (también poseen una proyección central y otra periférica). Las neuronas retinianas y olfativas son bipolares.
4. *Multipolares*: muestran un árbol dendrítico repartido por diversos lugares del soma y, en ocasiones, en la misma dirección que el axón. Un tipo especial es la piramidal, denominada así por la forma del cuerpo celular. Es una neurona con función principalmente motora y se calcula que el 80% de las células de la corteza son piramidales.

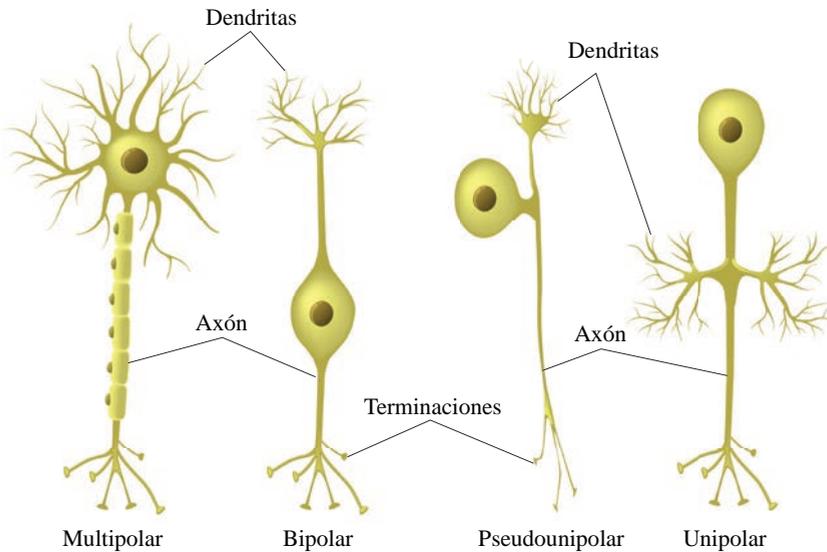


Figura 2.3. Tipología (morfológica) neuronal.

E) Organización neuronal

En todo el cerebro, las neuronas se organizan de forma muy diversa. Específicamente, en la corteza cerebral, la organización más desarrollada está formada por seis capas (corteza homotípica o isocórtex). En cortezas más primitivas, como en el sistema límbico, se observan tres capas. Las seis capas neuronales son las siguientes:

- *Capa I (molecular o plexiforme)*: solo hay neuronas dispersas, pues es una capa donde se encuentran numerosas dendritas (apicales) y axones. Se encuentran las denominadas células *horizontales de Cajal*, que se caracterizan por poseer dendritas y axones horizontales dentro de la misma capa.
- *Capa II (granular externa)*: formada por neuronas piramidales pequeñas y células estrelladas que extienden sus dendritas hacia la capa I y su axón –y colaterales– hacia la sustancia blanca del hemisferio cerebral.
- *Capa III (piramidal externa)*: formada por neuronas piramidales medianas y grandes que conectan apicalmente sus dendritas con la capa I y proyecta su axón y colaterales hacia zonas lejanas de la corteza.
- *Capa IV (granular interna)*: compuesta por gran cantidad de neuronas estrelladas entremezcladas con neuronas piramidales pequeñas. Se trata de neuronas con un árbol dendrítico que rodea el cuerpo celular y un axón y prolongaciones de longitud corta, lo que les confiere una función sensorial. Horizontalmente, es posible encontrar la denominada *banda externa de Baillarger*.
- *Capa V (piramidal interna)*: compuesta por neuronas piramidales medianas y grandes, junto con algunas células estrelladas. En esta capa se localizan las neuronas piramidales mayores, las *células de Betz*, típicas del área motora principal. La característica más importante son sus axones largos (hasta la médula espinal) y su gran radio de conexiones, fruto de su función motora. Destaca también una concentración de las denominadas células de Martinotti, con dendritas cortas y axones que alcanzan la capa I, así como células dispuestas horizontalmente conocidas como *banda interna de Baillarger*.
- *Capa VI (multiforme)*: formada por neuronas fusiformes, junto con otras células. Las neuronas fusiformes presentan dendritas orientadas verticalmente, mientras que sus axones atraviesan la sustancia blanca como fibras de asociación o de proyección (*cf*: capítulo 3).

2.1.2. Neuroglia

La neuroglia, glía o células gliales, está constituida por pequeñas células redondeadas que se encuentran diseminadas por todo el sistema nervioso. Siendo su número muchísimo mayor que el de las neuronas, poseen diversas funciones asociadas todas ellas al mantenimiento o soporte neuronal. Las células gliales en el SNC las conforman la macroglía, la microglía y la glía ependimaria; en el SNP, las células satélite y las células de Schwann.

La macroglía constituye la mayor parte de la neuroglia. Está formada por dos tipos de células gliales: los astrocitos y los oligodendrocitos. Los astrocitos poseen principalmente la función de sostén del SNC –etimológicamente, glía se relaciona