

La organización funcional de la corteza cerebral: de Gall a Lashley

A. García-Molina^{1,2,3}, J. Peña-Casanova^{4,5}

¹Institut Guttmann, Institut Universitari de Neurorehabilitació adscrit a la UAB, Badalona, España.

²Fundació Institut d'Investigació en Ciències de la Salut Germans Trias i Pujol, Badalona, España.

³Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, España.

⁴Fundació Institut Mar d'Investigacions Mèdiques (FIMIM), Barcelona, España.

⁵Departament de Psiquiatria i Medicina Legal, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, España.

RESUMEN

Introducción. A finales del siglo XVIII Franz Joseph Gall cuestiona la unidad funcional de la corteza cerebral; anticipando el advenimiento de una nueva era en el estudio de las funciones corticales.

Desarrollo. Esta revisión tiene como objetivo proporcionar una visión general del conocimiento de la organización funcional cortical disponible en el siglo XIX, y primeras décadas del siglo XX. Este periodo histórico se caracteriza por el enfrentamiento dialéctico entre dos facciones: los partidarios de la parcelación de la corteza cerebral y los que apuestan por su unidad funcional. Esta última postura, respaldada por el dogma de la equipotencialidad cortical de Marie-Jean-Pierre Flourens, domina el pensamiento científico de la primera mitad del siglo XIX. Los partidarios de la parcelación cortical toman el relevo en la década de 1860, gracias a las aportaciones de Paul Pierre Broca, Eduard Hitzig y Gustav Fritsch. En esa misma época, Carl Wernicke establece las bases del conexionismo cortical, doctrina que concibe la corteza cerebral como un mosaico de centros funcionales interconectados. Los primeros compases del siglo XX son testigo de la expansión de la corriente anti-localizacionista de la mano de Pierre Marie, Henry Head o Shepherd Ivory Franz; corriente que tiene su cenit en la figura de Karl Lashley.

Conclusiones. En el siglo XIX, y primeras décadas del siglo XX, el estudio de la organización funcional de la corteza cerebral pivota en torno a dos posturas epistemológicas antagónicas: la doctrina localizacionista-conexionista y la corriente anti-localizacionista.

PALABRAS CLAVE

Corteza cerebral, localizacionismo, conexionismo, anti-localizacionismo, equipotencialidad, neuroanatomía

Introducción

El conocimiento medieval del sistema nervioso se fundamenta en las enseñanzas de Galeno de Pérgamo (130-200 d. C.) y su interpretación por parte de los primeros padres de la Iglesia Cristiana Oriental (ca. siglo IV d. C.). Con relación al encéfalo, el conocimiento galénico cristaliza en la doctrina ventricular^A y la teoría de los espíritus animales^B, dogmas que guían el estudio del sistema

nervioso durante más de 1500 años. El Renacimiento marca el principio del fin de la doctrina ventricular, pero la transición del pensamiento médico clásico-medieval al pensamiento moderno no se produce hasta los siglos XVII y XVIII. Las discusiones metafísicas, teológicas y filosóficas propias del pensamiento medieval dejan paso a los debates de carácter médico, fundamentados en conceptos más acordes con la realidad anatómica y fisiológica¹.

El colapso de la doctrina ventricular conlleva la necesidad de identificar un nuevo sustrato biológico para la vida psíquica. En 1664, Thomas Willis (1621-1675) expone, en su obra *Cerebri anatome*², que la corteza cerebral

^ALa doctrina ventricular afirma que los ventrículos cerebrales son el sustrato biológico de las facultades intelectuales.

^BLa teoría de los espíritus animales establece que la función cerebral es producto de una sustancia almacenada en los ventrículos cerebrales (los espíritus animales).

es la responsable de la memoria, la imaginación y la voluntad. En la primera mitad del siglo XVIII, Emanuel Swedenborg (1688-1772) publica *Oeconomia regni animalis* (1740)³. Este autor esgrime argumentos similares a los de Willis, al tiempo que incorpora la hipótesis de que la corteza cerebral está formada por regiones especializadas, responsables de diferentes funciones. Pocos años después, en 1779, Georg Procháska (1749-1820) sostiene que existen diversos órganos corticales que actúan de forma coordinada. Las hipótesis de Swedenborg y Procháska preludian una nueva era en el estudio de las funciones corticales.

El interés por las funciones que desempeñan los ventrículos cerebrales comporta que, durante siglos, se estudie minuciosamente su estructura anatómica. No es hasta el siglo XIX que la corteza cerebral, gracias a su preeminencia como receptáculo de la vida psíquica, es topografiada minuciosamente. Hasta entonces, la cisura lateral (o cisura de Silvio) es una de las pocas estructuras corticales identificadas. En 1663 Franciscus Sylvius (1614-1672) escribe: “Particularmente notable es la fisura profunda o hiato que comienza en la raíz de los ojos (...) corre posteriormente por encima de las sienes hasta el origen del tronco del encéfalo. Divide el cerebro en una parte superior, más grande, y una parte inferior, más pequeña”⁴. Johann Christian Reil (1759-1813) describe la ínsula en 1809 y Luigi Rolando (1773-1831) la cisura que lleva su nombre en 1829. Los términos frontal, temporal, parietal y occipital (empleados actualmente para dividir la superficie cortical) son introducidos por Friedrich Arnold (1803-1890) en 1838^c. En la década de 1850, Louis Pierre Gratiolet (1815-1865) identifica prácticamente todas las circunvoluciones tal y como las conocemos actualmente. Trabajo que completan en la siguiente década William Turner (1832-1916) y Alexander Ecker (1816-1887)⁵.

Esta revisión pretende proporcionar una visión general del conocimiento de la organización funcional cortical disponible en el siglo XIX y primeras décadas del siglo XX. Un periodo histórico que se caracteriza por el enfrentamiento dialéctico entre dos posturas epistemológicas antagónicas: los partidarios de la atomización de la corteza cerebral en centros interconectados y los que apuestan por su unidad funcional.

Gall, precursor del localizacionismo cortical

En 1791 Franz Joseph Gall (1758-1828) intuye que diferentes facultades psíquicas se ubican en diferentes

regiones cerebrales, sin embargo, no dispone de evidencias que apoyen esta hipótesis:

La mayoría de los filósofos encuentran ridícula la opinión de que las diversas facultades y nociones psíquicas tienen su sede en diferentes lugares del cerebro. Pero si esto es ridículo, también lo es que los diferentes sentidos estén situados en diferentes partes del cuerpo^{6(p197)}.

Dedica diversos años a recabar pruebas y en 1798 escribe una carta a Joseph Friedrich von Retzer (funcionario de censura vienés) en la que expone los postulados básicos de una nueva “ciencia”: la *Schädellehre* (doctrina del cráneo)^d.

La *Schädellehre*, posteriormente conocida como frenología, se fundamenta en la observación de que ciertas porciones del cráneo protruyen de un modo particular, derivando de ello unos talentos individuales característicos, consecuencia del desarrollo desigual de diferentes partes del cerebro. Gall propone que, al igual que el cuerpo se compone de diferentes órganos asociados a funciones fisiológicas concretas, el cerebro también está formado por órganos mentales, cada uno de los cuales dedicado a una función⁶. A través del análisis externo del cráneo (o examen craneoscópico) concluye que existen 27 facultades u órganos mentales, localizados bilateralmente en ambos hemisferios cerebrales (figura 1).

La *Schädellehre* se fundamenta en los siguientes supuestos:

- El cerebro es el órgano de la mente.
- El cerebro está formado por un conjunto de órganos o facultades mentales.
- Los órganos o facultades mentales que forman el cerebro se localizan en diferentes regiones cerebrales, cada una de las cuales con una función específica.
- Dado que el cráneo se osifica por encima del cerebro durante su formación, su análisis externo (craneoscopia) es un método para el diagnóstico del estado de los órganos o facultades mentales.

Durante los primeros compases del siglo XIX la frenología goza de un gran prestigio científico-académico; prestigio del que se ve privado gradualmente hasta

^cEn 1807 François Chaussier (1746-1828) divide la corteza cerebral en tres lóbulos: anterior o frontal, medio o temporal y posterior u occipital.

^dEsta carta se publica en la revista *Der Neue Teutsche Merkur* (Gall FJ. Schreiben über seinen bereits geendigten Prodomus über die Verichtungen des Gehirns der Menschen und der Thiere, an Herrn Jos. Fr. von Retzer. *Der neue Teutsche Merkur*. 1798;27:311-32).

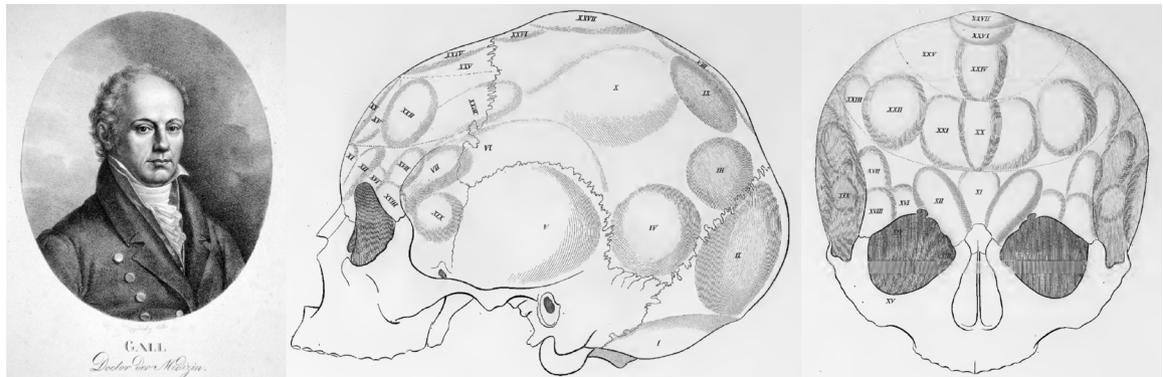


Figura 1. Izquierda: Franz Joseph Gall (1758-1828); centro y derecha: Ubicaciones aproximadas de las facultades mentales según Gall (*Anatomie et physiologie du système nerveux en général et du cerveau en particulier*, 1810)⁷.

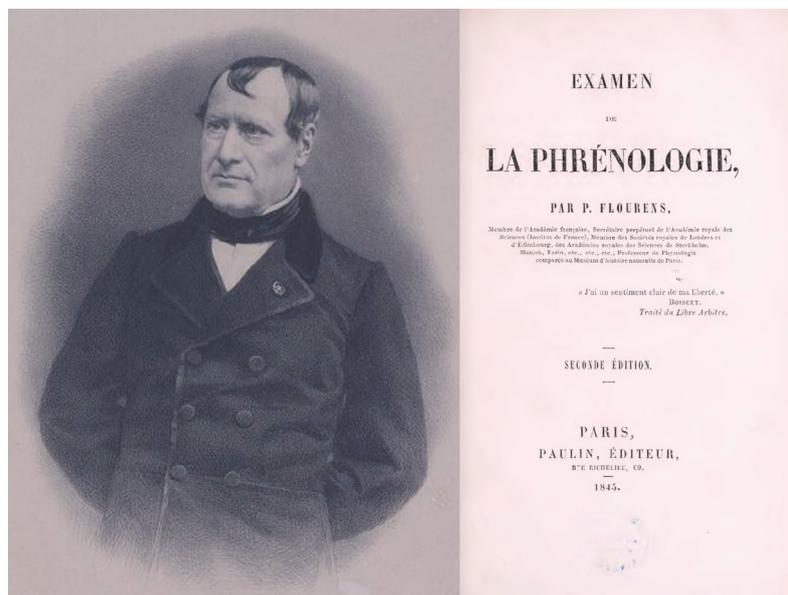


Figura 2. Izquierda: Marie-Jean-Pierre Florens (1794-1867); derecha: Portada de *Examen de la phrénologie* (segunda edición; 1845)⁹.

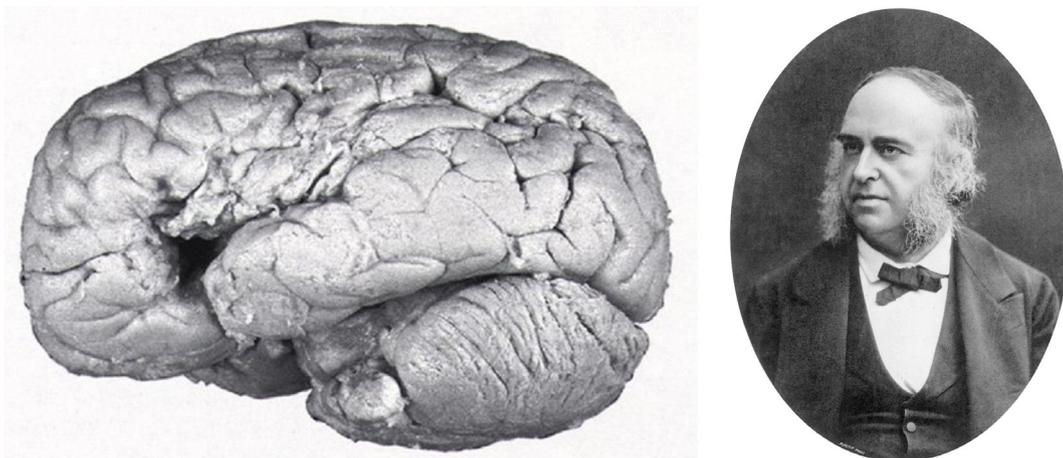


Figura 3. Izquierda: Fotografía del cerebro de Monsieur Leborgne, en la que se observa una lesión en la tercera circunvolución frontal izquierda; derecha: Paul Pierre Broca (1824-1880).

convertirse una mera pseudociencia. Uno de sus principales detractores es Marie-Jean-Pierre Flourens (1794-1867)^{8,9} (figura 2). Flourens admite que las funciones intelectuales son patrimonio de la corteza cerebral, sin embargo, rechaza que esté formada por una federación de órganos, cada uno de los cuales con una determinada función:

los hemisferios cerebrales concurren, por su masa total, al ejercicio pleno y completo de la inteligencia. Cuando se pierde una sensación, se pierde toda sensación; cuando desaparece una facultad, desaparecen todas las facultades. No hay, pues, diferentes sedes para las diferentes facultades, ni para las diferentes sensaciones. La facultad de sentir, de juzgar, de querer una cosa, reside en el mismo lugar que la facultad de sentir, juzgar o querer cualquier otra cosa, y por consiguiente esta facultad, esencialmente una unidad, reside en un solo órgano. El entendimiento es, pues, una unidad^{9(p28-9).E}.

Este médico francés también arremete contra la metodología empleada por Gall, señalando que está relacionada con la topografía del cráneo y no con la topografía del cerebro: "En cuanto a los pretendidos órganos del cerebro, ¿están realmente situados en la superficie del cerebro, como afirma Gall? En otras palabras, ¿es la superficie del cerebro la única parte activa del órgano?"^{9(p78-9)}. En otro pasaje señala:

El cráneo, especialmente su superficie externa, representa la configuración superficial del cerebro, pero de forma muy imperfecta. Gall lo sabe. Fui el primero, en sostener que nos es imposible determinar con exactitud el desarrollo de ciertas circunvoluciones, mediante la inspección de la superficie externa del cráneo. (...) Gall es consciente de todo esto y, sin embargo, inscribe sus veintisiete facultades en los cráneos^{9(p83)}.

Gabriel Andral (1797-1876), contemporáneo de Flourens, señala que:

en el punto en que se descubre una lesión, no reside siempre la causa directa de los efectos que produce (...). Si, pues, sucediese que lográsemos descubrir en el encéfalo cierto número de partes cuyas lesiones conducen siempre a la perturbación del mismo acto cerebral, no tendríamos, nos parece, derecho a objetar a la doctrina de la localización, que existen también otros casos en los que se ha reproducido este mismo desorden funcional, aunque la lesión estuviese en otra parte^{10(p734-5)}.

Localizacionismo cortical

La concepción de la corteza cerebral defendida por Flourens es ampliamente aceptada por sus coetáneos, constituyendo un dogma durante la primera mitad del siglo XIX. Sin embargo, algunos investigadores, siguiendo el camino iniciado por Gall, sostienen que la corteza cerebral no es una estructura homogénea, sino que está formada por múltiples regiones funcionales.

Jean-Baptiste Bouillaud (1796-1881), ferviente seguidor de Gall^F, considera que la craneoscopia no es el instrumento adecuado para estudiar el funcionamiento cerebral. En lugar de inferir el papel funcional de las regiones cerebrales a través de las prominencias craneales, emplea el método anatomopatológico (vinculando signos neurológicos con lesiones estructurales neuroanatómicas)¹¹. En mayo de 1825 presenta, ante la Académie de Médecine, la ponencia titulada "Recherches cliniques propres à démontrer que la perte de la parole correspond à la lésion des lobules antérieurs du cerveau, et à confirmer l'opinion de M. Gall sur le siège de l'organe du langage articulé"¹². Bouillaud postula que el órgano del lenguaje articulado está situado en los lóbulos anteriores del cerebro; idea que defiende durante más de cinco décadas¹³⁻¹⁵. Sus aportaciones son fundamentales en la transición entre la especulación teórica de Gall y los estudios científicos que respaldan la relación entre corteza cerebral y procesos cognitivos particulares.

El 18 de abril de 1861 Paul Pierre Broca (1824-1880) expone, ante la Société Anthropologique de Paris, el caso de un paciente que ha perdido la capacidad de hablar (el señor Leborgne, también conocido como *Monsieur Tan-Tan*)¹⁶. El estudio post-mortem revela la presencia de una lesión localizada en la tercera circunvolución frontal izquierda (figura 3). Ese mismo año, presenta un segundo caso, de características similares, con una lesión ubicada en la misma localización¹⁷. En 1865, tras analizar otros casos, concluye que la tercera circunvolución frontal izquierda es el sustrato neuroanatómico del lenguaje articulado¹⁸. Sus observaciones constituyen la primera evidencia empírica documentada de la correspondencia entre un proceso cognitivo y una zona específica de la

^FLas afirmaciones de Flourens anticipan los conceptos de equipotencialidad y acción de masa desarrollados por Karl Lashley (1890-1958) en la década de 1920.

^FBouillaud es uno de los fundadores de la Société phrénologique de Paris (su acto inaugural tiene lugar el 14 de enero de 1831).

corteza cerebral, contraviniendo el dogma de la equipotencialidad cortical de Flourens¹⁹.

El *descubrimiento* de Broca despierta el interés de la comunidad científica por identificar regiones funcionales corticales, afianzando un modelo explicativo de las bases neurobiológicas de la mente fundamentado en el axioma “una región, una función”. Jean-Martin Charcot (1825-1893) sostiene, en 1875, que “existen áreas en el cerebro donde una lesión conduce ineludiblemente a los mismos síntomas. Fuera de esta ley, todo lo demás es confusión”^{20(p400)}. Asimismo, defiende que:

el cerebro no es un órgano único y homogéneo, sino más bien un grupo, o si se quiere, una confederación, compuesto por varios órganos diferentes. A cada uno de ellos se atribuyen fisiológicamente propiedades, funciones y facultades distintas. Una vez conocidas las propiedades fisiológicas de cada una de estas partes, debería ser posible deducir la situación patológica, ya que ésta sólo representaría una modificación, leve o marcada, del estado normal^{21(p4)}.

En 1883, Charcot publica, junto a Albert Pitres (1848-1928), un trabajo en el que describe una extensa serie de casos con lesiones corticales. Fiel a sus convicciones, sostiene que las pruebas en contra de la doctrina localizacionista presentan *defectos de forma*; lo cual mengua su credibilidad²².

La experimentación animal proporciona nuevas evidencias a favor del localizacionismo cortical. En 1870, Eduard Hitzig (1838-1907) y Gustav Fritsch (1838-1927) constatan en un perro que la aplicación de corriente galvánica en la parte posterior del lóbulo frontal provoca movimientos en el hemicuerpo contralateral a la región cortical estimulada²³. Concretamente, identifican cinco centros motores, cuya estimulación provoca contracciones de los músculos del cuello, abducción de las patas anteriores, flexión de las patas anteriores, movimiento de las patas anteriores y contracción facial (figura 4). Estos hallazgos refuerzan las tesis localizacionistas, al tiempo que cuestionan la insensibilidad cortical^G. Como los propios Hitzig y Fritsch indican, “con los resultados de nuestra investigación muchas de las conclusiones sobre las propiedades básicas del cerebro cambian de forma

sustancial”^{23(p308)}. Sus hallazgos precipitan una cascada de estudios experimentales que ayudan a consolidar la preeminencia del localizacionismo cortical: David Ferrier (1843-1928)²⁴ identifica diversos centros corticales motores, Hermann Munk (1839-1912)²⁵ constata que la destrucción de los lóbulos occipitales produce pérdida visual y Leonardo Bianchi (1848-1927)²⁶ observa que las lesiones quirúrgicas de los lóbulos frontales ocasionan dramáticos cambios en los comportamientos complejos.

En el último tercio del siglo XIX también se realizan *experimentos humanos* (éticamente reprobables desde la mentalidad actual). En 1874 Roberts Bartholow (1831-1904) replica el estudio de Hitzig y Fritsch, realizando la primera demostración documentada de la excitabilidad de la corteza cerebral humana. Para ello aplica descargas eléctricas directas en la región postcentral izquierda del cerebro de Mary Rafferty (expuesto a causa de una ulceración cancerosa erosionante del cuero cabelludo y cráneo)²⁸. Pocos años después, Ezio Sciamanna (1850-1905) realiza una serie de experimentos en los que estimula eléctricamente la superficie cerebral de un paciente trepanado tras una lesión cerebral traumática. En 1883 Alberto Alberti (1856-1913) replica el estudio realizado por Bartholow con una mujer que presenta un tumor erosionante del cráneo que facilita el acceso a la superficie de la duramadre subyacente²⁹.

Conexionismo cortical

En 1868 Theodor Meynert (1833-1892) propone un modelo asociacionista cerebral que se articula sobre la premisa de que la interacción de las diferentes partes del cerebro es el origen de las funciones psíquicas. En otras palabras, las asociaciones crean estructuras complejas que no pueden ubicarse en una región cerebral concreta³⁰. Carl Wernicke (1848-1905) advierte la relevancia de este modelo y lo aplica al análisis e interpretación de los déficits cognitivos causados por lesiones neurológicas (figura 5). En 1874 publica *Der aphasische Symptomencomplex: eine psychologische Studie auf anatomischer Basis* [El complejo sintomático de la afasia: un estudio psicológico con bases anatómicas]³¹, obra en la que propone un modelo asociacionista cortical fundamentado en dos principios: 1) la corteza cerebral alberga centros responsables de funciones concretas y 2) dichos centros se conectan entre sí a través de vías de asociación. De tal forma, un determinado comportamiento patológico puede predecirse a partir de la comprensión de cómo se ha interrumpido el flujo de información entre

^GEn la década de 1750 Albrecht von Haller (1708-1777) concluye que la superficie externa de la corteza cerebral es insensible a la estimulación mecánica, eléctrica o química. Tesis ratificada por Flourens en la década de 1820.



Figura 4. Izquierda: Eduard Hitzig (1838-1907); centro: dibujo del área excitable de la corteza cerebral del perro²⁷. Δ Contracción de los músculos del cuello. + Abducción de las patas delanteras. + Flexión de las patas delanteras. # Movimiento de las patas delanteras. ° Contracción facial; derecha: Gustav Fritsch (1838-1927).

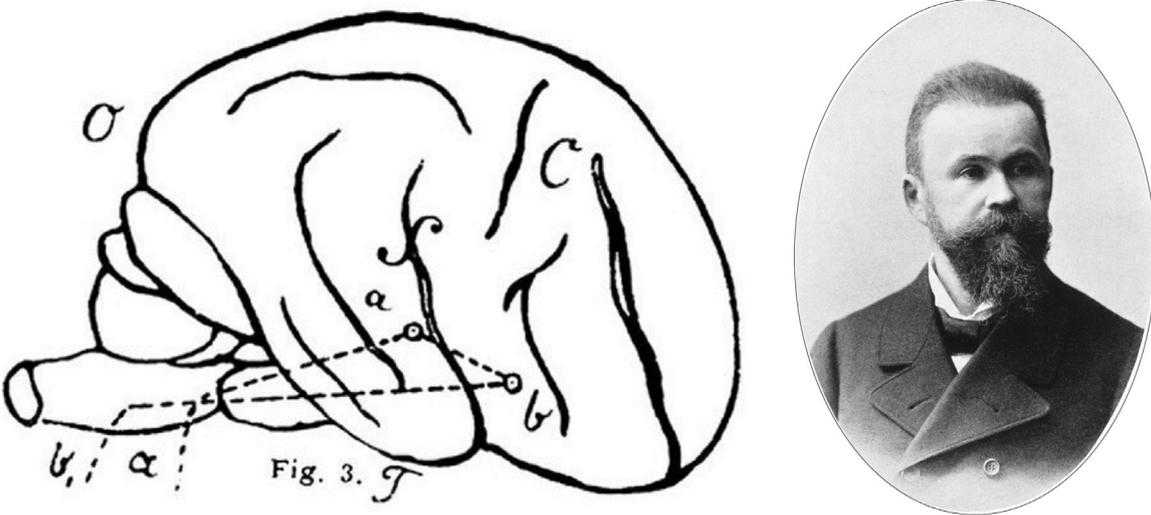


Figura 5. Izquierda: esquema de Wernicke en el que se representan las zonas sensoriales y motoras del lenguaje y sus conexiones³¹; derecha: Carl Wernicke (1848-1905).

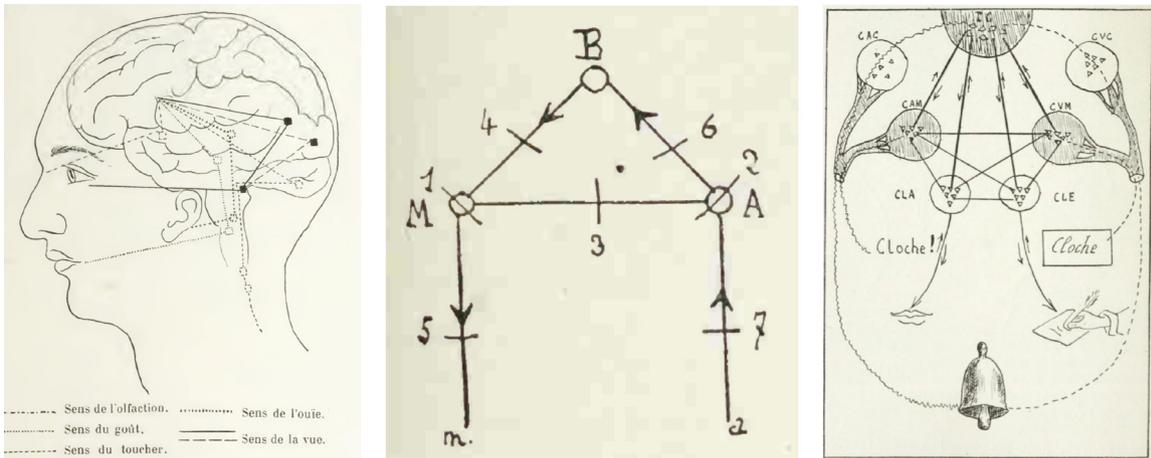


Figura 6. Izquierda: esquema de Magnan (1881); centro: diagrama de Lichtheim (1885); derecha: esquema de la Campana de Charcot (1885). Fuente: Moutier, 1908³⁶.

centros, o cómo se han destruido estos centros. A fin de diferenciarse del localizacionismo (y por extensión de la frenología), Wernicke defiende que “cualquier proceso psíquico superior (...) no puede ser localizado, sino que descansa en la interacción mutua de estos elementos psíquicos fundamentales mediados por sus múltiples conexiones a través de las fibras de asociación”^{32(p824)}. Si bien la propuesta de Wernicke es una adaptación del modelo asociacionista de Meynert, constituye, de facto, el punto de partida de un *nuevo* modo de entender la fisiología cortical: la doctrina conexionista.

La doctrina conexionista ofrece una metodología de trabajo útil no solo para la investigación, sino también para la práctica clínica. Su elegante sistema de centros y vías de conexión proporciona orden a los *caóticos* síntomas que presentan los pacientes, ayuda a clasificar los síntomas en un conjunto limitado de síndromes y permite una explicación neuroanatómica personalizada de los déficits del paciente. El conexionismo es adoptado, adaptado y divulgado por diversos discípulos de Wernicke³³. Otros autores que abrazan esta doctrina son Henry Charlton Bastian (1837-1915), Charles K. Mills (1845-1931), Joseph Grasset (1849-1918) o Jules Déjérine (1849-1917), por citar algunos ejemplos.

Henry Head (1861-1940) es muy crítico con la doctrina conexionista, y especialmente con los autores que acompañan sus arquitecturas funcionales con representaciones gráficas (figura 6) [se refiere a ellos, de forma despectiva, como *diagram-makers* (en castellano, creadores de diagramas)]. Sostiene que el clínico corre el riesgo de considerar que el diagrama es más importante que el paciente. La realidad clínica, argumenta este autor, es más rica, variada y compleja que los diagramas, y no encaja en las categorías generadas en base a un entramado de centros y conexiones³⁴. En línea con Head, Pierre Marie (1853-1940) considera que los esquemas gráficos simplifican excesivamente la realidad clínica e ilustran los prejuicios y obsesiones de cada autor como para ser de alguna utilidad³⁵.

Corriente anti-localizacionista

La doctrina localizacionista-conexionista deviene el marco de referencia de la neurología y neurofisiología del último tercio del siglo XIX y primeros compases del siglo XX. Empero, no faltan autores que creen que ofrece una explicación tosca e ingenua de la fisiología cortical. En este contexto, la corriente

anti-localizacionista integra un heterogéneo grupo de clínicos e investigadores que descalifican los principios de la doctrina localizacionista-conexionista.

En 1874, John Hughlings Jackson (1835-1911) advierte que los localizacionistas cometen el error de equiparar la localización de síntomas con la localización de funciones. Concretamente, señala que localizar la lesión que destruye el habla y localizar el habla son dos cosas distintas³⁷. En esta misma línea, Veniamin Mijailovich Tarnovsky (1837-1906) propone que no es posible concluir, como muchos hacen, que la evidencia post mortem de la destrucción de la circunvolución frontal izquierda en un paciente afásico significa que esta lesión es la única causa de la afasia, y que, por lo tanto, la habilidad para hablar se localiza en esta región cerebral³⁸.

Aunque las críticas de Jackson son eclipsadas por el éxito del enfoque conexionista, sus hipótesis desempeñan un papel crucial en la articulación de explicaciones alternativas sobre la organización funcional cortical. Con el cambio de siglo, ganan protagonismo las tesis que cuestionan las asociaciones clínico-anatómicas defendidas por localizacionistas y conexionistas. Friedrich Goltz (1834-1902), Jacques Loeb (1859-1924) o Karl Lashley (1890-1958), partidarios del equipotencialismo, alegan que todas las áreas corticales son equivalentes desde el punto de vista funcional (figura 7). Los holísticos, por su parte, creen que el cerebro actúa como una unidad funcional integrada. Sostienen que los procesos mentales no se deben a la actividad independiente de partes individuales del cerebro, sino a la actividad interdependiente del cerebro en su conjunto. Entre ellos están Pierre Marie (1853-1940), Henry Head (1861-1940), Charles Sherrington (1857-1952), Shepherd Ivory Franz (1874-1933) o Kurt Goldstein (1878-1965)^H. Más allá del ámbito médico, cabe destacar las aportaciones organicistas de Karl Ludwig von Bertalanffy (1901-1972)^I.

^HEl análisis de la obra de Goldstein muestra la metamorfosis de sus pensamientos: sus textos iniciales (de juventud) se fundamentan en ideas de vertiente eminentemente localizacionista-conexionista, mientras que sus obras de madurez en posturas holísticas. Esta evolución conceptual transcurre paralela al enriquecimiento de su experiencia clínica.

^IEl concepto de sistema funcional postulado por Alexandr Romanovich Luria (1902-1977) se fundamenta en la teoría de los sistemas biológicos de Karl Ludwig von Bertalanffy (1901-1972), el principio del sistema dominante de Aleksei Alexeievich Ukhtomsky (1875-1942) y la teoría de los sistemas funcionales de Pyotr Kuzmich Anojin (1898-1974). Luria establece que las funciones mentales se organizan en sistemas de zonas cerebrales, donde cada una ejerce un papel específico dentro del sistema. La lesión de una zona altera el funcionamiento del sistema como un todo (pero con unas características específicas).

Este biólogo austríaco declara que los organismos son sistemas abiertos en constante intercambio con otros sistemas circundantes por medio de complejas interacciones. Con relación al cerebro, Bertalanffy cuestiona que se trate de un agregado de *centros*, y propone que las disfunciones focales ocasionan una alteración general del funcionamiento cerebral³⁹.

El epígrafe “corriente anti-localizacionista” engloba propuestas muy dispares; entre las más singulares está la que propone Constantin von Monakow (1853-1930) en su obra *Die Lokalisation im Grosshirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde* [La localización en el cerebro y la degradación de la función por focos corticales] (1914)⁴⁰. Este autor sostiene que el cerebro se organiza en constelaciones de redes síncronas, lo que genera localizaciones cronogénicas. El concepto dinámico-funcional de localización cronogénica enfatiza la importancia de la dimensión temporal para comprender la fisiología cerebral, trascendiendo las visiones topográfico-espaciales localizacionistas y anti-localizacionistas de la época. Cabe destacar que, históricamente, las propiedades temporales de los procesos cerebrales, así como su distribución cronotópica, han desempeñado un papel marginal en el estudio de la organización funcional cerebral^l.

Entre los diversos argumentos que esgrimen los partidarios de la corriente anti-localizacionista contra los localizacionistas-conexionistas está el llamado problema de la recuperación (o evidencia de la capacidad cerebral para restablecer funciones perdidas o alteradas). La doctrina localizacionista-conexionista transmite la impresión de que la corteza cerebral es una estructura rígida, no maleable, sin capacidad para reorganizarse funcionalmente tras una lesión. De tal forma, desde esta perspectiva, la alteración estructural de una región cortical (o sus conexiones) comporta inexorablemente la pérdida de la función asociada. El hecho de que muchos pacientes puedan compensar, en cierta medida, funciones perdidas, indica, según los holísticos, que una región cerebral puede asumir la función de otra. Escenario que proyecta una imagen de adaptabilidad dinámica, o plasticidad, de la corteza cerebral. Este planteamiento choca frontalmente con los fundamentos del paradigma mecanicista del

sistema nervioso, al tiempo que socava el principio de la ubicación estricta, pilar fundamental de las teorías conexionistas popularizadas por Wernicke y sus discípulos.

El concepto de adaptabilidad dinámica cortical ya es insinuado por Flourens. En *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés* [Investigaciones experimentales sobre las propiedades y funciones del sistema nervioso de los animales vertebrados]⁸ escribe: “es posible extirpar una cierta extensión de los lóbulos cerebrales, sin que estos lóbulos pierdan completamente sus funciones; hay más: pueden recuperarlos íntegramente después de haberlos perdido por completo”^{8(p101)}. En otro pasaje de esta obra señala que:

siempre que la pérdida de sustancia que experimentan los lóbulos cerebrales no supere ciertos límites, estos lóbulos recuperan, al cabo de un cierto tiempo, el ejercicio de sus funciones; (...) tan pronto como regresa una sensación, regresan todas; tan pronto como reaparece una facultad, reaparecen todas^{8(p102)}.

Cien años después, Lashley constata que el deterioro funcional de los animales experimentales sometidos a ablaciones corticales está relacionado con la cantidad de corteza eliminada, no con su localización (figura 8). Este hallazgo lo lleva a formular los principios generales de equipotencialidad cortical y acción de masa⁴¹. Todas las regiones corticales, según Lashley, son equivalentes desde el punto de vista funcional; no obstante, esta equipotencialidad no es absoluta, sino que está sometida al principio de acción de masa (la eficiencia del rendimiento funcional está determinada por la extensión de la lesión cortical y no por su localización). El concepto de acción de masa es sugerido por Flourens cuando escribe:

los lóbulos cerebrales pueden perder, ya sea por delante, o por detrás, o por arriba, o por el lado, una cierta parte de su sustancia, sin perder sus funciones. Tan pronto como la pérdida de sustancia excede un cierto grado, se pierden las funciones^{8(p233)}.

En el VII Congreso Médico Internacional, celebrado en Londres en 1881, Goltz arremete ferozmente contra la doctrina localizacionista. Si no hay renovación del tejido extirpado, argumenta, la restitución

^lEn la década de 1860, Franz Cornelius Donders (1818-1889) propone emplear el tiempo de reacción para medir “la velocidad de los procesos mentales”. (Donders FC. Over de snelheid van psychische processen. Onderzoekingen gedaan in het Physiologisch Laboratorium der Utrechtsche Hoogeschool, Tweede reeks. 1868;2:92-120).

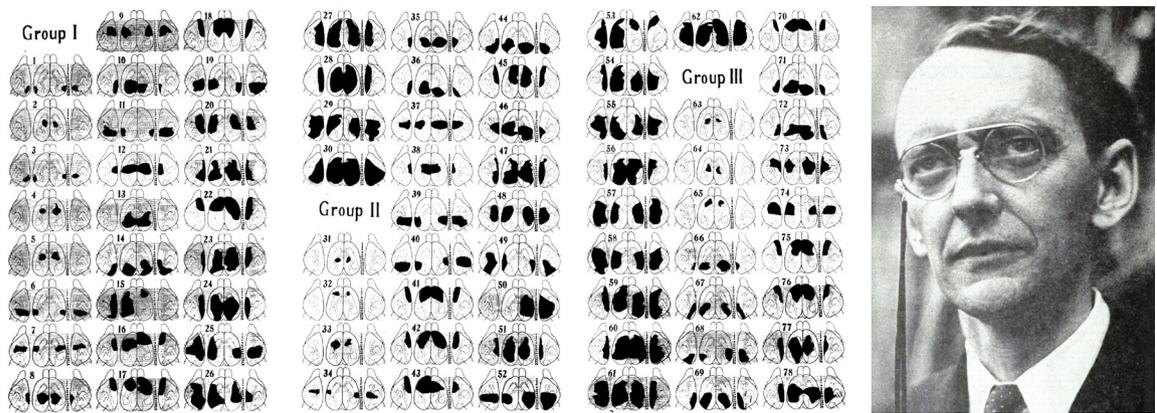


Figura 7. Izquierda: Diagramas con la localización y extensión lesional de diferentes grupos de ratas empleadas por Lashley en sus experimentos⁴²; derecha: Karl Lashley (1890-1958).

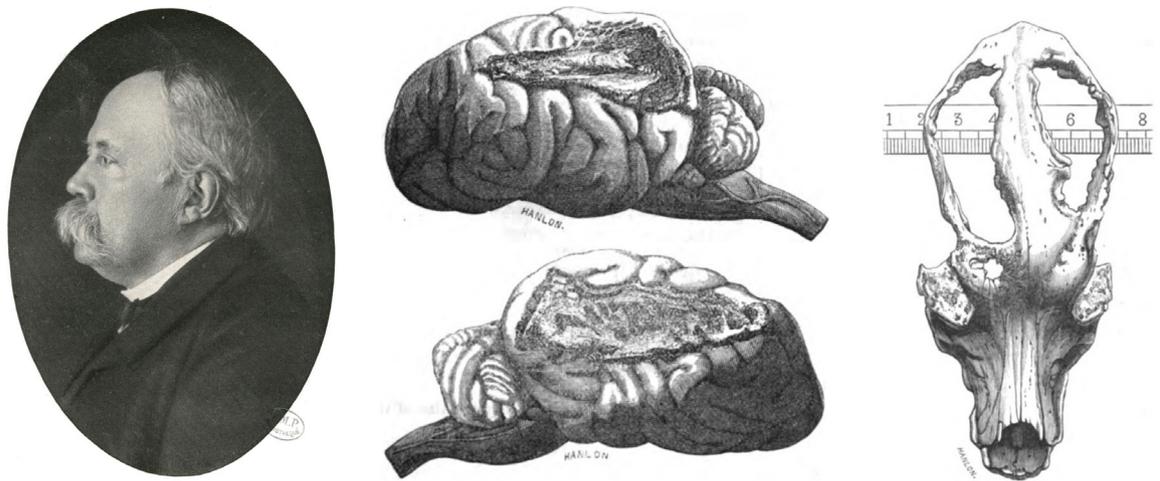


Figura 8. Izquierda: Friedrich Goltz (1834-1902); centro: dibujos que muestran la cantidad de sustancia cortical extirpada en el perro presentado por Goltz en el VII Congreso Médico Internacional (1881); derecha: ilustración del cráneo del susodicho perro, con escala en centímetros, que muestra el tamaño de las aberturas en el hueso⁴⁴.

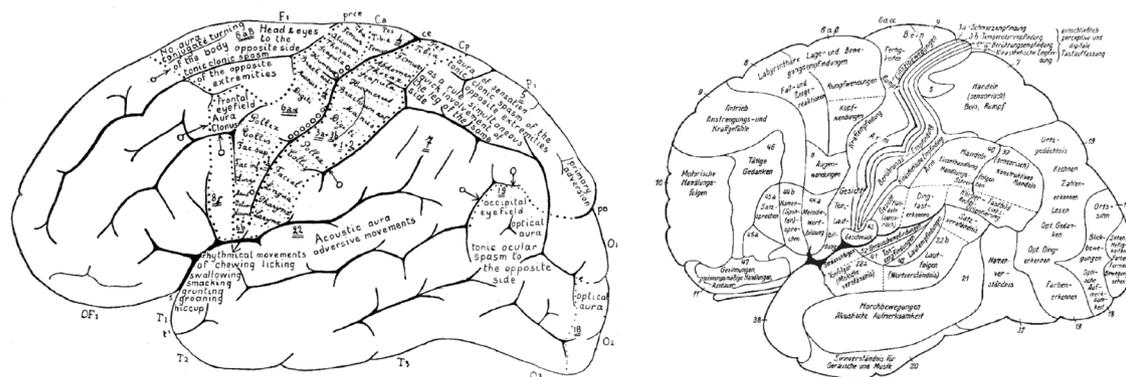


Figura 9. Izquierda: esquema con la localización de diferentes procesos corticales identificados por Foerster (1931)⁵⁰; derecha: esquema con la localización de funciones en la corteza cerebral según Kleist (1934)⁵¹.

funcional observada tras la ablación es consecuencia de la actividad de las regiones no dañadas, prueba fehaciente de que el cerebro es equipotencial: “si un centro que tiene una función separada puede asumir la función de otro centro destruido con una función diferente, entonces la misma sección del cerebro desempeña funciones diferentes al mismo tiempo”^{43(p220)}. Acto seguido, ridiculiza la hipótesis planteada por Hermann Munk (1839-1912) para explicar la restitución post-lesional:

[Munk] supone que cada centro con una función separada está en cierta medida rodeado por un campo en barbecho de sustancia de corteza virgen, que sólo entra en funcionamiento cuando el centro normalmente ocupado es destruido accidentalmente. Según esta extraña doctrina, tendríamos un exceso extraordinario de materia cerebral disponible para estar a salvo en el caso de que sufriéramos una mutilación del cerebro^{43(p220)}.

El 28 de diciembre de 1911 Franz expone sus ideas sobre la doctrina localizacionista-conexionista ante la Southern Society for Philosophy and Psychology⁴⁵. En su presentación cuestiona el soporte proporcionado desde la neuroanatomía arquitectónica a la doctrina localizacionista-conexionista. Sostiene que, si bien los estudios citoarquitectónicos de Korbinian Brodmann (1868-1918) revelan que la tercera circunvolución frontal izquierda difiere estructuralmente a las regiones circundantes:

las críticas de von Monakow y de Marie son, sin embargo, demasiado mordaces para ser ignoradas, y los casos negativos que ellos citan son prueba suficiente de que ni los procesos mentales relacionados con el habla motora ni los supuestos mecanismos corticales del habla se localizan definitivamente en la parte del cerebro al que fueron asignados por Broca, Wernicke y sus seguidores^{45(p326)}.

En 1917 Franz escribe un breve artículo titulado “Cerebral adaptation vs. cerebral organology”⁴⁶. Tomando como referencia las investigaciones de Vitzou^{47,48}, expone que:

suponiendo que las destrucciones [practicadas por Vitzou] fueran completas, no es posible comprender las recuperaciones que describe desde el punto de vista de la organología cerebral, ya que la corteza cerebral es considerada como un lugar de ciertos procesos fisiológicos que dan origen o coinciden con los estados mentales^{46(p138)}.

Tras describir diversos casos que cuestionan la relación unívoca entre región y función, y alientan la posibilidad de la recuperación funcional post-lesional, concluye:

la destrucción de una parte del cerebro seguida de un defecto evidente no significa que esa parte del cerebro se dedique únicamente a esa función (...). Cuando se admiten estos hechos, como es necesario admitirlo, toda la estructura de la organología cerebral se desmorona. La localización histológica de la función que ha estado de moda toma su verdadero lugar como una diferenciación histológica de naturaleza anatómica, sin las implicaciones funcionales que se han asumido^{46(p140)}.

Pese a la obstinación de autores como Salomon Henschen (1847-1930)⁴⁹, Otfried Foerster (1873-1941)⁵⁰ o Karl Kleist (1879-1960)⁵¹ (figura 9), el pensamiento anti-localizacionista deviene el marco de referencia para entender la organización funcional cortical durante la primera mitad del siglo XX.

Epílogo

Las ideas de Lashley tienen un profundo impacto en la forma de entender los preceptos que rigen el comportamiento, propiciando la consolidación del conductismo norteamericano de la mano de Edward Chace Tolman (1886-1959), Clark Leonard Hull (1884-1952) o Burrhus Frederic Skinner (1904-1990), entre otros. No es hasta la década de 1940 que diversos investigadores experimentales demuestran que muchas de las afirmaciones anti-localizacionistas de Lashley son erróneas. Entre ellos uno de sus discípulos en el Yerkes Laboratories of Primate Biology: Roger Wolcott Sperry (1913-1994).

Sperry realiza diversos experimentos para estudiar la reorganización de los nervios motores y sensoriales, así como de los órganos sensoriales (específicamente el ojo). Concluye que las fibras nerviosas no son intercambiables y que, contrariamente a la creencia popular, y a las hipótesis de Lashley, los circuitos neuronales se establecen muy temprano en el curso del desarrollo y no parecen tener capacidad de modificación⁵². Posteriormente, estudia la repercusión funcional de la desconexión interhemisférica por la sección quirúrgica del cuerpo calloso, constatando que los animales intervenidos muestran cambios de comportamiento (son los denominados *split-brain experiments*)^{53,54}. Estos hallazgos contradicen los resultados de Andrew Akelaitis (1904-1955) con

sujetos humanos^K, así como los de su antiguo mentor en el Yerkes Laboratories of Primate Biology. Lashley propone que el cuerpo calloso es un *elemento* meramente estructural, ya que “(...) no he podido encontrar ninguna función para él”⁵⁵(p132).

Los *split-brain experiments* de Sperry despiertan el interés del neurólogo norteamericano Norman Geschwind (1926-1984)^L. Geschwind es muy crítico con la utilidad clínica de los planteamientos anti-localizacionistas, y baraja la posibilidad de que los síndromes de desconexión descritos en animales sean extrapolables a los humanos (ver descripción del paciente PJK⁵⁶). En 1965 publica un influyente artículo, dividido en dos partes, titulado *Disconnexion syndromes in animals and man*. En la primera parte propone reinterpretar las afasias, apraxias y agnosias en términos de desconexiones anatómicas⁵⁷. En la segunda defiende que el conocimiento de las correlaciones anatomoclínicas es fundamental para comprender la fisiología cortical y realiza un alegato en defensa de la doctrina localizacionista-conexionista:

Durante los últimos cuarenta años ha habido escuelas de pensamiento que han subrayado la importancia de pensar en el paciente como un todo, de ver sus respuestas como las de una estructura unitaria integrada. (...) He intentado demostrar que muchos trastornos de las funciones superiores del sistema nervioso, como las afasias, apraxias y agnosias, pueden estudiarse más fructíferamente como trastornos producidos por la desconexión anatómica de las áreas motoras y receptivas primarias entre sí⁵⁸(p637-40).

Es el nacimiento de la denominada escuela neoasociacionista, corriente teórica que recupera (y actualiza) la doctrina conexionista de Wernicke y conforma los cimientos de la neurología de la conducta y la neuropsicología contemporánea.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses. Este trabajo no ha recibido ningún tipo de financiación pública o privada.

^KEn 1939 el neurocirujano William Perrine Van Wagenen (1897-1961) realiza las primeras callosotomías para el tratamiento de la epilepsia médicamente refractaria. Akelaitis, psiquiatra y compañero de Van Wagenen, no constata cambios cognitivos reseñables tras las cirugías, concluyendo que la sección de este conjunto de fibras nerviosas puede efectuarse sin temor a causar efectos adversos.

^LGeschwind ejerce de maestro y mentor de brillantes neurólogos, entre ellos Marsel Mesulam, António Damásio, Frank Benson, François Boller o Albert Galaburda.

Bibliografía

- García-Molina A, Peña-Casanova J. Fundamentos históricos de la neuropsicología y la neurología de la conducta. Teià (ES): Test Barcelona Services; 2022.
- Feindel W, ed. The anatomy of the brain and nerves. Montreal (CA): McGill University Press; 1965.
- Swedenborg E, Tafel RL. The brain, considered anatomically, physiologically, and philosophically. Volume I. Londres: Speirs; 1882.
- Clarke E, O'Malley CD. The human brain and spinal cord. 2ª ed. San Francisco: Norman; 1996.
- Lazar JW. Nineteenth- and twentieth-century brain maps relating to locations and constructions of brain functions. J Hist Neurosci. 2022;31:368-93.
- Gall FJ. Philosophisch-medicinische Untersuchungen über Natur und Kunst im kranken und gesunden Zustande des Menschen. Viena (AT); Rudolph Gräffer; 1791.
- Gall FJ, Spurzheim JG. Anatomie et physiologie du système nerveux en général et du cerveau en particulier. París: Chez F. Schoell; 1810.
- Flourens P. Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. París: Chez Crevot, Libraire-Éditeur; 1824. [Flourens P. Experimental researches on the properties and functions of the nervous system in the vertebrate animal. Kann J, trad. En: Readings in the history of psychology. Dennis W, ed. Nueva York: Appleton-Century-Crofts, Inc.; 1948. p. 129-139].
- Flourens P. Examen de la phrénologie. París: Paulin; 1845. [Flourens P. Phrenology examined. De Lucena Meigs C, trad. Filadelfia (PA): Hogan & Thompson; 1846].
- Andral G. Clinique médicale. París: Deville Cavellin; 1833. [Andral G. Medical clinic. Spillan D, trad. Filadelfia (PA): Barrington & Haswell; 1843].
- García-Molina A, Peña-Casanova, J. Jean-Baptiste Bouillaud y el dogma de la tercera circunvolución frontal izquierda. Neurosci Hist. 2023;11:33-43.
- Bouillaud JB. Recherches cliniques propres à démontrer que la perte de la parole correspond à la lésion des lobules antérieurs du cerveau, et à confirmer l'opinion de M. Gall sur le siège de l'organe du langage articulé. Arch Gen Med. 1825;8:25-45.
- Bouillaud JB. Exposition de nouveaux faits à l'appui de l'opinion qui localise dans les lobules antérieurs du cerveau le principe législateur de la parole; précédé de l'examen des objections dont cette opinion a été le sujet. Bull Acad Med. 1839;4:282-328.
- Bouillaud JB. Recherches cliniques propres à démontrer que le sens du langage articulé est le principe coordinateur des mouvements de la parole résident dans les lobules antérieurs du cerveau. Memoire lu à l'Académie nationale de Médecine, le 22 février et 7 mars 1848. París: Chez J.-B. Bailliére; 1848.
- Bouillaud JB. Discussion sur la faculté du langage articulé. Bull Acad Imp Med. 1864-65;30:575-600, 604-38, 724-80.
- Broca P. Perte de la parole; ramollissement chronique et destruction partielle du lobe antérieure gauche du cerveau. Bull Mem Soc Anthropol Paris. 1861;2:235-8.

17. Broca P. Nouvelle observation d'aphémie produite par une lésion de la moitié postérieure des deuxième et troisième circonvolutions frontales. *Bull Soc Anat Paris*. 1861;6:398-407.
18. Broca P. Sur le siège de la faculté du langage articulé. *Bull Mem Soc Anthropol Paris*. 1865;6:377-93.
19. Hécaen H, Lanteri-Laura G. Evolution des connaissances et des doctrines sur les localisations cérébrales. Paris: Desclée de Brouwer; 1977.
20. Compte rendu des séances de la Société de Biologie. Paris: Chez Adrien Delehay; 1875.
21. Charcot JM. Oeuvres complètes: leçons sur les localisations dans les maladies du cerveau et de la moelle épinière. Vol. 4. Paris: Bureaux du Progrès Médical; 1875. [Charcot JM. Lectures on the localization of cerebral and spinal diseases: delivered at the Faculty of Medicine of Paris. Hadden WB, tr. Londres: New Sydenham Society; 1883].
22. Charcot JM, Pitres A. Étude critique et clinique de la doctrine des localisations motrices dans l'écorce des hémisphères cérébraux de l'homme. Paris: Félix Alcan; 1883.
23. Fritsch G, Hitzig E. Über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. *Arch für Anat Physiol und Wissenschaftliche Med*. 1870;36:300-32.
24. Ferrier D. The functions of the brain. Londres: Elder Smith; 1878.
25. Munk H. Über die Functionen der Grosshirnrinde: gesammelte Mittheilungen. Berlin: August Hirschwald; 1881.
26. Bianchi L. The functions of the frontal lobes. *Brain*. 1895;18:497-522.
27. Hitzig E. Untersuchungen über das Gehirn: Abhandlungen physiologischen und pathologischen Inhalts. Berlin: Verlag Von August Hirschwald; 1874.
28. Bartholow R. Experimental investigations into the functions of the human brain. *Am J Med Sci*. 1874;134:305-13.
29. Zago S, Ferrucci R, Fregni F, Priori A, Bartholow, Sciamanna, Alberti: pioneers in the electrical stimulation of the exposed human cerebral cortex. *Neuroscientist*. 2008;14:521-8.
30. Meynert T. Der Bau der Großhirnrinde und seine örtlichen Verschiedenheiten nebst einem pathologisch-anatomischen Korollarium. Neuwied (DE): J.H. Heuser; 1868.
31. Wernicke C. Der aphasische Symptomencomplex: eine psychologische Studie auf anatomischer Basis. Breslavia (DE): Cohn & Weigert; 1874.
32. Wernicke C. Einige neuere Arbeiten über Aphasie. *Fortschr Med*. 1885;3:824-30. [Wernicke C. Recent Works on Aphasia. En: Bechtel W, Mandik P, Mundal J, Stufflebeam R, eds. *Philosophy and neurosciences: a reader*. Oxford: Blackwell; 2001. p.100-111].
33. García-Molina A, Peña-Casanova J. La escuela de Wernicke. *Neurosci Hist*. 2022;10:178-85.
34. Head H. Aphasia and kindred disorders of speech. Cambridge: Cambridge University Press; 1926.
35. Marie P. Existe-t-il chez l'homme, des centres préformés ou innés du langage? En: Wilson, SAK, ed. *Questions neurologiques d'actualité*. Paris: Masson et Cie; 1922. p.527551.
36. Moutier F. L'aphasie de Broca. Paris: Steinheil; 1908.
37. Jackson JH. On the nature of the duality of the brain. *Medical Press and Circular*. 1874;17:19-21, 41-44, 63-65.
38. Tarnovsky V. Some forms of the syphilitic aphasia. *Voenno-Meditsynsky Jurnal*. 1867;100:225-96.
39. Von Bertalanffy L. General theory of systems: application to psychology. *Soc Sci Inf*. 1967;6:125-36.
40. Von Monakow C. Die Lokalisation im Grosshirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. Wiesbaden (DE): Bergmann; 1914.
41. Lashley KS. Brain mechanisms and intelligence: a quantitative study of injuries to the brain. Chicago: University of Chicago Press; 1929.
42. Lashley KS, Wiley LE. Studies of cerebral function in learning IX. Mass action in relation to the number of elements in the problem to be learned. *J Comp Neurol*. 1933;57:3-55.
43. Mac Cormack W. Transactions of the International Medical Congress. Vol. 1. Londres: J. Kolckmann; 1881.
44. Gowers WR, Klein E, Schaefer AE, Langley JN. Preliminary report. En: Transactions of the International Medical Congress. Vol 1. Mac Cormack W, ed. Londres: J. W. Kolckmann; 1881. p.242a-242d.
45. Franz SI. New phrenology. *Science*. 1912;35:321-8.
46. Franz SI. Discussion: cerebral adaptation vs cerebral organology. *Psychol Bull*. 1917;14:137-40.
47. Vitzou AN. Sur les effets de l'ablation totale en un temps d'un hémisphère cérébral chez le chien. *Arch Physiol Norm Pathol*. 1893;2:265-78.
48. Vitzou AN. Récupération de la vue perdue à la suite d'une première ablation totale des lobes occipitaux chez les singes. *J Physiol*. 1899(Suppl);23:40-74.
49. Henschen S. Über Sprach, Musik, und Rechenmechanismen und ihre Lokalisationen im Grosshirn. *Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie*. 1919;52:273-98.
50. Foerster O. The cerebral cortex in man. *Lancet*. 1931;218:309-12.
51. Kleist K. Gehirnpathologie vornehmlich auf Grund der Kriegserfahrungen. Leipzig (DE): Verlag von Johann Ambrosius Barth; 1934.
52. Puente A. Roger W Sperry, from neuroscience to neurophilosophy. En: Stringer AY, Cooley EL, Christensen AL, eds. *Pathways to prominence in neuropsychology. reflections of twentieth century pioneers*. Nueva York: Psychology Press; 2002. p.63-75.
53. Sperry RW. Cerebral organization and behavior: the split brain behaves in many respects like two separate brains, providing new research possibilities. *Science*. 1961;133:1749-57.
54. Volz LJ, Gazzaniga MS. Interaction in isolation: 50 years of insights from split-brain research. *Brain*. 2017;140:2051-60.
55. Lashley, KS. The problem of serial order in behavior. En: Jeffress LA, ed. *Cerebral mechanisms in behavior; the Hixon Symposium*. Nueva York: Wiley; 1951. p.112-46.
56. Geschwind N, Kaplan E. A human cerebral disconnection syndrome: a preliminary report. *Neurology*. 1962;12:675-85.
57. Geschwind N. Disconnection syndromes in animals and man. I. *Brain*. 1965;88:237-94.
58. Geschwind N. Disconnection syndromes in animals and man. II. *Brain*. 1965;88:585-644.