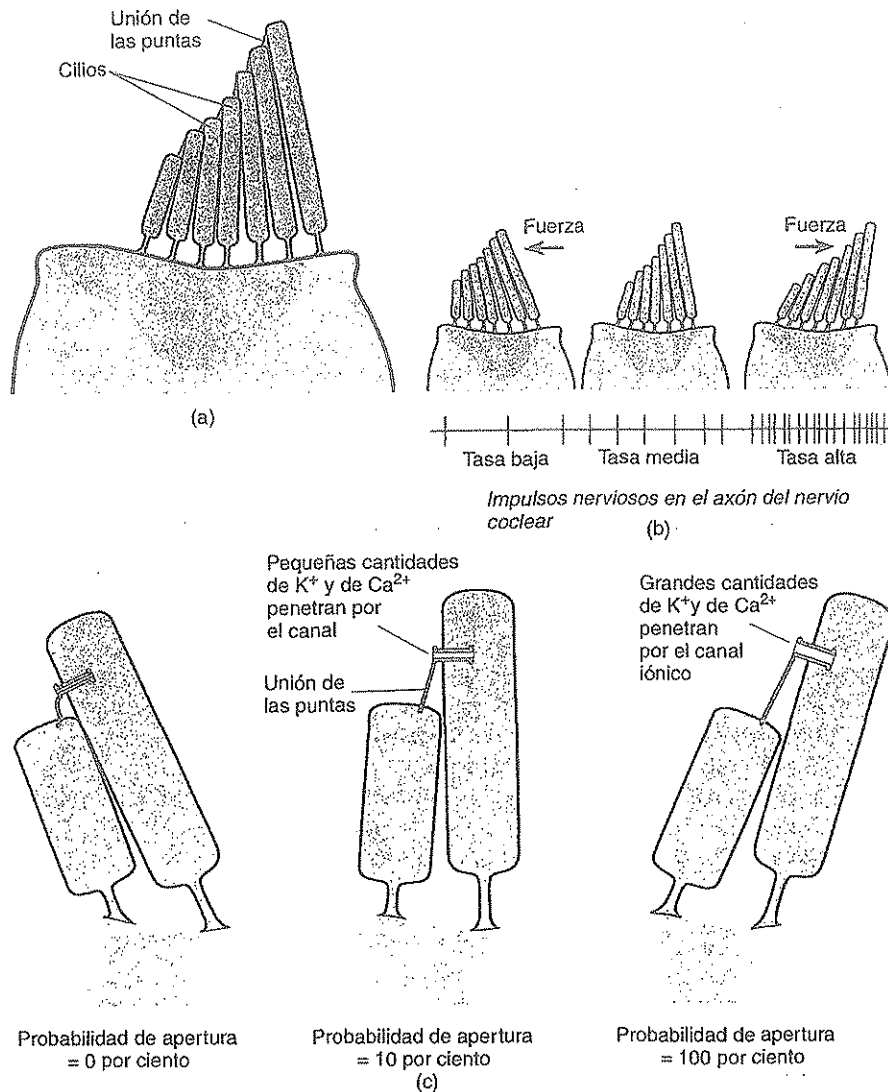


Figura

Transducción en las células ciliadas del oído interno. (a) Aspecto de los cilios de una célula ciliada. (b) El movimiento del grupo de cilios hacia el más alto de ellos incrementa la tasa de descarga en los axones del nervio coclear con uniones con la célula ciliada, mientras que el movimiento en dirección contraria los disminuye. (c) El movimiento hacia el cilio más alto incrementa la tensión en la unión de las puntas, por lo que se produce la apertura de los canales iónicos y aumenta el flujo de entrada de iones K^+ y Ca^{2+} . El movimiento hacia el cilio más corto disminuye la tensión, permitiendo el cierre de los canales e interrumpiendo la entrada de cationes.



Vía Auditiva

Conexiones con el nervio coclear

El órgano de Corti envía información auditiva al encéfalo a través del **nervio coclear**, una rama del nervio acústico (octavo par craneal). Las neuronas que dan lugar a los axones aferentes que viajan por este nervio son de tipo bipolar. Sus cuerpos celulares están en el **ganglio del nervio coclear** (este ganglio también se le denomina **ganglio espiral** porque consiste en grupos de cuerpos celulares dispuestos en una espiral causada por los enrollamientos de la cóclea). Estas neuronas tienen prolongaciones axónicas, capaces de conducir el impulso nervioso que salen desde los dos extremos del soma. El extremo de una de las prolongaciones actúa como una dendrita, respondiendo con un potencial excitatorio postsináptico cuando en las célu-

las ciliadas se libera neurotransmisor. El potencial excitatorio postsináptico provoca la descarga del impulso nervioso en los axones del nervio auditivo, los cuales forman sinapsis con neuronas del bulbo. (véase la **figura 7.4**)

Cada nervio coclear contiene aproximadamente 50.000 axones aferentes: Las dendritas de aproximadamente el 95% de estos axones forman sinapsis con las células ciliadas internas. La mayoría de las fibras aferentes hacen contacto con una única célula ciliada interna, pero cada célula ciliada interna hace sinapsis con aproximadamente una veintena de fibras (Dallos, 1992). Los

nervio coclear La rama del nervio auditivo que transmite al encéfalo la información auditiva desde la cóclea.

axones que reciben información desde las células ciliadas internas son gruesos y mielinizados. El otro cinco por ciento de las fibras sensoriales del nervio coclear forman sinapsis con las células ciliadas externas, mucho más numerosas, en una proporción de aproximadamente una fibra por cada treinta células ciliadas externas. Además, estos axones son finos y amielínicos. Esto es, aunque las células ciliadas internas representan solamente el 29 por ciento del número total de células receptoras, sus conexiones con el nervio auditivo sugieren que son de la máxima importancia en la transmisión de la información auditiva hacia el sistema nervioso central.

Estudios fisiológicos y conductuales han confirmado estas inferencias, realizadas a partir de las conexiones sinápticas de los dos tipos de células ciliadas: las ciliadas internas son necesarias para la audición normal. De hecho, Deol y Gluecksohn-Waelsch (1979) encontraron que una cepa mutante de ratones cuyas cócleas contenían *sólo* células ciliadas externas, aparentemente, no podían oír nada. Investigaciones posteriores indican que las células ciliadas externas son células *efectoras*, implicadas en la modificación de características mecánicas de la membrana basilar y, de este modo, modifican el efecto de las vibraciones sonoras sobre las células ciliadas internas. Trataremos el papel de las células ciliadas externas en el apartado de la codificación espacial del tono.

El nervio coclear contiene axones tanto aferentes como eferentes. Los axones eferentes tienen su origen en el complejo olivar superior, un grupo de núcleos del bulbo; sus fibras eferentes forman, de este modo, el **fascículo olivococlear**. Las fibras forman sinapsis directamente sobre las células ciliadas externas y sobre las dendritas que hacen funcionar las células ciliadas internas. En las sinapsis aferentes, el neurotransmisor es el glutamato. En los botones terminales eferentes se libera acetilcolina que parece tener efectos inhibitorios en las células ciliadas.

El sistema auditivo central

La anatomía del sistema auditivo es mucho más complicada que la del sistema visual. En vez de dar una detallada descripción de las vías, remitiremos al lector a la **figura 7.9**. Obsérvese que los axones entran y hacen sinapsis en los **núcleos cocleares** del bulbo. La mayoría de las neuronas de los núcleos cocleares envían axones al **complejo olivar superior** que también está localizado en el bulbo. Las neuronas de estos núcleos envían axones, a través de un grueso fascículo llamado **lemnisco lateral**, al colículo inferior, situado en el mesencéfalo dorsal. Estas neuronas envían sus axones al núcleo geniculado medial del tálamo, el cual a su vez, envía los axones a la corteza auditiva del lóbulo temporal. Tal y como se puede ver, hay muchas sinapsis a lo largo de la vía que complican la historia. Cada hemisferio recibe información desde ambos oídos, pero principalmente desde el contralateral. También se recibe información auditiva en el cerebelo y en la formación reticular.

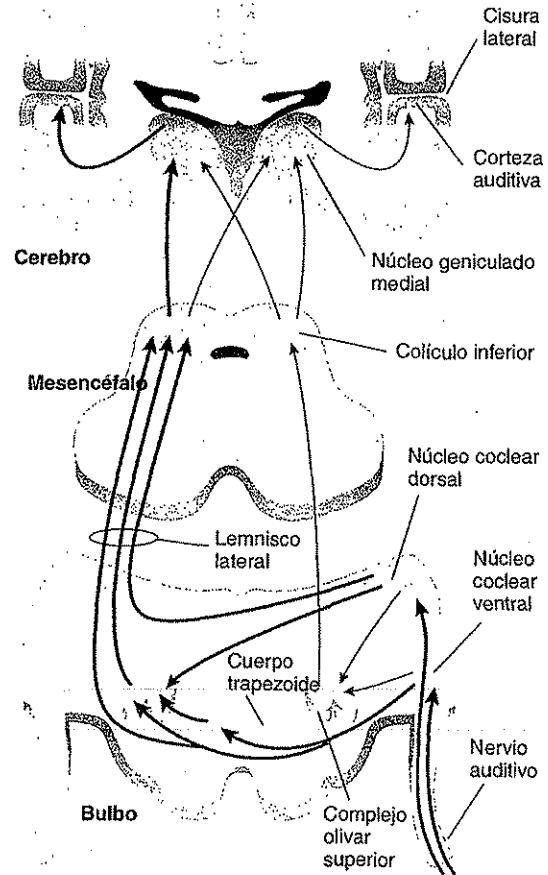


Figura 7.9

Vía del sistema auditivo. Las conexiones principales están señaladas con flechas más gruesas.

Si se desarrolla la membrana basilar como si fuera una lámina plana y se sigue a los axones eferentes que se encargan de la respuesta de los puntos sucesivos a lo largo de su longitud, se llegaría a puntos, igualmente sucesivos, en los núcleos del sistema auditivo y, finalmente, a pun-

fascículo olivococlear Fascículo de axones eferentes que van desde el complejo olivar en el bulbo a las células ciliadas auditivas de la cóclea.

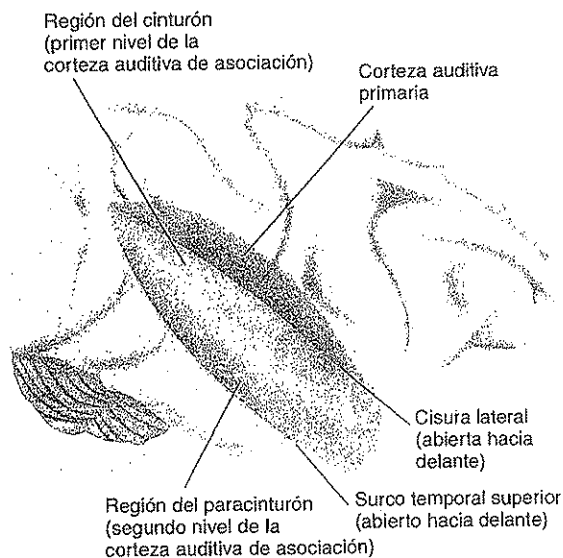
núcleo coclear Uno de los grupos de núcleos del bulbo que reciben información auditiva desde la cóclea.

complejo olivar superior Un grupo de núcleos en el bulbo; participan en funciones auditivas, incluyendo la localización de la fuente sonora.

lemnisco lateral Un haz de fibras con un recorrido rostral a través del bulbo y la protuberancia; lleva fibras del sistema auditivo.

tos sucesivos a lo largo de la superficie de la corteza auditiva primaria. El extremo *basal* de la membrana basilar (el más próximo a la ventana oval) está representado en su mayoría en la zona medial de la corteza auditiva y el extremo *apical* en la zona lateral. Puesto que, como veremos, distintas partes de la membrana basilar responden mejor a ciertas frecuencias sonoras, esta relación entre la corteza y la membrana basilar es considerada como una **representación tonotópica** (de *tonos*, que significa «tono», y *topos* que significa «lugar»).

Como ya vimos en el capítulo 6, la corteza visual está organizada jerárquicamente. Los módulos en la corteza estriada (corteza visual primaria) analizan características de la información visual y pasan los resultados de este análisis a subregiones de la corteza extraestriada, las cuales, a su vez, ejecutan otros análisis y pasan la información a otras regiones, culminando en la corteza parietal y en el lóbulo temporal inferior, los niveles superiores de la corteza visual de asociación. La corriente dorsal, que es la que finaliza en la corteza parietal, está implicada en la percepción de la localización («dónde»), mientras que la corriente «ventral», la que finaliza en la corteza temporal inferior, está implicada en la percepción de la forma («qué»).



7.10

Plano lateral del encéfalo de primate, mostrando la localización de la corteza auditiva primaria, la región del cinturón (primer nivel de la corteza auditiva de asociación), y la región del paracinturón (segundo nivel de la corteza auditiva de asociación). El lóbulo temporal se ha desplazado hacia abajo para ver la corteza de los bordes superior e inferior de la cisura lateral y se ha separado el surco temporal superior.

(Adaptado de Kaas, J. H., Hackett, T. A., y Tramo, M. J. *Current Opinion in Neurobiology*, 1999, 9, 164-170).

La corteza auditiva parece estar organizada de forma similar. La corteza auditiva primaria está oculta en el borde superior de la cisura lateral. La **región principal**, que contiene la corteza auditiva primaria, consiste en realidad en tres regiones, cada una de las cuales recibe un mapa tonotópico diferente de información auditiva desde la región ventral del núcleo geniculado medial (Kaas, Hackett y Tramo, 1999; Hackett, Preuss y Kaas, 2001). El primer nivel de la corteza de asociación auditiva, la **región del cinturón**, rodea a la corteza auditiva primaria, de la misma forma que la corteza extraestriada rodea a la corteza visual primaria (estriada). La región del cinturón, que está formada por, al menos, siete partes, recibe información desde la corteza auditiva primaria y desde las regiones dorsal y medial del núcleo geniculado medial. Los niveles superiores de la corteza de asociación auditiva, la **región del paracinturón**, reciben información desde la región del cinturón y desde las regiones del núcleo geniculado medial que proyectan a la región del cinturón (véase la **figura 7.10**).

De forma parecida a lo que ocurre en la corteza visual, la corteza auditiva está organizada en dos corrientes, dorsal y ventral. La corriente dorsal, que termina en la corteza parietal posterior, está implicada en la localización del sonido, y la corriente ventral, que finaliza en la región del paracinturón de la corteza temporal anterior, está implicada en el análisis de sonidos complejos (Rauschecker y Tian, 2000). Los trabajos sobre las funciones de estas corrientes serán descritos posteriormente.

Percepción del tono

Como hemos visto, la dimensión perceptiva del tono se corresponde con la dimensión física de la frecuencia. La cóclea detecta las frecuencias de dos maneras: las frecuencias medias y altas por la codificación espacial y las bajas frecuencias por la codificación temporal. Estos dos tipos de codificación serán descritos a continuación.

Codificación espacial

El trabajo de von Békésy mostró que, debido a las características mecánicas de la cóclea y de la membrana

representación tonotópica Una cartografía, organizada topográficamente, de las distintas frecuencias sonoras que están representadas en una región concreta del encéfalo.

región principal (también llamada región central y región nuclear) La corteza auditiva primaria, localizada en una circunvolución de la superficie dorsal del lóbulo temporal.

región del cinturón El primer nivel en la corteza de asociación auditiva, rodea a la corteza auditiva primaria.

región del paracinturón El segundo nivel en la corteza de asociación auditiva.

del sonido, lo que podría alterar el timbre del sonido que se percibe. Los sonidos que provienen de detrás de la cabeza sonarán diferente de aquellos que provienen de arriba o de delante de ella y los sonidos que provengan de arriba sonarán diferentes que los que provengan del nivel de nuestros oídos.

La forma de los pabellones auditivos de cada persona es diferente; así pues, los cambios en el timbre de un sonido procedente de distintas localizaciones también podrán diferir entre una persona y otra. Esto significa que cada individuo debe aprender a reconocer los sutiles cambios en el timbre del sonido que originan las distintas localizaciones de la fuente sonora respecto a la cabeza, delante de ella, detrás, arriba o debajo. Los circuitos neurales que ejecutan esta tarea no están genéticamente programados —la adquisición se debe al efecto de la experiencia—.

Un experimento de Zwiers, Van Opstal, y Cruysberg (2001) ha mostrado evidencias del papel de la experiencia en la calibración de la sensibilidad del sistema auditivo a los cambios en la elevación. Estos autores encontraron que las personas ciegas tenían más dificultad para juzgar la elevación que las personas videntes —especialmente si había ruidos—. Presumiblemente, el incremento de la agudeza en las personas videntes reflejaba el hecho de que habían tenido la oportunidad de calibrar los cambios de timbre en los sonidos, causados por el cambio de altura de la fuente sonora, ya que ellos podían verlos. En contraste, las personas ciegas tenían la misma habilidad que las personas videntes para percibir la localización horizontal de las fuentes sonoras. Después de todo, las personas ciegas tienen mucha experiencia en moverse hacia y alrededor de las fuentes sonoras localizadas a nivel del suelo (y en los objetos que reflejan el sonido, como los golpes que produce el bastón). Estas percepciones pueden ser calibradas por el contacto físico con esos objetos.

Funciones comportamentales del sistema auditivo

La audición tiene tres funciones principales: detectar los sonidos, determinar la localización de sus fuentes y reconocer la identificación de dichas fuentes —y con ello, su significado y la relevancia que tienen para nosotros (Heffner y Heffner, 1990; Yost, 1991)—. Consideremos la tercera función: reconocer la identidad de la fuente sonora. A menos que el lector se encuentre en un lugar completamente silencioso, preste atención a lo que puede oír. Yo mismo estoy sentado en un despacho y puedo oír el sonido de un entusiasta del ordenador, golpeando las teclas mientras escribo esto, los pasos de alguien al otro lado de la puerta y las voces de algunas personas hablando en el vestíbulo. ¿Cómo puedo reconocer todas estas fuentes? Los axones del nervio coclear tienen patrones de actividad con-

tinuamente cambiantes que se corresponden con los cambios constantes de la mezcla de frecuencias que llegan a los tímpanos. De alguna forma, el sistema auditivo del encéfalo reconoce patrones concretos que pertenecen a fuentes específicas y se perciben cada una de ellas como una entidad independiente.

La tarea del sistema auditivo en la identificación de las fuentes sonoras es, entonces, un *reconocimiento de patrones*. El sistema auditivo debe reconocer los patrones concretos de actividad continuamente cambiantes, pertenecientes a las diferentes fuentes sonoras. Y, como ya se ha dicho, pocos patrones son mezclas sencillas de frecuencias determinadas. Por ejemplo, la nota ejecutada por un clarinete tiene las características de ataque y caída. Y las notas de distintos tonos producen distintos patrones de actividad en nuestro nervio coclear, pero se pueden reconocer cada una de estas notas como procedentes de un clarinete. No es necesario decir que estamos todavía lejos de entender cómo se producen los patrones para el reconocimiento de las palabras.

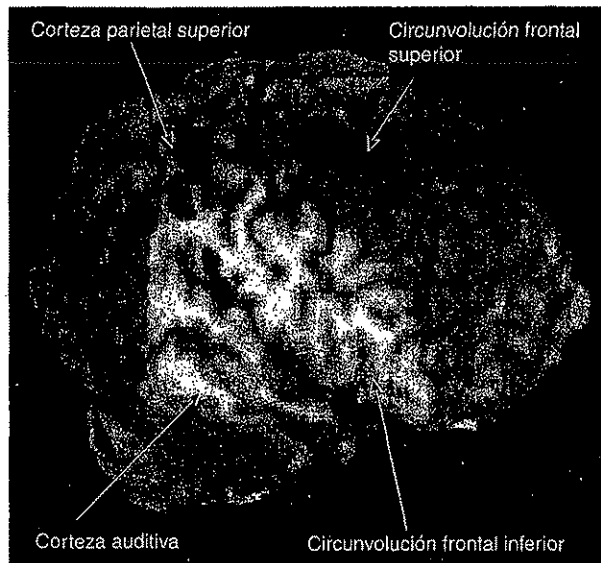
Aunque los componentes subcorticales del sistema auditivo a menudo se denominan «núcleos de relevo», está claro que estos núcleos hacen mucho más que transmitir información pasivamente desde el nervio coclear a la corteza auditiva. Por ejemplo, se ha visto al principio de este capítulo que el complejo olivar superior contiene los circuitos que analizan la localización de las fuentes sonoras según el tiempo de llegada (diferencias de fase) y las diferencias de intensidad.

El reconocimiento de patrones, sin embargo, parece ser ejecutado por los circuitos neuronales de la corteza auditiva. Sabemos muy poco acerca del tipo de análisis que se produce en la corteza auditiva. Varios estudios (Whitfield y Evans, 1965; Saitoh, Maruyama y Kudoh, 1981) han mostrado la existencia de neuronas en la corteza auditiva que responden sólo al inicio o al cese de un sonido (o a ambos), a los cambios en el tono o intensidad (a veces cambios en una sola dirección), o a estímulos complejos que contienen una variedad de frecuencias. Winter y Funkenstein (1971) hallaron neuronas en la corteza auditiva de monos ardilla que respondían, específicamente, a vocalizaciones hechas por miembros de su especie. McKenna, Weinberger y Diamond (1989) vieron que cuando presentaban una serie de tonos diferentes, algunas neuronas de la corteza auditiva primaria respondían a una frecuencia concreta sólo en un contexto determinado; por ejemplo, respondían si el tono era el último de una serie, pero no si era el primero. Rauschecker, Tian y Hauser (1995) observaron que neuronas de la corteza auditiva de asociación del macaco rhesus respondían mucho mejor a mezclas de sonidos que a tonos puros. De este modo, las neuronas de la corteza auditiva codifican rasgos bastante complejos. Debido a que los datos son aún bastante escasos, no tenemos una verdadera elaboración de los mecanismos reales de codificación que utiliza el encéfalo para estos cambios o con qué precisión se codifican los rasgos.

Figura 7.16

Verificación de la existencia de las corrientes dorsal y ventral en la corteza cerebral. Regiones que se activan cuando los sujetos hacen juicios acerca de los tonos componentes de los sonidos (amarillo y naranja) o acerca de las localizaciones de la fuentes (azul).

(De Alain, C., Arnott, S. R., Hevenor, S., Graham, S., y Grady, C. L. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 2001, 98, 12301-12306).



Localización > Tono  Tono > Localización

Como quiera que el análisis de la información auditiva se realice, está claro que los circuitos que ejecutan este análisis deben recibir información precisa. Por ejemplo, el reconocimiento de sonidos complejos, como los que se han descrito en el habla, requiere que los cambios en la duración temporal en los componentes sean mantenidos durante todo el recorrido hacia la corteza auditiva. De hecho, las neuronas que envían información a la corteza auditiva tienen características especiales que les permiten conducir esta información rápida y afinadamente (Trussell, 1999). Sus axones contienen canales de potasio controlados por voltaje de bajo umbral que producen potenciales de acción muy breves. Sus botones terminales son grandes y liberan grandes cantidades de glutamato, y la membrana postsináptica contiene canales iónicos controlados por neurotransmisor que actúan con una rapidez inusual; esto es, estas sinapsis producen PEPS muy intensos. Los botones terminales hacen sinapsis con la membrana somática de las neuronas postsinápticas, lo que minimiza la distancia entre la sinapsis y el axón (y, también, del tiempo de retardo en la conducción de la información hacia el axón en la neurona postsináptica).

Como ya hemos comentado antes, la corteza auditiva, al igual que la corteza visual que está organizada en dos corrientes: una corriente dorsal, implicada en la percepción de la localización, y una corriente ventral, implicada en la percepción de la forma. Estudios anatómicos han mostrado que la corteza auditiva está organizada de forma semejante, en dos corrientes, con una dicotomía funcional parecida (Romanski y cols., 1999). En estudios con registro de unidades, Rauschecker y Tian (2000) hallaron que neuronas en el sistema «qué» discriminaban entre distintos sonidos de llamadas entre los monos, mientras

que las neuronas en el sistema «dónde» discriminaban entre distintas localizaciones de los micrófonos en los que se presentaban las llamadas.

Alain y cols. (2001) hallaron que la corteza auditiva humana muestra una disposición parecida. En estudios de neuroimagen funcional presentaron a los sujetos tareas de discriminación que requerían determinar el tono de un sonido o la localización de su fuente. Como se muestra en la figura 7.16, los juicios sobre los tonos activaban las regiones ventrales («qué») y los juicios de localización activaban las regiones dorsales («dónde») (véase la figura 7.16).

Como ya tratamos en el capítulo 6, las lesiones de la corteza visual de asociación en los sujetos humanos pueden producir agnosias visuales —incapacidad para reconocer objetos aún cuando la agudeza visual sea buena—. De forma parecida, las lesiones de la corteza de asociación auditiva pueden producir agnosias auditivas: incapacidad de entender el significado de los sonidos aun cuando los sujetos no sean sordos. Si la lesión se produce en el hemisferio izquierdo, la persona puede padecer formas concretas de alteraciones del lenguaje. Si esto ocurre en el hemisferio derecho, la persona puede ser incapaz de reconocer la naturaleza o la localización de sonidos no verbales. Este tema será tratado con mucho más detalle en el capítulo 15.

Resumen intermedio

Audición

El órgano receptor para la audición es el órgano de Corti, localizado en la membrana basilar. Cuando los sonidos percuten

en la membrana timpánica, un conjunto de huesecillos se ponen en movimiento y la base plana del estribo percute sobre la membrana de la ventana oval. Los cambios de presión son, así, aplicados al fluido del interior de la cóclea, provocando que una porción de la membrana basilar se doble, lo que determina que la membrana basilar se mueva lateralmente con respecto a la membrana tectorial, que está sobre ella. Este movimiento empuja directamente a los cilios de las células ciliadas externas y cambia su potencial de membrana. Dicho cambio causa contracciones y relajaciones de las proteínas contráctiles de la célula, lo cual amplifica los movimientos de la membrana basilar y afina su foco de movimiento. Estos procesos causan movimientos en el fluido de la cóclea, los cuales, a su vez, provocan que los cilios de las células ciliadas internas ondulen hacia delante y hacia atrás. Estas fuerzas mecánicas abren los canales de potasio en la punta de los cilios de las células ciliadas y, por ello, se producen los potenciales receptores.

Las células ciliadas internas forman sinapsis con las dendritas de las neuronas bipolares cuyos axones dan lugar a la rama coclear del nervio del octavo par craneal. El sistema auditivo central incluye varios núcleos del tronco del encéfalo: el coclear, el complejo olivar superior y el colículo inferior. El núcleo geniculado medial es el relevo que envía la información a la corteza auditiva primaria, en la superficie medial del lóbulo temporal. La corteza auditiva primaria contiene tres representaciones tonotópicas separadas de la información auditiva y está rodeada por dos niveles de corteza de asociación auditiva: la región del cinturón, que contiene siete mapas tonotópicos, y la región del paracinturón. Como ya se vio en el capítulo 6, la corteza de asociación visual está dividida en dos corrientes, una que analiza el color y la forma y otra que analiza la localización y el movimiento. Análogamente, la corteza de asociación auditiva está organizada en corrientes que analizan la naturaleza del sonido y la localización de sus fuentes.

La tonalidad se procesa de dos formas. Los sonidos de alta frecuencia provocan que la base de la membrana basilar (cerca de la ventana oval) se flexione; los sonidos de baja frecuencia producen la flexión del ápice (el extremo opuesto). Como las altas y las bajas frecuencias estimulan así a diferentes grupos de células ciliadas auditivas, las frecuencias son codificadas anatómicamente. Las frecuencias más bajas provocan que el ápice de la membrana basilar se flexione hacia atrás y hacia delante, coincidiendo en sincronía temporal con las vibraciones acústicas. Las células ciliadas externas actúan como fuerza motriz más que como transductores sensoriales, contrayéndose en respuesta a la actividad de los axones eferentes y modificando las propiedades mecánicas de la membrana basilar.

El sistema auditivo es analítico en esta operación. Esto es, puede discriminar entre sonidos con diferentes timbres para detectar los sobretonos individuales que constituyen el sonido y producir patrones característicos de descargas neuronales en el sistema auditivo.

La localización izquierda-derecha se realiza mediante el análisis de las diferencias binaurales en el tiempo de llegada, en la relación de fase y en la intensidad. La localización del acimut de las fuentes de sonidos breves (tales como clics) y de sonidos de frecuencias por debajo de aproximadamente 3.000 Hz, es detectada por neuronas del complejo olivar superior medial, que responden más vigorosamente cuando un oído recibe antes el clic o cuando la fase de una onda senoidal recibida por un oído adelanta a la recibida por el otro. La localización, en el acimut, de los orígenes de sonidos de altas frecuencias es detectada por neuronas del complejo olivar superior lateral, que responden más vigorosamente cuando un órgano de Corti es estimulado más intensamente que el otro. La localización de la elevación del origen del sonido puede lograrse por el giro de la cabeza o por la percepción de sutiles diferencias en el timbre de los sonidos que llegan desde direcciones diferentes. Los pliegues y surcos del oído externo (pabellón auricular) reflejan las diferentes frecuencias hacia el canal auditivo, cambiando el timbre del sonido según la localización de la fuente.

Para el reconocimiento de la fuente sonora, el sistema auditivo debe reconocer los cambios constantes en el patrón de actividad recibidos desde los axones del nervio coclear. Hay estudios que han encontrado neuronas de la corteza auditiva que responden a estímulos complejos, como tonos ascendentes o descendentes, series de tonos, combinaciones de dos o más tonos o incluso vocalizaciones específicas de la especie. A semejanza de la corteza visual, la corteza auditiva está organizada en dos corrientes. La corriente ventral está implicada en el análisis del sonido y la corriente dorsal está implicada en la percepción de su localización. Las lesiones bilaterales de la corteza auditiva de los primates producen alteraciones graves de la audición, y lesiones en la corteza izquierda alteran la capacidad para discriminar las vocalizaciones de los otros monos. En sujetos humanos, las lesiones de la corteza auditiva del hemisferio izquierdo alteran el reconocimiento del lenguaje y las del hemisferio derecho alteran el análisis de los sonidos no verbales.

Sistema vestibular

El sistema vestibular tiene dos componentes: los sacos vestibulares y los canales semicirculares. Son el segundo y tercer componentes del *laberinto* del oído interno (acabamos de considerar el primer componente, la cóclea). Los **sacos vestibulares** responden a la fuerza de gravedad e informan al encéfalo sobre la orientación de la cabeza. Los

saco vestibular Uno de los elementos del conjunto que forman los dos órganos receptores del oído interno, que detecta cambios en la inclinación de la cabeza.