

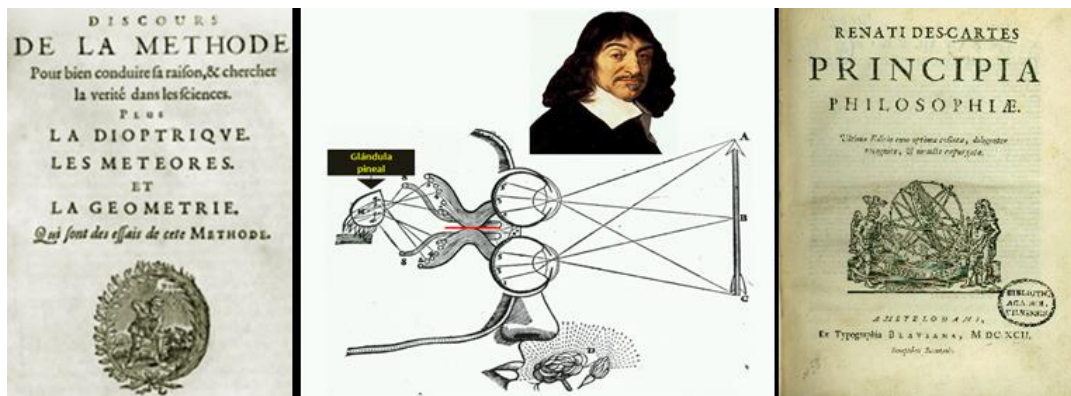
**La forja de la cadena del conocimiento en neurooftalmología.
Un fascinante viaje desde el remoto pasado...
Sobre la evolución histórica del mapa visual cortical**

Dr. Rafael Muci-Mendoza

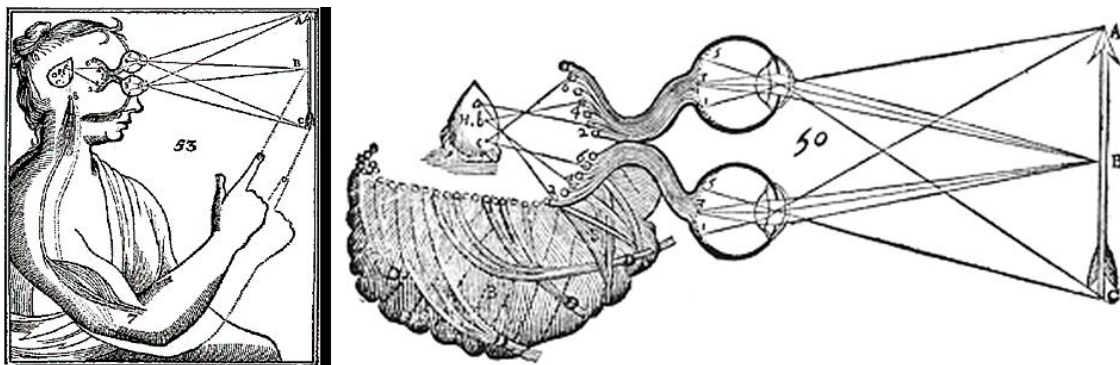
El conocimiento humano no se dio de súbito, del todo, ni en conjunto... Gracias a la inteligencia fecunda de los hombres, eslabones o fragmentos del mismo, al principio dispersos, inexactos e inconexos, dieron origen a otros más elaborados alcanzándose el estado del arte de nuestro siglo XXI, conocimiento aún faltoso e inconcluso...

El sistema visual humano es capaz de detectar y discriminar entre una increíble variedad y diversidad de estímulos que bien, pueden ser cromáticos o acromáticos, estáticos o en movimiento, homogéneos o heterogéneos, y en dos o tres dimensiones. Sorprendentemente, el producto neural final del estímulo visual que incide en la retina es, en un sentido, siempre el mismo. Solo después de las complejidades de la fototransducción -o proceso a través del cual la información luminosa captada por las células fotorreceptoras (6.5 millones de conos y 120 millones de bastones)-, se convierte en señal eléctrica para poder ser enviada al cerebro; aunque la estructura de los conos y los bastones es diferente, el mecanismo de fototransducción en ambos es muy similar; de las interacciones laterales en la retina proporcionada por las células horizontales y amacrinas, estas células horizontales, conectan fotorreceptores con fotorreceptores -conos con conos, conos con bastones o bastones con bastones-; las células amacrinas -que conectan algunas células bipolares con ciertas células ganglionares-; el flujo constante de potenciales de acción a lo largo de los axones de las células ganglionares de la retina; de la integración de las señales por las dendritas ganglionares, es cómo se integra nuestra percepción visual. Estas señales, aparentemente idénticas, de alguna manera deben ser procesadas en la corteza y áreas subcorticales para crear toda la gama de percepciones visuales que experimentamos. Los intrínquilos del logro de esta maravillosa integración continúan siendo un rompecabezas que actualmente ocupa la vida profesional de miles de investigadores, y la estructura básica de una solución, sólo ha comenzado a desarrollarse en las últimas décadas.

Por tanto, el conocimiento de nuestro cerebro dista de hallarse en la cercanía de lo exhaustivo y para comprender el periplo evolutivo del mapa retinotópico -ese que una vez impreso en la retina se refleja punto por punto en los labios de la cisura calcarina-, tenemos que pasar revista a una serie de investigadores o pensadores a lo largo de los tiempos, el período en que le tocó actuar y las circunstancias del entorno.

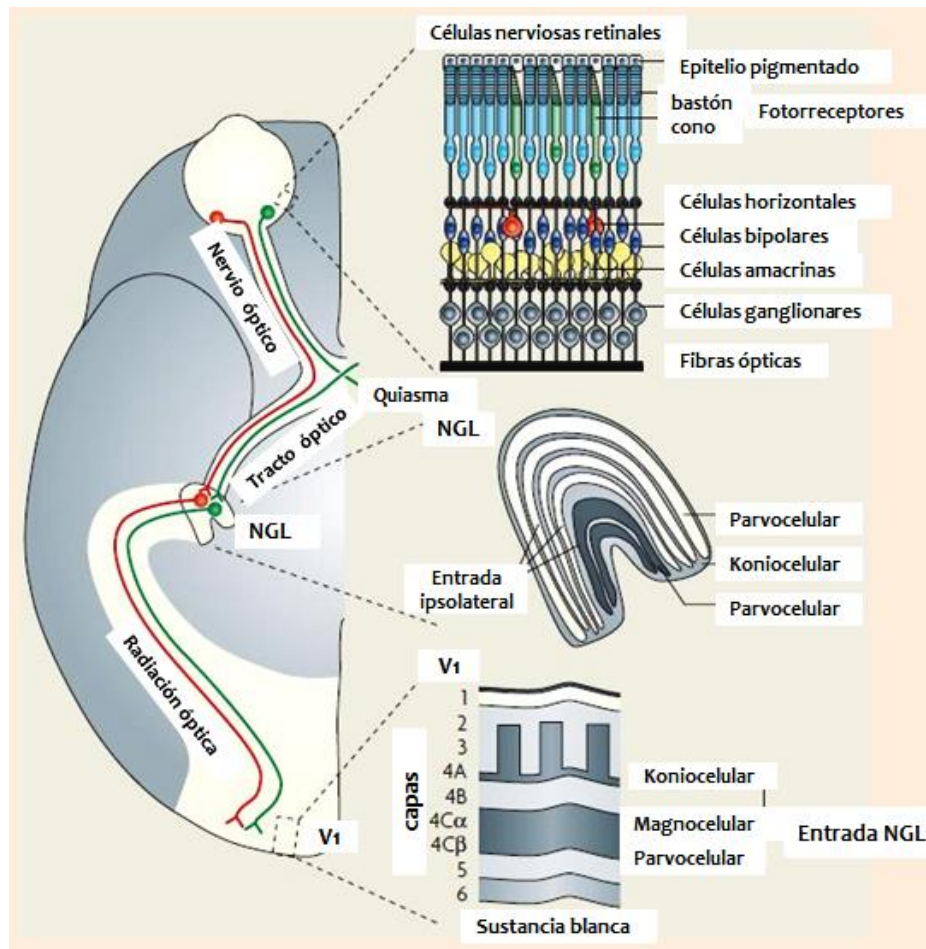


Rene Descartes (1596-1650) ⁽¹⁾, en su libro "Los Principios de Filosofía", 1644, pensaba que la glándula pineal era la rectora de la visión. Los rayos de luz impresionaban sutiles partículas dentro de los ojos; esta imagen era transmitida a la glándula pineal que servía de nexo entre mente y cuerpo. En la figura, un estímulo externo es trocado en un acto de la conciencia: apuntar con el dedo...



Entre 1600 y 1860 d.C. se obtuvo un conocimiento más básico de la anatomía del sistema visual central y su función. Se dedujo entonces la decusación parcial de las fibras ópticas en el quiasma; se describieron las proyecciones de estas fibras hacia el núcleo geniculado externo. Esta posta se consagraría en los siglos por venir como el centro de procesamiento primario de la información visual recibida por la retina y localizado en el tálamo cerebral, donde recibe la información directamente y a través de las células ganglionares que provienen de la retina a través del tracto óptico y del sistema de activación reticular. En el núcleo geniculado lateral (NGL), donde se reciben las señales de la retina para ser reenviadas al córtex visual, la división en vías neurales paralelas se mantiene, así como la clasificación en células *X-like* y *Y-like*, con propiedades similares a las encontradas en las células ganglionares de la retina del mismo nombre. Las células parvocelulares en el mono tienen campos receptivos pequeños que se traducen en altas resoluciones espaciales ^(2,3), mientras que las células magnocelulares tienen campos receptivos mayores (aunque de diferente tamaño según

sean *X-like* o *Y-like*) que, consecuentemente, dan lugar a resoluciones espaciales inferiores (4, 5, 6).

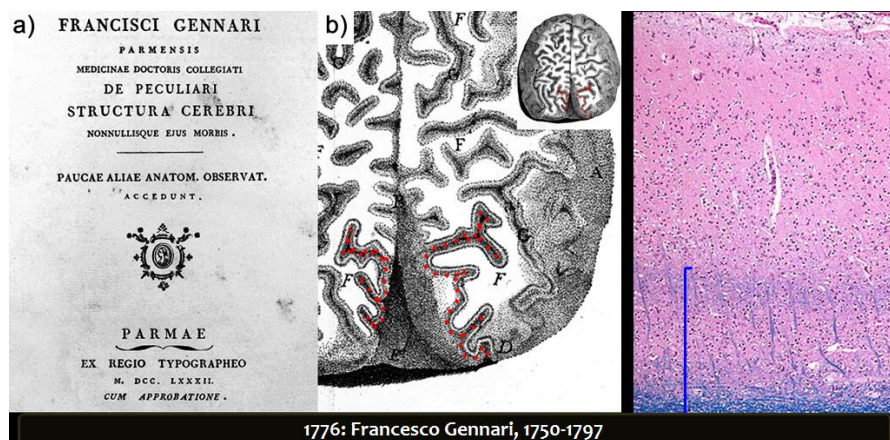


Las neuronas del NGL envían sus axones a través de la radiación óptica (ruta geniculoestriada), una vía que va a la corteza visual primaria (V1), también conocida como corteza estriada. La corteza visual primaria rodea a la cisura calcarina la cual está localizada en la parte medial y posterior del lóbulo occipital. Adicionalmente, él recibe muchas conexiones de retroalimentación desde la corteza visual primaria. Lesiones corticales occipitales accidentales o inducidas experimentalmente, se correlacionaron respectivamente con la sintomatología referida por los pacientes o producidas en animales de experimentación, conduciendo a la noción de la localización de la función visual en la corteza; además, se llevaron a cabo cuidadosamente las primeras disecciones corticales llevando a la descripción en la corteza visual primaria la línea de Gennari -en nombre de su descubridor-, un denso haz de fibras mielinizadas corriendo a través de la capa V1 4B.

En efecto, en 1776, para un joven estudiante de medicina de 23 años de Parma, Italia, llamado Francesco Gennari (1750-1797) (7), debe haber sido tremendamente emocionante descubrir y describir una fina estría blanca de mielina que corría por la materia gris del lóbulo

occipital. Bajo la impresión de que había encontrado una tercera sustancia cerebral en cortes de cerebro congelado que se encontraba investigando, describió un conjunto de líneas blancas paralelas a la superficie cortical —dos líneas en algunos lugares, solo una en otros lugares—. Esta estría visible a simple vista en muestras de cerebro frescas o fijadas, le llevó a insinuar que la corteza podía estar subdividida en regiones anatómicas separadas, sugerencia que fue revolucionaria, porque hasta entonces los anatomistas habían asumido previamente que la corteza era una lámina uniforme de tejido que carecía de subdivisiones internas.

Aunque él observó el fenómeno a lo largo de la corteza, es más prominente en la porción medial del lóbulo occipital que en la actualidad, sabemos, que esta región corresponde a la corteza visual primaria (V1). La estría se encuentra con constancia en la profundidad de la cisura o fisura calcarina y se caracteriza por la abundancia de fibras mielinizadas transversales en la capa cortical IVb. Su nombre no fue dado a la estría hasta un siglo después de su descubrimiento, cuando el más eminente científico contemporáneo Félix Vicq d'Azyr (1748-1794) lo reclamó para aquél. Lamentablemente, luego de la publicación de su primer y único libro, el talento de Gennari como anatomista disminuyó como resultado de su malsano hábito por el juego.

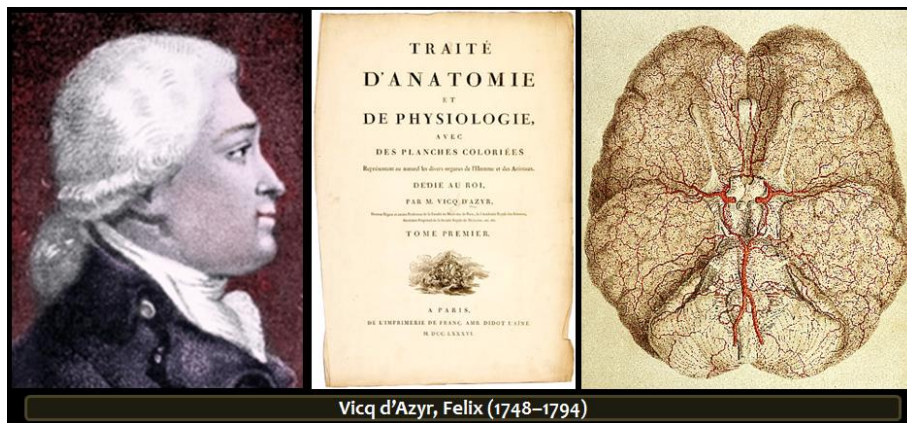


Con el limitado conocimiento de la función cerebral en su época, Gennari pudo no haber penetrado en el significado de su descubrimiento. Es la base anatómica de los dos principios más importantes de la especialización funcional en el cerebro: 1) que la corteza es una estructura laminada en la que cada capa sirve funciones específicas en el procesamiento neuronal; y 2) que esa lámina cortical comprende áreas funcionalmente especializadas que se diferencian en su anatomía laminar.

Hoy, por supuesto, es una idea bien aceptada que la corteza cerebral está dividida en docenas de áreas distintas para controlar todos los aspectos del comportamiento humano. Fue sin embargo, el descubrimiento de Gennari el que abrió la puerta para la visión

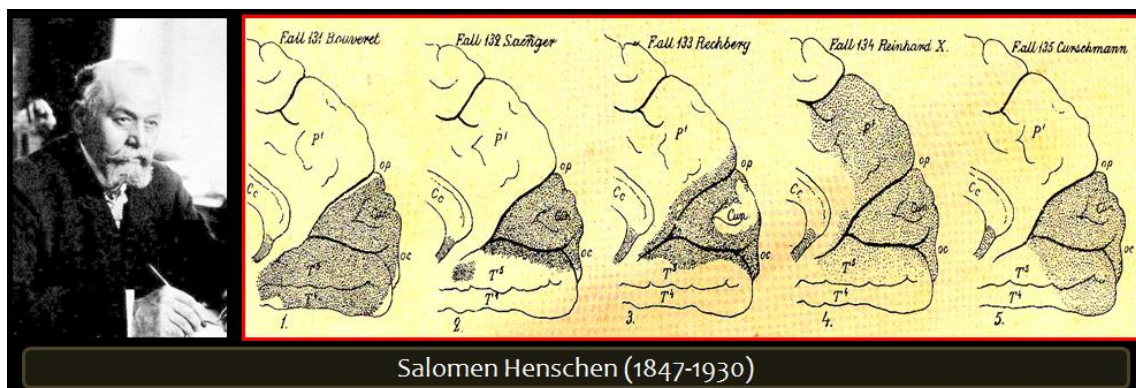
moderna de la función cortical. Irónicamente, en la identificación de la primera área cortical del cerebro, Gennari no tuvo ninguna idea de que él había tropezado con la corteza visual primaria. En su libro sobre estructura cerebral (1782) la llamó "*lineola albidior admodum eleganter*" (delgada línea blanca distinguible). Más de un siglo debió transcurrir antes de que finalmente fuera probado por Henschen, un neuropatólogo sueco, que la estría de Gennari es coextensiva con la corteza visual primaria.

La corteza visual primaria se denomina la "corteza estriada", recordando precisamente la estría blanca mencionada por Gennari.



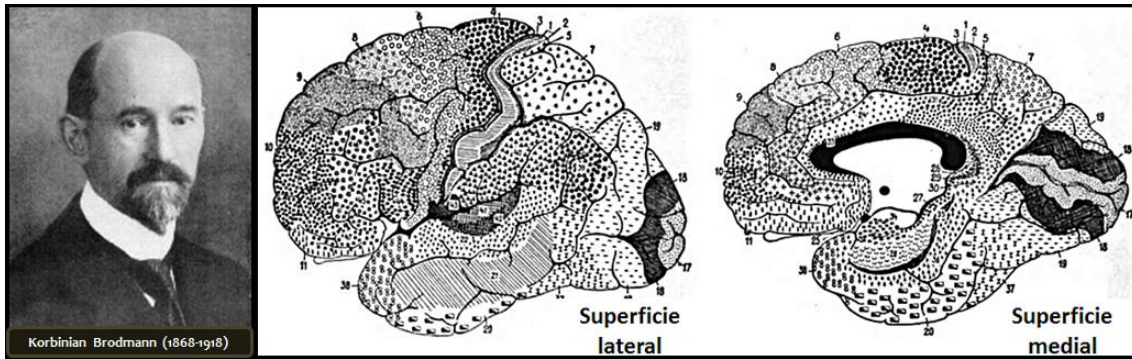
Vicq d'Azyr, Felix (1748-1794)

En 1786 ignorando la observación de Gennari el anatomista francés Félix Vicq d'Azyr (1748-1794) igualmente la describió; en los años finales del siglo XVIII la citada estría fue vista por Samuel von Sömmerring, y en 1828 fue descrita por Luigi Rolando (1773-1847).



Salomen Henschen (1847-1930)

Fue así como en 1892 Salomen Henschen (1847-1930) de la Universidad de Uppsala (Suecia), descubrió que el lóbulo occipital contenía un "mapa" del campo visual: Para demostrarlo, recolectó toda la literatura existente que llenara 2 criterios: Daño cerebral produciendo hemianopsia, e inclusión de autopsia que mostrara lesión en el hemisferio afectado contralateral. En cada caso debería comprometer el córtex occipital y un prominente surco en la superficie medial de ambos hemisferios: la cisura calcarina.



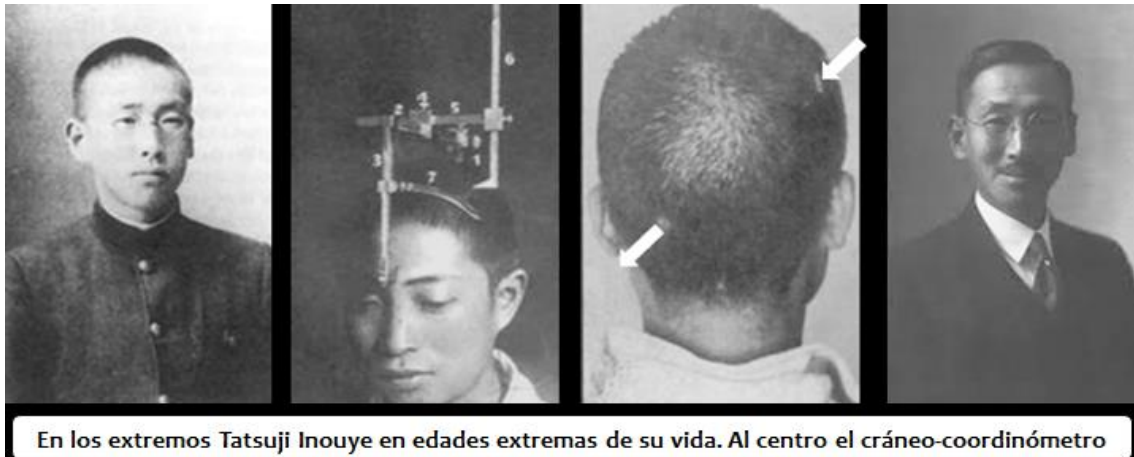
Al lado de monstruos como Alzheimer y Binswanger, Korbinian Brodmann (1868-1918), médico con formación psiquiátrica, neurológica y patológica dentro de la clásica escuela alemana, fue quien asumió la tarea de bregar entre ambos paradigmas. Inspirado además por la flamante prédica de Charles Darwin, sistematizó observaciones comparadas entre la estructura cerebral del ser humano y los primates de modo tal que los tejidos cerebrales filogenéticamente más antiguos (paleo y arquicórtex) fueron deslindados del neocórtex. Con base a repetidas y concienzudas observaciones microscópicas de múltiples cortes histológicos, estuvo en capacidad de postular la existencia de diversas áreas citoarquitectónicas (esto es, de acuerdo a la forma, disposición y densidad de las neuronas, espesor y secuenciación de las capas celulares), que agrupó en 43 áreas catalogadas con números arábigos. Su trabajo, con el título *Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues* (Estudios de localización comparativa en el córtex cerebral, basados en la arquitectura celular), fue publicado en Leipzig a fines de 1909. Como era esperable, muchas de sus observaciones debieron enriquecerse con los aportes de la potente y moderna técnica, pero su labor pionera siguió constituyendo armazón de referencia para las descripciones y mapeos efectuados de la corteza cerebral sorprendida en pleno funcionamiento.

- **El mapa y las guerras...**

Es una paradoja el que las grandes conflagraciones mundiales hayan contribuido en forma desproporcionada a nuestro conocimiento del orden y el desorden del sistema nervioso. La representación de la visión en la corteza cerebral fue explorada a principios del siglo XX mediante el examen clínico de los soldados heridos en batalla.

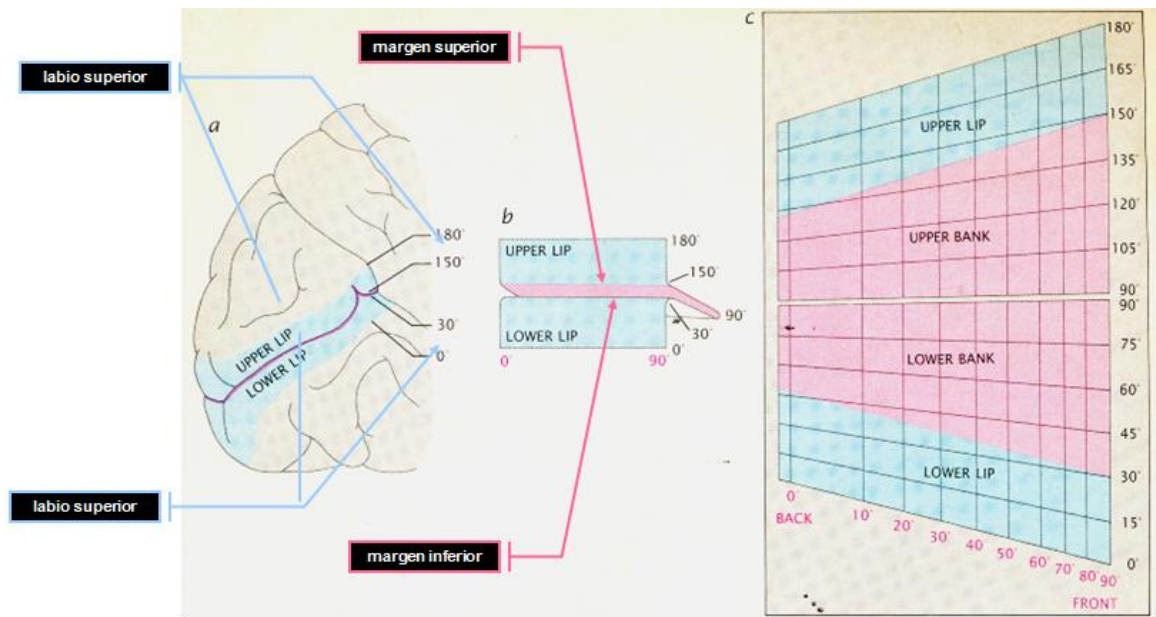
Veamos los siguientes aportes acerca de la representación del campo visual en la corteza occipital procedentes de médicos oftalmólogos que hacían su labor en el frente de guerra:

- 1901. Guerra Ruso-Japonesa. Tatsuji Inouye: "Trastornos visuales consecutivos a heridas de bala en el área cortical visual".
- 1916. Gordon Holmes: "Trastornos visuales producidos por lesiones cerebrales con referencia especial a la representación cortical de la mácula".
- 1952. JMK Spalding: "Heridas de las vías visuales. II: La corteza estriada".



En los extremos Tatsuji Inouye en edades extremas de su vida. Al centro el cráneo-coordinómetro

La Guerra ruso-japonesa (1904-1905) enfrentó cerca de 500 mil soldados proveyendo a Tatsuji Inouye (1881-1997), oftalmólogo japonés con apenas 24 años de edad, de suficientes sobrevivientes de heridas occipitales penetrantes suministrándole datos como para construir el primer mapa retinotópico de la corteza estriada que mostraba con razonable exactitud cómo el campo visual estaba representado en el cerebro humano. En su excelente monografía sobre heridas de guerra en los lóbulos occipitales muestra evidencia de que la representación del centro de la mácula debía encontrarse en el polo del lóbulo occipital. Para ello dispuso de un cráneo-coordinómetro para registrar la trayectoria de una bala a través de la cabeza (28 soldados de 80 mil heridos); en su mapa publicado en 1909, el campo visual es mapeado en la corteza visual primaria; es decir, en los labios (azul) y los márgenes (rosado) de la corteza calcarina. Utilizó un sistema de coordenadas en el cual el eje horizontal es calibrado en grados "azimuth" -el método militar más común de expresar la dirección- El centro yace a 0° y 90° de elevación, y el lado derecho del campo corresponde a los puntos a la derecha del eje vertical.



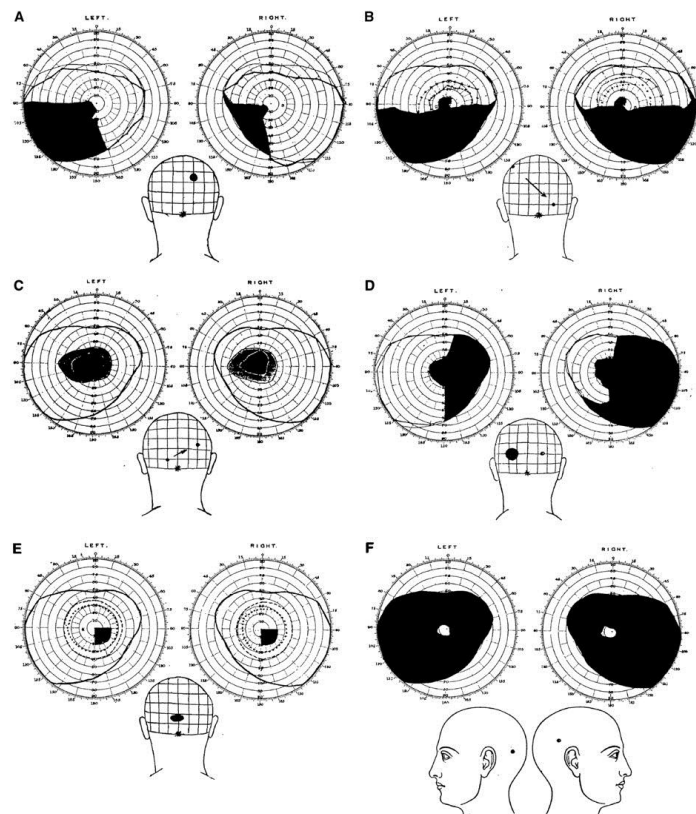
Mapa de Tatsuji Inouye (1881-1997)

Publicado en 1909, el campo visual es mapeado en la corteza visual primaria; es decir, en los labios (azul) y los márgenes (rosado) de la corteza calcarina. Utiliza un sistema de coordenadas en la cual el eje horizontal es calibrado en grados "azimut" -el método militar más común de expresar la dirección- El centro yace a 0^{oa} y 90° de elevación, y el lado derecho del CV corresponde a los puntos a la derecha del eje vertical

Con el estallido de la Primera Guerra Mundial (1914-1919) en agosto de 1914, Sir Gordon Morgan Holmes (1876-1965) solicitó se le fuera otorgada una comisión en el cuerpo médico del ejército real. Fue rechazado debido a su miopía, pero deseoso de ofrecer sus servicios, se unió a Percy Sargent, uno de los neurocirujanos de Plaza de la reina, y juntos se fueron a un Hospital de la Cruz Roja, justo detrás de la línea de batalla. Su éxito en el tratamiento del trauma espinal y del cerebro, condujo a una reconsideración de sus aptitudes, así que fue nombrado neurólogo consultor de los ejércitos británicos en Francia. Justo allí en el mencionado hospital, tras las líneas de batalla, fue donde se inició su estudio de la relación entre las heridas cerebrales producto de misiles y las consecuencias fisiológicas del trauma cerebral. La mayoría de los soldados se estudiaron en camillas estrechas con un perímetro de mano; rara vez se empleó una pantalla de Bjerrum modificada (un paño negro sobre una doble hoja de papel de clavado en un tablero, con un dibujo como el punto de fijación y a un metro), o con perímetro McHardy.

El estudio proveyó el material necesario para realizar una completa cartografía topográfica del centro de la visión cortical primaria y su correlato con el campo visual, que aún es la base de nuestra moderna interpretación de la campimetría. Como resultado de sus observaciones sobre más de 2000 casos de lesiones encefálicas en 18 meses y el análisis detallado de 23 de ellos con lesiones de la

corteza occipital producto de heridas por arma de fuego en la región occipital, concluyó que Inouye estaba en lo correcto al deducir que la localización de la visión macular se encontraba en la extremidad más posterior del área visual; pero además, él agrega más detalles deduciendo que la periferia del campo probablemente se encuentra en el extremo anterior de la área visual. Su esquema rápidamente suplantó el de Inouye porque era de más fácil entendimiento. Es de hacer notar, que Holmes comentaba sobre la rareza de cuadrantanopsias superiores en sus pacientes y lo atribuyó "al hecho de que las heridas penetrantes de parte-a-parte en la zona inferior del área estriada son capaces de inducir daño cerebeloso, lo cual es notoriamente fatal". . La evidencia es clara: Henschen es correcta localización inferior representación retina a la corteza calcarina superior; y la ausencia relativa de casos con defectos cuadrantic superiores se explica por la alta tasa de letalidad de las lesiones a la corteza estriada inferior debido al concomitante cerebeloso (y seno venoso) daño



En 1952 Spalding publicó una revisión del mapa de Holmes basada en los hallazgos clínicos en veteranos heridos con injurias penetrantes por balas a gran velocidad en la Segunda Guerra Mundial. A pesar de que su mapa otorga ligeramente más córtex a la visión central que el de Holmes, asigna aún una proporción insuficiente. Daniel y Whitteridge publicaron el primer mapa completo de la corteza estriada en el macaco basado en registros con microelectrodos, acuñando el término "factor de ampliación lineal" para referirse a los milímetros de corteza que representan 1° de campo visual a cualquier

excentricidad dada. Sus datos muestran una relación superior a 40:1 en el factor de ampliación lineal entre la fóvea (0° de excentricidad) y la periferia (60° de excentricidad). El

Factor de ampliación de área _milímetros cuadrados de córtex / grados²- tiene una relación superior a 1.000:1 entre la fóvea y los 60°. Van Essen y colaboradores también han estudiado la representación del campo visual en la corteza estriada del macaco; sus resultados concuerdan en forma notable con los presentados por Daniel y Whitteridge.

En 1991 Horton y Hoyt probaron la exactitud del mapa retinotópico de la corteza estriada humana de Gordon Holmes correlacionando la resonancia magnética con defectos homónimos del campo en pacientes con lesiones del lóbulo occipital claramente definidas. Sus resultados indicaron que Holmes había subestimado la magnificación cortical de la visión central. En un mapa revisado de la corteza estriada humana, ampliaron el área dedicada a la visión central y redujeron el área dedicada a la visión periférica. Estos cambios del mapa de la corteza estriada humana están en coincidencia con los datos reportados en especies de primates no humanos.

En él se muestra cómo el área de corteza correspondiente al centro del campo visual es desproporcionadamente mayor en los planos vertical y horizontal. El diagrama de Inouye sólo mostraba la magnificación horizontal. De manera ordenada el Mapa de Holmes, muestra la representación topográfica del hemicampo contralateral. El meridiano vertical está representado en profundidad a lo largo del perímetro de la corteza estriada. La representación del meridiano horizontal corre a lo largo de la base de la cisura calcarina. La representación foveal está localizada en el polo occipital, donde la corteza estriada se extiende cerca de 1 cm hacia la convexidad lateral del lóbulo occipital (*operculum*). La periferia está representada en su porción más anterior.

Siendo que la retina central está más densamente poblada de células especializada para la visión central, tanto Inouye como Holmes le adjudicaron una reducida representación en la corteza estriada. Así, a los 15° de visión central, ambos le asignaron 25% de la superficie del área estriada.

Este concepto fue avalado por. JMK Spalding en 1952: "Heridas de las vías visuales. II: La corteza estriada".

Hemos preparado una versión revisada de estos mapas con la ayuda de resonancia magnética, una técnica de imágenes de alta resolución que permite la correlación directa de las lesiones del lóbulo occipital con defectos del campo visual en pacientes:

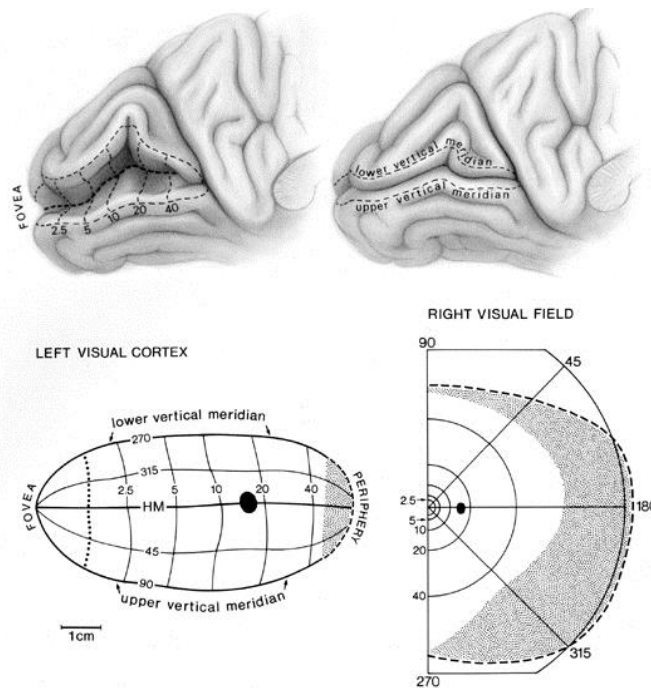


Figura Mapa retinotópico de la corteza estriada humana. La parte superior derecha muestra lóbulo occipital izquierdo, con la mayor parte de la corteza estriada ubicada en la grieta o profundidad de la fisura calcarina. Parte superior izquierda muestra la fisura abierta, con la distancia (excentricidad) de la fovea (centro de la mirada) marcada en grados. El meridiano horizontal (HM) se ubica más o menos a lo largo de la base de la fisura. La parte inferior izquierda muestra el mapa de la grieta la fisura calcarina aplanada artificialmente. Los puntos representan: Polo occipital; el 1° central se encuentra en la convexidad lateral expuesta, aunque esto varía de persona a persona. Téngase en cuenta las inmensas dimensiones de la visión central. Óvalo oscuro = punto ciego, zona punteada = media luna o creciente monocular (Horton & Hoyt, Arch Ophthal. 1991; 109:861).

En 1991 Horton y Hoyt probaron la exactitud del mapa retinotópico la corteza estriada humana de Gordon Holmes correlacionando la resonancia magnética con defectos homónimos del campo en pacientes con lesiones del lóbulo occipital claramente definidas. Sus resultados indicaron que Holmes había subestimado la magnificación cortical de la visión central. En un mapa revisado de la corteza estriada humana, ampliaron el área que dedicada a la visión central y redujeron el área dedicada a la visión periférica. Estos cambios del mapa de la corteza estriada humana están en coincidencia con los datos reportados en especies de primates no humanos

La característica más llamativa del mapa del campo visual es la enorme fracción de corteza visual asignada a la representación de la visión central. Alrededor del 55% de la superficie de la corteza visual primaria se dedica a la representación de la central de los 10° centrales de visión. El "factor cortical de la ampliación"--los milímetros de la corteza que representan grado a grado del campo visual, tiene una proporción de más de 40: 1 entre la fovea (0° excentricidad) y la periferia (60° excentricidad)-. La representación temporal de la media luna (paneles inferiores zona punteada, figura 1,

constituye sólo alrededor del 5% de la superficie total de la corteza visual primaria. La representación de la visión central es muy ampliada en comparación con la visión periférica, para que el área cortical dedicado a las 1° centrales del campo visual aproximadamente igual a toda el área cortical correspondiente al creciente temporal monocular

La representación temporal de la media luna (paneles inferiores zona punteada, figura 1), constituye sólo alrededor del 5% de la superficie total de la corteza visual primaria. La representación de la visión central es muy ampliada en comparación con la visión periférica, para que el área cortical dedicado a las 10 central del campo visual aproximadamente igual al área cortical al creciente temporal monocular total..

Empleando métodos electrofisiológicos modernos de la corteza estriada se han delineado cuidadosamente mapas que han mostrado que la visión central ocupa una enorme fracción de la corteza occipital en primates del Viejo Mundo. Por ejemplo, en el mono macaco los 15° de visión central ocupan cerca del 70% de la superficie de área total de la corteza estriada. Ello ha promovido una revisión de los mapas de Inouye y Holmes

Inouye (1909) y Holmes (1916) infravaloraron el "factor de magnificación central": 15° de visión = 25% de superficie Horton y Hoyt (1991) expandieron el área asignada a la visión central y redujeron la correspondiente a la visión periférica: 15° = 70% de superficie

Cerca del 55% de la superficie del área visual primaria está dedicada a la representación de los 10° centrales de visión. El "factor de magnificación" -los milímetros de corteza que representan 1° en el campo visual- tiene una relación de más de 40:1 entre la fóvea, 0° de excentricidad y la periferia 60° de excentricidad.

La representación del creciente temporal constituye sólo cerca de 5% de la superficie de área total de la corteza visual primaria. La representación central de la visión está grandemente magnificada comparada con la visión periférica, así que el área destinada al primer grado 1° del campo visual groseramente igual al área cortical destinada a todo el creciente temporal monocular

En primates superiores la fóvea comprende los 3° centrales de la retina, y es un área aproximadamente circular privada de células ganglionares (umbo) pero rodeada de una región anular de múltiples y densas capas de células ganglionares (depresión foveal)

Referencias

1. Florez Miguel C. Descartes, Rene *Obra completa*. Biblioteca de Grandes Pensadores. Madrid: Editorial Gredos. (2011) ISBN 9788424920807.
2. Derrington AM, Lennie P. Spatial and temporal contrast sensitivities of neurones in lateral geniculate nucleus of macaque. *J Physiol*, 1984;357:291-340.
3. Norton TT, Casagrande VA, Irvin GE, Sesma MA, Petry HM Contrast sensitivity function of W-, X- e Y like relay cells in lateral geniculate nucleus of bush baby (*Galago crassicaudatus*). *J Neurophysiol*, 1988; 59: 1639-1656.
4. Wiessel TN, Hubel DH. Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of rhesus monkey. *J. Neurophysiol*, 1966; 29: 1115-1156.
5. Enroth-Cugell C, Robson JG. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J Physiol (London)*, 1966;187: 517-552.
6. Enroth-Cugell C, Shapley RM. Adaptation and dynamics of the retinal ganglion cells of the cat. *J Physiol (London)*, 1973;233: 271-309.
7. Gennari F. *De Peculiari Structura Cerebri*. Parma. Ex Regio Typographico. 1782
8. Inouye T. *Die Schstorungen bei Schussverletzungen der kortikalen Sehspahre nach Beobachtungen an Verwundeten der letzten japanischen Kriege*. Leipzig: W. Engelmann. 1909.
9. Holmes G, Lister WT. Disturbances of vision from cerebral lesions, with special reference to the cortical representation of the macula. *Brain* 1916;39:34-73.
10. Holmes G. Disturbances of vision by cerebral lesions. *Br J Ophthalmol*. 1917;2:353-384.
11. Holmes G. The organization of the visual cortex in man. *Proc R Soc Lond Series B (Biol)*.1945;132:348-361.
12. Spalding JMK. Wounds of the visual pathway. Part II: The striate cortex. *J Neurol Neurosurg Psychiatr*. 1952,15:169-183
13. Van Essen DC, Newsome WT, Maunsell HR. The visual field representation in striate cortex of the macaque monkey: asymmetries, anisotropies, and individual variability. *Vis Res*. 1984;24:429-448.
14. Glickstein M. The discovery of the visual cortex. *Sci Am*. 1988;259:118-127.
15. Horton JC, Hoyt WF. The representation of the visual field in human cortex: a revision of the classic Holmes map. *Arch Ophthalmol*. 1991;109:816-824.
16. K de Brodmann. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde en ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. *Leipzig*: Barth; 1909.

Un gran interés en neurociencias fue la parcelación del cerebro en áreas anatómica y funcionalmente diferenciadas y relevantes. El trabajo definitorio en este campo fue de Brodmann (1), que dividió en segmentos más de 50 áreas corticales en el cerebro humano basándose en las diferencias histológicas locales de capas celulares corticales. Muchos de estos límites citoarquitectónicos han demostrado tener importancia funcional sobre la base de estudios de la lesión en pacientes y, más recientemente, sobre la base de las técnicas de imagen funcionales in vivo. Un paso crítico es correlacionar adecuadamente los sitios de mayor actividad funcional con áreas anatómicas. Sin embargo, la alta variabilidad interindividual, como observado por técnicas histológicas (2 – 4), requiere de técnicas que permitan in vivo parcelación de la corteza del cerebro humano individual en áreas específicas.

Referencias

Blakemore C y Vital-Durand F (1981). Distribution of X- and Y-cells in the monkey's lateral geniculate nucleus. J.Physiol, 320:17P-18P.

Cleland BG, Levick WR y Snaderson KJ (1973) Properties of sustained and transient ganglion cells in the cat's retina and an overall classification. J.Physiol., 240: 457-492.

Cowey, A y Wilkinson, F (1991) The role of the corpus callosum and extriate cortex visuakl areas in stereoacuity in macaque monkeys, Neuropsychologia, 29, 465-79.

DeMonasterio FM y Gouras P (1975) Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. J.Physiol, 251: 167-195.

Derrington AM y Lennie P (1984). Spatial and temporal contrast sensitivities of neurones in lateral geniculate nucleus of macaque. J.Physiol, 357:291-340.

DeMonasterio FM, Gouras P y Tolhurst DJ (1975b) Concealed colour opponency in ganglion cells of the rhesus monkey retina. J.Physiol, 251: 197-216.

DeMonasterio FM y Gouras P (1975) Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. J.Physiol, 251: 167-195.

De Valois RL, Morgan HC, Poolson MC, Mead WR y Hull EM. (1974a). Psychophysical studies of monkey vision. I Macaque luminosity and colour vision tests. Vision Res, 14: 53-67.

De Valois RL, Morgan HC y Snodderly DM (1974b). Psychophysical studies of monkey vision.III.Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. Vision Res, 14:53-67.

De Valois RL, Abramov I y Jacobs GH(1966) Analysis of the response patterns of LGN cells. J.

Opt. Soc. Am, 56:966-977.

Dreher B, Fukada Y y Rodieck RW (1976) Identification, classification, and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nuclei of macaques. J.Physiol (London), 258: 433-452.

Enroth-Cugell C y Robson JG (1966) The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. J.Physiol (London), 187: 517-552

Enroth-Cugell C y Shapley RM (1973) Adaptation and dynamics of the retinal ganglion cells of the cat. J.Physiol (London), 233: 271-309.

Gouras P (1968) Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. J.Physiol, 199: 533-547.

Hammond P, y Pomfrett CJD(1991) Interocular mismatch in spatial frequency and directional characteristics of striate cortical neurones, Experimental Brain Research, 85, 631-40.

Hicks TP, Lee BB y Vidyasagar TR (1983) The responses of cells in macaque lateral geniculate nucleus to sinusoidal gratings. J.Physiol (London), 337:183-200

Hubel, DH y Wiesel, TN (1962) Receptive fields, binocular interactions and functional architecture of the cat's visual cortex. J. of Physiol, (106-54)

Hubel, DH y Wiesel, TN (1970) Stereoscopic vision in the macaque monkey, Nature,225, 41-2.

Ikeda H y Wrigth MJ (1972) Receptive field organization of sustained and transient retinal ganglion.

Ingling CR y Martinez Uriegas E. (1985) The spatiotemporal properties of the r-g- X-cell channel, Vision Res.,25: 33-38

Irvin GE, Norton TT y Casagrande VA. (1986) Receptive field properties derived from spatial contrast sensitivity measurements of primate LGN cells. Invest. Ophthalmol. Vis. Sci. (suppl), 27: 16.

Kaplan E y Shapley RM (1986). The primate retina contains two types of ganglion cells, with high - and lowcontrast sensitivity. Proc. Nat. Acad. Sci., 83 :2755-57.

Kelly DH (1983) Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds. J. Opt. Soc. Am.,73: 742-750

Kuffner SW (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. J. Neurophysiol, 16: 37-68

Lennie P. (1980) Parallel Visual pathways: a review. Vision Res ,20:561-594

- Livingstone HS y Hubel DH (1988) Segregation of form,color, movement and depth: anatomy, physiology and perception. *Science*, 240:740-749
- Lu C, y Fender DH(1972) the interaction of colour and luminance in stereoscopic vision, In. *Ophthalmol. And VisSci*, 11, 482-90.
- Lund JS (1988) Anatomical organization of macaque monkey striate visual cortex. *Ann. Rev. Neurosci.*, 11:253-288
- Lund JS, Lund RD, Hendrickson AE, Bunt AH y Fuchs AF (1975) The origin of afferent pathways from the primary cortex,area 17, of the macaque monkey as shown by retrograde transport of horseradish peroxidase.*J.Comp.Neurol.*, 164:287-304
- Marrocco, RT, McClurkin JW y Young RA (1982) Spatial summation and conduction latency classification of cells of the lateral geniculate nucleus of macaques. *J.Neurosci.*, 2:1275-1291.
- Merigan WH y Maunsell JHR (1990) Macaque vision after magnocellular lateral geniculate lesions. *Visual Neurosci.*, 5:347-352
- Merigan WH, Katz LM y Maunsell JHR (1989) contribution of the primate parvocellular pathway to acuity and contrast sensitivity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 30: 53
- NortonTT, Casagrande VA, Irvin GE, Sesma MA y Petry HM (1988) Contrast sensitivity function of W-, X- e Ylike relay cells in lateral geniculate nucleus of bush baby (*Galago crassicaudatus*). *J. Neurophysiol.*, 59: 1639-1656.
- Poggio GF (1991) The physiological basis of stereoscopic vision, in *Vision and visual dysfunction*, Vol.9, Binocular vision.
- Ramón y Cajal, S (1911) *Histologie du system nerveux de l'homme et des vertebrés*. A.Maloine, Paris.
- Rogers BJ y Cagenello R(1989) Disparity curvature and the perception of three dimensional surfaces, *Nature*,339,135-7
- Schiller PH, Logothetis NK y Charles ER (1990) Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature*, 343: 68-69.
- Shapley R, Kaplan E y Soodak R (1981) Spatial summation and contrast sensitivity of X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of the macaque. *Nature*, 292: 543-545.
- Sherman SM, Wirlson JR, Kaas JH y Webb SV (1976) X- and Y-cells in the dorsal geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivigatus*). *Science*, 192:475-477.
- Tigges J, Tigges M, Anshel S, Cross NA, Letbetter WD y McBride RL (1981) Areal and

laminar distribution of neurons interconnecting the central visual area 17, 18, 19 and MT in squirrel monkey (saimiri). J. Comp. Neurol., 202: 539-560.

Wiesel TN y Hubel DH (1966) Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of rhesus monkey. J. Neurophysiol, 29: 1115-1156