

# Sistemas sensoriales y motores

Pilar Aiviar  
Leonel Gómez  
Alejandro Maiche  
Ana Moreno Alcázar  
David Travieso

PID\_00153742



Universitat Oberta  
de Catalunya

[www.uoc.edu](http://www.uoc.edu)



# Índice

<b>Introducción</b> .....	7
<b>Objetivos</b> .....	10
<b>1. La visión: de los fotorreceptores a la percepción</b> .....	13
1.1. Primeros pasos en la visión .....	13
1.1.1. La luz .....	13
1.1.2. El ojo .....	14
1.1.3. Los fotorreceptores y la transducción .....	18
1.1.4. Fotorreceptores .....	20
1.1.5. Distribución de los fotorreceptores en la retina .....	23
1.1.6. Circuitos retinianos para detectar cambios de luminancia .....	25
1.1.7. Detección de contrastes y cambios rápidos en la luminancia .....	31
1.2. Hacia la corteza .....	35
1.2.1. Nervio óptico .....	38
1.2.2. Núcleo geniculado lateral .....	40
1.2.3. Vías para el transporte de la información visual .....	43
1.2.4. Corteza visual primaria .....	46
1.3. Procesamiento cortical .....	52
1.3.1. Percepción .....	54
1.3.2. Procesamiento <i>top-down</i> y <i>bottom-up</i> : intercomunicación entre áreas .....	69
1.3.3. Ilusiones visuales: ventanas al funcionamiento del sistema visual .....	70
1.4. Percepción activa .....	73
1.4.1. Movimientos oculares .....	73
1.4.2. Visión activa .....	78
<b>2. Audición y sistema vestibular</b> .....	79
2.1. Anatomía del oído .....	79
2.2. La transducción .....	82
2.3. Vías auditivas .....	83
2.3.1. Descripción de la vía auditiva central y la corteza auditiva .....	84
2.4. Codificación de los sonidos .....	87
2.4.1. Codificación del tono .....	87
2.4.2. Codificación del volumen .....	87
2.4.3. Codificación del timbre .....	88
2.5. Percepción de la localización espacial del sonido .....	89

2.5.1.	Localización del sonido mediante diferencias de fase ...	90
2.5.2.	Localización del sonido mediante el timbre .....	90
2.6.	Sistema vestibular .....	90
2.6.1.	Anatomía del órgano vestibular .....	91
2.6.2.	Vías vestibulares .....	94
<b>3.</b>	<b>Sentidos químicos: gusto y olfato.....</b>	<b>95</b>
3.1.	El gusto .....	95
3.1.1.	Anatomía de los receptores gustativos .....	95
3.1.2.	La transducción .....	97
3.1.3.	La vía gustativa .....	98
3.1.4.	Codificación neural de los estímulos gustativos .....	100
3.2.	El estímulo olfativo .....	101
3.2.1.	Anatomía del órgano olfatorio .....	101
3.2.2.	La transducción .....	102
3.2.3.	La vía olfatoria .....	103
3.2.4.	Codificación de los estímulos olfatorios .....	103
<b>4.</b>	<b>El sistema somatosensorial o los sentidos corporales.....</b>	<b>105</b>
4.1.	Características generales del sistema somatosensorial .....	105
4.2.	La piel, estímulos y receptores somatosensoriales .....	106
4.2.1.	La piel .....	106
4.2.2.	Los estímulos sensoriales .....	107
4.2.3.	Los receptores somatosensoriales .....	108
4.3.	Las vías somatosensoriales .....	112
4.4.	La organización cortical del tacto .....	116
4.4.1.	Área somatosensorial primaria .....	117
4.4.2.	Áreas somatosensoriales secundarias .....	120
4.5.	Cualidades y psicofísica del tacto .....	120
4.6.	La percepción háptica .....	123
4.6.1.	El tacto dinámico .....	124
4.6.2.	¿Tacto para el reconocimiento y tacto para la acción? La posibilidad de una división percepción-acción en el sistema somatosensorial .....	127
4.7.	Percepción del dolor y la temperatura .....	128
4.7.1.	El dolor .....	128
4.7.2.	La temperatura .....	132
4.8.	Alteraciones del tacto: déficits sensoriales, el miembro fantasma y las agnosias táctiles .....	134
<b>5.</b>	<b>El sistema motor.....</b>	<b>136</b>
5.1.	Características generales del sistema motor .....	136
5.2.	El músculo .....	138
5.2.1.	Anatomía de las fibras musculares .....	138
5.2.2.	Bases fisiológicas de la contracción muscular .....	143
5.2.3.	Retroalimentación sensorial .....	145
5.3.	Movimientos reflejos .....	148

5.3.1.	Estructura anatómica de la médula espinal .....	149
5.3.2.	Reflejos monosinápticos .....	150
5.3.3.	Reflejos polisinápticos .....	151
5.4.	Vías descendentes .....	154
5.5.	Organización de la corteza motora .....	161
5.5.1.	Corteza motora primaria .....	162
5.5.2.	Áreas premotoras .....	165
5.5.3.	Integración sensoriomotora .....	168
5.6.	El tronco encefálico, los ganglios basales y el cerebelo .....	172
5.6.1.	El tronco encefálico .....	173
5.6.2.	Los ganglios basales .....	174
5.6.3.	El cerebelo .....	181
5.7.	El control de los movimientos complejos .....	192
5.7.1.	Movimientos oculares .....	192
5.7.2.	Locomoción y equilibrio .....	194
5.7.3.	Producción del habla .....	195
5.8.	Déficits motores .....	197
5.8.1.	Las apraxias .....	198
5.8.2.	La enfermedad de Parkinson .....	198
5.8.3.	La corea de Huntington .....	199
<b>Ejercicios de autoevaluación.....</b>		<b>201</b>
<b>Solucionario.....</b>		<b>208</b>
<b>Abreviaturas.....</b>		<b>210</b>
<b>Bibliografía.....</b>		<b>211</b>



## Introducción

Como dice Francis Crick en una cita apócrifa de *Alicia en el País de las Maravillas*, “no somos más que un montón de neuronas”. La motivación del apartado 1 de este módulo es entender qué es lo que sucede en nosotros, en tanto “montón de neuronas”, cuando abrimos los ojos y tenemos una vívida experiencia del mundo físico a partir de la imagen invertida y con muy poco detalle que se forma en nuestras retinas. No conocemos todos los detalles de este proceso, pero combinando información proveniente de muy distintas fuentes y obtenida con muy variadas técnicas, se ha podido construir un modelo neurofisiológico de organización y funcionamiento del sistema visual.

Si alguna vez nos hemos puesto a pensar en cómo es esto de “ver”, tal vez se nos haya ocurrido comparar el sistema con una máquina fotográfica. Simplificando mucho, podríamos decir que la metáfora es útil: hasta cierto punto, el ojo funciona como una cámara oscura, que es la base del funcionamiento de una cámara fotográfica. Pero, si intentamos llevar esta metáfora más lejos, su poder explicativo termina y empieza a confundirnos: ¿acaso podemos preguntarle a una cámara fotográfica qué es lo que hay en las fotos que registra? Sin embargo, para nosotros resulta trivial identificar los objetos en nuestro campo de visión: un libro, un ordenador, la lámpara, etc. Ver es mucho más que formar una imagen.

Más aún, en una cámara fotográfica (digamos, digital, por ejemplo) las intensidades y longitudes de onda de la luz incidente en los fotosensores es convertida, codificada, en un conjunto de valores que representan directamente las características de la luz en ese punto de la imagen. En la retina, la energía lumínica es transducida. Es decir, se transforma en otra cosa y es codificada en un lenguaje propio del sistema nervioso: trenes de potenciales de acción. Estos trenes de potenciales de acción no codifican exactamente las características de la luz incidente en ese punto de la retina, sino que, como veremos, son el producto de una función más complicada aplicada sobre lo que la luz provoca en los fotosensores de la retina.

El conjunto del sistema visual, operando sobre esta codificación de una proyección plana (en las dos dimensiones de la retina) de la realidad física, produce de alguna manera una vívida experiencia tridimensional y en colores. Para esto veremos que la información que sale de los ojos es transmitida al cerebro, pasando por el tálamo, y allí es procesada en varias zonas que interactúan de manera compleja y a veces con resultados sorprendentes. Por ejemplo, ciertos pacientes con lesiones en la corteza parietal posterior pueden describir un objeto por sus características, incluso dibujarlo, pero aun así no pueden decir de qué objeto se trata. A este tipo de déficits se los conoce como agnosias.

## Agnosias

El concepto de agnosia visual se utiliza para designar déficits de reconocimiento visual que no se explican por alteraciones en el nivel sensorial. Un tipo particular de estos déficits son las agnosias asociativas, que se caracterizan por una incapacidad para reconocer significativamente los objetos. Las personas que padecen este tipo de agnosias son perfectamente capaces de copiar un dibujo e incluso de ejecutar una tarea de correspondencia entre figuras, pero fallan en el nombramiento del objeto que ven, en imitar su uso y en su categorización semántica. Este tipo de pacientes suelen ser capaces de describir los detalles de los objetos, e incluso pueden identificar el objeto mediante otros canales sensoriales diferentes al visual.

La audición, que se trata en el apartado 2, es un sentido muy importante para el ser humano, puesto que de él depende que adquiramos una herramienta que utilizamos diariamente y que nos es muy útil para poder comunicarnos con los demás: el lenguaje. Los niños pequeños aprenden a hablar oyendo. Por este motivo, todos aquellos bebés que nacen con una alteración auditiva nunca pueden desarrollar el lenguaje y, como consecuencia, difícilmente podrán aprender a leer y a escribir, ya que estas dos capacidades dependen fundamentalmente de haber adquirido y consolidado previamente un código lingüístico oral.

La audición, además de ser importante para comunicarnos con los demás, también es un sentido que ha sido muy útil para la supervivencia de la especie, pues gracias a él hemos sido capaces, y de hecho lo seguimos siendo, de detectar ruidos o señales que nos indiquen que un peligro se encuentra cerca de nosotros.

Hemos de tener presente que muchas de las actividades de ocio con las que disfrutamos son posibles gracias al buen funcionamiento de este sentido. De otro modo, no podríamos escuchar música, salir a bailar, ir al cine a ver una película (a menos que pusieran subtítulos), y lo mismo sucedería con programas, series, películas de televisión, etc.

Por otra parte, dentro del sistema auditivo nos encontramos con otro pequeño órgano del que dependemos muchísimo: el sistema vestibular. Gracias a éste podemos caminar, correr, saltar, ir en bicicleta, en moto, etc., todo ello sin caernos al suelo, puesto que una de las funciones principales de este sentido es mantener el equilibrio. Una alteración grave en este órgano podría traernos la pésima consecuencia de tener que estar postrados en una cama, privados de realizar infinidad de actividades.

De los cinco sentidos que tenemos los humanos, el gusto y el olfato –que se tratan en el apartado 3 de este módulo– son considerados sentidos químicos, puesto que tanto los estímulos gustativos como olfativos interactúan con sus respectivos receptores de manera química.

Estos dos sentidos tienen funciones adaptativas, entre las que se encuentra proporcionarnos información sobre si un alimento está en buen o mal estado y, por tanto, si es adecuado o no consumirlo. En el caso de los animales, el olfato informa a los machos si las hembras están o no receptivas para copular,



determinados depredadores pueden seguirle el rastro a futuras presas, etc. Sin embargo, estos sentidos también nos permiten poder disfrutar de determinadas actividades culturales, e incluso existen profesiones que dependen básicamente de ellos, como es el caso de la gastronomía y la degustación de vinos.

## Objetivos

Los objetivos básicos que debe haber conseguido el estudiante, una vez trabajados los contenidos de este módulo, son los siguientes:

1. Conocer los mecanismos por los que la imagen generada por la óptica del ojo en la retina es transducida en señales neuroquímicas.
2. Entender que la función primordial del sistema visual es garantizar la supervivencia del individuo y, en este sentido, todo procesamiento de información está orientado hacia la consecución de este objetivo.
3. Comprender el concepto de modularidad en el cerebro y sus aplicaciones en el sistema visual, conociendo al mismo tiempo las diferentes estructuras que realizan diferentes tipos de procesamiento de información en dicho sistema.
4. Conocer las diferentes estructuras que componen la vía visual desde el punto de vista fisiológico y anatómico.
5. Aprender la organización que tiene la corteza visual primaria y su relación con los aspectos conscientes de la percepción visual.
6. Estudiar las características más importantes del procesamiento cortical considerando como casos particulares la percepción del brillo, del color, de la forma y del movimiento.
7. Entender que la interacción entre nuestra biología y el mundo en el que vivimos se relaciona con algunos de los fenómenos particularmente intrigantes de la percepción como, por ejemplo, las ilusiones visuales.
8. Comprender que la percepción no es un proceso pasivo de recepción de información, sino que, por el contrario, se trata de un proceso activo de búsqueda de información que implica también aspectos del sistema motor.
9. Saber qué es el sonido y qué características tiene.
10. Conocer la anatomía, tanto externa como interna, del órgano auditivo.
11. Conocer el proceso por el que la energía sonora es transformada en energía eléctrica para que nuestro sistema nervioso pueda procesarla.

- 12.** Saber cuáles son las principales vías por las que viaja la información sonora desde el oído hasta la corteza auditiva primaria.
- 13.** Conocer cómo se codifican las diferentes propiedades de los sonidos en el cerebro.
- 14.** Saber qué es el sistema vestibular, donde se encuentra localizado y cuál es su función principal.
- 15.** Conocer cuáles son las principales vías por las que viaja la información del sistema vestibular hasta la corteza cerebral.
- 16.** Saber qué es el gusto y dónde se encuentran localizados los receptores de este sentido.
- 17.** Conocer la anatomía de los receptores gustativos.
- 18.** Conocer el proceso por el que la información proveniente de los estímulos gustativos es transformada en energía eléctrica para que nuestro sistema nervioso pueda procesarla.
- 19.** Saber cuáles son las principales vías por las que viaja la información gustativa desde la lengua hasta la corteza gustativa primaria.
- 20.** Saber cómo se codifican los diferentes sabores en el nivel neural.
- 21.** Conocer la anatomía del sistema olfativo.
- 22.** Conocer el proceso por el que la información proveniente de los estímulos olfativos es transformada en energía eléctrica para que nuestro sistema nervioso pueda procesarla.
- 23.** Saber cuáles son las principales vías por las que viaja la información olfativa desde la nariz hasta la corteza olfativa primaria.
- 24.** Saber cómo se codifican los diferentes olores en el nivel neural.
- 25.** Conocer las bases del sistema somatosensorial y las estructuras periféricas y centrales implicadas en la percepción de los contactos con el exterior del cuerpo y de las relaciones internas de las diferentes partes del cuerpo.
- 26.** Conocer algunos de los trastornos que afectan al sistema somatosensorial.
- 27.** Conocer las bases del sistema motor y las estructuras periféricas y centrales implicadas en el control de nuestros movimientos.
- 28.** Conocer algunos de los trastornos que afectan al sistema motor.



# 1. La visión: de los fotorreceptores a la percepción

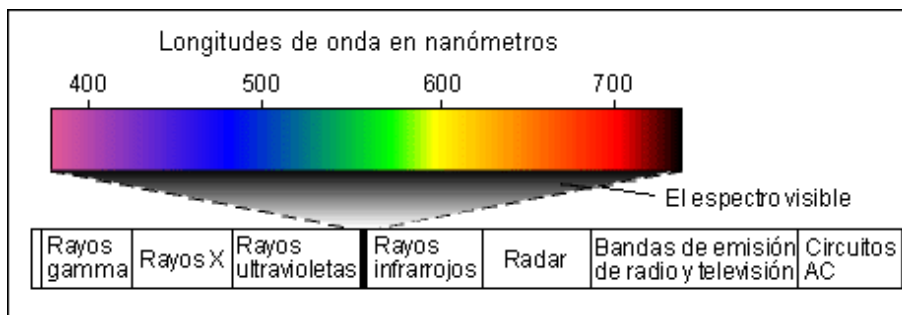
## 1.1. Primeros pasos en la visión

Para entender la visión debemos empezar por entender la luz y cómo esta afecta a los sensores altamente especializados que inician el procesamiento neuronal de la señal luminosa que va a culminar en la percepción del mundo.

### 1.1.1. La luz

Sabemos por los cursos de física que la luz es una radiación electromagnética y que puede ser caracterizada por la amplitud y por la frecuencia de sus ondas o, alternativamente, por la inversa de la frecuencia: la longitud de onda (figura 1.1). En particular, lo que llamamos luz es una pequeña parte del espectro de las radiaciones electromagnéticas, que oscila entre 390 nm y 770 nm de longitud de onda. Los organismos biológicos, en el curso de la evolución, “aprendieron” a utilizar las propiedades físicas de este rango particular de energía electromagnética. Esta radiación, una vez generada por una fuente, tiene la capacidad de ser absorbida, reflejarse o ser transmitida por los objetos. Estas reflexiones de la luz, al ser detectadas por los sensores que los organismos poseen, nos informan sobre dichos objetos.

Figura 1.1. Espectro electromagnético con ampliación de la franja visible por el ojo humano



La relación de la luz con los objetos es, en realidad, un poco más complicada. Una parte de la radiación es absorbida por el material que constituye el objeto y otra parte es reflejada, lo que altera la composición espectral de la luz (es decir, la composición de la luz por las distintas frecuencias). Es la base física para la percepción del color. Al mismo tiempo, dependiendo de las propiedades de la superficie se reflejará más o menos cantidad de luz: es la base física para la percepción del brillo. Análogamente, las heterogeneidades en las propiedades de las superficies darán como resultado la percepción de texturas.

Otra propiedad física importante de la luz, a efectos de comprender cómo funciona el sistema visual, es la llamada refracción.

La **refracción** es el cambio de dirección que sufren los rayos luminosos cuando pasan de un medio a otro con distinta densidad óptica. Esto es lo que sucede cuando la luz atraviesa los medios transparentes del ojo.

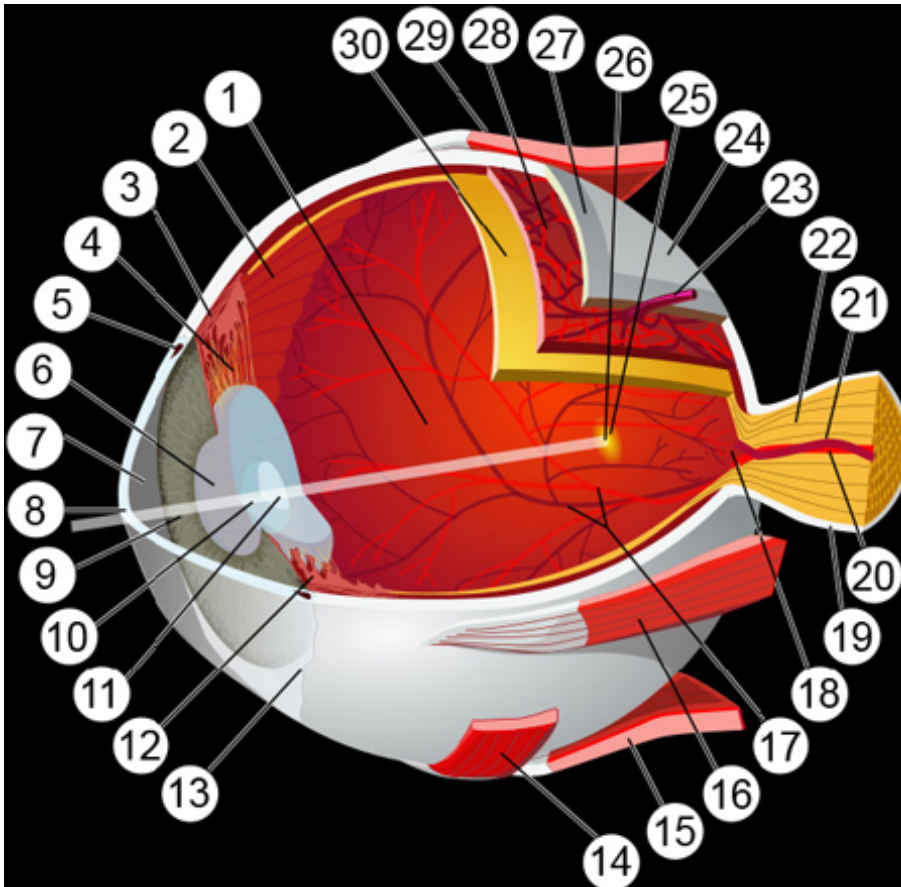
Antes de adentrarnos en el procesamiento neuronal de las señales lumínicas, veamos las propiedades fundamentales del ojo y cómo en él se genera una primera imagen del mundo. Luego veremos las propiedades de los fotorreceptores y cómo convierten la energía lumínica en señales químicas y eléctricas y, por último, veremos la organización general de la retina, los circuitos neuronales que la constituyen y cómo estos dan lugar a las señales que salen del ojo, a través del nervio óptico, hacia distintas estructuras centrales.

### 1.1.2. El ojo

El ojo es una estructura de forma aproximadamente esférica y bastante fuerte, debido principalmente a su capa externa compuesta por denso tejido conjuntivo y por la turgencia del líquido que lo llena. Se ubican en las órbitas oculares que son cavidades óseas situadas en la parte anterior de la cabeza, justo por debajo de la caja craneana y a ambos lados de las fosas nasales. Están unidos a ellas por membranas y músculos que, a su vez, les confieren movilidad.

Mediante la figura 1.2 describiremos las distintas estructuras del ojo: la capa exterior, llamada esclerótica (27), es espesa, resistente y de color blanco. Recubre la capa intermedia, la coroides (28), que contiene abundantes vasos sanguíneos. La capa interna se llama retina (30), y en ella se encuentran las células sensibles a la luz: los bastones y los conos. La parte de la coroides que linda con la retina se llama epitelio pigmentado, que tiene la doble función de absorber el exceso de fotones después de que la luz atraviese la retina y de nutrir a los fotorreceptores, que tienen un gasto metabólico muy importante. La parte anterior del globo ocular está cubierta por la córnea (8), una membrana transparente y resistente que carece de vasos sanguíneos.

Figura 1.2. Componentes estructurales del ojo



1. cámara posterior 2. ora serrata 3. músculo ciliar 4. ligamento suspensorio del lente 5. canal de Schlemm 6. pupila 7. cámara anterior 8. córnea 9. iris 10. córtex del cristalino 11. núcleo del cristalino 12. cuerpo ciliar 13. conjuntiva 14. músculo oblicuo inferior 15. músculo recto inferior 16. músculo recto medial 17. arterias y venas retinianas 18. papila (punto ciego) 19. duramadre 20. arteria central retiniana 21. vena central retiniana 22. nervio óptico 23. vena vorticosa 24. conjuntiva bulbar 25. mácula 26. fovea 27. esclerótica 28. coroides 29. músculo recto superior 30. retina

Alrededor de la córnea se encuentra la conjuntiva (4). Por detrás de la córnea se halla la cámara anterior, limitada por detrás por el iris (9) y la pupila (6). La pupila (6) es, en realidad, un orificio por donde entra la luz al globo ocular. Detrás de la pupila se encuentra el cristalino, el cuerpo ciliar y la cámara posterior. El cristalino, situado justo detrás de la pupila, está sostenido por unas fibras conjuntivas muy finas que a su vez están unidas al músculo constrictor del cuerpo ciliar que controla la forma de éste y desempeña un papel importante en la focalización de la luz. La cámara anterior está llena de un líquido transparente, el humor acuoso, que humedece el cristalino y garantiza su nutrición. La cámara posterior está rellena de otro líquido coloidal llamado humor vítreo, que mantiene la tensión del interior del ojo. El iris está formado por una fina red de fibras conjuntivas, o estoma, provista de numerosos vasos sanguíneos y de los músculos que controlan la dilatación (midriasis) y la contracción de la pupila (miosis).

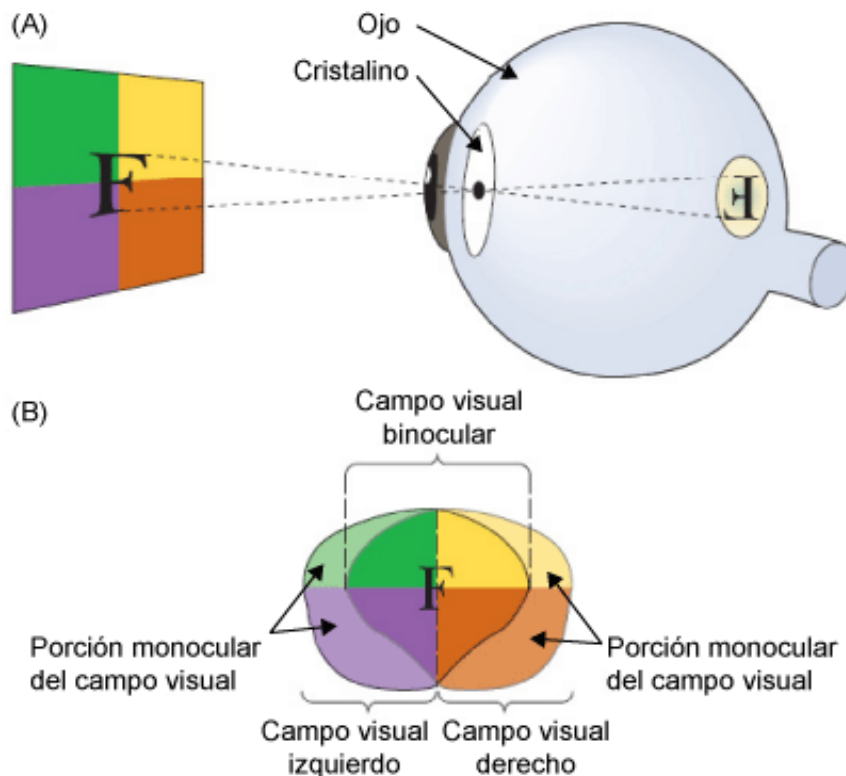
### Tamaño pupilar

El tamaño pupilar depende fundamentalmente de la luz ambiente: a más luz en el ambiente, menor es el tamaño pupilar (para evitar una entrada excesiva de luz en el ojo). También es cierto que el tamaño pupilar está relacionado con diferentes aspectos de la actividad mental. Así, varios investigadores han mostrado que el tamaño pupilar aumenta con la dificultad de los problemas mentales que se le presentan al sujeto para resolver.

Los trabajos pioneros en esta línea de investigación han sido desarrollados por Eckhard Hess y su equipo en la universidad de Chicago. En 1965, en su artículo clásico, el propio Hess muestra que el tamaño pupilar está íntimamente ligado a la emoción. Concretamente, Hess muestra que la activación, el interés o la atención pueden provocar miđriasis. Asimismo, otros investigadores, apoyándose en estos resultados, han utilizado el tamaño pupilar para procedimientos de detección de mentiras (Lubow y Fein, 1996). Quizá tenga algo de verdad esa creencia popular que manifiestan también los jugadores de póker en cuanto a que la emoción se refleja en los ojos.

El ojo funciona de acuerdo con el principio de la cámara oscura, que es el mismo que utilizan las cámaras fotográficas. La idea básica se puede entender de esta manera: supongamos que estamos dentro de una caja pintada de negro y a oscuras, pero en la que hay un agujero muy pequeño (que vendría a ser la pupila); la fuente de luz en el exterior (por ejemplo, el sol) va a reflejarse en las superficies de los objetos existentes en el exterior de la caja en muchas direcciones pero por el pequeño agujero sólo van a pasar aquellos rayos luminosos que llegan en una dirección particular; idealmente, desde cada punto del mundo exterior llegaría un sólo rayo. De este modo, en la pared opuesta de la caja veríamos proyectada una imagen del mundo exterior doblemente invertida: de arriba abajo y de izquierda a derecha (figura 1.3).

Figura 1.3. Características de la imagen que se forma en cada una de nuestras retinas



Siguiendo este mismo principio, el ojo funciona haciendo que se forme una primera imagen del mundo sobre la retina. La porción del mundo que refleja luz sobre la retina se denomina "campo visual". Cuando un rayo de luz pasa de una sustancia transparente a otra, su trayectoria se desvía: este fenómeno se conoce con el nombre de refracción. La córnea y el cristalino, por su geometría y propiedades refractivas, funcionan como lentes, acondicionando la imagen generada. Siguiendo con la metáfora de la cámara fotográfica, constituyen el



“objetivo” del ojo. La córnea funciona como una lente convexa, focalizando el haz de luz, y el cristalino como una lente bicóncava cuya curvatura se adapta, debido a la acción del músculo ciliar, a la distancia a la que se está mirando, lo que contribuye a la focalización fina de la imagen. Este proceso se conoce con el nombre de **acomodación** y puede ser utilizado como clave de profundidad, ya que permite obtener información sobre la distancia a la que se encuentra un objeto determinado.

### **Acomodación**

La acomodación es una clave de distancia que es capaz de aportar información sobre la distancia a la que se encuentra el objeto enfocado, pero sólo en el rango de 0 a 6 metros, aproximadamente. Para objetos más lejanos, la acomodación necesaria para lograr nitidez en la imagen es siempre la misma. Esto también ocurre con los objetivos de las cámaras fotográficas, que suelen disponer de una misma posición para enfocar cualquier objeto en el rango  $6m + \infty$ .

La capacidad acomodativa suele verse disminuida a partir de los 45 años, ya que el cristalino comienza a perder flexibilidad. Este déficit se conoce con el nombre de presbicia (vista cansada).

Es interesante que diseños parecidos hayan evolucionado de manera independiente más de una vez (es decir, que, evolutivamente, no existe un ancestro común que tuviera esa estructura o rudimentos de ésta). Un ejemplo notable de este proceso de evolución convergente es el ojo del pulpo respecto al de los mamíferos. En general, cuando esto sucede, significa que es una solución muy buena a un problema, en este caso, formar imágenes del mundo a partir de la luz.

Los campos visuales de ambos ojos se superponen centralmente, pero quedan dos medias lunas laterales donde la visión es sólo monocular (zonas A y D en la figura 1.4). La separación de ambos ojos hace que cada uno tenga su propio “punto de vista” del mundo.

La retina puede captar con detalle sólo una parte del campo visual en la zona de la retina denominada fovea (figura 1.4). La impresión que tenemos de que vemos con igual precisión todos los objetos que nos rodean es una ilusión producto del movimiento coordinado de los ojos y de la capacidad constructiva del cerebro. Para este componente motor de la visión existe un sofisticado mecanismo de regulación y control.

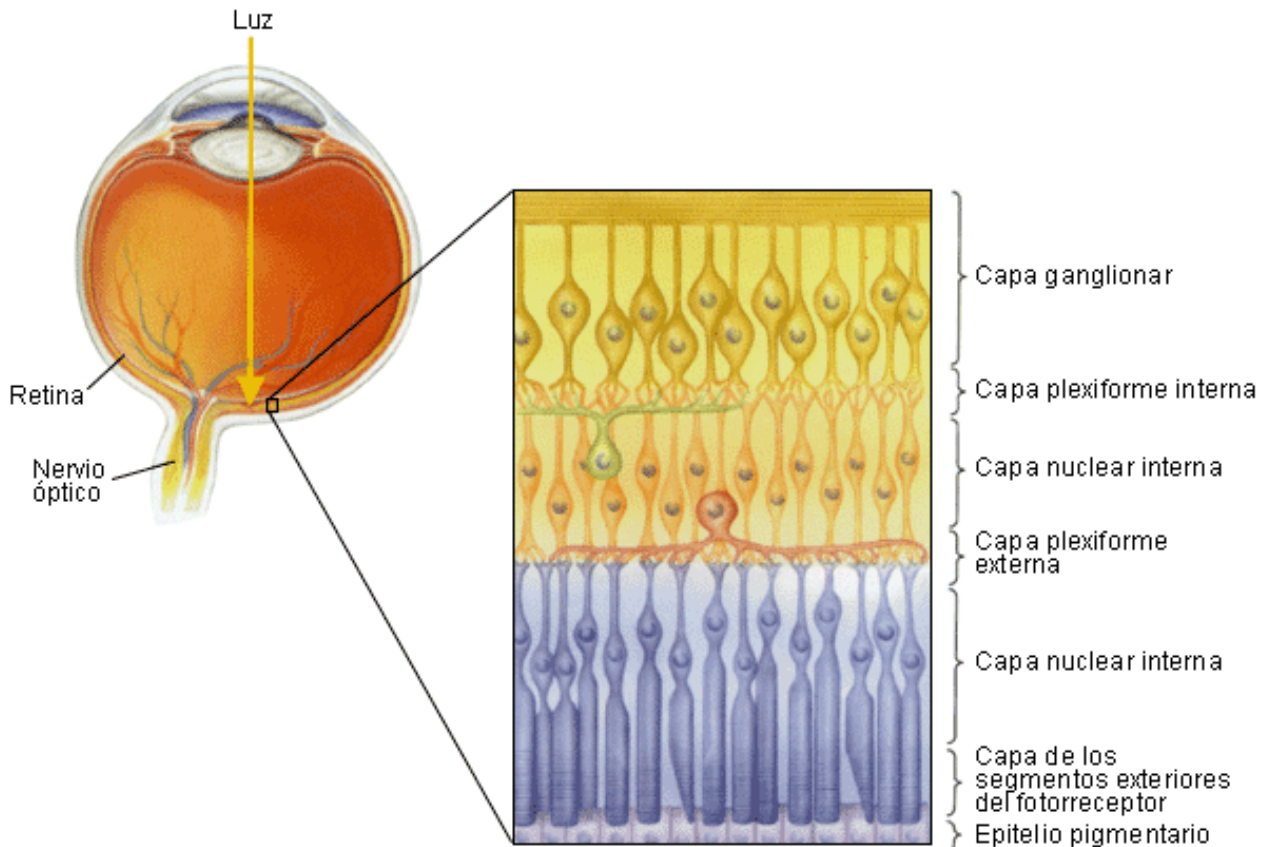
#### **Ved también**

En el subapartado 1.2.4 de este módulo veremos la importancia de tener dos imágenes de la realidad (una en cada ojo).

#### **Ved también**

Trataremos el mecanismo de regulación y control para el componente motor de la visión en el subapartado 1.4.2 de este módulo.

Figura 1.4. Vista lateral del ojo



Vista lateral del ojo con corte que permite ver la retina. Ampliación para el sector de la retina que pertenece a la fovea.

### 1.1.3. Los fotorreceptores y la transducción

De las capas que recubren la parte interna del ojo nos vamos a detener en la retina, que es la capa fotosensible. Si nos remitimos a la analogía de la máquina fotográfica, la retina correspondería a la película de las viejas cámaras o al arreglo de fotosensores en las cámaras digitales modernas.

La esclerótica, en la parte cubierta por la retina, está revestida internamente por un epitelio pigmentario que tiene por función absorber la luz que no es captada por los fotorreceptores de la retina. La retina en sí, que embriológicamente es parte del sistema nervioso central, está compuesta por tres capas, que desde el epitelio pigmentado hacia el interior del ojo son: la capa nuclear externa (o de los fotorreceptores), la capa nuclear interna (o de las células bipolares) y la capa de las células ganglionares. Entre la nuclear interna y la de las células ganglionares se encuentra la capa plexiforme (cuyo nombre viene de la raíz latina *plexus*, que significa 'tejido', 'entrelazado') interna y entre la nuclear interna y la externa la capa plexiforme externa, ambas compuestas por prolongaciones neuronales y conexiones sinápticas.

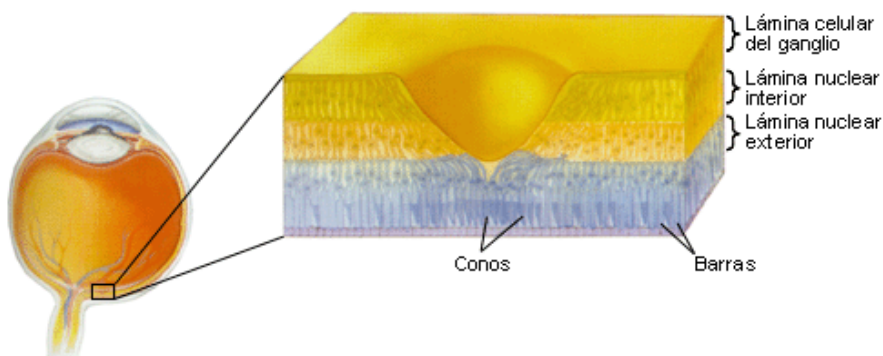
La capa compuesta por los fotorreceptores es la que está situada en la parte posterior de la retina, pegada al epitelio pigmentario. Es decir, que la luz debe atravesar las otras capas para llegar hasta ellos, como indica la flecha amarilla de la figura 1.4. Una excepción a esto ocurre en el centro de la fóvea, donde –como se muestra en la figura 1.5– las capas más internas están desplazadas lateralmente para facilitar la penetración de la luz hasta los fotorreceptores. Si bien los componentes celulares de la retina son bastante transparentes, en esta zona de mayor agudeza visual la especialización anatómica minimiza la cantidad de tejido que la luz debe atravesar.

Otra consecuencia de esta organización particular es que los axones de las células ganglionares, para llevar la información visual de la retina a las estructuras siguientes en la vía, deben atravesar todas las capas para salir del ojo. El haz de fibras axónicas sale por un punto del ojo por el que también entran y salen los vasos sanguíneos responsables de la nutrición (figura 1.2). Esta zona se denomina papila o disco óptico y carece de fotorreceptores (ya que el espacio disponible para ellos está ocupado por las fibras del nervio que van hacia el cerebro) y perceptivamente da lugar a lo que se denomina **punto ciego**.

#### Ved también

El punto ciego se trata en el subapartado 1.2 de este módulo.

Figura 1.5. Vista lateral del ojo humano



Vista lateral del ojo humano. Ampliación del área que ocupa la fóvea en la retina.

### 1.1.4. Fotorreceptores

Hay dos clases de fotorreceptores: los conos y los bastones. Sus nombres proceden de sus diferentes características morfológicas (figura 1.6), pero también difieren en la clase de fotopigmentos que utilizan, en cómo están distribuidos en la retina y en el modo como están conectados con las otras células retinianas. Otra diferencia importante es la cantidad que hay de unos y otros: de los 94,5 millones de fotorreceptores que hay en toda la retina, más de 90 millones son bastones y los 4,5 restantes son conos. A su vez, los conos se subdividen en 3 clases según el rango de frecuencias que absorben sus fotopigmentos.

Los fotorreceptores son células alargadas con su eje mayor perpendicular al plano de la retina; ambos tienen un sector interno donde se encuentra el núcleo conectado con el segmento externo por medio de un cilio. El sector externo se caracteriza por un empaquetamiento de discos de membrana en los cuales se encuentran las moléculas de fotopigmentos. Es en este segmento donde es más evidente la diferencia morfológica entre ambos, ya que los discos de los bastones tienen aproximadamente el mismo diámetro en toda la extensión, mientras que los de los conos decrecen (figura 1.6).

Los fotopigmentos están compuestos por una proteína, la opsina, que es un componente que, al variar, les confiere diferente sensibilidad espectral, unida al retinal, que es un lípido. La fototransducción se inicia cuando los fotopigmentos de los fotorreceptores son impactados por los fotones, que hacen que los elementos lipídicos y proteicos de los fotopigmentos se separen e inicien una cascada amplificada de eventos metabólicos (cada molécula activada actúa sobre muchas otras y esto se repite en pasos sucesivos). Este proceso va a culminar en variaciones en el potencial de membrana debidas a cambios en la permeabilidad de los canales de membrana, que a su vez controlan la liberación del neurotransmisor que va a pasar la señal a las neuronas postsinápticas (bipolares y horizontales). Una particularidad de la fototransducción es que los canales permeables a los iones sodio y calcio están permanentemente abiertos en la oscuridad, por lo que hay una corriente iónica depolarizante (por esto se le llama corriente de oscuridad) y se cierran con la cascada de eventos que desencadena la luz. Por lo tanto, la luz produce una hiperpolarización de la membrana del fotorreceptor.

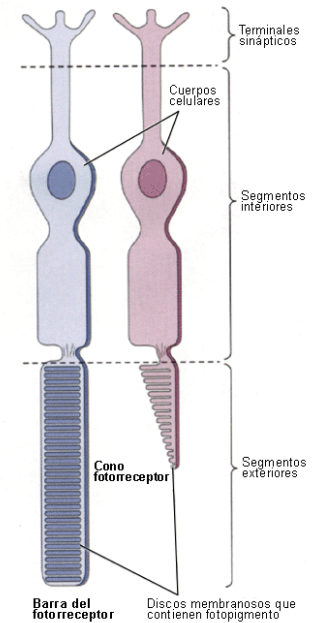
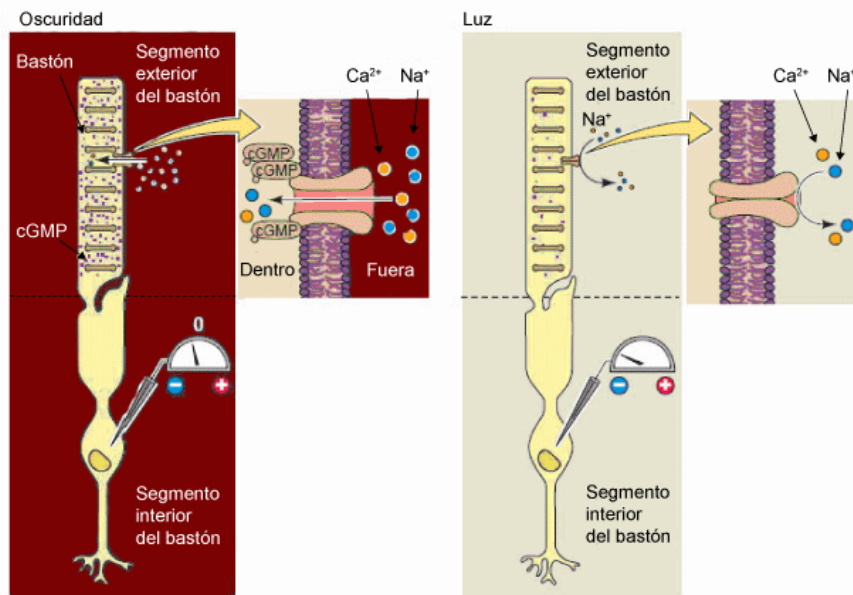


Figura 1.6. Fotorreceptores: descripción morfológica de un cono y un bastón de la retina

Figura 1.7. Esquema simplificado del proceso metabólico de la fototransducción



**Papel del nucleótido GMP en la fototransducción**

El nucleótido GMP cíclico desempeña un papel central en la fototransducción. La absorción de la luz por los pigmentos visuales fotosensibles en el fotorreceptor acciona una cascada de segundos mensajeros. Las moléculas activadas del pigmento estimulan una proteína G, la transducina, que, a su vez, activa una fosfodiesterasa que cataliza la hidrólisis del GMPc. La absorción de la luz, por lo tanto, causa una reducción en la concentración citoplasmática del GMPc. En la oscuridad el GMPc abre canales permeables a los iones sodio y calcio, lo que produce la entrada de una corriente despolarizante, de modo que la reducción en el nivel del GMPc hiperpolariza el fotorreceptor (figura 1.7).

Los bastones poseen el fopigmento llamado rodopsina y tienen mayor cantidad que los conos, lo que los hace más sensibles a la luz. Junto al patrón de conectividad, hace que los bastones sean extremadamente sensibles a la luz, pero a costa de su capacidad de discriminación espacial. Esta capacidad de responder frente a intensidades luminosas muy bajas los hace responsables de la llamada **visión escotópica**, también denominada **visión nocturna**, tal como se muestra en la figura 1.8. Durante el día, cuando la intensidad de luz es mayor, los bastones están saturados, por lo que prácticamente no contribuyen a la visión diurna. Ésta, denominada **visión fotópica**, es realizada por los conos cuyo rango de sensibilidad a la luz es más alto. En la fóvea prácticamente sólo hay conos y, cuando se lesiona, como les sucede a algunas personas ancianas que sufren degeneración macular, la persona queda prácticamente ciega. Al rango de intensidades intermedias se le llama **visión mesópica**, e involucra en mayor o menor medida ambos tipos de receptores.

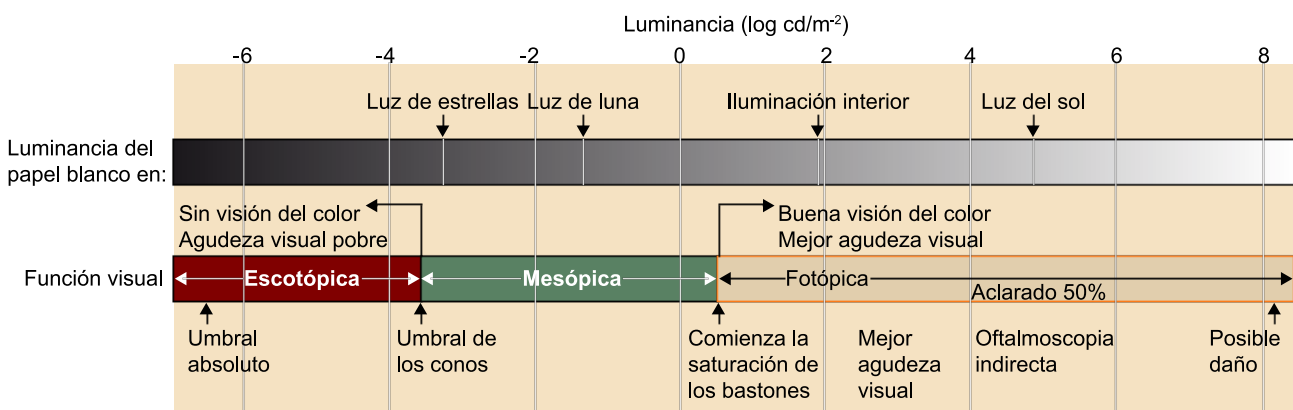
**Ved también**

La conectividad se trata en el subapartado 1.1.5 de este módulo.

**Adaptación a la oscuridad**

El hecho de que los fopigmentos de los bastones estén degradados cuando la luz es intensa explica el tiempo de adaptación requerida cuando entramos a una sala oscura, ya que la recuperación de los fopigmentos, para que los bastones vuelvan a ser funcionales, puede requerir hasta media hora.

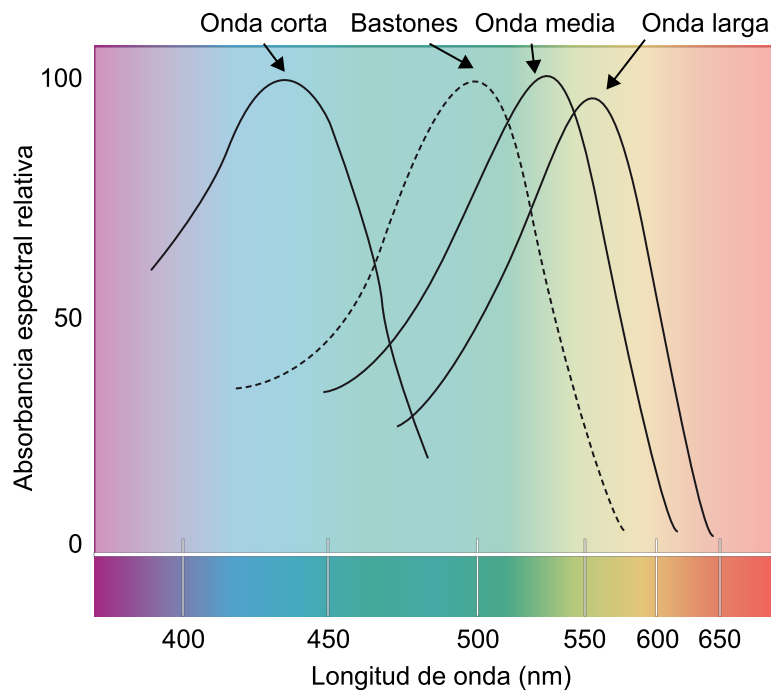
Figura 1.8. Rangos de las intensidades luminicas captadas por el ojo humano y tipo de visión que opera en cada uno de ellos



El tipo de fotopigmento de los conos va a determinar qué rango de frecuencias es más eficaz para descomponerlo y volverlo activo. Según el rango de sensibilidad, hay tres tipos de conos (figura 1.9):

- los que absorben en el rango de las ondas cortas o tipo C,
- los que absorben en longitudes de ondas medias o tipo M y
- los que absorben en longitudes de onda largas o tipo L.

Figura 1.9. Sensibilidad espectral para cada tipo de fotorreceptor



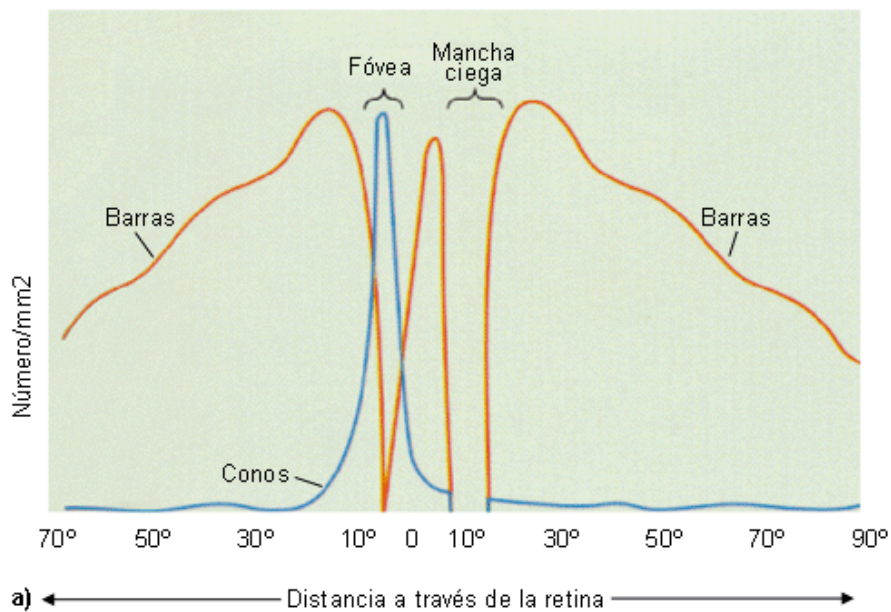
A estos tipos de conos en ocasiones se los denomina como azules, verdes y rojos, pero esto es un error, ya que en sí mismos estos receptores no “ven” ningún color. Su respuesta, al igual que la de los bastones, está determinada por la cantidad de fotones que capturan, independientemente de su frecuencia: es decir, la misma respuesta podría estar dada por pocos fotones con la frecuencia óptima o por muchos con una frecuencia alejada de los valores óptimos.

La existencia de tres fotopigmentos es la base de la teoría tricromática del color formulada por Thomas Young y Hermann von Helmholtz, que plantea que es suficiente con tres colores base para componer todo el conjunto de colores que somos capaces de percibir. Los circuitos retinianos, que conectan los fotorreceptores con las neuronas ganglionares mediante otras neuronas intermedias, van a definir los campos receptivos con oposición cromática centro-periferia, que es la base de la otra teoría del color acuñada por Ewald Hering. Si bien es un proceso complejo, éstos son los elementos que están en la base de la construcción perceptiva del color.

### 1.1.5. Distribución de los fotorreceptores en la retina

La densidad de bastones es mucho mayor que la de conos en la mayor parte de la retina. Sin embargo, esta relación cambia dramáticamente en la fóvea, donde la densidad de los conos aumenta casi 200 veces, y alcanza, en su centro, la densidad de empaquetamiento de receptores más alta de la retina. La densidad creciente de conos en la fóvea es acompañada por un fuerte decremento en la densidad de bastones (podéis ver la parte *a* de la figura 1.10). De hecho, la parte central de la fóvea (llamada foveola), está totalmente libre de bastones.

Figura 1.10a



a) Densidad de fotorreceptores en relación con la distancia expresada en grados visuales en la retina.

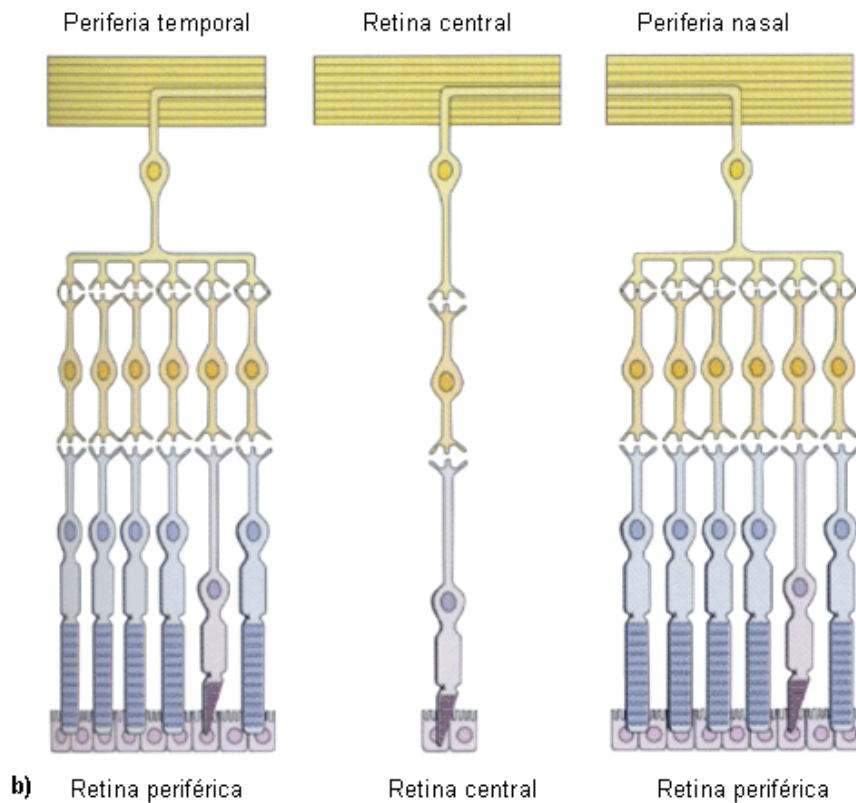
A medida que la densidad de conos declina con la excentricidad y el grado de convergencia sobre las células retinianas ganglionares aumenta, la agudeza visual se reduce significativamente (podéis ver la parte *b* de la figura 1.10). Los efectos funcionales de ello en la visión pueden comprobarse por medio de una sencilla tarea.

#### Fóvea

La palabra *fóvea* viene del latín y significa 'pequeño pozo', ya que, anatómicamente, parece una depresión en la superficie de la retina. Ésta es una región sumamente especializada de la retina central que mide cerca de 1,2 milímetros de diámetro y abarca tan sólo 2 grados de ángulo visual (figura 1.5).

El ángulo que subtende la imagen de un objeto en la retina se denomina ángulo visual. Para tener una idea: el ángulo visual cubierto por vuestro dedo pulgar con el brazo extendido hacia delante es de, aproximadamente, 1 grado.

Figura 1.10b



b) Conexiones en el nivel de la retina entre los fotorreceptores y las células ganglionares. Las diferencias de conectividad según el grado de excentricidad se relacionan con la variación de agudeza visual según el sector de la retina.

### Ejemplo

A fin de comprobar que no vemos con igual nivel de detalle lo que está en la periferia de nuestro campo visual que lo que está en el centro (la fovea), podéis intentar visualizar la letra final de esta línea de texto sin mover los ojos de esta palabra. Como podréis apreciar, no somos capaces de identificar las letras que están a escasos centímetros de donde estamos mirando.

Esto ocurre porque, fuera de la fovea, cada célula ganglionar recibe la estimulación de cientos de fotorreceptores y, por tanto, en la periferia del campo visual poseemos una escasa capacidad de discriminación espacial. Cuando queremos detectar los pequeños detalles de algún objeto, utilizamos la visión macular (la mácula incluye la fovea y la parafovea, es decir, aproximadamente los 5° centrales), una zona especializada en el análisis de las frecuencias espaciales altas.



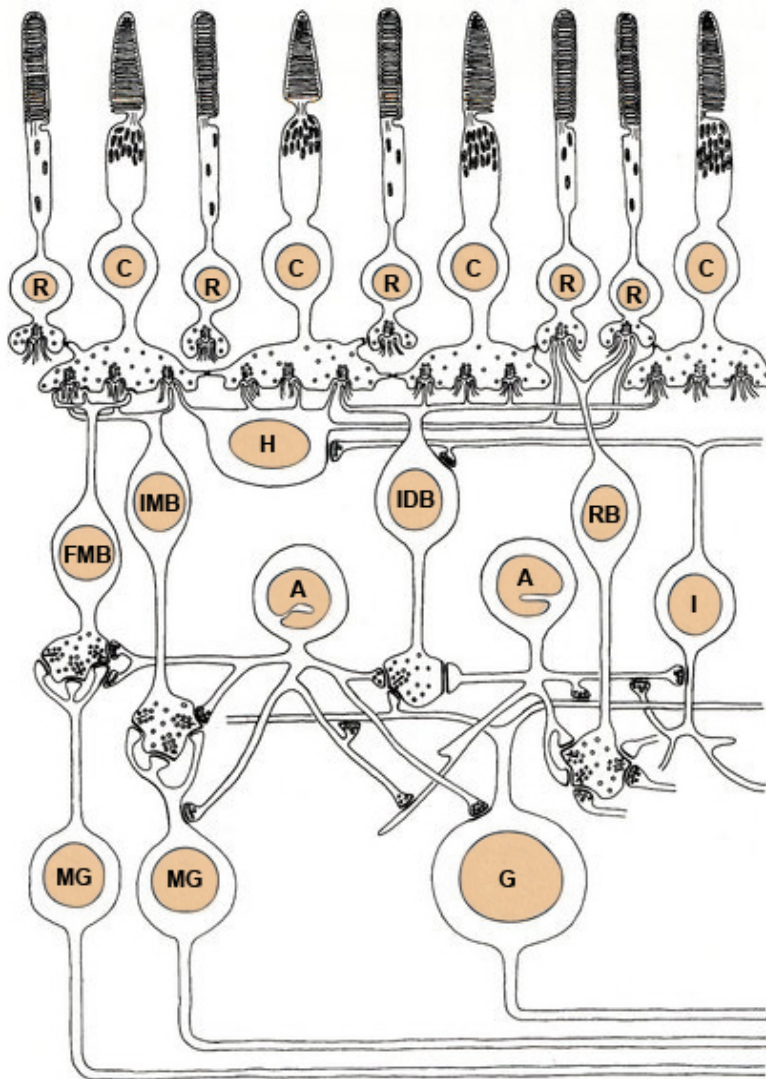
La densidad extremadamente alta de conos en la fovea y la relación uno a uno con las células bipolares y las células ganglionares retinianas permite que esta área disponga de un alto grado de agudeza visual.

La agudeza visual (AV) es la capacidad del sistema visual para identificar objetos pequeños en condiciones de iluminación adecuadas. Existen varios tests para medir la AV que se basan en medir el mínimo tamaño de un estímulo que somos capaces de detectar. Así, si hablamos de una AV de 6/6, significa que hemos sido capaces de identificar una letra de unos 9 mm de alto a 6 metros de distancia. Una AV de 6/6, que es la AV que se considera normal, también puede encontrarse como de 20/20, debido a que 6 metros son aproximadamente unos 20 pies y, por tanto, los países en donde no se utiliza el sistema métrico usan la notación 20/20. En cualquier caso, la agudeza visual que se considera óptima requiere identificar un objeto que subtienda 5' (minutos de arco). Esto es análogo a identificar un objeto de 9 mm en 6 metros o un objeto de mayor tamaño a mayor distancia.

### **1.1.6. Circuitos retinianos para detectar cambios de luminancia**

El circuito neuronal básico de la retina (figura 1.11) está compuesto por cinco tipos celulares básicos: los fotorreceptores que hacen contacto sináptico con las células bipolares (de las cuales hay varios subtipos) y también con células horizontales cuyas prolongaciones se extienden lateralmente por la capa plexiforme externa. Las células bipolares, a su vez, hacen contacto sináptico con las neuronas ganglionares retinianas y con las células amacrinas, cuyas prolongaciones se extienden lateralmente por la capa plexiforme interna y hacen contacto, a su vez, con las células ganglionares retinianas. Tanto las células horizontales como las amacrinas integran horizontalmente la información y son muy importantes en la formación de los campos receptivos de las células ganglionares. Hay más de 20 subtipos de células amacrinas descritas con diferentes propiedades fisiológicas (por ejemplo, utilizan variedad de neurotransmisores) y diferentes patrones de conectividad. Si bien las funciones de todos los subtipos aún no están claras, algunas de ellas tienen una función análoga a la de las células horizontales.

Figura 1.11. Circuito neuronal básico de la retina y sus componentes



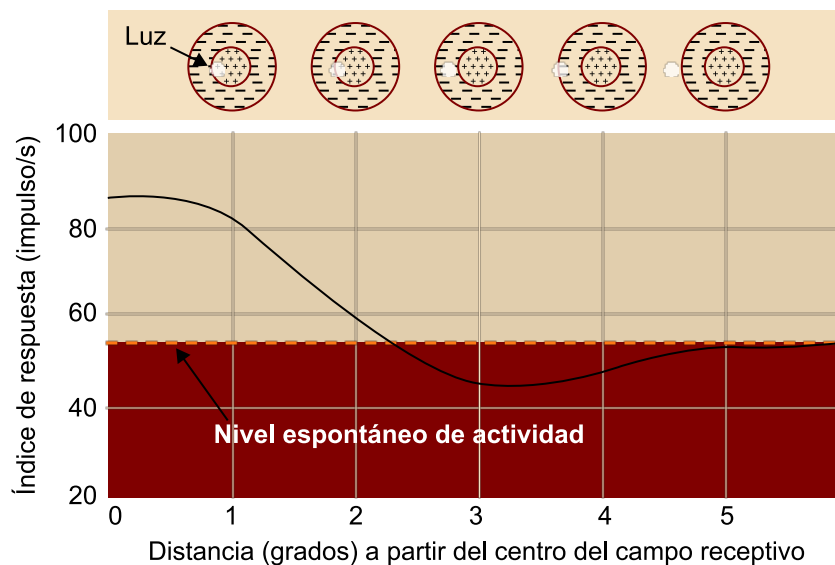
### Campos receptivos con antagonismo centro periferia

Si registramos la actividad eléctrica de células ganglionares de la retina mediante un microelectrodo intracelular, veremos que producen potenciales de acción en forma espontánea (es decir, en ausencia de cualquier tipo de estimulación). Si procedemos a explorar con un pequeño punto luminoso qué sucede con su forma de respuesta, veremos que sólo cambian su tasa de respuesta cuando el estímulo es aplicado en un lugar preciso del campo visual que se corresponde con un lugar preciso de la retina. A esta zona del campo visual lo llamamos el campo receptivo de esa neurona ganglionar.

Si ahora analizamos cómo cambia la respuesta de la célula ante la estimulación lumínica, observaremos que en una zona de forma más o menos circular, de aproximadamente 2 grados visuales (para el caso que se muestra en la figura 1.12), el estímulo incrementa la tasa de respuesta. Sin embargo, si aplicamos el estímulo lumínico en un anillo rodeando a este “centro” –es decir, en el entorno entre 2 y 5 grados para el caso de la figura 1.12–, el mismo haz luminoso reduce o inhibe completamente la descarga. Nótese que la neurona ganglio-

nar tiene una tasa de descarga basal que, en este caso, es de aproximadamente 55 potenciales de acción por segundo y que es modulada por el estímulo. Éstas son las células ganglionares que se conocen como de centro encendido y periferia apagada (células *on-off*). Si procedemos a registrar otras neuronas ganglionares, veremos que también existen aquéllas en las que el patrón es inverso; es decir, disminuyen la tasa de descarga cuando estimulamos en el centro del campo receptivo y aumentan su respuesta si estimulamos en la periferia. Estas células son las que se denominan de centro apagado y periferia encendida (células *off-on*).

Figura 1.12. Respuesta de una célula ganglionar *on-off*



Tasa de respuesta de una célula ganglionar *on-off* en función de la distancia a la que es estimulada mediante un haz de luz. La línea punteada indica su nivel de respuesta basal (aprox. 55 potenciales de acción por segundo).

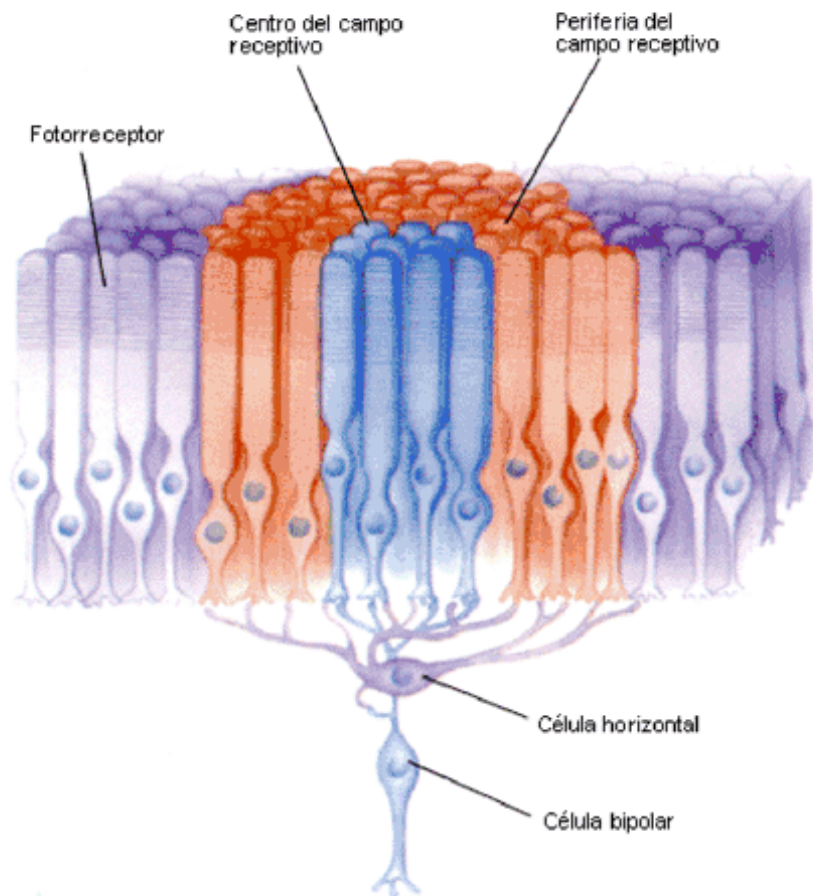
### ¿Cómo se generan estos campos receptivos?

Como ya se comentó, el estímulo luminoso produce hiperpolarización en todos los fotorreceptores; por tanto, es preciso entender de qué manera operan los circuitos retinianos para generar los campos receptivos de las neuronas ganglionares que acabamos de describir.

Una de las cosas que hay que tener presente con respecto a las células de la retina es que, excepto las células ganglionares, el resto funcionan a partir de potenciales graduados, es decir, pueden estar más o menos depolarizadas y de acuerdo con esto liberan más o menos neurotransmisor. Las células ganglionares son el único tipo neuronal retiniano que produce potenciales de acción.

Podemos distinguir las siguientes maneras de generar los campos receptivos:

Figura 1.13a. Vías desde los fotorreceptores hasta las células bipolares



Vías desde los fotorreceptores hasta las células bipolares. Vía directa (b) e indirecta (c) en la formación de los campos receptivos retinianos.

1) La vía directa: **generación de los centros de los campos receptivos** (parte *b* de la figura 1.13). En el caso de las ganglionares de centro apagado, el mecanismo es inmediato, ya que la luz hiperpolariza al fotorreceptor y, por tanto, se libera menos neurotransmisor (glutamato) en las sinapsis excitatorias entre el fotorreceptor y las células bipolares. En consecuencia, éstas van a estar menos depolarizadas y van a liberar menos neurotransmisor en las sinapsis excitatorias que realizan con las células ganglionares.

Como consecuencia, éstas van a descargar menos potenciales de acción (podéis ver la parte izquierda de la figura 1.14). A las células bipolares que participan en estos circuitos también se las denomina de centro apagado. Para el caso de las ganglionares de centro encendido, en cambio, debe haber un cambio de signo, ya que una hiperpolarización de los fotorreceptores por la luz debe producir un aumento en la descarga de las ganglionares. Este cambio, se produce por los receptores particulares de glutamato que poseen un segundo tipo de células bipolares, llamadas de centro encendido. En estas células el neurotransmisor glutamato liberado por los fotorreceptores actúa sobre un receptor metabotrópico (es decir, ligado a una cadena intracelular de segundos mensajeros) que desencadena una serie de eventos que producen el cierre de

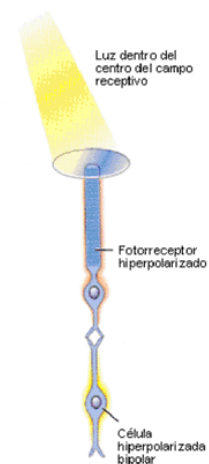
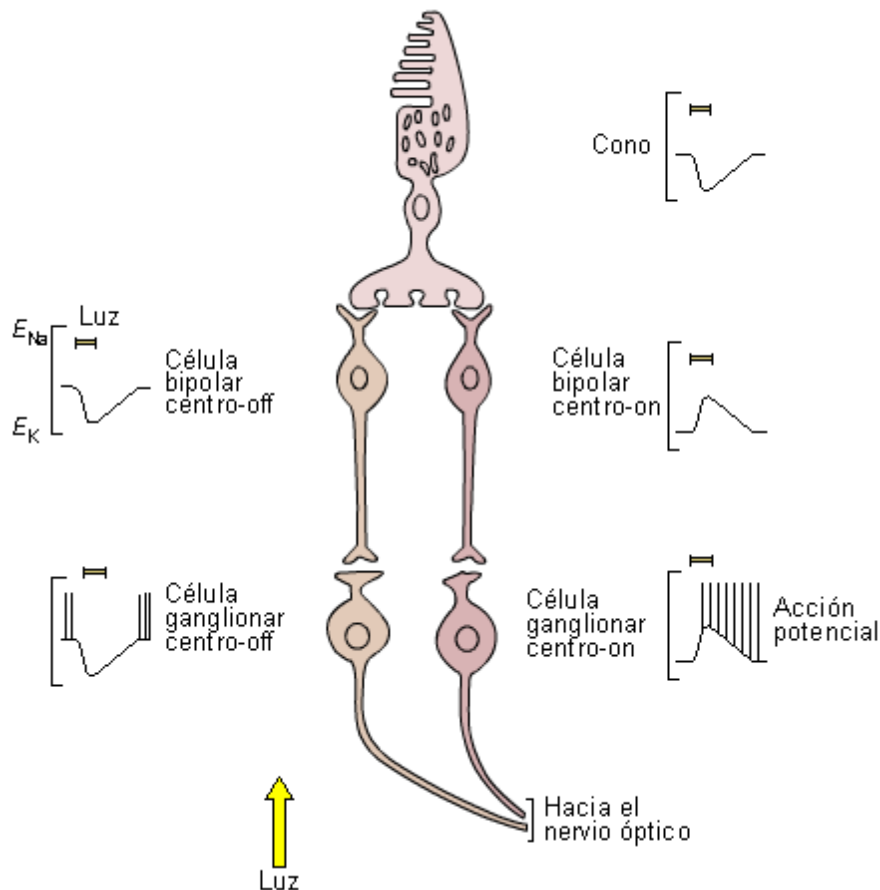


Figura 1.13b. Vía directa

canales reduciendo la permeabilidad a los iones sodio, lo que produce como resultado la hiperpolarización de la neurona. Cuando el fotorreceptor se hiperpolariza por la luz libera menos glutamato, lo que provoca que en la célula bipolar los canales permeables al sodio permanezcan abiertos y se produzca su depolarización. Esto ocasiona la liberación de mayor cantidad de glutamato que va a excitar a la célula ganglionar, que, a su vez, va a aumentar su tasa de descarga (podéis ver la parte derecha de la figura 1.14).

Figura 1.14. Disposición estructural de las conexiones entre los fotorreceptores y las células bipolares y ganglionares



2) La vía indirecta: **generación de la periferia de los campos receptivos** (figura 1.13c). La vía indirecta hace que los efectos de la estimulación luminosa en la periferia del campo receptivo tengan signo opuesto a los que se producen cuando se estimula en el centro (figura 1.13a). Este mecanismo se basa en el papel que desempeñan las neuronas horizontales y algunas células amacrinas que proveen las interacciones laterales necesarias (podéis ver la figura 1.15). Estas neuronas, por ser inhibitorias, producen el cambio de signo requerido para producir este efecto. Las células horizontales, cuando son excitadas por los fotorreceptores (en la oscuridad), liberan el neurotransmisor GABA que abre canales permeables al ion cloro, por lo que su efecto es inhibitorio.

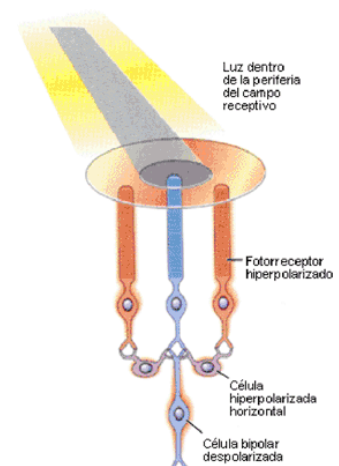
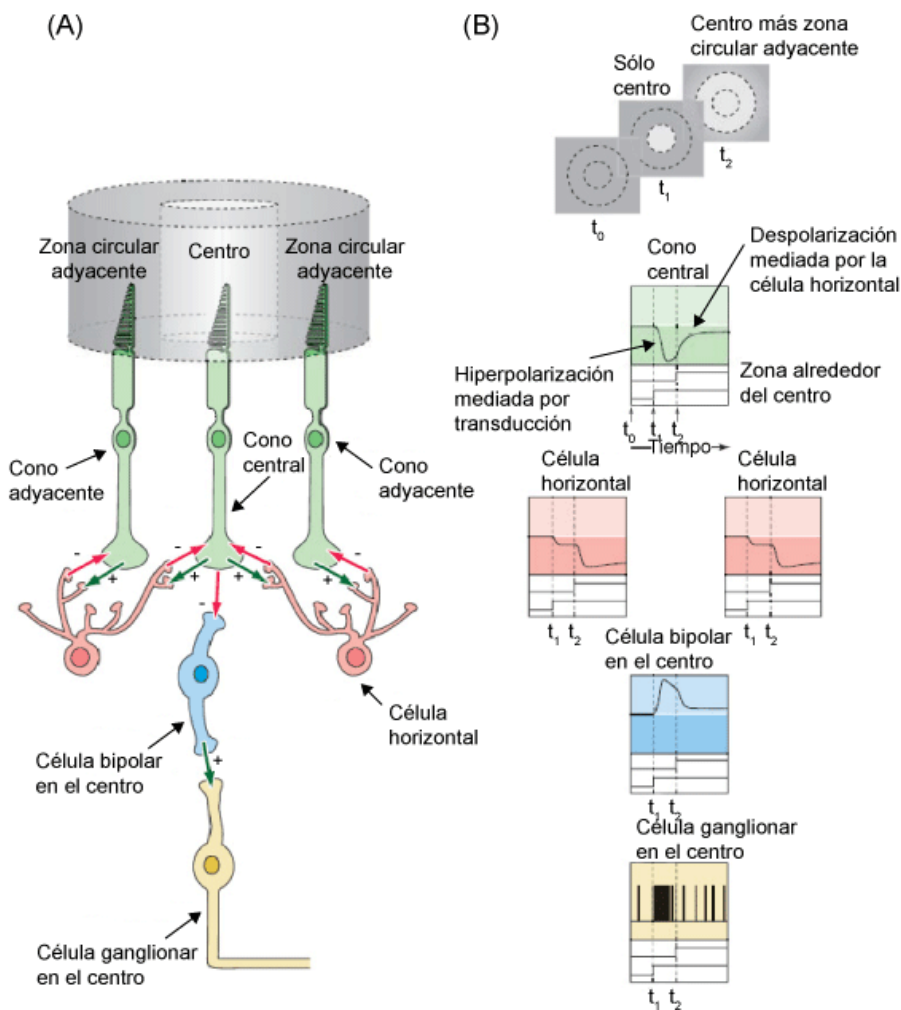


Figura 1.13c. Vía indirecta

Figura 1.15. Activación de los fotorreceptores



Activación de los fotorreceptores y dinámica de las células posteriores en la retina ante la estimulación con luz en el centro del campo receptivo.

**3) Estimulación con luz del centro del campo receptivo.** En los fotorreceptores allí ubicados se va a producir una respuesta hiperpolarizante fuerte (podéis ver la figura 1.15, en particular la gráfica que muestra la respuesta del cono en la parte *b*). En estas condiciones, los cambios en el potencial de la membrana de las células horizontales que reciben la sinapsis del fotorreceptor son pequeños. Mientras tanto, los fotorreceptores que siguen en la oscuridad en la periferia continúan liberando glutamato, que produce depolarización en las células horizontales y motiva que éstas mantengan la tasa de liberación de neurotransmisor GABA. Podéis ver en la parte *b* de la figura 1.15 el leve cambio hiperpolarizante que se produce cuando se estimula el centro del campo receptivo en el tiempo 1 ( $t_1$ ) en el potencial de membrana de las células horizontales que estaban basalmente depolarizadas por la liberación constante de glutamato por los fotorreceptores en la oscuridad. Con esta acción hemos quitado parte de la excitación a las células horizontales y, por tanto, se hiperpolarizan.

4) **Estimulación con luz de la periferia del campo receptivo.** La reducción causada por ésta en la liberación de glutamato por los fotorreceptores allí ubicados conduce a una hiperpolarización fuerte de las células horizontales, con prolongaciones que convergen sobre el fotorreceptor en el centro del campo receptivo. Podéis ver en la parte *b* de la figura 1.15 el gran cambio hiperpolarizante que se produce en el potencial de membrana de las células horizontales cuando se estimula la periferia del campo receptivo en el tiempo 2 ( $t_2$ ). La reducción en la liberación de GABA por las células horizontales al ser hiperpolarizadas tiene un efecto depolarizante (inhiben menos) en el potencial de la membrana del fotorreceptor central, lo que reduce la respuesta evocada por la luz y reduce, en última instancia, la tasa de la descarga de la célula ganglionar en el centro (que en este caso es *on-off*). Por lo que respecta a las ganglionares *off-on*, el proceso es análogo, salvo que la célula bipolar cambia a una de centro *off*. Nótese que el resultado neto obtenido depende del balance entre inhibición y excitación entre los distintos elementos de los circuitos.

#### Canales paralelos

La existencia de dos canales paralelos –el de las células ganglionares de centro encendido y otro conformado por las de centro apagado– mejora el desempeño del sistema, ya que cada tipo responde mejor a los incrementos o a los decrementos de luminancia.

### 1.1.7. Detección de contrastes y cambios rápidos en la luminancia

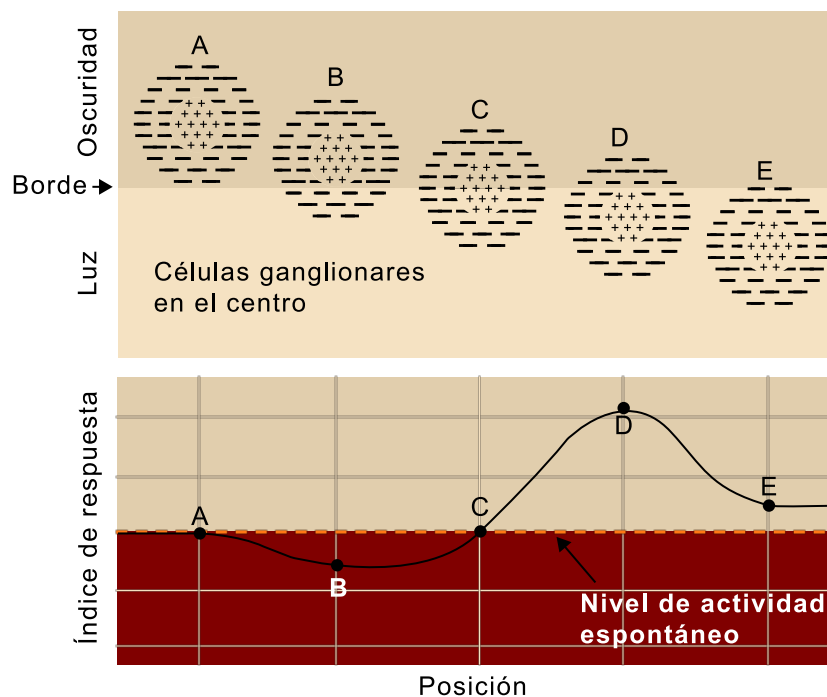
Los mecanismos de integración lateral como los que se acaban de describir en los campos receptivos de las células ganglionares retinianas, con efectos antagónicos entre el centro y la periferia, forman parte de lo que se conoce en general como **mecanismos de inhibición lateral**. Están presentes en los estadios tempranos de procesamiento de, prácticamente, todas las modalidades sensoriales (pero también en procesamientos centrales) y tienen una gran importancia teórica.

Los mecanismos de inhibición lateral operan detectando y acentuando diferencias locales en el patrón del estímulo. En el caso de la retina, detecta y acentúa los cambios locales de luminancia en la imagen visual, ya que la respuesta de una célula ganglionar retiniana será menor cuando esté expuesta a una iluminación homogénea (u oscuridad homogénea) que cuando una parte de su campo receptivo esté iluminado y otra parte a oscuras. Por esta razón, se puede decir que estas células actúan como “detectores de bordes”.

El funcionamiento de este mecanismo se ilustra en la figura 1.16 para una ganglionar de centro encendido. Cuando tanto centro como periferia están en la oscuridad (punto A de la figura 1.16), la tasa de descarga de la célula ganglionar está en un cierto valor; cuando el borde luminoso comienza a estimular la periferia *off*, esto conduce a que la ganglionar reduzca su tasa de descarga (punto B de la figura 1.16); cuando el borde sigue avanzando y comienza a estimular el centro *on* (punto C de la figura 1.16), se llega a un punto en el que excitación e inhibición se neutralizan y la neurona vuelve a tener la tasa de descarga inicial. Si seguimos avanzando con objeto de estimular to-

do el centro *on* (punto D de la figura 1.16), la tasa de descarga de la neurona aumenta respecto a la tasa que tenía inicialmente y, por último, cuando se estimula completamente todo el campo receptivo, la tasa de descarga vuelve a bajar (punto E de la figura 1.16). Nótese que el efecto no es simétrico, ya que, ante la totalidad del campo receptivo estimulado, la tasa de descarga es un poco mayor que la tasa basal. El caso ejemplificado por medio de la figura 1.16 podría representar tanto el efecto de un borde en movimiento como distintas células ganglionares de centro encendido espacialmente distribuidas en torno a un eje estático.

Figura 1.16. Respuesta de una célula ganglionar



Esquema que muestra cómo sería la respuesta de una célula ganglionar a un borde en movimiento o las respuestas de varias células ubicadas alrededor de un borde estático.

Cuando se procesan las imágenes de esta manera se da mayor importancia a las variaciones locales de luminancia que a los valores absolutos de ésta. Es decir, el sistema reconoce que la mayor cantidad de información en la imagen está en los bordes. Esto es cierto y se puede constatar sencillamente: si observamos un dibujo simple que sólo incluya el contorno, veremos que podemos entenderlo perfectamente. Otra razón por la que este mecanismo es muy eficaz es que vuelve al sistema, en cierta medida, insensible a los cambios globales en el nivel de iluminación, que son relativamente poco informativos para identificar un cierto patrón visual, ya que lo que importa son los contrastes locales. Podemos reconocer sin problemas el rostro de una persona si lo vemos a plena luz del día o en un bar en penumbras.

El tipo de procesamiento aquí descrito genera también efectos perceptivos ilusorios como los que se ilustran en la figura 1.17. La parte *a* de la figura ilustra el fenómeno conocido como doble contraste simultáneo: la tonalidad gris de la barra horizontal es la misma en toda su superficie. Sin embargo, es probable que percibáis como más clara la parte izquierda que la derecha debido al con-

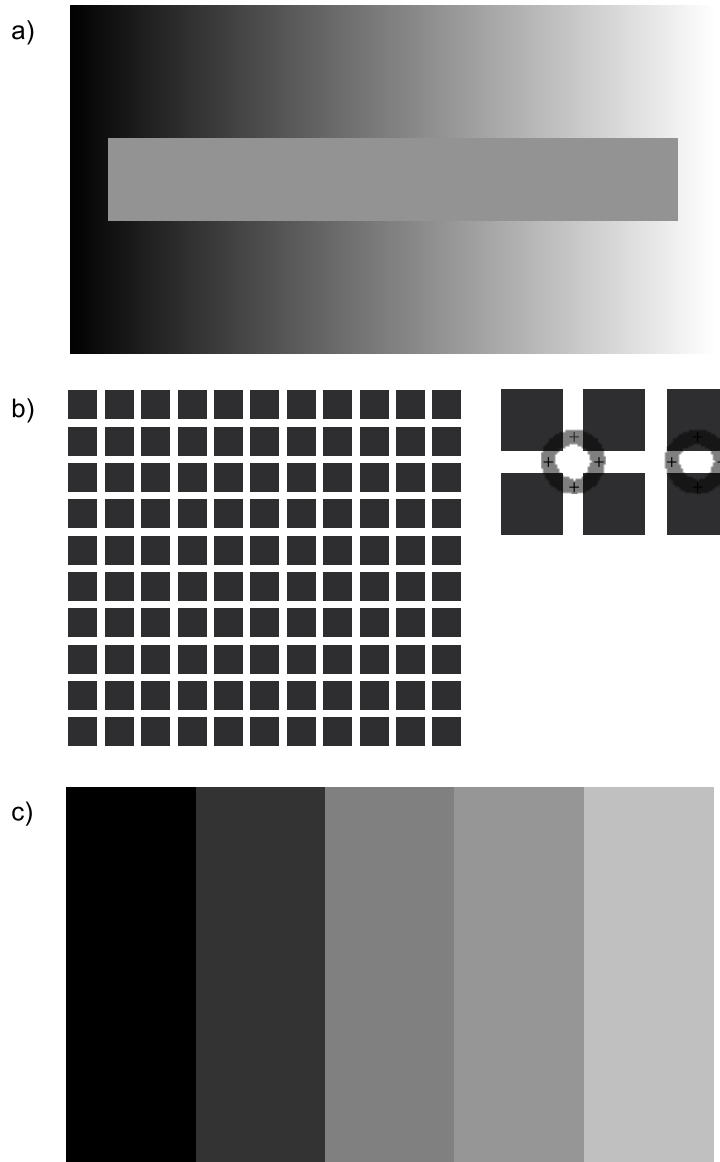
#### Ved también

Sobre los efectos perceptivos ilusorios podéis ver el subapartado 1.3.4 de este módulo.



traste con el fondo que forma un gradiente. En la rejilla de Hermann-Hering (parte *b* de la figura 1.17) vemos pequeños puntos negros en las intersecciones de las líneas blancas. Una explicación para este fenómeno está esquematizada en la misma figura a la derecha: se ve que la periferia inhibitoria está más estimulada en las intersecciones que sobre las líneas blancas. Por otro lado, en las bandas de tonalidades grises homogéneas de la parte *c* de la figura 1.17 percibimos como más oscuras la zona cercana al borde, que colinda con bandas más claras que el resto de la barra.

Figura 1.17 Algunos efectos ilusorios que se pueden explicar mediante el mecanismo de inhibición lateral



### Dos sistemas de células ganglionares retinianas

Además de contraste y de cambios rápidos en la iluminación, el sistema visual también analiza otros aspectos de la imagen visual, tales como color, forma y movimiento. La codificación de estas características se realiza por medio de

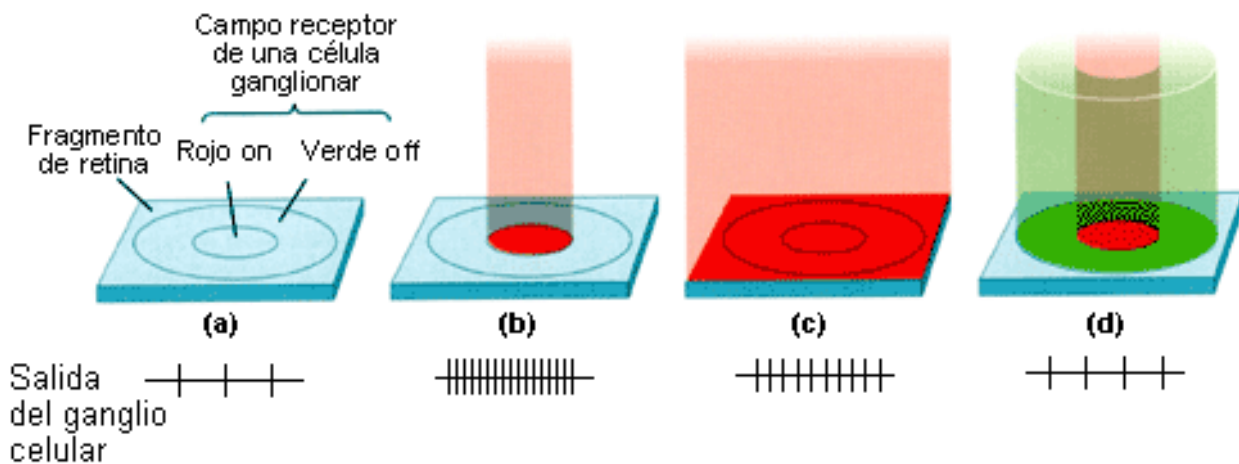
distintos tipos de células ganglionares y el transporte de esta información se mantiene separado a lo largo de la vía visual y luego se procesa en la corteza visual por caminos parcialmente separados y paralelos.

Cada región de la retina tiene varios subconjuntos funcionalmente distintos de células ganglionares que transportan, por caminos paralelos, señales de los mismos fotorreceptores. La mayoría de las células ganglionares en la retina de los primates pertenecen a dos clases funcionales: tipo M (por *magni*, o grande) y tipo P (por *parvi*, o pequeño). Cada clase incluye ganglionares de centro encendido y de centro apagado.

Las células M tienen campos receptivos grandes (reflejados en sus árboles dendríticos grandes) y responden de manera transitoria a la iluminación sostenida. Responden óptimamente a los objetos grandes y pueden seguir cambios rápidos en el estímulo. Este sistema, por lo tanto, contribuye fundamentalmente al análisis de las características gruesas de un estímulo (estímulos de baja frecuencia espacial) y de su movimiento.

Las células P, que son más pequeñas y más numerosas, tienen campos receptivos pequeños y responden selectivamente a las longitudes de onda específicas, por lo que están implicadas en el procesamiento de la forma y del color. Las células P son las principales responsables del análisis fino de la imagen visual (estímulos de alta frecuencia espacial), aunque algunas células M pueden también estar implicadas en esta función. Además, las células P presentan campos receptivos con antagonismo cromático centro-periferia análogos a los descritos para la luminancia. Estos campos receptivos surgen de circuitos similares a los explicados anteriormente, pero los centros y las periferias están conectados a combinaciones particulares de conos según sus sensibilidades espectrales. Existen ganglionares “azul-amarillo” y ganglionares “rojo-verde” (y sus recíprocas) según sus sensibilidades espectrales en el centro y en la periferia. La figura 1.18 ilustra esquemáticamente el comportamiento de una ganglionar “rojo-verde” frente a distintos tipos y patrones de estimulación. Este sistema de colores oponentes ya había sido postulado por Ewald Hering, quien había observado que las tonalidades rojas, verdes, amarillas y azules tenían propiedades particulares y que el conjunto de los colores se podía generar con combinaciones de éstas. También observó que algunas tonalidades, como por ejemplo la verde-rojiza, eran imposibles.

Figura 1.18. Campo receptivo de una célula ganglionar



Esquema que ilustra el campo receptivo (CR) de una célula ganglionar con antagonismo cromático centro-periferia.

a) esquema del campo receptivo donde se muestran la región central y la periferia y debajo la tasa de respuesta basal cuando no hay estímulo de la neurona ganglionar.

b) respuesta al estímulo óptimo: una luz roja en el centro del CR y la respuesta de la célula donde se ve claramente el aumento en la frecuencia de descarga.

c) respuesta frente a un estímulo con luz roja en todo el CR donde se observa una disminución de la frecuencia de descarga en relación con el estímulo óptimo, pero un aumento respecto a la descarga basal.

d) respuesta frente a un estímulo máximamente excitatorio en el centro y uno máximamente inhibitorio en la periferia: la cancelación mutua prácticamente no modifica la tasa de descarga basal de la neurona ganglionar.

Por último, cabe tener en cuenta un tercer grupo de células ganglionares, denominadas K, que van a conectar con el sistema koniocelular talámico. Se las ha identificado recientemente, ya que, por su pequeño tamaño, son difíciles de encontrar y de estudiar. Representan, aproximadamente, un 10% de las células ganglionares y reciben sus entradas de cantidades intermedias de conos y bastones respecto a las M y las P. Tienen resolución espacial y velocidad de conducción intermedia respecto a las otras y también responden a estímulos de contrastes moderados. Se cree que pueden estar involucradas en el procesamiento del color.

#### Células K

Les células K reciben su nombre por *konio*, que significa 'pequeñas como polvo'.

## 1.2. Hacia la corteza

En la retina se forman imágenes a partir de los objetos del mundo exterior. Los fotorreceptores son los encargados de convertir la luz que llega a la retina en impulsos eléctricos que, después del procesamiento retiniano, las células ganglionares enviarán al cerebro en forma de trenes de potenciales de acción. Ahora bien, es importante tener presente que esta transferencia de información al cerebro no es simplemente un traslado de paquetes, sino que nos encontraremos con diferentes estaciones en donde la información se transforma y se procesa. Si viésemos las cosas tal y como las ve nuestro ojo, veríamos un mundo al revés, deformado, y la mayor parte lo veríamos desenfocado (salvo por una pequeña parte que veríamos con detalle: la que corresponde a la fovea). De alguna manera, hemos de considerar que lo que vemos es el producto de las múltiples transformaciones que ocurrirán a lo largo de toda la vía visual a partir de la imagen del mundo que reciben los fotorreceptores y de lo que nosotros o, mejor dicho, nuestra organización biológica agrega o complementa.

Para comprender mejor este concepto, los psicólogos de la percepción dicen que existen dos tipos de estímulo: el distal y el proximal.

El estímulo distal se refiere al objeto físico que desencadena el proceso perceptivo, mientras que denominamos estímulo proximal a la proyección particular que conforma en las superficies sensoriales el estímulo distal. En el caso de la visión, podemos asumir que un estímulo distal es cualquiera de los objetos capaces de reflejar la luz, mientras que el estímulo proximal es el patrón distribuido de energía captada por los fotorreceptores a partir de la presencia del estímulo distal. El estímulo proximal será, por tanto, una imagen con características ciertamente distintas a las del estímulo distal en el cual se origina.

Es preciso tener en cuenta que el estímulo distal en sí mismo es incognoscible para el sujeto, ya que sólo podemos conocer sus efectos. En otras palabras, las características que conocemos del estímulo distal son las que provienen de la interacción sensoriomotriz que mantenemos con el mundo físico. Por tanto, y para ser estrictos, el punto de partida del sistema visual (SV) para lograr la formación del percepto es el estímulo proximal, que, simplificando mucho, podría considerarse –en el caso de la visión– que está constituido por las dos imágenes que llegan a las retinas.

Buena parte de la transformación de la imagen retiniana se realiza en las áreas corticales dedicadas al procesamiento de la información visual (distribuidas en los lóbulos occipital, temporal y parietal). Sin embargo, también en el recorrido hasta la corteza la información sufre transformaciones significativas. Como ya se mencionó, las células ganglionares de la retina son las encargadas de transportar la información hasta la corteza y son también las responsables últimas de la información que haya resultado del procesamiento retiniano. Esta transformación del estímulo proximal se realiza mediante circuitos precisos que computan aspectos específicos a partir de la información que reciben. La retina comunica al resto del sistema los resultados obtenidos del procesamiento de la imagen visual que se realiza en ella a través de trenes de potenciales de acción. El canal por el que circula la información (es decir, el soporte físico para la comunicación) son los axones de las células ganglionares de la retina que forman lo que conocemos como nervio óptico. La proyección de la información proveniente de la retina hacia las estructuras siguientes en la vía se realiza en forma retinotópica, es decir, manteniendo las relaciones espaciales.

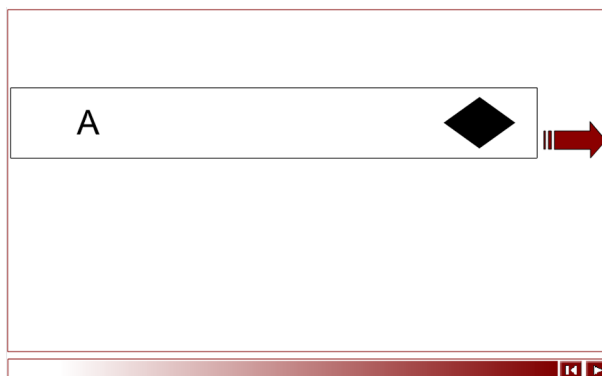
Este conjunto de axones debe abandonar las retinas a través de lo que se conoce como papila o disco óptico donde, por los motivos ya mencionados, no puede haber fotorreceptores. El correlato perceptivo de esto es un sector del campo visual de cada uno de nuestros ojos que no recibe información del mundo externo y se conoce con el nombre de “punto ciego”. El tamaño del disco óptico en cada retina provoca que el punto ciego abarque una propor-

ción de nuestro campo visual nada despreciable. Aproximadamente una zona circular de unos 4° visuales es la que no recibe ningún tipo de información visual en cada una de las retinas y, además, esto ocurre bastante cerca de donde estamos mirando. Concretamente a unos 11° de la fóvea, como se ve en la figura 1.19. Sin embargo, resulta bastante asombroso que no veamos nada en una zona “tan grande” de cada uno de nuestros ojos y nunca lo hayamos notado.

### ¿Es esto posible? ¿Por qué razón no lo notamos?

El haz de axones de las células ganglionares, al salir de la zona del globo ocular, crea un tipo de espacio sin receptores en la retina. Esta zona sin receptores se denomina punto ciego. Sin embargo, nuestro sistema visual aprovecha la información captada por los receptores de los alrededores del punto ciego para “rellenar” los huecos en las imágenes creados por éste. No obstante, la existencia del punto ciego en cada uno de nosotros es fácilmente demostrable mediante un sencillo experimento.

Observad que en la animación siguiente hay un punto y un rombo. Lo que debéis hacer es colocaros a unos 40 cm de la pantalla, de forma frontal al dibujo, y cerrar el ojo derecho. Con el ojo izquierdo (y sin girar la cabeza) debéis mirar al rombo. Siempre situados de forma frontal y perpendicular a la pantalla, comenzad muy lentamente a alejaros de ésta sin dejar de mirar al rombo con el ojo izquierdo. Llegará un momento en el que el punto de la izquierda súbitamente desaparecerá. Seguid mirando fijamente al rombo y, para comprobar que efectivamente no veis lo que había en el sector donde “estaba” el punto negro, oprimid la flecha verde que aparece al lado del rombo.



### ¿Habéis notado algún cambio?

Ahora, mirad hacia donde estaba originalmente el punto negro para confirmar que lo que ocurría en esta zona estaba fuera del alcance de vuestra visión.

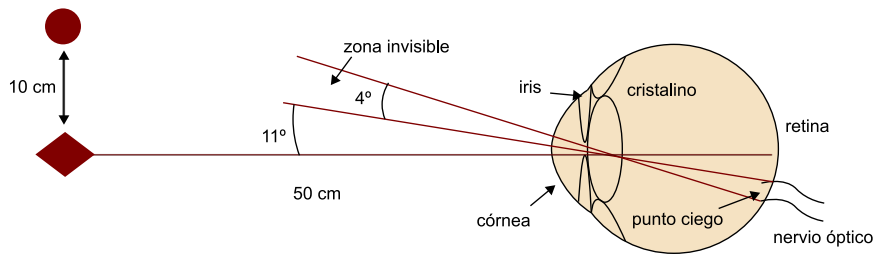
### Pero... ¿y cómo es que no lo notamos en la vida cotidiana?

Ahora, volved a mirar fijamente al rombo con el ojo izquierdo (cerrad el ojo derecho) colocándoos a una distancia en la que no veáis la “A” y oprimid nuevamente la flecha. ¿Qué veis en la zona donde originalmente estaba el punto negro o la “A”?

Posiblemente veréis un círculo amarillo completo, ¿verdad? Bien, ahora mirad la figura amarilla. ¿Es un círculo o más bien un anillo?

Volved a mirar al rombo y oprimid nuevamente la flecha verde. ¿Y ahora? ¿Es un círculo azul o un anillo?

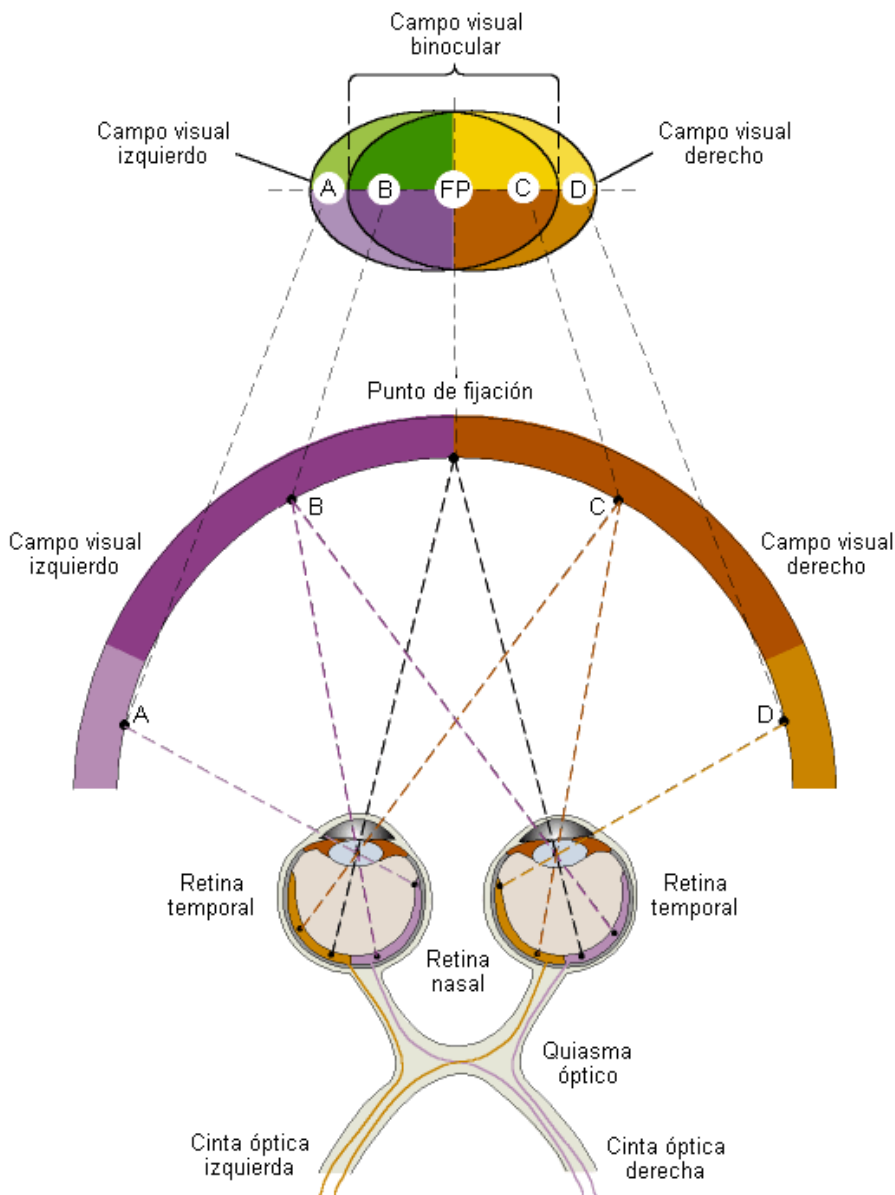
Figura 1.19. Esquema para entender por qué no vemos la zona donde cae el punto negro o la "A" en la animación previa



### 1.2.1. Nervio óptico

El nervio óptico es el segundo de los 12 pares de nervios craneales. Los axones de las células ganglionares abandonan la retina a través del disco óptico y constituyen las fibras del nervio óptico. Sin embargo, no todas las fibras harán el mismo recorrido hasta llegar a la corteza. En principio, el camino que tomará cada axón dependerá de en qué región de la retina se encuentra la célula ganglionar. A grandes rasgos, podemos dividir cada retina en dos grandes mitades: la mitad nasal y la mitad temporal (podéis ver la figura 1.20). Los axones de las células ganglionares de las retinas nasales cruzarán de hemisferio en el quiasma óptico, mientras que los axones que provienen de células de las hemiretinas temporales pasarán también por el quiasma óptico, pero sin decusar. De este modo, los axones de las células ganglionares de la hemiretina nasal del ojo derecho se cruzarán en el quiasma óptico y proyectarán sus fibras en el hemisferio izquierdo. Análogamente, los axones de la hemiretina nasal izquierda proyectan sobre la corteza visual del hemisferio derecho. Podéis observar cómo toda la información del lado izquierdo del mundo (campo visual izquierdo) es recogida por la retina nasal del ojo izquierdo y la retina temporal del ojo derecho y, por tanto, será recogida por las ganglionares que terminarán en el hemisferio derecho (las fibras de color lila en la figura). Así, toda la información del mundo que proviene del campo visual izquierdo es procesada en el hemisferio derecho y toda información que proviene del campo visual derecho es procesada en el hemisferio izquierdo.

Figura 1.20. Proyección del campo visual sobre las retinas y cruce de las fibras del nervio óptico en el quiasma óptico

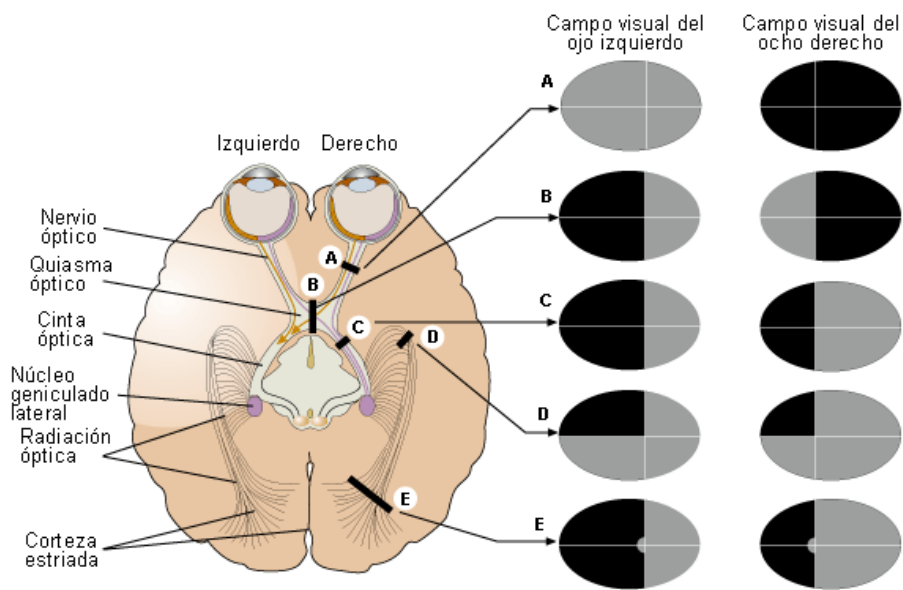


### Organización de la retina

Para entender bien la organización de la retina, debemos tener en cuenta que estamos considerando que el centro de cada retina está definido por la fovea, que corresponde al sector de la retina en el que existe mayor concentración de fotorreceptores (casi todos ellos conos) y, por tanto, con mayor poder de resolución. El sector de la imagen al que estamos mirando en cada instante (punto de fijación) cae exactamente en el centro de la fovea.

Esta organización de las vías visuales resulta de especial interés para entender el origen de algunas lesiones de la visión. De hecho, podemos saber la localización de una lesión en la vía visual a partir del trastorno visual que muestra el paciente. Por ejemplo, un paciente que manifiesta ver sólo la parte central de su campo visual podría estar indicándonos que no recibe información de las hemiretinas nasales y, por tanto, podría pensarse en una lesión en el quiasma óptico (caso B en la figura 1.21). En este tipo de pacientes se ven afectadas las fibras que decusan, lo que genera un déficit que se conoce como “visión en túnel” o hemianopsia bitemporal. En la figura 1.21 puede observarse un resumen de las diferentes ubicaciones posibles de las lesiones visuales y los déficits en el campo visual que generan en cada caso.

Figura 1.21. Déficits visuales causados por lesiones en diferentes puntos de la vía visual primaria



A la derecha se representan las diferentes pérdidas de campo visual asociadas a cada lesión (marcada en el dibujo cerebral de la izquierda). En negro se señala la zona del campo visual en la que existe pérdida de la visión. Nótese que existen algunos déficits visuales, como el representado en el esquema C y E, que pueden parecer muy similares en la descripción del paciente, pero que, sin embargo, pueden corresponder a localizaciones diferentes de la lesión.

### 1.2.2. Núcleo geniculado lateral

Una vez que los axones de las ganglionares pasan por el quiasma óptico (donde aproximadamente la mitad de las fibras decusan), entran en el hemisferio cerebral que les corresponde, según el sector del campo visual del cual reciben información, y llegan al núcleo geniculado lateral (NGL<sup>1</sup>) del tálamo. Los axones que llegan a cada NGL mantienen separada la información que proviene de cada ojo y generan un mapa ordenado de la información correspondiente al sector del campo visual que codifican.

<sup>(1)</sup>NGL es la abreviatura de núcleo geniculado lateral.

En cada NGL encontraremos 6 capas en las que se distribuyen los cuerpos celulares de las células del NGL según su procedencia. En las capas 1 y 2 (las más ventrales) harán sinapsis las células ganglionares de la retina tipo M que ya se describieron anteriormente. Allí se encontrarán con células de cuerpo celular grande, que son las que dan el nombre a dichas capas: capas magnocelulares. En estas capas se procesará la información proveniente de estímulos con baja frecuencia espacial y alta frecuencia temporal que les llega de células ganglionares tipo M de la retina, con lo que se conforma así la vía magnocelular.

Las capas 3, 4, 5 y 6 del NGL se conocen como capas parvocelulares, ya que allí encontraremos células con cuerpos celulares más bien pequeños que reciben información de las células tipo P de las retinas. Por lo tanto, son sensibles a los componentes espectrales de la luz y procesan los componentes de alta frecuencia espacial (codifican detalles) y baja frecuencia temporal de la imagen visual. Las células de las capas parvocelulares del NGL poseen propiedades similares a las células tipo P de la retina.



A fin de mantener separada la información proveniente de cada ojo, las diferentes capas del NGL recibirán axones de las células ganglionares según el ojo del que procedan. Así, las capas 1, 4 y 6 reciben la entrada de la hemiretina nasal contralateral, mientras que las capas 2, 3 y 5 reciben de la hemiretina temporal ipsilateral. En cada una de las 6 capas del NGL las células mantienen un mapa retinotópico. Esto implica que las ganglionares adyacentes en la retina (que codifican aspectos cercanos, especialmente de la imagen visual del mundo) proyectarán también en lugares adyacentes en el NGL. Por tanto, podemos asumir que en cada capa existe una representación o mapa de la mitad del mundo en tanto que cada NGL recibe información de una hemiretina de un solo ojo. Esta separación de la información según el ojo del que proviene será respetada también por las células del NGL y permitirá que la información se transporte separadamente hasta la corteza visual primaria, lo que posibilitará la visión binocular.

Sin embargo, éstos no son los únicos dos tipos de células que encontramos en el NGL. Existen también un cierto número de células con cuerpos muy pequeños (llamadas células K) que se encuentran en las zonas interlaminares, entre las capas magno y parvocelulares. Estas células reciben información de un tercer tipo de células ganglionares de la retina (las K o biestratificadas que también se mencionaron anteriormente) a través de la llamada vía koniocelular, cuya función parece estar relacionada con la modulación de la señal del "color" (Dobkins, 2000).

Hasta aquí podemos pensar que las propiedades de las células del NGL son bastante similares a las de las células ganglionares de la retina. Por tanto, sería legítimo preguntarse para qué disponemos de una estructura posterior (en la vía) que, básicamente, contiene el mismo tipo de información que la retina. La pregunta aún no tiene una respuesta clara, pero un elemento que sin duda informa de la función particular del NGL es que éste no sólo recibe información desde las retinas. En el gato, por ejemplo, se ha demostrado que aproximadamente la mitad de las fibras que inervan el NGL tienen su origen en V1<sup>2</sup> (Murphy y Sillito, 1996). Sin embargo, las aferencias del NGL provienen no sólo de la corteza estriada, sino también del núcleo reticular talámico (NRT) y del tronco cerebral. Ambas estructuras intervienen directamente en la actividad del NGL. Por tanto, el NGL es la primera instancia de la vía visual que es modulada por información que proviene de estructuras jerárquicas superiores. El papel funcional de estas retroproyecciones de la corteza no está aún completamente claro (Guillery y Sherman, 2002), aunque algunos datos recientes permiten pensar que parte de estas conexiones podrían estar involucradas en la modulación atencional de la respuesta. Sin embargo, la modulación atencional que se produce a nivel del NGL además de estar determinada por las retroproyecciones que vienen de V1, también está influida por las proyecciones que provienen del NRT (Kastner, Schneider y Wunderlich, 2006), debido

<sup>(2)</sup>V1 es la abreviatura de la corteza visual primaria.

seguramente a su papel activador vinculado a los estados de vigilia. Por ésta y otras razones, el NRT ha estado implicado en la mayoría de las teorías sobre atención selectiva (Crick, 1984).

Un ejemplo del papel funcional en el control atencional de los circuitos que vinculan recíprocamente al NGL con la corteza puede observarse a partir de los experimentos sobre rivalidad binocular. Utilizando resonancia magnética funcional, algunos autores (Leopold y Maier, 2006; Wunderlich, Schneider, Kastner, 2005) han mostrado una alta correlación entre la activación de las células del NGL y la dominancia perceptiva en una tarea de rivalidad binocular. A partir de experimentos en los que el observador modulaba el contraste de las imágenes, se pudo observar que la actividad de las neuronas del NGL correlaciona con el informe de un único percepto por parte del observador. Es decir, las neuronas del NGL parecen reflejar la dominancia perceptiva durante la rivalidad binocular.

Estos descubrimientos ponen en tela de juicio la clásica idea de que el procesamiento atencional queda restringido solamente al procesamiento cortical y cuestionan, a la vez, la tradicional concepción que se tenía del NGL como un simple relevo pasivo en el recorrido de la información sensorial hasta la corteza visual primaria (V1). Según un estudio reciente mediante imagen por resonancia magnética funcional (IRMf), parece evidente que el NGL, en su íntima vinculación con la corteza, desempeña un papel importante en varios aspectos de la cognición humana y, particularmente, en la percepción. En este sentido, algunos autores proponen que, más que ser considerado como un relevo, el NGL en los humanos debería entenderse como una compuerta dinámicamente regulada que expresaría el control visual en relación con fenómenos tales como la atención y la conciencia (Kastner, Schneider y Wunderlich, 2006).

### **Rivalidad binocular**

Cuando presentamos una imagen diferente en cada ojo, éstas suelen “competir” por unos instantes hasta que una de las dos prevalece y determina la percepción del sujeto en ese instante. Este proceso puede oscilar entre ambas imágenes si las dos mantienen un nivel de contraste similar y una saliencia perceptiva equivalente. La rivalidad binocular nos muestra que, más allá de que ambas retinas tienen fisiológicamente la capacidad de ingresar información sensorial de manera independiente, podemos percibir tan sólo una imagen en cada instante y, por tanto, mientras percibimos la que se proyecta en una retina, la que lo hace en la otra es suprimida.

Para comprobarlo, podéis realizar la siguiente tarea. Enrollad una hoja de papel hasta formar un tubo y con los dos ojos abiertos colocad el tubo como si fuera un catalejo por donde mirar a través de él. Con el ojo derecho mirad a la lejanía a través del tubo como muestra la figura. Ambos ojos deben estar abiertos y debéis mirar de manera relajada (sin hacer fijaciones específicas). Ahora, guiad la palma de la mano izquierda hacia vosotros y acercadla hasta tocar el tubo con el canto de la mano. De repente, en vuestra mano veréis un agujero. Es decir, la imagen que recibe el ojo que mira por el catalejo domina sobre la otra.



Precisamente porque los cambios en la percepción ocurren a pesar de que el estímulo visual es constante, el paradigma de rivalidad binocular ofrece una excelente oportunidad para estudiar los correlatos neurales de la conciencia visual.

### 1.2.3. Vías para el transporte de la información visual

Una vez que los axones de las células ganglionares pasan por el quiasma óptico, éstas forman lo que se conoce como el tracto óptico, que será la estructura que transportará información visual a partir de aquí. La mayoría de las fibras procedentes de la retina (aproximadamente el 90%) conforman la vía geniculoestriada o vía visual primaria que conecta con el NGL y, desde ahí, con las diferentes capas de la corteza visual primaria (V1). Las células geniculadas ubicadas en las capas magnocelulares del NGL proyectan específicamente a las capas 4c $\alpha$  de la corteza visual primaria (más adelante se detalla la constitución en capas de la corteza visual primaria), mientras que las que provienen de las capas parvocelulares (capas 3 a 6 del NGL) inervan la capa 4c $\beta$ .

A todas las células que llegan hasta las capas 4c $\alpha$  se las denomina vía magnocelular y, análogamente, al conjunto completo de células que llega hasta la capa 4c $\beta$  se la conoce como vía parvocelular. La independencia anatómica de cada una de éstas dos vías ha permitido, mediante experimentos de destrucción selectiva de una u otra vía, identificar claramente sus funciones. Así, podemos comprobar que la **vía parvocelular** es imprescindible para la codificación del color y la visión espacial de gran detalle, mientras que la **vía magnocelular** resulta muy importante en la detección de cambios rápidos relacionados con la detección de movimiento visual y con la percepción de componentes de baja frecuencia espacial en la imagen visual.

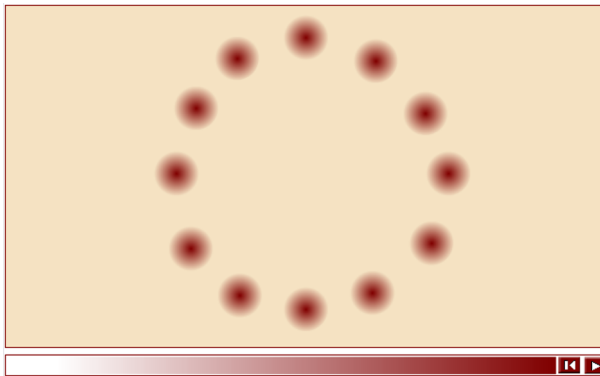
Por otro lado, existen también algunas neuronas ganglionares que conectan con distintos núcleos de procesamiento de información visual y regulan cuestiones como el parpadeo, el control pupilar, etc. Un ejemplo de ello se puede apreciar en las neuronas que conectan directamente con el núcleo supraquiasmático hipotalámico y que se encargan de regular los ritmos biológicos circadianos por medio de la información correspondiente al ciclo diario luz-oscuridad.

Además de la vía geniculoestriada, existe también otro conjunto de fibras que van desde la retina hasta el colículo superior conformando la vía tecto-pulvinar, de origen evolutivo más antiguo. Este conjunto de fibras (aproximadamente 100.000) establecen sinapsis primero en el colículo superior, después con el pulvinar (otro núcleo en el tálamo) y, desde allí, buena parte de esta información se dirige hacia áreas específicas de la corteza visual (V2, V5). Su función parece estar centrada en la orientación de respuestas mediante el control del movimiento de la cabeza y de los ojos, específicamente de los movimientos sacádicos.

### ¿Qué pasaría si dejásemos de mover los ojos?

Los movimientos oculares son una impresionante fuente de información a la hora de entender el sistema visual. Los seres humanos movemos los ojos 100.000 veces al día, aunque de una manera particular: con fijaciones. Cada movimiento ocular puede durar entre 100 y 120 milisegundos. Luego vendrá un tiempo variable de fijación donde los ojos prácticamente no se mueven. Ahora bien, ¿existe alguna razón para que estemos moviendo los ojos prácticamente todo el tiempo?

La siguiente animación permite comprobarlo.



Fijad vuestra mirada lo más estrictamente posible sobre la cruz que aparece en el centro. Sin parpadear y sin moveros, quedaos quietos mirando fijamente dicha cruz durante 30 segundos. No os asustéis, pero en determinado momento percibiréis que todo vuestro mundo visual se desvanece, especialmente los puntos rosados que están alrededor de la cruz central y en su lugar aparece solamente uno verde que va moviéndose.

El efecto ilusorio de desvanecimiento es la sensación que tendríamos si no moviéramos nuestros ojos por un tiempo largo y, además, en dicho tiempo el mundo no se modificara. Movemos los ojos porque de esa manera reactualizamos la estimulación que reciben nuestras células sensoriales y así evitamos que dejen de responder (desvanecimiento).

En el colículo superior existe un mapa *grosso modo* del campo visual, así como mapas espaciales de otras modalidades sensoriales. Su rol parece ser poner en correspondencia los distintos mapas y orientar el movimiento de los ojos en función de claves multimodales. Este núcleo tiene conexiones con el núcleo talámico pulvinar y, por su intermedio, con la corteza. Por lo tanto, constituye una vía alternativa a la del NGL para que la información visual llegue a diferentes áreas de la corteza, aunque por un camino que evita el pasaje por el área V1.

En 1995, Milner y Goodale, presentan un caso clínico de una paciente de iniciales D. F. que, habiendo perdido la práctica totalidad de su corteza visual primaria (por envenenamiento de monóxido de carbono), era capaz de insertar

#### Ved también

Los movimientos sacádicos se tratan en el subapartado 1.4.1 de este módulo.

#### Vía tecto-pulvinar

En la vía tecto-pulvinar, el colículo superior es análogo al tectum de otros vertebrados y el pulvinar es un núcleo talámico que proyecta fundamentalmente hacia áreas corticales de asociación.

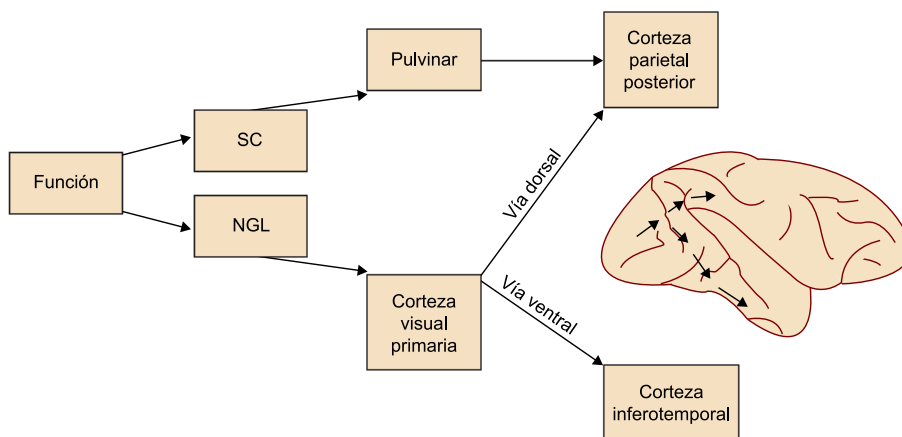
<sup>(3)</sup>En inglés, *blindsight*.

correctamente una buena cantidad de discos en ciertas ranuras correctamente, incluso manifestando ella misma que no era capaz de ver nada. Este fenómeno conocido como visión a ciegas<sup>3</sup> (Weiskrantz, 1986) parece estar vinculado a la vía tecto-pulvinar, ya que sus fibras no pasan por V1. Lo notable de este fenómeno es que disocia la posibilidad de utilizar cierta cantidad de información visual de la conciencia, puesto que, para la persona que sufre esta ceguera cortical, el acierto en la manipulación de los objetos es solamente una cuestión casual. La persona no es consciente en ningún momento del uso que está haciendo de esa información visual. Esto ha ocasionado que este fenómeno se haya convertido en un modelo para el estudio de la conciencia visual y de la conciencia en general, y ha provocado también varias discusiones filosóficas.

Ahora bien, la vía geniculoestriada con sus componentes parvo, magno y koniocelular podrían constituir las fases iniciales de dos grandes corrientes de información en el SV<sup>4</sup> que se conocen con los nombres del camino del “**qué**” y el camino del “**dónde**”. Ungerleider y Mishkin (1982) fueron los primeros en proponer la existencia de dos grandes corrientes de procesamiento en el sistema visual a partir del momento en el que la información llega a V1. Por un lado, sugieren la existencia de una corriente ventral de información que proyectará, después de pasar por la corteza visual primaria, sobre el córtex infero-temporal. En esta corriente, el trayecto que va desde la retina hasta el área V1 es lo que previamente denominamos la vía geniculoestriada (podéis ver la figura 1.22). Por otro lado estaría la corriente dorsal, que terminará proyectando al córtex parietal posterior después de pasar por V1, pero que conectaría con la información que proviene por la vía tecto-pulvinar.

<sup>(4)</sup>SV es la abreviatura de sistema visual.

Figura 1.22. Procesamiento de información en el sistema visual



Corrientes de procesamiento de información en el sistema visual. La vía dorsal y la vía ventral y sus relaciones con la vía geniculoestriada y tecto-pulvinar

De acuerdo con las hipótesis iniciales de Ungerleider y Mishkin (1982), estos dos sistemas de procesamiento de la información visual serían complementarios. Mientras que, por un lado, la corriente ventral de procesamiento visual desempeña un papel fundamental en la identificación y el reconocimiento de los objetos, la corriente dorsal parece intervenir en la localización (posición en el espacio, movimiento, etc.) de estos mismos objetos. Si bien los resultados que se conocen encajan bien con el modelo propuesto inicialmente por Un-

gerleider y Mishkin (1982), algunos descubrimientos recientes muestran que es más correcto diferenciar a estos dos subsistemas de procesamiento por su función principal. En este sentido, se denomina a la corriente ventral como el canal de procesamiento para la percepción, mientras que a la corriente dorsal se la conoce como el canal de información para la guía de la acción. Claramente, estas dos vías de procesamiento no están completamente separadas, sino que existen múltiples instancias de interacción y cooperación funcional entre ambas.

Lo comentado hasta este momento ya nos permite ver la enorme complejidad que encierra nuestro sistema visual. Nuestro cerebro visual parece funcionar descomponiendo la imagen por múltiples rutas, funcionalmente dispares, que combinan el procesamiento en paralelo, la cooperación horizontal y la jerarquía para garantizar la supervivencia del observador a través de la programación visomotora, que le permitirá desarrollar conductas eficaces ante las diferentes situaciones que provoca su relación con el mundo físico.

#### **1.2.4. Corteza visual primaria**

La corteza visual, como todo el neocórtex, está compuesta de seis capas diferenciadas desde el punto de vista de los tipos celulares, las conexiones y las entradas y salidas. También como en los demás sistemas sensoriales, existe un área que recibe directamente las entradas que provienen desde el núcleo geniculado lateral del tálamo: la corteza visual primaria (también conocida como V1 o corteza estriada) y un conjunto de áreas (probablemente más de 30) que procesan la información visual, conocidas en su conjunto como áreas extraestriadas. La corteza visual primaria se ubica en la parte posterior del lóbulo occipital, justo por delante y rodeándola se encuentra el área V2. El resto de las áreas corticales se extienden a partir de allí, dorsalmente por gran parte del lóbulo parietal y ventralmente por gran parte del lóbulo temporal.

Los axones provenientes de las neuronas del NGL terminan en la capa 4 de V1 sobre interneuronas estrelladas espinosas, que son excitatorias, pero en diferentes subcapas según provengan de la vía P o la M (subcapas 4c $\beta$  y 4c $\alpha$  respectivamente). Éstas, a su vez, conectan con neuronas piramidales, también excitadoras, que distribuyen la información a través de las diferentes capas. Los axones provenientes de las neuronas K proyectan sobre unas estructuras peculiares, ubicadas en el nivel de las capas 2 y 3, regularmente distribuidas en V1, llamadas “blobs”. El circuito básico cortical está compuesto, además, por interneuronas locales inhibitorias, también de tipo estrellado, pero lisas (sin espinas). Las capas más superficiales, particularmente las 2 y 3 envían

información hacia las otras aéreas visuales (extraestriadas), mientras que las capas profundas proyectan sobre estructuras subcorticales; en particular son importantes las retroproyecciones al NGL que salen de la capa 6 de V1.

La proyección de la vía visual primaria sobre V1 es retinotópica, es decir, mantiene las relaciones topológicas de la retina. Pero este mapeo no respeta las proporciones espaciales. La fovea, la zona de mayor agudeza visual, que en la retina debe concentrarse por razones geométricas en unos pocos grados de la superficie curva del ojo, no tiene en el nivel cortical estas restricciones.

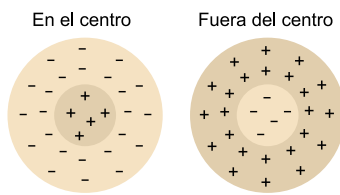
Como en otras modalidades sensoriales, la cantidad de área cortical está en relación con la densidad de fotorreceptores por área de retina, más que con el área en sí. Por lo tanto, la fovea ocupa en términos relativos un área cortical mucho más grande que la que le correspondería según su área en la retina. A esto se lo denomina **magnificación cortical**.

Los puntos pequeños de luz que son eficaces en la estimulación de las neuronas de la retina y el NGL son, en gran parte, ineficaces en la corteza visual. La mayoría de las neuronas corticales en gatos y monos responden vigorosamente a las barras o a los bordes entre luz y oscuridad, pero sólo si las barras son presentadas en un rango particular de orientaciones dentro del campo receptivo de la célula. Las respuestas de las neuronas corticales están sintonizadas a bordes orientados, de la misma manera que los conos en la retina están sintonizados a longitudes de onda particulares de la luz. Al pico en la curva de sintonía (la orientación a la que una célula responde mejor) se le denomina orientación preferida de la neurona. Realizando un muestreo de las respuestas de una gran cantidad de células, Hubel y Weisel demostraron que todas las orientaciones están, *grosso modo*, igualmente representadas en la corteza visual.

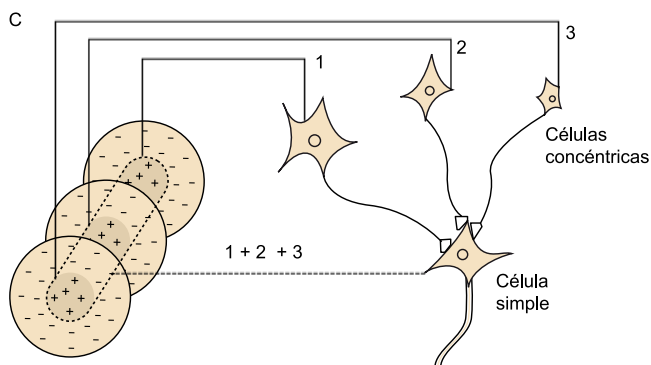
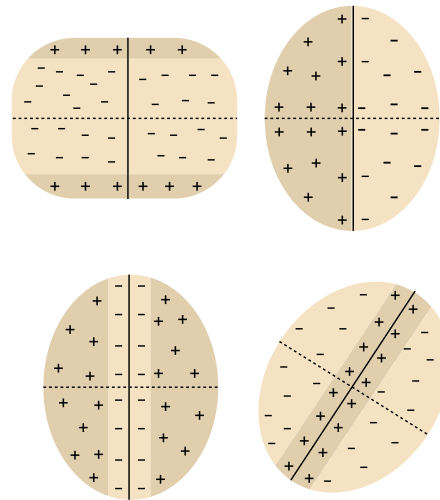
Consecuentemente, una orientación dada en una escena visual es “codificada” en la actividad de una población particular de neuronas selectivas a la orientación. Hubel y Wiesel también descubrieron que hay varios subtipos dentro de la clase de neuronas que prefieren la misma orientación. Por ejemplo, los campos receptivos de algunas células corticales, que denominaron células simples, están compuestos de zonas *on* espacialmente separadas de zonas *off*, como si los centros *on* y *off* de las células del NGL que convergen sobre estas neuronas estuvieran alineados (podéis ver la figura 1.23).

Figura 1.23. Campos receptivos de células simples en la corteza visual primaria

A Campos receptivos de células concéntricas de la retina y núcleos geniculados laterales



B Campos receptivos de las células simples de la corteza visual primaria



a) Las células de la retina y del núcleo geniculado lateral se dividen en dos clases: centro encendido y centro apagado con un área periférica de signo opuesto.

b) Los campos receptivos de células simples en la corteza visual primaria tienen zonas alargadas estrechas, flanqueadas por zonas ya sea excitatorias (+) o inhibitorias (-). A pesar de la variedad existente, los campos receptivos de células simples comparten tres características: 1) posición retiniana específica, 2) zonas excitatorias e inhibitorias discretas y 3) un eje específico de orientación.

Otras neuronas, llamadas células complejas, tienen campo receptivo donde zonas *on* están entremezcladas con zonas *off*, como si recibieran sus entradas de varias células simples. Otros estudios mostraron neuronas corticales sensibles a la longitud de la barra de luz que se mueve a través de su campo receptivo, que disminuyen su respuesta cuando la barra excede cierta longitud. Otras células responden selectivamente a la dirección en la que un borde se mueve a través de su campo receptivo. La especificidad de las características de los campos receptivos de las neuronas en la corteza estriada y áreas posteriores desempeña un papel importante en la determinación de las cualidades básicas de las escenas visuales.



Otra característica que distingue las respuestas de las neuronas en la corteza estriada de las anteriores en la vía visual es la binocularidad. Aunque el NGL recibe entradas de ambos ojos, los axones terminan en capas separadas, de modo que las neuronas del NGL son estimuladas por el ojo izquierdo o el derecho, pero no por ambos. Las vías provenientes de los ojos izquierdo y derecho siguen segregadas hasta cierto grado, incluso en V1, ya que los axones de las neuronas del NGL terminan en columnas alternas ojo-específicas de la corteza. Más allá de V1, las señales de los dos ojos se combinan haciendo que la mayoría de las neuronas corticales tengan campos receptivos binoculares con el mismo tamaño, forma, orientación preferida, y la misma posición en el campo de visión de cada ojo. La unión de las entradas de los dos ojos a nivel de V1 proporciona una base para la estereopsis, la sensación de profundidad que tenemos cuando observamos objetos próximos. Los dos ojos miran el mundo con ángulos levemente distintos, lo que origina que objetos que están más lejos o más cercanos del punto de fijación proyecten sobre puntos no correspondientes de la retina.

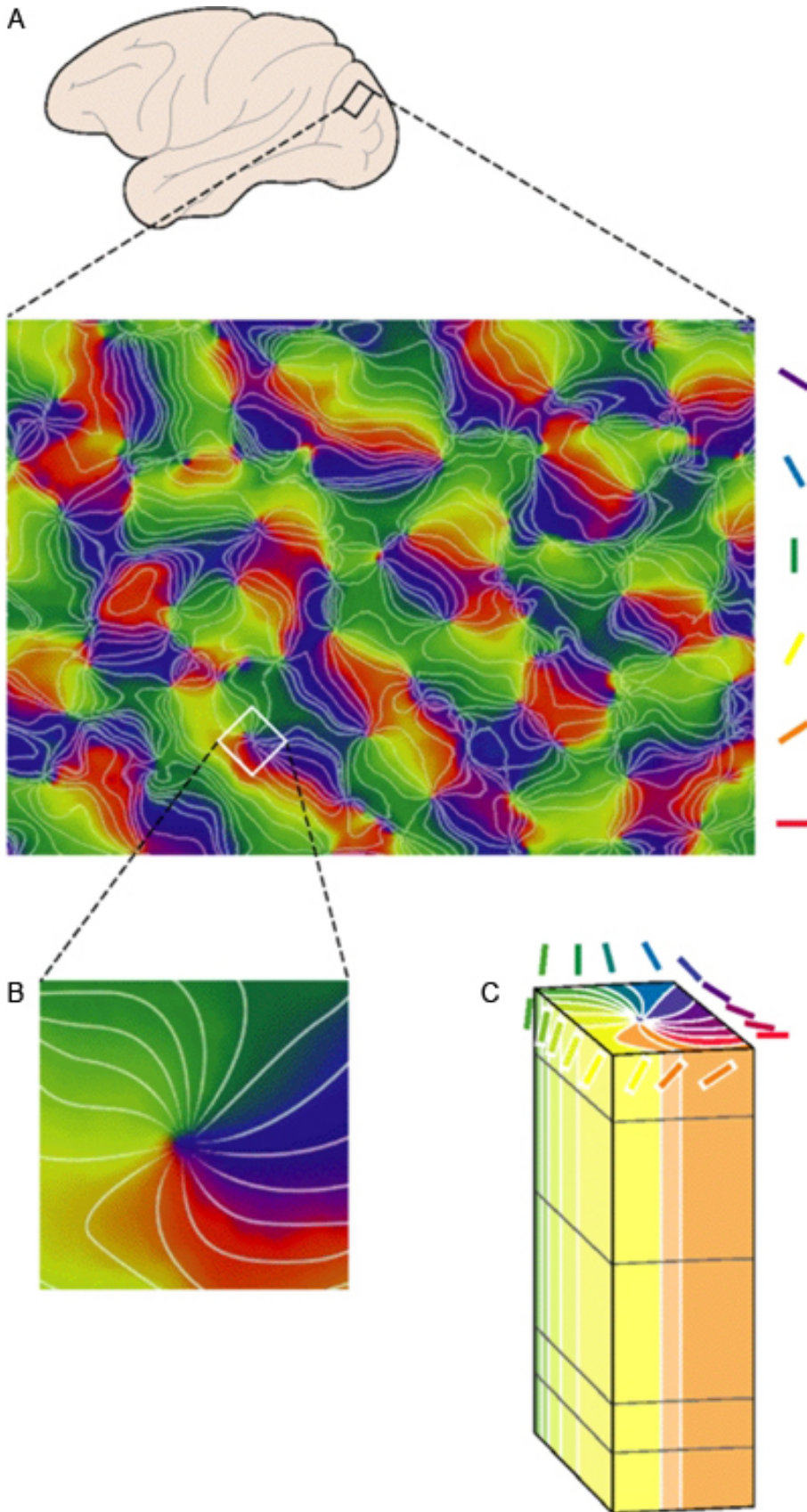
### La organización columnar

La variedad de respuestas exhibida por las neuronas corticales nos lleva a preguntarnos cómo las neuronas con distintos campos receptivos se organizan dentro de la corteza estriada. Las respuestas de las neuronas en un punto dado de la corteza son cualitativamente similares, pero cambian de manera suave y continua cuando nos movemos horizontalmente. Con respecto a la orientación, por ejemplo, todas las neuronas encontradas en una penetración perpendicular con un electrodo de registro en un punto particular tendrán, muy probablemente, la misma orientación preferencial, formando una “columna” de células con respuestas de características similares. Las columnas adyacentes, sin embargo, tienen preferencias de orientación levemente diferentes a las adyacentes (podéis ver la figura 1.24a).

#### Estereopsis

Para convencerse de que los dos ojos miran el mundo con ángulos levemente distintos, extended vuestro brazo y fijad la mirada en un dedo; mientras, con la otra mano interponed un lápiz a mitad de distancia entre vuestros ojos y el punto de fijación en el dedo. A esta distancia, la imagen del lápiz cae en puntos no correspondientes en las dos retinas y, por lo tanto, será percibido como dos lápices separados (un fenómeno llamado visión doble, o diplopía). Si ahora movéis el lápiz hacia el dedo (el punto de la fijación), las dos imágenes del lápiz se funden y un solo lápiz se ve delante del dedo. La disparidad de la visión es una de las claves que nos informa sobre la profundidad.

Figura 1.24a. Columnas de orientación en la corteza visual del mono



a) Imagen de un rectángulo de 9 por 12 milímetros de la superficie cortical tomada mientras que el mono ve contornos de distintas orientaciones (indicadas a la derecha). Las áreas que eran más activas durante la presentación de una orientación particular son indicadas por el color elegido para representar esa orientación (barras a la derecha). Los colores complementarios fueron elegidos para representar orientaciones ortogonales. Por lo tanto, el rojo y el verde indican actividades máximas en respuesta a orientaciones horizontal y vertical, mientras que el azul y el amarillo indican la mayor activación por la orientación oblicua izquierda y derecha.

b) Ampliación del área de "molinete" en el a. Las orientaciones que producen mayor actividad permanecen constantes a lo largo de los radios, pero cambian continuamente con el ángulo.

c) Organización tridimensional de las columnas de orientación en un trozo de 1 milímetro x 1 milímetro x 2 milímetros de la corteza visual primaria subyacente a la región superficial cuadrada representada en b.

De este modo, las diferentes orientaciones se mapean sobre una región cortical, pero, a diferencia del mapa retinotópico, el mapa de preferencia de orientación se itera muchas veces, de manera que la misma preferencia de orientación se repite con intervalos de aproximadamente 1 milímetro a través de toda la corteza estriada. Esta iteración provoca que haya neuronas que representen la gama completa de los valores de la orientación para cada región del espacio visual. Estas columnas se ordenan en torno a un punto central cuya orientación esta indefinida, de forma similar a un molinete<sup>5</sup>.

<sup>(5)</sup>En inglés, *pinwheel*.

La progresión ordenada de la preferencia a la orientación, así como otras características que también varían de esta manera sistemática (color, dirección de movimiento, frecuencia espacial), se organizan dentro del mapa ordenado del espacio visual. La organización columnar de la corteza estriada es también evidente en las respuestas binoculares de las neuronas corticales. Aunque la mayoría de las neuronas en V1 responden a estímulos provenientes de ambos ojos, la intensidad relativa de estas entradas varía de neurona a neurona. En los extremos de este continuo están las neuronas que responden, casi exclusivamente, al ojo izquierdo o al derecho y en el centro están los que responden igualmente bien a ambos ojos. Como sucede con las preferencias de orientación, se requiere recorrer un milímetro a través de la superficie para muestrear completamente los valores de dominancia ocular.

Aunque este arreglo modular de la corteza visual fue reconocido primero para la orientación y las columnas de dominancia ocular, resultados posteriores han demostrado que otras características del estímulo, tales como color, dirección del movimiento y frecuencia espacial, también siguen este patrón de variación sistemática y de iteración. Estas zonas se relacionan sistemáticamente unas con otras (por ejemplo, las columnas de orientación tienden a interceptar a las columnas de dominancia ocular perpendicularmente). La corteza estriada, entonces, se compone de unidades repetidas, o módulos, que contienen toda la maquinaria neuronal necesaria para analizar distintas cualidades del estímulo de una pequeña región del espacio visual. A estos módulos se los denomina **hipercolumnas**.

Podemos concluir que en V1 tiene lugar un primer procesamiento de los rasgos elementales (por ejemplo, frecuencias espaciales) que culminará, más adelante, en la percepción de la forma, del color y del movimiento (Kolb y Whishaw, 2003).

### 1.3. Procesamiento cortical

Si bien es cierto que cada uno de los módulos de procesamiento en la vía visual tienen una importante especialización funcional, también hay que tener en cuenta que la percepción visual es un fenómeno que involucra siempre a más de un módulo y que, en la gran mayoría de los casos, se origina por la actividad en gran parte de la corteza cerebral. El objetivo último de este impresionante conjunto de estructuras interconectadas es producir información útil para garantizar la supervivencia del sujeto en el mundo.

Las fuentes de información de las que disponemos para tratar de entender cómo el cerebro hace lo que hace son muy variadas y, como siempre en ciencia, lo que va apareciendo no es una “imagen” sencilla, donde cada pieza nueva encaja perfectamente con la anterior como en un rompecabezas. ¡A veces una nueva pieza o conjunto de piezas cambian completamente la imagen que estamos armando! Además, es un rompecabezas con muchos niveles: el nivel molecular, celular, los circuitos locales y las propiedades sinápticas, las relaciones entre las áreas, etc.

Por si esto fuera poco, la evidencia que obtenemos de cómo funciona el cerebro proviene de un abanico de técnicas sumamente variado, que va desde la caracterización de propiedades celulares en preparaciones en cultivo hasta imágenes de la actividad metabólica de áreas de la corteza captadas al mismo tiempo que los sujetos realizan algún tipo de actividad perceptiva. Cada uno de estos trozos de información debe encontrar su lugar en el rompecabezas y, en el mejor de los casos, corresponder con los demás. Muy a menudo faltan los conocimientos necesarios para relacionarlos e, incluso, pueden surgir evidencias que son aparentemente contradictorias.

En este subapartado vamos a ver los resultados que obtiene el sistema (lo percibido) a partir de los distintos niveles de procesamiento por los que pasa el estímulo proximal. Es particularmente importante, en todo lo que se relaciona con la explicación de los fenómenos perceptivos, tener en cuenta que la comprensión de cómo funciona el sistema proviene de una combinación de la evidencia experimental con el conocimiento sobre diferentes modelos o teorías de funcionamiento que, precisamente, se han construido a partir de los datos aportados por la evidencia empírica.

Las dos imágenes del mundo que se forman en las retinas no determinan la percepción, ya que, en todo caso, la percepción será el producto de la actividad cortical sobre los datos que llegan desde la retina, en una dinámica en la que el cerebro genera permanentemente “hipótesis” interpretativas sobre la situación que origina dichos datos y evalúa la verosimilitud de la hipótesis con relación a los nuevos datos que van llegando. Este proceso de generación de hipótesis es naturalmente constructivo: el sistema aporta información, de acuerdo con conocimientos previos, sobre qué “modelo” de la realidad se corresponde mejor con los datos que el sistema sensorial obtiene en cada momento. En este proceso constructivo puede verse claramente la cooperación de las diferentes áreas corticales involucradas, cada una aportando un aspecto particular de procesamiento e integración con información previa.

### Interpretación de las lesiones corticales

Se debe ser cauto en la interpretación de las lesiones corticales. Que exista una lesión en una zona de la corteza que altera, por ejemplo, la percepción del movimiento no implica, necesariamente, que el movimiento se procese exclusivamente en esa región cortical, sino que parte del procesamiento relevante para generar la percepción del movimiento se realiza allí. En una analogía un poco burda, pero ilustrativa, si se rompe un engranaje de un reloj y éste se detiene, no significa que ése fuera el engranaje responsable de dar la hora.

Hasta ahora hemos visto que el flujo de información que llega desde la retina mantiene sus relaciones topográficas, representa cambios de contraste lumínico y cromático en la escena visual y está separado en dos vías con características anatómicas y funcionales diferentes: la vía parvo y la vía magnocelular.

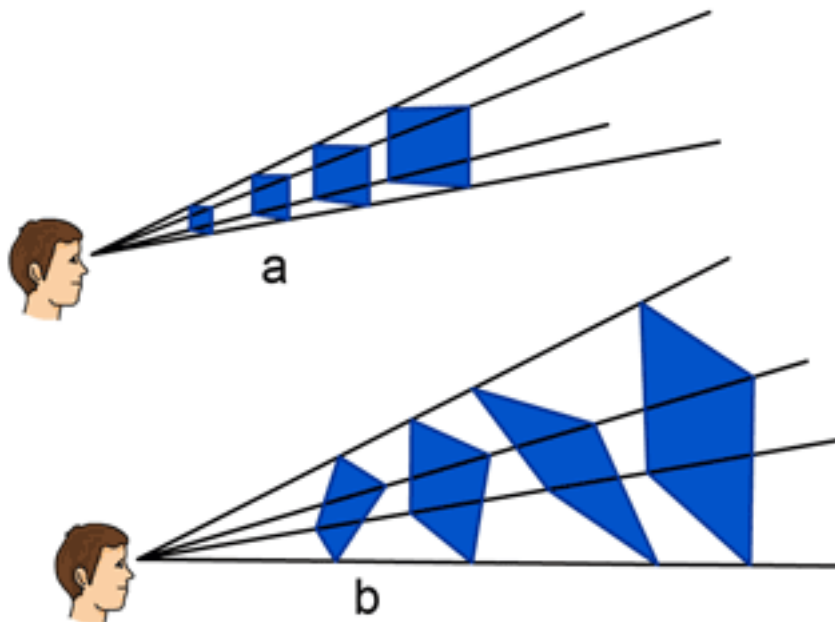
Ya vimos también que en su pasaje por el núcleo geniculado lateral del tálamo, la información proveniente de la retina es integrada con información que justamente proviene de la corteza. Si bien no sabemos exactamente cuál es la función de esta vía de retroproyección, probablemente tenga que ver con la selección (por medio de mecanismos atencionales) de lo que se procesará prioritariamente sobre el conjunto de elementos del campo visual que están continuamente impactando sobre la retina.

El conjunto de áreas corticales que procesan la información visual se organiza, de acuerdo con el esquema conceptual acuñado por Leslie Ungerleider y Mortimer Mishkin, en dos grandes vías: una ventral, que abarca la parte del lóbulo occipital y que procesaría aspectos relacionados con la forma y las características de los objetos como el color, y una dorsal, que se extiende por parte del lóbulo parietal y que procesaría aspectos relacionados con la posición de los objetos, como por ejemplo: ubicación en el espacio, movimiento, etc. A la vía ventral se la conoce también como la ruta del “qué” y a la dorsal como la ruta del “dónde”. También se puede decir que estas dos vías constituyen dos grandes sistemas: uno, que se centra en la percepción para la representación (vía ventral), y otro, que se centraría en la percepción para la acción (vía dorsal).

### 1.3.1. Percepción

La percepción se entiende habitualmente como el proceso cognitivo inicial por el que se construye conocimiento ligado a nuestro entorno más inmediato. Una buena parte de los estímulos de nuestro entorno resultan ambiguos ante la simple mirada del ojo, ya que, por ejemplo, contamos con dos superficies planas (las retinas) para captar un mundo tridimensional. Observad la figura 1.24b y notad cómo diferentes estímulos distales producen la misma estimulación en la retina. Es decir, existen diferentes objetos posibles en el mundo a los que les corresponde un mismo estímulo proximal. La principal función de la percepción será la de aportar conocimiento que permita desambiguar estas situaciones, a partir de generar “hipótesis” interpretativas sobre la situación que origina dicho estímulo proximal a fin de garantizar la supervivencia del sujeto.

Figura 1.24b



Todos los objetos que están representados en el espacio de visión de estos sujetos producirían la misma imagen en la retina. En sentido amplio, podríamos decir que todos estos estímulos distales corresponderían al mismo estímulo proximal, en cuanto imagen retiniana (figura adaptada de Crick, 2003).

Así pues, no percibimos lo que hay en nuestras retinas, sino lo que, de alguna manera el cerebro, en función de las “hipótesis” interpretativas, establece en cada caso. Este mecanismo supone una ventaja sustancial, ya que aporta información complementaria a la proporcionada por el estímulo proximal y, por tanto, aumentan las posibilidades de sobrevivir en el entorno que nos rodea.

En el caso de la visión, son las áreas corticales dedicadas al análisis de la información visual –que en su gran mayoría se encuentran en el lóbulo occipital– las encargadas, en buena medida, de conformar el percepto final. El sistema visual está preparado para transformar el estímulo proximal –análogo a la

imagen retiniana– hasta lograr un percepto que respete las características del estímulo distal que desencadenó el proceso perceptivo. Esta transformación del estímulo proximal está destinada a maximizar la eficacia de nuestras acciones, puesto que preserva los atributos del objeto físico que guían las pautas de comportamiento que resultan cruciales para la supervivencia (por ejemplo, maximiza los altos contrastes para facilitar la detección de bordes).

En este proceso de transformación del estímulo proximal que lleva a cabo nuestro sistema visual intervienen varias áreas o módulos de procesamiento que codifican los distintos rasgos del estímulo –aquellos que, si devienen conscientes, experimentaremos como *qualia* (por ejemplo, su forma, su color, etc.)– con distintas finalidades. Los atributos más importantes que codifica el sistema visual para la percepción del estímulo son el brillo, el color, la forma y el movimiento.

### **Percepción del brillo**

Uno de los atributos más determinantes para la percepción del estímulo es el brillo. De hecho, el brillo, a diferencia del color o, incluso, del movimiento, es el *qualia* fundamental de la visión. Sin percepción del brillo, no existiría visión. Sin embargo, el brillo es un percepto, un *qualia* que evidentemente está relacionado con la intensidad de la luz que refleja un estímulo, pero que, en cuanto percepto, no se corresponde directamente con dicha magnitud física. Aclaremos un poco este tema, ya que nos servirá también para el resto de atributos que codifica el sistema visual y que repasaremos en esta sección.

La magnitud del mundo físico que se relaciona más directamente con el brillo percibido es la luminancia. La luminancia es la medida que hace un fotómetro del flujo de luz que emerge de una superficie en una dirección determinada (la que capta el fotómetro) y se expresa en candelas por metro cuadrado ( $\text{cd}/\text{m}^2$ ). El brillo es la sensación que produce la luminancia de una superficie después de ser procesada por nuestro sistema visual.

Sería lógico pensar que la relación entre el brillo y la luminancia debería ser directamente proporcional, pero esto no es así. De hecho, un primer problema surge a la hora de medir el brillo percibido, ya que no es accesible directamente puesto que se trata de una sensación. Por tanto, la única manera que tenemos de aproximarnos a la sensación de brillo es mediante métodos indirectos, puesto que, como ya nos previno el padre de la psicofísica, Gustav T. Fechner, la sensación es interna, privada y subjetiva. La psicofísica ha desarrollado métodos específicos que permiten medir la sensación y, en particular, el brillo percibido, basándose en tareas de comparación en las que es el propio reporte del sujeto lo que determina finalmente el valor obtenido.

## Psicofísica

Los psicólogos, etólogos o neurocientíficos se encuentran ante un problema de difícil solución a la hora de pretender comprender (y medir) las actividades mentales (internas) de los seres humanos, a partir simplemente de los comportamientos producidos por éstos. Éste ha sido el objetivo de la psicofísica desde el siglo XVIII. Desde entonces, cientos de psicofísicos se han planteado el estudio de las relaciones cuantitativas entre los estímulos físicos y las sensaciones que éstos generan. De manera general, podemos afirmar que el propósito de la ciencia psicofísica es el de entender y describir la relación existente entre los estímulos físicos y las conductas observables (y medibles) de los sujetos humanos y no humanos (psicofísica animal). En definitiva, la psicofísica se aplica fundamentalmente a investigaciones perceptivas (en todas las modalidades sensoriales), aunque también a campos como la memoria, la psicolingüística, los comportamientos sociales, etc.

Desde el siglo XVIII, los crecientes hallazgos de la física permitieron pensar en la posibilidad de entender el funcionamiento animal o humano (y particularmente el relativo a sus aspectos perceptivos) en términos de métodos desarrollados originalmente por los físicos. De hecho, basta recordar que algunas dimensiones físicas como la luz, el color o el sonido se definen precisamente a partir de la percepción humana. Incluso nociones como infrarrojos ultravioletas o ultrasonidos se definen a partir de los límites de los sistemas sensoriales humanos. Entonces, cabe preguntarse: ¿cómo se evalúan precisamente estos límites? ¿Cómo se estudian mecanismos que no son directamente observables?

La variabilidad es una característica básica de todo sistema biológico y aún más de los sistemas mentales. Las técnicas experimentales desarrolladas para medir umbrales se basan en esta premisa y utilizan explícitamente (o no) modelos estadísticos (por ejemplo, distribuciones de respuestas). Los índices obtenidos (por ejemplo, el valor del umbral) son necesariamente el valor más probable de estas distribuciones.

Un umbral de detección es el límite (*limen*) entre intensidades percibidas y no percibidas de un estímulo. Si los sistemas fueran deterministas, sin fluctuaciones, este límite correspondería a un único valor. Sin embargo, los sistemas sensoriales no son deterministas. Su actividad varía de manera más o menos aleatoria en el tiempo. Por tanto, las probabilidades de detección de las intensidades de un estímulo aparecen como una función de la intensidad del estímulo. En consecuencia, un umbral se define como el valor más probable de la distribución de las respuestas obtenidas (su media, por ejemplo).

Para medir un umbral, o más precisamente para estimarlo, necesitamos obtener dicha distribución de respuestas. Para ello, la psicofísica ha desarrollado diferentes métodos (método de ajuste, de los límites, de estímulos constantes y métodos adaptativos, entre otros), pero la descripción de éstos excede las posibilidades de este módulo.

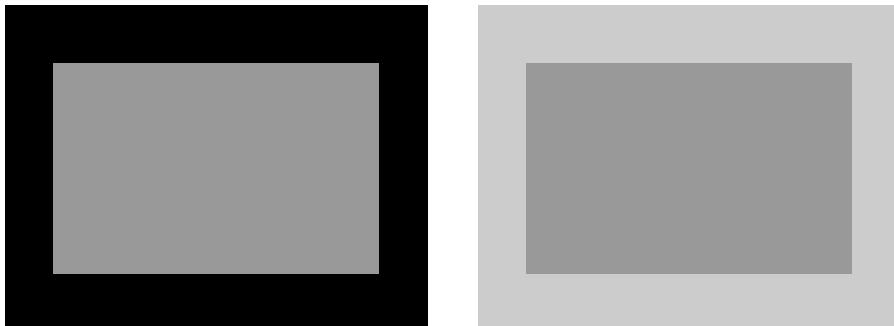
Sin embargo, ahí no se acaban los problemas, sino que, en todo caso, comienzan de nuevo. Una vez que medimos el brillo percibido por medio de técnicas psicofísicas, nos damos cuenta de que mantiene una relación extraña con la luminancia que mide el fotómetro. Por ejemplo, dos superficies con idéntica luminancia pueden ser percibidas con grandes diferencias de brillo según cuál sea el contexto en el que se presentan al sujeto.

En este punto es necesario aclarar que en toda percepción (y no sólo en la del brillo) el contexto desempeña un papel determinante en lo que finalmente percibimos. Como decíamos anteriormente, la percepción funciona como un generador de “hipótesis” interpretativas sobre la situación que da origen al estímulo que estamos percibiendo y, por tanto, incorpora conocimientos que muchas veces provienen del contexto en el que se presenta un estímulo. Sin embargo, en el caso de la percepción del brillo la influencia del contexto es particularmente sorprendente. La figura 1.25 lo ilustra con el ejemplo que mencionábamos antes: dos cuadrados idénticos, pero ubicados sobre fondos de luminancia bien distinta, serán percibidos con diferente brillo. El fenóm-



no se conoce como contraste simultáneo y puede ser aún más fuerte si se lo combina con información del contexto de alto nivel, como las condiciones de iluminación que existen en el mundo real (sombras, relieves, etc.).

Figura 1.25



Por más que parezca extraño, los grises de los cuadros internos tienen idéntica luminancia. Sin embargo, son percibidos con diferente brillo debido al contexto que los rodea.

Tradicionalmente se han explicado los diferentes efectos de contraste simultáneo a partir de las propiedades de las neuronas ganglionares y sus interacciones laterales en la retina o, de manera más general, en otras instancias iniciales de la vía de procesamiento. Sin embargo, existe cierta controversia en cuanto a que estos mecanismos puedan explicar la totalidad de fenómenos de este tipo que se han descrito. En este sentido, el equipo del Dr. Purves, de la Universidad Duke, plantea lo que ellos denominan la explicación empírica, que sugiere que –desde el punto de vista de la supervivencia– resulta más eficiente para el sistema que el brillo percibido se determine empíricamente tomando en cuenta las experiencias pasadas de éxito o de fracaso de interacción con el objeto en cuestión.

La idea de que la información empírica que proviene de la interacción con los objetos debe, de alguna manera, contribuir a la percepción, no es nueva, sino que ya había sido sugerida en el siglo XIX por von Helmholtz. Sin embargo, el planteamiento actual parece ir más allá al sugerir que, desde esta perspectiva, deberíamos considerar que la visión depende fundamentalmente de una estrategia de procesamiento estadístico. Desde esta concepción, los valores de brillo percibido deberían estar en relación con la significación empírica del estímulo, que podría provenir, por ejemplo, de la significación conductual que tuvo dicho estímulo en experiencias pasadas.

Desde esta concepción, la percepción del brillo se configura a partir de los resultados obtenidos en experiencias pasadas, tanto de la especie como del propio individuo. De esta manera, aquello que funciona como percepto cuando se genera una respuesta exitosa a un estímulo es lo que determina lo que percibiremos.

## Percepción del color

Mientras que el brillo se define como la categoría perceptual producida por la cantidad total de luz en un estímulo visual, el color es la experiencia perceptual subjetiva, vinculada con la composición espectral de la luz que llega a las retinas de nuestros ojos. Cuando Newton, mediante un prisma, logro descomponer la luz en sus componentes de frecuencia y comprobó que esto se correspondía con experiencias de color diferentes, entendió que el color es una propiedad psicofísica en el sentido de que los colores como tales no existen en el mundo físico: en éste sólo existe un continuo de diferentes frecuencias de radiaciones electromagnéticas. La experiencia compartida que tenemos del color con los demás seres humanos surge de la común organización neurobiológica de la especie. Salvo excepciones, todos nombraremos, por ejemplo, como “verde” a una misma clase de composiciones espectrales y como “rojo” a otras. Si bien éste es un dato de la realidad con el que nos manejamos de manera cotidiana y en el que confiamos profundamente (podéis pensar, si no, en todo lo que pueden determinar nuestra vida cotidiana las luces de los semáforos), en sentido estricto no tenemos manera de comunicar al otro en qué consiste la experiencia de, por ejemplo, “ver verde”.

La experiencia del color comprende tres cualidades perceptivas. El **tono** es la percepción de la relativa cantidad de rojo, azul, verde o amarillo en un estímulo, es decir, es el aspecto cromático de la luz. La **saturación** es la cantidad de tonalidad que hay en la luz. El grado en el que el percepto se aparta de un gris neutral. Es decir, un rojo altamente insaturado será percibido como gris. El **brillo** es lo mismo que vimos anteriormente, pero aplicado a una composición espectral particular.

En conjunto, estas tres cualidades describen el espacio perceptual del color. El color hace uso de la propiedad de los objetos de reflejar las distintas frecuencias produciendo un aumento en nuestra capacidad de discriminación.

La teoría de que la visión en colores puede ser explicada por la respuesta de tres mecanismos con diferentes sensibilidades a las diferentes longitudes de onda de la luz se conoce como la **teoría tricromática**. Esta teoría del color fue establecida mediante experimentos psicofísicos realizados hacia finales del siglo XIX por Thomas Young y Hermann von Helmholtz, mucho antes de que se conociera con detalle la organización de la retina y antes también de que se conocieran los distintos tipos de conos y fotopigmentos. Los experimentos consistían en pedir a los sujetos que, regulando la cantidad de cada una de tres luces de colores primarios (por ejemplo, azul, verde y rojo) que se sumaban para producir un color único, igualaran un cierto color de referencia. Con estos experimentos se demostró que dos colores no eran suficientes y cuatro ya eran redundantes. La cantidad de conos con fotopigmentos diferentes varía con la especie. De acuerdo con esto, los seres humanos somos tricrómatas, como

muchos otros primates del viejo mundo, pero hay animales dicrómatas, como los monos del nuevo mundo, otros que son monocrómatas e, incluso, otros que son tetracrómatas como las tortugas (y algunos humanos).

Pero esto sólo es parte de la historia, ya que otra serie de observaciones, también de finales del siglo XIX, realizadas por Ewald Hering, pusieron en evidencia que algunas combinaciones de colores eran imposibles: uno puede concebir un rojo amarillento (naranja) o un azul verdoso, pero no un rojo verdoso o un azul amarillento. El rojo y el verde de alguna manera se oponen como también lo hacen el azul y el amarillo. Sobre esta base, Hering edificó su teoría compuesta por cuatro colores organizados en pares opuestos: verde frente a rojo y azul frente a amarillo.

Veremos ahora cómo estas teorías, establecidas hace más de un siglo sobre bases puramente psicofísicas, han encontrado mucho más recientemente sus fundamentos neurobiológicos. La percepción del color comienza en la retina con los tres tipos de conos poseedores de un fotorpigmento sensible a un rango particular del espectro de la radiación electromagnética. De acuerdo con esto se los denomina C, M y L (por sus sensibilidades respectivas a las longitudes de onda cortas, medianas y largas). En términos de procesamiento de señales, actúan como filtros pasa banda, donde la banda que dejan pasar es diferente para cada uno de ellos.

¿Por qué son necesarios varios fotorpigmentos para ver en color? La figura 1.9, muestra la absorbancia de cada uno de los fotorpigmentos y la respuesta de los fotorreceptores que son proporcionales a esa absorbancia. Como podéis ver, cada curva tiene la forma aproximada de una U invertida y esto quiere decir que existen dos valores iguales de respuesta del receptor para dos valores distintos de frecuencias. Esto significa que con un solo fotorpigmento la codificación de los valores de frecuencia sería ambigua. Y esto suponiendo que tenemos la misma intensidad para cada valor de frecuencias. Si además variamos la intensidad, el resultado es mucho más ambiguo, ya que la respuesta del receptor es función de ambos valores. Sin embargo, con tres fotorpigmentos, no importa cuál sea la combinación espectral y de intensidad de la luz, vamos a obtener una única combinación de valores de respuesta de los tres tipos de fotorreceptores. Si bien tres no parece mucho, se ha estimado que con éstos podemos discriminar más de 10 millones de colores (Judd y Kelly, 1939). Sobre estos valores, obtenidos para cada punto de la retina, el sistema nervioso construirá la percepción en color. Es decir, que si dos superficies producen el mismo patrón de respuesta, ambas van a ser percibidas exactamente del mismo color.

¿Pero, qué sucede con los pares en oposición descritos por Hering? Ya vimos que tanto las células ganglionares retinianas como las del NGL codifican antagonismo luminoso entre el centro y la periferia de sus campos receptivos. Análogamente, existen neuronas que son excitadas en el centro de su CR<sup>6</sup> por los conos tipo L e inhibidas en la periferia por los M. Las hay también con la respuesta inversa. Otras responden excitándose por la conjunción de la acti-

<sup>(6)</sup>CR es la abreviatura de campos receptivos.

vación de los M + L en el centro del CR y se inhiben por los S en la periferia y otras lo hacen con el patrón inverso. Si recordamos los experimentos psicofísicos de Hering, observamos que esto es consistente con los pares cromáticos antagónicos descritos por él (notad que M + L corresponde con el amarillo). Otra manera interesante de experimentar los pares en oposición son las postimágenes que surgen de observar un color (por ejemplo, un rojo) por un cierto tiempo, hasta que se produzca la adaptación de las células involucradas (aproximadamente un minuto), y si después dirigís la mirada hacia un zona acromática, veréis que parece tomar el color opuesto (en este caso, verde).

En la corteza visual, después del pasaje por V1, una parte importante del procesamiento del color parece realizarse en la parte de la vía ventral conocida como V4. Estudios neuropsicológicos y de imágenes muestran que lesiones de esta área producen la pérdida de la visión en colores (acromatopsia cerebral), aunque algunas investigaciones relativamente recientes indican que las áreas ventrales visuales que codifican el color se hallan fraccionadas y que existen distintas áreas relacionadas con la percepción del color (Bartels y Zecki, 2000). La acromatopsia es la incapacidad de una persona para percibir colores, sin que el trastorno se deba a problemas en los receptores sensoriales. El mundo es percibido en tonalidades grises, aunque, por lo general, se conserva la agudeza visual y se mantiene intacta la percepción del brillo, lo que permite diferenciar entre más de 100 matices de colores. Un dato interesante sobre esta patología es que estos pacientes pierden la capacidad de soñar en colores e incluso de imaginar colores, lo que con el tiempo lleva a una pérdida de la memoria referida al color.

Es importante tener en cuenta que la percepción del color está fuertemente influida por el contexto. Estímulos que produce la misma distribución de energía luminosa en las distintas longitudes de onda pueden parecer muy diferentes dependiendo de los otros colores de la escena. Este fenómeno se conoce como **contraste de color**. Inversamente, estímulos que reflejan distintas composiciones espectrales pueden verse como iguales. Este fenómeno se conoce como **constancia de color**.

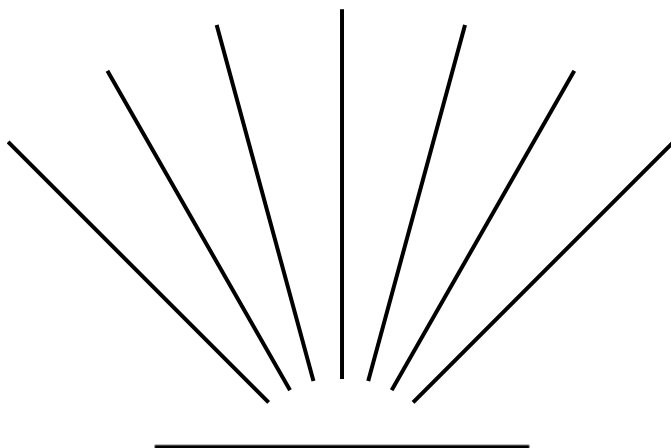
## Percepción de la forma

Buena parte de nuestro cerebro visual está, de alguna manera, relacionada con la posibilidad de percibir e interpretar objetos de nuestro entorno. Las neuronas de la corteza visual que responden a la presencia de objetos determinados comienzan respondiendo de manera ambigua a fragmentos de un objeto pero, al cabo de unos milisegundos, sólo responden exclusivamente a ciertas combinaciones de fragmentos, como si se comenzaran a juntar las partes. Si bien este proceso podría parecer lento, los seres humanos somos extremadamente rápidos en el reconocimiento de objetos: somos capaces de categorizarlos (por

ejemplo, entre animales y coches) en tan sólo 150 milisegundos (Van Rullen y Thorpe, 2001). Probablemente esta impresión inmediata se consiga a partir de la identificación de alguna de las partes del objeto.

La parte más simple del proceso de percibir formas supone el identificar las características geométricas básicas de los objetos como la longitud de las líneas, su orientación y las intersecciones con otras líneas. Sin embargo, este proceso está lejos de ser simple. Analicemos, por ejemplo, algunas de las dificultades que se encuentran en la simple identificación de la longitud de una línea. En principio, deberíamos suponer que la distancia entre dos puntos determinados debería corresponder más o menos con la longitud física del segmento que describen. Sin embargo, la percepción no es un reflejo directo de la realidad física, sino que de alguna manera recoge información que proviene de diferentes fuentes. Así, en el caso de la longitud percibida, sabemos que ésta depende en buena parte de la orientación de las líneas. La longitud de una línea orientada verticalmente es percibida como mayor que la de una línea de igual longitud pero orientada horizontalmente. Este efecto ilusorio se conoce como ilusión de la línea vertical-horizontal y fue descrita inicialmente por Wundt ya en el año 1862 (figura 1.26).

Figura 1.26



La línea horizontal de la figura parece mucho más corta que el resto. Sin embargo, todos los segmentos de la figura tienen la misma longitud física. Según Howe y Purves (2005), los segmentos que se perciben mayores son los que se encuentran a unos 30° de la vertical. En este caso, el aumento percibido del tamaño de la línea es de aproximadamente un 15% con respecto a la horizontal.

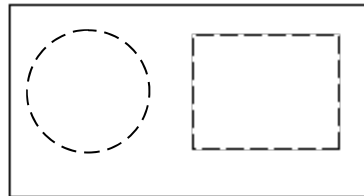
La ilusión de la línea vertical/horizontal descrita por Wundt, así como una buena cantidad de otras ilusiones que habitualmente se denominan ilusiones geométricas, nos muestra que la percepción de la forma para el sistema visual dista mucho de ser un asunto sencillo. De hecho, parece evidente hoy por hoy aquella afirmación de los psicólogos de la Gestalt a principios del siglo XX en cuanto a que la forma percibida es una propiedad no intrínseca de los componentes de un objeto. Los seres humanos somos estructuradores activos del entorno y, por tanto, existen procesos y leyes que de alguna manera median entre los objetos del mundo físico y la percepción que tenemos de ellos. La Escuela de la Gestalt propuso justamente varias de esas leyes o principios

de organización perceptiva que en la actualidad los ingenieros intentan implementar en los sistemas de visión artificial con el objetivo de optimizar los procesos visuales de los robots (Desolneux, Moisan y Morel, 2004).

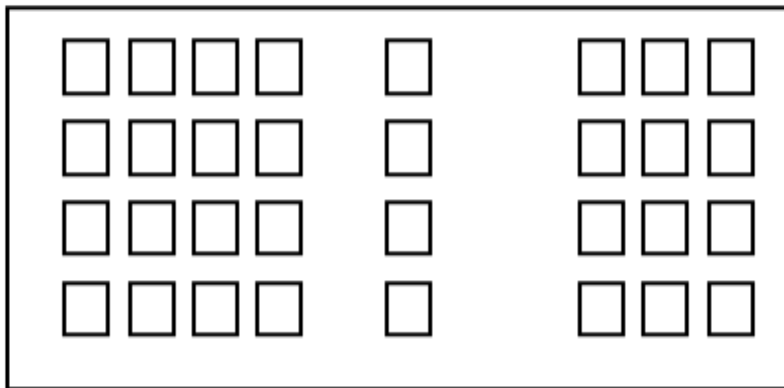
### Escuela de la Gestalt

Aparece en Alemania hacia principios del siglo xx. Sus exponentes más reconocidos fueron los teóricos Max Wertheimer, Wolfgang Köhler, Kurt Koffka y Kurt Lewin, que plantearon como principio general que el todo no puede ser inferido de las partes consideradas separadamente. Desde esta perspectiva, fue una escuela muy influyente en el estudio de la percepción y definió una serie de principios de organización perceptiva que ellos mismos denominaron “leyes de organización perceptiva”. Algunos de estos principios son:

- **Principio de la Prägnanz (pregnancia).** La tendencia de la experiencia perceptiva a adoptar las formas más simples posibles.
- **Principio del cierre.** Nuestra mente añade los elementos faltantes para completar una figura. Existe una tendencia innata a concluir las formas y los objetos que no percibimos completos.



- **Principio de la proximidad.** El agrupamiento parcial o secuencial de elementos por nuestra mente basado en la distancia.



- **Principio de simetría.** Las imágenes simétricas son percibidas como iguales, como un solo elemento, en la distancia.
- **Principio de continuidad.** Los detalles que mantienen un patrón o dirección tienden a agruparse juntos, como parte de un modelo. Es decir, percibir elementos continuos aunque estén interrumpidos entre sí.
- **Principio de dirección común.** Implica que los elementos que parecen construir un patrón o un flujo en la misma dirección se perciben como una figura.
- **Principio de la relación entre figura y fondo.** Afirma que cualquier campo perceptual puede dividirse en figura contra un fondo. La figura se distingue del fondo por características como: tamaño, forma, color, posición, etc.

Los centros neuronales implicados específicamente con la codificación de atributos de forma se encuentran en diferentes localizaciones. Por un lado, destaca el papel de V2 en cuanto a su selectividad para las formas complejas, lo que sugiere cierta integración de los atributos procesados en V1. Por otro lado,

encontramos también en la ruta del **qué**, hacia el lóbulo temporal, centros específicos como el área ínfero temporal (IT) que se relacionan directamente con el reconocimiento específico de los objetos como una mesa, una silla o hasta un rostro humano.

Las lesiones en esta área provocan lo que conocemos como agnosias visuales. El concepto de agnosia visual se utiliza para designar déficits de reconocimiento visual que no pueden explicarse a partir de desórdenes sensoriales ni de disrupción del lenguaje o de deterioros mentales severos (De Renzi, 1999). La mayoría de las agnosias visuales parecen estar provocadas por accidentes cerebro-vasculares, con consecuencias en las áreas V2, V3 y posiblemente en otras áreas de la corteza visual. Este tipo de lesiones suelen tener una representación clara en ambos lados de los lóbulos occipitales. La “agnosia de la forma” consiste fundamentalmente en la incapacidad de organizar la información sensorial en una forma determinada mediante la discriminación del contorno del estímulo frente al fondo. Estas funciones parecen relacionarse claramente con las del área V2 (Tirapu, Ríos y Maestú, 2008).

Uno de los síndromes más sorprendentes del grupo de las agnosias es el que conocemos como prosopagnosia<sup>7</sup> y se manifiesta en la dificultad de un paciente para reconocer caras, incluyendo la suya propia. Es un déficit específico que en general permite que el paciente pueda describir sin problemas el tamaño de las cejas o la forma de la boca aunque le resulte imposible agrupar toda esa información para identificar una cara en concreto. Relacionado con este síndrome existe una agnosia visual que implica justamente los síntomas contrarios a la prosopagnosia. Estos pacientes son agnósicos, ya que no pueden reconocer determinados objetos (por ejemplo, flores o verduras) aunque sí pueden identificar las caras. Por tanto, un paciente con este síndrome podría percibir perfectamente la cara de la figura 1.27 aunque no podría decir los elementos por los que está compuesta: en este caso, flores, frutas y verduras. Este dato, entre otros, ha llevado a muchos investigadores a asumir que existe un área específica para la identificación de caras en el cerebro humano aunque el debate sobre si la prosopagnosia implica una alteración específica diferente a las agnosias aún está vigente (García García y Cacho Gutiérrez, 2004).

<sup>(7)</sup>Prosopon significa ‘cara’, en griego.



Figura 1.27. Pintura de Guiseppe Arcimboldo, pintor italiano del siglo XVI. La pintura muestra al Dios romano de las estaciones: Vertumnus

## Percepción del movimiento

Cuando observamos el minuterero de un reloj, por ejemplo, no somos capaces de percibir movimiento. Esto se debe a que el movimiento de la aguja del reloj no alcanza el umbral para la detección de la velocidad en el sistema visual humano. Sin embargo, más allá de que el minuterero del reloj no alcance el umbral de detección del movimiento en el sistema visual humano, intuitivamente sí somos capaces de afirmar que la aguja se ha movido, ya que, después de un cierto lapso de tiempo, observamos que no se encuentra en la misma posición. No obstante, existe evidencia empírica que nos permite confirmar que la per-

cepción del movimiento no se basa en ningún tipo de proceso intuitivo; sino que, por el contrario, el movimiento es una experiencia directa, únicamente codificada por el sistema visual.

El movimiento es, por tanto, una dimensión visual fundamental, un producto primario que no puede ser derivado de procesos sensitivos más primitivos como pueden ser la percepción del espacio o del tiempo.

Algunas de estas evidencias son los postefectos de movimiento, como la ilusión de la catarata<sup>8</sup> o el fenómeno conocido como movimiento aparente. En ambos casos, el sistema visual codifica movimiento sin que haya desplazamiento a lo largo del tiempo (es decir, sin que tengamos la experiencia de un cambio en la posición), lo cual permite suponer que dicho sistema está capacitado para codificar directamente el movimiento sin pasar previamente por el cómputo de la distancia. De esta manera, podemos afirmar que el análisis del movimiento en las áreas visuales primarias (procesamiento temprano) constituye una propiedad fundamental del sistema visual que no depende del cómputo previo de la distancia; lo que posibilita la ejecución de ciertas tareas en los tiempos adecuados para garantizar nuestra supervivencia.

<sup>(8)</sup>En inglés, *waterfall illusion*.

En palabras de Max Wertheimer, el fundador de la Gestalt, podríamos decir que:

“Uno no sólo ve que el objeto ahora está en un lugar diferente al anterior y por eso sabe que se ha movido, uno más bien ve el movimiento”.

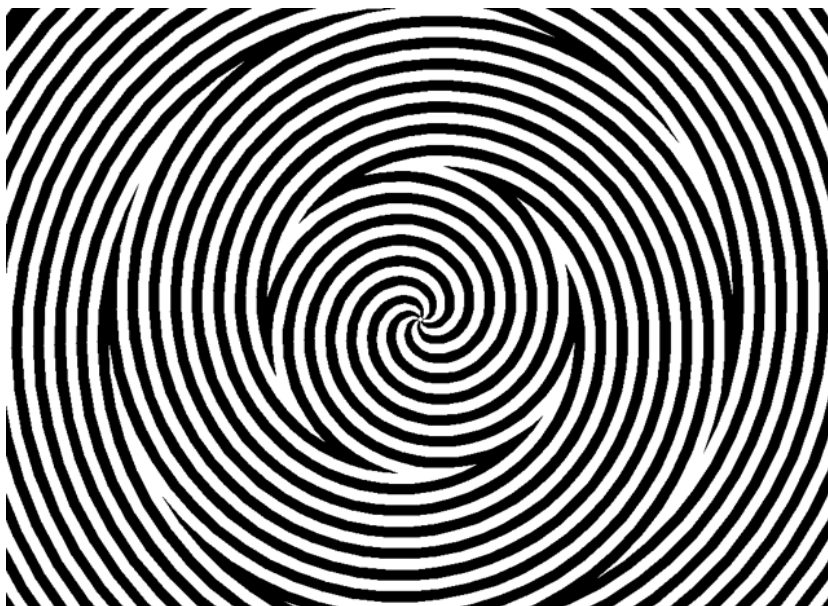
M. Wertheimer (1912). *Über das Denken der Naturvölker. I. Zahlen und Gebilde. Zeitschrift für Psychologie*

### **Postefectos de movimiento**

Los postefectos de movimiento son sensaciones de movimiento que quedan después de una estimulación provocada por un objeto en movimiento. Un buen ejemplo de estos efectos puede experimentarse al observarse de manera continuada un flujo de agua (como el de una catarata) en una dirección y velocidad constante durante unos cuantos segundos. Si el observador mantiene la mirada fija en un punto del flujo de agua durante al menos 30 segundos evitando incluso los parpadeos y luego fija la vista en un objeto inmóvil (puede ser una roca cercana a la cascada), tendrá la sensación de que el objeto inmóvil se mueve en sentido contrario al del flujo de agua.

Un efecto similar ocurre cuando miramos el centro de un espiral en movimiento durante un tiempo (como el que se muestra en la animación siguiente) y después de unos 30 segundos sin parpadear miramos intempestivamente a un objeto estático (por ejemplo, la palma de la mano).





Descargaos el archivo de la rueda catalina.

Los postefectos de movimiento muestran, al igual que el movimiento aparente, que los seres humanos somos capaces de percibir movimiento incluso con objetos estáticos. Otro ejemplo bastante impactante de esto son las ilusiones del Dr. Kitaoka disponibles en su web.

El primer experimento que abordó la cuestión del movimiento aparente fue llevado a cabo por Exner (1888), quien demostró que los observadores humanos somos capaces de percibir movimiento a partir de dos chispazos separados en el espacio y el tiempo. Cuando la separación espacial y temporal es óptima (en torno a los 60 milisegundos), se percibe movimiento aparente “puro” o movimiento *phi*.

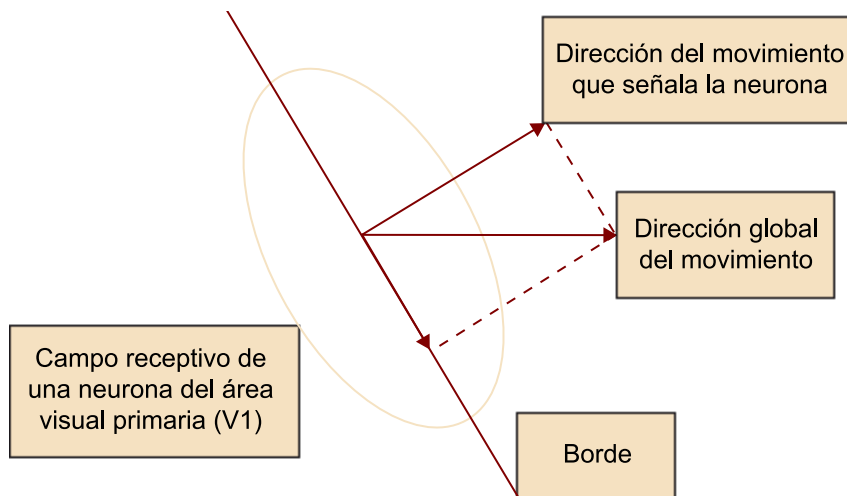
Hubel y Wiesel obtuvieron el premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1981 por su trabajo sobre las neuronas de la corteza visual primaria (área V1) del gato. En él desvelan no sólo la organización de las células en la corteza visual primaria, sino también el procesamiento de la información que tiene lugar en el área V1. Las neuronas descritas por Hubel y Wiesel (1965) no responden exclusivamente al movimiento continuo, sino que también responderían al movimiento aparente provocado, por ejemplo, a partir de una secuencia de vídeo. Este tipo de células son las responsables de la primera etapa del tratamiento de la información respecto al movimiento o, dicho de otra manera, son las responsables de detectar el movimiento local. Sin embargo, los mecanismos por los que el sistema visual extrae la información sobre movimiento en las primeras etapas plantean algunos problemas. Uno de los más conocidos es el problema de la apertura<sup>9</sup>.

<sup>(9)</sup>En inglés, *The Aperture Problem*.

El sistema visual extrae la información de movimiento local desde la imagen retiniana a través de los campos receptivos de las neuronas que se encuentran en el área visual primaria (V1). Sin embargo, esta información inicial –tal como sucedía con la codificación de los anteriores atributos del mundo físico– resulta ambigua para el SV debido a que los contornos de una imagen vistos a través de una apertura pequeña parecen moverse solamente en la dirección

perpendicular a ellos. La primera idea referida al problema de la apertura se le adjudica a Pleikart Stumpf en 1911 (Todorovic, 1996). Sin embargo, en 1935, Hans Wallach describe apropiadamente el problema (Wuerger, Shapley y Rubin, 1996). Cualquier vector de movimiento se puede descomponer –desde el punto de vista físico– en dos vectores ortogonales: uno paralelo a la orientación del contorno en movimiento y el otro perpendicular a éste (figura 1.28). La suma vectorial de estos dos vectores permite obtener un nuevo vector que, desde el punto de vista físico, señala la dirección y la velocidad del movimiento: los dos componentes principales que debemos tener en cuenta para comprender la percepción del movimiento.

Figura 1.28



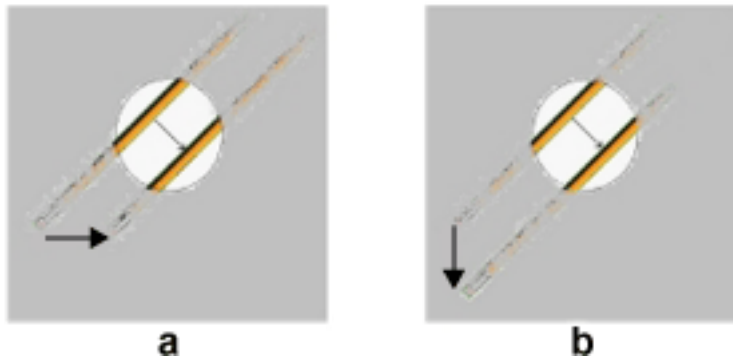
Representación esquemática de lo que señala un detector de movimiento en el área visual primaria (V1) de la corteza visual. El vector global del movimiento se puede descomponer en dos vectores ortogonales de menor módulo. El detector de movimiento local sólo es capaz de detectar el vector perpendicular a la orientación del contorno.

El que un detector de movimiento “observe” el mundo a través de su pequeña “ventana” (Hildreth, 1983) implica que el movimiento local de cualquier contorno resulte ambiguo. El detector sólo será capaz de codificar la información de uno de los dos vectores componentes del movimiento: el perpendicular a la orientación del contorno (figura 1.28) y, por consiguiente, diferentes movimientos –desde el punto de vista físico– resultan idénticos para la “mirada” de los detectores y, además, se introducen variaciones en la medida de las propiedades más básicas del movimiento (por ejemplo, de la velocidad).

### El problema de la apertura

La ambigüedad intrínseca a la detección del movimiento local que implica el problema de la apertura puede ser comprobada fácilmente por medio de la experiencia que se presenta mediante los dos paneles de la figura 1.29. La figura muestra lo que veríamos de dos movimientos muy diferentes de un objeto (un lápiz) a través de una pequeña apertura. Tanto cuando el objeto se mueve hacia la derecha, como cuando se mueve hacia abajo, veríamos exactamente el mismo movimiento a través de la apertura. Resulta evidente, por tanto, que un mismo movimiento local (el que se ve en las aperturas de las figuras) puede corresponder a distintos movimientos globales del objeto. En este sentido, se considera que las señales locales de movimiento contienen información ambigua.

Figura 1.29. Ambigüedad de las señales locales de movimiento



- a) El lápiz se mueve hacia la derecha, mientras que a través de la apertura sólo se observa el movimiento en la dirección perpendicular a él.  
 b) El lápiz se mueve hacia abajo mientras en la apertura se observa el mismo movimiento que en a. Es decir, en la dirección perpendicular a su orientación.

El patrón de movimiento (movimiento global) se construye a partir de una serie de reglas que el sistema visual utiliza para computar la señal global de velocidad a partir de las señales ambiguas provenientes del movimiento local de la imagen. De manera análoga, al detectar movimiento en profundidad (expansión/contracción) se integran –presumiblemente en el área que denominamos MST– las señales locales de movimiento de los bordes del objeto. Sin embargo, es en el nivel del área medio temporal (MT) donde tiene lugar el primer proceso de integración de las señales locales para detectar movimiento global en el plano frontal. En principio, la evidencia empírica señala que existen células específicamente sintonizadas a diferentes rangos de velocidad (Orban, 1984). Dichas células serían las encargadas de transmitir la información sobre la velocidad del estímulo a una segunda área (MT<sup>10</sup>) donde se integrarían todas las informaciones.

<sup>(10)</sup>MT es la abreviatura del área medio temporal.

La segunda fase del análisis de la información sobre movimiento parece comenzar con las neuronas ubicadas en el área medio temporal (MT) que reciben directamente muchas de las salidas de las neuronas de V1. Al igual que sucede en V1, casi la totalidad de las neuronas del área MT responden al movimiento y están sintonizadas a una dirección. Sin embargo, a diferencia de lo que sucede en las neuronas de V1, los campos receptivos de estas neuronas son más grandes, lo cual reafirma la idea de que es aquí donde se integra la información proveniente de V1.

#### Tamaños de los campos receptivos

Los campos receptivos de las neuronas del área MT podrían oscilar entre los 6 y los 10 grados visuales, mientras que los campos en V1 se estima que no sobrepasan el medio grado (Braddick y Qian, 2001).

En definitiva, es evidente que el propósito del sistema visual no es el de computar movimiento local, sino el de crear una representación útil para manejarnos en el entorno, ya que el tipo de objetos al que nos enfrentamos a diario son grandes estructuras a las que el sistema visual debe asignar movimiento.

Por tanto, podemos decir que las neuronas de MT responden al movimiento *per se*, ya sea que la señal provenga de cambios en la luminancia, en el color o incluso en la textura. Sus salidas son proyectadas a distintas áreas del cerebro que contribuyen en la detección de aspectos fundamentales para la percepción del movimiento, como son la codificación de la expansión y la rotación (Tanaka y Saito, 1989), o el control de los movimientos oculares (Schall, 2000).

Ahora bien, ¿qué sucede entonces si tenemos una lesión en el área MT? Aparece nuevamente la pérdida específica de un atributo visual: el movimiento. El paciente con akinetopsia sólo es capaz de percibir objetos cuando éstos están quietos, hecho que determina, por ejemplo, que los objetos aparezcan de repente en su campo visual (cuando se quedan quietos) en diferentes posiciones, dado que mientras se mueven dejan de ser percibidos. De hecho, la visión de un paciente con akinetopsia es como la de una película muy vieja donde hay saltos enormes entre fotograma y fotograma. Al igual que sucede con la acromatopsia, en este tipo de síndromes sólo se afecta la visión del movimiento. Por tanto el paciente continúa percibiendo el color y, por ejemplo, puede leer sin problemas. Esto es lo que hace que habitualmente este tipo de pacientes puedan no presentarse a consulta, puesto que no asocian sus síntomas a un trastorno neuropsicológico, sino más bien a trastornos psíquicos.

### **Ejemplo de akinetopsia**

Imaginaos que de repente comenzáis a percibir que las cosas aparecen sin más (cuando quedan quietas) o que no sabéis cuándo dejar de servir café o té, dado que no podéis ver a que altura de la taza ha llegado el líquido. Este tipo de síntomas eran los que describía la paciente LM (Zhil, von Cramon y Mai, 1983) a la que se diagnosticó una lesión bilateral en el área V5. El caso de la paciente LM nos muestra claramente cómo el cerebro es capaz de analizar de manera independiente diferentes atributos del mundo visual.

### 1.3.2. Procesamiento *top-down* y *bottom-up*: intercomunicación entre áreas

Los psicólogos de la percepción han propuesto la existencia de por lo menos dos tipos de procesamiento en la información visual. Al proceso que comienza con los datos sensoriales y va hasta la construcción de un precepto se le denomina procesamiento *bottom-up* sobre la base de que abajo (*bottom*) están los sensores y arriba las ideas, los perceptos (entendiendo como tales la actividad cortical de mayor nivel de integración). Por otro lado, describen también el proceso que fluye en manera inversa y que, por tanto, partiría de una idea o concepto para así contribuir a la formación del precepto.

A la hora de entender estos dos tipos de procesamiento, es importante tener en cuenta que consideramos que en toda percepción entran en juego ambos tipos de procesamiento de manera paralela. Por un lado, asumimos que toda percepción (es necesario aquí hacer la distinción con las alucinaciones) se desencadena por la presencia de un estímulo que provoca la activación de los fotorreceptores (los datos sensoriales) y toda la cadena de acontecimientos que hemos intentado describir a lo largo de este apartado. Sin embargo, al mismo tiempo es verdad que, aun así, la mayoría de las veces esta información debe corresponder de alguna manera con las expectativas o las ideas generales que tenemos de lo que podemos percibir en un momento y lugar determinado.

#### **Ejemplo de procesamiento *bottom-up***

Un buen ejemplo de la confluencia de los procesos *bottom-up* en toda percepción nos lo provee la figura 1.30. Si no habéis visto nunca dicha figura, puede ser que en un primer momento no distingáis ninguna forma concreta, sino solamente un conjunto de manchas. Sin embargo, si agregamos una idea o un concepto como por ejemplo “perro dálmata olfateando hojas” es posible que la percepción de la figura cambie drásticamente y ahora siempre que veáis esta figura veréis el dálmata. Éste es un buen ejemplo de cómo los procesamientos *bottom-up* pueden no ser suficientes para generar un precepto definido que muchas veces necesita de cierto agregado de información que proviene de un concepto que se tiene o se agrega (como en este caso).

Figura 1.30



Si no encontráis ninguna figura definida en la imagen después de unos segundos, intentad localizar un perro dálmata olfateando hojas.

Estos tipos de procesamiento que se definen aparentemente alejados del procesamiento neuronal que venimos siguiendo a lo largo de este apartado tienen también su representación en las interconexiones que presentan las diferentes áreas del cerebro y los intercambios de información que ocurren permanentemente entre ellas. Sabemos en la actualidad que la relación V1/V2/V3/V5 no es en absoluto de tipo unidireccional y estrictamente jerárquica, sino que dichas áreas se intercomunican y se influyen recíprocamente y que, además, dicha influencia difiere según el atributo procesado. Por ejemplo, la investigación ha puesto de manifiesto que el producto del procesamiento del movimiento de V5 –la más especializada de las cuatro– emprende viaje de retorno hasta las células que, en V1, son sensibles a la orientación y a la dirección, las cuales conectan a su vez con V3 y V5 (y con V2, por supuesto). Las vías de retorno de V5 a V1 son, sin duda, funcionalmente relevantes, ya que pueden propiciar la localización precisa del movimiento en el espacio: una vez elaborada la información de movimiento en V5, es necesario ubicar dicho movimiento en el espacio, algo que V5 por sí sola no puede hacer, dado que su mapa topográfico es muy pobre. Entonces, dado que en V1 (y en V2) la retinotopía es más precisa, el movimiento procesado por V5 puede “situarse” en el espacio visual mediante dichas interconexiones.

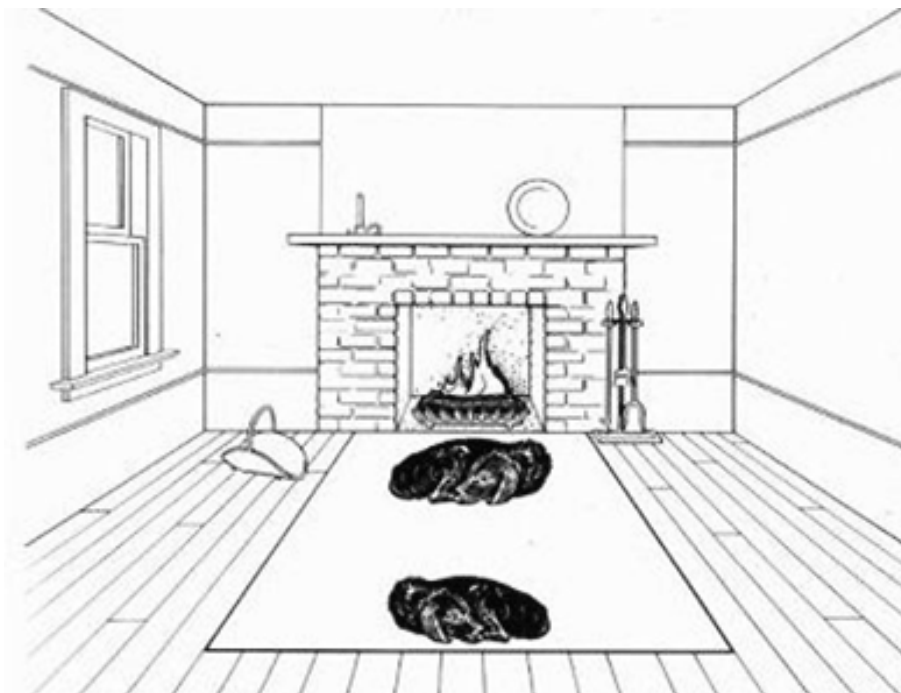
### 1.3.3. Ilusiones visuales: ventanas al funcionamiento del sistema visual

Las ilusiones visuales son una herramienta muy importante para el entendimiento del funcionamiento del sistema visual, ya que de alguna manera estas diferencias sistemáticas entre las propiedades físicas de los estímulos y lo que percibimos configuran auténticas ventanas privilegiadas para observar el funcionamiento visual.

Desde esta concepción, pensamos que las ilusiones visuales no son errores del sistema visual, sino soluciones de compromiso donde una solución a un problema suficientemente buena como para garantizar nuestra supervivencia puede tener el coste colateral de producir ciertos desajustes de menor importancia. De alguna manera, nos permiten vislumbrar los mecanismos que están en juego, una mirada a los hilos que revelan la acción del titiritero que mueve la marioneta.

Partimos de la base entonces de que las ilusiones visuales están permanentemente presentes en nuestra vida cotidiana. Un buen ejemplo de esto puede apreciarse en la figura 1.31 (tomada de Rock, 1985). En dicha figura, podemos encontrar varias de las ilusiones visuales más clásicas aunque quizá lo interesante sea justamente que las creencias perceptivas que se derivan de ellas (podéis ver el pie de la figura siguiente) no coinciden con las conclusiones a las que llegaría de manera razonada alguien que se hallara en la habitación. En definitiva, se aprecia que estas ilusiones no nos engañan en relación con nuestra interacción con el entorno, sino que más bien nos permiten un conocimiento más adecuado con el objetivo de dirigir nuestra conducta.

Figura 1.31



En esta figura se pueden detectar algunas de las ilusiones visuales más conocidas. El perro más cercano a la chimenea parece más grande que el otro (ilusión de Ponzo). La línea que marca la parte superior de la pared de la derecha es la continuación de la línea que marca la parte inferior de la pared de la izquierda; sin embargo, visualmente no parece ser así (ilusión de Poggendorff). El lado inferior de la alfombra, el más cercano al observador, tiene la misma longitud que la línea que marca la parte inferior de la pared del fondo (la de la chimenea); no obstante, la apariencia visual no lleva a esa consecuencia (ilusión de Müller-Lyer, ilusión de Ponzo). Si os queréis entretener, podéis hallar unas cuantas más.

Todo indica que, para el sistema visual, lo importante no es exactamente la realidad física, sino una descripción del mundo que facilite la interacción del sujeto con él.

Desde esta concepción, los sistemas sensoriales y, en particular, todo el entramado de centros neuronales que conforman la visión, realizan operaciones de transformación, de análisis, de síntesis y de activación de conocimientos, que son operaciones de tratamiento de la información que determinan la percepción. En este sentido, las ilusiones visuales pueden considerarse consecuencias derivadas de dichas operaciones de transformación.

Algunas de estas ideas ya fueron planteadas en la primera mitad del siglo XX por Egon Brunswick (1903-1955) en el marco del denominado funcionalismo probabilístico. Brunswick ya indicaba que la similitud entre estímulo distal y el percepto es mayor que el parecido entre el estímulo proximal y el percepto. De alguna manera, nuestro procesamiento visual está orientado a reconstruir la información contenida en el estímulo proximal con el objetivo de obtener la mayor fidelidad con el estímulo distal.

Estos conceptos son centrales para entender la definición clásica de *ilusión*, dado que una ilusión supone una diferencia significativa entre el estímulo distal y el percepto, que es en definitiva el que nos instala en nuestro entorno. Sin embargo, nuestra concepción indica que un buen número de ilusiones no deben considerarse estrictamente ilusiones, en tanto que no provienen de una diferencia entre el estímulo distal y el percepto, sino que son el producto de un desfase entre el estímulo proximal y el percepto, lo que resulta, hasta cierto punto, adaptativo puesto que también existe un desfase necesariamente entre el estímulo distal y el proximal, como veíamos anteriormente.

En definitiva, podríamos asumir que las ilusiones, más que engaños, son mecanismos para desmontar ciertos engaños.

### **Ilusiones visuales y de pensamiento**

Un claro ejemplo de esto puede apreciarse en una ilusión recientemente descubierta por Shapiro y colaboradores (2004) que se conoce con el nombre de asincronía inducida. Ésta y otras ilusiones con sus explicaciones pueden experimentarse directamente en la página web “Ilusiones visuales y de pensamiento”.

En la mayoría de ellas, podremos comprobar que el percepto final (en muchos casos ilusorio con respecto a la realidad física) se relaciona directamente con la información más relevante para el sistema, es decir, con aquella que garantiza la adaptación al medio.

En definitiva, y para seguir con nuestra analogía inicial, la ilusión surge a partir de la transformación que “sufre” el estímulo proximal para dar cabida a la información que resulta verdaderamente necesaria para guiar la conducta del sujeto. En este sentido, las ilusiones –lejos de representar engaños– no son más que una consecuencia necesaria –y en cierta medida, una suerte– de nuestra gran capacidad de adaptación al medio.



## 1.4. Percepción activa

En general, cuando se explica la visión con fines pedagógicos se plantea la situación de un ojo que no se mueve captando una única imagen estática. Pero pensemos un momento qué es lo que ocurre realmente:

- Por un lado, es muy difícil que la cabeza esté completamente quieta mientras observamos algo y, sin embargo, no vemos las imágenes borrosas como cuando sacamos una foto con la cámara en movimiento. Esto implica que los ojos se mueven constantemente compensando los movimientos de la cabeza y estabilizando la imagen captada por las retinas. Una manera sencilla de comprobar esto es tomar un libro que estemos leyendo y moverlo lateralmente: veremos que la imagen se vuelve borrosa y seremos incapaces de leer. Sin embargo, si dejamos el libro quieto y movemos la cabeza aproximadamente a la misma velocidad la imagen permanecerá nítida y podremos leer sin mayores problemas. Esta estabilización de la imagen visual se debe a la acción del reflejo vestíbulo-ocular.
- Por otro lado, en la exploración habitual del mundo, sin que seamos conscientes en general, nuestros ojos saltan de un punto al otro de la escena con movimientos rápidos denominados sacadas. Nuestro único acceso al mundo (visual) es la imagen que éste proyecta sobre nuestras retinas y ésta cambia cada vez que los ojos se mueven de un punto de fijación a otro. ¿Por qué no percibimos que todo se mueve? Un sencillo experimento permite apreciar la significación de esto: fijad la vista en algún punto en la escena visual delante de vosotros y presionad lateralmente y con delicadeza uno de los globos oculares (como indica la figura 1.40). ¿Qué sucede? Seguramente veréis que el mundo percibido “salta” con el movimiento aplicado al ojo por el dedo.



**Figura 1.40**  
Colocad el dedo como muestra la figura y presionad intermitentemente hasta percibir que el mundo visual “se mueve”.

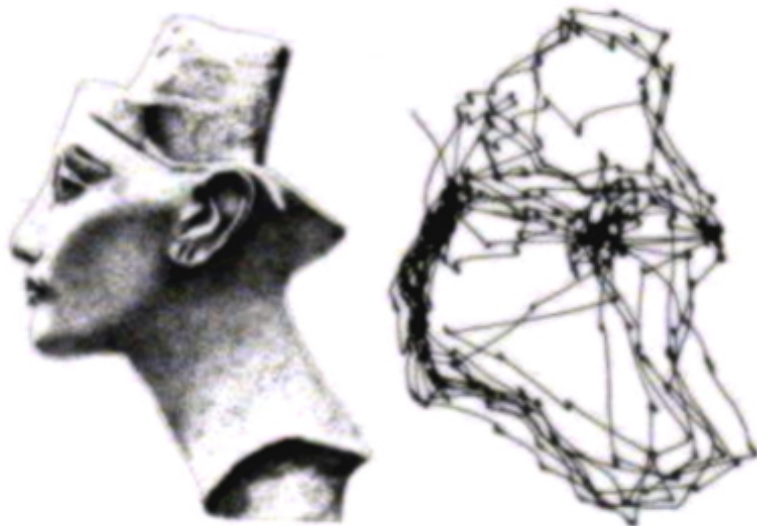
Los dos ejemplos anteriores nos introducen en las complejidades de los movimientos oculares y su control.

### 1.4.1. Movimientos oculares

A los movimientos oculares se aplican todos los principios generales de organización motora vistos en los subapartados correspondientes, pero el interés de tratarlos aquí es para enfatizar el carácter sensorio-motor de la percepción visual. Este carácter activo de la percepción, con las particularidades de cada caso, puede extenderse a todas las modalidades sensoriales (O'Regan y Noe, 2001). Los movimientos del ojo son importantes porque sólo disponemos de una alta agudeza visual en la fovea, la pequeña región circular en la retina central donde se empaquetan densamente los conos. Los movimientos del ojo dirigen la fovea hacia puntos de interés en el campo visual (un proceso denominado foveación).

El psicólogo y fisiólogo ruso Alfred Yarbus demostró que los movimientos del ojo revelan mucho sobre las estrategias usadas por los sujetos para examinar una escena. Yarbus estudió el patrón de los movimientos del ojo mientras que los sujetos examinaban una variedad de objetos y de escenas. La figura 1.41. muestra el recorrido de la mirada de un sujeto mientras mira un cuadro de la reina Nefertiti. Las líneas finas, rectas que representan los movimientos rápidos, balísticos (balístico significa que no hay retroalimentación mientras el movimiento se ejecuta) del ojo (sacadas) usados para alinear las foveas con partes particulares de la escena; los puntos más densos a lo largo de estas líneas representan los puntos de fijación donde el observador se detuvo brevemente por un período variable de tiempo para adquirir la información visual (prácticamente no hay percepción visual durante el tiempo que dura una sacada) debido al mecanismo denominado enmascaramiento o supresión sacádica.

Figura 1.41. Recorrido de la mirada mientras un sujeto explora visualmente un cuadro de la reina Nefertiti



Adaptado de Yarbus (1967).

### **Enmascaramiento**

El enmascaramiento o supresión sacádica es el fenómeno de la percepción visual caracterizado por el bloqueo selectivo del procesamiento visual durante los movimientos del ojo de tal manera que ni el movimiento del ojo (y el borrono consecuente de la imagen) ni la discontinuidad en la percepción visual son detectados por el observador. El fenómeno fue descrito por Erdmann y Regate en 1898 cuando notaron que durante sus experimentos los observadores nunca podían ver el movimiento de sus propios ojos. Esto puede ser observado con el sencillo experimento de mirar en un espejo, dirigiendo la mirada de un ojo al otro. Nunca veréis el movimiento de vuestros ojos, mientras que un observador externo lo vería claramente. Éste es un mecanismo cortical desencadenado por el mismo comando que produce el movimiento ocular y cuyo efecto puede verse claramente ya en la corteza visual primaria como una clara disminución de las señales debidas a estimulaciones retinianas al inicio de la sacada (Vallines y Greenlee, 2006).

Los resultados obtenidos por Yarbus muestran que la visión es un proceso activo en el que los movimientos del ojo cambian de punto de fijación varias veces por segundo seleccionando características interesantes de la escena.

El sistema de músculos externos del ojo son seis que funcionan como pares antagónicos:

- rectos superior e inferior, que mueven el ojo hacia arriba y hacia abajo;
- rectos medial y lateral, que lo mueven hacia los lados, y
- los oblicuos superior e inferior, que lo giran sobre su eje anteroposterior.

La inervación de estos músculos está dada por los pares craneanos IV o nervio troclear (nervio patético), que inerva al oblicuo superior, el VI o nervio abducens (nervio motor ocular externo), que inerva al recto lateral, y el III o nervio oculomotor (nervio motor ocular común), que inerva al resto. Por el par III también llegan fibras que inervan el músculo que eleva el párpado y otras que producen la constricción del iris componiendo una tríada de mecanismos preparatorios para la visión cercana.

Cada uno de estos músculos tiene sus neuronas motoras en los núcleos de origen de los nervios pero la determinación de un movimiento particular no se hace mediante comandos particulares enviados a cada uno de los músculos, sino a través de circuitos que organizan los programas motores concentrados en dos centros de la mirada ubicados en la formación reticular: el **centro pontino de la mirada horizontal** y el **centro mesencefálico de la mirada vertical**. Todo movimiento de los ojos se define por la acción combinada de ambos centros.

## Tipos de movimientos oculares

Hay cuatro tipos básicos de movimientos oculares, cada uno de ellos controlado por un sistema neural diferente:

1) Los **movimientos sacádicos** son movimientos súbitos y rápidos que ocurren cuando la mirada cambia de un punto de fijación a otro. Duran 45 ms o menos y tienen como finalidad colocar nuevos puntos de interés de la escena visual en la fóvea. Son los movimientos que hacemos cuando leemos o cuando exploramos una escena visual. Se pueden realizar voluntariamente pero en general son inconscientes y están gobernadas por características de la escena y por el interés del sujeto, como lo muestran los experimentos de Yarbus.

### Ved también

Los músculos intrínsecos se tratan en el subapartado 1.1.2 de este módulo: el iris, que controla el diámetro pupilar, y el músculo ciliar, que controla la curvatura del cristalino.

El control motor de las sacadas implica determinar el punto de interés en el campo visual al que el ojo va a dirigirse y transformar esas coordenadas visuales en un valor de amplitud y dirección para el movimiento del ojo. El movimiento, a su vez, debe estar especificado en un apropiado patrón de activación de cada uno de los centros de la mirada. Dos estructuras que proyectan sobre los centros de la mirada son las responsables de realizar esta operación: el colículo superior, ya mencionado en la sección de vías, y el campo frontal del ojo, área cortical ubicada inmediatamente anterior al área premotora. Ambas estructuras poseen un mapa motor topográfico y neuronas que responden a estímulos en zonas particulares del campo visual. Es decir, hay un mapa motor y un mapa sensorial puestos en correspondencia que provoca que cuando aparezca un estímulo en un lugar particular del espacio sensorial se produzca una sacada hacia el punto del espacio donde dicho evento ha ocurrido.

El campo frontal del ojo proyecta indirectamente pasando por el colículo y directamente sobre los centros de la mirada. Ambas estructuras tienen roles parcialmente superpuestos que provocan que lesiones en una de ellas puedan ser compensados por la otra, pero también roles exclusivos. Por ejemplo, para la exploración sistemática del campo visual es imprescindible el campo frontal y para la realización de sacadas reflejas de muy corta latencia se requiere de la indemnidad del colículo.

Aparte de producir la foveación de los elementos de interés, los movimientos oculares también contribuyen, junto a movimientos vibratorios de muy baja amplitud y micro sacadas, a evitar la adaptación que ocurre en la vía visual si la mirada se fija en un solo punto por períodos prolongados. Este fenómeno de adaptación se debe en parte a la adaptación en el nivel de los fotorreceptores y otras células retinianas pero también tiene componentes centrales.

2) Los **movimientos de seguimiento voluntarios** se producen cuando seguimos el movimiento de un objeto a través del campo visual. Tienen la finalidad de mantener la proyección del objeto en movimiento en la fóvea. Salvo en sujetos muy entrenados, es necesaria la presencia de un objeto en movimiento en el campo visual para poder realizar este tipo de movimiento ocular. Si bien intervienen los centros de la mirada para organizar el patrón muscular, el control superior es diferente al de las sacadas. Si bien no se conocen los detalles, el cerebelo parece estar involucrado y la entrada sensorial necesaria para la tarea proviene de la corteza estriada y extraestriada, en particular de áreas occipito-parietales vinculadas a la percepción del movimiento.

3) Los **movimientos de vergencia** tienen la finalidad de ubicar la proyección de un objeto en zonas correspondientes de ambas retinas. Para fijar en un punto cercano ambos ojos deben rotar hacia adentro, es decir, realizar movimientos de convergencia; en cambio, para fijar en un objeto lejano deben rotar hacia afuera, es decir, hacer movimientos de divergencia. Estos movimientos son importantes en la percepción de la profundidad. Cuando se hacen coincidir en las retinas puntos de la escena que se encuentran a una distancia dada, los

objetos más cercanos y más alejados se perciben duplicados. Para comprobar esto, podéis fijar la mirada en un dedo frente a vosotros a unos 40 cm y luego, sin cambiar el punto de fijación, colocar un dedo de la otra mano más cerca y más lejos que aquél prestando atención a lo que sucede con la imagen visual del segundo dedo. Veréis que en ambos casos la imagen está duplicada debido a la falta de correspondencia en vuestras imágenes retinianas. Los objetos más cercanos proyectan por fuera del punto que está siendo fijado y los más lejanos, por dentro. Esta información será usada por el sistema para construir la percepción de profundidad.

Las estructuras y vías responsables de mediar los movimientos de vergencia no se conocen bien pero parecen incluir varias áreas extraestriadas del lóbulo occipital. Para realizar el movimiento, es necesario integrar la información sobre la localización de la imagen generada por el objeto de interés en cada retina. Esto ocurre en el nivel cortical, donde se integra por primera vez la información de los dos ojos. El comando apropiado para hacer divergir o converger los ojos se basa fundamentalmente en la información sobre el grado de disparidad entre ambas retinas y se envía vía neuronas motoras superiores de la corteza occipital hacia centros de “vergenza” en el tronco cerebral.

4) Los **movimientos vestíbulo-oculares** estabilizan los ojos en relación con el mundo externo compensando los movimientos de la cabeza. Estas respuestas reflejas evitan que las imágenes visuales “se deslicen” en la superficie de la retina cuando varía la posición de la cabeza. La acción de los movimientos vestíbulo-oculares puede apreciarse fijando un objeto y moviendo la cabeza de lado a lado; los ojos compensan automáticamente el movimiento de la cabeza, moviendo los ojos la misma distancia pero en la dirección opuesta manteniendo la imagen del objeto en el mismo lugar en la retina. El sistema vestibular, mediante información proveniente de los canales semicirculares, detecta movimientos breves y transitorios en la posición de la cabeza y produce movimientos rápidos correctivos del ojo en la dirección opuesta. Esta respuesta se denomina reflejo vestíbulo ocular y, junto con los reflejos vestíbulo cervical y vestíbulo espinal, controlan la postura respecto al campo gravitacional y estabilizan la mirada respecto a los movimientos del cuerpo y la cabeza.

En todos los movimientos oculares está implícito un mecanismo que se pone en evidencia con el simple experimento de mover el globo ocular, planteado en la figura 1.40 del subapartado 1.4. Hay una diferencia crucial entre mover el ojo mediante los procedimientos normales señalados anteriormente o moverlo mediante fuerzas externas, como, por ejemplo, empujándolo con un dedo. La diferencia está dada por un sistema que anticipa el cambio perceptivo que ocurrirá como consecuencia del movimiento del ojo y lo compensa. La señal que aporta la información anticipatoria que es función del movimiento planeado se denomina **descarga corolaria**. Como consecuencia de la acción de esta señal, no percibimos que la imagen salte cuando hacemos una sacada

a pesar de que cambia radicalmente la parte del campo visual que proyecta sobre la fovea y sí salte cuando movemos pasivamente el ojo con el dedo. En este último caso no hay señal corolaria.

### **1.4.2. Visión activa**

Frente a la metáfora de la cámara fotográfica que capta el mundo pasivamente, se contraponen la concepción, que esperamos que haya quedado suficientemente expuesta a partir del recorrido de este apartado, de una percepción visual constructiva, dinámica y activa. Hemos visto que gran parte de la información necesaria para darle sentido al flujo de datos visuales proviene de estructuras centrales.

La captura de información visual no se hace tomando una “instantánea” del mundo frente a nosotros, sino mediante un proceso de exploración activo del campo visual guiado por nuestras necesidades cognitivas (entendido en un sentido muy general) de cada momento, como lo muestran los experimentos de Yarbus. Es un proceso que ocurre en el tiempo y, por lo tanto, supone que el sistema debe generar una estrategia perceptiva ligada a la conducta motora e integrar el conjunto de imágenes sucesivas captadas en el proceso de exploración.

Hemos querido terminar este apartado sobre la percepción visual con estas consideraciones, ya que si bien muchos experimentos perceptivos se realizan con la cabeza del sujeto inmóvil y mientras el sujeto mira un punto fijo en el monitor del ordenador, debemos tener presente la compleja naturaleza del sistema visual que produce nuestra percepción del mundo. Ya sea como investigadores o como psicólogos clínicos, es importante que tengamos presente el conjunto de estructuras que deben funcionar adecuadamente y en coordinación para que se produzca la percepción visual.