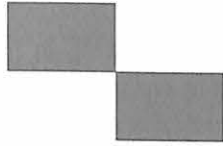


Redolar

Psicobiología



EDITORIAL MEDICA
panamericana



Psicobiología

Diego Redolar Ripoll

Profesor Titular, Departamento de Psicobiología, Estudios de Ciencias de la Salud de la Universitat Oberta de Catalunya, Barcelona. Colaborador docente, Departamento de Psicobiología y Metodología de las Ciencias de la Salud Universidad Autónoma de Barcelona.
Director del Cognitive NeuroLab de la Universitat Oberta de Catalunya, Barcelona.



Buenos Aires - Bogotá - Caracas - Madrid - México - Porto Alegre
www.medicapanamericana.com

Los editores han hecho todos los esfuerzos para localizar a los poseedores del *copyright* del material fuente utilizado. Si inadvertidamente hubieran omitido alguno, con gusto harán los arreglos necesarios en la primera oportunidad que se les presente para tal fin.

Gracias por comprar el original. Este libro es producto del esfuerzo de profesionales como usted, o de sus profesores, si usted es estudiante. Tenga en cuenta que copiarlo es una falta de respeto hacia ellos y un robo de sus derechos intelectuales.

Las ciencias de la salud están en permanente cambio. A medida que las nuevas investigaciones y la experiencia clínica amplían nuestro conocimiento, se requieren modificaciones en las modalidades terapéuticas y en los tratamientos farmacológicos. Los autores de esta obra han verificado toda la información con fuentes confiables para asegurarse de que ésta sea completa y acorde con los estándares aceptados en el momento de la publicación. Sin embargo, en vista de la posibilidad de un error humano o de cambios en las ciencias de la salud, ni los autores, ni la editorial o cualquier otra persona implicada en la preparación o la publicación de este trabajo, garantizan que la totalidad de la información aquí contenida sea exacta o completa y no se responsabilizan por errores u omisiones o por los resultados obtenidos del uso de esta información. Se aconseja a los lectores confirmarla con otras fuentes. Por ejemplo, y en particular, se recomienda a los lectores revisar el prospecto de cada fármaco que planean administrar para cerciorarse de que la información contenida en este libro sea correcta y que no se hayan producido cambios en las dosis sugeridas o en las contraindicaciones para su administración. Esta recomendación cobra especial importancia con relación a fármacos nuevos o de uso infrecuente.



Visite nuestra página web:
<http://www.medicapanamericana.com>

ARGENTINA

Marcelo T. de Alvear 2.145 (C 1122 AAG)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina
Tel.: (54-11) 4821-2066 / Fax: (54-11) 4821-1214
e-mail: info@medicapanamericana.com

COLOMBIA

Carrera 7a A N° 69-19 - Bogotá DC - Colombia
Tel.: (57-1) 235-4068 / Fax: (57-1) 345-0019
e-mail: infomp@medicapanamericana.com.co

ESPAÑA

Sauceda, 10, 5ª planta - 28050 Madrid, España
Tel.: (34-91) 131-78-00 / Fax: (34-91) 457-09-19
e-mail: info@medicapanamericana.es

MÉXICO

Av. Miguel de Cervantes y Saavedra, n.º 233, piso 8, oficina 801
Col. Granda, Delegación Miguel Hidalgo
C/P 11520 Ciudad de México, México
Tel.: (52-55) 5262-9470/5203-0176 / Fax: (52-55) 2624-2827
e-mail: infomp@medicapanamericana.com.mx

VENEZUELA

Edificio Polar, Torre Oeste, Piso 6, Of. 6-C
Plaza Venezuela, Urbanización Los Caobos
Parroquia El Recreo, Municipio Libertador
Caracas Depto. Capital Venezuela
Tel.: (58-212) 793-2857/6906/5985/1666
Fax: (58-212) 793-5885
e-mail: info@medicapanamericana.com.ve

ISBN: 978-84-9835-926-8 (versión impresa + Entorno Virtual de Aprendizaje)

ISBN: 978-84-9835-468-3 (Entorno Virtual de Aprendizaje)



Todos los derechos reservados. Este libro o cualquiera de sus partes no podrán ser reproducidos ni archivados en sistemas recuperables, ni transmitidos en ninguna forma o por ningún medio, ya sean mecánicos, electrónicos, fotocopiadoras, grabaciones o cualquier otro, sin el permiso previo de Editorial Médica Panamericana, S. A.

© 2019, EDITORIAL MÉDICA PANAMERICANA, S. A.

Sauceda, 10, 5ª planta - 28050 Madrid

Depósito legal: M-17224-2018

Impreso en España

A. Maiche, A. Pires, F. González-Perilli, L. Chanes y A. Vasquez

«Mientras gran parte de lo que percibimos nos llega a través de los sentidos de los objetos que están a nuestro alrededor, otra parte (quizás la más importante) viene siempre de nuestra mente»

William James (1842-1910)



OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

Los objetivos de este capítulo son los siguientes:

- ✓ Comprender la idea de que la percepción es el resultado de la interacción entre nuestra biología y el mundo en que vivimos.
- ✓ Conocer el funcionamiento de los receptores sensoriales y cómo esto determina las posibilidades de nuestra percepción.
- ✓ Comprender que los mecanismos perceptivos están orientados a garantizar la supervivencia.
- ✓ Describir las diferentes estructuras involucradas en la percepción, específicamente conocer el recorrido de la vía visual desde el punto de vista fisiológico y anatómico.
- ✓ Familiarizarse con los diferentes modelos que intentan explicar cómo se logra la percepción de objetos.
- ✓ Analizar el problema de la integración de información en percepción.




RESUMEN CONCEPTUAL

- ✓ Este capítulo aborda una pregunta central para la neurociencia. Para contestarla se necesita conocer muy bien la organización y función de nuestro cerebro. De todas maneras, conocer la organización y la función de las diferentes partes de nuestro cerebro no parece ser suficiente para entender cómo se produce la percepción.
- ✓ Para percibir es necesario comprender el papel que juegan nuestras experiencias y cómo éstas se van articulando con los mecanismos biológicos de procesamiento de información con los que venimos al mundo. Percibir es un proceso complejo que se construye a partir de la repetida exposición de nuestros sensores a la respuesta del mundo físico con el cual interactuamos desde que nacemos.
- ✓ En este capítulo se intentarán mostrar algunas claves de este complejo proceso partiendo del funcionamiento general de nuestros receptores sensoriales, para centrarse luego en el ejemplo de la visión. Se profundizará en aspectos específicos de la visión como la percepción del movimiento, del color o de la profundidad, para finalmente abordar el problema general que implica la necesaria integración de la información que se procesa en diferentes áreas del cerebro para la conformación de un solo percepto.


Introducción

Pensemos en lo que estamos viendo. Esta hoja de papel blanco con pequeños garabatos negros que llegan a tu retina ahora: ¿Qué son? Efectivamente, son letras y se puede decir muchas cosas sobre ellas. Antes que nada, se sabe que son letras, también que tienen asociado un sonido y además se las puede identificar, tanto a ellas como a los otros símbolos que las rodean (puntos, comas y hasta espacios). Pero, ¿toda esta información está en los pequeños garabatos negros sobre fondo blanco que llegan ahora a tus retinas? La verdad es que no, que solo con la información que llega a la retina, poco se podría hacer. La información que hay en tu retina no es suficiente para identificar letras ni para leer, y mucho menos para comprender el significado de lo que se está leyendo en este momento. Y esto se debe, fundamentalmente, a que no se ve solo con los ojos, sino fundamentalmente con el cerebro. Veamos un poco más qué significa esto.

Primero, la imagen que llega a tu retina, está invertida y borrosa. Esto se debe a que el ojo actúa como una cámara oscura y, dado que la luz entra por un pequeño orificio llamado pupila y debe atravesar varias capas de células y líquidos antes de ser captada por los fotorreceptores, el mundo que miramos se reflejará de manera invertida y borrosa en la parte anterior del ojo (retina). En cualquier caso, lo que recibes en tus retinas son dos imágenes

(una por cada ojo) bidimensionales; es decir, sin información sobre profundidad. Además, debido a cómo están distribuidos los fotorreceptores en la retina, sucede que justo donde estás mirando ahora ves claro y nítido (puedes identificar incluso perfectamente qué letra estás mirando), pero esto no es así para el resto de la imagen. Haga la prueba el lector de identificar la letra con la que empieza o termina esta oración sin mover los ojos de aquí. Como se habrá comprobado, no se ve con precisión mucho más allá de lo que específicamente se está mirando, aunque se tiene la ilusión de estar viendo todo lo que hay en el campo visual. De todos modos, eso no parece ser un problema mayor porque se pueden mover los ojos rápidamente. Por tanto, para ver de qué letra se trataba, se mirará rápidamente hacia el comienzo o hacia el final de la oración. Sucede que al mover rápidamente los ojos (sacada), la imagen que se tenía fija y estable en la retina se habrá movido y, durante los 50-100 milisegundos que duró el movimiento de los ojos, todo debió haber quedado borroso e inestable (v. Recuadro 16-1 ). En definitiva, parece claro que la imagen del mundo que nos llega a la retina tiene varios «inconvenientes» (está invertida, es bidimensional y, para colmo, aparece borrosa e inestable cuando se mueven los ojos) para convertirse directamente en lo que se percibirá finalmente.



¿Sabías que? Los seres humanos movemos los ojos de una manera particular: con fijaciones y cada movimiento ocular puede durar entre 50 y 120 milisegundos. Después vendrá un tiempo variable de fijación donde los ojos prácticamente no se mueven. Ahora bien, ¿sabías que mientras nuestros ojos están en movimiento no ingresa información al sistema visual y por tanto no se ve? Para convencerte, te proponemos un sencillo experimento en el Recuadro 16-1 

Es evidente que lo que se percibe finalmente no es lo que hay en nuestras retinas y que, por tanto, la percepción no depende solamente de la información que los receptores sensoriales codifican del mundo, sino que, también es producto del procesamiento de alto nivel de esa información que realizarán estructuras posteriores relacionadas con el procesamiento visual. Sin duda, se necesitan los receptores sensoriales y la exploración activa del mundo en que vivimos para percibir, pero será el cerebro el encargado de transformar esa imagen inicial en un percepto coherente que servirá de guía para la interacción con el mundo. Ahora bien: ¿Cómo se realiza este proceso?, o ¿cómo se percibe lo que se percibe?

Sin dudas es una pregunta muy amplia que no tiene una respuesta sencilla. En este capítulo se intentará proveer al lector de algunas claves fundamentales para comprender este proceso. Sin embargo, una primera mirada general nos debería llevar a la idea de que existen al menos dos tipos de procesamiento de la información en todo acto perceptivo, que se denominan procesos de abajo-arriba (*bottom-up*) y procesos de arriba-abajo (*top-down*). Lo que finalmente se ve es el resultado de estos dos procesos que, en términos generales, controlan el flujo de información ascendente (de la imagen retiniana al percepto: procesamiento *bottom-up*) y el flujo de información descendente (de la expectativa a lo sensorial: procesamiento *top-down*). En el apartado *Percepción* de este mismo capítulo, el lector encontrará una descripción más en profundidad de estos dos tipos de procesamiento, pero para los objetivos de esta introducción es importante tener presente que el resultado perceptivo es producto de estos dos procesamientos que tienen su representación en las interconexiones de las diferentes áreas del cerebro y los intercambios de información que ocurren entre ellas, y que se describirán a lo largo de este capítulo.

En definitiva, para comenzar a acercarse a la pregunta que nos convoca en este capítulo se necesita conocer bien la estructura biológica sobre la que se asientan estos procesos, pero al mismo tiempo es necesario comprender que dicha estructura se irá desarrollando a través de las interacciones que se mantengan con el mundo, ya que eso será una pieza fundamental en la construcción de expectativas sobre lo que se percibe. Estas expectativas e ideas sobre lo que se percibe (procesos *top-down*) son fundamentales para refinar el análisis de la información sensorial (procesos *bottom-up*) que determinará finalmente el percepto, lo que vemos.

Fisiología de los sistemas sensoriales

El objetivo de este apartado es resaltar los principios esenciales de los sistemas sensoriales para comprender cómo se produce la percepción en el cerebro. Para poder interactuar con un medio

cambiante, la evolución nos ha dotado de diferentes sistemas sensoriales. Estos sistemas nos permiten recoger información del entorno. Sin embargo, la información del entorno se presenta en diferentes formatos. La función de un sistema sensorial será, por tanto, no solo detectar estímulos externos, sino también convertirlos en impulsos nerviosos para enviar dicha información al cerebro o médula espinal donde será transformada en un percepto (la percepción). En este sentido, se puede decir que el proceso perceptivo se inicia en los sistemas sensoriales a través de una serie de funciones comunes que tienen por objetivo recabar y procesar información proveniente del mundo.

Además de estos aspectos generales, cada sistema sensorial tiene su especificidad de respuesta y emplea sus células especializadas en la codificación de este tipo de energías para traducir la información del mundo al sistema nervioso central. Los cambios en la información del mundo (luz, temperatura, etc.) son captados por receptores especializados y la información sobre ellos es enviada al SNC para ser utilizada en diversas funciones como, por ejemplo, el control del movimiento o la regulación de las funciones de los órganos internos. Es en el SNC que se empezará a construir una representación ordenada del cuerpo además de lo visible, de lo audible, etc.



¿Sabías qué? Los sistemas sensoriales no son solo importantes para codificar el mundo exterior. De hecho, son de suma importancia para mantener ciertos niveles de activación en el mundo interior. La información del cuerpo, o sea, la información de los vasos sanguíneos, vísceras y acciones de los músculos esqueléticos, sirve para regular la temperatura, presión sanguínea, tasa cardíaca y respiratoria, así como los movimientos reflejos.

Principios fisiológicos y anatómicos comunes a todos los sistemas sensoriales

La forma en que se percibe el mundo depende tanto de las características de los estímulos, como de las características de nuestros sensores y, por tanto, del funcionamiento de los sistemas sensoriales que se dispone. De hecho, la información sensorial es el punto de partida para construir nuestra percepción del mundo que surgirá del análisis, del procesamiento y la interpretación de los eventos sensoriales.¹

Todos los sistemas sensoriales realizan algunas operaciones que son similares. Por ejemplo, comparan eventos que ocurren simultáneamente en diferentes receptores y, en estadios posteriores del procesamiento sensorial. Asimismo, los sistemas hacen comparaciones con eventos pasados y con las sensaciones recibidas por otros sistemas sensoriales. Estas comparaciones son la base para la percepción, el reconocimiento y la comprensión. Sin embargo, para que los sistemas sensoriales puedan realizar estas comparaciones, que implican necesariamente comunicarse con el SNC, necesitarán enviar la información que captan del mundo en un lenguaje que sea comprensible para todas las células del SNC.

El SNC está compuesto principalmente por neuronas y células gliales. Las neuronas son unas células especializadas que reciben, procesan y transmiten la información permitiendo la comunicación entre diferentes circuitos y sistemas. Para ello, estas células nerviosas deben tener unas propiedades químicas y eléctricas que

posibiliten los procesos de transmisión de la información. Se conjugan, por lo tanto, dos tipos de señales:

- ✓ **Mecanismos de comunicación y señalización eléctricos:** sirven para transmitir la información de una parte a otra dentro de la misma neurona (potenciales locales y potencial de acción).
- ✓ **Mecanismos químicos:** son utilizados para transmitir la información entre células diferentes (liberación de la sustancia trasmisora o neurotransmisor).

En definitiva, la capacidad de comunicación entre las neuronas se obtiene gracias a la generación y transmisión de señales eléctricas. Las neuronas utilizan dichas señales eléctricas para comunicarse entre sí, dado que sus membranas son capaces de transformar estas señales de forma que puedan ser transmitidas a otras neuronas. Por tanto, si la comunicación en el sistema nervioso se produce a partir de cambios en la actividad eléctrica de las neuronas, para que la información captada por los diferentes receptores sensoriales (luz, ondas sonoras, fuerzas mecánicas, entre otras) pueda influir sobre nuestra conducta, tendrá que transformarse en cambios eléctricos neuronales.

La transducción

Este proceso de transformación de energía es lo que se conoce como *transducción* y ocurre cuando un estímulo del mundo interactúa con cualquier célula receptora. A partir de esta interacción, se desencadena un cambio eléctrico en la célula receptora que modificará la tasa de disparo (frecuencia de impulsos nerviosos) de las neuronas sensoriales, codificando así la información sensorial y transmitiéndola a diferentes regiones del SNC para su análisis.

El denominador común de la transducción sensorial es un cambio en la permeabilidad de membrana de la célula receptora producido por la energía del estímulo, de manera que el efecto del estímulo modifica el potencial de membrana del receptor y, en última instancia, genera potenciales de acción en las neuronas aferentes que llevarán información hacia el SNC. En este sentido, se puede decir que la transducción comienza con una modificación en el potencial de reposo generada en un receptor sensorial a partir de la energía de un estímulo específico del mundo. Esta modificación en el potencial suele ser una despolarización graduada (a excepción de los fotorreceptores de la retina, en los que se da una hiperpolarización). En el caso de que la célula receptora sea de tipo neuronal, si el cambio eléctrico en el potencial llega al umbral de disparo, se generará un potencial de acción en su axón. En el caso de que la célula receptora sea especializada (no neural), la modificación del potencial necesitará afectar al potencial de membrana de la neu-

rona sensorial con la que establece sinapsis para que la información se transmita.



¿Sabías qué? En algunos sistemas sensoriales, la activación de los receptores sensoriales no genera potenciales de acción en las neuronas sensoriales, sino una modificación de su tasa de disparo. Por ejemplo, en el caso del sistema visual, la estimulación de los fotorreceptores provoca una modificación en la frecuencia de disparo de las células ganglionares de la retina. Las células ganglionares son las primeras neuronas propiamente dichas en la vía visual.

Todos los receptores transducen la energía a la cual son sensibles en cambios en el potencial de membrana. Algunos de ellos están formados por proyecciones de neuronas sensoriales (conocidas como *células ganglionares*) que envían sus axones al SNC, excepto en el caso de los receptores del sistema somatosensorial y del sistema olfatorio. Los otros tres sistemas (auditivo, visual y gustativo) utilizan, como se verá, células especializadas para transducir la información y, éstas a su vez, van a transmitir su señal a neuronas para que la codifiquen y envíen al SNC. O sea, estos receptores no generan potenciales de acción, sino que transmiten su información como flujo pasivo de corriente que excita las neuronas con las cuales están conectadas.

★ Transducción sensorial es el proceso de transformación de los diversos tipos de energía (estimulación sensorial) en impulsos nerviosos, llevada a cabo por los receptores sensoriales. Los mecanismos subyacentes a la transducción sensorial son complejos y diferentes para cada tipo de receptor sensorial.

? ¿Cómo pueden los sistemas sensoriales representar el mundo exterior de manera eficaz?

Receptores sensoriales: generalidades y especificidades

Generalidades


Los sistemas sensoriales cuentan con un gran número de receptores que «reciben» información del mundo exterior y del cuerpo. Los receptores son estructuras especializadas que adoptan diferentes formas dependiendo de su función. Sin embargo, los diferentes sistemas sensoriales varían en el número y en los tipos de receptores que disponen. Los del sistema visual, por ejemplo, detectan energía electromagnética en forma de fotones (véase el apartado sobre la luz en el apartado siguiente de este capítulo), los del sistema auditivo detectan ondas sonoras (vibraciones), los de los sentidos químicos (olfato y gusto) detectan sustancias químicas y los del sistema somatosensorial detectan una variedad de energías que incluye presión, estiramiento y vibración. Ahora bien, ¿cómo se transmite la información del estímulo al encéfalo?

¹ En una primera instancia, existe un sistema preneuronal que recoge, filtra y amplía la energía del entorno (información sensorial) para que pueda interactuar de forma efectiva con las células receptoras. Por ejemplo, en el caso de la audición, el pabellón de la oreja recoge las ondas sonoras del exterior y éstas penetran a través del canal auditivo externo para hacer vibrar la membrana timpánica con una frecuencia y amplitud proporcional a la frecuencia e intensidad de la onda sonora. El martillo conecta con la membrana timpánica y transmite las vibraciones a través del yunque y el estribo a la cóclea (la estructura que contiene los receptores). Las vibraciones se transmiten a un medio líquido en la cóclea, afectando a dos membranas de su interior que sufren una deflexión.

La información específica que proviene de un estímulo del mundo exterior es codificada en términos de intensidad, duración y discriminación:

- ✓ La intensidad del estímulo se transmite por códigos de frecuencia y de población. Esto significa que la frecuencia de descarga de una neurona sensorial, o sea, el número de potenciales de acción por unidad de tiempo será un indicador de la intensidad del estímulo que la célula receptora está detectando en el mundo.
- ✓ Por otro lado, la duración del estímulo es codificada a partir de los patrones de descarga de los receptores de adaptación lenta y de adaptación rápida. De este modo, la duración de un estímulo se mide de dos modos: los receptores de adaptación lenta descargan durante todo el tiempo en que el estímulo está presente; mientras que los receptores de adaptación rápida responden a la aparición y desaparición del estímulo y su respuesta decrece rápidamente.

Para discriminar un estímulo de otro se hace necesario un mecanismo neural que dé cuenta de estas diferencias, que amplifique el contraste de las características de los estímulos. El mecanismo de *inhibición lateral* -que ocurre en casi todos los sistemas sensoriales (somatosensorial, visual y auditivo)- se basa en la existencia de un campo receptivo excitatorio en el centro del campo receptivo de la neurona en cuestión y otro inhibitorio en la periferia. El objetivo primordial de este mecanismo es facilitar la detección de contrastes en que las neuronas responden a un estímulo que ocupa el centro de su campo receptivo, pero que responden poco en la periferia (véase también el recuadro específico sobre este tipo de mecanismos en el apartado *La visión* de este mismo capítulo). Las acciones combinadas de los gradientes excitatorios y los campos inhibitorios, reducen la posibilidad de que el estímulo en la periferia del campo active la neurona; las fibras aferentes primarias (por ejemplo, el nervio auditivo), cuyo centro del campo receptivo está más cerca del punto de estimulación, producirán más potenciales de acción que los de la periferia.

Otra de las generalidades de los sistemas sensoriales corresponde a la disposición espacial de los receptores sensoriales, que no es aleatoria, sino que presenta una organización ordenada. Por ejemplo, como se verá más adelante, la retina presenta una mayor densidad de fotorreceptores en la fóvea, que es la parte del campo visual para la que se tiene mayor agudeza visual (donde se está mirando). Del mismo modo, en la piel, la distribución de los receptores no es homogénea; por ejemplo, en las puntas de los dedos existe mayor densidad de receptores con campos receptivos pequeños que en otras zonas del cuerpo. En general, las regiones con más densidad de receptores son las de mayor sensibilidad y, por supuesto, mayor resolución de detalle (v. Recuadro 16-2 )

Especificidades


Los sonidos que percibimos se producen por la vibración de objetos, incluso cuerdas vocales que ponen en movimiento las moléculas del aire. Este movimiento se propaga formando ondas sonoras. Los seres humanos detectamos ondas de frecuencia de entre 20 y 20.000 Hz aproximadamente. Los animales que utilizan la ecolocalización, como los delfines o los murciélagos, son

capaces de detectar frecuencias más altas, lo que les permite maximizar el procesamiento de las características espaciales del entorno. Por otro lado, los animales que pueden ser presa de predadores suelen tener sus sistemas auditivos calibrados para procesar frecuencias más bajas, como podrían ser las vibraciones de un predador que se aproxima.



¿Sabías qué? La fóvea del oído se ubica entre los 20 y los 3.000 Hz que, «casualmente» es donde caen la mayor parte de los sonidos del habla.

Cuando un sonido llega al oído se encuentra, en primer lugar, con el oído externo y medio (Fig. 16-1A), que amplifican la presión de las ondas sonoras para que éstas se puedan transmitir a la cóclea en el oído interno. Es en la cóclea donde se encuentran los receptores auditivos, las células ciliadas internas y externas (Fig. 16-1B), que reciben este nombre porque tienen cilios, prolongaciones finas dispuestas en varias filas. Su función es la de transducir la energía mecánica que produce el movimiento de la membrana basilar con respecto a la membrana tectorial de la cóclea provocado por las ondas sonoras. Al vibrar la membrana, los cilios se doblan en una dirección y al doblarse se producen cambios en su potencial de membrana. La membrana de las células se despolariza o hiperpolariza dependiendo de la dirección del movimiento de los cilios, estimulando de esta manera a las neuronas que transportarán la información recogida del mundo a los tres núcleos cocleares en el tronco encefálico dedicados al procesamiento inicial de la señal sonora.

En cuanto a los sentidos químicos, se puede decir que los estímulos recibidos, tanto por el sistema olfatorio como por el sistema gustativo, son moléculas químicas diluidas en aire (en el caso de la olfacción) y en saliva (en el caso del gusto). Justamente, para degustar una sustancia, las moléculas tienen que disolverse en la saliva y llegar a los receptores gustativos. Estos receptores (células gustativas) se encuentran en varias zonas de la cavidad bucal, principalmente en la lengua, formando, junto con células de apoyo, los botones gustativos que rodean las papilas gustativas (Fig. 16-2A). Existen diferentes tipos de receptores, sensibles a diferentes sustancias, que pueden procesar los cinco sabores que se han descrito como básicos: amargo, ácido, dulce, salado y umami. Este último es una sensación producida por el glutamato, una sustancia usada con frecuencia en la comida asiática. A pesar de que se pueden degustar una gran variedad de sustancias químicas, éstas evocan cualitativamente pocas sensaciones gustativas (los cinco sabores básicos). Sin embargo, este repertorio parece ser suficiente para una adaptación eficaz con el ambiente. Por ejemplo, el sabor dulce nos permite identificar los alimentos energéticos; mientras que el ácido y el amargo nos previenen de la ingestión de algún alimento tóxico o en mal estado (v. Recuadro 16-3 )

El sistema olfatorio es el más antiguo -evolutivamente hablando- de los sistemas sensoriales, aunque también es el que menos se conoce en detalle. Este sistema procesa información sobre la identidad, concentración y cualidad de un amplio rango de estímulos químicos a partir de los que se construye nuestra percepción de los olores. Nos permite identificar estímulos químicos a cierta distancia de la fuente, lo que puede propor-

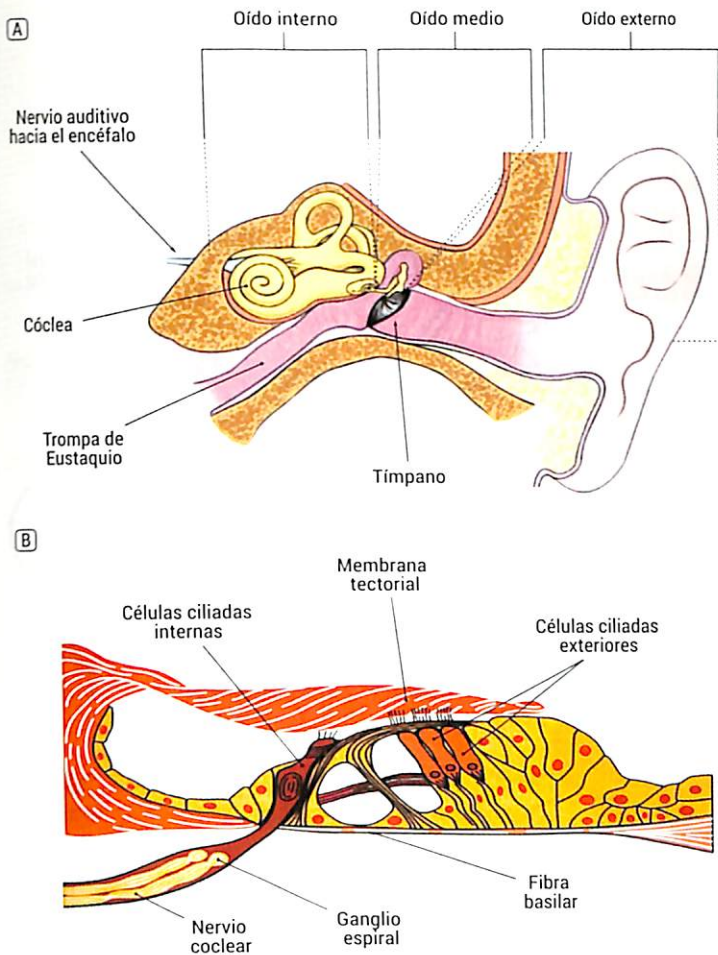


Fig. 16-1 | Sistema auditivo. La información sonora entra por el oído externo y sale hacia la corteza a través del nervio coclear. **A)** Oído humano. **B)** Imagen ampliada del órgano de Corti que se localiza dentro de la cóclea, en el oído interno. Imágenes reproducidas bajo la Licencia Creative Commons Attribution / Share-Alike, según las condiciones de uso: <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>

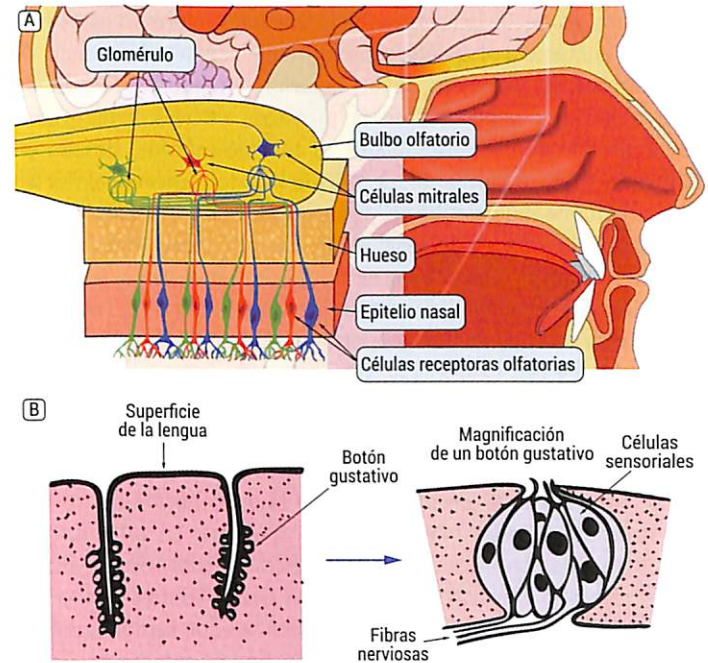


Fig. 16-2 | A) Sistema olfatorio. Las células receptoras olfatorias al recibir la información la proyectan a las células mitrales, y de ahí la información va hacia la corteza. **B)** Ampliación de la superficie de la lengua. Se pueden observar los receptores, los botones gustativos, y las fibras nerviosas que van a conducir la información al cerebro. Imágenes adaptadas bajo la Licencia Creative Commons Attribution / Share-Alike, según las condiciones de uso: <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>



¿La comida tiene sabor en sí misma?

Vías aferentes: desde las primeras neuronas a la corteza sensitiva

Como se ha visto, desde los receptores sensoriales, la información se traslada al SNC. Se explicará a continuación la vía principal de transmisión de información hasta llegar a la corteza sensitiva primaria para los sistemas auditivo, gustativo y olfatorio (el sistema somatosensorial y el sistema visual se explican detalladamente en los apartados *Sistema somatosensorial: mediador de varias sensaciones o submodalidades* y *La visión*, respectivamente).

En el sistema auditivo, las células ciliadas del oído realizan sinapsis con las dendritas de neuronas bipolares, cuyos axones llevan la información auditiva al encéfalo. Estas neuronas cuyos axones conforman el nervio coclear se asocian con las células internas (95 %), en aproximadamente una relación 1 a 1, por lo cual, cada fibra del nervio auditivo transmite información sobre una pequeña parte del espectro de frecuencias audibles, conservando así las características de frecuencia a lo largo del procesamiento. Luego, la información de sonido, ahora recodificada en forma de señales eléctricas, viaja por el nervio auditivo (VIII par craneal), a través de estaciones intermedias, como los núcleos cocleares, el complejo olivar superior del tronco cerebral y el colículo inferior del cerebro medio, donde la información sonora se va procesando más detalladamente. Así, los axones de las células que conforman el nervio coclear proyectan a los núcleos cocleares ubicados en el bulbo raquídeo en el tronco encefálico. Estas proyecciones son ordenadas, de manera que existe una *organización*

cionar una clave importante para tareas como identificación de alimentos o, incluso, de pareja sexual. Asimismo, puede permitir el distanciamiento de elementos peligrosos del ambiente.

Las **células receptoras olfatorias**, sensibles a sustancias disueltas en el aire, se encuentran en el epitelio olfatorio en la parte superior de la cavidad nasal y son neuronas bipolares que proyectan sus cilios hacia la superficie de la mucosa olfatoria y su axón al bulbo olfatorio (Fig. 16-2B). Las moléculas de la sustancia a la que son sensibles se unen a los receptores, provocando cambios en el potencial de membrana de la célula, enviando señales a las células mitrales del bulbo olfatorio con las cuales hacen sinapsis. Tal como se explicaba para el caso del gusto, los receptores sensoriales del olfato son también sensibles a estímulos específicos. Por ejemplo, algunos receptores neuronales son sensibles a un determinado estímulo químico, mientras que otros se activan con un número determinado de moléculas odorantes. Por otro lado, estos receptores pueden ser sensibles a la misma sustancia, pero activarse solo a partir de determinado umbral. Esto sugiere que la percepción del olor puede cambiar en función de su concentración, aunque todavía no se sabe exactamente cómo funciona el mecanismo por el cual la intensidad puede cambiar la cualidad de la sensación olfatoria.

tonotópica, es decir, la representación de los sonidos en estos núcleos se encuentra ordenada espacialmente según la frecuencia de los sonidos. El complejo olivar superior, situado en la porción ventrolateral de la protuberancia, proyecta, a través de un grueso fascículo llamado *lemnisco lateral*, al colículo inferior, situado en el mesencéfalo. Finalmente, el colículo inferior proyecta al núcleo geniculado medial del tálamo, desde donde la información auditiva alcanza la corteza cerebral en lo que se conoce como *corteza auditiva primaria*, ubicada en el lóbulo temporal. De este modo, cada hemisferio recibe información de ambos oídos (Fig. 16-3).

La **información gustativa** es transmitida a través de los pares craneales VII, IX y X (Fig. 16-4). La información de la parte anterior de la lengua viaja por la cuerda timpánica (una rama del séptimo par craneal), mientras que la información de la parte posterior de la lengua viaja por la rama lingual del noveno par craneal. El décimo par lleva la información de los receptores del paladar blando y de la epiglotis. La información gustativa llega entonces al núcleo del tracto solitario, localizado en el bulbo raquídeo. El núcleo del tracto solitario proyecta al núcleo ventral posteromedial del tálamo (que también recibe información somatosensorial). Este núcleo del tálamo proyecta a la corteza gustativa primaria y también proyecta a otras estructuras subcorticales como la amígdala y el hipotálamo. A día de hoy, aún se conoce relativamente poco sobre las vías de transducción del gusto y sobre cómo los receptores sensoriales del gusto se comunican con el sistema nervioso integrando la información de textura, sabor y olfato, por ejemplo.

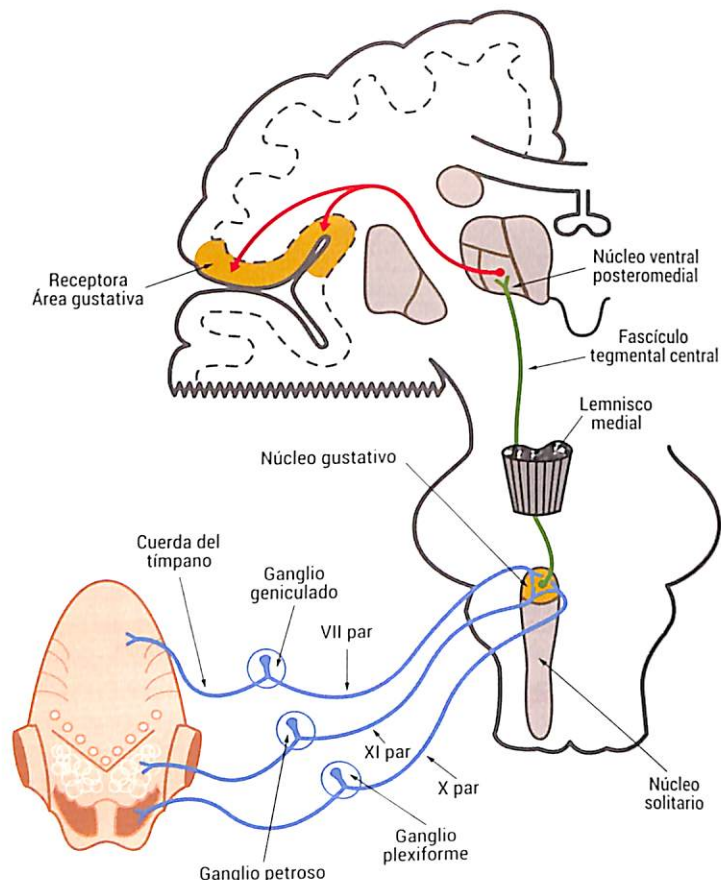


Fig. 16-4 | Organización del sistema gustativo y diagrama de las vías de procesamiento gustativo. Modificado de García-Porrero y Hurlé (eds. Org.). Neuroanatomía Humana Editorial Panamericana 2014. Reproducida con autorización.

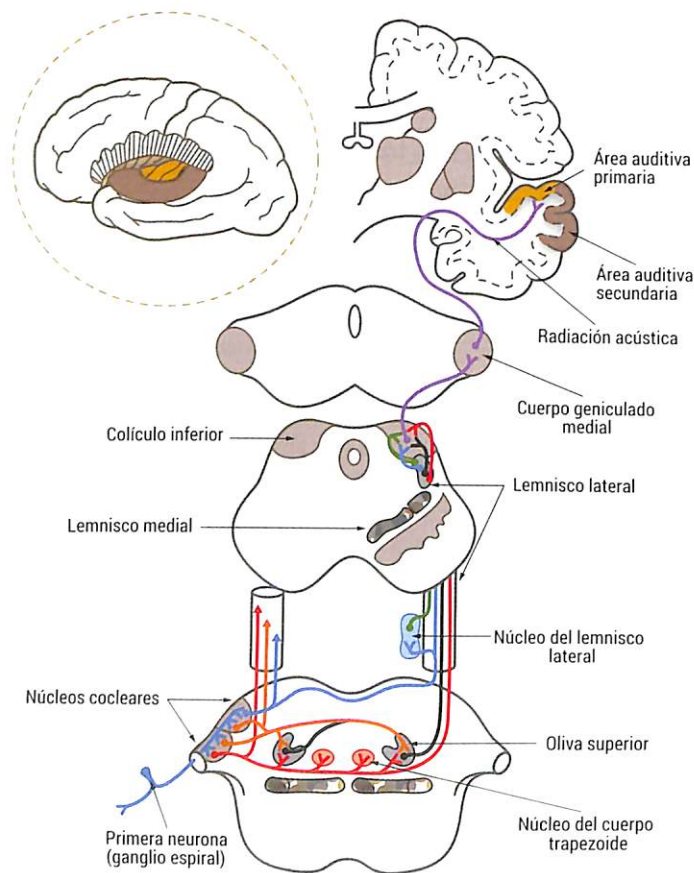


Fig. 16-3 | Vía del sistema auditivo. La organización espacial se preserva a lo largo de la vía. La información auditiva llega al oído y se va procesando a lo largo de la vía hasta llegar a la última etapa del procesamiento, la corteza auditiva. Modificado de García-Porrero y Hurlé (eds. Org.). Neuroanatomía Humana Editorial Panamericana 2014. Reproducida con autorización.

Las células receptoras del sistema olfativo envían sus axones directamente al bulbo olfatorio, donde hacen sinapsis principalmente con las células mitrales. Las células mitrales y empenachadas proyectan directamente a diferentes estructuras del encéfalo, como la *corteza piriforme* en el lóbulo temporal (Fig. 16-5). Este sistema sensorial es el único que no incluye procesamiento talámico entre los receptores y la ruta a la neocorteza. En su lugar, la corteza piriforme representa el centro especializado en el procesamiento del olfato. Además, estas células proyectan también a otras áreas del encéfalo, como la corteza entorrinal y la amígdala. Sin embargo, se sabe menos acerca de la organización central del sistema olfativo que de otras vías sensoriales; por ejemplo, la corteza visual cuenta con un mapa espacial de la superficie del receptor correspondiente, y la corteza auditiva características de frecuencia y otros mapas. Sin embargo, del sistema olfatorio no se sabe si existen mapas análogos de olores específicos o atributos de olor en el bulbo olfatorio y en la corteza piriforme.

Hasta aquí se ha visto buena parte del procesamiento sensorial, aunque éste no termina aquí: una vez que la información sensorial llega a la corteza, el procesamiento cortical continuará en las áreas de asociación unimodales y en las áreas de asociación multimodales que integran información proveniente de diversas modalidades sensoriales (v. capítulo 'Corteza cerebral').

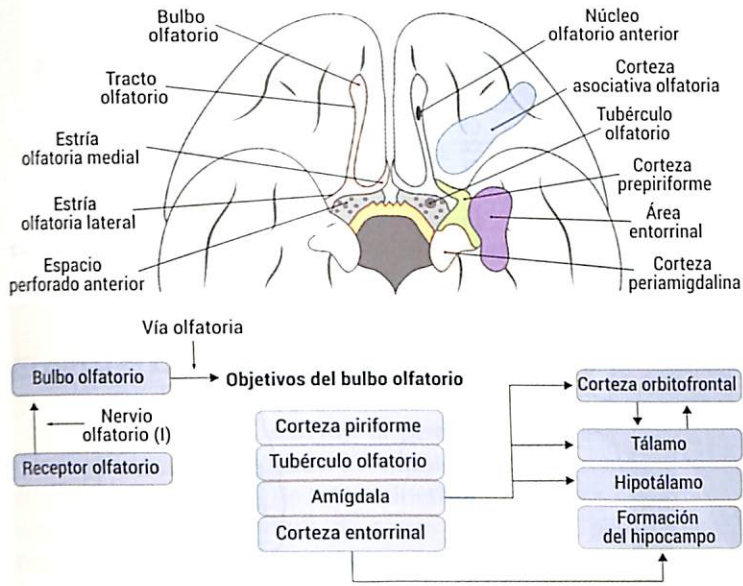


Fig. 16-5 | Organización del sistema olfatorio y diagrama de las vías de procesamiento olfatorio. Modificado de D Purves Neuroscience, 3th edition. Sinauer Associates, Inc, 2004 y de García-Portero y Hurlé (eds. Org.) Neuroanatomía Humana Editorial Panamericana 2014. Reproducida con autorización.

Sistema somatosensorial: mediador de varias sensaciones o submodalidades

El sistema somatosensorial es un sistema complejo que procesa la información sobre el mundo exterior que nos llega a través del contacto con la piel (mecanorrecepción), así como información sobre nuestra posición corporal proveniente de estructuras internas como músculos y tendones (propiocepción).

El procesamiento de la información proveniente de los receptores de dolor y de temperatura de la piel (nocicepción y termocepción) sigue vías centrales, al menos parcialmente distintas a las de la mecanorrecepción y la propiocepción. Debido a estas diferencias anatómicas y funcionales, algunas perspectivas recientes consideran el procesamiento de información nociceptiva y termoceptiva como parte del sistema interoceptivo, que describen como «el sentido de la condición fisiológica del cuerpo». Este apartado se centrará en las vías mecanosensitivas y propioceptivas, haciendo una breve mención a las vías de procesamiento de dolor y de temperatura (v. Recuadro 16-4 [www](#)).

La piel cuenta con múltiples receptores sensibles a diferentes tipos de estimulación mecánica como el estiramiento, la presión y la vibración, llamados *mecanorreceptores*. Existen diferentes tipos de mecanorreceptores cutáneos que se diferencian por su morfología, distribución sobre la piel, velocidad de adaptación, tamaño del campo receptivo, y frecuencias a las que son más sensibles. Entre ellos se encuentran los *corpúsculos de Meissner* y los *corpúsculos de Pacini*, los *discos de Merkel* y las *terminaciones de Ruffini*. Los corpúsculos de Meissner y de Pacini son de adaptación rápida, es decir, su respuesta al estímulo decrece rápidamente. En cambio, los discos de Merkel y las terminaciones de Ruffini son receptores de adaptación lenta y, por lo tanto, su respuesta continúa después de la aparición del estímulo. Por otro lado, mientras que el campo receptivo de los corpúsculos de Pacini y las terminaciones de Ruffini es grande, pudiendo abarcar varios centímetros de la piel, los campos receptivos de los discos de Merkel y los corpúsculos de Meissner son pequeños. Estos receptores propor-

cionan una gran variedad de información sobre los estímulos que alcanzan la piel, incluyendo forma, textura y movimiento. El sistema somatosensorial cuenta también con propioceptores en estructuras internas como músculos, tendones y articulaciones, que proporcionan información concerniente a la posición de las diferentes partes del cuerpo. Por ejemplo, los husos musculares, que se encuentran en la musculatura esquelética, detectan cambios en la longitud del músculo, mientras que los órganos tendinosos de Golgi –que se ubican en los tendones– detectan cambios en la tensión del músculo. Existen también receptores en las articulaciones que proporcionan información sobre cuestiones relativas al estado actual de éstas como, por ejemplo, el ángulo en el que se encuentran.

La información captada por los diferentes tipos de receptores somatosensoriales se transmite al sistema nervioso central a través de axones aferentes. Los somas de estas neuronas, se encuentran en los ganglios de las raíces dorsales o ganglios espinales, localizados a lo largo de la columna vertebral. El área de la piel inervada por cada ganglio espinal se denomina *dermatoma* (Fig. 16-6). Las fibras que llevan la información de la periferia al sistema nervioso central se clasifican según su grosor y grado de mielinización en cuatro clases, de más rápidas (gruesas y mielinizadas) a más lentas (finas y no mielinizadas): α , β , δ y C.

La principal vía de los axones que llevan la información de los mecanorreceptores cutáneos, así como parte de la información propioceptiva es la *vía de las columnas dorsales* o *vía posterior-lemnisco medial* (figura 13-11). En esta vía, la mayor parte de los axones ascienden por la médula espinal hasta hacer sinapsis en el núcleo grácil (los que provienen de la parte inferior del cuerpo) y el núcleo cuneiforme (los que provienen de la parte superior) del bulbo raquídeo en el tronco del encéfalo. Los axones que parten de estos núcleos ascienden formando el tracto lemnisco medial, se decusan y hacen sinapsis en el núcleo ventral posterolateral (VPL) del tálamo del hemisferio contralateral. El núcleo VPL del tálamo proyecta a la corteza cerebral, concretamente a la corteza somatosensorial primaria (áreas de Brodmann 3, 1 y 2). A lo largo de esta vía, la información está somatotópicamente organizada, es decir, conserva una cierta organización espacial.

La principal vía de los axones aferentes que transmiten la información captada por los receptores de la cara, que tienen su soma en el ganglio del nervio trigémino o ganglio de Gasser, es el tracto trigeminotalámico ventral. Estos axones proyectan al núcleo sensitivo del trigémino que está en el tronco del encéfalo. Los axones que salen de este núcleo se decusan y proyectan al núcleo ventral posteromedial (VPM) del tálamo del hemisferio contralateral. Este núcleo proyecta, igual que VPL, a la corteza somatosensorial primaria.

La información en la corteza somatosensorial primaria se encuentra organizada espacialmente en mapas somatotópicos, es decir, que cada zona del cuerpo está representada en una zona de la corteza somatosensorial primaria. Esta representación, sin embargo, no es proporcional. No todas las regiones del cuerpo ocupan el mismo espacio, sino que aquellas con mayor sensibilidad (de las cuales se reciben más aferencias) ocupan un área mayor (fenómeno de *magnificación cortical*). La representación gráfica de esta correspondencia deformada de la superficie corporal en la corteza somatosensorial primaria (que también existe en la corteza motora primaria) se conoce como *homúnculo sensorial* o de Penfield (figura 15-15).

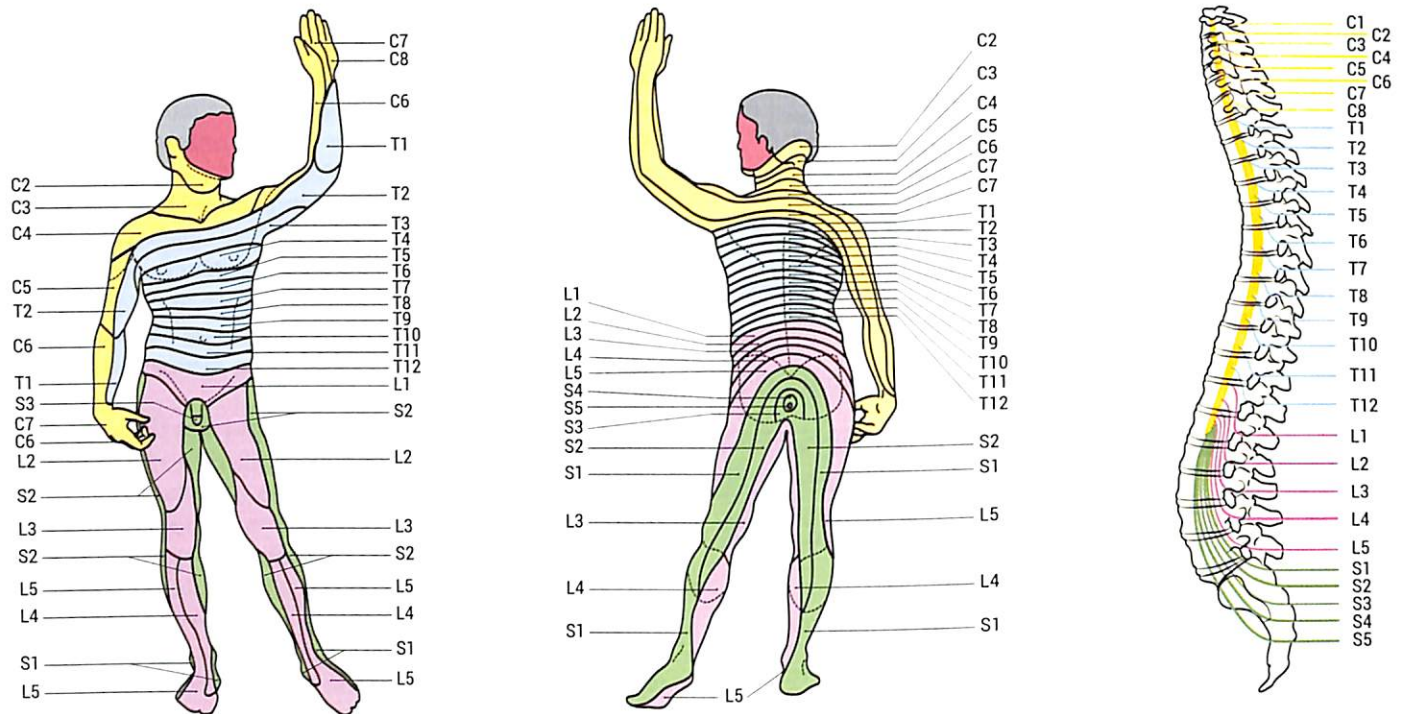


Fig. 16-6 | Mapa de dermatomas. Los ganglios se distribuyen a lo largo de la columna vertebral, en su parte dorsal. El área de la piel inervada por cada ganglio espinal se denomina dermatoma. En esta figura, se representan los diferentes dermatomas. Las letras y números indican el segmento espinal asociado con cada dermatoma. La letra corresponde a la inicial de la región en la que se encuentra el segmento (cervical, torácica, lumbar y sacra).

La corteza somatosensorial primaria proyecta a la corteza somatosensorial secundaria, así como al lóbulo parietal superior (área de asociación somatosensorial), donde el procesamiento de la información somatosensorial continúa. Esta información se integrará con la proveniente de otras modalidades sensoriales en las áreas de asociación multimodales. La corteza somatosensorial primaria tiene también proyecciones a la corteza motora primaria, dando cuenta de la importancia que la información somatosensorial tiene para el movimiento y para el bucle percepción-acción que será tratado con profundidad más adelante en este capítulo.

★ Aunque en esta sección se han explicado las vías aferentes, es importante tener presente que la corteza cerebral envía señales descendentes que modulan de manera decisiva el procesamiento de los estímulos sensoriales.

La visión

Y se hizo la luz...

La luz es la responsable de iniciar el proceso perceptivo impactando sobre los sensores altamente especializados de la visión (los fotorreceptores). Se trata de una radiación electromagnética que suele ser caracterizada por la amplitud y por la frecuencia de sus ondas o, alternativamente, por la inversa de la frecuencia: la longitud de onda. En particular, las ondas de luz que vemos los seres humanos es una parte pequeña del espectro de luz (entre 390 nm y 770 nm de longitud de onda; Fig. 16-7). Esta radiación, una vez generada por una fuente, tiene la capacidad de ser absorbida, reflejarse o ser transmitida por los objetos. Los organismos

vivos «aprendimos» a utilizar las propiedades de este rango particular de energía electromagnética que, al ser detectada por los sensores que los organismos poseen, nos informan sobre los objetos del mundo.

La relación de la luz con los objetos es, en verdad, un poco más complicada. Parte de la radiación es absorbida por el material que constituye el objeto y otra parte reflejada, alterando la composición espectral de la luz (es decir, la composición de la luz por las distintas frecuencias es lo que constituye 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, lo que determina la percepción del brillo. Por otro lado, las heterogeneidades en las superficies en los objetos 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*. Ésta se refiere al cambio de dirección que sufren los rayos luminosos cuando pasan de un medio a otro con distinta densidad, y esto es lo que sucede cuando la luz atraviesa los medios transparentes del ojo, como se verá más adelante.

Ahora se profundizará en las propiedades fundamentales del ojo y en cómo en él se genera una primera imagen del mundo. Luego se verán las propiedades de los fotorreceptores y cómo convierten la energía lumínica en señales químicas y eléctricas y, por último, se estudiará 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.

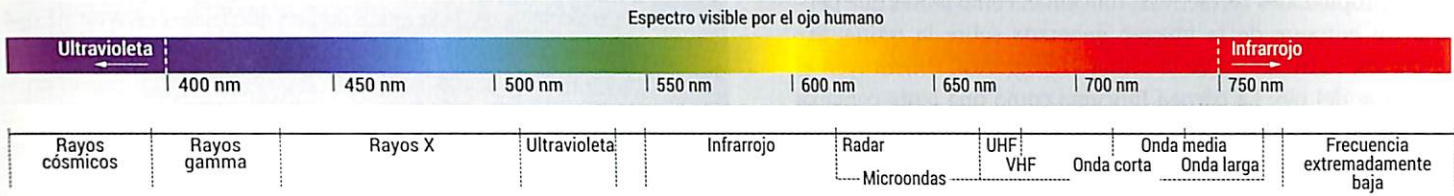


Fig. 16-7 | Espectro electromagnético con ampliación de la franja visible por el ojo humano. Las longitudes de onda que son visibles para el ojo humano se ubican entre los 380 nm (violeta) y los 760 nm (rojo).

El ojo y su funcionamiento

El ojo funciona de acuerdo al 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 solo van a pasar aquellos rayos luminosos que llegan en una dirección particular; idealmente, desde cada punto del mundo exterior llegaría un solo rayo. De esta manera en la pared opuesta a la abertura se vería proyectada una imagen del mundo exterior doblemente invertida: de arriba abajo y de izquierda a derecha. Este es el principio básico que permite al ojo formar una primera imagen del mundo sobre la retina (en la analogía, la cara opuesta a la abertura-pupila).

Sin embargo, hay que tener en cuenta que tenemos dos ojos y, por tanto, los campos visuales de ambos ojos se superponen centralmente, pero quedan dos medias lunas laterales donde la visión es solo monocular. La separación de ambos ojos hace que cada ojo tenga su propio «punto de vista» del mundo.

Estructuras para la captación de la imagen

El ojo es una estructura de forma aproximadamente esférica y bastante fuerte, debido principalmente a su capa externa compuesta por denso tejido conjuntivo. 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.

De afuera para adentro (Fig. 16-8), el ojo presenta una capa exterior, llamada esclerótica, que es espesa, resistente y de color blanco. La capa interna es la retina y en ella se encuentran los fotorreceptores (bastones y conos). La parte anterior del globo ocular está cubierta por la córnea, que es una membrana transparente y resistente que carece de vasos sanguíneos. Por detrás de la córnea se halla la cámara anterior, limitada por detrás por el iris y la pupila. La pupila es simplemente un agujero por donde entra la luz al globo ocular. Detrás de la pupila se encuentra el cristalino, que es la lente que permitirá enfocar la imagen sobre la retina. 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 tendrá mucho que ver en el proceso de la acomodación que se describirá más adelante. 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, que es la estructura que habitualmente se denomina como «el color de los ojos», 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).



¿Sabías qué? El tamaño de la pupila depende fundamentalmente de la luz ambiente, pero también de cuestiones psicológicas. Es cierto que, a más luz en el ambiente, menor es el tamaño pupilar (para evitar una entrada excesiva de luz en el ojo). Sin embargo, también es cierto que el tamaño de la pupila puede variar ante diferentes situaciones. 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 o con la emoción que sienten los sujetos. Los trabajos pioneros en esta línea son los iniciados por el psicólogo Eckhard Hess y su equipo en la Universidad de Chicago. En un artículo de 1965, 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 midriasis. A partir de este momento, son varios los investigadores que, apoyándose en estos resultados de Hess, han utilizado el tamaño pupilar para, por ejemplo, la detección automática de engaño o el atractivo físico. Quizás 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.

Cuando un rayo de luz pasa de una sustancia a otra, su trayectoria se desvía (refracción). La córnea y el cristalino, por su geo-

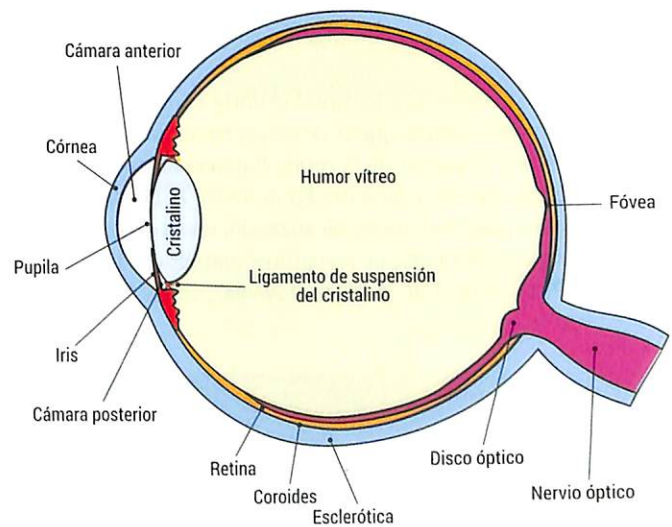



Fig. 16-8 | Componentes estructurales del ojo.

metría y propiedades refractivas, funcionan como lentes que permitirán el enfoque de la imagen generada sobre la retina. Siguiendo con la metáfora de la cámara fotográfica, constituyen el «objetivo» del ojo. La córnea funciona como una lente convexa que focaliza el haz de luz, mientras que el cristalino adapta su forma (gracias al músculo ciliar) a la distancia a la que se está mirando. A este proceso se le conoce con el nombre de *acomodación* (v. Recuadro 16-5 ) y puede ser utilizado como clave de profundidad, ya que brinda información sobre la distancia a la que se encuentra un objeto determinado.

Comenzando el procesamiento visual: la retina

En la retina se encuentran diferentes tipos de células: los fotorreceptores (que serán los responsables de la transducción en el sistema visual) y las diferentes células que colaboran con los fotorreceptores en la codificación y organización de la información lumínica que acaba de entrar por la pupila. Dentro de este tipo de células, las más importantes son las células ganglionares de la retina, ya que son las responsables de la salida final de la información que resulte del análisis retiniano. Esta salida será transmitida hacia el cerebro mediante el nervio óptico (II par), que está constituido por los axones de las células ganglionares. Entre los fotorreceptores y las ganglionares se encuentran las células bipolares, amacrinas y horizontales, que son las encargadas de combinar las señales que provienen de diferentes fotorreceptores, para así dar lugar a una respuesta en las células ganglionares relacionada con los patrones espaciales y temporales de la luz que llega a la retina. En este apartado se revisará fundamentalmente el funcionamiento de las primeras y las últimas células del procesamiento retiniano.


Las primeras células que recibirán información en forma de luz en nuestra retina son los fotorreceptores. Existen dos tipos de fotorreceptores: los conos y los bastones, llamados así por sus características morfológicas (Fig. 16-9). Sin embargo, las diferencias entre estos dos tipos de fotorreceptores no son solo en su forma, sino que también difieren en: la clase de fotopigmentos que utilizan, su distribución en la retina y la forma en la que están conectados con las otras células que conforman el entramado de procesamiento retiniano. Además, se diferencian por la cantidad: existen aproximadamente 90 millones de bastones en cada retina y tan solo unos 5 millones de conos que, a su vez, se subdividen en tres clases, de acuerdo al rango de frecuencias que absorben sus fotopigmentos².

Además de la diferencia de cantidad entre ellos, la densidad de bastones es mucho mayor que la de conos en la mayor parte de la retina, salvo por la región de la retina llamada fovea, donde esta relación cambia dramáticamente. En la fovea, la densidad de los conos aumenta casi 200 veces, alcanzando, en su centro, la densidad de empaquetamiento de receptores más alta de la retina. De hecho, la parte central de la fovea (fovéola), se encuentra totalmente libre de bastones.



¿Sabías qué? Nuestra visión solo puede captar con detalle una pequeña parte del campo visual en la zona de la retina denominada fovea. La palabra fovea viene del latín y significa «pequeño pozo», ya que anatómicamente se la ve como una depresión en la superficie de la retina. Ésta es una región sumamen-

te especializada de la retina central que mide cerca de 1,2 milímetros de diámetro y abarca tan solo 2 grados de ángulo visual. 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 adelante es de aproximadamente 1 grado.

A medida que la densidad de conos decae con la excentricidad y la relación de los fotorreceptores con las células bipolares y con las células ganglionares aumenta, la agudeza visual se reduce significativamente (v. Recuadro 16-6 )

Además de las diferentes resoluciones con las que vemos el mundo que nos rodea, existen otros «problemas» para la visión humana que provienen directamente de cómo está construido el ojo. Tienen que ver con el fenómeno que se conoce como «punto ciego», y que responde a que en cada una de nuestras retinas existe un sector donde no tenemos fotorreceptores. Esto es así ya que los axones de las células ganglionares salen de la retina a través de lo que se conoce como papila o disco óptico y, por dicha razón, en ese sector de la retina no puede haber fotorreceptores (si hay axones, no puede haber también 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. El tamaño del disco óptico en cada retina hace que el punto ciego abarque una proporción de nuestro campo visual nada despreciable (aproximadamente una zona circular de unos 4° visuales que se ubica a unos 11° de la fovea). La existencia del punto ciego en cada uno de nosotros es fácilmente demostrable mediante un sencillo experimento que requerirá observar la Fig. 16-10 y seguir las siguientes instrucciones: observa la figura. En ella hay un círculo negro y un rombo. Ubícate a unos 50 cm de la imagen de forma frontal al rombo y cierra completamente el ojo derecho. Con el ojo izquierdo (y sin girar la cabeza) mira directamente al rombo. Comienza a alejarte muy lentamente sin dejar de mirar el rombo con el ojo izquierdo. Llegará un momento en el que el punto negro «desaparecerá». Ahora, mira hacia donde estaba originalmente el punto negro para confirmar que lo que ocurría en esta zona estaba fuera del alcance de tu visión.

Como puede comprobarse en el experimento anterior, es totalmente cierto que hay un sector importante de información en cada ojo que no se procesa; la realidad es que se tiene la impresión de que se ven todos los objetos que nos rodean con igual precisión. Es claro entonces que, en este sentido, nuestra visión es en parte una ilusión.

2 El tipo de fotopigmento de los conos va a determinar qué rango de frecuencias es más eficaz para descomponerlo y volverlo activo. De acuerdo al rango de sensibilidad hay tres tipos de conos: 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. Muchas veces se los menciona como conos azules, verdes y rojos pero esto es un error ya que en sí mismos estos receptores no «ven» ningún color (el color, como se verá más adelante en este capítulo, se procesa a nivel cortical). De todas maneras, es bueno tener presente en este punto que la existencia de tres fotopigmentos es la base de la teoría tricromática del color formulada por Thomas Young y Hermann von Helmholtz que sugiere que estos tres colores son la base para componer todo el conjunto de colores que somos capaces de percibir. La otra teoría más conocida sobre percepción del color fue planteada por Ewald Hering y parte de la idea de que el color se basa en los campos receptivos con oposición cromática centro-periferia.

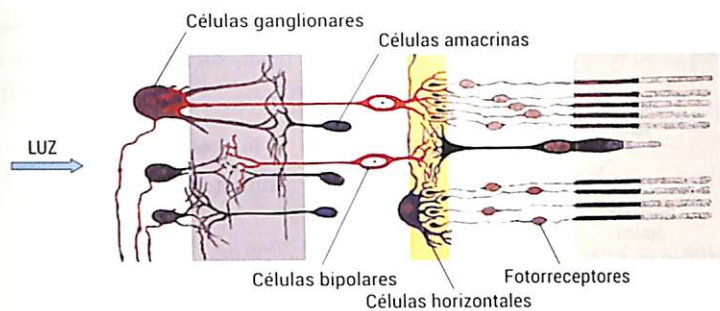


Fig. 16-9 | Células del procesamiento visual retiniano. Los conos y bastones son fotorreceptores que se diferencian por su forma, pero también en su función (véase texto para mayor detalle)

? ¿Por qué razón no lo notamos? ¿Por qué no nos damos cuenta de que hay zonas en donde no vemos con cada uno de nuestros ojos?

Como ya se mencionó al comienzo de este apartado, las células ganglionares de la retina son las responsables últimas de la información que resulta del procesamiento retiniano. Una de sus características fundamentales es que nunca están inactivas, incluso cuando no hay patrones de luz que las estimule. Su actividad espontánea depende en buena parte de la actividad de las células intermedias que están conectadas a la célula ganglionar.

El **campo receptivo** de una célula ganglionar es el sector de la retina al que esa ganglionar controla mediante los fotorreceptores que captan la luz proveniente del mundo en dicha zona. Estos campos receptivos son circulares, aunque varían mucho en su tamaño según sea el área de la retina que controlen. De hecho, como se veía anteriormente, los campos receptivos de las ganglionares que se ubican próximas a la fóvea son muy pequeños, habilitando así la máxima resolución espacial en dicha zona. Sin embargo, los campos receptivos de las ganglionares que controlan zonas de la periferia de la retina son mucho más grandes, lo que determina la baja agudeza visual que se tiene en la periferia.

Por otro lado, los campos receptivos de las ganglionares son de la forma *on-off*. Disponen de dos zonas bien diferenciadas: una zona circular interna que se llama *centro del campo receptivo* y una zona circular externa que se denomina *periferia*. Estas células se caracterizan por presentar una respuesta máxima cuando la estimulación que reciben en su centro es diferente a la que reciben en la periferia. Las células de centro *on* son aquellas que se excitan cuando la luz estimula su centro y se inhiben cuando la luz estimula la periferia. Las células de centro *off* presentan el patrón inverso de activación. En este sentido, una estimulación difusa sobre todo el campo receptivo de la ganglionar provocará una respuesta nula o muy pequeña (v. Contenido complementario *Inhibición lateral*).

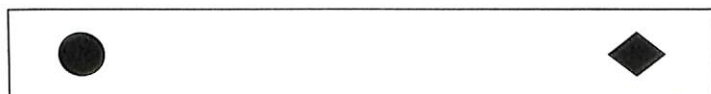


Fig. 16-10 | A través de esta figura el lector podrá comprobar la existencia del punto ciego. Siga las instrucciones dadas en el texto y podrá tener la experiencia del no ver

Inhibición lateral

El funcionamiento de este mecanismo se ilustra en la Fig. 16-11 para una ganglionar de centro encendido. Cuando tanto centro y periferia están en la oscuridad (Fig. 16-11A), la tasa de descarga de la célula ganglionar está en un cierto valor; cuando el borde luminoso comienza a estimular la periferia *off*, esto lleva a que la ganglionar reduzca su tasa de descarga (Fig. 16-11B); cuando el borde sigue avanzando y comienza a estimular el centro *on* (Fig. 16-11C), llega un punto que excitación e inhibición se neutralizan y la neurona vuelve a tener la tasa de descarga inicial. Si se sigue avanzando de modo de estimular todo el centro *on* (Fig. 16-11D), 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 (Fig. 16-11E). 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 a través de la Fig. 16-11 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.

Sin embargo, el sistema visual no solo analiza el contraste y los cambios rápidos de iluminación a través de estos mecanismos de inhibición lateral, sino que, en paralelo, analiza también otros aspectos de la imagen visual como son el color, la forma y el movimiento. Estos procesamientos diferenciados comienzan ya a nivel de la retina y son realizados por los diferentes tipos de células ganglionares que se encuentran en la retina: las neuronas parvocelulares (P), las neuronas magnocelulares (M) y las koniocelulares (K):

- ✓ Las células P tienen campos receptivos pequeños y se localizan fundamentalmente cerca de la fóvea. Son más numerosas que las células M y se ubican de manera bastante uniforme a lo largo de toda la retina. Son las responsables

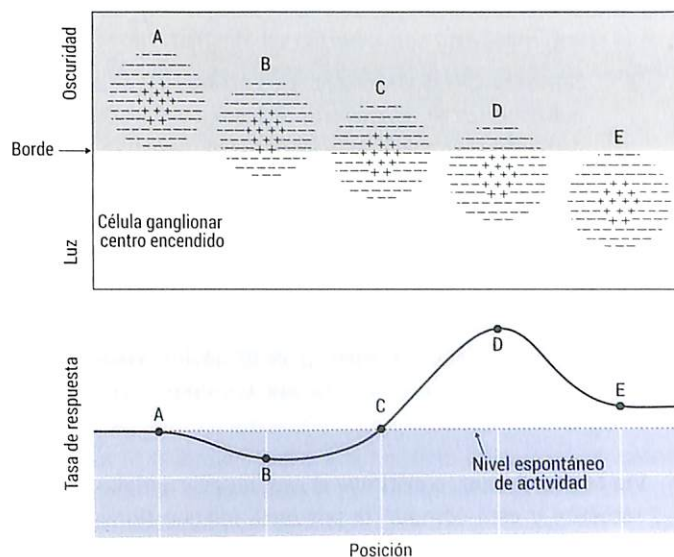


Fig. 16-11 | Esquema que muestra el funcionamiento del mecanismo de activación de las células ganglionares *on-off* en la retina.

del análisis fino de la imagen visual y la mayoría de ellas están implicadas en el procesamiento del color y de la forma.

- ✓ Las células M tienen campos receptivos más grandes y parecen estar implicadas en el análisis de los rasgos gruesos del estímulo, así como también de la información de movimiento.
- ✓ Las células K tienen campos receptivos muy pequeños (como las P) y se ubican a lo largo de toda la retina (como las M) y tienen distintos tipos de funciones.

Procesamiento visual

Todo el análisis que se produce en la retina se transmite en definitiva a través de los axones de las células ganglionares de la retina, que formarán lo que se conoce como nervio óptico. En este sentido, se puede decir que el análisis de la información visual continúa después de la retina a través de las vías visuales que llevarán la información hacia estructuras centrales.

Hacia la corteza: el nervio óptico

El nervio óptico es el segundo de los 12 pares de nervios craneales. Todos los axones de las células ganglionares dejan la retina a través del disco óptico, pero no todos 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 encuentre su célula ganglionar. A grandes rasgos se puede dividir cada retina en dos grandes mitades: la *hemirretina nasal* y la *hemirretina temporal* (Fig. 16-12). 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 hemirretinas temporales pasarán también por el quiasma óptico, pero sin decusar. De esta manera, los axones de las células ganglionares de la hemirretina nasal del ojo derecho se cruzarán en el quiasma óptico y proyectarán sus fibras en el hemisferio izquierdo. Análogamente, los axones de la hemirretina nasal izquierda proyectan sobre la corteza visual del hemisferio derecho.



Si has comprendido la organización y el recorrido de las fibras que conectan las ganglionares de la retina con las del núcleo geniculado lateral (NGL) en relación a cómo pasan por el quiasma óptico, deberías ser capaz de explicar en qué hemisferios se procesa la información del mundo que proviene de cada campo visual y cómo es el recorrido de dicha información según el origen de cada célula ganglionar en la retina.

A partir del quiasma óptico la información visual puede viajar por dos grandes vías: la vía tectopulvinar y la vía geniculoestriada:

- ✓ **Vía tectopulvinar:** constituye el camino más antiguo evolutivamente y está compuesta por unas 100.000 fibras aproximadamente. Este conjunto de fibras establece sinapsis primero en el colículo superior, después con el pulvinar (otro núcleo en el tálamo) y, desde allí, buena parte de esta infor-

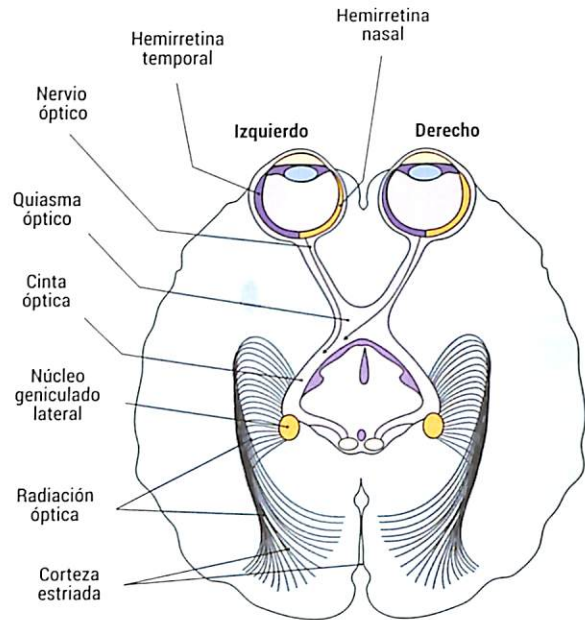


Fig. 16-12 | Vías de procesamiento de la información visual. Nótese que la información que entra por las hemirretina nasal del ojo izquierdo y la información proveniente de la hemirretina temporal del ojo derecho es procesada por el lóbulo derecho, ya que configura el campo perceptivo de los objetos que en el mundo se encuentran a la izquierda del observador.

mación sinapta con áreas de la corteza visual (V2, V5). La vía tectopulvinar parece jugar un papel esencial en la orientación y localización espacial de los objetos (v. Recuadro 16-7 [www](#)).

- ✓ **Vía geniculoestriada:** continúa después del quiasma a través del tracto óptico hasta llegar al núcleo geniculado lateral (NGL). La mayoría de las fibras procedentes de la retina (aproximadamente el 90 %) conforman esta vía que conecta con el NGL, y desde ahí a las diferentes capas de la corteza visual primaria (V1). Por ella, transita la información consciente del procesamiento visual de los objetos como pueden ser aspectos relativos al color, la forma y también al movimiento. De hecho, la vía geniculoestriada se puede subdividir, en relación al tipo de información que transporta, en *vía parvocelular* (P) y *vía magnocelular* (M), donde cada una transportará el tipo de información cuyas células ganglionares en la retina procesa. En este sentido, por la vía P viaja la información relativa al color y la forma de los objetos, mientras que, por la vía M viaja la información sobre el movimiento. El grado de detalle de la información que cada vía puede transportar también es diferente. Las frecuencias espaciales altas llegan a través de la vía P, mientras que las frecuencias bajas y medias lo hacen por la vía M (véase recuadro *Blindsight*).

Por otro lado, la información proveniente de la retina que viaja hacia las estructuras siguientes en la vía lo hace en forma retinotópica, es decir, manteniendo las relaciones espaciales. De esta manera, objetos adyacentes en el espacio físico estimulan células ganglionares cercanas en la retina que, a su vez, conectarán con neuronas vecinas en las áreas corticales. Esto es lo que se conoce como topografía retiniana o *mapa retinotópico*. Sin embargo, esta topografía tiene características especiales derivadas de la organización estructural del sistema visual. Un ejemplo de ello es la magnificación cortical: la porción de corteza cerebral que recibe y analiza información proveniente de la fovea es proporcional-

mente mucho mayor (hasta 35 veces mayor) que el área de la corteza dedicada a analizar la información que proviene de la periferia retiniana.

El 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) del tálamo. Los axones que llegan a cada NGL mantienen separada la información que proviene de cada ojo, generando un mapa ordenado de la información correspondiente al sector del campo visual que codifican.

En cada NGL se encuentran seis capas en las que se distribuyen los cuerpos celulares de las células del NGL que constituyen el primer relevo de las neuronas ganglionares provenientes de la retina:

- ✓ 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, conformando así la vía magnocelular.
- ✓ Las capas, 3, 4, 5 y 6 del NGL son capas fundamentalmente parvocelulares, ya que allí se encuentran 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 hemirretina nasal contralateral, mientras que las capas 2, 3 y 5 reciben de la hemirretina temporal ipsilateral. En cada una de las seis capas del NGL las células mantienen un mapa retinotópico. Esto implica que las ganglionares adyacentes en la retina (que codifican aspectos cercanos espacialmente de la imagen visual del mundo) proyectarán también en lugares adyacentes en el NGL. Por tanto, se puede asumir que en cada capa existe una representación o mapa de la mitad del mundo, en tanto cada NGL recibe información de una hemirretina 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.

Algunos autores plantean que el procesamiento que se realiza de la información a nivel del NGL tiene una diferencia fundamental con el que se realiza en la retina, debido a que en el NGL se incorpora información que proviene de otras estructuras como V1 o el núcleo reticular talámico (NRT). Ambas estructuras intervienen directamente en la actividad del NGL. Por tanto, el NGL es la pri-

mera instancia de la vía visual que es modulada por información que proviene de estructuras jerárquicas superiores. El rol funcional de estas retroproyecciones de la corteza no es aún completamente claro, aunque algunos datos recientes apuntan a la modulación atencional de la respuesta visual como el objetivo central de buena parte de estas conexiones.

Un ejemplo del rol funcional en el control atencional de los circuitos que vinculan recíprocamente al NGL con la corteza puede verse a partir de los experimentos sobre rivalidad binocular. Utilizando resonancia magnética funcional, algunos autores 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 cuales el observador modulaba el contraste de las imágenes, se pudo comprobar 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.

Fenómeno de la rivalidad binocular

Estos descubrimientos ponen en tela de juicio la clásica idea de que el procesamiento atencional esté 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). Algunos estudios recientes sostienen que el NGL juega un rol importante en varios aspectos de la cognición humana y, particularmente, en la percepción y, por tanto, 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 a fenómenos tales como la atención y la conciencia.

La corteza visual primaria

Dejando atrás el NGL, se encuentran las radiaciones ópticas, que son las que llevarán la información hasta la corteza. El área que recibe directamente las entradas que provienen desde el NGL es la que se denomina **corteza visual primaria** (también conocida como V1 o corteza estriada), pero no es la única área cortical involucrada en la visión, sino que se puede hablar de un conjunto de áreas (probablemente más de 30) que procesan la información visual, conocidas en su conjunto como **áreas extraestriadas**. La corteza visual primaria o V1 se ubica en la parte posterior del lóbulo occipital y está compuesta por seis capas diferenciadas desde el punto de vista de los tipos celulares, las conexiones y las entradas y salidas.

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 4cβ y 4cα respectivamente). Los axones provenientes de las neuronas K proyectan sobre unas estructuras peculiares, ubicadas a 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 su-

perforadas, particularmente las 2 y 3, envían información hacia las otras aéreas visuales extraestriadas, mientras que las capas profundas proyectan sobre estructuras subcorticales. Las retroproyecciones al NGL salen de la capa 6 de V1 hacia el NGL.

En V1 la mayoría de las células son selectivas a la orientación. Los puntos pequeños de luz que eran estímulos eficaces en las neuronas de la retina y del NGL, ya no lo son para la corteza visual. La mayoría de las neuronas corticales en gatos y monos responden vigorosamente a barras o a bordes en un rango particular de orientaciones dentro del campo receptivo de la célula. En este sentido, se puede decir que las respuestas de las neuronas corticales están sintonizadas a bordes orientados y se pueden caracterizar según su orientación preferida. Hubel y Weisel obtuvieron el Premio Nobel de Fisiología en 1981 por sus estudios sobre el funcionamiento de las neuronas de la corteza visual. Entre otras cosas, mostraron que todas las orientaciones están aproximadamente igual representadas en la corteza visual primaria.

Por otro lado, prácticamente todas las neuronas de V1 (95 %) son también sensibles al movimiento en una dirección específica sin considerar los movimientos que ocurren a su alrededor, lo que provoca que la dirección de movimiento que computan dichas células no siempre sea la dirección verídica del movimiento. De hecho, las células de V1 responden solamente al movimiento que ocurre dentro de su campo receptivo, señalando el movimiento local más que el movimiento global de los objetos que será computado luego por el área V5 o MT específica para el cómputo de movimiento. En este sentido, se puede decir que una neurona de V1 «observa» el mundo a través de su pequeña «ventana», lo que implica que la información sobre movimiento local de cualquier contorno a este nivel pueda resultar ambigua. Esta característica del procesamiento del movimiento en las primeras fases de análisis de la información visual ha sido descrita como un problema computacional que se conoce con el nombre de «problema de la apertura». Asimismo, en el área V1 también se realiza un primer procesamiento sobre la información de color que llega a través de la vía parvocelular.

En definitiva, se puede afirmar que el área V1 es funcionalmente heterogénea abarcando un primer procesamiento de forma, color y movimiento. Las células de V1 responden mayoritariamente a barras de luz de orientación particular y a movimientos incoherentes. Esto quiere decir que en V1 se analizan rasgos primarios de la imagen que constituyen los aspectos más elementales de la percepción de la forma, que serán, con seguridad, los que se utilizarán luego para conformar el concepto.

Las dos vías visuales


La información visual procesada en V1 es incorporada en circuitos que incluyen distintas regiones de la corteza extraestriada, permitiendo de esta manera la detección de forma, color y movimiento. Estos complejos patrones de actividad son transmitidos a su vez a regiones específicas, que serán las responsables del procesamiento más refinado de estas características a través de campos receptivos para el reconocimiento de objetos, personas, acciones y lugares.

Sin embargo, desde hace más de 30 años que se sabe que esta compleja estructura no es todo el arsenal del que dispone el sistema visual para el procesamiento de la información en patrones de luz. Además de todas estas estructuras que se han ido describiendo

en los apartados anteriores, existe una división de caminos anatómica y funcional para el transporte de la información visual a partir de V1. Se las conoce como la *vía ventral* y la *vía dorsal* (Fig. 16-13):

- ✓ **Vía ventral:** abarca la parte del lóbulo occipital y procesa aspectos relacionados con la forma y características de los objetos como el color.
- ✓ **Vía dorsal:** se extiende por parte del lóbulo parietal y procesa aspectos relacionados con la posición de los objetos como, por ejemplo: ubicación en el espacio, movimiento, etc.

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). Es decir, se puede afirmar que a nivel funcional estas dos vías han sido caracterizadas por estar a cargo de la *identificación* como proceso (vía ventral) y de la *localización/manipulación* de los objetos (vía dorsal). La primera caracterización conocida de esta división fue introducida en 1982 por Ungerleider y Mishkin. Estos propusieron, a partir del trabajo en lesiones de monos, la distinción funcional entre la «vía del dónde» y la «vía del qué». La primera emplearía la información visual para codificar el espacio, mientras la segunda sería responsable de la identificación semántica.

Más adelante Milner y Goodale refinarían esta propuesta, para lo cual fue fundamental el trabajo con la paciente DF (v. Recuadro 16-7 ) replanteando la denominación de la vía dorsal como «vía del dónde» y sugiriendo que el nombre más adecuado debería ser «la vía del cómo». Su argumento principal fue que el rol de esta vía parece estar más ligado a controlar la ejecución de acciones, para la cual la codificación espacial es imprescindible.

Cómo se verá más adelante, las características funcionales de estas vías son bien diferentes:

- ✓ La **vía ventral** está asociada con el reconocimiento, por lo cual requiere información visual detallada, recibiendo aferencias de información procedente de la fovea y parafovea. Su actividad se asocia a la percepción consciente y es asistida por información semántica almacenada en la memoria de largo plazo, por lo que se verá que también se conecta con el sistema límbico.
- ✓ Por su parte, la **vía dorsal** se conecta con el córtex parietal posterior a partir de las conexiones con las áreas extraestriadas V5/MT y V6. El córtex parietal posterior contiene un circuito encargado de la coordinación visuomotora de movimientos de ojos y cabeza (lateral intraparietal, ventral intraparietal), y manos (anterior intraparietal). La información procesada por estas regiones guía la acción en el espacio. Dado que la mayoría de las acciones se producen sobre objetos y se ha registrado codificación específica para esto en el córtex premotor, se puede asumir que la vía dorsal contribuye a la manipulación de objetos. Por otra parte, el circuito parietal posterior, a partir de la coordinación de movimientos de distintas partes del cuerpo está a cargo de la codificación del espacio desde la perspectiva del sujeto (egocéntrico). Por esta razón originalmente la vía dorsal fue caracterizada como la vía del dónde.

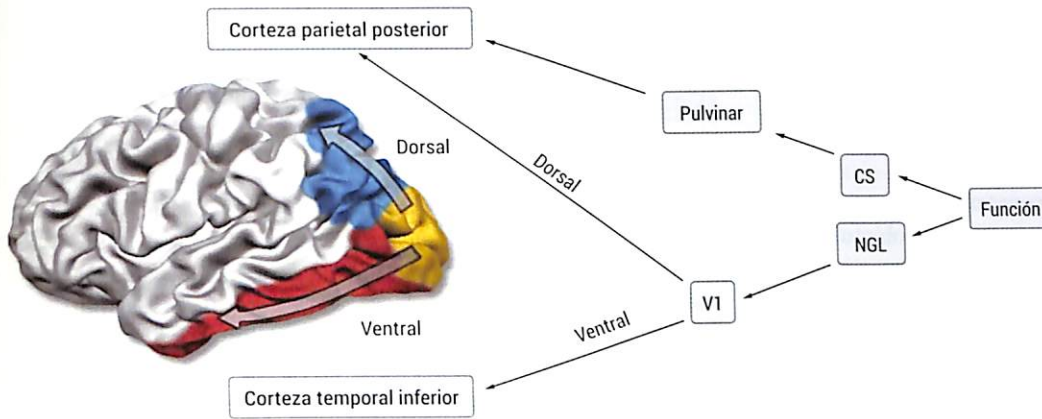


Fig. 16-13 | Esquema de la vía visual dorsal de procesamiento de la información y la vía visual ventral. CS: colículo superior; NGL: núcleo geniculado lateral del tálamo; V1: corteza visual primaria.

Actualmente, se reconoce que el funcionamiento de las vías no es totalmente independiente, sino que existe, por ejemplo, cierta información de base dorsal que contribuye al reconocimiento de objetos, informando acerca de las características para su manipulación por medio del área anterior intraparietal. Este tipo de interacciones han dado lugar a que algunos investigadores hayan propuesto recientemente la existencia de una tercera vía donde se integraría información visuomotora y semántica, la **vía ventrodorsal**, desde zonas visuales primarias hacia el lóbulo inferior parietal (Rizzolatti & Matelli, 2003).

Percepción

En este apartado se profundizará en los aspectos centrales que configuran el proceso perceptivo humano. Se comenzará explicando la organización modular del sistema perceptivo humano, que es la base conceptual para comprender por qué ciertas funciones se encuentran asociadas a determinadas áreas cerebrales. A continuación, se hará una breve introducción a los procesos de integración, para que el lector recuerde que, si bien cierta información se procesa en paralelo, el fenómeno perceptivo es uno solo. Posteriormente, se presentará el análisis de módulos específicos implicados en la percepción visual para luego destinar algunos párrafos a las bases biológicas de dos importantes procesos que nos permiten comprender mejor el mundo: la percepción auditiva y la percepción temporal.

Organización modular del sistema visual humano

Se tiene la sensación de abrir los ojos y ver. Sin embargo, como se explicó en el apartado anterior, nuestro sistema visual está conformado por múltiples vías y centros que procesan la información en paralelo según el tipo de información que se recibe de un mismo estímulo. Esto es debido a que el sistema visual humano está organizado en módulos que permiten soluciones computacionales diferentes para procesar cada información y estos módulos están localizados en áreas anatómicas diferentes del cerebro. Las teorías modulares de la mente humana se popularizaron en las décadas de 1980 y del 1990, para explicar la especialización e independencia funcional de varios procesos cognitivos humanos. El sistema visual humano es un buen ejemplo para explicar cómo funciona la modularidad.

La idea de que el sistema visual humano está organizado de forma modular comenzó a cobrar fuerza en la medida en que ciertas lesiones cerebrales (p. ej.: microderrames cerebrales) provocaron la imposibilidad de procesar solo una parte de la información visual. Un caso paradigmático es el de la *acinetopsia*, donde los pacientes que presentan una lesión en una pequeña área de la corteza extraestriada pierden la capacidad de percibir el movimiento (v. *¿Sabías que?* más adelante en este apartado). Hay otros casos paradigmáticos, como el de la *acromatopsia*, donde los pacientes debido a lesiones en el área V4 y lesiones en el giro fusiforme/lingual pierden la capacidad de percibir los colores. La modularidad del sistema visual fue propuesta por Pylyshyn, que afirmó que este sistema no sufría interferencias o era impenetrable respecto a otros procesos cognitivos. Esta posición, algo extrema, va en contra de la evidencia sobre la influencia de los procesos *top-down* que se describen al comienzo de este capítulo y ha recibido muchas críticas (v. Recuadro 16-8 [www](#)).



En cambio, la evidencia de la modularidad en el sistema visual es amplia. Por ejemplo, los acromatas no tienen problemas con la visión del movimiento cuando su lesión se restringe a V4. Por su parte, los acinetópsicos no sufren problemas en la percepción del color o de los objetos. Esta independencia funcional ha incentivado los estudios para la localización específica del procesamiento de la información visual. Por esto, en este apartado se tratará separadamente algunos de los tipos de procesamiento del sistema visual humano.

Procesos y representaciones de las imágenes visuales

Los humanos tenemos un conocimiento que proviene de nuestra experiencia directa con los perceptos. Por ejemplo, cuando vemos una naranja en un mercado se reconoce por su tamaño, forma y también por su color inconfundible. En la literatura sobre percepción suele denominarse de forma diferencial a esa experiencia consciente, de la actividad cerebral que permite dicha experiencia. A las experiencias en sí, se las denomina **perceptos** (experiencia típicamente consciente), mientras a la actividad cerebral relacionada con dicha experiencia se la denomina **procesamiento visual** (proceso típicamente inconsciente). La conversión de los estímulos en perceptos es un proceso complejo que requiere de la integración de las áreas visuales con otras áreas cerebrales, fundamentalmente aquellas vinculadas a la memoria semántica.

tica y de integración cortical. Esto es, cuando vemos que viene nuestro perro al llegar a casa, tenemos una sensación integral, sin saber que nuestro cerebro está procesando independientemente el movimiento del perro, su color o su forma. Entonces, ¿cómo es que todos estos procesamientos vuelven a juntarse? ¿Cuándo ocurre está integración?

Para comprender este proceso es necesario partir de algunas ideas generales sobre la transformación de los objetos del mundo en perceptos. Se puede asumir que existen dos tipos de estímulo en todo proceso perceptivo. El estímulo distal que corresponde al objeto físico del mundo y el estímulo proximal que corresponde a la imagen que se forma en las superficies sensoriales del observador:

El estímulo proximal está constituido por aquellas características del objeto que arriban a las superficies sensoriales, por tanto, una imagen con características ciertamente distintas a las del estímulo distal que lo origina (por ejemplo, en el caso de la visión es claro que el estímulo distal es un objeto tridimensional, mientras que el estímulo proximal es una imagen bidimensional). Sin embargo, el estímulo proximal constituye el inicio del procesamiento perceptivo que se ha descrito en los apartados anteriores y que permitirá, al final, la representación de un percepto (v. Recuadro 16-9 ). Se puede asumir que todo el procesamiento perceptivo se orienta a transformar el estímulo proximal en 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, en tanto que preserva los atributos del objeto físico que guían las pautas de comportamiento que resultan cruciales para la supervivencia (v. Recuadro 16-9 .

Como se vio en el apartado anterior de este mismo capítulo, el sistema visual envía información hasta el área V1 (también conocida como corteza visual primaria o corteza estriada) y comienza un proceso de tratamiento de dicha información. Algunas partes de V1 reciben información directamente del NGL, mientras que otras no. Asimismo, de algunas capas de V1 se envía información a las áreas visuales superiores (V5, V4, etc.), mientras que otra capa de V1 (conocida como la capa 6) envía información de vuelta al NGL.

Después de que la información sea tratada en V1 continúa su procesamiento en áreas contiguas, que se denominan de forma general como áreas extraestriadas, donde ya la mayoría de las células son binoculares. Estas zonas suelen denominarse como V2, V3, V4 o V5. El área V2, por ejemplo, suele apoyar el procesamiento visual básico y la integración con las áreas visuales superiores; parte de V3 y V5 se asocian a la detección y percepción del movimiento, aunque V3 participa también en la percepción de las formas, mientras que V4 está asociado a la percepción del color. Resulta claro entonces que, el procesamiento de los diferentes atributos de un objeto activará partes diferentes en la corteza visual, aunque, es evidente también que se perciben objetos integrados donde color, forma y movimiento aparecen de una sola vez y conjuntamente. Para decirlo a través del ejemplo que se veía anteriormente: ¿Cuándo se comienza a ver a nuestro perro blanco que viene a saludarnos moviendo la cola? Este es el momento de configuración del percepto que se verá con mayor detalle en el apartado *Integración* de este mismo capítulo. Antes de esto, la información es analizada en paralelo según sus diferentes propiedades.

? ¿Qué sucede con los pacientes sordos que deben incrementar su utilización del canal visual?

Percepción del espacio y la profundidad

La percepción del espacio y la profundidad están estrechamente relacionadas. De forma general, se puede definir la percepción del espacio como el proceso por el cual se obtienen indicios sobre la disposición espacial de los objetos que nos rodean, por ejemplo, distancia, profundidad y orientación. Por otro lado, la percepción de la profundidad es la habilidad visual para percibir el mundo en tres dimensiones, así como para inferir la distancia que nos separa de un objeto. La percepción de la profundidad se basa en un conjunto de claves de profundidad que se presentarán a continuación.

La mayoría de los animales tienen dos ojos, es decir, disponen de dos fuentes de información visual con una perspectiva diferente. En algunos animales, los ojos se sitúan a un lado y a otro de la cabeza, proporcionando un campo visual muy amplio. En otros, como los humanos, los ojos se encuentran situados en la parte frontal de la cabeza, de manera que la perspectiva de cada ojo es ligeramente distinta. Así, existe una superposición del campo visual de cada ojo. El campo visual del ojo izquierdo y el del ojo derecho se superponen para formar el campo visual binocular.

Las claves inferenciales que se usan para hacer juicios sobre profundidad y distancia se pueden clasificar en dos grandes grupos: monoculares (pueden percibirse con un solo ojo) y binoculares (se requieren los dos ojos para percibirse):

- ✓ Entre las claves monoculares se encuentran:
 - ✎ La *perspectiva lineal*: esta clave consiste en aprovechar el hecho de que cuando se miran dos líneas paralelas que se alejan de nosotros, parece que éstas se juntan.
 - ✎ Otra clave monocular es el *degradiente de textura*, que se basa en que las superficies de objetos más cercanos aparecen con mayor textura que los que están más lejos, que aparecen más lisos.
 - ✎ El *tamaño relativo*, es decir, el hecho de que un objeto determinado produce una imagen retiniana más pequeña cuanto más lejos del observador se encuentra, también es utilizado como clave para percibir distancia y profundidad.
 - ✎ La *altura relativa* al horizonte es también otra fuente de información que se utiliza para determinar la distancia a la que se está de los objetos. Tendemos a percibir los objetos más cercanos a la línea del horizonte como más alejados de nosotros.
 - ✎ La *superposición o solapamiento* también es utilizado como clave, ya que nuestro sistema visual identificará a los objetos ocluidos como objetos más lejanos que los ocluidores.
 - ✎ La *nitidez o claridad de detalles* también nos proporciona una clave, pues la dispersión de la luz por la atmósfera hace que los objetos más lejanos sean percibidos con menor definición y claridad.
 - ✎ Otra clave monocular son las *sombras y tonos*, es decir, la relación del objeto con la fuente de luz que lo ilumina y, por tanto, cómo son las sombras que dicho objeto proyecta.

- ✓ Finalmente, se encuentran las claves dinámicas, como el *paralaje de movimiento*, que se basa en que los objetos cercanos parecen moverse más deprisa que los objetos que se encuentran más lejos, ya que sus proyecciones en la retina se mueven más rápidamente que las de los objetos lejanos (por esta razón, se tiene la sensación de que un coche se mueve más rápido que un avión si se ven los dos al mismo tiempo).
- ✓ Las claves binoculares incluyen la convergencia ocular y la disparidad retiniana o binocular.
 - ✓ Para focalizar un objeto determinado, los dos ojos deben rotar un cierto ángulo hasta converger en dicho objeto. El ángulo de *convergencia* es mayor cuanto más cercano es el objeto y menor cuanto más alejado se encuentra. La sensación propioceptiva de la tensión en los músculos de los ojos al realizar movimientos de convergencia proporciona una clave de profundidad. Cabe mencionar que esta clave resulta de mayor utilidad en distancias cortas, ya que, a partir de determinada distancia, la orientación de los ojos es prácticamente paralela (Fig. 16-14).
 - ✓ La *disparidad retiniana*, es decir, la ligera diferencia entre el punto de vista de cada uno de los ojos, también funciona como clave de profundidad y constituye la base para la estereopsis o visión estereoscópica. La *estereopsis* es el proceso por el cual se percibe una imagen tridimensional a partir de las imágenes (ligeramente distintas) proyectadas en la retina de cada ojo.

vivencia y nos permite detectar, segregar e identificar un objeto en movimiento.

Pero, ¿qué es la percepción del movimiento? Cuando se observa un objeto en movimiento, parece que el procesamiento visual de ese objeto ocurre de forma continua y fluida. Sin embargo, las células de la retina disparan de forma discreta. Por tanto, se considera que el movimiento se percibe directamente, sin la necesidad de pasar por el cómputo del desplazamiento del objeto, es decir, la percepción del movimiento no es simplemente el resultado de un cambio de posición en el tiempo. Un ejemplo de que se puede ver movimiento sin necesidad de que se compute movimiento es la ilusión de la catarata o cualquier otro postefecto de movimiento (v. vídeo *Waterfall illusion*). Estos ejemplos dan cuenta de que las neuronas visuales responden de forma selectiva a los contornos de movimiento de la imagen, lo que hace que, en ausencia del movimiento observado previamente, las células sensibles a las direcciones opuestas muestran respuestas más o menos similares, lo que, a su vez, hace que se produzca una ilusión de postefecto de movimiento, a pesar de que el movimiento ya no esté allí presente en la imagen. También se puede producir sensación de movimiento a partir de una imagen estática (v. Recuadro 16-10 [www](#)).

Percepción del movimiento

Imaginemos la siguiente situación: se quiere cruzar una calle que tiene mucho movimiento de vehículos. En primer lugar, hay que interpretar la información del movimiento de los coches y del resto de los peatones. Si esta interpretación no se hiciera de forma adecuada, podría existir el riesgo de cruzar la calle en un momento inapropiado y, en consecuencia, poner la vida en riesgo. Además de este ejemplo, existen muchos otros que muestran la importancia de esta capacidad perceptiva. La percepción de movimiento es una capacidad de extrema importancia para la super-

¿Cómo se procesa un objeto en movimiento?

La mayor parte de las células ganglionares M están localizadas en la periferia de la retina. Así, en primer lugar, el objeto en movimiento es detectado por las células ganglionares M de la retina que tienen alta resolución temporal. Después, el sistema visual debe poder detectar la velocidad y dirección del objeto en movimiento, para así conseguir una interacción eficaz con dicho objeto o situación del ambiente. Tomando el ejemplo del inicio, para cruzar la calle es necesario procesar la velocidad y dirección de los coches, para entonces cruzar la calle con seguridad. Sin embargo, detectar la dirección del movimiento de un objeto a través del campo receptivo de una neurona no es una tarea fácil. Esto implica descomponer el vector del objeto en movimiento en dos vectores: uno paralelo y otro perpendicular a la orientación del contorno. No obstante, un detector de movimiento solo será capaz de codificar la información de uno de los vectores en movimiento, el perpendicular a la orientación del contorno, y, por este motivo, diferentes movimientos pueden resultar idénticos para los detectores. De hecho, esto es un problema computacional muy conocido que se denomina como «problema de la apertura» (para mayor detalle v. web *The aperture problem*³).

De este modo, ya desde el inicio del procesamiento (retina, NGL y V1) de la información sobre movimiento, genera ambigüedad. Esta ambigüedad se resolverá en el área temporal media (también denominada área MT o área V5) donde ocurrirá el primer proceso de integración de las señales locales para detectar movimiento global. Esta área que se sitúa lateral y ventralmente en el lóbulo temporal (Fig. 16-15), tiene neuronas selectivas al movimiento y dirección con grandes campos receptivos (al contrario de las neuronas de V1). Al tener campos receptivos más grandes permite la posibilidad de desambiguar las señales provenientes de la detección local de movimiento analizado en los niveles anteriores (retina y V1). Esta área recibe la mayor parte de su *input* por la vía magnocelular, que va desde la retina hasta V1, pasando por NGL.

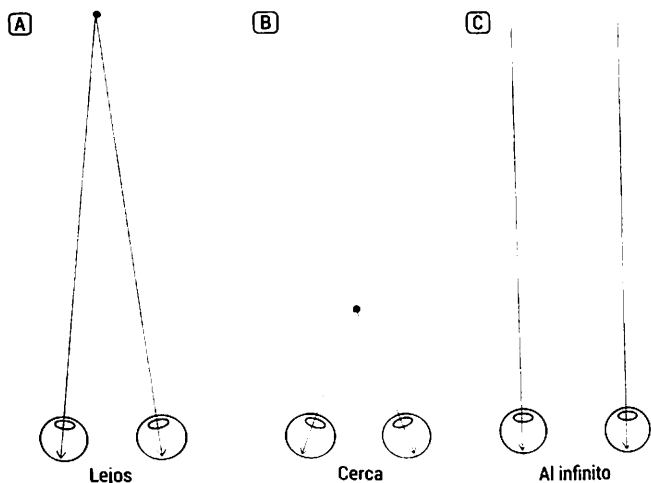


Fig. 16-14 | Convergencia ocular. Los ojos deben rotar un ángulo determinado cuando se debe focalizar en un objeto. Cuando el objeto está lejos se requiere menos convergencia (A), en cambio si el objeto se encuentra muy cerca, se debe hacer una tensión mayor para la focalización (B). Si el objeto tiene al infinito, la convergencia será casi inexistente (C).

Cuando el área V5 se encuentra lesionada ocurre una ceguera selectiva al movimiento que se conoce con el nombre de *acinetopsia* (v. ¿Sabías que?). Estudios de neuroimagen funcional muestran también que esta área se activa cuando se perciben estímulos en movimiento. Por otro lado, el área V5 muestra también otra función de gran relevancia: su implicación en la percepción de la velocidad. Usando estimulación magnética transcraneal, algunos investigadores fueron capaces de desactivar esta área momentáneamente y mostrar que, en esta situación, los participantes tenían dificultades importantes para estimar la velocidad de los objeto



¿Sabías qué? El primer caso de una mujer que no podía ver movimiento fue reportado en 1983 por un médico alemán llamado Zhil. A este tipo de pacientes que son ciegos al movimiento se les llama **acinetópsicos** y suelen ser pacientes con una sintomatología extraña, ya que manifiestan miedo, por ejemplo, a cruzar una calle (ya que tienen una habilidad muy limitada de calcular el acercamiento de los vehículos) o son incapaces de llenar un vaso de agua (ya que, al no ver el movimiento continuo del agua, no van a poder percibir cuando se llena el vaso de agua), entre otros.



¿El procesamiento visual no es instantáneo?, ¿tiene demoras entonces?, ¿cómo hace el sistema visual para que se puedan ver los objetos en movimiento sin retraso?

Percepción del color

Como se ha visto en el apartado *Y se hizo la luz...*, todo lo que se ve empieza con la luz (longitudes de onda). Mientras que la percepción del brillo nos permite distinguir objetos, cuando las diferencias de luminancia son muy sutiles, es la percepción del color la que añade otra dimensión perceptiva que resulta especialmente útil.

El color (también llamado iluminancia) es una construcción perceptiva que guarda relación con la composición espectral de la luz que llega a nuestras retinas. Es importante entender que el mundo físico no tiene color de por sí, sino que el color es una propiedad psicofísica que atribuimos a los objetos a partir de la captación de diferentes frecuencias de radiaciones electromagnéticas. La experiencia del color proviene de tres atributos básicos: brillo, tono o matiz y saturación:

- ✓ **Tono o matiz:** es lo que nos permite diferenciar el verde del azul, o sea, nos posibilita la distinción entre dos colores -es el aspecto cromático de la luz-.

³ Estas dos animaciones interactivas muestran el problema de la apertura (*The aperture problem*) cuando el objeto se mueve hacia la derecha, o cuando se mueve hacia abajo, se ve exactamente el mismo movimiento a través de la apertura. El «problema de la apertura» resulta de la ambigüedad de la dirección del movimiento visto a través de una apertura que puede no corresponder con el movimiento global del objeto. Esto se debe al hecho de que las células de la corteza visual primaria, responden a los bordes para determinar la dirección de las líneas independientemente de su tamaño u orientación.

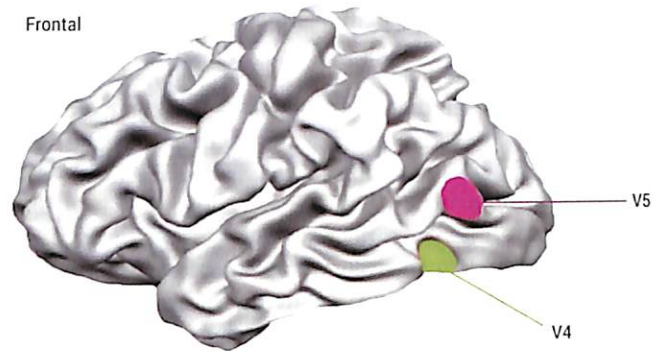


Fig. 16-15 | Áreas V4 y V5. Localización cerebral de las áreas V4 (área de procesamiento de la información del color) y V5 (área de procesamiento de la información de movimiento). Imagen adaptada de BrainVoyager Brain Tutor software con permiso de Rainer Goebel, Brain Innovation, The Netherlands.

- ✓ **Saturación:** corresponde con la cantidad de tonalidad que hay en la luz, o sea, el grado con que el estímulo se aparta de un gris neutral (por ejemplo: el color rosa sería un rojo con poca saturación).
- ✓ **Brillo:** se corresponde con la intensidad percibida de la luz (v. Recuadro 16-11 [www](#)).

La percepción del color puede cambiar variando el contexto donde se sitúa un determinado color, lo que da lugar a dos fenómenos perceptivos opuestos: contraste del color y constancia de color:

- ✓ **Contraste de color:** ocurre cuando dos estímulos producen la misma longitud de onda, aunque al ser inmersos en otros colores de la escena pueden parecer diferentes colores (Fig. 16-16).
- ✓ **Constancia del color** hace referencia al hecho de que estímulos de diferentes longitudes de onda, parecen tener el mismo color debido al contexto.

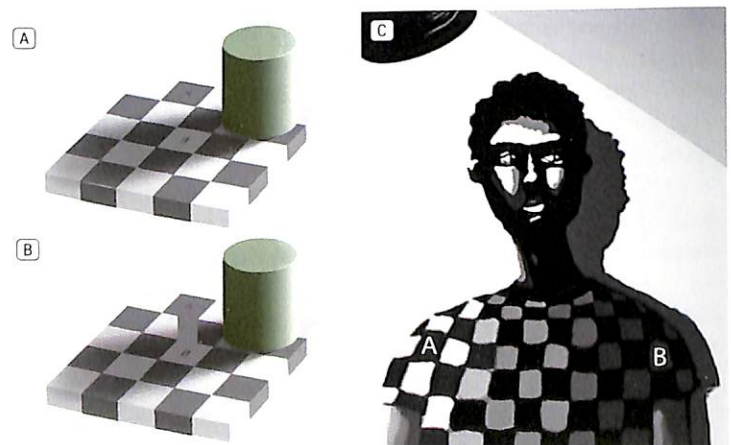


Fig. 16-16 | Figuras que demuestran el fenómeno de contraste simultáneo: objetos con la misma intensidad de luz pueden ser percibidos de diferentes colores, debido al contexto. **A)** Los cuadrados A y B tienen la misma tonalidad de color, aunque no lo parecen. **B)** Efectivamente, ¡se puede observar que son iguales! **C)** El cuadrado A y el cuadrado B de la camiseta tienen también el mismo color, pero se perciben diferentes. Imágenes A y B Edward H. Adelson, Imagen C) Fulvio Capurso

De esta forma, tanto el color como el brillo son atributos fuertemente influidos por las variables del contexto. La influencia del contexto se puede observar también en la ilusión del vestido (ver contenido web *The dress*). Esta última ilusión, que tuvo gran interés en las redes sociales en los últimos años muestra que el color que cada sujeto percibe del vestido varía según el contexto de visualización y de las experiencias empíricas de los observadores, entre otros factores.

★ El brillo y el color juegan papeles diferentes en la visión. Los fotorreceptores aumentan la respuesta con el incremento de fotones, o sea, cuanto más brillante es la luz, más fuerte es su respuesta; pero esta relación varía con la longitud de onda. El brillo es analizado por una parte del cerebro que responde solo a diferencias luminicas y es insensible al color. Ambos atributos se procesan de diferente manera y en áreas separadas (y alejadas) en el cerebro. El sistema de procesamiento de luminancia es evolutivamente más antiguo y primitivo (y necesario) para todos los mamíferos. La información visual de un objeto se da a partir de las variaciones del brillo, y no importa el color, ya que el análisis de las características principales de una escena que realiza el cerebro es ciego al color.

Teoría tricromática del color y teoría de procesos oponentes

Basados en los resultados de experimentos psicofísicos, Young y von Helmholtz en el siglo XIX, postularon tres sensaciones de color fundamentales: rojo, verde y azul. En estos experimentos, los participantes debían manipular la luminancia de estos tres colores primarios para formar un único color. La teoría tricromática de Young y von Helmholtz resultó congruente con la fisiología: la codificación del color se basa en la combinación de los fotopigmentos de los tres tipos de conos que se han descrito previamente en este mismo capítulo.

Los seres humanos, en su mayoría -porque no siempre es así para todos los individuos (v. Contenido complementario *Dicromatopsia*)- tenemos tres tipos de fotorreceptores de color (los conos), mientras que otras especies pueden tener un tipo, dos o inclusive cuatro, como las tortugas. Así, de cierta forma, la biología determina la cantidad de color que se puede percibir. Los **conos en la retina** tienen una determinada sensibilidad según la longitud de onda: los **conos C** tienen sensibilidad máxima a las ondas cortas («azul»), los **conos M** a las longitudes de onda media («verde») y los **conos L** a las ondas largas («rojo»).

Es la combinación de los fotopigmentos de estos tres tipos de conos la que nos permite la discriminación de más de 10 millones de colores. Cuando la luz empieza a ser más débil, la contribución de conos y bastones cambia, lo que, a su vez, cambia la luminancia de los colores (los rojos empiezan a quedar más oscuros y los azules más claros).

🔗 Dicromatopsia

Más tarde en el siglo XIX, Hering propuso la *teoría de los procesos oponentes* a través de los resultados de sus experimentos, que

mostraron que ciertas combinaciones de colores resultan imposibles. Por ejemplo, es muy difícil imaginarse un rojo verdoso o un azul amarillento. A partir de esta idea, Hering propuso su teoría basada en la existencia de tres pares de colores que se oponen (azul-amarillo; rojo-verde y negro-blanco; véase Fig. 16-17). A mitad del siglo XX, Hurvich y Jameson reconciliaron ambas teorías. En acuerdo con la *teoría tricromática*, existen los tres tipos de receptores en la retina que inician el procesamiento del color con diferente grado de activación y, en una segunda fase, se codifica esa información en términos de procesos oponentes, de acuerdo con Hering. De hecho, como ya se ha visto, las células ganglionares retinianas y las del NGL codifican antagónicamente el centro y la periferia de sus campos receptivos. De la misma forma, existen neuronas que son excitadas en el centro por los conos tipo L (onda larga - el rojo) e inhibidas en la periferia por los M (onda media - el verde). También el procesamiento del par azul-amarillo se da de forma análoga. Esta estimulación antagónica constituye la base fisiológica de la percepción de colores oponentes.

Después de que la información se analiza en V1 y V2, se transmite hacia V4 (Fig. 16-15), donde se da una importante parte del procesamiento del color. La corteza inferotemporal posterior en monos sugiere que las células están sintonizadas al color y organizadas en columnas con preferencias para un determinado color. En esta área, la mayor parte de las células son sensibles a un color determinado, por ejemplo, una célula puede responder al rojo, pero no responder al verde. Se ha asociado también el área V4 con la acromatopsia (v. Contenido complementario *Acromatopsia cortical*). Sin embargo, al parecer, no es solo en esta área donde podría verse afectado un normal procesamiento del color, ya que el área V8 parece también tener implicaciones en este tipo de información. Para estudiar esta activación, se usan ilusiones de postefecto de color, y se ve la diferencia de la actividad cerebral cuando está ocurriendo la ilusión y cuando no. Cuando no hay información del color, el área V8 se activa, lo que puede estar relacionado con una cierta conciencia del color, mientras que el área V4 no demuestra actividad. Aún no se sabe exactamente cuál es el área más importante en el procesamiento del color, pero resulta evidente que tanto V4 como V8 están implicados en el procesamiento de este importante atributo visual. Por otro lado, la cercanía física en el cerebro de estas dos áreas podría hacer pensar en un sistema complejo entre V4 y V8.

🔗 Acromatopsia cortical

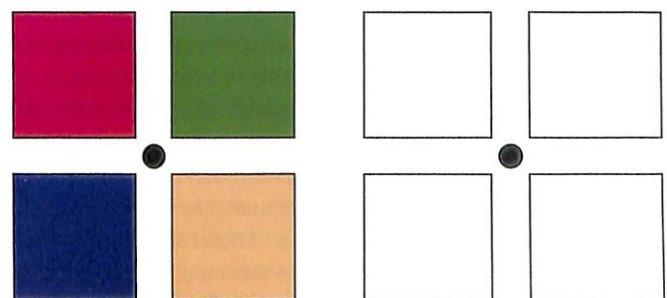


Fig. 16-17 | Postefecto de color. Mira fijamente el punto en el centro de los cuatro cuadrados de colores durante unos 30 segundos. Luego cambia tu mirada hacia el punto en el centro de los cuatro cuadrados blancos. ¿Qué ves? ¡Los colores oponentes!

Percepción de la textura

La percepción de la textura por el canal visual es un tema más complejo y que no ha recibido tanta atención como sus contrapartes perceptivas de movimiento o color, a pesar de ser crucial para la visión. Si bien no hay una definición precisa de qué se define por textura percibida por el canal visual, una definición de consenso está dada por la distribución de las escalas de grises en una imagen. En la codificación temprana de la textura, la corteza visual primaria parece estar muy presente, en tanto son los bordes de la textura lo que primero se procesa. En cambio, se conoce menos de los procesos de percepción de la textura a alto nivel como, por ejemplo, la codificación de la apariencia de la textura, o la determinación de la forma, la profundidad o las eventuales características al tacto, mediante claves visuales de textura (por ejemplo, saber que algo que vamos a tocar va a ser rugoso).

Hay un gran debate sobre la especialización de V1 en procesar textura. Las respuestas de orientación al contraste son parte del contraste figura-fondo. Por lo tanto, puede ser que el rol de V1 en la percepción de textura se trate solo de una fase inicial en la computación de bordes y figura-fondo. El rol de V1 en esta etapa probablemente esté limitado a la inhibición lateral del dominio perceptivo, de forma que las señales provenientes de regiones que tienen una estructura común son inhibidas, y los contrastes globales entre estructuras se vuelven más marcados. Esto es, la textura en V1 se procesaría a un nivel global, marcando límites en los arreglos perceptivos con texturas diferentes. Desde esta perspectiva, no es hasta V4 cuando el sistema agrupa regiones perceptivas para determinar contornos, regiones, superficies, etc., en función de la forma y distribución de las escalas de grises presentes. Por lo tanto, muchos de los procesos involucrados en la percepción de la textura (percepción consciente de que una superficie tiene una textura determinada) posiblemente estén dados por procesamiento cortical superior.

Generalidades de otras modalidades perceptivas humanas

Principales características de la percepción auditiva

El sentido de la audición y su sofisticación en los mamíferos en general y los humanos en particular, han permitido el desarrollo de habilidades cruciales para nuestra adaptación como especie, siendo el caso paradigmático el del lenguaje hablado. Esto se debe a las características del oído externo y medio, que permiten capturar y adecuar las características y posición de los estímulos auditivos. Y, al mismo tiempo, a un oído interno de gran eficacia y especialización para convertir los estímulos externos en descargas sinápticas que codifican mucha información.

El sistema auditivo humano comprende al conjunto de órganos que posibilitan la percepción del sonido. Su función esencial es convertir las variaciones en la presión de aire, originadas por la difusión de las ondas sonoras, en estímulos nerviosos. Se puede dividir en sistema auditivo periférico y sistema auditivo central.

El sistema auditivo periférico comienza en el oído externo. No es parte del sistema nervioso, pero permite la adecuación o transducción de la presión del sonido en un potencial de acción neuronal. Las principales estructuras dentro de este subsistema

son: el *oído externo* (determinado por la presencia del canal auditivo), el *oído medio* (compuesto por la cavidad timpánica, la trompa de Eustaquio y los huesillos) y el *oído interno* (donde se encuentra la cóclea), y el órgano de Corti, las células ciliadas y las neuronas sensoriales.

Las ondas auditivas son transmitidas del oído externo y el oído medio a la cóclea del oído interno, que será la responsable de activar una señal cuando es estimulada, lo que generará un impulso que será transmitido por los nervios acústicos hacia la corteza auditiva.

La información sonora es procesada por el sistema auditivo periférico, viaja por el nervio vestibulococlear, siendo procesada progresivamente por instancias intermedias como el núcleo coclear, el complejo superior olivar y el colículo inferior. La información llega luego al tálamo y desde ahí es enviada a la corteza, siendo que, en el ser humano, la corteza auditiva primaria está localizada en el lóbulo temporal. Las principales estructuras anatómicas asociadas al sistema auditivo central son las siguientes: el *núcleo coclear*, *cuerpo trapezoidal*, *complejo superior de la oliva*, *cisura lateral*, *colículo inferior*, *núcleo geniculado medial* y la *corteza auditiva primaria*.

En el cerebro humano, y debido a la importancia del lenguaje verbal para nuestra adaptación como especie, las áreas más relevantes para la comprensión de las lenguas están en regiones inmediatamente adyacentes a la corteza auditiva.

Percepción del tiempo: áreas neuroanatómicas implicadas

La percepción del tiempo es una habilidad cognitiva fundamental para sincronizar nuestras actividades con el medio. Recientemente se ha avanzado sustancialmente en el conocimiento del rol que juegan diferentes áreas del cerebro en la capacidad de estimar el tiempo en duraciones breves de milisegundos a pocos segundos. Algunas de las áreas implicadas son el cerebelo, diferentes áreas corticales y estructurales subcorticales como la ganglia basal. Esta información proviene fundamentalmente de estudios con técnicas electroencefalográficas, resonancia magnética funcional y la estimulación magnética transcraneal repetida.

Los estudios recientes sobre las bases biológicas de la percepción del tiempo muestran que ésta se asocia a áreas cerebrales específicas. Una de las áreas implicadas más importantes parece ser el cerebelo. En la década de 1980, Ivry y sus colegas trabajaron con pacientes que presentaban lesiones en el cerebelo lateral, provocando un aumento en la variabilidad en las pruebas de *tapping*, en las que los sujetos debían producir golpes a ritmos constantes y, por lo tanto, en la discriminación de intervalos marcados por sonidos, pero no en la percepción del sonido en sí misma, que fue controlada, por ejemplo, según volumen.

El cerebelo está implicado en varias conductas en las que la capacidad humana para medir duraciones e intervalos es crucial, como la percepción del habla, la percepción del movimiento y el inicio de la acción en la producción motora, como los déficits observados en el síndrome cerebelar o la ataxia cerebelar. En general, los estudios apuntan a que el rol del cerebelo es crucial para evaluar intervalos breves, inferiores a 1 o 1,5 segundos.

Las cortezas frontal y parietal, y el área motora complementaria también parecen estar activas cuando las personas debemos estimar el paso de intervalos cortos de tiempo. Los estudios con resonancia magnética funcional (RMf) señalan la participación crucial del córtex frontal, específicamente de la corteza dorsolateral prefrontal en la percepción de intervalos de un segundo, así como de la corteza prefrontal del hemisferio derecho para duraciones en el rango de los milisegundos a algunos segundos.

La implicación del área motora complementaria también está documentada fehacientemente, tanto en duraciones mayores como menores a 1 segundo. Se trata de un área cerebral que se ve activada tanto en tareas de percepción del tiempo como de conteo directo a un ritmo constante. El rol de la corteza parietal ha sido hallado más recientemente. Específicamente, se vería activada la *corteza posterior parietal derecha* en el procesamiento de duraciones breves menores y mayores a un segundo, tanto con estímulos auditivos como visuales.

Asimismo, se han detectado varias estructuras subcorticales en el procesamiento de información temporal. El ganglio basal, específicamente el caudado y el putamen, está implicado en la codificación de los intervalos temporales, esto es, en las primeras etapas del procesamiento de la información temporal.

El procesamiento de la información temporal se produce por un mecanismo de cronometraje interno que implica a varios procesos, un *emisor de pulsos*, así como *procesos atencionales* sobre los que se registran los pulsos emitidos, de memoria de trabajo e incluso de toma de decisiones. Esto implica que debería presentarse una actividad neural distribuida cuando se evalúa la activación cerebral en tareas de percepción del tiempo. Un modelo para esto corresponde al *circuito frontoestriado*. El estriado recibe millones de impulsos nerviosos de las células corticales y tiene un rol computacional fundamental, que se basa en la hipótesis de que las células estriadas reciben estimulación de las áreas corticales cuando se da una señal de comenzar el conteo o estimación de una duración. Estas células, que tienen tasas de disparo de entre 10 a 40 ciclos por segundo, en general no están sincronizadas, pero pueden crear patrones temporales de actividad neural específicos si se disparan simultáneamente, que es lo que sucede cuando se sabe que se deben estimar duraciones. Cuando la actividad de cronometraje debe terminar después de un intervalo, la sustancia negra envía una señal al estriado. El patrón de cronometraje hasta ese momento es memorizado gracias a descargas dopaminérgicas que permiten identificar las duraciones específicas.

En suma, si bien los resultados de las investigaciones no son unívocos debido a los métodos de medición (EEG con mejor resolución temporal, pero RMf y estimulación magnética transcraneal con mejor capacidad de localización) y los paradigmas experimentales empleados, se han identificado tres grandes áreas para la percepción del tiempo: el cerebelo, algunas áreas corticales (prefrontales, parietales y el área motora complementaria) y un área subcortical (el ganglio basal).

Integración

La percepción visual tiene su punto culminante en la comprensión de una escena. Es decir, en la percepción conjunta de un espacio probablemente poblado de distintos objetos (y/o personas). El lector pensará en este momento que este proceso

puede resolverse de forma automática y sin grandes exigencias para el observador. Sin embargo, en este apartado se intentará demostrar que para llegar a este punto el sistema visual deberá resolver un problema central para la ciencia cognitiva: el problema de la integración.

El problema de la integración

La cuestión de cómo la información proveniente de distintas modalidades sensoriales se integra para hacer posible la comprensión de que nos encontramos ante un único precepto, ha sido y es uno de los desafíos más importantes para las ciencias cognitivas. Se refiere al problema de la integración o *binding problem*, que podría resumirse mediante la siguiente pregunta: ¿Cómo sabe nuestro sistema cognitivo que la imagen, el sonido o el tacto percibido en un instante dado forman parte del mismo estímulo y no de tres estímulos distintos? A mediados del siglo XIX William James, considerado como uno de los padres de la Psicología, ya se preocupó por el problema de cómo podía construirse una experiencia unificada a partir de experiencias parciales, las que denominaba «protoexperiencias». Para James no podía tratarse de una simple adición de experiencias, sino de contribuciones convergentes.

Actualmente se sabe que, a nivel cerebral, las distintas contribuciones sensoriales son procesadas por áreas de asociación dedicadas a integrar información polimodal (corteza de asociación parietotemporooccipital y corteza prefrontal con participación de regiones subcorticales). Pero, además, cada modalidad sensorial cuenta con un área asociativa propia, también llamada *área de asociación secundaria* que, para el caso de la visión, se vio que correspondía fundamentalmente a la corteza extraestriada (V2, V3).

Dos fases para la integración de información visual


A nivel teórico se suele concebir la integración perceptual a través de dos fases o niveles. Una primera fase (de agrupamiento y segmentación) en la que la información de distintos aspectos del estímulo (forma, color, textura, movimiento, etc.) es agrupada y, al mismo tiempo, distinguida de otros estímulos presentes en la escena, y una segunda fase de reconocimiento, en la que el estímulo es emparejado con un modelo almacenado en la memoria.

Fase 1. Agrupamiento y segmentación

La primera fase para la integración visual implica la detección de los elementos que conforman el estímulo y su distinción con elementos relativos a otros estímulos. Casos clínicos e investigaciones psicofísicas han evidenciado que el procesamiento de los distintos atributos visuales de un estímulo (forma, color, textura, etc.) se realiza en buena parte de forma paralela. De modo que, para poder percibir el estímulo como un todo, tiene que existir una organización que tienda a distinguir la información correspondiente a cada estímulo generando *perceptos unificados*. Los teóricos de la *Gestalt* fueron pioneros en la elaboración de modelos orientados a resolver estos problemas.

? ¿Cómo se realiza el procesamiento en paralelo (es decir, al mismo tiempo) en diferentes áreas, si las vías de análisis de la información visual que se presentaron en el apartado *La visión* pasan primero por ciertas áreas y luego desde allí conectan con otras?

La teoría de la Gestalt

A principios del siglo XX era popular una aproximación estructuralista elementalista al fenómeno perceptivo. Seguramente por la influencia de Wundt, uno de los métodos más usados era el de la introspección y su foco estaba puesto en desgranar los elementos particulares de los estímulos, esperando así comprender cómo se producía la percepción. En contraposición a esta corriente, la escuela de la *Gestalt* propuso no atender a las partes por separado, sino a la totalidad fenoménica. A fin de cuentas, es esto lo que perciben las personas. De modo que este grupo de teóricos con base en Alemania se enfocaron en comprender las leyes que daban lugar a la creación de perceptos unificados (v. Recuadro 16-12 ).

La teoría de la *Gestalt* ha sido criticada por basar sus evidencias con casos excepcionales, no tan frecuentes en la experiencia perceptual cotidiana (en la mayoría de los casos, además, recurren a estímulos bidimensionales que no son el tipo de estímulos que habitualmente nuestra percepción enfrenta). Sin embargo, estas demostraciones dejan en evidencia la potencia de los mecanismos de integración de información presentes en el sistema visual. Probablemente la contribución más importante corresponda al **principio de pregnancia**. Éste afirma que de todas las organizaciones posibles que disponga un estímulo se tenderá a percibir la más simple, la que minimice la complejidad del estímulo. Esta potente idea denota la existencia de ciertos mecanismos del sistema perceptivo orientados a resolver el problema de la integración.


Áreas corticales a cargo del agrupamiento de estímulos visuales

Hoy se sabe que los mecanismos que permiten la segmentación y el agrupamiento de estímulos se basan en la conectividad de la corteza extraestriada. Como se vio en apartados anteriores, las neuronas de las áreas V2, V3, V4, V5 y el área temporal inferior forman un complejo circuito a partir de su conexión con V1 que les permite reaccionar a distintos atributos visuales. Por medio del mantenimiento del circuito inferotemporal-occipital, en base a conexiones reaférentes, es posible la integración del estímulo. A diferencia de lo supuesto por los gestaltistas, actualmente se sabe que estos mecanismos se desarrollan por medio del aprendizaje.

Teoría de la integración de características

Se ha propuesto que la integración de información de un estímulo es el resultado de un proceso atencional en el que las características visuales de éste son resaltadas. La integración de la in-

formación se resuelve en esta propuesta por medio de mecanismos de atención espacial. Esto es, para decidir las características que corresponden a un mismo estímulo se busca en qué lugar del espacio fueron detectadas. Aquellas características que coinciden espacialmente son destacadas de forma simultánea. Para hacer esto posible, las características percibidas son referidas a un *mapa maestro* que lleva el control de las localizaciones en las que los distintos atributos son procesados (Fig. 16-18).

 **Si has comprendido** que, para la teoría de la integración de características, la información es integrada cuando el observador dirige su atención al objeto, comprenderás que esta propuesta está de acuerdo con el hecho de que es más fácil atender al objeto como un todo que tratar de comprenderlo como la suma de sus partes.

Hay que recordar que la organización neural de las áreas visuales estriadas (V1) es retinotópica y que, parte de esta disposición retinotópica, está también presente en la mayoría de las áreas de la corteza extraestriada. De modo que la información de la ubicación del estímulo puede ser recuperada a partir de información referente. Se ha propuesto que el colículo superior que se describe en el apartado *La visión* de este mismo capítulo, podría estar a cargo de la atención espacial y la producción de movimientos oculares para orientar esta referencia.

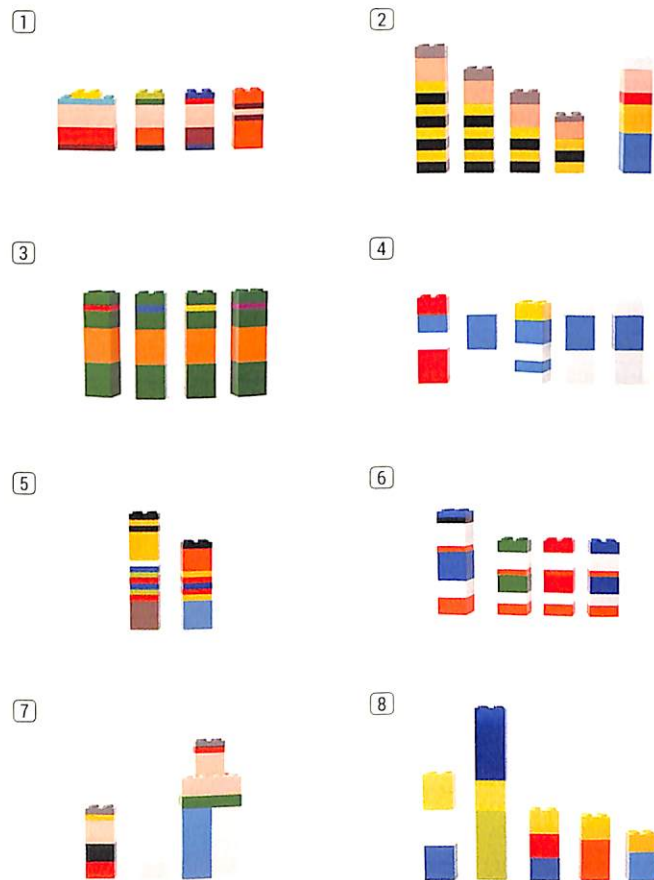


Fig. 16-18 | ¿Puedes reconocer a los personajes de historietas en estas figuras formadas por bloques? Que lo logres es un buen ejemplo de que el reconocimiento de imágenes está basado en características, pero no depende de una representación estrictamente retinotópica (Campaña publicitaria *Imagine* de la agencia Jung von Matt para la compañía de juguetes Lego)

¿Qué claves contribuyen a la integración de información sensorial relativa a un objeto?

Fase 2. Reconocimiento

En definitiva, se puede decir que, gracias a la conectividad entre regiones visuales estriadas, extraestriadas e inferotemporales es posible la unificación de las distintas características de los estímulos visuales (Fig. 16-19). Esta integración se beneficiará del proceso del reconocimiento, lo que implica un cierto grado de interacción entre el agrupamiento y el reconocimiento. Para explicar ese fenómeno en el que la integración de atributos independientes da lugar al reconocimiento se han desarrollado modelos que, según el caso, se presentan como modelos seriales o modelos de reconocimiento en paralelo. Se trata de propuestas teóricas que modelan el funcionamiento neural (en muchos casos generando simulaciones por medio de ordenadores), pero cuya adecuación no ha llegado a ser comprobada empíricamente.

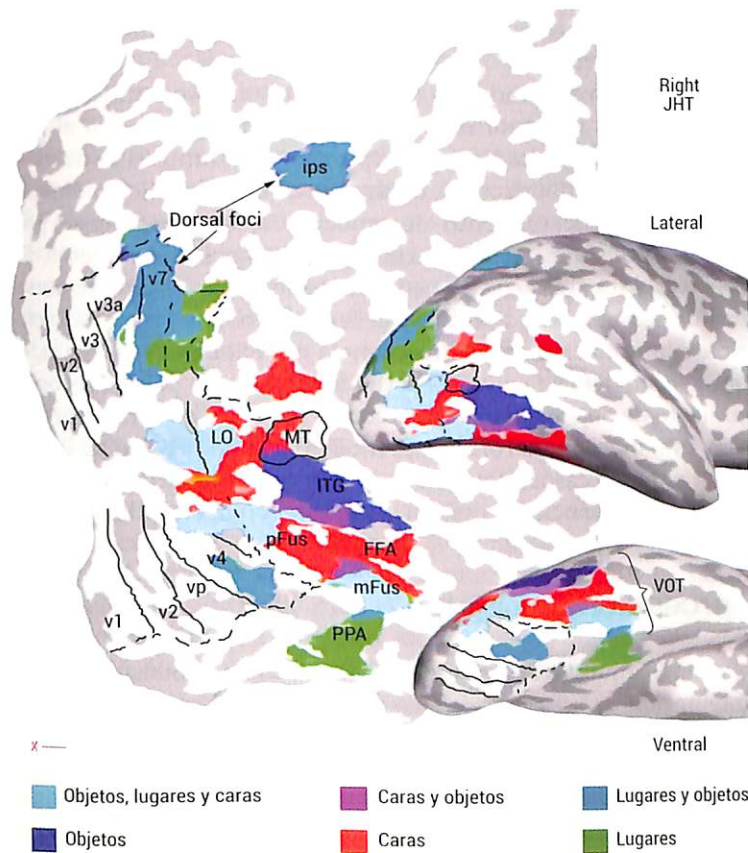


Fig. 16-19 | Áreas dedicadas al procesamiento visual de objetos. Vista achataada (izquierda), lateral (arriba a la izquierda) y ventral (abajo a la izquierda). CA: surco calcarino, COS: surco colateral, IPS: surco intraparietal, ITS: surco temporal inferior, MT: área motora, OTS: surco temporal occipital, STS: surco temporal superior, TOS: surco temporal occipital, ITG: giro temporal inferior, pFus: giro fusiforme posterior, mFus: giro fusiforme medial, FFA: área facial fusiforme, PPA: área parietal de lugar. Adaptado de Grill-Spector, 2003

Modelos seriales para el reconocimiento visual

✓ **Emparejamiento de plantillas.** Esta propuesta asume que el reconocimiento de un estímulo necesita de una evaluación que lo contraste con algún tipo de representación abstracta de éste. Esto implica el emparejamiento de un estímulo (ya agrupado) con una plantilla (*template*) almacenada en la memoria, que reuniría los atributos característicos de los objetos. Por ejemplo, ante la tarea de reconocer la letra «Q» se la compara con distintas plantillas que podrían representar a las letras O, D, G, y la propia Q. Los problemas de esta propuesta radican en la especificidad requerida para las plantillas. Esta dificultad no es muy evidente para las letras, pero las distintas apariencias que puede presentar un objeto tridimensional exigirían la existencia de infinitas plantillas que se adecuaran a la infinita diversidad de «inputs retinianos» que puede generar un mismo objeto, si se consideran todas las posibles representaciones 2D que permite un objeto tridimensional a la hora de proyectarse sobre un plano (en este caso, retina). Por otro lado, hay que tener en cuenta que un emparejamiento parcial puede dar lugar también a falsas alarmas.

✓ **Reconocimiento por detección de rasgos.** Otra forma de resolver cómo puede producirse el reconocimiento tiene que ver con la detección de rasgos característicos del estímulo (por ejemplo, la patita de la letra «Q») aún antes de su emparejamiento definitivo con una plantilla guardada en memoria. El sistema de reconocimiento basado en rasgos debe funcionar en distintos niveles. Un primer nivel encargado de la extracción de rasgos básicos que correspondería con la fase de agrupamiento (detección de líneas horizontales o verticales, curvas abiertas o cerradas, etc.). Un segundo nivel en el que operarían detectores globales (que, siguiendo con el ejemplo, podrían estar especializados en cada una de las letras posibles) encargado de señalar la adecuación del estímulo a las características conocidas. Finalmente, un tercer nivel estaría encargado de decidir cuál de los detectores globales presentó más y mejores adecuaciones y así dar lugar a la identificación del estímulo.

A nivel teórico el modelo es interesante y es acorde al funcionamiento neural de distintas regiones de la corteza extraestriada. Sin embargo, su funcionamiento parece plausible cuando se trata de estímulos sencillos, pero no resulta práctico para estímulos complejos. Enfrentar el problema del reconocimiento de un objeto natural formalmente complejo - como una planta o un animal- y que además implique diferentes perspectivas posibles, o su inserción en un entorno saturado de información, implica la puesta en marcha de demasiados detectores asociados a la forma, requiriendo un nivel de especificidad muy alto.

✓ **Reconocimiento por eje de coordenadas.** Una forma de minimizar la demanda de plantillas específicas (*templates*) es anclar los estímulos a un determinado marco de referencia. Se ha propuesto que el sistema visual establece un eje de coordenadas definidas por las propiedades intrínsecas del objeto. O sea, ante la presentación de un determinado objeto, cualquiera que sea su perspectiva u orientación, se debería poder identificar por ejemplo su parte delantera o su parte superior. Esto permitiría establecer un eje de referencia que asegurará una cierta invariancia estructural que facilitaría la comparación

con una representación canónica. Para esto, varias teorías han propuesto que el sistema visual compone un modelo 3D basado en los ejes naturales de alargamiento o simetría de los objetos. Ejemplos de sistemas de reconocimiento por eje de coordenadas son la teoría de Geones de Biederman (1987) y el modelo de estructuras de Marr y Nishihara (Fig. 16-20).

En general, los modelos de reconocimiento por eje de coordenadas han demostrado su utilidad teórica para el estudio de patrones, rotación mental, memoria, etc. Sin embargo, es importante mencionar que la validación empírica de estos no ha permitido determinar aún cómo se podría producir esa detección de ejes.

Modelos paralelos para el reconocimiento visual

Existen casos en los que pueden producirse combinaciones erróneas de atributos pertenecientes a distintos objetos. Por ejemplo, ante una visión muy fugaz, uno podría atribuir a un lápiz el color de un sacapuntas cercano. Este tipo de fenómenos permiten suponer que el análisis paralelo de distintos atributos puede tener lugar hasta pocos instantes antes de que se produzca la percepción del objeto unificado.

En base a información proveniente de lo que se conoce de la neuroanatomía funcional del sistema, del registro celular en primates y también de estudios psicofísicos en humanos, se han desarrollado modelos que proponen que el contenido de distintas frecuencias espaciales de las imágenes se analiza de forma paralela en base a dos canales de información diferentes (magnocelular y parvocelular). Para comenzar, una versión parcialmente analizada de la imagen (una imagen borronada) conformada por la información de baja frecuencia espacial es proyectada rápidamente desde las áreas visuales primarias directamente a la corteza prefrontal, empleando para ello las vías magnocelulares. Al mismo tiempo, la información de alta frecuencia es transmitida por canales parvocelulares al lóbulo temporal de modo más lento. De esta forma, tiene lugar una etapa inicial de segmentación de

los distintos elementos del *input* visual antes de la propagación a las áreas inferotemporales que habilitan el reconocimiento global del objeto. Además, la información de baja frecuencia es capaz de activar áreas de información espacial e información semántica, así como señales atencionales (vía la unión temporoparietal), lo que favorecerá la organización perceptual en marcha y la categorización primaria del *input* visual.

★ Para la viabilidad del modelo basado en la frecuencia espacial es importante considerar que la distribución de los fotorreceptores retinianos y las células ganglionares retinianas no es homogénea en el sistema visual, tal como se explicó en el apartado *La visión* de este capítulo. La densidad de conos y células ganglionares pequeñas que procesan información de alta frecuencia es mucho mayor en la fovea, mientras que la densidad de bastones y células ganglionares que procesan información de baja frecuencia aumentan con la excentricidad.

En definitiva, para este modelo, la corteza occipital podría comprenderse como un punto de convergencia, tanto de conexiones aferentes del tálamo como de conexiones de realimentación de las áreas visuales superiores (frontal y temporoparietales), por vía del camino visual magnocelular. Esta información proveería las características espaciales y semánticas requeridas para la identificación de una escena visual. Las conexiones de realimentación de áreas frontales y temporoparietales a áreas occipitales modularán el procesamiento refinado de información, que provendría más lentamente por el camino parvocelular.

Las áreas involucradas en el reconocimiento semántico de estímulos están en la corteza temporal -en particular, en el giro fusiforme y la corteza lateral occipital-. Pero también se ha visto que la corteza orbitofrontal, un área prefrontal tradicionalmente asociada al procesamiento de emociones, la recompensa y la toma de decisiones, participaría en la percepción de objetos. En concreto, esta área se activa 50 milisegundos antes que regiones fusiformes en tareas de reconocimiento de objetos y es más sensible a información de baja frecuencia espacial. Por esa razón, es buena candidata a facilitar la actividad *top-down* para el reconocimiento de objetos, dadas sus fuertes conexiones con la corteza temporal inferior. Su rol en este modelo es una predicción inicial y, en algunos casos, detectar un estímulo peligroso -mediante información emocional- vía su conexión con la amígdala.

Percepción de objetos

Como se ha visto, los diferentes modelos propuestos para la integración de información visual reservan una etapa en la que la información recibida es contrastada con un modelo almacenado en memoria (plantilla). Este proceso es necesario, ya que garantiza la categorización semántica del estímulo conectando con la información almacenada en la memoria a largo plazo, que puede ser relativa a ese objeto observado o a la clase a la que pertenece. Para realizar esto es necesaria la existencia de *representaciones canónicas* en la memoria. Esta representación no es dependiente del punto de vista, sino que correspondería con una representación abstracta, pero que es capaz de establecer una correspondencia con la imagen percibida.

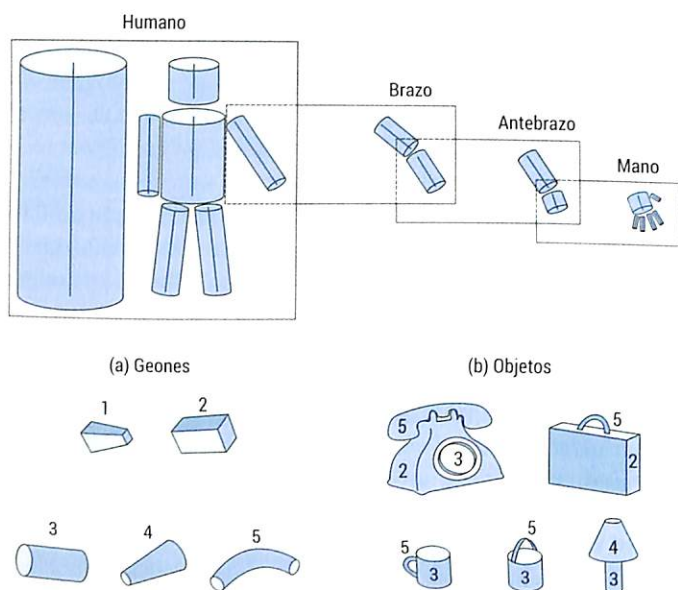


Fig. 16-20 | Ejemplos de los esquemas de modelos de reconocimiento de objetos por eje de coordenadas. En la parte superior el modelo de Marr y Nishihara. En la parte inferior: imágenes del modelo de Geones de Biederman.

? ¿Cómo se relacionan los distintos procesos del reconocimiento visual con el almacenamiento y recuperación en la memoria a largo plazo?

La información de las cortezas estriada y extraestriada son de naturaleza retinotópica, al igual que otras áreas relativas encargadas de procesamiento de más alto nivel. Sin embargo, en la medida en que el procesamiento se hace más refinado, algunos aspectos del estímulo adquieren una representación desproporcionada debido a su relevancia. Al mismo tiempo, los patrones de actividad se hacen menos retinotópicos y más dependientes de esquemas o estructuras de información. De modo que, si un estímulo refiere a un objeto que es prismático y tiene cuatro ruedas, es probable que sea identificado como un carro, no importa el modo en que se presente al observador. La mayor parte de este tipo de reconocimientos se produce en la corteza inferior temporal, en donde ocurre la conexión entre información visual e información semántica almacenada en la memoria a largo plazo.

🔗 ¿Se han identificado bases neurales distintas para la percepción de diferentes tipos de objetos?

A partir de distintas evidencias neurocientíficas se ha propuesto la existencia de diversos niveles de representación semántica. Por ejemplo, la corteza perirrinal (principalmente la izquierda) en el lóbulo temporal anterior estaría a cargo de la conexión entre la imagen de un martillo y su identificación, pero no de su categorización como objeto manufacturado. En tanto, el giro fusiforme (bilateral) respondería a ambas categorizaciones. En el sentido opuesto, categorizaciones de mayor especificidad fueron asociadas a regiones temporales anteriores. En conjunto, esta red daría cuenta de la categorización de una imagen visual a distintos niveles posibles. Algunos estímulos poseen una dedicación privilegiada para el sistema visual, es el caso de las caras que se presentan en el siguiente apartado.

Percepción de caras

En la primera semana de vida, los bebés son capaces de imitar expresiones faciales observadas, lo que sugiere que son muy sensibles a estímulos de rostros. Este hecho sugiere una predisposición innata para este tipo particular de objetos; una habilidad que ha sido interpretada como una muestra de la importancia de la percepción de rostros para las interacciones sociales. Sin embargo, el acceso al contenido emocional de los rostros no es innato, sino que se desarrolla durante el primer año de vida. Entre los 5 y los 7 meses, los bebés comienzan a desarrollar sensibilidad a emociones de miedo y enojo. La especialización para este tipo de procesamiento está presente en regiones occipitales de procesamiento temprano.

Una característica interesante de la percepción de rostros es lo que se conoce como **percepción configural**, o sea, la fuerte tendencia a agrupar los distintos elementos en una percepción holística. Este fenómeno se puede observar a través de una ilusión visual conocida como la *ilusión de Margaret Thatcher* (Fig. 16-21).

En dicha ilusión queda de manifiesto como la percepción global se impone al análisis local. También explica el hecho de que muchas veces se encuentren rostros en objetos y edificios o conjuntos de frutas.

Los estudios clásicos sobre el tema apuntan a que la región responsable de este sesgo estructural para la percepción de rostros se encuentra en el giro fusiforme y es llamada *área fusiforme facial*. Al parecer, esta región recibe aferencias del área visual occipital, que sería la responsable de ubicar cada pieza en el lugar que le corresponde. Aunque ha habido bastante controversia en relación al «área de las caras», la evidencia proveniente de varios casos clínicos (prosopagnosia) parece dejar clara la importancia del área fusiforme facial, así como la participación del área visual occipital en la percepción de los rostros.

😊 Si has comprendido que la identificación de objetos se produce en distintas fases, serás capaz de comprender que el reconocer la presencia de un rostro no equivale a identificar a quién pertenece. Para esto es necesario comparar ese patrón de actividad con la información almacenada en la memoria semántica.

🔗 La neurona de Jennifer Aniston



Fig. 16-21 | El efecto Margaret Thatcher, descubierto por el psicólogo británico Peter Thompson en 1980. El nombre de la ilusión lleva el nombre de la por entonces primera ministra, ya que fue demostrado a partir de una manipulación de una fotografía suya. A simple vista parecen dos fotografías invertidas de la misma persona. Si se gira la página se puede descubrir el poder de la percepción configural de rostros.

Los rostros refieren a personas concretas, pero también son una fuente muy rica de información social. Buena parte de las emociones e intenciones de las personas son transmitidas por medio de expresiones faciales y combinaciones de éstas con direcciones de la mirada, movimientos y posturas corporales, además de elementos contextuales. Por tanto, es de vital importancia la capacidad de detectar y categorizar los movimientos del rostro. En efecto, células de la región anterior del surco temporal superior -dedicada a la percepción visual del movimiento biológico- cuentan con una enorme especificidad para movimientos faciales, mostrando además una alta sensibilidad temporal. Esto es, son sensibles a secuenciaciones específicas de imágenes de rostros al punto de reaccionar de forma muy específica a la visión de una mueca, por ejemplo. Se ha dicho que la actividad de las áreas faciales proporciona un vocabulario gestual para los rostros. Si bien su actividad no sigue patrones configurales, se ha demostrado una alta especificidad para combinaciones de movimientos faciales y otros elementos contextuales. Por ejemplo, discriminar una expresión facial si la mirada es dirigida al observador o hacia otro sitio.

? ¿Por qué la visión de un ser querido nos produce una reacción diferente a la de un rostro desconocido?

Percepción de escenas

Podría decirse que la percepción de escenas representa el nivel más alto de integración de información visual. Sin embargo, es el fenómeno más frecuente con el que nos enfrentamos los seres humanos a la hora de decodificar el mundo y puede ocurrir en un lapso tan corto como 150 milisegundos: cuando vemos una escena y en ese momento nos enfocamos en un objeto en particular. Se ha propuesto que la percepción de escenas implica un proceso que funciona en tres niveles cronológicamente sucesivos, pero con distintas interacciones entre sí a partir de procesos *top-down* y *feed-forward*:

- ✓ Primero se comienza por analizar el espacio y el punto de observación del sujeto. A partir de allí, se conforma un esquema visual primario o mapa, incluyendo los distintos elementos presentes.
- ✓ En un segundo nivel se definen en paralelo: la estructura general de la información visual, los distintos objetos por separado (hay arena, agua, personas, sombrillas, etc.) y el contexto general a un nivel categórico (por ejemplo: estoy frente a una playa).
- ✓ En un nivel más alto, se compondría un esquema abstracto que integraría todos los elementos analizados.


En paralelo a este proceso una serie de mecanismos predictivos y *top-down* favorece las categorizaciones respectivas. Por ejemplo, la identificación de objetos ayudará a caracterizar la localización de la escena que puede ser un espacio abierto como una playa, o una cocina o un comedor. Al mismo tiempo este establecimiento de contexto (playa) influirá en la detección de objetos (sombrilla y no paraguas) por medio de mecanismos *top-down*. Las regiones a cargo de posibilitar estos mecanismos son el com-

plejo retroesplenial (incluyendo la corteza retroesplenial, y partes del cíngulo posterior y el *precuneus*) el área parahipocampal de lugar y el área occipital de lugar (en el surco occipital transverso).

El esquema finalmente generado para la escena es abstracto (producto de la asociación compleja entre información global y local, espacial y semántica, retinotópica y no retinotópica). Prueba de esto es que la memoria de escenas no es muy rica en detalles y se enfoca principalmente en la estructura. Ciertos elementos típicos de las escenas que habitualmente vemos favorecen su reconocimiento. Por ejemplo, un paisaje marino suele presentar el cielo en la porción superior de la imagen, el mar más abajo y en la parte inferior elementos más variables propios de la costa. Cada una de estas grandes partes tiene sus colores y texturas características. Al enfrentarse a un espacio nuevo se utiliza el conocimiento previamente almacenado para poder interpretar el lugar en el que se está.

- ★ La percepción de escenas no es como una fotografía, sino como un dibujo borroso en el cual se aclaran solo algunas partes a las que se atiende especialmente. Nótese que cuando se quiere apreciar una pintura que representa un paisaje se toma cierta distancia, y aun así la impresión global remite a la estructura general (composición, balance, contraste) y no a cada una de las partes constituyentes de manera simultánea. Algunos teóricos creen que se tiene la ilusión de percibir toda la escena disponible en el campo visual debido a la capacidad instantánea de acceder a la porción de la imagen que nos interesa con un rápido movimiento ocular, sin que se sea siquiera consciente de ello.

Procesamiento visual distinto para la acción y la percepción

Tal como se mencionaba en el apartado *La visión* de este capítulo, la información visual recorre dos caminos anatómicamente diferentes a partir de la corteza extraestriada. Esto ha llevado a la distinción de dos vías corticales de la visión. Una propuesta planteada en 1982 por los investigadores Leslie Ungerleider y Mortimer Mishkin -a partir de estudios realizados sobre lesiones en monos- que luego sería refinada por David Milner y Melvyn Goodale. Para el establecimiento de su propuesta estos últimos se basaron en el trabajo con la paciente DF (v. Recuadro 16-7 ) , quien presentaba un caso grave de agnosia visual. A partir de la ejecución de una serie de pruebas psicológicas con esta paciente, lograron establecer un conjunto de diferencias funcionales que son ampliamente reconocidas hasta el día de hoy. Estas evidencias se complementaron con casos clínicos de sujetos capaces de reconocer objetos, pero no de interactuar manualmente con estos, un trastorno conocido como *ataxia óptica* y que se origina en lesiones en el surco intraparietal y las conexiones parietal-occipitales.

En resumen, la hipótesis de las dos vías de la visión propone que las áreas corticales visuales se organizan funcionalmente en dos flujos de información: uno que parte desde el área V4, que contiene información sobre las propiedades del objeto procesadas en el lóbulo inferior temporal (corriente ventral), y el que diverge a partir de MT/V5, a cargo de la información espacial provista al lóbulo parietal (corriente dorsal).

Milner y Goodale partieron de la propuesta de Ungerleider y Mishkin, quienes distinguían entre una vía del dónde y otra del qué. Sin embargo, sus estudios les llevaron a cuestionar que la diferencia funcional entre las corrientes está en la percepción resultante (espacio frente a objeto). De acuerdo a ellos, la diferencia radicaría en el uso que las personas hacen de la información visual procesada en las dos corrientes. Mientras la corriente ventral proporciona información visual para la percepción, la corriente dorsal brinda la información necesaria para el control de la acción⁴.

Distintas evidencias a partir de casos clínicos, experimentos comportamentales, y estudios de imagenología cerebral dieron lugar a una caracterización funcional más específica. De manera que se entiende que la vía dorsal está orientada al control de la acción guiada por la visión y, por tanto, es sensible a la dinámica temporal de la acción. Su actividad es además sensible a los cambios que se registran en línea, descartando rápidamente (no más de 500 milisegundos) la información disponible. Mientras que la vía ventral está asociada al procesamiento consciente, la vía dorsal se vincula con procesos automáticos.

La información procesada en la vía ventral tiene como cometido el reconocimiento del objeto y, por tanto, procesa información visual refinada principalmente proveniente de la fóvea. Está conectada con la memoria a largo plazo y es sensible a las influencias *top-down*. Otra diferencia importante tiene que ver con la codificación espacial. Mientras la vía ventral mantiene un campo de referencia aloécéntrico, es decir independiente de la ubicación del sujeto, la vía dorsal tiene un rol destacado en la codificación del espacio egocéntrico peripersonal.

- ★ Gracias a la conexión dorsal con la corteza parietal posterior, la información visual acerca de la localización de distintas partes del cuerpo del sujeto (mano, cabeza, brazo) es emparejada con su representación de la ubicación de estas partes del cuerpo en la imagen retiniana. Esta información integrada es a su vez cotejada con distintas áreas sensoriomotoras, permitiendo una codificación del espacio en primera persona. Estudios en monos han revelado la existencia de áreas dorsales a cargo de la representación del espacio circundante del sujeto.

🔗 Evidencias sobre la vía dorsal

- ★ **Tercera vía de la visión.** Distintas evidencias mostraron que la ejecución de acciones dirigidas a objetos está influenciada por la información acerca del «qué» del objeto. Por ejemplo, la paciente DF (véase recurso complementario en la web que acompaña este capítulo) era capaz de manipular objetos de uso doméstico, pero no los tomaba desde el extremo correcto. Por otra parte, distintos estudios de resonancia magnética funcional mostraron la activación de la corteza premotora ante la escucha de palabras relativas a acciones. Estos resultados sugieren un cierto grado de interacción de las vías dorsal y ven-

tral. Por esta razón se ha propuesto una división de la vía dorsal en un camino que conectaría con el lóbulo parietal superior (*vía dorsodorsal*) y otro hacia el lóbulo parietal inferior (*vía dorsoventral*). El primero estaría a cargo del control automático -no consciente- de acciones. El segundo estaría a cargo de la interacción entre información visual-motora (dorsal) y semántica (ventral).



Si has comprendido que existe interacción entre los procesos a cargo de las dos vías corticales de la visión, comprenderás que los componentes dorsales están a cargo de la manipulación de los objetos, pero reciben información semántica procesada por las vías ventrales a partir de las conexiones dorsoventrales.

Percepción para la acción. Vía dorsal

Como se explicaba en apartados anteriores, parte de la información visual es procesada por estructuras dedicadas a la codificación espacial y al control motor. De particular interés son los fenómenos de percepción, influidos por la codificación motora, referidos a la detección de acciones y objetos (por su faceta interactiva). En regiones de la corteza premotora, el área motora suplementaria, la corteza somatosensorial primaria y la corteza inferior parietal funciona una red de áreas con la particularidad de poseer una codificación bimodal. Es decir, no solo se activan ante la presencia de estímulos visuales, sino también ante la ejecución de acciones (dedicación para la que tradicionalmente han sido concebidas). Este particular tipo de actividad les permite conectar estímulos visuales característicos de los programas de acción (objetos, partes del cuerpo) con complejos programas de acción para los que participan multitud de áreas cerebrales.

Neuronas espejo

En los primeros años de 1990 un equipo de neurocientíficos de la Universidad de Parma logró comprobar la existencia de neuronas bimodales en el mono macaco que reaccionaban tanto a la ejecución de una acción motora como a la visión de esa misma acción ejecutada por otro. Estas células halladas en la corteza premotora (área F5), el área motora suplementaria, la corteza somatosensorial primaria y la corteza inferior parietal fueron bautizadas como neuronas espejo (Fig. 16-22).

La existencia de un sistema espejo en el hombre pudo comprobarse más tarde por medio de distintas técnicas de imágenes cerebrales (tomografía por emisión de positrones -PET- y RMf) y registro intracraneal de célula única. Es de destacar que en la parte anterior de surco temporal superior existen neuronas que responden selectivamente a la observación de una amplia gama de movimientos corpóreos realizados por otro individuo. En este caso no se trata de neuronas bimodales como las de F5, sino de células que reaccionan únicamente a estímulos visuales, pero con una sorprendente selectividad para los actos motores. Se podría decir que la información que permite distinguir un gesto de agarre de precisión de uno de fuerza se encuentra en el surco

⁴ Una opinión similar fue propuesta por Marc Jeannerod (1994) quien propuso la distinción entre un «modo semántico» de estímulo (ventral) y un «modo pragmático» (dorsal)

temporal superior, zona que codifica los movimientos realizados por otros individuos.

Neuronas canónicas

Finalmente, otro tipo de células halladas en la región F5 del mono macaco estarían encargadas de codificar qué programas motores son los adecuados para los objetos: son las neuronas canónicas. Éstas integran un circuito que involucra el área anterior intraparietal y la corteza inferior temporal, señalada como conocedor de objetos en base a información tridimensional. La zona inferior temporal proveería la información del objeto a la zona intraparietal, donde se procesarían las posibilidades interactivas (cómo debe manipularse el objeto). Por otra parte, la información manipulativa del objeto es empleada para complementar la información acerca de su identidad gracias a su conexión con áreas ventrales.

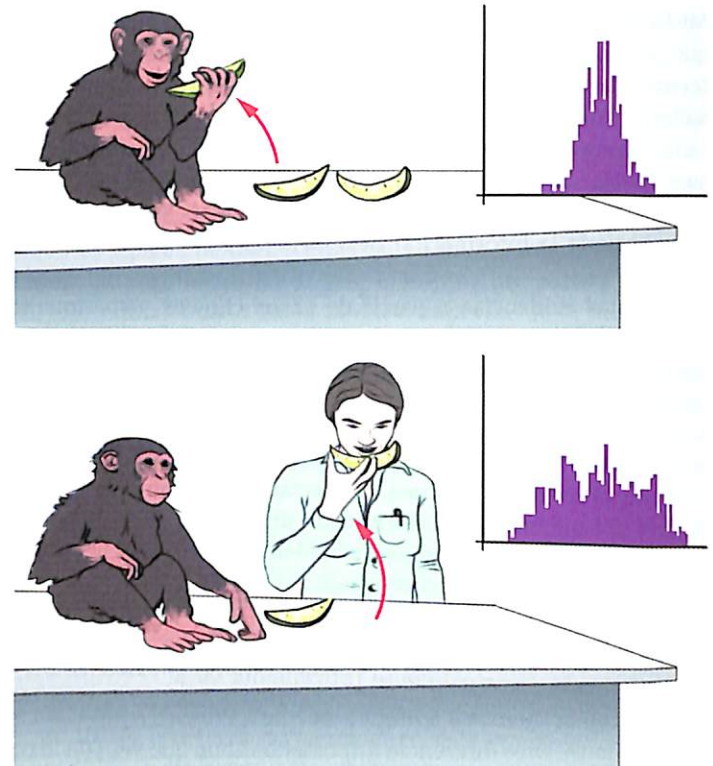


Fig. 16-22 | Neuronas espejo, esquema de funcionalidad. En la imagen de arriba el mono toma un alimento. En la imagen inferior un investigador realiza la misma acción. A la derecha de cada imagen una representación de la actividad neuronal -que demuestra el disparo para ambos casos- registrada por los investigadores de la Universidad de Parma. Adaptado de Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996.



Puntos clave

- ✓ La percepción es un proceso que necesita del procesamiento de información, pero también de interacción con el mundo.
- ✓ La forma en que se percibe el mundo depende tanto de las características de los estímulos, como de las características de nuestros sensores.
- ✓ La transducción es el proceso por el cual los receptores sensoriales transforman la energía propia de los estímulos en señales bioeléctricas.
- ✓ La percepción visual comienza con la luz impactando sobre los sensores altamente especializados de la visión (los fotorreceptores).
- ✓ El procesamiento de la información visual se realiza a lo largo de un sistema con células especializadas en cada una de sus estaciones: retina, nervio óptico, NGL, corteza visual primaria. Es fundamental conocer la estructura y la función de cada una de dichas estaciones para entender el proceso por el cual se percibe un objeto.
- ✓ Además, existen dos grandes vías para el procesamiento visual: la vía ventral y la vía dorsal, que constituyen caminos para el procesamiento de atributos específicos del estímulo visual.
- ✓ El sistema visual, así como otras funciones mentales, está organizado de forma modular.
- ✓ La integración de las propiedades de los estímulos perceptivos se inicia en las áreas visuales del lóbulo occipital, específicamente en las áreas extraestriadas.
- ✓ La percepción del espacio y la profundidad, del movimiento, del color y de la textura, presentan modalidades específicas de procesamiento.
- ✓ La integración de la información visual en un percepto unificado implica un proceso complejo que nuestro sistema cognitivo resuelve en unos pocos cientos de milisegundos.
- ✓ El proceso en cuestión se concibe conformado en varias fases, partiendo de la detección de atributos específicos de los objetos hasta llegar a una representación global que puede ser reconocida.
- ✓ Circuitos neurales específicos están especializados en la percepción de objetos, caras y escenas.
- ✓ Distintos mecanismos tienen a cargo el procesamiento de la visión para la percepción y para la acción respectivamente.

Bibliografía

Artículos

- Bar M, Kassam KS, Ghuman AS, et al. Top-down facilitation of visual recognition. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2006; 103(2): 449-54.
- Blusseau S, Carboni A, Maiche A, Morel JM, Grompone R. Measuring the visual salience of alignments by their non-accidentalness. *Vision Res*. 2015 Sep 14. pii: S0042-6989(15)00283-7.
- Chandrashekar J, Hoon MA, Ryba NJ, Zuker CS. The receptors and cells for mammalian taste. *Nature*. 2006; 444(7117): 288-94.
- Conway BR, Kitaoka A, Yazdanbakhsh A, Pack CC, Livingstone MS. Neural basis for a powerful static motion illusion. *J Neurosci*. 2005; 25(23): 5651-6.
- Conway BR, Tsao DY. Color-tuned neurons are spatially clustered according to color preference within alert macaque posterior inferior temporal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2009;106(42): 18034-9.
- Hess EH. Attitude and pupil size. *Sci Am*. 1965; 212: 46-54.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *J Neurophysiol*. 1965; 28: 229-89.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol*. 1962;160(1):106-54.
- Jeannerod M. The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Sci*. 1994; 17(2): 187-245.
- Kastner S, Schneider KA, Wunderlich K. Beyond a relay nucleus: neuroimaging views on the human LGN. *Prog Brain Res*. 2006; 155: 125-43.
- Lubow RE, Fein O. Pupillary size in response to a visual guilty knowledge test: new technique for the detection of deception. *J Exp Psychol Appl*. 1996; 2(2): 164-77.
- Marr D, Nishihara HK. Representation and recognition of the spatial organization of three-dimensional shapes. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 1978; 200(1140): 269-94.
- Mishkin M, Ungerleider LG. Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav Brain Res*. 1982; 6(1): 57-77.
- O'Regan JK, Noë A. A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *Behav Brain Sci*. 2001; 24(5): 939-73.
- Quiroga R, Reddy L, Kreiman G, Koch C, Fried I. Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature*. 2005; 435(7045): 1102-7.
- Wertheimer M. Über das Denken der Naturvölker I, Zahlen und Gebilde. *Z Psychol*. 1912; 60: 321-78.
- Zihl J, Von Cramon D, Mai N. Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*. 1983; 106(2): 313-40.
- Chaudhari N, Roper SD. Review series: The cell biology of taste. *J Cell Biol*. 2010;190(3): 285-96.
- Craig AD, Craig AD. How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nat Rev Neurosci*. 2002; 3(8): 655-66.
- Crick F, Koch C. Towards a neurobiological theory of consciousness. *Semin Neurosci*. 1990; 2: 263-75.
- Goodale MA, Milner AD. Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci*. 1992; 15(1): 20-5.
- Nakayama K. Biological image motion processing: a review. *Vision Res*. 1985; 25(5): 625-60.
- Rizzolatti G, Sinigaglia C. The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. *Nat Rev Neurosci*. 2010; 11(4): 264-74.
- Schall JD. From sensory evidence to a motor command. *Curr Biol*. 2000; 10(11): R404-6.
- Tanaka JW, Farah MJ. Parts and wholes in face recognition. *Q J Exp Psychol A*. 1993; 46(2): 225-45.
- Treisman A, Gelade J. A feature-integration theory of attention. *Cogn Psychol*. 1980; 12(1): 97-136.

Libros

- Brodal A. Neurological anatomy in relation to clinical medicine. New York: Oxford University Press; 1981.
- Crick F. La búsqueda científica del alma. 5ª ed. Madrid: Debate; 2003.
- Duus P. Topical Diagnosis in Neurology: Anatomy, Physiology, Signs, Symphoms. Thieme Georg Verlag; 1998.
- Howe CQ, Purves D. Perceiving geometry: Geometrical illusions explained in terms of natural scene statistics. New York: Springer; 2005.
- Kolb Q, Whishaw IQ. Neuropsicología Humana. 5ª ed. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2006
- Milner AD, Goodale MA. The visual brain in action. Oxford: Oxford University Press; 1995.
- Orban GA. Neuronal operations in the visual cortex. Berlin: Springer; 1984.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, et al. Neuroscience. 3rd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates; 2018.
- Rock I. La percepción. Barcelona: Labor; 1985.
- Shepherd GM. New perspectives on olfactory processing and human smell. En: Menini A (ed.). The neurobiology of olfaction. Boca Raton, FL: CRC Press; 2010.
- Squire L, Darwin B, Bloom F, Du Lac S, Ghosh A, Spitzer N. Fundamental Neuroscience. Canada: Elsevier; 2008.
- Ungerleider LG, Mishkin M. Two cortical visual systems. En: Ingle DJ, Goodale MA, Masfield RJ (eds.). Analysis of visual behavior. Cambridge (MA): The MIT Press; 1982. p. 549-86.
- Weiskrantz L. Blindsight: A case study and implications. Oxford: Clarendon Press; 1986.

Revisiones

- Biderman I. Recognition-by-components: A theory of human image understanding. *Psychol Rev*. 1987; 94(2): 115-47.