

DEPARTAMENTO DE INFORMATICA Y SISTEMAS

Facultad de Informática, Escuela Universitaria de Informática
UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
E-35016, LAS PALMAS, GRAN CANARIA, ISLAS CANARIAS

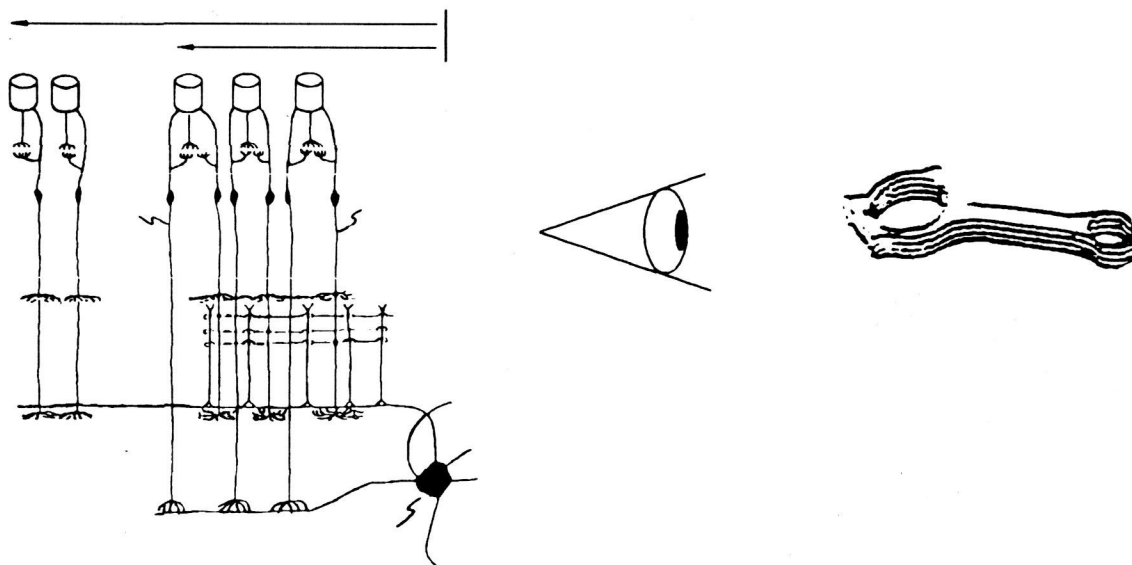
MEMORANDA

MEMORANDUM N°. 90-3

FECHA: 3 de Mayo de 1990.

TITULO: Introducción a la estructura y funciones del camino visual.

POR: Roberto Moreno-Díaz Jr.
Facultad de Informática
Universidad de Las Palmas de G.C.



Comité Editorial de los Memoranda:

atana, F. Martín, E. Rubio, J. Méndez, A. Falcón,
z, M. Hernández, M. González.

BIG
681.3
MOR
mem



Facultad de Informática, Escuela Universitaria de Informática
UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
E-35016, LAS PALMAS, GRAN CANARIA, ISLAS CANARIAS



MEMORANDA

MEMORANDUM N°. 90-3

FECHA: 3 de Mayo de 1990.

TITULO: Introducción a la estructura y funciones del camino visual.

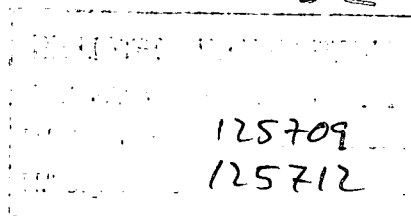
POR: Roberto Moreno-Díaz Jr.
Facultad de Informática
Universidad de Las Palmas de G.C.

Comité Editorial de los Memoranda:

R. Moreno-Díaz, O. Santana, F. Martín, E. Rubio, J. Méndez, A. Falcón,
S. Candela, J.A. Muñoz, M. Hernández, M. González.

S-2

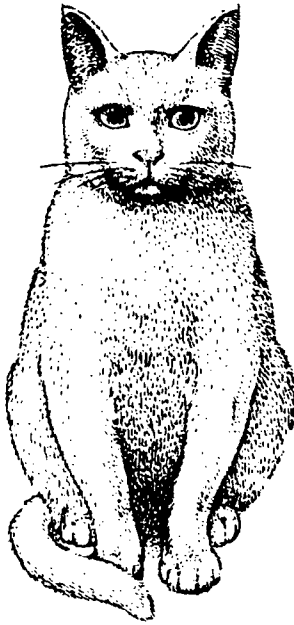
Editor: J.A. Muñoz.



DEPARTAMENTO DE INFORMATICA Y SISTEMAS

SEMINARIO

TITULO: "Introducción a la estructura y funciones del camino visual".



Expositor: Roberto Moreno-Díaz Jr.

Fecha: 29 y 30 de Enero.

Hora: 18'00.

Lugar: Aula 6ª Planta del C.U.L.P.

Campos receptivos: representación neuronal de los atributos espaciales y de intensidad de la imagen visual.

I.- Introducción: El recorrido visual.

Hubel y Wiesel localizaron los recorridos visuales de los cerebros de distintos gatos, comenzando por las neuronas de la retina, siguiendo sus conexiones hasta la parte de atrás de la cabeza, pasando a través del cuerpo lateral geniculado hasta terminar en la corteza visual, situada en la parte posterior del cerebro.

Las neuronas de la retina son, en primer lugar, sensores de contraste, tal es la forma en que actúan. Cada una de estas neuronas se puede excitar unas 1000 veces por segundo. Cuando su porción de retina (campo receptivo) es alcanzada por la luz puede excitarse más o menos rápidamente, o no excitarse en absoluto. Pero esto será así solamente en el caso de que la parte circundante de la retina esté menos iluminada. Hay dos tipos de neuronas: de "centro-on" y de "centro-off". Las neuronas de "centro-on" son aquellas cuya frecuencia de excitación se incrementa siempre que, en su campo receptivo, el centro esté iluminado pero las inmediaciones a oscuras; las de "centro-off" son aquellas que se excitan más rápidamente cuando el centro es más oscuro que los contornos. Si un patrón de los que rigen las de "centro-on" se presenta a una de "centro-off", ésta reducirá su frecuencia de excitación. Ambos tipos de neuronas no experimentarán alteración alguna frente a una iluminación uniforme: continuarán excitándose a velocidad normal.

Desde la retina, las señales procedentes de estas neuronas se dirigen a través del nervio óptico al cuerpo lateral geniculado (CLG), ubicado aproximadamente hacia la mitad del cerebro. Allí es posible encontrar una proyección directa de la superficie retinal, ya que hay neuronas del CLG que son puestas en acción únicamente por estímulos específicos de áreas específicas de la retina. La imagen retinal es codificada de una manera directa por los patrones de excitación de las neuronas del CLG, en donde las neuronas no están dispuestas en una superficie bidimensional, sino en un bloque de tres dimensiones organizado por capas.

Desde el CLG las señales se dirigen hacia la corteza visual. Las células de la corteza han sido divididas tradicionalmente en tres grupos: simples, complejas e hipercomplejas. Las células simples actúan de forma muy parecida a las retinales:

responden a puntos luminosos u. oscuros, contrastados por sus respectivos contornos, en regiones particulares de la retina. Las células complejas son generalmente alimentadas por un centenar o más de otras células y detectan las franjas de luz o de oscuridad orientadas en ángulos específicos de la retina. Las células hipercomplejas responden más selectivamente: esquinas y franjas que se mueven en direcciones específicas.



II.- El análisis de la imagen retinal.

La función de cualquier sistema visual es proporcionar información sobre el mundo tridimensional que rodea al ser vivo. La señal visual que se presenta al sistema nervioso es un patrón bidimensional de luz en la retina (o, más correctamente, dos patrones ligeramente diferentes en las dos retinas). El arreglo espacial de los elementos de la imagen retinal está determinado directamente por la figura y orientación de los objetos en el exterior y su relación geométrica con el ojo pero la iluminación y la distribución de longitudes de onda de la luz que incide en la retina depende no solamente de las características superficiales de los objetos difusamente iluminados alrededor sino de la posición relativa, intensidad y características espectrales de la fuente de luz.

La imagen retinal es muestreada por un denso mosaico de fotorreceptores que proveen la señal que el sistema nervioso procesará para dar una reconstrucción inferencial del mundo exterior (o algún resultado equivalente). En 1866 Schultze describió dos tipos de células receptoras: conos y bastones, estando los primeros relacionados con la visión del color y los segundos con la detección de grises. La luz es "capturada" por la rodopsina que contienen. Los bastones son células de forma cilíndrica que presentan su sección circular al flujo luminoso (ver Fig. 1). A pesar de la naturaleza discreta tanto de los fotones como de las células visuales, el mundo aparece continuo. Por supuesto, la percepción de una discontinuidad implica la existencia de huecos o cambios. La resolución en la imagen queda limitada por dos factores: el espacio entre receptores y la difracción (ésta última es una limitación que se presenta en todo sistema óptico debida a la naturaleza ondulatoria de la luz. Ver, por ejemplo, "Principles of Optics", de Max Born, Pergamon Press, 1987). Como muestra Leibovic (Leibovic, K.N., 1989) el espaciamiento de los fotorreceptores coincide con los límites ópticos de la resolución.

Esta tarea de proceso de la señal visual, su codificación y posterior uso es algo que no se entiende por completo hoy en día y que aún no se puede simular. Sin embargo, podemos imaginar que el proceso ocurra en varios pasos sucesivos, pudiendo estar los primeros pasos retinales relacionados con la transformación de la señal en términos de luminancia en otra más cercana a la variación de las reflectividades superficiales de los objetos en el exterior, menos dependiente de la intensidad y otras características de la fuente de luz.

En la retina, así como en el cerebelo, hay cinco tipos de neuronas, una de las cuales provee la salida del sistema. Estos cinco tipos están organizados en tres capas de células separadas por dos capas plexiformes en las que tienen lugar las interacciones sinápticas (Fig. 2). En la capa más externa se encuentran, como hemos visto, los fotorreceptores. En la capa celular intermedia están las células horizontales, las bipolares y las amacrinas. El nivel más interno contiene las células ganglionares, cuyos axones constituyen el nervio óptico.

III.- Células ganglionares.

El primer estudio del área de la superficie retinal que puede ser estimulada para producir una respuesta en una célula ganglionar fue realizado por Kuffler en 1953, que usó un microelectrodo intraocular para registrar los potenciales de los cuerpos celulares de la retina del gato. Usando un pequeño punto de luz que podía proyectar en diversas zonas de la retina, Kuffler mostró que cada ganglionar era más sensible a estimulación en puntos cercanos a su cuerpo celular. Sin embargo, la respuesta de la célula podía ser de dos tipos. Algunas células respondían incrementando su frecuencia de descargas cuando el pequeño punto luminoso se encendía (dando respuestas "de encendido") mientras otras eran activadas cuando el punto, después de haber estado encendido cierto tiempo, era apagado (dando respuestas "de apagado"). Por tanto, Kuffler concluyó que existían dos tipos de células ganglionares: "centros de encendido" y "centros de apagado" (Fig.3).

Aunque cada ganglionar se excitaba cuando la luz incidía en la retina cerca de ella, también se le podía influenciar por luz que cayese dentro de una región aproximadamente circular alrededor de la posición del óptico. Esta región es el "campo receptivo" de la célula. Kuffler encontró también que la respuesta de una ganglionar a estímulos en la periferia de su campo receptivo era la opuesta que la

causada tras estimular el centro del campo. Aparentemente, el hecho de presentar un estímulo a cada región reducía la respuesta de estímulo de la otra.

Los campos receptivos de las ganglionares de la retina del mono parecen estar organizados de forma parecida a los del gato. Sin embargo, los campos receptivos en el mono son más pequeños que los del gato y las células presentan, además, cierto comportamiento relacionado con la especificidad de la longitud de onda.

Tipos de células ganglionares.

Desde que Kuffler clasificó las células ganglionares de la retina del gato en los dos tipos descritos, se ha hecho evidente que existen otras diferencias importantes mostradas por las células con campo receptivo organizado concéntricamente así como otros tipos de células. Enroth-Cugell y Robson mostraron en 1966 que las células de campo receptivo concéntrico se podían dividir en dos grupos basándose en la extensión sobre la cual realizaban una suma espacial de su campo receptivo. Más tarde, los trabajos de Cleland, Dubin y Levick en 1971 mostraron que las células-X, que presentaban un comportamiento más lineal, diferían de las células-Y por dar respuestas más sostenidas, menos transitorias, a cambios graduales en la luminancia de un estímulo puntual en el centro de su campo receptivo.

Las células-X son el tipo predominante en la parte central de la retina; sus axones se proyectan principalmente al CLG, aunque algunos terminan en la parte media del cerebro. Por otra parte, las células-Y mandan dos ramas de axones, una al CLG y otra al colículo superior (Fig. 4). Los campos receptivos de las células-Y son mayores que los de las X y sus cuerpos celulares y axones son de mayor diámetro. Debido a ello, la actividad de las células-Y es más fácil de registrar que la de las X, con lo que los estudios que incluyen experimentos sobre el nervio óptico tienden a revelar el comportamiento de las células-Y. Por otro lado, los registros intraoculares realizados directamente sobre los cuerpos celulares de ganglionares en la retina describen, presumiblemente, el comportamiento de las células-X. Es interesante hacer notar que aunque los axones de las células-Y conducen más rápidamente, la latencia de sus respuestas es mucho mayor que las de las señales procedentes de las células-X y que casi con toda seguridad alcanzan primero el cortex.

Medidas directas en la retina hechas con microelectrodos muy precisos, revelan la existencia de un tercer tipo de células ganglionares cuyos axones conducen muy lentamente y que probablemente tienen cuerpos celulares pequeños. Estas células, denominadas células-W por Stone en 1973, parecen mostrar diferentes comportamientos. Entre ellas existen células que responden específicamente a objetos móviles con cierta preferencia direccional (comportamiento también presentado en las primeras células estudiadas de la retina del conejo). Todas ellas parecen proyectar sus axones directamente al colículo superior y no al CLG.

Las células ganglionares de la retina del mono han sido también divididas en dos clases, "tónicas" y "fásicas", basándose en la respuesta a estímulos prolongados. Aunque Gouras, quien hizo este estudio en 1969, estaba interesado principalmente en la diferencia entre estas células en términos de los diferentes mecanismos de los conos a la hora de determinar su comportamiento, mostró que las células tónicas tenían axones más pequeños que las fásicas y que estaban más concentradas en la región foveal de la retina. Es muy probable que la semejanza entre estas células en la retina del mono y las células X e Y de la del gato se extienda también a la capacidad de las tónicas y las células-X de sumar linealmente sobre las entradas de su campo receptivo.

IV.- Actividad mantenida de las células. Señalización de iluminación.

Las células ganglionares de la retina son relativamente insensibles a cambios en la luz que incide uniformemente sobre su campo receptivo. Sin embargo, si la iluminación varía en un intervalo suficientemente amplio se puede hacer cambiar la frecuencia de "disparo". Este efecto se ha observado tanto en gatos como en monos con resultados similares. Las células de centro-on, que disparan con baja frecuencia espontáneamente incluso en la oscuridad, incrementan su frecuencia de descarga cuando la iluminación de la retina sube hasta niveles fotópicos (con mucha iluminación, predomina la acción de los conos y la visión se denomina "fotópica"; en cambio, cuando la retina está adaptada a la oscuridad, el nivel de iluminación es bajo y actúan los bastones, las condiciones se llaman "escotópicas"). Por otro lado, las células de centro-off son más activas en la oscuridad y su frecuencia de disparo decrece progresivamente cuando aumenta la iluminación uniforme de su campo receptivo. Estos cambios son relativamente

insignificantes cuando los comparamos con los producidos por otros estímulos o contrastes.

Significado de la frecuencia constante de descarga.

La existencia de una descarga continua de las ganglionares de la retina señala, casi con toda seguridad, las pequeñas diferencias de iluminación entre el centro y la periferia del campo receptivo. La descarga de cada célula es siempre algo irregular, con lo que podemos pensar que inevitablemente existe un cierto nivel de ruido intrínseco a la transmisión de señales nerviosas. Esto hace imposible que las células nerviosas estén absolutamente inactivas en ausencia de estímulos sin sacrificar la habilidad de transmitir información sobre estímulos débiles, esto es, sin mostrar una cierta no linealidad en el umbral. Sin embargo, la gran mayoría de las células ganglionares de la retina y muchas de las células nerviosas en los niveles más bajos del recorrido visual parecen exhibir descargas continuas y, por lo tanto, no muestran necesariamente un comportamiento umbral.

Debido a que el centro del campo receptivo de una célula ganglionar puede estar más o menos fuertemente iluminado que su periferia, sería deseable para la célula poder señalar tanto los contrastes positivos como los negativos. Esto se puede hacer porque la frecuencia de sus descargas se puede aumentar o disminuir respecto al nivel mantenido en ausencia de estímulo; claramente, no sería posible una disminución de la frecuencia si inicialmente no hubiesen descargas. De hecho, no se tiene certeza de que un decremento en la frecuencia sea siempre una señal fisiológicamente significativa para el sistema visual, ya que por cada célula cuya frecuencia de descarga es disminuida por un estímulo, existe probablemente otra célula cuya actividad es incrementada.

V.- Aspectos cuantitativos del comportamiento de las células ganglionares.

Aunque ha habido gran número de investigaciones sobre la relación estímulo-respuesta de las células ganglionares de la retina del gato usando como estímulo un punto luminoso o un disco de luz localizado en el centro del campo receptivo, la mayoría se ha concentrado en el estudio de la relación aproximadamente logarítmica entre la magnitud de la respuesta y la luminancia del estímulo

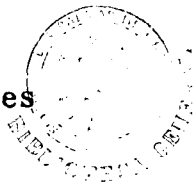
(cuando la respuesta es larga). Pero si el estímulo es lo suficientemente débil como para que la respuesta no exceda una cuarta parte del máximo posible, se encuentra que la respuesta es proporcional a la luminancia del estímulo.

Tamaño de los campos receptivos de las ganglionares.

Los tamaños de los campos receptivos de las células ganglionares se han medido en bastantes experimentos usando diferentes métodos. El método más simple es recorrer el campo receptivo con un pequeño punto luminoso proyectado en una pantalla a cierta distancia del ojo. El experimentador atiende a la descarga de la célula a través de un amplificador cuando el punto luminoso se proyecta en un punto u otro de la pantalla. Cuando el punto está en el campo receptivo de la célula el experimentador oye un cambio en la frecuencia de descarga según la luz se encienda o apague. Se puede localizar el punto medio del campo receptivo como el punto en el que la respuesta es mayor y el área central del campo receptivo como la zona en la que se obtienen respuestas parecidas (aunque quizás débiles). Las características de la respuesta de la periferia (opuestas a las del centro) se pueden escuchar si el punto de test está a cierta distancia del medio del campo receptivo.

Una aproximación alternativa para determinar el tamaño de un campo receptivo es medir la sensibilidad de la célula a un disco iluminado en función del diámetro del disco. Según se aumenta el tamaño del disco hasta llenar el centro del campo receptivo más completamente, la sensibilidad de la célula se incrementa y se produce una respuesta detectable debida a estímulos de baja luminancia. Sin embargo, cuando el diámetro del disco crece lo suficiente como para cubrir parte de la zona periférica del campo receptivo, la sensibilidad de la célula empieza a caer. Eventualmente, cuando el disco cubre por completo el campo receptivo, la célula puede no mostrar respuesta alguna a cambios en el estímulo. El diámetro del disco que produce la mayor sensibilidad se puede tomar como medida del diámetro del centro del campo receptivo, aunque se ha de tener en cuenta que el mecanismo neuronal subyacente responsable de la respuesta de tipo "centro" de la ganglionar probablemente responda en alguna medida a estímulos que caen fuera de esta área. A su vez, los estímulos que caen dentro de la zona central del campo receptivo probablemente influyen en el mecanismo de la periferia en alguna manera. Debido a la variedad de métodos utilizados en la medida de los tamaños de campos receptivos, no es extraño encontrar una

considerable diversidad en los resultados reportados por diferentes experimentadores.



Casi desde el principio se comprobò que las retinas del gato y del mono cuentan con un amplio abanico de diàmetros centrales. Esto se explica en parte por ser màs grandes los campos receptivos de la retina perifèrica que los de la regiòn foveal. Pero tambièn ha resultado claro que casi en cualquier zona de la retina existen cèlulas con campos receptivos de diferente tamaño. La interpretaciòn de estos hallazgos es difícil debido a la inhomogeneidad de la poblaciòn de ganglionares: diferentes tipos de ganglionares coexistiendo en todas las regiones de la retina. Los campos receptivos de las diferentes cèlulas varían no sòlo en su tamaño sino tambièn en la forma en que el tamaño varía con la excentricidad retinal. En el gato, los campos receptivos tanto de las cèlulas-X como de las Y son pequeños en el "area centralis" y se van incrementando progresivamente hacia la periferia de la retina. Sin embargo, aunque en el area centralis los campos receptivos de las cèlulas-X son considerablemente màs pequeños que los de las Y, esta diferencia no es tan acusada en la retina perifèrica.

Se conoce muy poco sobre los tamaños de los campos receptivos de las ganglionares del mono, aunque en general parece ser similar a lo descrito, aparte del menor diàmetro de los mismos. Estudios de la histología de las ganglionares cercanas a la fòvea revelan tres grupos de cèlulas con diferentes expansiones dendríticas.

El "array" de ganglionares.

Debido a que las ganglionares responden màs pobremente a estímulos que sean mucho mayores o mucho màs pequeños que el diàmetro del centro de su campo receptivo, un mosaico de cèlulas cuyos campos receptivos tengan todos el mismo tamaño serìa incapaz de transmitir informaciòn tanto de detalles muy finos como de detalles toscos en la imagen retinal. Por ello, es necesario que la imagen retinal sea muestreada por un mosaico de cèlulas de diferentes tamaños si se quiere tener la màxima informaciòn posible lista para el uso de niveles màs altos del sistema visual.

Pero la capacidad de un "array" homogèneo de cèlulas ganglionares para transmitir informaciòn sobre detalles finos de la imagen no està sòlo limitada por el tamaño de los campos receptivos de las cèlulas sino tambièn por el

espaciamiento de las células en el mosaico. Es imposible ser precisos a la hora de establecer una relación clara entre el tamaño del campo y el espaciamiento sin hacer previamente ciertas suposiciones dudosas.

En 1973, Fischer puso de manifiesto que en general, la densidad de ganglionares en cada región de la retina del gato estaba inversamente relacionada con la media de las áreas de los centros de los campos receptivos en esa región. Esto implica que la relación entre el tamaño del campo receptivo y el espaciamiento es constante, incluso habiendo una amplia variación de tamaños de campos receptivos en diferentes zonas de la retina. Desgraciadamente, Fischer no tuvo en cuenta la existencia de diferentes tipos de células ganglionares con campos receptivos de diferentes tamaños y por lo tanto sus cálculos no nos dan una visión muy detallada de ninguno de los mosaicos de células que coexisten. Sin embargo, sí se puede usar la información para estimar la separación entre ganglionares de un mismo tipo.

Consideremos, por ejemplo, las células-X contenidas en el área centralis de la retina del gato. Estas células representan alrededor de los dos tercios de todas las ganglionares del centro del área centralis y por lo tanto, siendo la densidad total de células de esta región aproximadamente 6000 por mm^2 , se puede estimar la densidad de células-X en 4000 por mm^2 . Si tenemos en cuenta que es apropiado considerar separadamente las células de centro-on y las de centro-off y que su número es igual, tenemos una densidad celular de 2000 por mm^2 . Si las células están distribuidas en un retículo hexagonal entonces podemos calcular fácilmente que están separadas por unas 24 micras, equivalente a unos 0.11 grados de ángulo visual. Los centros de los campos receptivos de las células-X en el medio del área centralis probablemente no son más grandes que 0.3 grados de diámetro por lo que los diámetros de los centros de estas células parecen ser tres veces mayores que la distancia entre células adyacentes. Cálculos similares sugieren que la separación entre células-X e Y llevan la misma relación con el diámetro del centro de su campo receptivo en toda la retina. Parece, por lo tanto, que la imagen retinal está suficientemente muestreada por el mosaico de ganglionares para poder transmitir la información de que disponen las células individuales a niveles más altos. Sin embargo, la densidad espacial de muestreo parece no ir mucho más allá que el mínimo requerido para conseguir esto.

VI.- El Cuerpo Lateral Geniculado (CLG).

Se ha mostrado que cada célula del CLG del gato recibe su principal entrada excitadora de sólo una (o al menos de un número muy pequeño de) célula(s) ganglionar(es) de un grupo de células ganglionares cuyos campos receptivos están muy juntos. Así, no es extraño que las células del CLG se comporten de forma parecida a las células retinales ganglionares y, aunque su respuesta sea más transitoria, puedan ser clasificadas en los mismos tipos X e Y (sostenido y transitorio). En el mono las células del CLG responden a los estímulos visuales de la misma forma que las ganglionares de la retina, y todavía no está claro cuáles de las diferencias de comportamiento que se han descrito tienen significación funcional.

Al igual que las ganglionares de la retina, las células del CLG muestran una descarga mantenida en ausencia de estímulos específicos, aunque esta descarga es generalmente más irregular y de más baja frecuencia que la de las células retinales. Esta frecuencia es incluso menos dependiente del nivel de iluminación. Se ha sugerido que estas diferencias podrían ser resultado de la convergencia en las células del CLG de influencias inhibitorias provenientes de un anillo de células retinales ganglionares rodeando un grupo central excitador. Es decir, de algún tipo de procesamiento centro-periferia.

Dado que el comportamiento de las células del CLG en animales experimentales es tan similar al de las células retinales ganglionares, a menudo se ha sugerido que la función del CLG no es tanto transformar de forma rutinaria las señales visuales que se dirigen al cortex sino permitir que sean modificadas por influencias no visuales. Sin embargo, no se han encontrado evidencias experimentales que apoyen algún efecto fisiológico de este tipo. En concreto, sugerencias de que la transmisión a través del CLG sea permitida por el sistema motor del ojo (para permitir diferenciar las señales producidas por los movimientos oculares de las producidas por el movimiento de los objetos) no parecen ser consistentes con la observación de que sólo unas pocas neuronas en el CLG del mono están influenciadas por los movimientos oculares.

Las células en el CLG están dispuestas en capas alimentadas por fibras de cada ojo alternativamente de forma que existe una posibilidad de interacción binocular, y se creyó que las células eran influenciadas por estimular sólo un ojo.

Sin embargo, se ha encontrado que en el gato, el hecho de estimular el otro ojo puede suprimir parcialmente la actividad de muchas células del CLG, aunque unas pocas puedan, a su vez, ser excitadas. En cualquier caso, la posición retinal del campo receptivo del ojo no dominante es muy parecida a la del ojo dominante. No se conoce qué obtiene esta disposición binocular en los primates, ni cual puede ser su utilidad funcional.

VII.- La Corteza Visual.

El principal destino de las fibras del CLG, en el mono, es el cortex estriado; la salida desde éste, aparte de las conexiones interhemisféricas, es ampliamente distribuida por las regiones prestriadas. En el gato, las fibras que provienen del CLG se proyectan no sólo al cortex estriado sino también a las regiones prestriadas.

En todos los niveles corticales, la actividad de células individuales permanece relacionada con el patrón visual que cae en una región de la retina, a pesar de que los campos receptivos de las neuronas corticales, especialmente aquellas de las regiones prestriadas más remotas, pueden ser mucho mayores y mucho menos fácilmente delimitados que los de las neuronas retinales o del CLG.

Todas las células en el cortex estriado y en el prestriado pueden, con toda probabilidad, ser visualmente estimuladas cuando se encuentra un estímulo adecuado. Sin embargo, se ha encontrado que muchas de las células en el cortex estriado del gato pueden responder también a estímulos auditivos, siendo el más efectivo aquel que se encuentre en la misma dirección que el campo receptivo visual de la célula cortical.

Se ha visto, también, que las neuronas del cortex estriado de monos bajo anestesia responden a patrones visuales casi de la misma forma que las neuronas del mucho más estudiado cortex del gato, asimismo anestesiado. Los estudios, técnicamente más difíciles, de las neuronas del cortex visual en gatos y monos despiertos sugieren que la anestesia no tiene un efecto específico en su funcionamiento, aunque puede reducir la frecuencia mantenida de descarga en ausencia de estímulos así como la respuesta a estímulos concretos. Como se esperaba, el cortex estriado del mono difiere del cortex del gato en tener una gran

~~proporciòn de cèlulas sensibles al color que incluso responden muy poco (o nada) a~~
patrones en blanco y negro.

En el cortex estriado del mono, sòlo una muy pequeña proporciòn de neuronas de las cuales se ha obtenido un registro con microelectrodos, presentan sus campos receptivos organizados circularmente (característica de la retina y el CLG). Estas unidades responden igualmente bien a líneas y franjas de cualquier orientaciòn al ser movidas a lo largo del campo receptivo. Es màs, al contrario de la mayoría de las cèlulas corticales, estas unidades circulares sòlo responden a estìmulos presentados en uno de los ojos (y todavìa se cuestiona si muchas de estas respuestas no estàn de hecho tomadas de terminales de fibras del CLG).

Como contraste, la mayoría de las neuronas en el cortex visual muestran un comportamiento diferenciado caracterizado por la forma en que responden a una línea, franja o borde, comportamiento que depende en gran medida de la orientaciòn. Hubel y Wiesel (en 1968) dividieron las cèlulas del cortex en tres grupos, tanto para el mono como para el gato: simples, complejas e hipercomplejas.

Cèlulas Simples.

De los diferentes tipos de neuronas corticales con "orientaciòn específica" (o con especificidad de orientaciòn), las llamadas "cèlulas simples" son parecidas a las cèlulas del CLG en que tienen campos receptivos con regiones excitatorias e inhibitorias. Sin embargo, en vez de estar organizadas concèntricamente, estas regiones antagonistas forman franjas paralelas que pueden ser varias veces màs largas que anchas. Los campos receptivos de las cèlulas simples tienen una o màs àreas excitatorias flanqueadas por àreas inhibitorias, aunque la existencia y extensiòn de estas àreas inhibitorias no siempre pueda ser determinada simplemente examinando las respuestas a estìmulos aislados. Esto se debe tanto a que las respuestas "en off" pueden ser débiles (o incluso ausentes) y porque la baja frecuencia e irregularidad de la descarga mantenida puede hacer difícil el apreciar el efecto directo que un estìmulos inhibitorio pueda tener. Incluso cuando no se pueden localizar fàcilmente estas regiones inhibitorias, la presencia de influencias fuertemente inhibitorias usualmente se puede inferir de la debilidad de la respuesta a cambios en la iluminaciòn de todo el campo receptivo.

En sus primeras investigaciones, Hubel y Wiesel encontraron que barras y bordes en movimiento eran estímulos muy convenientes para el estudio del comportamiento de las células corticales, y que eran más efectivos cuando estaban orientados paralelamente al eje más largo del campo receptivo. Parecía que era posible predecir en detalle cómo respondería una célula a un objeto móvil teniendo en cuenta el curso del tiempo de las respuestas a estímulos presentados en diferentes posiciones en el campo receptivo así como variaciones en la sensibilidad. Sin embargo, los intentos de obtener información suficientemente detallada sobre el comportamiento de las células corticales para hacer posibles predicciones cuantitativas, han enfatizado no sólo las dificultades para obtener datos suficientes sobre células aisladas sino también la complejidad de procesos subyacentes que han de ser tenidos en cuenta.

Células Complejas.

La mayoría de las células en el cortex estriado del mono o no responden (de manera evidente) a estímulos estacionarios incluso si son parpadeantes, o dan ambas respuestas ("on" y "off") a tales estímulos cuando se presentan en el campo receptivo. Sin embargo, estas células responden bien a barras o contornos móviles si están correctamente orientados, aunque, al menos en los gatos, requieren normalmente un estímulo mucho más rápido para dar respuesta clara que las células simples. Muchas de estas células presentan una especificidad de orientación, es decir, que su respuesta a un estímulo bien orientado que se mueve en cierta dirección puede ser mucho mayor que la respuesta al mismo estímulo moviéndose en dirección contraria; en efecto, el movimiento opuesto a la dirección preferida puede producir una ausencia de respuesta e incluso inhibir la descarga mantenida. La especificidad de dirección normalmente permanece sin cambio si el contraste del estímulo se invierte y también se puede evidenciar en células que responden bien a puntos de luz (Fig. 5).

Células Hipercomplejas.

Para la mayoría de las células corticales, la magnitud de la respuesta producida por barras o bordes móviles crece cuando se incrementa la longitud del estímulo por encima de cierto valor límite. Si la longitud se incrementa aún más las respuestas de las células simples y las complejas no tienen más cambios. Sin embargo, existen algunas células cuya respuesta se reduce o suprime cuando el

estímulo llega a ser demasiado largo. Estas células fueron denominadas "hipercomplejas".

Organización jerárquica.

Comunmente se supone que los diferentes tipos de células representan sucesivas etapas jerarquizadas en el proceso de las señales visuales. Sin embargo, hay muy poca evidencia para esta interpretación y parece que los diferentes tipos están en caminos separados de la señal. Stone enfatiza en la necesidad de tener en cuenta la organización paralela de la entrada cortical, particularmente con respecto a los tipos de ganglionares X e Y, las cuales probablemente proyectan con mayor o menor independencia via el CLG a las células simples y complejas del cortex estriado en el gato.

VIII.- Especificidad de orientación en el Cortex visual.

Las células del cortex estriado responden principalmente a estímulos como líneas o bordes que presentan una determinada orientación. Aunque se pueden encontrar células con todo tipo de orientaciones, no parecen estar dispuestas al azar. A menudo parece que estas células están organizadas en columnas u hojas que se extienden por todo el grosor del cortex perpendicularmente a la superficie. Las células en cada columna u hoja presentan la misma orientación óptima, cambiando ésta progresivamente en pasos pequeños pero regulares de columna a columna. Se ha sugerido que las células corticales pueden mostrar cierta discriminación, en base a su respuesta (o a falta de ella), a movimientos en ambas direcciones así como su respuesta relativa a estímulos diferentes (franjas o bordes) y su especificidad al color.

Se han hecho algunas sugerencias de que la orientación óptima de las células corticales no es fija (con respecto a la retina) y que puede cambiar tanto espontáneamente como de una manera compensatoria en respuesta a la rotación del animal alrededor de su eje visual. Se ha sugerido asimismo que el grado de especificidad en la orientación puede cambiar espontáneamente durante el transcurso de un experimento. Por supuesto, es ampliamente aceptado que la respuesta general de las células corticales puede variar dependiendo del nivel de anestesia a que se vea sometido el animal y por lo tanto es desafortunado que



investigaciones cuantitativas de las características de las células corticales raramente hayan empleado métodos de medida que tiendan a minimizar los efectos confusos de estos cambios no específicos de la sensibilidad.

IX.- Interacciones binoculares y estereopsis.

Muchas de las neuronas corticales que muestran especificidad de orientación tienen conexiones a ambos ojos, aunque en el cortex estriado del mono hay una marcada tendencia a que un ojo sea muy dominante, particularmente en el caso de las células simples. En el gato, se ha mostrado que si una célula cortical puede ser estimulada a través de cualquier ojo, las características del campo receptivo de la célula parecen no variar, independientemente del ojo usado; la posición retinal del campo receptivo parece ser la misma en ambos ojos. Cuando se estimulan los dos ojos al tiempo es posible obtener una respuesta mayor que con cada ojo por separado, aunque esto requiere que el estímulo esté muy bien localizado en los campos receptivos. Por otra parte, si el estímulo está desplazado con respecto a la posición óptima la respuesta a la estimulación binocular puede llegar a ser menor que la respuesta a la estimulación monocular. Hubel y Wiesel mostraron que este comportamiento es particularmente claro en ciertas células del cortex prestriado del mono. Algunas de estas células (que responden más fuertemente a estimulación monocular) responden cuando son estimuladas a la vez áreas equivalentes de las dos retinas, mientras otras requieren que el estímulo en los ojos esté ligeramente desplazado. De hecho, es difícil dar un significado preciso a la idea de correspondencia retinal exacta, pero lo que es importante es que células diferentes responden a pares de estímulos que presentan diferentes grados de disparidad binocular.

La existencia de células con respuesta óptima a estímulos que presentan cierta disparidad binocular provee una posible base neurofisiológica para la visión estereoscópica, ya que objetos a diferentes distancias de los ojos provocarán pares de imágenes retinales con disparidades diferentes y por lo tanto estimularán subconjuntos diferentes de células corticales.

Unas cuantas células con especificidad de dirección en los cortex prestriados del gato y del mono responden a movimientos en direcciones opuestas en los dos ojos. Si estas células muestran las apropiadas interacciones binoculares, se podría

esperar que respondiesen preferentemente a objetos que se aproximen o alejen más o menos directamente de la cabeza.

X.- Análisis de la frecuencia espacial en el sistema visual.

Algunos estudios del S.V. se han basado en la idea de que la actividad de una neurona señala la presencia de una forma geométrica simple en la imagen visual. Estos estudios se han concentrado en identificar el estímulo óptico ("disparador") para cada neurona más que en cuantificar sus respuestas en un rango amplio de entradas visuales. Es dudoso, en realidad, que las manchas, barras y contornos normalmente utilizados como estímulos sean los patrones elementales que el sistema nervioso esté destinado a detectar. Es más, en esos estudios se ha prestado poca atención a la relación entre la magnitud de la respuesta y la fuerza (contraste) del estímulo o a la interacción entre múltiples estímulos simples en zonas diferentes de un campo receptivo. Así, a menudo no sabemos cómo se puede esperar que respondan las células visuales a estímulos naturales de cierta complejidad.

Una aproximación alternativa para describir la operación del sistema visual es ver la actividad de los "arrays" de células nerviosas en cada nivel del camino visual como una transformación generalizada de la entrada visual. La tarea del investigador sería entonces identificar la transformación e, idealmente, describirla de forma que sea posible predecir la actividad que una entrada arbitraria produciría en cada "array". Una forma de intentar esto incluye considerar la entrada visual como compuesta de un gran número de puntos elementales de luz de diferentes intensidades. Esto sugiere caracterizar el comportamiento de cada neurona por su respuesta a un único punto como función de la intensidad y posición de dicho punto.

Pero existen muchas otras maneras de analizar un estímulo visual además de una medida de intensidades punto por punto. Otra forma particularmente simple es un análisis de la frecuencia espacial, considerando el patrón-estímulo como la suma de cierto número de componentes de frecuencias espaciales (Fourier). Cada componente es una rejilla sinusoidal de una frecuencia espacial particular, fase (desplazamiento lateral), orientación y contraste, y el comportamiento de una neurona se puede caracterizar por su respuesta a una rejilla simple como función de esas variables.

Los métodos basados en la frecuencia espacial se han usado extensamente para describir el comportamiento óptico del ojo así como en estudios psicofísicos de la visión humana. Estudios tanto en monos como en gatos usando los mismos métodos han demostrado la similitud en visión de estos diferentes animales.

La existencia, y naturaleza unificada, de esta información óptica es una buena razón para usar los métodos basados en el estudio de la frecuencia espacial para estudiar neuronas simples. Sin embargo, hay razones más directas para escoger esta aproximación. Las neuronas, en todos los niveles del camino retino-cortical, responden bien a rejillas que se muevan por su campo receptivo, mientras que no todas ellas responden bien a puntos luminosos. También, es más apropiado un estímulo-test extenso para analizar el comportamiento de las células visuales, ya que a menudo sus campos receptivos tienen grandes áreas de baja sensibilidad que contribuyen de forma importante en la respuesta a dichos estímulos. Además, el uso de una rejilla sinusoidal móvil no sólo tiene la ventaja de que el cambio temporal de la iluminación de cada punto es el mismo (sinusoidal) sino también que esta forma de onda es apropiada para el estudio de aspectos temporales del comportamiento celular.

Aunque estos métodos son simples de aplicar si el sistema en estudio se comporta linealmente, debe notarse que la adopción de estos métodos al estudiar el sistema visual no implica el creer que el sistema nervioso se comporte más linealmente que lo que lo hace con la aproximación punto por punto. En ambos casos, la linealidad de la operación debe ser investigada explícitamente y deben ser diseñados métodos apropiados para tratar con las no linealidades que se presenten. De hecho, operaciones no lineales pueden ser fácilmente reconocidas si se usa el análisis de la respuesta en frecuencia, ya que provoca la aparición, en la salida, de frecuencias no presentes en la entrada del sistema. Si la entrada es sinusoidal, la distorsión armónica resultante a la salida puede ser fácilmente detectada.

Respuesta de las neuronas a rejillas móviles.

El efecto de estimular una neurona visual con un patrón-rejilla móvil es doble. Primero, la frecuencia de la descarga continua de la neurona se puede modular en sincronía con el paso de las barras de la rejilla a través del campo receptivo. Segundo, la frecuencia principal de la descarga puede elevarse por el estímulo.

Las células-X de la retina y el CLG del gato muestran sólo el primero de estos efectos. Las células-Y, en cambio, muestran ambos, a menos que la frecuencia espacial sea mayor que el óptimo, en cuyo caso sólo se produce el segundo efecto.

Maffei y Fiorentini han descrito células simples del cortex estriado del gato que responden a rejillas móviles con una descarga modulada; las células complejas responden sólo con un incremento general de la actividad, independientemente de la posición del estímulo, a menos que el periodo del patrón-rejilla sea mayor que la anchura total del campo receptivo. Así, las células simples y las complejas parecen comportarse casi como podría esperarse si fueran "conducidas" por células-X e Y respectivamente. Aunque no ha sido establecido que las células-X e Y del CLG proyecten exclusivamente a las células simples y complejas en la corteza, podría existir una sustancial discriminación de este tipo. En contra de esta correlación simple, Ikeda y Wright (1974) han declarado que tanto las células simples como las complejas pueden mostrar tanto respuestas mantenidas como transitorias, que presumiblemente reflejan entradas de las células-X e Y respectivamente.

El uso de rejillas móviles (en oposición a patrones estacionarios sucesivamente encendidos y apagados) tiene la ventaja de que es usado automáticamente en cada posición posible sucesivamente. Se podría, sin embargo, argumentar que los patrones móviles no son directamente comparables con los estacionarios. De hecho, un patrón estacionario cuyo contraste sea modulado sinusoidalmente con el tiempo es la superposición de dos rejillas uniformes moviéndose con velocidad constante en direcciones opuestas, estando determinada la posición del patrón estacionario por la diferencia de fase entre los dos móviles. Así, se puede hacer fácilmente una comparación exacta de las respuestas de neuronas a patrones móviles y estacionarios y cualquier diferencia se puede interpretar en términos de respuestas a estímulos móviles. Células-X en la retina y algunas células corticales (probablemente simples) responden a rejillas moduladas con el tiempo y apropiadamente posicionadas de la misma forma que lo hacen con patrones

móviles. Sin embargo, también se ha encontrado que otras células corticales responden más vigorosamente a rejillas móviles que a las equivalentes estacionarias.

La corteza visual como analizador de la frecuencia espacial.

Se ha sugerido que la corteza visual puede operar como un analizador de frecuencias espaciales, una noción todavía mal definida, que, sin embargo, tiene cada día mayor aceptación. La interpretación más extrema de esta idea es que la imagen visual está sujeta a alguna forma de transformación de Fourier discreta bidimensional, estando representados los valores de cada coeficiente espectral requerido, por la actividad de una neurona o de un grupo de ellas. Aunque esta interpretación no tiene un claro apoyo neurofisiológico, no es descabellado sugerir que el sistema visual realiza algún análisis rudimentario (trozo a trozo) de la frecuencia espacial de la imagen visual y que los niveles de actividad de algunas neuronas del cortex visual se pueden interpretar como coeficientes espectrales locales. No se tiene suficiente información sobre las características de las células corticales para evaluar dichas sugerencias, por lo que quizá sea conveniente considerar cómo lo que sabemos sobre las células de la corteza encaja con la idea del cortex como un analizador de frecuencias espaciales.

Parece claro que cualquier fragmento de la imagen visual será conjugado con los campos receptivos de un considerable número de neuronas en la corteza visual. Es este conjunto de neuronas, que tienen campos receptivos del mismo tamaño y localización, cuya actividad puede constituir una representación del espectro de la frecuencia espacial del trozo de imagen correspondiente a los campos receptivos. En el caso más simple, la actividad de cada neurona en el conjunto representaría la magnitud de uno de los coeficientes del espectro bidimensional de frecuencia espacial del trozo de imagen.

Los campos receptivos de células simples pueden tener diferente número de regiones excitadoras- inhibidoras juntas, y se sospecha que puedan existir conjuntos de neuronas con campos receptivos de tamaño parecido pero diferente número de subdivisiones excitadora. Un miembro de uno de esos conjuntos que tenga un campo receptivo con m regiones excitadoras rodeadas de zonas inhibidoras se puede esperar que responda a una rejilla (con la apropiada orientación)

de una frecuencia espacial tal que m periodos del patrón (rejilla) cubran el campo receptivo. Esto es, se puede esperar que la célula responda mejor a la frecuencia del m -ésimo componente armónico de un trozo de imagen que se corresponda en tamaño con su campo receptivo. Si las regiones excitadoras e inhibidoras son aproximadamente de la misma sensibilidad, la célula responderá más selectivamente a la m -ésima componente armónica y su actividad puede ser interpretada como representación de la amplitud de dicha componente. De hecho, la amplitud de la componente sólo puede ser completamente representada por la actividad de dos células, no una sólo. Esto es debido a que la fase de la componente es esencialmente arbitraria con respecto a los límites del trozo de imagen. Sin embargo, la representación de la amplitud compleja de cada componente de la frecuencia se obtendrá de una forma natural si, para cada frecuencia, hay dos células con el mismo número de regiones excitadoras pero que difieren en tener simetría par o impar respecto de su campo receptivo. Hay que recordar que Hubel y Wiesel describieron algunos campos receptivos de células simples que tenían una sola región excitadora flanqueada por una sola inhibidora, mientras que otras tenían una región excitadora entre dos inhibidoras. Así, se puede pensar que esas células representan la amplitud compleja de la primera componente armónica que tenga la orientación apropiada a las células. Se necesitarían otras parejas de células para representar los armónicos de primer orden en otras orientaciones (como mínimo se necesitan cuatro pares de células para dicho orden), mientras que se requeriría un mínimo de $4m$ pares de células para representar las amplitudes de las m -ésimas componentes armónicas orientadas de forma diferente. Además, la selectividad de orientación de esas células tendría que ser suficientemente buena como para aislar las componentes individuales. Si el campo receptivo de dichas células tiene regiones excitadoras e inhibidoras de igual anchura y sensibilidad uniforme en toda su área, entonces se consigue la sensibilidad requerida; sin embargo, hay que hacer notar que la separación de orientaciones de componentes armónicas adyacentes de m -ésimo orden será sólo de $45/m^\circ$ y que las células capaces de responder a sólo una de esas componentes deben mostrar ese grado de selectividad en la orientación.

Tenemos ahora algunos hechos de los que podemos esperar obtener alguna idea sobre el valor máximo que m debe tener realmente, esto es, el número de componentes de la frecuencia espectral en los cuales un trozo de la imagen visual puede ser analizada por la corteza. Primero, no parece existir mucha evidencia de que los campos receptivos tengan más de tres regiones excitadoras. Segundo, la selectividad de orientación de las neuronas corticales no parecen sobrepasar un

valor apropiado para la localización de la componente armónica de tercer orden. Tercero, hemos de tener en cuenta que se ha informado de que las orientaciones óptimas de las neuronas corticales saltan de un valor a otro, cubriendo un rango de 180° en 10-15 saltos. Esto es consistente con el análisis de la imagen en sus tres primeras componentes armónicas, aunque hay que decir que las observaciones son relativas principalmente a las células complejas y no a las simples. Cuarto, dada la poca información que se tiene sobre la selectividad en la frecuencia de las células corticales se hace difícil suponer que de un trozo de imagen se pueda aislar cualquier componente armónica de grado mayor que tres.

Así, podemos concluir que si la corteza visual se comporta como un analizador de la frecuencia espacial, es ciertamente un analizador de capacidad modesta, hábil sólo para analizar trozos de la imagen visual en sus tres primeros armónicos. Podría ser que incluso ese análisis tan simple pueda ser un paso importante en el proceso visual, especialmente si el análisis se lleva a cabo simultáneamente sobre un número grande de trozos de la imagen en diferentes lugares y de diferentes tamaños. De todas formas, es prematuro especular sobre la significación funcional de lo que aún es una interpretación libre de algunos aspectos conocidos de la neurofisiología cortical.

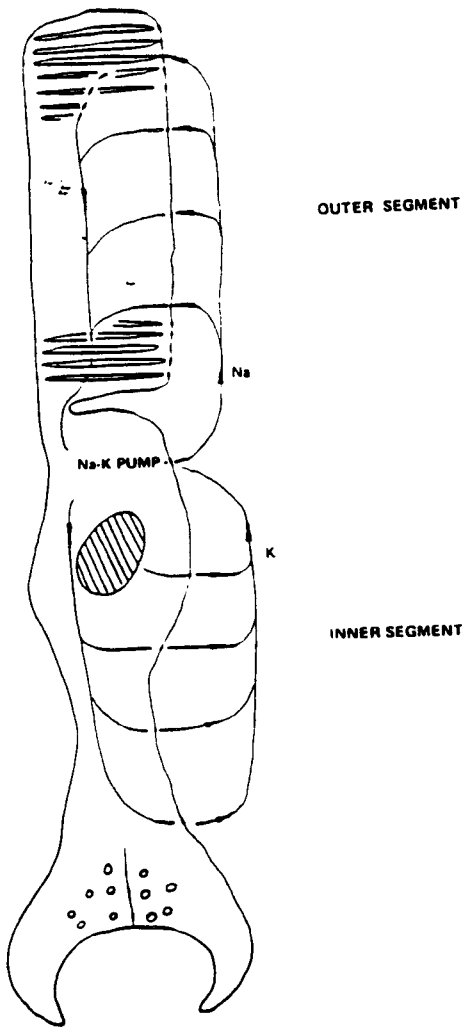


FIG. 1.

Part Two: Information Processing in a Sensory Pathway

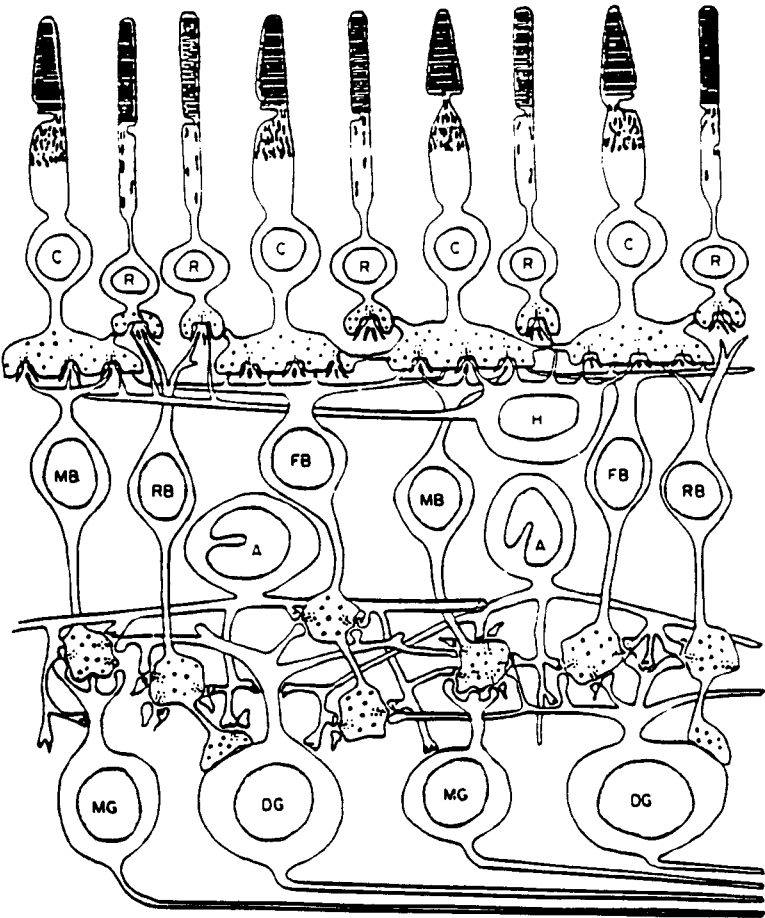


FIG. 2.

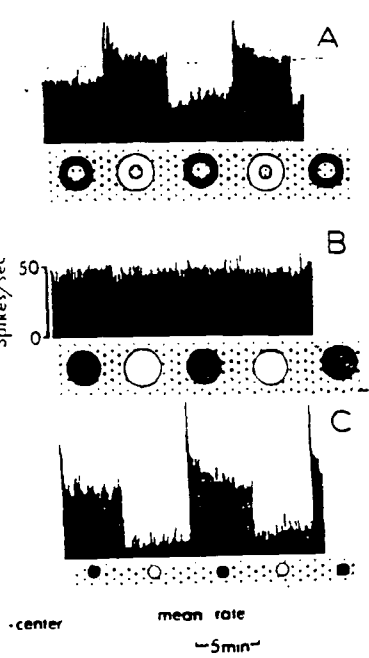


Fig. 3.

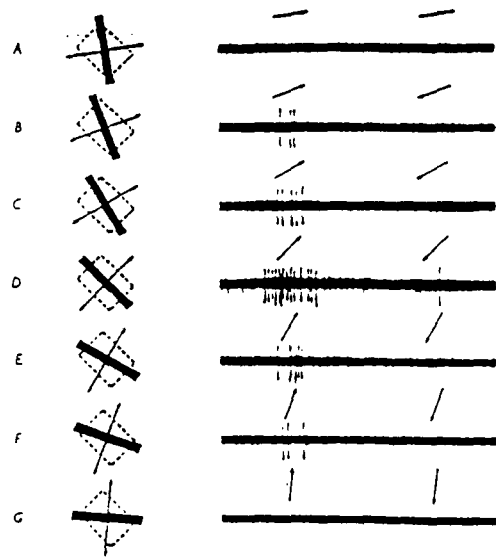
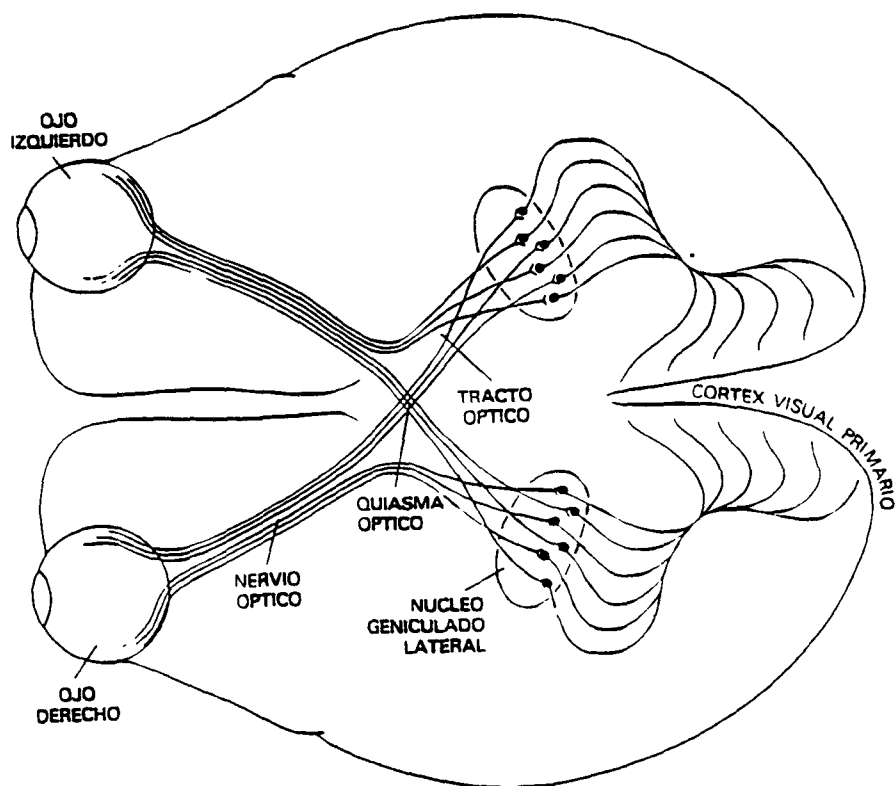


Fig. 5.



RUTA VISUAL, esquematizada, en el cerebro humano. La información procedente de la retina es conducida, por axones de células ganglionares empaquetados para formar los nervios ópticos, hasta los núcleos geniculados laterales: cerca de la mitad de los axones cruzan al lado opuesto del cerebro, y así una representación de cada mitad de la escena visual es proyectada sobre el núcleo geniculado de hemisferio opuesto. Las neuronas de los núcleos geniculados envían sus axones al cortex visual primario.

Fig. 4.