

# Fisiología de la luz



Cuáles y cómo se orquestan las áreas del cerebro que intervienen en la percepción visual de características tales como forma, color, movimiento y profundidad, son algunos de los aspectos que en este artículo se tocan.

**Carlos Acuña**

## FISIOLOGÍA DE LA VISIÓN

La visión permite establecer una representación interna del mundo exterior, que nos permite localizar, reconocer e interactuar con el ambiente a través de procesos cognitivos o actos motores específicos. Se trata de un proceso rápido, ya que en menos de 100 milisegundos (la décima parte de un segundo) podemos realizar una comparación entre dos objetos para tomar una decisión. En efecto, visión y acción están muy a menudo asociadas, como ocurre cuando sujetamos o manipulamos objetos guiados por nuestros ojos. Los objetos se caracterizan por atributos como forma, textura, color, relieve y por su movimiento. Estas características se perciben por el cerebro gracias a la transformación, en las células receptoras de la retina, de un tipo de energía electromagnética, la luz, en otra, la elec-

troquímica, mediante un proceso denominado *transducción*. Este proceso es fundamental, ya que gracias a él el cerebro interpreta las señales luminosas y reconstruye las imágenes. Las vías visuales procesan diferentes atributos de las imágenes, pero también ejecutan operaciones con las representaciones de esos atributos.

## LA PERCEPCIÓN VISUAL

Mediante la visión percibimos el mundo como algo permanente, sin interrupciones apreciables. En realidad, esta percepción de la constancia del mundo visual es una ilusión. Un ejemplo de lo que ocurre con el sistema somestésico (tacto y presión) es ilustrativo de este hecho. Percibimos la ropa tocando la piel, pero esta percepción se desvanece cuando esos estímulos se mantienen constantes durante un tiempo. En efecto, debido a un mecanismo general de los receptores llamado *adaptación*, la percepción de que llevamos ropa encima de la piel no es continua. Todos los receptores se adaptan, incluso los de la visión. Sabemos que si los ojos permaneciesen estáticos, las

imágenes se desvanecerían de la percepción debido al proceso de adaptación sensorial. Si esto no ocurre es porque continuamente se producen movimientos que desplazan los ojos a través de la escena visual y de esta manera reactivan a los receptores y mantienen la percepción. Esto es lo que ocurre cuando, al moverse la ropa sobre la piel, se percibe otra vez esa zona de nuestro cuerpo.

## LA LUZ

La luz consiste en pequeños paquetes de energía llamados fotones, que se comportan como ondas o como partículas. En general, a los fisiólogos nos interesa la conducta de los fotones como partículas, excepto cuando nos referimos al color, en que también nos interesarán sus propiedades como ondas. Los fotones viajan desde la fuente que los emite hasta que golpean la superficie de un objeto. Las superficies producen un cambio radical en la conducta de los fotones que las golpean, y estos cambios son los que proporcionan a nuestra visión información sobre esas superficies.

## ¿QUÉ INFORMACIÓN LLEGA A LA RETINA?

La proyección de los objetos sobre la retina se realiza de manera equivalente a como sucede en una cámara fotográfica. Pero más allá de la retina, los dos procesos son diferentes. Las imágenes en la retina tienen solamente dos dimensiones espaciales, en vez de tres. Esto quiere decir que se ha perdido información espacial al ir de imágenes reales en tres dimensiones a la imagen en dos dimensiones del ojo. Se ha perdido la información de la profundidad; es decir, la distancia desde el punto focal del ojo del observador a la localización de la superficie que reflejó la luz hacia el ojo. Para percibir el mundo en tres dimensiones, debe recobrase esta información a partir de las dos dimensiones espaciales de la imagen óptica.

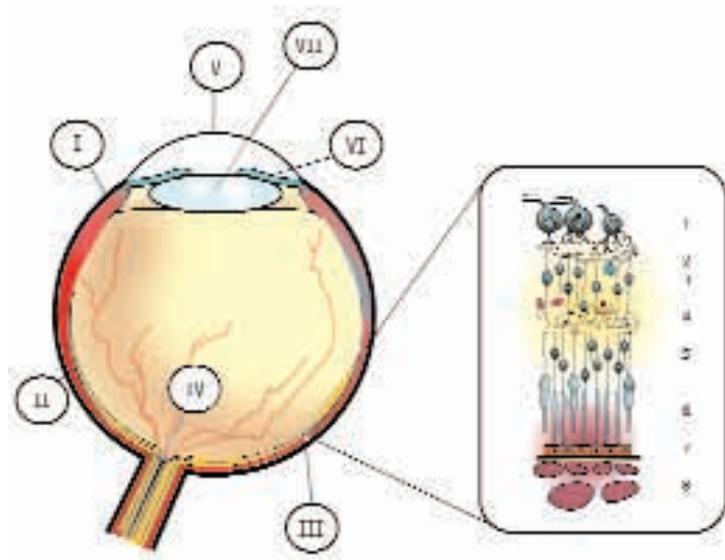
Pero hay además otro problema: ¿cómo a partir de las imágenes ópticas de las escenas se consigue el conocimiento de los objetos que las han originado? Por ejemplo, un segmento de recta proyectado sobre la retina puede ser debido a la proyección de un número infinito de segmentos en el ambiente; por cada imagen en dos dimensiones en la retina, hay en el ambiente infinitas imágenes distintas en tres dimensiones que pudieron originarla. Esto es debido a que este problema, llamado de *óptica inversa*, está poco especificado por los datos sensoriales en la imagen. No hay forma de resolver este problema, y és-

ta es la razón por la que la percepción visual es tan compleja.

¿Por qué percibimos entonces en tres dimensiones? Probablemente porque el cerebro hace una serie de suposiciones plausibles acerca de la naturaleza del ambiente y las condiciones en que vemos. Estas suposiciones constriñen el problema de óptica inversa lo suficientemente como para que, la mayoría de las veces, se solucione de forma correcta. La visión es un proceso heurístico, en el que se hacen inferencias de las condiciones ambientales más probables que pudieran producir las imágenes. Estas inferencias no siempre son válidas, por lo que en ciertas ocasiones producirán conclusiones erróneas, como ocurre con las ilusiones ópticas. Pero en la mayoría de las situaciones cotidianas, esas suposiciones son acertadas, lo que hace que nuestra visión sea muy confiable.

## LA RETINA: TRANSDUCCIÓN DE LAS SEÑALES

Lo primero que ocurre en la retina es el proceso de *transducción* de las señales. La retina es una estructura compleja formada por varios tipos de células distribuidas en cinco capas: la nuclear externa, la nuclear interna, y la capa de las células ganglionares, separadas cada una por las dos capas llamadas plexiformes, externa e interna. En la primera capa celular se encuentran las células receptoras de luz, o fotorreceptores, situados en la parte más posterior de la retina, y en la última capa se hallan las células ganglionares, de las que salen prolongaciones (los axones) que corren por la parte más anterior de la retina y la atraviesan de delante hacia atrás, para formar el nervio óptico. La zona de la retina por donde se introducen los axones como en un sumidero es el *disco óptico*, y no tiene receptores, por lo que no podemos ver con esa zona (aunque no por ello percibamos un punto ciego en nuestra visión) (Figura 1).



**Figura 1.** En la figura se muestran algunas de las estructuras que conforman el ojo humano: (I) esclerótica, (II) coroides, (III) retina, (IV) fovea, (V) cornea, (VI) iris, (VII) cristalino. La retina está compuesta de células (1, 3, 5, 6) y fibras (2, 4) que se organizan en capas denominadas: de células ganglionares (1), plexiforme externa (2), nuclear externa (3), plexiforme interna (4), nuclear interna (5) y de células fotorreceptoras (6). La información luminosa captada por los fotorreceptores, localizados sobre un epitelio pigmentario ubicado en la parte más profunda de la retina (7), en contacto con la coroides (II, 8), se procesa a su paso por las distintas capas de la retina y es enviada por las células ganglionares al cerebro. Nótese que las fibras de las células ganglionares confluyen en el disco óptico o fovea (IV) y forman el nervio óptico.

## Hay dos tipos de fotorreceptores: conos y bastones

Hay dos tipos de fotorreceptores: conos y bastones. Su actividad es intensa cuando hay poca intensidad de luz, y débil cuando hay mucha. Los conos y bastones tienen formas, propiedades y conexiones diferentes que explican sus funciones. Los conos son muy abundantes en la *fovea* (el punto de la retina donde nuestra visión es más nítida) y su número disminuye hacia las zonas más periféricas de la retina. Los conos tienden a tener relaciones uno a uno con el nervio óptico, mientras que muchos bastones convergen en una única fibra nerviosa. Los conos, debido a su baja sensibilidad y a que necesitan más luz para activarse, sirven para la visión diurna; tienen una alta agudeza y proporcionan una buena definición de los cambios

rápidos de la imagen visual, tanto en el espacio como en el tiempo. Los conos tienen tres tipos de pigmentos sensibles a diferentes longitudes de onda de la luz (colores); las diferencias forman las bases de nuestra visión en color.

Los bastones están distribuidos por toda la retina, pero faltan en la fovea. Son mucho más sensibles que los conos, ya que un único fotón puede provocar una respuesta. Por ello, amplifican enormemente la señal, pero se saturan con la luz diurna. En comparación con los conos, tienen una respuesta más lenta y un tiempo de integración largo. Otra diferencia entre conos y bastones es que los bastones son acromáticos: todos los bastones tienen un mismo pigmento, muy abundante, pero que no permite distinguir entre colores.

Estas diferencias entre conos y bastones explican que la mayor agudeza visual y la visión en color estén localizadas en la fovea. La agudeza visual a unos 6 a 7 grados de excentricidad de la fovea es de una décima parte de la agudeza en el centro de la mirada; por eso la visión periférica es más borrosa. Cuando queremos explorar el detalle de los objetos, su textura y color, necesitamos niveles de iluminación altos, y recurrimos a la fovea. En ambientes de poca luz, la visión en color es muy pobre o está ausente, y la agudeza visual disminuye; en estas circunstancias no estamos viendo con la fovea sino con la retina periférica. Las neuronas que construyen la representación mental de lo que ve la fovea son mucho más numerosas que las de la periferia, tanto en la retina como en la corteza visual, por lo que la resolución espacial del sistema visual disminuye al alejarnos de la fovea.

Los fotorreceptores descomponen la imagen en unos 125 millones de puntos, tantos como fotorreceptores hay, con una

frecuencia de cien imágenes por segundo. Suponemos que este primer paso, en el que los fotorreceptores miden la cantidad de luz que reciben, proporciona una reproducción bastante fiel de la imagen que cae sobre la retina. Si el cerebro tuviese que procesar continuamente esta información punto a punto, el proceso sería muy lento; por ello, lo que ocurre en el paso siguiente es que las células ganglionares de la retina miden las diferencias de luminosidad, es decir el contraste. Esta transformación acelera el proceso de análisis de la imagen.

### LA ACTIVACIÓN DE LAS CÉLULAS GANGLIONARES DE LA RETINA

Los fotorreceptores están conectados a otras células, formando una línea de conexiones que va desde la retina a la estructura cerebral llamada núcleo geniculado lateral dorsal, y de ahí a la corteza visual primaria. Todas las células conectadas entre sí se activan cuando la luz que viene de una zona del mundo que nos rodea (el campo visual) incide en una parte de la retina. Esa zona del campo visual es el *campo receptor* de las células, de manera que en cada estructura de la vía visual hay un mapa topográfico del campo visual, con una correspondencia topográfica entre los puntos del campo visual y los de la retina, el núcleo geniculado lateral dorsal y la corteza visual.

Las llamadas células retinianas ganglionares, las más superficiales en la retina, se activan cuando su campo receptor se ilumina. Esta activación consiste en la producción de señales eléctricas llamadas potenciales de acción, que se transmiten a través de los axones por el nervio óptico al núcleo geniculado lateral dorsal. Los campos receptores de las células ganglionares tienen forma circular, formados por una zona central y otra periférica, y miden el contraste de una zona que abarca unos dos o tres fotorreceptores. El centro y la periferia de los campos receptores son antagónicos: al iluminar el centro, la célula se activa (respuesta *on*); pero si se ilumina la periferia, la célula no responde, se inhibe (respuesta *off*). El aspecto general importante es que esta organización indica que lo que activa a las neuronas es el *contraste*, la diferencia de iluminación entre una y otra zona del campo receptor. Esto es lo que le interesa al cerebro. Cuanto mayor sea el contraste entre el centro y la periferia del campo receptor, mayor es la respuesta. El mismo comportamiento ocurre para el color: lo que activa a las neuronas es el contraste de color entre una zona y otra del campo receptor.

Este comportamiento es general en el sistema nervioso; al tocar una zona de la piel, se detecta el borde de la zona que se

toca. Esta estructura de los campos receptores permite ahorrar tiempo en el procesamiento de las imágenes: al mirar a una pared de color uniforme, excepto por una mancha en el centro, las únicas células que responderán serán las de un campo receptor centro-*off*-periferia-*on* que estén centrados en esa mancha. Otra ventaja de la organización centro-periferia de los campos receptores es que contribuyen a mantener la constancia de la visión independientemente de la cantidad de luz total, debido a que la activación de los receptores es siempre proporcional a la cantidad de luz. La convergencia de los 125 millones de fotorreceptores sobre un millón de células ganglionares es uno de los mecanismos mediante los que se reduce la carga de procesamiento de las imágenes por la retina. Pero la convergencia es mayor en la periferia de la retina y mínima en la fovea, donde un milímetro cuadrado tiene una resolución espacial mucho mayor que el de la retina periférica. Ésta es una de las razones por las que identificamos con facilidad las imágenes situadas en la fovea, pero no podemos reconocer las que están en la retina periférica.

En la retina de los primates del viejo mundo, y en la del hombre, las células ganglionares más abundantes (alrededor de un millón) son las P, llamadas así porque se conectan con las células denominadas, por su tamaño pequeño, parvocelulares (P) del núcleo genicu-

Las células ganglionares de la retina miden las diferencias de luminosidad; es decir, el contraste

lado lateral. Otro tipo de células ganglionares, las M, menos numerosas (unas cien mil), se conectan con las llamadas células magnocelulares (grandes, M) del núcleo geniculado. Un tercer tipo de células ganglionares (unas cien mil) se conectan a las láminas intermedias del núcleo geniculado, donde hay unas células pequeñas llamadas K (koniocelulares). Los campos receptores de las células P son más pequeños que los de las M, y sus axones tienen una velocidad de conducción menor. Las células ganglionares M tienen respuestas transitorias a los estímulos, mientras que las de las células P se mantienen más tiempo. Algunas células P, pero no las M, responden al color. Finalmente, las M son más sensibles al bajo contraste y a los estímulos acromáticos (sin color), así como al movimiento. Estas propiedades de las células ganglionares M, especialmente su gran sensibilidad a los contrastes bajos, indican que la vía de las células M es importante para la detección de la forma de los objetos y su movimiento.

## LA RETINA Y EL COLOR

Los fotorreceptores del humano y de los primates del viejo mundo tienen diferente sensibilidad espectral. El pigmento de los bastones

La luz blanca está formada  
por la combinación  
de todas las longitudes  
de onda

es acromático, la máxima absorción de luz ocurre en la longitud de onda de 498 nanómetros (millonésimas de milímetro) del espectro electromagnético. Hay tres tipos de conos, cada uno con una máxima absorción en una longitud de onda determinada; un tipo de conos absorbe de manera máxima la luz de 420 nanómetros (onda corta), por lo que se denominan S (*short*) y corresponden a la zona del espectro que percibimos de color azul; los conos M (*medium*) lo hacen en la longitud de onda media (530 nanómetros) y corresponden a la zona verde, y los conos L (*long*) absorben de manera óptima en la longitud de onda larga (560 nanómetros), y corresponden a la zona roja del espectro electromagnético. Los máximos de absorción de los tres tipos de conos se superponen, de manera que una longitud de onda determinada, por ejemplo 550 nanómetros activará a los conos M y L, y mucho menos a los S. Los pigmentos de los fotorreceptores no absorben la luz únicamente en la zona del espectro de su absorción máxima; pueden hacerlo en un intervalo amplio del espectro electromagnético, entre 400 y 700 nanómetros. La absorción máxima de la luz por parte de los bastones ocurre en los 469 nanómetros, y esta longitud de onda activará también a los tres tipos de conos, aunque con intensidades diferentes. Pero los bastones no contribuyen, al menos directamente, a la visión en color.

¿Por qué son necesarios tres tipos de conos para la visión en color? Los conos se activan por un amplio intervalo de longitudes de onda, aunque absorban una frecuencia de manera óptima. La respuesta de un cono cuando absorbe un fotón es independiente de la longitud de onda del fotón (la diferencia es que absorbe más fotones a la longitud de onda del espectro en la que es más sensible). Por lo tanto, con un cono solo, por ejemplo el M, no se podría distinguir la diferencia entre una longitud de onda de 530 nanómetros, la óptima para estos receptores, y una luz más intensa pero cuya frecuencia no fuera la óptima (por ejemplo, de mayor longitud de onda). Necesitamos comparar respuestas neuronales para diferentes frecuencias y para ello necesitamos más de un tipo de cono. Con solamente dos clases de conos, por ejemplo los M y los L, que tienen sensibilidades espectrales que se superponen, podríamos determinar la longitud de onda que activa a los dos conos comparando las respuestas neurales; si la longitud de onda es más corta, el cono M se activará mejor que el L. Pero con solamente dos tipos de conos, no podemos distinguir colores; solamente distinguiríamos variaciones en intensidad monocromática. Esto se debe a que la luz blanca está formada por la combinación de todas las longitudes de onda, y con dos conos cualquier longitud de

onda monocromática que esté en la misma proporción en la que se incrementa la luz blanca será indistinguible del color blanco. Esta situación ocurre en un tipo de ceguera al color en la que al enfermo le falta uno de los tres tipos de cono, y siempre hay un color (en realidad una longitud de onda) que no puede distinguir del blanco. Con tres tipos de conos, estas restricciones desaparecen y tenemos una visión normal en color. Los bastones no contribuyen a la visión en color porque la falta de conexiones entre ellos y los conos impide que se resten las señales de ambos tipos de fotorreceptores, como puede mostrarse mediante un experimento sencillo. Al disminuir la intensidad de la luz de una habitación, la percepción de los colores va disminuyendo debido a que la baja intensidad de luz no activa a los conos, que se encuentran en la fovea, pero activa a los bastones mucho más sensibles, pero incapaces de distinguir los colores.

Los campos receptores de las células de la retina, al estar organizados en un centro y una periferia antagónicos, permiten distinguir entre longitudes de onda. Cuando una luz de una determinada longitud de onda, por ejemplo M (verde) excita a los conos M y L, la distinción se hace porque la luz activa más intensamente a los conos M que a los L. Hay dos clases de células P antagónicas, y cada una recibe señales antagónicas de conos sensibles a las longitudes de onda L y M: las P rojo-verde (rojo menos verde) las más numerosas, y las P azul-amarilla (azul menos amarilla; el amarillo se forma por la adición de señales provenientes de los conos L y M). Al estar solamente un cono, M o L, conectado con una célula bipolar, y ésta con una ganglionar P, el centro del campo receptor es muy pequeño, y es M o L. La periferia del campo receptor será antagónico, L o M, aunque existe cierta controversia sobre este punto. Como consecuencia, cuando dos conos, L y M, se activan, provocan respuestas antagónicas en el centro y en la periferia de las células P de la retina y del núcleo geniculado, lo que hace que estas células sean selectivas al color.

### Filtrado y modulación de la información

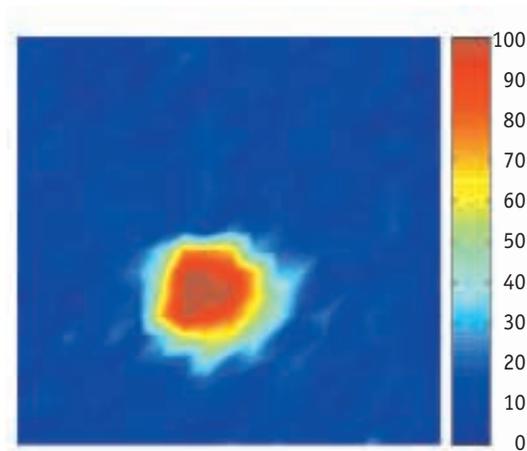
Los axones procedentes de las células de la retina terminan en el núcleo geniculado lateral dorsal (Figura 2), donde existe un mapa topográfico ordenado: una representación punto a punto de la retina. Los 20 grados centrales de la retina, que corresponden a la zona de mayor agudeza visual, ocupan casi 70 por ciento del volumen del núcleo geniculado. Esta magnificación de las zonas más centrales de la retina con respecto a las más periféricas indica que hay muchas más neuronas dedicadas a



**Figura 2.** Microfotografía de un corte histológico del Núcleo Geniculado Lateral de un Macaca Nemestrina. Está formado por seis capas superpuestas, las dos más ventrales, 1 y 2 (a la izquierda de la figura) están formadas por células grandes (Magnocelulares) y las cuatro restantes, 3 a 6, por células pequeñas (Parvocelulares) que dan nombre a las vías M y P. Cada retina envía proyecciones a un ojo, de tal manera que de la capa 6 a la 1 las proyecciones proceden del ojo contralateral, ipsilateral, contralateral, ipsilateral, ipsilateral, y contralateral, respectivamente. Las neuronas del geniculado no reciben información de los dos ojos simultáneamente.

explorar las zonas centrales de la retina, las de mayor agudeza visual. (De manera similar, la mano con la que podemos realizar muchos movimientos hábiles tiene una representación en la corteza motora mucho mayor que los pies, con los que podemos realizar un repertorio de movimientos mucho más restringido.)

Las células magnocelulares (M) del núcleo geniculado reciben la información de las células ganglionares M, localizadas en la retina periférica, muy sensibles al movimiento de los objetos y a los detalles burdos de la imagen (frecuencias espaciales bajas), y son las responsables de determinar *dónde* están los objetos. Las células parvocelulares (P) del núcleo



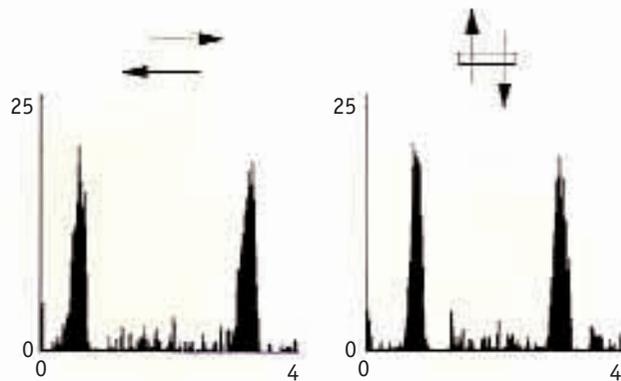
**Figura 3.** Campo receptor de una célula (tipo Y, ON) del núcleo geniculado lateral. Se estimuló la célula con puntos moviéndose en todas las direcciones, y mediante correlación se reconstruyó el campo receptor. El campo receptor es circular, con una central excitadora (ON) (color rojo) y un halo periférico inhibidor (color azul pálido).

Las células del núcleo geniculado no son selectivas a la orientación de las imágenes, ni a la dirección del movimiento, ni a la profundidad

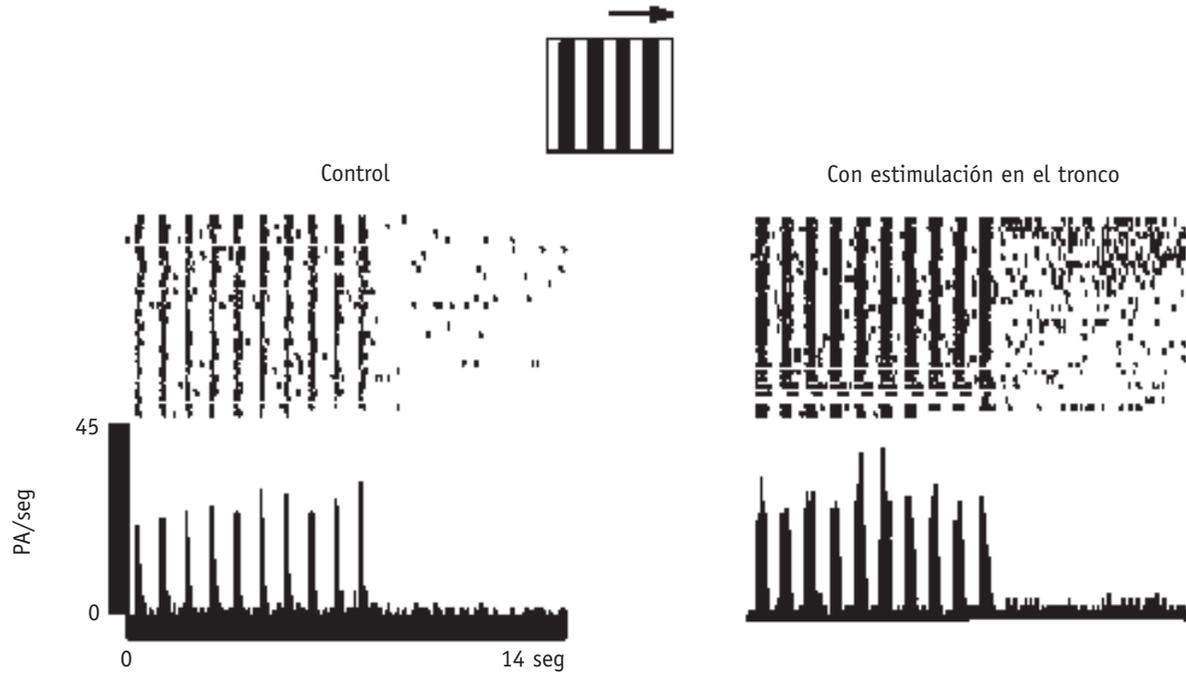
geniculado reciben la información de las células ganglionares P, localizadas en la zona central de la retina; son muy sensibles a los detalles finos de la imagen (frecuencias espaciales altas) y al color, y son las responsables de determinar *qué* es el objeto. Esta segregación de funciones dio origen al concepto de vías M y P, que transmiten información distinta y complementaria de las características de las imágenes.

La gran mayoría de las neuronas del núcleo geniculado tienen campos receptores similares a los de las células ganglionares de la retina, organizados en un centro y una periferia antagonistas (Figura 3). Las propiedades de las neuronas del núcleo geniculado son también muy parecidas a las de la retina, por lo que durante mucho tiempo se consideró que este núcleo era una mera estación de relevo entre la retina y la corteza visual. Las células del núcleo geniculado no son selectivas a la orientación de las imágenes, ni a la dirección del movimiento (Figura 4), ni a la profundidad. Sin embargo, la importancia del papel del núcleo geniculado radica en que actúa como un filtro de las señales retinianas.

Aunque las neuronas del núcleo geniculado lateral dorsal se conectan con la corteza visual primaria, el núcleo geniculado recibe unas diez veces más impulsos de la corteza visual de los que envía. Incluso las neuronas del núcleo geniculado reciben muchas más fibras de la corteza visual que de la propia retina.



**Figura 4.** Las células del núcleo geniculado lateral no son selectivas al sentido del movimiento ni a la orientación de los estímulos. Se activó el campo receptor de esta célula con una barra blanca moviéndose en los dos sentidos de las flechas y con dos orientaciones diferentes. Izquierda: el desplazamiento en los dos sentidos de la barra orientada verticalmente provoca la misma respuesta (número de potenciales de acción) indicando que la célula es sensible pero no es selectiva al movimiento. Derecha: cambiando la orientación de la barra, ahora horizontal, la respuesta de la célula es la misma, indicando que no es selectiva a la orientación. PA/seg: potenciales de acción por segundo. Base de tiempo: segundos.



Estos impulsos que recibe el núcleo geniculado modulan la transmisión de las señales visuales hacia la corteza cerebral (Figura 5).

Las interacciones entre vías procedentes de la corteza visual y del tronco cerebral con la vía retiniana de entrada (Figura 6) hacen que el papel del núcleo geniculado sea más complejo que una mera estación de relevo de la señal retiniana (Figura 7).

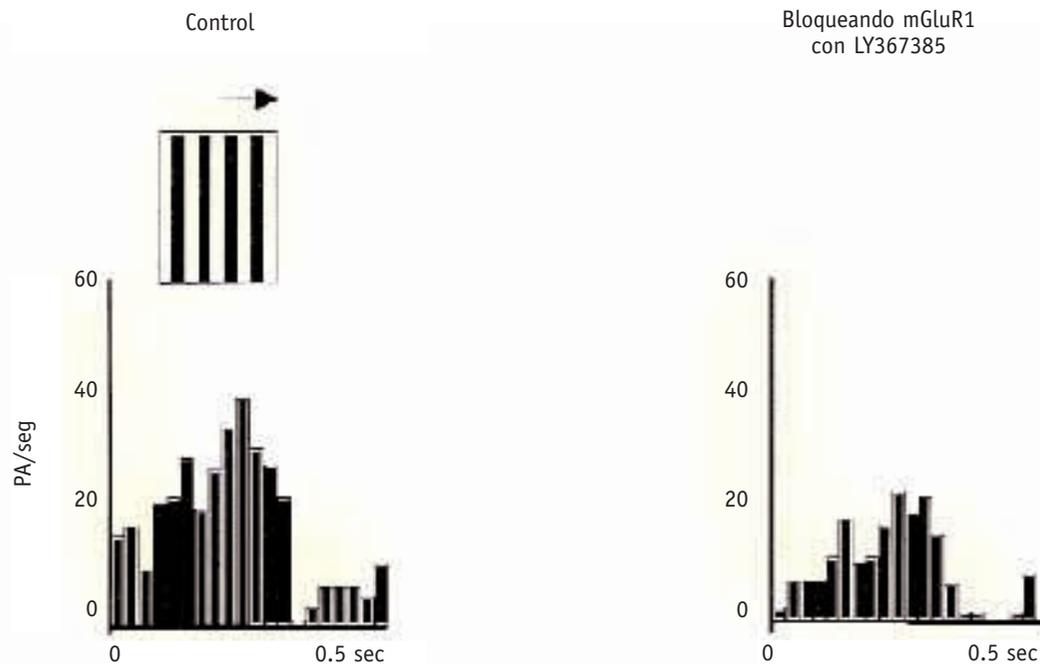
Estos circuitos de retroalimentación se encuentran en todas las etapas del procesamiento de la imagen visual, y estamos empezando a conocer su significado funcional en la modulación de las señales de entrada.

### La corteza visual primaria

La corteza visual primaria (Figura 8) está estructurada en seis láminas de neuronas paralelas, cada una con neuronas que difieren en tamaño, forma y función. Las vías M y P terminan en distintas láminas de la corteza visual primaria, desde donde se distribuyen a otras áreas corticales, dando lugar a las vías dorsal y ventral.

La estructura de los campos receptores de las neuronas de la corteza visual sufre una transformación importante: aquí dichos campos son elipsoidales, en vez de circulares como en las primeras etapas de la vía visual (Figura 3), y por primera vez los

**Figura 5.** Esta diapositiva ejemplifica la acción moduladora de la zona parabraquial (colinérgica, utiliza acetilcolina como neurotransmisor) del tronco del encéfalo sobre la transmisión de la información visual en el NGLd. La actividad visual se evoca mediante un enrejado sinusoidal desplazándose en sentido de la flecha sobre el campo receptor de la célula (arriba). Control: el movimiento del enrejado se repite varias veces, cada punto en la gráfica representa un potencial de acción, de izquierda a derecha y de arriba abajo. El histograma de abajo muestra la respuesta provocada todas las veces que el enrejado ha pasado por el campo receptor de la célula. La estimulación eléctrica del tronco cerebral provoca un incremento significativo de la señal. PA/seg: potenciales de acción/segundo.

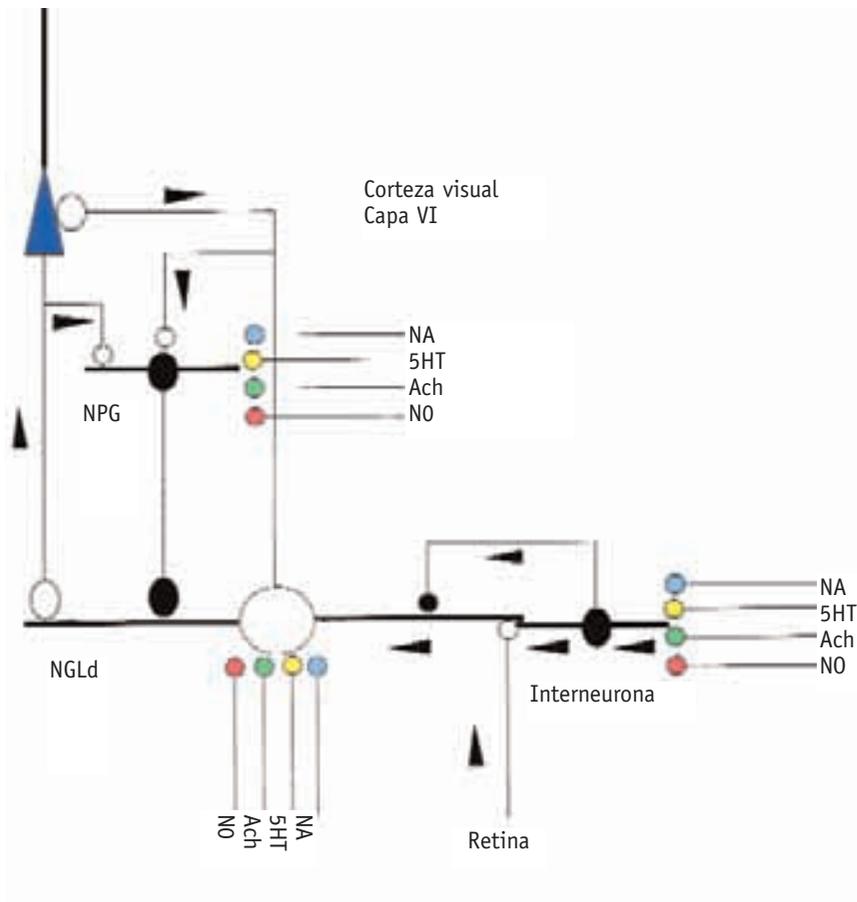


**Figura 6.** Acción moduladora de la corteza visual primaria sobre la transmisión de la información visual en el geniculado. Control: la actividad en el geniculado se provoca mediante un enrejado sinusoidal moviéndose en sentido de la flecha sobre el campo receptor de la célula. Derecha: al bloquear un tipo de receptor en V1 (receptor metabotrópico de glutamato mGluR1) mediante un antagonista específico (LY367385) se provoca una disminución de la transmisión de la información en el geniculado, indicando que en condiciones normales la corteza cerebral ejerce una influencia facilitadora en la transmisión de la información (Rivadulla, *et al.*, 2002, *J Neurosci* 22: 2956-2962).

campos receptores son selectivos a la orientación de los estímulos (Figura 9), al sentido del movimiento (Figura 10), a la velocidad (Figura 11) y al ojo por donde les llega el estímulo. Tales neuronas responden selectivamente a la orientación de líneas (vertical, horizontal u oblicua, Figura 12). En aproximadamente un milímetro cúbico de corteza cerebral hay una representación casi completa de todas las orientaciones posibles en un lugar determinado en el espacio visual (Figura 13).

En la corteza visual primaria hay dos grandes tipos de campos receptores: simples y complejos, con regiones *on* y *off* separadas, en los simples, y no separadas, en los complejos. La estructura de los campos receptores simples hace que sean buenos detectores de la orientación de líneas; cuando una línea blanca cae en una zona *on*, activa a la célula, y cuando cae en una zona *off* la inhibe (lo opuesto ocurre con una línea negra). Cuando la línea blanca cae sobre las dos zonas no se produce respuesta.

Las células simples detectan líneas (por ejemplo, una línea horizontal blanca), siempre y cuando caigan sobre una zona apropiada del campo receptor (zona *on*), pero no las detectan si caen en una zona *off*; por lo tanto, no son detectores ideales. Las células complejas no tienen zonas separadas *on* y *off*, y la respuesta de la célula está determinada por la orientación de la línea y no por su posición en el campo receptor. Es interesante que conforme se avanza hacia otras áreas corticales, los campos receptores se hacen cada vez mayores, más elaborados y más



**Figura 7.** Esquema de las conexiones del geniculado (NGLd) con la retina, la corteza visual, el núcleo geniculado (NPG), y núcleos del tronco cerebral, en el gato. Las aferencias de la retina hacen sinapsis en las neuronas del NGLd, que proyectan sus axones a la corteza visual, dejando colaterales en el NPG. Las neuronas de la capa VI de V1 hacen conexiones a su vez con el NPG y con el NGLd. A cada nivel de procesamiento la transmisión de la información se modula por aferencias con varios neurotransmisores: NA (Noradrenalina), 5HT (5-hidroxitriptamina o serotonina), Ach (acetilcolina), NO (óxido nítrico).

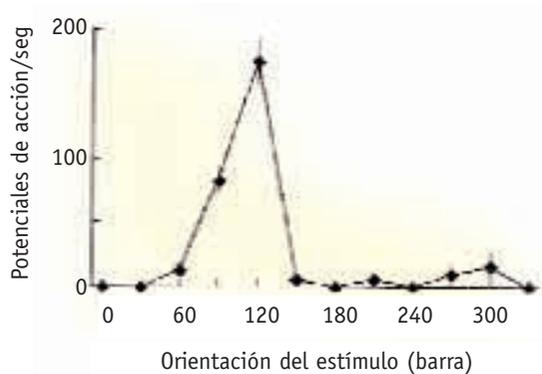
próximos al detector ideal. Hay cada vez más evidencia de que los campos receptores de las células simples y complejas representan dos etapas en la formación de los campos receptores visuales. Los campos receptores simples se forman por la convergencia de varias células del núcleo geniculado, y la convergencia de varios campos receptores simples genera la de los complejos.

### La organización columnar de la corteza cerebral

La existencia de una correlación entre la estructura y la función en el cerebro ha sido objeto de una búsqueda continua. La corteza cerebral está organizada en láminas horizontales, paralelas a la superficie de la corteza, algo sabido desde el siglo XIX. Las láminas se diferencian entre sí por el tipo de neuronas que las forman y sus conexiones, tanto horizontalmente dentro de cada lámina como verticalmente entre diferentes láminas. En 1949, Rafael Lorente de Nó describió la existencia de lo que denominó la “organización fundamental” de la corteza cerebral; esto es, una columna de células perpendicular a la superficie cortical a través de la organización laminar de la corteza



**Figura 8.** Microfotografía de un corte histológico de la corteza occipital de un Macaca Mulatta. A la derecha está la corteza visual primaria, fácilmente distinguible por una línea blanca —línea de Gennari— que la recorre paralelamente a la superficie.



**Figura 9.** Curva de sintonía a la orientación de una célula de V1. La respuesta de la célula cambia dependiendo de la orientación de la barra sobre el campo receptor. Es óptima para una barra con una orientación de 120°, y disminuye cuando la orientación cambia a ambos lados.

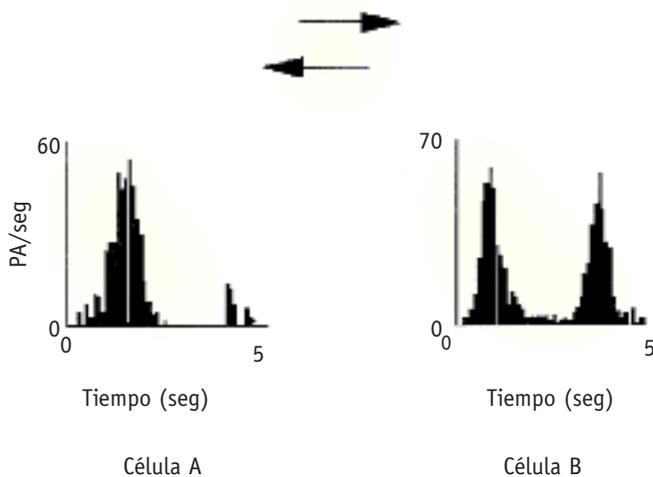
cerebral. Más tarde, Vernon B. Mountcastle, en 1957, describió la organización columnar en la llamada corteza somestésica, con base en estudios electrofisiológicos, y en 1968 David Hubel y Torsten Wiesel demostraron en la corteza visual la existencia de las columnas de dominancia ocular y las columnas de orientación. La organización laminar y columnar de la corteza cerebral es hoy un hecho admitido, aunque sigamos sin conocer cómo se procesa la información sensorial a través de las láminas y columnas.

### La visión estereoscópica

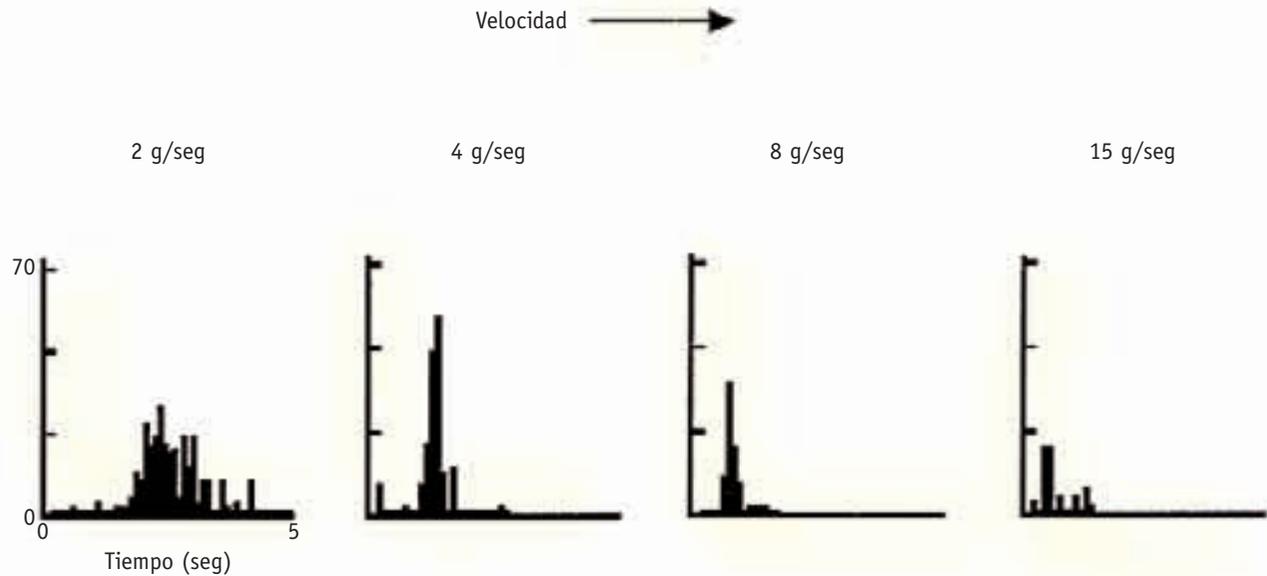
La percepción del relieve de las imágenes y de sus relaciones espaciales depende de varios mecanismos que conducen a la visión en profundidad o *estereopsis*. Nuestro cerebro utiliza indicios llamados pictóricos para determinar las posiciones relativas de los objetos y contribuir así a la visión en profundidad. Estos elementos son los que se usan en pintura, y son bidimensionales; por ejemplo, el ocultamiento de una figura por otra nos permite determinar cuál está delante; las sombras, el tamaño de los objetos o figuras conocidas, la perspectiva o los cambios de luminosidad con la distancia contribuyen a que reconstruyamos la tercera dimensión.

Pero uno de los mecanismos más poderosos para la estereopsis es la disparidad retiniana. Cuando Charles Wheatstone inventó el estereoscopio, en 1838, y David Brewster lo popularizó —añadiéndole un prisma *cum lens*— estuvo claro que las diferencias entre dos imágenes en la retina cuando se mira a un objeto, las llamadas disparidades binoculares, creaban una sensación vívida de profundidad. Esto ocurre porque, debido a la posición de los dos ojos, la retina del ojo izquierdo no recibe exactamente la misma imagen del objeto que la retina del ojo derecho. Pero la invención por Bela Julesz de los conocidos estereogramas de puntos distribuidos al azar (también llamados “ojo mágico”, que estuvieron de moda re-

cientemente) permitió examinar los mecanismos neuronales que subyacen a la percepción en profundidad. Al igual que en el estereoscopio de Wheatstone, con los estereogramas de puntos al azar el ojo derecho y el izquierdo reciben una nube de puntos cuya posición es ligeramente distinta, pero los puntos están correlacionados binocularmente, es decir, hay una dispa-



**Figura 10.** Sensibilidad y selectividad a la dirección del movimiento en neuronas de V1. La célula A muestra selectividad a la dirección del movimiento: el movimiento de la barra de izquierda a derecha provoca un incremento del número de potenciales de acción, pero el movimiento en sentido opuesto no. La célula B es sensible al movimiento de la barra, la respuesta es igual para ambos sentidos del movimiento, pero no es selectiva al movimiento. PA/seg: potenciales de acción/segundo.

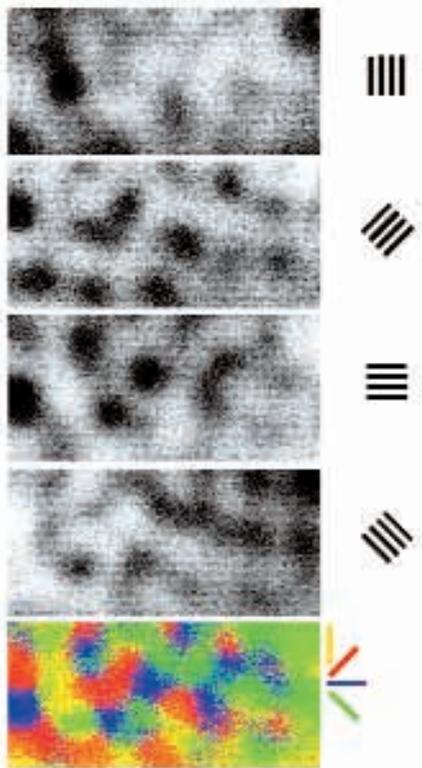


ridad entre cada ojo. Con esta herramienta se estudió la actividad de las neuronas en la corteza visual primaria, encontrándose que sus células se activaban por las disparidades retinianas. Las señales desde dos puntos correspondientes en las dos retinas convergen en la misma neurona binocular en la corteza visual primaria —el primer lugar en la vía visual cuyas neuronas reciben información de las dos retinas— y la imagen se fusiona, induciendo la percepción en profundidad de una imagen única. Lo que ocurre es que las diferentes posiciones espaciales de las imágenes activan campos receptores ligeramente diferentes en las dos retinas, que convergen en una misma neurona binocular. Esta neurona se comporta como un detector de disparidad; responde bien cuando los puntos tienen una disparidad que se empareja con la diferencia en las posiciones de los dos campos receptores. Hay diferentes detectores de disparidad que se activan por diferentes magnitudes (por ejemplo 0.5 grados, 1 grado, etcétera, de disparidad) y signos de disparidad (positiva o negativa).

La percepción en profundidad requiere que las características de una imagen en una retina se emparejen con las características apropiadas de la imagen en la otra retina. Este hallazgo hizo creer que la corteza visual primaria estaba asociada a la percepción consciente de la visión estereoscópica. Utilizando estereogramas de puntos al azar se estudió el mecanismo de emparejamiento entre las dos imágenes de la retina, cuando ambos ojos ven puntos colocados al azar pero correlacionados binocularmente. Con esta técnica se han descrito varias áreas de la corteza cerebral del primate que responden selectivamente a

**Figura 11.** Selectividad a la velocidad de movimiento. Respuesta de una neurona de V1 al desplazamiento de una barra a través del campo receptor de una neurona. A 4g/seg la sintonía de la respuesta de la neurona es óptima, y disminuye con velocidades menores y mayores.

La percepción  
en profundidad requiere  
que las características  
de una imagen en una retina  
se emparejen con las  
características apropiadas  
de la imagen en la otra retina



**Figura 12.** Mapa de orientaciones en la corteza visual. Las cuatro figuras superiores son las imágenes obtenidas al enfocar una cámara digital de alta resolución sobre V1, a una profundidad de 300-600 micras, y promediar la señal registrada durante la estimulación visual. La estimulación se realiza con enrejados con distintas orientaciones (a la derecha de las figuras). Las manchas oscuras representan las regiones de la corteza visual con mayor actividad durante la presentación del estímulo correspondiente. Al fundir esas cuatro imágenes y asignarles un color a la respuesta para cada estímulo, se obtiene el mapa de orientaciones de la figura de abajo. Se puede ver cómo las orientaciones se distribuyen alrededor de unos puntos de giro como molinillos.

la disparidad binocular, pero su existencia no quiere decir que señalen la profundidad estereoscópica. Este hecho se demostró utilizando estereogramas de puntos al azar *anticorrelacionados*, una situación en la que los puntos en un ojo se emparejan geoméricamente con puntos de contraste opuesto en el otro ojo. Estos estereogramas de puntos al azar anticorrelacionados no producen percepción en profundidad, debido a que el proceso de emparejamiento en el cerebro no encuentra una solución consistente. Sin embargo, debido a que los estereogramas anticorrelacionados contienen características binoculares, las neuronas de la corteza visual primaria se activan porque no resuelven el problema de correspondencia. Por lo tanto, las neuronas de corteza visual primaria selectivas a la disparidad no pueden contribuir a la percepción de la profundidad, pero pueden jugar otros papeles, como guiar los movimientos de convergencia y divergencia ocular.

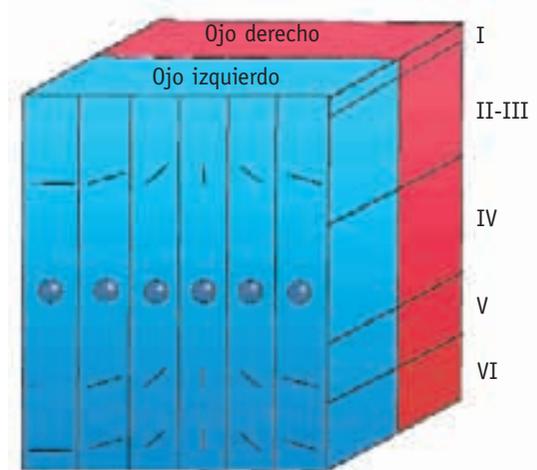
#### Canales de información en el sistema retino-genículo-cortical

La organización de la vía visual que va de la retina a la corteza cerebral (retino-genículo-cortical) parece segregada en tres vías o canales de información: una para determinar *dónde* están los objetos, otra para saber *qué* son esos objetos y otra para determinar su color. Sin embargo, la situación no es tan simple, ya que en cada canal hay células que comparten propiedades con las del otro canal, y los tres canales tienen conexiones entre ellos. La vía M, con su sensibilidad al movimiento y a las frecuencias espaciales bajas (cambios graduales de luminancia) puede detectar con facilidad objetos en movimiento en el campo visual periférico, es decir detectar *dónde* están, pero su baja resolución no le permite identificar de *qué* se trata. Pero esa capacidad para detectar objetos permite desencadenar un movimiento reflejo del ojo hacia ese lugar en el espacio para situar el objeto en la fovea, muy probablemente utilizando otra de las vías que se originan en la retina. Una vez situado en la fovea, se procederá al análisis de qué objeto se trata, por medio de las células P, que gracias a su mayor sensibilidad a las frecuencias espaciales altas (cambios marcados de luminancia) determinarán el color y los detalles finos de la imagen, permitiendo su identificación.

En las láminas más superficiales de la corteza visual primaria se encontró que una enzima de las mitocondrias, la citocromo oxidasa, se acumulaba en zonas restringidas y que, en cortes paralelos a la superficie de la corteza, se visualizaban como

manchas (*blobs*). Muchas de las neuronas localizadas en los *blobs* son selectivas al color y además tienen la propiedad de ser antagonistas al color; es decir, la luz de una cierta longitud de onda sobre el centro del campo receptor activa a la neurona, y una longitud de onda de un color complementario la inhibe, mientras que lo opuesto ocurre cuando la luz cae sobre la periferia del campo receptor. Estas células son sensibles a las frecuencias espaciales bajas (aspectos burdos de las imágenes) pero no muestran selectividad ni a la orientación ni al sentido de la dirección del movimiento, ni son binoculares. Estas propiedades contrastan con las de las neuronas localizadas fuera de los *blobs*, que no muestran sensibilidad al color, pero son selectivas a la orientación de los estímulos, a la disparidad binocular y a las frecuencias espaciales altas (detalles finos de las imágenes). El otro sistema que proviene de las láminas M del núcleo geniculado tiene neuronas sensibles al sentido del movimiento del estímulo, pero también muchas de ellas son selectivas a la orientación y sensibles a la disparidad binocular, aunque ninguna de ellas es selectiva al color.

Por lo tanto, el sistema visual parece especializado para representar solamente una parte del mundo visual; es decir, hay células en la corteza visual primaria selectivas a la orientación de los estímulos, que contribuirían a la percepción de la forma. Otras células son selectivas al movimiento de las imágenes, y contribuirían a la percepción del movimiento. La percepción del color dependería de las células con antagonismo doble (el nombre de células con antagonismo doble hace referencia al hecho de que esas neuronas tienen campos receptores estructurados espacialmente y antagonísticos cromáticamente, y estas características las hacen candidatas a ser la base neuronal del contraste espacial al color y de la constancia al color). La percepción al color muestra contraste espacial (simultáneo) y temporal (secuencial); esto quiere decir que, por ejemplo, el color rojo parece más rojo cuando está rodeado de verde, o cuando viene inmediatamente precedido de verde. Estas características perceptuales tienen su explicación en el comportamiento de estas neuronas, que serían las candidatas a mediar la percepción al color, aunque no hay acuerdo si la percepción del color tiene lugar en la corteza visual primaria (V1) o en otras áreas corticales, especialmente la llamada V4. Es importante señalar que estas neuronas que muestran antagonismo doble al color no son sensibles ni a la orientación ni a la dirección de los movimientos. Este hecho afianza la creencia que el procesamiento de las características de las imágenes —forma, movimiento, color— se procesa a través de canales independientes.



**Figura 13.** Representación de las columnas de dominancia ocular y de orientaciones en un cubo de corteza visual. La superficie de la corteza está arriba (lámina I). Hay columnas alternantes de células que responden a un ojo y al otro (columnas de la dominancia ocular). Perpendiculares a las columnas de dominancia ocular están las columnas de orientación, señaladas con barras cuya orientación va cambiando de columna a columna. En la lámina IV la mayoría de las células no son selectivas a la orientación (indicado con círculos), debido a que reciben la información directamente del geniculado, donde las células no son selectivas a la orientación. Las columnas de dominancia ocular cruzan perpendicularmente las columnas de orientación.

### Correlación entre actividad neuronal y percepción

Aunque la visión proporciona una representación perceptiva del ambiente que nos rodea, nos permite interactuar con los objetos de ese ambiente, y para ello el cerebro detecta sus características (color, forma, movimiento, profundidad), las codifica en la actividad neuronal, y utiliza esas señales para su identificación y manipulación. Cada área cortical, aunque especializada en una submodalidad visual, participa en diferentes procesos relacionados. Ya que en la actividad neuronal de la corteza visual primaria (V1) existe una representación fiel de las características de los objetos, esta actividad podría ser la base de funciones cognitivas como la percepción. Estudios realizados en monos entrenados a discriminar la orienta-

El síndrome  
de prosopagnosia  
consiste en la incapacidad  
para reconocer  
una cara familiar  
o caras nuevas

ción de líneas condujeron a la conclusión que las neuronas de la corteza visual primaria tienen una capacidad de discriminación menor que la que los propios sujetos manifiestan psicofísicamente. La información de las submodalidades visuales que reciben V1 y V2 se envía a otras áreas de la corteza cerebral —vías dorsal y ventral— donde ocurre un procesamiento más elaborado, presumiblemente debido a la convergencia de información de varios orígenes. Las áreas V1 y V2 están conectadas con la corteza inferotemporal, perteneciente a la vía ventral, y ha sido en esta área cortical donde se ha descrito una correlación entre la discriminación de la orientación de líneas y la actividad neuronal evocada por esas líneas.

El síndrome de prosopagnosia es una agnosia visual que consiste en la incapacidad para reconocer una cara familiar o caras nuevas, y con frecuencia está asociada a lesiones bilaterales de las regiones entre el lóbulo occipital y temporal. Hay células en el área inferotemporal que responden selectivamente a caras o a determinadas expresiones y se denominan “células faciales”. Estas células se aproximan al detector ideal, ya que responden a una orientación particular de una cara, o de diferentes animales; algunas se activan por una cara que

ha sido vista con anterioridad, indicando que están “reconociendo” la cara.

Por lo tanto, las primeras etapas de la vía visual (V1 y V2) no parecen implicadas en procesos cognitivos, y es en etapas posteriores donde parece que ocurren estos procesos. Otra de estas áreas, importante para la percepción del movimiento, es la llamada área medio temporal, o V5. En el área medio temporal se ha descrito una buena correlación entre la discriminación de la dirección de movimiento y la actividad neuronal.

Aunque en la corteza visual primaria hay neuronas sensibles a la disparidad, no se ha encontrado una buena correlación psicofísica entre actividad neuronal y percepción de la profundidad. Por esta razón se exploraron otras áreas visuales en primates a los que se les enseña a señalar la detección de una imagen por delante o por detrás del plano de fijación, y en los que se determina psicofísicamente el resultado de la decisión. Simultáneamente, se registró la actividad de las neuronas del área medio temporal, determinando su selectividad a la disparidad, y se observó que se correlacionaba con la función psicométrica de detección de la profundidad. Lo más interesante es que cuando se estimulan eléctricamente las neuronas de una disparidad determinada, el juicio emitido por el mono se altera en dirección al de la disparidad de la neurona. Ésta ha sido la mejor demostración de que las neuronas del área medio temporal pueden participar en la percepción estereoscópica de la profundidad.

Vemos, por lo tanto, que aunque las áreas corticales están especializadas en el procesamiento de una submodalidad visual, esto no quiere decir que no procesen además otras submodalidades relacionadas, como es el caso del área medio temporal, que participa en la percepción del movimiento de objetos, de la forma a partir del movimiento, y de la estereopsis, características de las imágenes muy relacionadas entre sí.

En los *blobs* de las áreas V1 (corteza visual primaria) y en V2 hay neuronas que responden al color o, más exactamente, a la composición de las longitudes de onda, pero no parece que estas áreas estén implicadas en la percepción del color, debido a que el color que perciben permanece estable a pesar de que cambie la composición de la longitud de onda de la luz (constancia al color). Las neuronas de los *blobs* sensibles al color en la corteza visual primaria (V1) se conectan con zonas bien definidas de V2, y desde V2 a V4. La lesión de V4 en el hombre produce una pérdida de la visión en color (acromatopsia) caracterizada porque estos enfermos ven el mundo en tonos grises. Dependiendo de la extensión de la lesión de V4, hay enfer-

mos que perciben colores de manera inestable, ya que cambian con las condiciones de iluminación del ambiente. Sin embargo, estos enfermos pueden distinguir longitudes de onda, aunque no puedan asignarles un color, y esta capacidad depende de las áreas no dañadas (V1 y V2). La especialización de V4 no se restringe al color, ya que esta área cerebral está también implicada en el procesamiento de dos aspectos íntimamente ligados al color: la luminancia y las formas.

Estas observaciones proporcionan indicios de cómo se distribuye la información a través de las sucesivas etapas de procesamiento de la submodalidad visual. Cada etapa o nodo (V1, V2, V4) tiene muchas vías de salida para diferentes áreas corticales, indicando que la misma información estará disponible para varias áreas que la necesiten. Además, en cada nodo y también entre nodos hay muchas conexiones. Por ejemplo, en V1 y en V2 hay conexiones entre los compartimientos de las submodalidades de color y movimiento, y entre éstos y V4 y V5, y desde V4 y V5 hay conexiones con V2 que influirán en las propiedades de sus neuronas. De esta manera, color y movimiento estarán relacionados. El hecho de que la lesión de V4 produzca acromatopsia, pero que los enfermos puedan seguir distinguiendo entre diferentes longitudes de onda (pero no puedan asignarles un color) indica que los nodos intactos siguen proporcionando su información.

Los canales de información de las submodalidades visuales, y esto es extensible al funcionamiento del cerebro, no tienen un área o destino final donde todos los canales converjan. Por el contrario, el sistema funciona de manera distribuida: los nodos están interconectados, y dependiendo de las necesidades, se selecciona una combinación determinada de nodos. Este sistema proporciona un elevadísimo número de repertorios posibles, con ahorro de tiempo de procesamiento.

### El problema de la percepción global

La existencia de canales paralelos especializados para transmitir información de las características de las imágenes, tales como forma, color, movimiento y profundidad, plantea la pregunta de cómo se logra la visión unitaria de todas esas características. Si la corteza visual primaria mantiene los canales de información independientes, y el procesamiento de las características de la imagen ocurre casi sincrónicamente en varias áreas corticales, la visión unitaria de la imagen podría ocurrir en otra parte de la corteza cerebral donde una o varias células conjunten toda la información necesaria, o porque varias áreas

de la corteza cerebral orquesten su actividad de manera que proporcionen una visión global. Ni la anatomía ni la fisiología proporcionan evidencia de la existencia de una célula o área cerebral donde se conjunte toda la información; no existe una *estación final* para el flujo de información procedente de las áreas corticales y subcorticales que procesan las diferentes submodalidades sensoriales. La hipótesis más plausible es que la información se distribuya entre los nodos del sistema distribuido, adquiriendo relevancia unos u otros nodos dependiendo del procesamiento necesario en cada momento. Y aunque hay teorías que tratan de explicar como se puede realizar la selección de nodos y la percepción global, el mecanismo fisiológico es aún un misterio.

### Bibliografía

- Hubel, David H. (1988), *Eye, Brain and Vision*, W. H. Freeman.  
 Livingstone, Margaret (2002), *Vision and Art*, Harry N. Abrams.  
 Gregory, Richard L. (1998), *Eye and Brain*, Oxford University Press.  
 Zeki, Semir (1993), *Vision and the Brain*, Blackwell.  
 Milner, David y Melvyn A. Goodale (1995), *The Visual Brain in Action*, Oxford University Press.  
 Palmer, Stephen E. (1999), *Vision Science*, Bradford Books, MIT Press.

---

**Carlos Acuña Castroviejo** es catedrático de fisiología en la Facultad de Medicina de la Universidad de Santiago de Compostela. Su trabajo de investigación se centra en el estudio de los mecanismos del procesamiento de la información visual y control visomotor, y las funciones cognitivas superiores. Ha impartido seminarios y conferencias en universidades, centros de investigación y fundaciones españolas y extranjeras. Es autor de numerosos trabajos de investigación, capítulos de libros, así como de artículos de divulgación en el campo de la neurociencia, y ha dirigido 15 tesis doctorales. Es miembro de la *Society for Neurosciences* (EUA), la Sociedad Española de Neurociencia, y el *Forum of European Neuroscience*.  
 carlos.acuna@usc.es