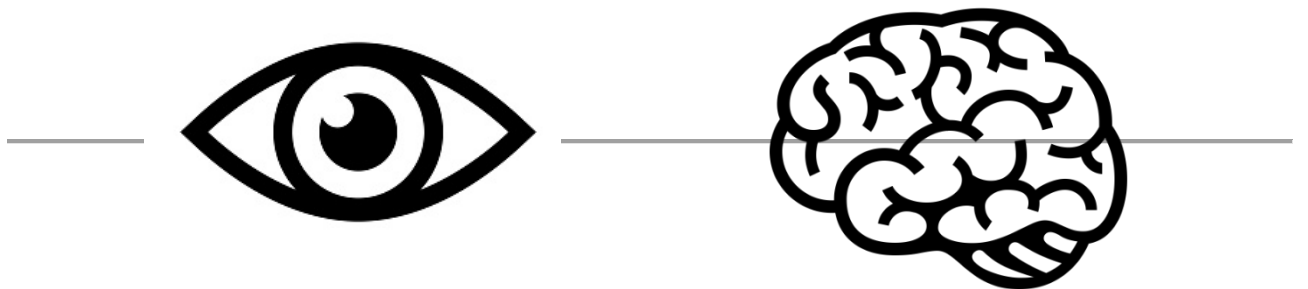




FACULTAD DE BIOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

Neurofisiología de la visión

Neurophysiology of vision



TRABAJO FIN DE GRADO
GRADO EN BIOLOGÍA. CURSO 2022-2023

Autor: Adrián Blanco de la Iglesia

23TFG305

RESUMEN

La visión es la modalidad sensorial más importante en la mayoría de las especies del orden Primates, que incluye al ser humano. Por esta razón, la investigación que históricamente se ha realizado, acerca de los mecanismos fisiológicos que constituyen la base de la misma, es muy extensa. Pese a ello, y como ocurre con muchas de las cuestiones relacionadas con el sistema nervioso, nuestro conocimiento acerca de la visión es escaso, si lo comparamos con todos los interrogantes que quedan por desentrañar. En este Trabajo de Fin de Grado se pretende describir cómo se organiza el sistema visual, las estructuras que lo conforman, y cómo estas se comunican entre sí. Además, a lo largo de la memoria se describe cómo va teniendo lugar el procesamiento de la información visual a lo largo de todos los niveles de las vías visuales, desde la estimulación de las células fotorreceptoras de la retina (bastones y conos), hasta la llegada e integración de los estímulos nerviosos en la corteza cerebral; así como las bases celulares y nerviosas que hacen posible dicho procesamiento.

ABSTRACT

Vision is the most important sensory modality of most of the species of the Primate Order, in which the human being is included. Because of this fact, a quite extensive research has been developed historically, focusing on the physiological mechanisms involved in the visual process. Despite this, and as it usually happens for most of the issues related to the nervous system, our current knowledge in this field is pretty scant, in comparison with the things that are left to be discovered. In this work, we will describe how the visual system is organized, the structures that make it up, and how they are connected with each other. Moreover, we will describe how visual processing happens along every level of the visual pathway, from the stimulation of retinal photoreceptor cells (rods and cones) to the arrival and integration of the signals in the brain cortex. Furthermore, we will describe the cellular and nervous basis of the visual information processing.

ÍNDICE

1. Introducción y objetivos	1
2. El ojo como sistema óptico.....	1
3. Estructura de la retina.....	2
4. Las células fotorreceptoras y la fototransducción	3
5. Interneuronas y circuitos retinianos	5
6. Las células ganglionares y el concepto de campo receptor	7
7. Vías “centrales” de la visión.....	10
7.1. El núcleo geniculado lateral del tálamo.....	11
7.2. La corteza visual primaria y otras áreas corticales	12
7.2.1. Organización de la corteza visual primaria	13
7.2.2. Tipos de neuronas de las áreas visuales.....	15
7.2.3. Las dos vías fundamentales para el análisis de la información visual.....	17
8. Conclusión.....	19
9. Bibliografía.....	20

1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

La visión es la modalidad sensorial con mayor relevancia en básicamente todas las especies del orden Primate. El proceso de la visión implica transformar la luz, reflejada por los objetos que nos rodean, en una imagen mental. Este proceso es enormemente complejo y comienza en el ojo, un órgano sensorial cuya función es enfocar la luz en una capa fotosensible: la retina. En la retina, las células fotorreceptoras transducen la energía electromagnética de la luz en señales eléctricas. Estas señales son transmitidas, a través de fibras nerviosas, hacia zonas superiores del sistema nervioso central (SNC), donde se procesan para formar las imágenes que percibimos.

El objetivo de este trabajo es describir los mecanismos principales implicados en la visión. Se describirán las estructuras ópticas del ojo y su papel en la formación de la imagen, y explicaremos las vías intrínsecas de la retina, implicadas en el procesamiento de la información. Por último, se describirá la principal vía nerviosa, que conduce la información desde las células de la retina hacia la corteza visual, y los principales centros responsables de la integración de las señales visuales.

2. EL OJO COMO SISTEMA ÓPTICO

Los primeros órganos que participan en la percepción visual del entorno son los ojos: unos instrumentos ópticos encargados de proyectar adecuadamente la imagen visual en la retina. Atendiendo a su anatomía (Fig. 1), pueden hallarse tres capas en su pared⁽³⁶⁾. Del exterior hacia el interior encontramos en primer lugar la **esclerótica**, que aporta la mayor parte de la solidez estructural al globo ocular. En su porción anterior presenta una especialización, llamada **córnea**, un epitelio transparente, a través del cual la luz penetra en el ojo. Por debajo de la esclerótica se encuentra la **coroides**, una membrana muy vascularizada y rica en pigmentos, que contribuye a la absorción del exceso de luz que entra al globo ocular. Finalmente, la capa más interna es la **retina**, capa fotosensible sobre la cual se proyecta la imagen visual, que se describe posteriormente. La retina deriva embriológicamente del diencéfalo, por lo que forma parte del SNC.

En un corte transversal del ojo podemos apreciar una serie de estructuras fundamentales para la proyección de la imagen en la retina⁽³⁴⁾: en primer lugar, el ojo está dividido en tres cámaras: anterior, posterior y vítrea. Todas ellas contienen fluido transparente, el humor acuoso en las dos primeras, y el humor o gel vítreo, en la cámara vítrea. Entre la cámara anterior y posterior encontramos el **iris**: un conjunto de fibras musculares pigmentadas, muy importante en los mecanismos de acomodación ocular y de adaptación a distintas intensidades luminosas. Consta de fibras circulares y radiales, cuyo grado de contracción está controlado por el sistema nervioso vegetativo. En su centro presenta una abertura, la **pupila**, a través de la cual los rayos luminosos

acceden al interior del ojo. Separando la cámara posterior y vítrea se encuentra el **crystalino**, una lente biconvexa y transparente, anclada al músculo ciliar por medio de unas fibras denominadas ligamentos suspensorios, y fundamental tanto para la proyección de la imagen en la retina, como en la acomodación ocular, puesto que su curvatura es susceptible de ser modificada mediante la contracción del músculo ciliar.

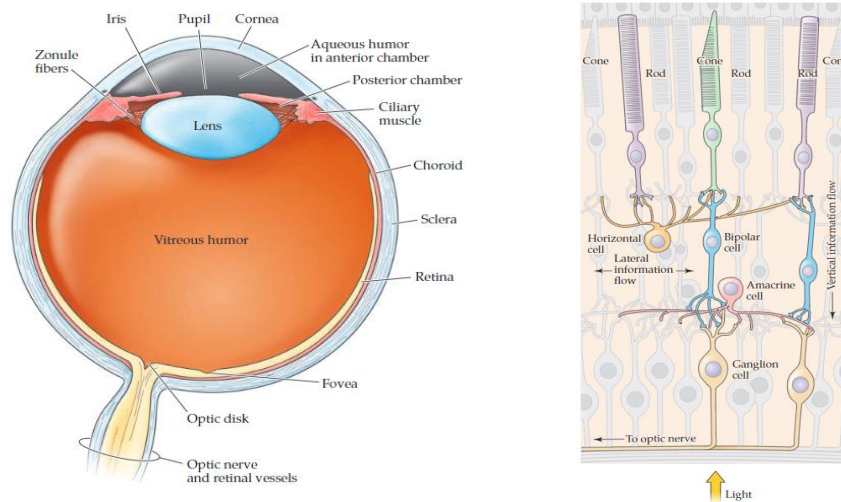


Fig. 1: En el esquema de la izquierda se representan las principales estructuras anatómicas del ojo. En el de la derecha, figuran los principales tipos celulares de la retina y su disposición en dicha estructura. Ambos, de Purves D. et al.(2018)

Uno de los aspectos más relevantes de la anatomía del ojo es que este consta de cuatro superficies de refracción: la separación aire-cara anterior de la córnea, la separación cara posterior de la córnea-humor acuoso, la separación humor acuoso-cara anterior del cristalino, y la separación cara posterior del cristalino-humor vítreo. Estas superficies desvían los rayos luminosos y permiten que el poder de refracción de un ojo emétrope (con capacidad normal de proyección en la retina) sea, en promedio, y mirando a un objeto en la distancia, de unas 59 dioptrías. Además, el sistema de lentes del globo ocular representa una lente biconvexa y, como tal, hace que la imagen proyectada sobre la retina se encuentre invertida⁽¹⁸⁾.

3. ESTRUCTURA DE LA RETINA

La retina, en el ser humano, está formada por 10 capas bien diferenciadas⁽¹⁸⁾. Estas capas, clásicamente se han catalogado como nucleares y plexiformes, en función de si contienen los somas de las neuronas retinianas, o sus prolongaciones. Desde la capa que da hacia el humor vítreo (y por ende, la que recibe en primer lugar la luz) hasta la más externa, nos encontramos, en primer lugar, con las **células ganglionares** (CG) (cuyos axones constituyen el nervio óptico), las **células bipolares** (las cuales reciben sinapsis de las células fotorreceptoras y hacen sinapsis con las ganglionares), y las **células amacrinas** y **horizontales**. Las células amacrinas, establecen sinapsis con las CG o con las bipolares, mientras que las horizontales son más externas, y hacen sinapsis,

fundamentalmente, con las células fotorreceptoras, situadas en la siguiente capa. Las **células fotorreceptoras** contienen el pigmento fotosensible o fotopigmento, y son responsables de iniciar la respuesta a la luz. Por último, la capa más externa de la retina es el epitelio pigmentario, una capa de células que contienen melanina, pigmento oscuro que reduce el grado de reflexión de la luz; así como vitamina A (retinol). Esta molécula es el precursor del **11-*cis*-retinal** que, como se menciona más adelante, es el cromóforo de las distintas moléculas de fotopigmento que podemos encontrar en las células fotorreceptoras.

Como acabamos de describir, las capas de la retina están distribuidas de tal manera que las células fotorreceptoras se localizan en profundidad en la retina. Esto implica que la luz debe atravesar todas las demás capas hasta alcanzar a los fotorreceptores. Sin embargo, esto no es así en una zona de la retina, denominada **fóvea**, en la cual todas las capas de células, situadas por encima de las fotorreceptoras, se encuentran desplazadas hacia los lados⁽⁵⁾. De esta manera, la luz puede incidir directamente sobre los fotorreceptores, logrando una agudeza visual considerablemente mayor. La fóvea, y más concretamente su región central, la foveola, es el punto de la retina en el que se enfoca la imagen. Además, la fóvea sirve como punto de referencia para dividir a la retina en dos partes: la hemirretina nasal, que sería aquella que abarca desde la fóvea hacia la parte de la retina más cercana al eje sagital del cuerpo (“hacia la nariz”), y la hemirretina temporal, que va desde la fóvea hacia la parte de esta estructura que se halla más próxima al hueso temporal.

4. LAS CÉLULAS FOTORRECEPTORAS Y LA FOTOTRANSDUCCIÓN

En la retina, podemos encontrar dos tipos de células fotorreceptoras: los conos, y los bastones⁽²⁸⁾. Estas células tienen una estructura constituida por tres segmentos funcionales: la terminal o cuerpo sináptico, con el que establecen sinapsis con las células bipolares; el segmento interno, que contiene el núcleo y los orgánulos; y el segmento externo. La morfología de este último difiere entre conos y bastones, y es lo que les da nombre a estas células: en el caso de los bastones, este segmento es más o menos alargado, mientras que en el de los conos, tiene forma, precisamente, cónica. En ambos casos, los segmentos externos están formados por estructuras membranosas, que contienen grandes cantidades de fotopigmento (formado por una apoproteína y el cromóforo 11-*cis*-retinal⁽⁴⁸⁾). Una diferencia entre conos y bastones es el fotopigmento que contienen:

- **Bastones:** todos ellos presentan el fotopigmento rodopsina, el cual presenta su máximo de absorción para la luz de 505 nm de longitud de onda.
- **Conos:** en los primates, incluido el ser humano, se han encontrado tres tipos distintos de conos, cada uno de ellos con un fotopigmento distinto⁽⁴⁶⁾: **conos S**, con su máximo de absorción para

longitudes de onda corta, de unos 445 nm; **conos M**, con el máximo de absorción para longitudes de onda más o menos intermedias, de unos 535 nm; y los **conos L**, con el máximo de absorción para longitudes de onda largas, de en torno a 570 nm.

La diferencia entre los fotopigmentos de los tres tipos de conos radica en la apoproteína, puesto que el cromóforo para todos ellos es el 11-*cis*-retinal. La existencia de tres tipos de conos con distinta sensibilidad a luz es la base de la visión en color: la proporción de cada tipo de cono que se active en la región de la retina sobre la que se proyecta la imagen de un determinado objeto visual, determinará la interpretación que las áreas corticales hagan del color del mismo⁽⁴⁹⁾.

Esta es solo una de las diferencias que podemos encontrar entre conos y bastones, dado que existen otras muchas:

- Su cantidad y su distribución en la retina son muy distintas⁽¹⁰⁾. Los bastones son más abundantes que los conos (100 millones vs 6 millones por retina), y se distribuyen por toda la retina excepto en la fovea. Aquí, solamente aparecen conos, y en una cantidad muy superior a la de la retina periférica.
- Su sensibilidad a la luz es, también, distinta⁽²⁵⁾. Los bastones presentan una mayor sensibilidad, por lo que pueden ser estimulados con una baja intensidad luminosa, mientras que los conos requieren de mayores intensidades de luz para ser estimulados. Por otra parte, la velocidad de regeneración del fotopigmento de los bastones es bastante lenta⁽⁵²⁾, al contrario que en los conos^(3,42). Esto implica que los bastones acaban por saturarse en condiciones fotópicas (de alta luminosidad), pero cuando las condiciones son escotópicas (baja luminosidad), apenas habrá conos activos y la información visual será ofrecida de manera casi íntegra por los bastones.
- Las vías retinianas de conos y bastones son distintas⁽⁵⁵⁾. Esto se detalla en el siguiente apartado.

Pese a sus diferencias, ambos tipos de células fotorreceptoras son muy similares respecto a los mecanismos de transducción del estímulo. Estas células se encuentran, en reposo (es decir, en oscuridad), algo despolarizadas, con un potencial de membrana de unos -30 mV. Sin embargo, cuando su fotopigmento se depleciona como consecuencia de la isomerización del cromóforo por la luz, se activa una cascada de señalización que produce un descenso en los niveles citosólicos de monofosfato de guanosina cíclico (cGMP), con el consiguiente cierre de los canales de Na⁺ del segmento externo (los cuales se abren en presencia de cGMP). Esto implica que la conductancia transmembranal al Na⁺ disminuye, de tal manera que se reduce su flujo de entrada en la célula, produciéndose una hiperpolarización de la misma^(14,30). Como ocurre en prácticamente todas las células con capacidad de modificar su potencial de membrana, cuando se hallan despolarizadas

liberan neurotransmisor (en el caso de conos y bastones, glutamato (Glu)), pero cuando se hiperpolarizan, lo liberan en menor cantidad, o dejan de liberarlo. En definitiva, lo que pareciera ser el estímulo para la visión, la luz, inhibe la liberación de neurotransmisor en lugar de aumentarla.

5. INTERNEURONAS Y CIRCUITOS RETINIANOS

En la retina pueden encontrarse varios tipos de interneuronas, que median la conexión entre las células fotorreceptoras y las CG. Los circuitos que forman estas células dentro de la retina son altamente complejos pero fundamentales, puesto que permiten que exista un cierto grado de procesamiento y filtrado de la información, ya a este nivel de la vía visual ⁽³¹⁾. Las interneuronas retinianas, al igual que conos y bastones, no producen potenciales de acción, sino que generan y transmiten potenciales electrotonicos. Esto tiene sentido, dado que las distancias que debe recorrer el potencial son muy pequeñas. Sin embargo, sí se han detectado potenciales de acción de manera ocasional en algunos tipos de células amacrinas, cuyo sentido fisiológico se desconoce⁽¹⁸⁾.

Las primeras interneuronas de los circuitos retinianos son las **células bipolares**, con las cuales establecen sinapsis las fotorreceptoras. Existen diferencias entre la conexión de bastones y conos con las bipolares: en el caso de los bastones, en toda la retina periférica, grandes cantidades de estos establecen sinapsis con cada célula bipolar, de manera que existe un altísimo grado de convergencia. Sin embargo, en el caso de los conos, un número reducido de los mismos establece sinapsis con cada célula bipolar en la retina periférica; y en la fovea, la mayor parte de estas conexiones son uno a uno: un cono con cada célula bipolar. Lógicamente, este bajísimo, o nulo, grado de convergencia en las vías de conos implica una mayor agudeza visual, ya que la información ofrecida por cada uno de ellos se transmite por las células bipolares sin mezclarse con la que aportan otros⁽²⁶⁾.

Se han descrito dos tipos de células bipolares, dependiendo de su respuesta a la recepción de Glu de las células fotorreceptoras ⁽¹³⁾:

- **Células bipolares “ON” o despolarizantes:** sus receptores de Glu son del tipo metabotrópico; es decir, receptores acoplados a proteínas G que, al recibir su ligando, activan una cascada de señalización intracelular que lleva al cierre de canales de cationes, provocando que la célula se hiperpolarice. De esta manera, estas células se despolarizarán, precisamente, cuando reciban menores o nulas cantidades de Glu, por ende, cuando las células fotorreceptoras sean iluminadas. La despolarización de las células bipolares, al igual que en todas las demás, incrementa la liberación de neurotransmisor a su sinapsis con las CG, el cual es también Glu y que siempre será excitador para las ganglionares.

- Células bipolares “OFF” o hiperpolarizantes: sus receptores de Glu son del tipo ionotrópico; es decir, son canales catiónicos operados por ligando, que se abren al unirse al Glu. De esta manera, estas células se despolarizan cuando reciben neurotransmisor de las células fotorreceptoras, por lo tanto, cuando estas no se encuentran iluminadas.

Existe otro criterio para su clasificación, y este es la morfología de su extremo dendrítico ⁽¹³⁾:

- Células bipolares enanas: su extremo dendrítico no se ramifica, de manera que solo establecen sinapsis con un cono; y su axón contacta con CG de tipo P (que se describen más adelante). Se encuentran junto a la fóvea.
- Células bipolares difusas: así llamadas por tener su extremo dendrítico de ramificado a profusamente ramificado, de tal forma que reciben sinapsis de gran cantidad de células fotorreceptoras a la vez. Son las que se encuentran en toda la retina periférica, y establecen sinapsis con las CG de tipo M.

El siguiente tipo de interneuronas que trataremos son las **células horizontales**. Estas células tienen unas prolongaciones muy ramificadas que discurren paralelas a la superficie de la retina y reciben sinapsis de las células fotorreceptoras, y la establecen con células bipolares. Por la enorme extensión que pueden tener sus árboles dendríticos, y gracias a que comunican unas con otras por medio de uniones comunicantes (uniones GAP)⁽³³⁾, las células horizontales son capaces de monitorizar el grado de excitación de las células fotorreceptoras de amplias regiones de la retina (siendo el Glu que liberan siempre excitador para estas células horizontales), integrarlos, y generar o no un potencial local en su membrana, de manera que liberarán o no, neurotransmisor hacia la sinapsis con las propias células fotorreceptoras. Este neurotransmisor es siempre GABA (Ácido γ -Aminobutírico), el cual se comporta como inhibidor, dado que sus receptores son ionotrópicos, concretamente canales de Cl⁻, cuya entrada hiperpolariza al cuerpo sináptico de las células fotorreceptoras, que es donde se localizan estos receptores. De esta manera, la función de las células horizontales será reforzar la hiperpolarización activada por luz, y reducir la despolarización que implica su ausencia. Así, las células horizontales controlan indirectamente la actividad de las células bipolares y, en consecuencia, la de las ganglionares subyacentes⁽²⁶⁾.

El último tipo de interneuronas que se ha descrito en la retina son las **células amacrinas**. Se conocen más de 30 tipos de células amacrinas, y se ha visto que la mayoría se comportan como interneuronas inhibitoras⁽³²⁾, que llevarían a cabo funciones similares a las de las células horizontales, aunque serían excitadas por células bipolares en lugar de fotorreceptoras; y que pueden afectar a las propias células bipolares, o a las células ganglionares. Además, un tipo particular, las células amacrinas AII, parecen mediar la convergencia de vías de bastones y conos en

buena parte de la retina de la siguiente manera: los conos y bastones harían sinapsis con sus respectivas células bipolares. Aquellas que reciben sinapsis de conos, la harían a su vez con una célula ganglionar, mientras que las que las reciben de bastones, la harían con una célula amacrina AII, la cual contactaría con la misma célula ganglionar antes mencionada⁽²⁶⁾.

6. LAS CÉLULAS GANGLIONARES Y EL CONCEPTO DE CAMPO RECEPTOR

Las CG son el último tipo de neuronas que podemos encontrar en la retina, y el único que es capaz de producir potenciales de acción cuando son excitadas (a excepción de algunas células amacrinas, como ya se comentó). Sus axones constituyen el nervio óptico, en cada uno de los ojos, cuya base es el disco óptico. El número de CG que encontramos en la retina es apenas en torno a un 1% del de células fotorreceptoras⁽⁹⁾, lo cual pone de manifiesto un elevado grado de convergencia, y por lo tanto, de integración, ya en esta estructura.

Quizás, el hecho más relevante acerca de la fisiología de estas células es que los cambios en su actividad se ajustan a los distintos niveles de luminosidad que se manifiestan en sus **campos receptores**. Este concepto hace referencia a aquella porción de la retina que presenta la capacidad de modular, de forma excitatoria o inhibitoria, la actividad de una determinada neurona de una vía visual, en este caso, una célula ganglionar^(18,26).

Desde hace décadas se conoce que los campos receptores de las CG se ajustan, aproximadamente, a un área circular central rodeada por un anillo concéntrico a la misma, de células fotorreceptoras retinianas, cuya estimulación por luz produce el efecto opuesto al de la región central sobre la actividad de la célula ganglionar⁽⁸⁾. Es por esta morfología que se les conoce como **campos receptores de tipo centro-contorno**, típicos tanto de estas células como de las células del núcleo geniculado lateral (NGL) del tálamo. El centro estaría formado por aquellas células fotorreceptoras que establecen sinapsis con una determinada célula bipolar, y el contorno por células fotorreceptoras que, pese a no presentar comunicación sináptica directa con la célula bipolar, sí son capaces de modular su actividad y, en consecuencia, la de la célula ganglionar subyacente.

En función de cómo module la actividad de estas neuronas la incidencia de luz en distintas partes del campo receptor, pueden distinguirse dos tipos de CG:

- Con centro ON y contorno OFF: iluminar regiones del centro del campo receptor aumenta la frecuencia de disparo de potenciales de acción (esto es, la actividad) de la célula ganglionar, mientras que hacerlo en el contorno provocaría una disminución de dicha frecuencia. La base de este fenómeno radica en que la célula bipolar que hace sinapsis con dicha célula ganglionar,

y que las recibe de células fotorreceptoras del centro del campo receptor, es del tipo “ON”: activada por luz, inhibida por Glu. De esta manera, al iluminarse esta región central se reduciría la liberación de Glu por las fotorreceptoras, aumentando la actividad de la bipolar. La célula bipolar liberaría Glu hacia la sinapsis con la ganglionar, que se despolarizaría⁽²⁶⁾. El efecto del contorno del campo receptor sobre la célula ganglionar (que la iluminación en el mismo disminuya la actividad eléctrica de dicha célula) está mediado por un mecanismo más complejo, en el que participan las células horizontales. Cuando el contorno no se encuentra iluminado, las células fotorreceptoras que en él se localizan liberan grandes cantidades de Glu hacia la sinapsis con las células horizontales, quienes se activan, aumentando la liberación de GABA hacia el cuerpo sináptico de las células fotorreceptoras del centro del campo receptor, provocando la apertura de los canales de Cl^- en la membrana de los fotorreceptores. Esto produce una reducción aún mayor en la liberación de Glu que la solamente inducida por la luz. Por ello, iluminar el contorno reduce la actividad de la célula ganglionar, ya que se pierde esta inhibición de la liberación de Glu por las células fotorreceptoras del centro por falta de actividad de las células horizontales⁽⁴⁰⁾. Esto mismo se representa de manera esquemática en la Fig. 2.

- **Con centro OFF y contorno ON:** su funcionamiento es análogo al anteriormente descrito, con la diferencia de que el efecto de cada región del campo receptor sobre la célula ganglionar es exactamente el contrario. Esto se debe a que, en este caso, la célula bipolar que hace sinapsis con la ganglionar, y que recibe sinapsis directamente de aquellas células fotorreceptoras del centro del campo receptor, es del tipo OFF: se inhibe en presencia de luz por ser activada por Glu. También se representa en la Fig. 2.

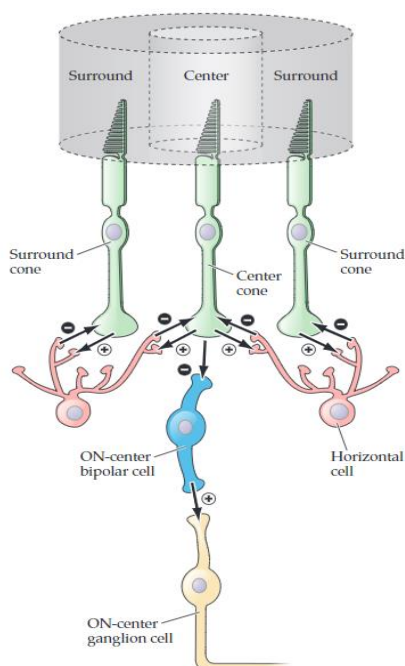


Fig. 2: Propuesta de los circuitos neuronales retinianos que darían lugar a los campos receptores de células ganglionares. Se representa en esta figura un campo receptor de centro ON contorno OFF, como pone de manifiesto el hecho de que la célula bipolar es del tipo ON. Nótese cómo la interacción del contorno del campo receptor para la célula ganglionar y, en primera instancia, la bipolar representada estaría mediado por células horizontales, que establecen sinapsis inhibitorias con los fotorreceptores del centro del campo receptor. Este esquema es una simplificación de lo que ocurre en una retina real, dado que en lugar de considerar la potencialmente elevada cantidad de células que conformarían cada una de las regiones del campo receptor, toma a unas pocas en representación de todas las demás, que no aparecen en la figura. De Purves D. et al. (2018)

El hecho de que los campos receptores de las CG tengan esta estructura, justifica una de las principales cuestiones respecto del procesamiento visual a nivel de la retina: esta estructura es mucho más sensible a contrastes luminosos y objetos en movimiento que a una iluminación, o falta de la misma, difusa⁽⁵⁴⁾. Esto explica la existencia de reflejos oculomotores, llamados microtremores oculares, que logran pequeños movimientos en la imagen visual manteniendo la vista fijada en un cierto punto, estimulando de forma activa a las CG⁽²⁶⁾. En cualquiera de estos dos últimos supuestos (que haya iluminación difusa o ausencia de iluminación), la actividad excitatoria de una de las partes del campo receptor de las ganglionares compensaría la inhibitoria de la opuesta, de tal forma que no se registran cambios significativos en la actividad de estas células. Sin embargo, un borde de un objeto, en el que se hace patente un contraste en la luminosidad, así como un objeto en movimiento en la escena visual, provocarían cambios en la actividad de las células fotorreceptoras de distintas porciones de los campos receptores de distintas CG, provocando cambios en sus actividades eléctricas, y evitando su adaptación al estímulo y el cese de respuesta⁽²⁶⁾.

Existe otra clasificación de las CG basada en otros criterios que permiten agruparlas, en el caso de la retina de los primates, en dos tipos ⁽⁴⁵⁾:

- Células P o enanas: así llamadas porque sus axones se dirigen hacia las capas parvocelulares del NGL del tálamo, que se describen más adelante. Estas células se caracterizan por tener campos receptores pequeños, y por generar respuestas lentas y, en general, sostenidas en el tiempo. Reciben información mayoritariamente de conos, y se localizan fundamentalmente junto a la fovea. Representan en torno al 70% de todas las CG de la retina de los primates.
- Células M o en parasol: así llamadas porque sus axones se dirigen hacia las capas magnocelulares del NGL talámico. Sus campos receptores son de gran tamaño, y sus respuestas son rápidas y generalmente transitorias. Reciben información principalmente de bastones, y se encuentran fundamentalmente en la retina periférica. Suponen alrededor de un 10% de las CG de la retina de los primates.

Por estas características, las **células P** serían las responsables de una **visión fina**, de elevada agudeza y nitidez; mientras que las **M** no permitirían sino formar una **imagen** más o menos borrosa, y **pobre en detalles**. Pese a ello, su función es fundamental desde el punto de vista de la supervivencia: por sus grandes campos receptores, pueden responder a la entrada de objetos en amplias regiones del campo visual, y por su capacidad de **respuesta rápida**, permiten activar distintos reflejos para responder a dicho objeto: centrarlo en la fovea para reconocerlo, activar respuestas de huida, etc.^(18,45)

Por otro lado, vemos cómo entre estos dos tipos principales de CG, suman el 80% del total. El otro 20% estaría representado por otra casi veintena de tipos de CG que se han descrito en la retina de los primates como, por ejemplo, las CG biestratificadas⁽¹¹⁾, las cuales presentan un pigmento propio, la melanopsina, y que contribuyen al ajuste de ritmos circadianos⁽⁴³⁾. Por último, resaltar un hecho que puede extraerse de lo descrito aquí, y es que los campos receptores de las CG tienden a ser de mayor tamaño cuanto mayor sea su excentricidad (su distancia a la fovea) en la retina. Esto se explica porque las células bipolares de estas regiones reciben una mayor cantidad de sinapsis por parte de los fotorreceptores⁽²⁶⁾.

La información de las CG se dirige fundamentalmente al NGL del tálamo. Sin embargo, este no es el único destino. Existen otros centros nerviosos, como el pretectum (mesencéfalo), los colículos superiores (también en el mesencéfalo), o el núcleo supraquiasmático (hipotálamo⁽²⁰⁾) que también reciben esta información, y cuyas funciones no entramos a comentar por alejarse del tema central de esta memoria.

7. VÍAS “CENTRALES” DE LA VISIÓN

En este apartado, se describirá el destino de la información que sale de las retinas hacia estructuras neurales del encéfalo, y por ello, hacia el SNC; pero sin perder de vista que la retina, por su propio origen embriológico, es también parte del SNC.

Los axones de las CG abandonan cada retina formando un único tracto nervioso (agrupación de axones neuronales dentro del SNC) que clásicamente se ha llamado, y aún se llama, **nervio óptico** (pese a no ser, en sentido estricto, un nervio). Los nervios ópticos procedentes de ambas retinas acaban por juntarse en una estructura denominada **quiasma óptico**, en el cual se produce la decusación; es decir, el cambio de lado por el que discurren, de aquellas fibras del nervio óptico que proceden de las hemirretinas nasales, pero no de las que proceden de las hemirretinas temporales⁽⁴¹⁾. Con esta decusación parcial de los axones se consigue que toda la información visual procedente de un hemicampo visual sea procesada en estructuras encefálicas contralaterales (del lado opuesto).

Del quiasma óptico parten otros dos tractos, llamados **tractos ópticos**, formados por las fibras procedentes de la hemirretina temporal del ojo ipsilateral (del mismo lado) y de la nasal del ojo contralateral. Estas se dirigen, a continuación, a todos los destinos mencionados en el punto anterior de esta memoria. En el caso de la vía tálamo-corteza, las fibras se dirigen al **NGL**, y lo hacen de una forma sumamente organizada, respetando la distribución de la información procedente de las retinas punto por punto, como si se mantuviese un mapa con la misma organización topológica que encontramos en la retina pero, en esta ocasión, en el tálamo y, posteriormente, en las cortezas visuales. Este alto grado de organización es lo que se denomina **organización retinotópica**, e

implica que distintas regiones del NGL y de las cortezas visuales se encontrarían destinadas a procesar la información procedente de una porción concreta de la retina^(12,44). Además, existe una magnificación para aquella información procedente de la fovea y de la parafovea; es decir, la cantidad de neuronas destinadas a la integración de la información procedente de estas zonas es muy superior a la que lo hace para regiones de la retina periférica, pese a ser su tamaño en la retina muy inferior^(12,26).

Por último, del NGL emergen las llamadas **radiaciones ópticas**, también llamadas tractos geniculoestriados (puesto que se dirigen a la corteza estriada, también llamada corteza visual primaria), que harán sinapsis en distintas capas de esta zona de la corteza⁽¹⁸⁾.

7.1. EL NÚCLEO GENICULADO LATERAL DEL TÁLAMO

El NGL es una estructura talámica par (esto es, existe uno izquierdo y otro derecho) que sirve como centro de relevo para la información visual. En los primates, incluido el ser humano, consta de seis capas primarias de somas neuronales, cuatro de ellas parvocelulares (así llamadas por ser sus somas de pequeño tamaño) y dos magnocelulares (somas de gran tamaño). Estas capas se enumeran de forma que la capa 1 es la más medial, y la 6 la más lateral. Las capas 1 y 2 son magnocelulares, mientras que el resto son parvocelulares. Intercaladas con estas capas primarias, se encuentran las llamadas capas koniocelulares, así llamadas por ser los somas de las neuronas que las constituyen todavía más pequeños que los de las capas parvocelulares⁽²⁶⁾.

Las aferencias a cada una de estas capas son distintas⁽³⁴⁾, ya que cada una recibe sinapsis de un determinado tipo de fibras, de CG en definitiva, de entre las que constituyen los tractos ópticos:

- Capas parvocelulares (3-6): reciben aferencias de las CG de tipo P. Por ello, son las responsables de recibir y procesar, de manera muy somera, la información visual de alta nitidez, y de buena parte de la información del color, transmitida precisamente por las células P, concretamente aquella relacionada con la percepción de los colores rojo y verde. Así, constituyen la base de una vía que envía a la corteza visual primaria (V1) información visual de alta resolución y con una altísima fidelidad espacial: una organización retinotópica de alta calidad.
- Capas magnocelulares (1 y 2): reciben aferencias de las CG de tipo M. Por lo tanto, no procesan, en principio, el color (ya que básicamente toda la información transmitida por células M procede de bastones). Su función sería, más bien, proporcionar una vía de comunicación rápida entre las retinas y la V1. Además, dada la baja cantidad de células M en la retina, no permiten que la organización retinotópica se preserve de manera tan fiel como en las capas parvocelulares.

- Capas koniocelulares: reciben aferencias de, esencialmente, todos los demás tipos de CG de la retina, entre los que destacan aquellas que transmiten otras informaciones relacionadas con el color, en especial con los amarillos y los azules.

El grado de convergencia en las sinapsis de CG con neuronas talámicas es bajo, o hasta nulo en ciertas regiones, de forma que los campos receptores de estas últimas se ajustan al modelo de centro-contorno de las ganglionares⁽²⁶⁾. Por otro lado, en el NGL existe una separación de la información procedente de cada ojo. Ya se describió cómo todos los estímulos procedentes del hemisferio visual derecho son procesados por estructuras encefálicas del lado izquierdo (en este caso, el NGL de dicho lado), y viceversa, gracias a que en cada tracto óptico encontramos fibras procedentes de cada ojo. En su llegada al NGL, todos los axones que proceden de la retina del ojo ipsilateral hacen sinapsis en las capas 2 (magnocelular), y 3 y 5 (parvocelulares); y los de la retina contralateral, en las capas 1 (magnocelular), y 4 y 6 (parvocelulares). La cuestión para el caso de las capas koniocelulares aparenta ser más compleja, aunque sí parece respetarse la llegada de aferencias de cada ojo de manera alterna⁽²⁶⁾.

Además de servir de centro de relevo de la información visual, el NGL cumple otra función importante: sirve como filtro de toda esta información; es decir, no deja pasar más que una parte de todas las señales que recibe, precisamente aquellas que resulten de mayor relevancia en un momento dado. Para la consecución de este filtrado, existen dos vías nerviosas fundamentales que realizan sinapsis inhibitorias con las neuronas talámicas. La primera de estas vías la constituyen las llamadas fibras corticofugas que, como su propio nombre indica, proceden de la propia V1 y hacen sinapsis inhibitorias en el NGL⁽⁵³⁾. La segunda es la de las fibras de las áreas reticulares mesencefálicas, con funciones similares a la primera^(26,35).

Las fibras procedentes de las capas parvo y magnocelulares tienen distintos destinos dentro de la V1, aunque la mayoría de estos axones hacen sinapsis en la capa 4 de esta V1, como se describirá a continuación. Por su parte, aquellas procedentes de las capas koniocelulares hacen sinapsis directamente en las capas 2 y 3 de la V1, sin pasar en ningún momento por la 4⁽²⁶⁾.

7.2. LA CORTEZA VISUAL PRIMARIA Y OTRAS ÁREAS CORTICALES

La V1 se localiza en el lóbulo occipital del cerebro y es el destino de la mayor parte de las fibras procedentes del NGL. Al igual que ocurre en casi todas las regiones del córtex cerebral, la V1 presenta seis capas de somas neuronales⁽⁵⁰⁾, siendo la capa 4 la más gruesa de todas. Esto ocurre, en general, en todas las áreas de procesamiento de información sensorial, dado que es a la capa 4 a la que llegan la mayoría de las sinapsis talámicas. De hecho, con técnicas de microscopía ha sido

posible subdividir esta capa 4 en tres subcapas, llamadas 4A, 4B y 4C. Además, esta última se ha podido subdividir, a su vez, en otras dos capas de tercer orden, llamadas 4C α y 4C β .

La organización morfofuncional de esta V1 es sumamente compleja, ya que existe una estructura en bandas, columnas, y áreas discretas, especializadas en el procesamiento de distintos atributos de la imagen visual, como lo son la orientación de los bordes de los objetos, la dirección del movimiento, o el color, todo ello de una forma más o menos somera, que se complementará posteriormente mediante la colaboración de otras muchas áreas corticales⁽²⁶⁾.

7.2.1. ORGANIZACIÓN DE LA CORTEZA VISUAL PRIMARIA

Las dos principales características que presenta la V1 respecto a su organización y que determinan sus funciones son, en primer lugar, su **organización retinotópica** y, en segundo lugar, que en ella aquellas neuronas funcionalmente similares se encuentran dispuestas muy próximas entre sí, formando una especie de columnas que se extienden desde la superficie de la corteza hasta la sustancia blanca. Cada una de estas columnas de neuronas constituye el área para el procesamiento de un elemento distinto de la información sensorial⁽²⁵⁾.

Las primeras columnas que trataremos aquí son las llamadas **columnas de dominancia ocular**, las cuales representan conjuntos de neuronas, orientados transversalmente a la superficie de la corteza, que son activadas por aferencias procedentes de uno de los dos ojos, el izquierdo o el derecho^(1,26).

La existencia de estas columnas pone de manifiesto que la segregación de la información de los ojos ipsi y contralateral en distintas capas del NGL se preserva en la V1. Las columnas de dominancia ocular se disponen de forma alternante en la corteza; es decir, dos columnas controladas por la información del ojo derecho consecutivas se encuentran separadas entre sí por una activada por el ojo izquierdo, y viceversa. No obstante, la intensidad en la especificidad por la información, procedente de uno de los dos ojos, dentro de cada columna, no se mantiene homogéneamente en todo el espesor de la V1, sino que esta va disminuyendo conforme nos alejamos de la capa 4. Esto es así porque es en esta capa donde las neuronas procedentes del NGL hacen sinapsis en la V1, concretamente en la capa 4C α las fibras magnocelulares, y en las 4A y 4C β las parvocelulares⁽³⁴⁾. De esta manera, las neuronas de la capa 4 solo responden a estímulos procedentes del ojo del que reciben aferencias las neuronas talámicas que estimularon a las de esta capa 4. A continuación, las neuronas de la misma emiten prolongaciones tanto ascendentes como descendentes, dentro de su columna, hacia otras capas de la V1, haciendo ocasionalmente sinapsis con neuronas con sus somas en estas otras capas. De esta forma, en las capas 3 y 5, aledañas a la 4, suele preservarse una preferencia clara por las señales del ojo que estimuló a las neuronas de la capa 4 que hacen sinapsis

con ellas; aunque en algunas neuronas de las mismas ya se aprecia una cierta capacidad de respuesta binocular. Según nos alejamos más de esta capa 4, en las 2 y 3, encontramos una suerte de mosaicismo dentro de cada columna, de tal forma que unas neuronas responden de forma monocular, bien al ojo que les correspondería por encontrarse en la misma columna que las neuronas de la capa 4, o bien al ojo contrario; y neuronas binoculares, que aparentan ser las mayoritarias⁽¹⁾.

Finalmente, conviene señalar que estas columnas de dominancia ocular no parecen ser tanto columnas, en el sentido en el que pudiera entenderse, sino más bien una especie de bandas. Las columnas de dominancia ocular se alternan con una periodicidad de 750 a 1000 μm , lo que quiere decir que esa es, aproximadamente, su anchura⁽²⁶⁾.

El segundo tipo de columnas son las **columnas de orientación**⁽²⁴⁾. Estas son también agrupaciones de neuronas que se disponen transversalmente a la superficie de la corteza y que no son similares en cuanto al ojo al cual responden, sino a la orientación del estímulo para la cual son más selectivas. Por ejemplo, el contorno de una hoja de papel lo constituyen líneas rectas verticales (para los márgenes derecho e izquierdo) y horizontales (márgenes superior e inferior). Cada una de estas líneas será reconocida por una o unas pocas columnas de la V1, selectivas a estímulos orientados vertical u horizontalmente. La selectividad de cada grupo de neuronas a una orientación determinada del estímulo depende de su campo receptor, el cual es distinto de los que presentaban las CG y del NGL, como se describe más adelante.

De manera similar a como sucedía con las columnas de dominancia ocular, las columnas de orientación se distribuyen siguiendo una especie de ciclicidad en la orientación de preferencia, bien en sentido horario, o en sentido antihorario, a una columna de orientación dada. El ciclo completo hasta los 180° (es decir, hasta que la orientación de preferencia de una cierta columna vuelve a ser la misma que aquella que se toma como punto de partida) es de en torno a unos 750 μm . Este dato coincide con el espesor de las columnas de dominancia ocular antes descritas, por lo que en un par de columnas de dominancia ocular, de ojo izquierdo y derecho, pueden encontrarse todas las orientaciones de preferencia para el estímulo visual posibles. Al conjunto de columnas de orientación que completan un ciclo de 180° completo se le denomina hipercolumna, y suele coincidir en su extensión con dos columnas de dominancia ocular, una de cada ojo. No obstante, la morfología de estas columnas es variable, desde una verdadera columna a una estructura irregular, pasando por una simple banda⁽²¹⁾.

Por otro lado, dentro de cada columna de orientación pueden encontrarse neuronas con selectividad para una determinada dirección de movimiento (especialmente en la capa 4) y otras con

selectividad solamente para la orientación del estímulo (en capas más superficiales, como la 3). Además, se han descrito neuronas capaces de producir conexiones horizontales entre aquellas que forman parte de columnas de orientación distintas, pero que presentan una selectividad por la orientación idéntica o muy similar. En definitiva, existe un alto grado de interconexión entre las neuronas de la V1, al igual que en otras tantas áreas del córtex ⁽²¹⁾.

Existe un tercer tipo de agrupación de neuronas, que se puede encontrar en las capas superficiales de la V1, en especial las capas 2 y 3, y también, en ocasiones, en capas más profundas (la 5 y la 6) llamados **glóbulos del color**, cuya morfología es variable, entre cilíndrica, fusiforme y casi esférica, con un diámetro de unas pocas decenas de μm . Las neuronas que los forman, pese a encontrarse englobadas en columnas de orientación concretas, no presentan selectividad por la orientación del estímulo, sino solamente por los colores del mismo. Dos glóbulos consecutivos se encuentran separados por una distancia de en torno a 750 μm , que podríamos llamar regiones interglobulares, en las que pueden encontrarse los otros dos tipos de columnas⁽⁴⁾. Las aferencias de las capas koniocelulares del NGL llegan en su mayoría a estas capas 2 y 3 (y en menor medida a la 1), lo cual encaja con su función principal: la percepción del color (regida parcialmente, también, por aferencias de capas parvocelulares)⁽²⁶⁾.

Por último, cabe destacar que la organización retinotópica de las fibras nerviosas, se mantiene en la V1, de forma en la corteza visual se analizan todos los atributos de la imagen: orientación, dirección, color...para cada una de las regiones del campo visual^(2,27).

7.2.2. TIPOS DE NEURONAS DE LAS ÁREAS VISUALES

Hubel y Wiesel, en sus experimentos con gatos, y posteriormente con macacos ^(21,22), demostraron que en la V1 aparecen distintos tipos de neuronas, que pueden agruparse en las siguientes categorías:

- Células de campo receptor simple (o células simples): Se localizan en la capa 4. Sus campos receptores son diversos, aunque los más frecuentes son aquellos que tienen forma de tres bandas paralelas. Dentro de este grupo de campos receptores, la banda central ejerce un efecto opuesto, sobre la célula de la V1, al que tienen las bandas laterales, de tal manera que esta puede ser excitatoria (ON) o inhibitoria (OFF), y las laterales inhibitorias o excitatorias, respectivamente⁽²²⁾. Hubel y Wiesel explicaron el surgimiento de este tipo de campos receptores como el resultado de que cada neurona de esta capa 4 de la V1 recibe sinapsis de un gran número de neuronas del NGL con sus respectivos campos receptores de tipo centro-contorno, de tal manera que el efecto de esta convergencia sería la superposición de estos campos para constituir otro formado por tres bandas⁽²²⁾ (Fig.3). Además, se ha visto que la

orientación de estas bandas varía entre células dispuestas en zonas adyacentes dentro de la V1, ajustándose claramente a las columnas de orientación; es decir, la propia estructura de los campos receptores de estas neuronas parece ser la justificación del fenómeno de selectividad por la orientación del estímulo de estas columnas de neuronas⁽¹⁶⁾.

- Células de campo receptor complejo (o células complejas): son el tipo más común de neuronas de la V1, y aparecen también en la V2. Tal y como sucede con las células simples, las complejas son selectivas a una determinada orientación, pero en este caso, no responden a estímulos estáticos, sino que el estímulo debe encontrarse en movimiento por el campo visual. De esta manera, las células serían selectivas al movimiento de objetos con una determinada orientación, y no tanto a su posición en el espacio^(22,47). Sus campos receptores son más grandes que los de las células simples y, en lugar de tener subregiones excitatorias e inhibitorias, presentan una distribución homogénea, pero difusa, de regiones con estas características, que irían activándose conforme el objeto se mueve, y con él su proyección en la retina^(22,26). La explicación al fenómeno que ofrecen los autores se basa en que las células complejas recibirían sinapsis de un gran número de células simples con la misma, o muy similar, preferencia de orientación, como se representa en la Fig.3. Así, cuando un objeto con la orientación correcta entra en el campo receptor de alguna de las células, la activa, excitando ésta a la célula compleja, aunque no con una intensidad suficiente como para activar una respuesta sostenida. Sin embargo, al moverse el objeto, iría entrando en los campos visuales de distintas neuronas, activando alternativamente a la célula compleja, permitiendo así una respuesta mantenida en el tiempo⁽²⁶⁾. Trabajos posteriores al de Hubel y Wiesel, señalan que estos fenómenos solo serían posibles en el caso de que las células complejas recibieran inhibiciones laterales desde neuronas adyacentes, lo que agudizaría la selectividad por la orientación^(7, 39).
- Células de campos receptores hipercomplejos (o células hipercomplejas) fueron descritas inicialmente en la V2 y el área 19 de Brodmann (otra parte de la corteza visual asociativa)⁽²³⁾. Estas neuronas son sensibles a objetos en movimiento, pero son específicas a que este objeto tenga una orientación concreta y a que su longitud no exceda un máximo dado, dependiente de la célula. Esta última característica es lo que llevó a que se describan estas células como células con inhibición final: presentan áreas inhibitorias en los extremos de sus campos receptores, lo cual implica que cuando el estímulo es tan largo como para tocar dichos extremos, provoca una reducción en la respuesta en estas células^(22,26).

Dentro de las células hipercomplejas, encontramos, por ejemplo, células con campos receptores que son aproximadamente rectangulares y presentan flancos con capacidad inhibitoria sobre la

neurona que los presenta (Fig.3). Estos campos parecen ser útiles en la detección de líneas curvas⁽³⁸⁾. También podemos encontrar campos receptores formados por una mitad excitatoria y otra inhibitoria (Fig.3). En este caso estarían relacionados con la detección de esquinas de los objetos⁽³⁷⁾.

Posteriormente, se vio que las células hipercomplejas, con inhibición final, también aparecen en la V1⁽²³⁾. Se ha sugerido que algunas de estas células podían incluirse dentro del concepto de células simples, y otras, la mayoría, en el de células complejas⁽²³⁾. Por ello, las células hipercomplejas parecen ser, más bien, subtipos de células simples y complejas en distintas regiones de las áreas visuales. Sin embargo, lo cierto es que en la literatura acerca de estas regiones corticales se sigue utilizando el término hipercomplejas.

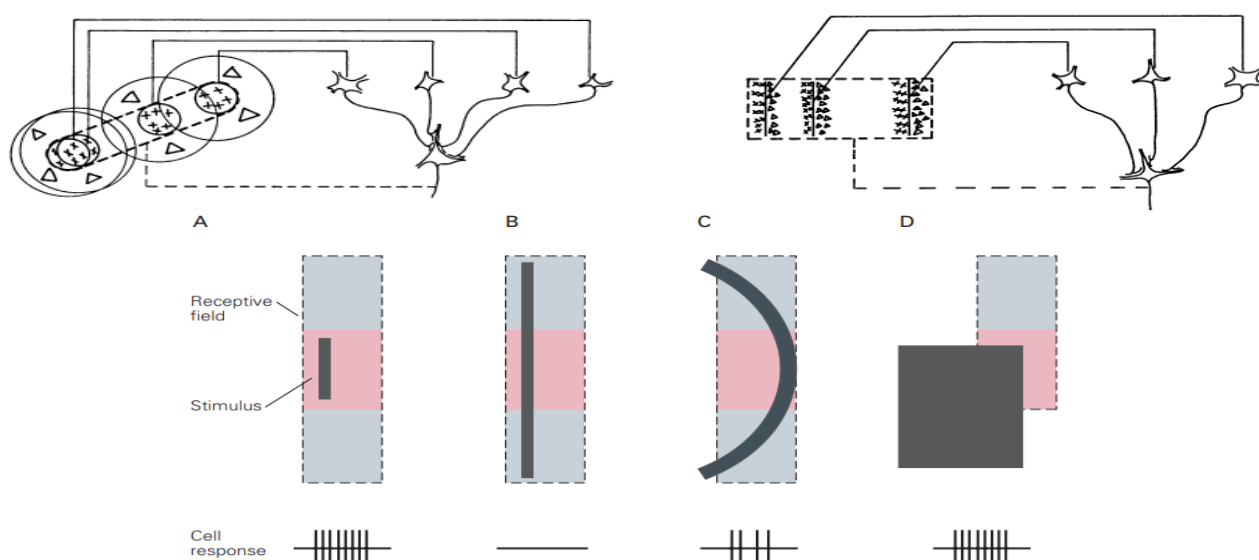


Fig. 3: Campos receptores de células simples, complejas, y con inhibición final. En la imagen superior izquierda se representa el origen de los campos receptores de las células simples, como resultado del solapamiento de los campos receptores de múltiples células del NGL que harían sinapsis con la misma neurona de la V1. En la figura superior derecha se representa el origen del campo receptor de una célula compleja, como resultado del solapamiento de los de varias células simples que harían sinapsis con una misma neurona. En la figura inferior, se representan los dos tipos fundamentales de campos receptores con inhibición final: en los esquemas A, B y C aparece un campo receptor con flancos inhibitorios. Se muestra cómo la célula puede responder a estímulos cortos en su región excitatoria o a curvas, pero no a estímulos lineales tan largos como para tocar los extremos del campo. En el D, se muestra un campo mitad inhibitorio y mitad excitatorio, y su posible papel como sensor de esquinas en la escena visual. Los dos paneles superiores de Hubel y Wiesel, 1962; el panel inferior, de Kandel, E. et al. 2021.

7.2.3. LAS DOS VÍAS FUNDAMENTALES PARA EL ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN VISUAL

La V1 no es, en absoluto, la única región cortical encargada del procesamiento de la información visual. La mayor parte de los axones que salen de la V1 acaban por hacer sinapsis en la V2, pero otra parte acaba llegando directamente a otras áreas corticales o encefálicas. Estos axones pueden proceder de cualquier capa de la V1, aunque se ha visto que la inmensa mayoría se originan en las capas 2, 3 y 4B⁽³⁴⁾. Por su parte, los que salen de la capa 5 acaban principalmente en los colículos

superiores, y los de la capa 4 forman las fibras corticofugas, que establecen las conexiones inhibitorias con el NGL implicadas en el filtrado de la información visual⁽²⁶⁾.

Volviendo a las conexiones entre áreas corticales, se distinguen dos rutas fundamentales⁽¹⁹⁾, las cuales exhiben una organización jerárquica⁽¹⁵⁾ y se encuentran altamente interconectadas entre sí⁽²⁶⁾:

- Vía dorsal: se inicia fundamentalmente a partir de la capa 4B, la cual recibe, a su vez, una gran mayoría de conexiones corticales intrínsecas procedentes de la capa 4C α , a la cual llegaban básicamente todos los axones de neuronas de capas magnocelulares del NGL. Por lo tanto, esta vía es la responsable del procesamiento de la información procedente, esencialmente, de CG de tipo M, las cuales no ofrecen información acerca del color de los objetos, ni detalles de alta resolución. Por ello, esta ruta, que recorre el lóbulo parietal, y llega hasta el frontal (especialmente a la corteza prefrontal), sería la responsable de analizar la forma de los objetos (de una manera grosera), su posición en el espacio tridimensional y su movimiento. Este análisis es más rápido que el que se realiza en la otra ruta, puesto que la conducción del impulso por las fibras M, y su velocidad de respuesta a la estimulación de fotorreceptores en la retina, son mayores. Como se mencionó, la mayoría de las fibras de la V1 se dirigen en primer lugar a la V2, donde se analizan atributos como la profundidad (lo cual es posible gracias a que, por la frontalización de nuestros ojos, tenemos visión estereoscópica^(18,26)) y la dirección del movimiento. Desde esta, así como desde la V1 directamente, se establecen conexiones con el área temporal medial, que contribuye al análisis de la dirección del movimiento. Finalmente, desde esta área, parten fibras hacia regiones parietoccipitales, parietales y, finalmente, frontales, haciendo sinapsis en todas ellas.
- Vía ventral: se inicia fundamentalmente en las capas 2 y 3 de la V1, las cuales reciben aferencias intrínsecas, procedentes en su mayoría de la capa 4C β (la cual recibe casi todas las fibras procedentes de las capas parvocelulares del NGL, las cuales a su vez las reciben de las CG de tipo P), y de células de las capas koniocelulares del NGL. Por todo ello, esta vía sería la responsable del análisis de los detalles finos de la imagen visual, así como del color. La ruta puede comenzar desde neuronas de los glóbulos de color (en cuyo caso, puede ir a regiones de la V2 especializadas en el reconocimiento del color (lo cual es lo más habitual) o, directamente a la V4 (otro área visual de asociación especializada en la detección de los colores y en el análisis de formas complejas con alta resolución)); o de los segmentos interglobulares (en este caso, la conexión es siempre con regiones de la V2 especializadas en la detección de la orientación del estímulo. Estas regiones presentan conexiones con aquellas especializadas en la detección del color, de manera que esta información acaba por llegar también a la V4). La vía

prosigue cuando axones procedentes del área V4 llegan a distintas regiones del lóbulo temporal, como la corteza parahipocampal⁽⁶⁾, responsables del reconocimiento de los objetos y formas⁽²⁹⁾, de las caras ^(17,51), etc.; así como al área de Wernicke, asociada con la comprensión del lenguaje (lo cual permitiría, por ejemplo, la lectura).

Estas vías se representan de forma resumida, en la Fig. 4. La gran cantidad de conexiones entre estas dos vías se entiende como un mecanismo para facilitar las labores de la otra. Por ejemplo, el movimiento de un objeto (vía dorsal) puede facilitar su reconocimiento (vía ventral) ⁽²¹⁾.

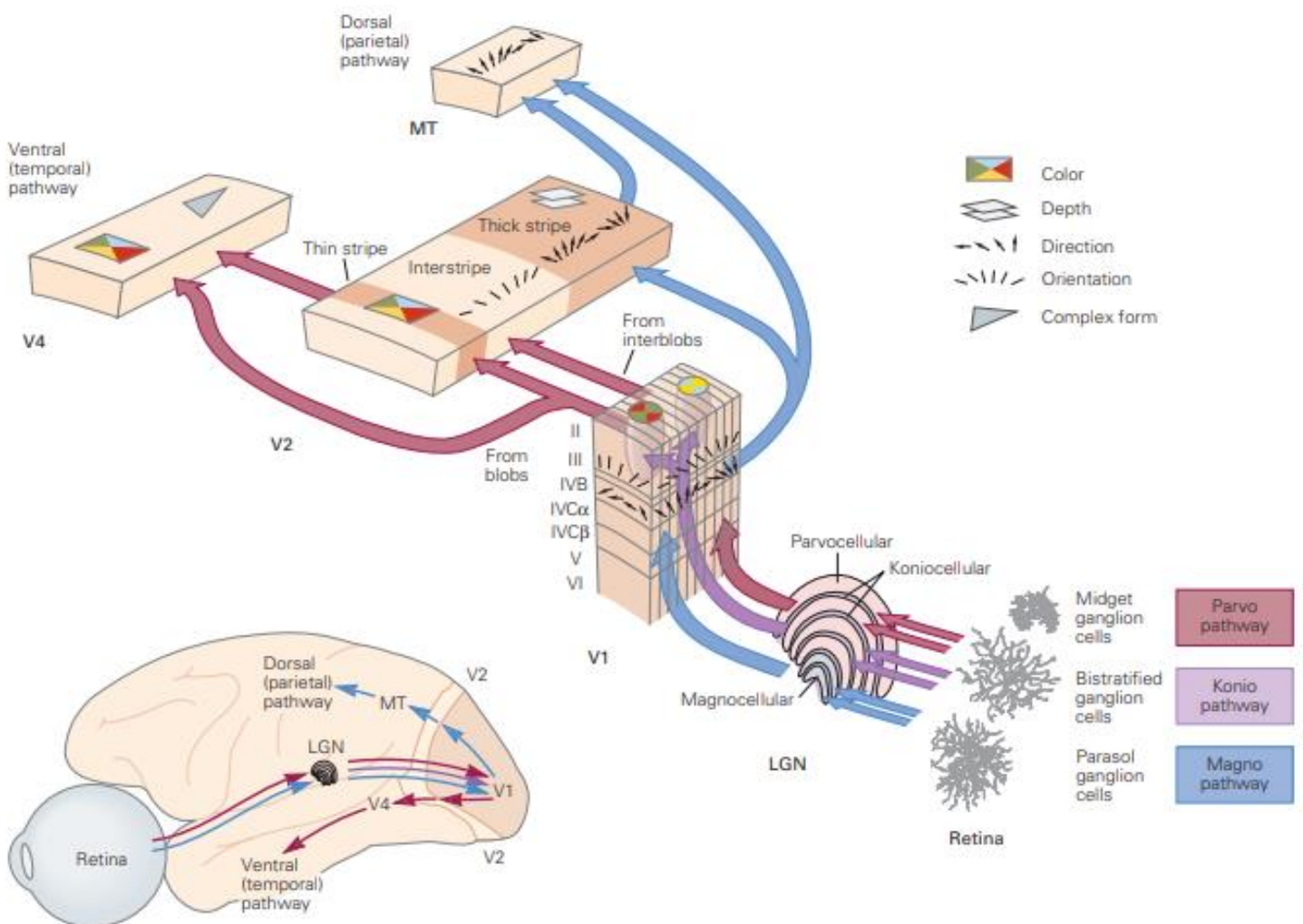


Fig. 4: Vías dorsal y ventral en el análisis de la información visual. En este esquema figuran las primeras etapas de las dos vías descritas en el texto. MT, en la vía dorsal, son las siglas del Área Temporal Medial. Extraído de Kandel, E. et al. (2021).

CONCLUSIÓN

La visión es una modalidad sensorial primordial para los primates y, a diferencia de las demás, el grado de procesamiento de la información a nivel de la estructura sensible es muy alto, por ser la retina parte del SNC, y presentar en su seno complejas redes neuronales. Por la propia constitución de estas redes, las CG, responsables de la transmisión del impulso nervioso al tálamo y otras estructuras, experimentan cambios en la polaridad de su membrana respondiendo a la luz y a la

oscuridad, en función de su distribución en áreas de fotorreceptores, llamadas campos receptores, los cuales presentan dos partes, centro y contorno, con actividades opuestas. Por ello, la visión no depende de la luz, ni de la oscuridad, sino de los contrastes luminosos en la escena visual. Ya en la corteza, el procesamiento de esta información se realiza, de una forma muy organizada, y respetando, principalmente en la V1, la organización retinotópica. En este procesamiento están involucradas numerosas áreas corticales, organizadas en base a dos vías principales, una ventral y una dorsal, que parten de la V1, y analizan distintos atributos de la imagen.

BIBLIOGRAFÍA

1. Acuña, C. (1995). Organización funcional de la corteza visual primaria. *Computación neuronal*. Universidad de Santiago de Compostela.
2. Albright, T. D., & Stoner, G. R. (2002). Contextual influences on visual processing. *Annual Review of Neuroscience*, 25(1), 339-379.
3. Arshavsky, V. Y. (2002). Like night and day: rods and cones have different pigment regeneration pathways. *Neuron*, 36(1), 1-3.
4. Bartfeld, E., & Grinvald, A. (1992). Relationships between orientation-preference pinwheels, cytochrome oxidase blobs, and ocular-dominance columns in primate striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(24), 11905-11909.
5. Bringmann, A., Syrbe, S., Görner, K., Kacza, J., Francke, M., Wiedemann, P., & Reichenbach, A. (2018). The primate fovea: structure, function and development. *Progress in Retinal and Eye Research*, 66, 49-84.
6. Connor, C. E., & Knierim, J. J. (2017). Integration of objects and space in perception and memory. *Nature Neuroscience*, 20(11), 1493-1503.
7. Creutzfeldt, O., & Sakmann, B. (1969). Neurophysiology of vision. *Annual Review of Physiology*, 31(1), 499-544.
8. Croner, L. J., & Kaplan, E. (1995). Receptive fields of P and M ganglion cells across the primate retina. *Vision Research*, 35(1), 7-24.
9. Curcio, C. A., & Allen, K. A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *Journal of Comparative Neurology*, 300(1), 5-25.
10. Curcio, C. A., & Hendrickson, A. E. (1991). Organization and development of the primate photoreceptor mosaic. *Progress in Retinal Research*, 10, 89-120.
11. Do, M. T. H., & Yau, K. W. (2010). Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells. *Physiological Reviews*, 90(4):1547-81
12. Engel, S. A., Glover, G. H., & Wandell, B. A. (1997). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex* (New York, NY: 1991), 7(2), 181-192.
13. Euler, T., Haverkamp, S., Schubert, T., & Baden, T. (2014). Retinal bipolar cells: elementary building blocks of vision. *Nature Reviews Neuroscience*, 15(8), 507-519.
14. Fain, G. L., Matthews, H. R., Cornwall, M. C., & Koutalos, Y. (2001). Adaptation in vertebrate photoreceptors. *Physiological Reviews*, 81(1), 117-151.
15. Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex* (New York, NY: 1991), 1(1), 1-47.
16. Ferster, D., & Miller, K. D. (2000). Neural mechanisms of orientation selectivity in the visual cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 23(1), 441-471.
17. Freiwald, W. A., & Tsao, D. Y. (2010). Functional compartmentalization and viewpoint generalization within the macaque face-processing system. *Science*, 330(6005), 845-851.
18. Hall, J. E. (Ed.). (2021). *Guyton y Hall: Tratado de fisiología médica (14a ed.)*. Elsevier.
19. Handa, T., & Mikami, A. (2018). Neuronal correlates of motion-defined shape perception in primate dorsal and ventral streams. *European Journal of Neuroscience*, 48(10), 3171-3185.
20. Hastings, M. H., Maywood, E. S., & Brancaccio, M. (2018). Generation of circadian rhythms in the suprachiasmatic nucleus. *Nature Reviews Neuroscience*, 19(8), 453-469.
21. Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160(1), 106.
22. Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1977). Ferrier lecture-Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 198(1130), 1-59.
23. Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (2004). *Brain and visual perception: the story of a 25-year collaboration*. Oxford University Press.
24. Hübener, M., Shoham, D., Grinvald, A., & Bonhoeffer, T. (1997). Spatial relationships among three columnar systems in cat area 17. *Journal of Neuroscience*, 17(23), 9270-9284.
25. Ingram, N. T., Sampath, A. P., & Fain, G. L. (2016). Why are rods more sensitive than cones? *The Journal of Physiology*, 594(19), 5415-5426.
26. Kandel, E. R., Koester, J. D., Mack, S. H., & Siegelbaum, S. A. (2021). *Principles of Neural Science (6ª ed.)*. McGraw Hill Professional.

27. Khan, A. G., & Hofer, S. B. (2018). Contextual signals in visual cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 52, 131-138.
28. Lamb, T. D. (2016). Why rods and cones? *Eye*, 30(2), 179-185.
29. Logothetis, N. K., & Sheinberg, D. L. (1996). Visual object recognition. *Annual Review of Neuroscience*, 19(1), 577-621.4302-4311.
30. Luo, D. G., Xue, T., & Yau, K. W. (2008). How vision begins: an odyssey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(29), 9855-9862.
31. Masland, R. H. (2012). The neuronal organization of the retina. *Neuron*, 76(2), 266-280.
32. Masland, R. H. (2012). The tasks of amacrine cells. *Visual Neuroscience*, 29(1), 3-9.
33. McHahon, D. G., Knapp, A. G., & Dowling, J. E. (1989). Horizontal cell gap junctions: single-channel conductance and modulation by dopamine. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(19), 7639-7643.
34. Nassi, J. J., & Callaway, E. M. (2009). Parallel processing strategies of the primate visual system. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(5), 360-372.
35. Ogawa, T. (1963). Midbrain reticular influences upon single neurons in lateral geniculate nucleus. *Science*, 139(3552), 343-344.
36. Oyster, C. W. (1999). *The Human Eye: Structure and Function*. Oxford University Press.
37. Pack, C. C., Livingstone, M. S., Duffy, K. R., & Born, R. T. (2003). End-stopping and the aperture problem: two-dimensional motion signals in macaque V1. *Neuron*, 39(4), 671-680.
38. Ponce, C. R., Hartmann, T. S., & Livingstone, M. S. (2017). End-stopping predicts curvature tuning along the ventral stream. *Journal of Neuroscience*, 37(3), 648-659.
39. Priebe, N. J., & Ferster, D. (2008). Inhibition, spike threshold, and stimulus selectivity in primary visual cortex. *Neuron*, 57(4), 482-497.
40. Purves, D., Augustine, G., Fitzpatrick, D., Hall, W., LaMantia, A., Mooney, R., Platt, M., White, L. (2018). *Neuroscience (6th ed.)*. Sinauer Associates.
41. Rasband, K., Hardy, M., & Chien, C. B. (2003). Generating X: formation of the optic chiasm. *Neuron*, 39(6), 885-888.
42. Rushton, W. A. H., & Henry, G. H. (1968). Bleaching and regeneration of cone pigments in man. *Vision Research*, 8(6), 617-631.
43. Schmidt, T. M., Do, M. T. H., Dacey, D., Lucas, R., Hattar, S., & Matynia, A. (2011). Melanopsin-positive intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: from form to function. *Journal of Neuroscience*, 31(45), 16094-16101.
44. Schneider, K. A., Richter, M. C., & Kastner, S. (2004). Retinotopic organization and functional subdivisions of the human lateral geniculate nucleus: a high-resolution functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, 24(41), 8975-8985.
45. Shapley, R., & Perry, V. H. (1986). Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *Trends in Neurosciences*, 9, 229-235.
46. Solomon, S. G., & Lennie, P. (2007). The machinery of colour vision. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(4), 276-286.
47. Stone, J., Dreher, B., & Leventhal, A. (1979). Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex. *Brain Research Reviews*, 1(3), 345-394.
48. Terakita, A. (2005). The opsins. *Genome Biology*, 6(3), 1-9.
49. Thoreson, W. B., & Dacey, D. M. (2019). Diverse cell types, circuits, and mechanisms for color vision in the vertebrate retina. *Physiological Reviews*, 1;99(3):1527-1573
50. Tootell, R. B., Silverman, M. S., Hamilton, S. L., De Valois, R. L., & Switkes, E. (1988). Functional anatomy of macaque striate cortex. III. Color. *Journal of Neuroscience*, 8(5), 1569-1593.
51. Tsao, D. Y., Freiwald, W. A., Tootell, R. B., & Livingstone, M. S. (2006). A cortical region consisting entirely of face-selective cells. *Science*, 311(5761), 670-674.
52. Wald, G., & Brown, P. K. (1956). Synthesis and bleaching of rhodopsin. *Nature*, 177, 174-176.
53. Webb, B. S., Tinsley, C. J., Barraclough, N. E., Easton, A., Parker, A., & Derrington, A. M. (2002). Feedback from V1 and inhibition from beyond the classical receptive field modulates the responses of neurons in the primate lateral geniculate nucleus. *Visual Neuroscience*, 19(5), 583-592.
54. Wienbar, S., & Schwartz, G. W. (2018). The dynamic receptive fields of retinal ganglion cells. *Progress in Retinal and Eye Research*, 67, 102-117.
55. Wässle, H. (2004). Parallel processing in the mammalian retina. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(10), 747-757.