



Sensación, percepción y control de la acción

SECCIÓN III

9. Procesamiento sensorial y percepción
10. Percepción visual
11. Percepción auditiva
12. Percepción somatosensorial
13. Percepción olfativa y gustativa
14. Control motor y cognición motora

Procesamiento sensorial y percepción

9

A. A. Caputi Cavalli y R. Budelli

Resumen conceptual

- ✓ Se reconoce desde la Antigüedad que ver es «saber qué está dónde, mirando». Este aserto evoca cinco elementos esenciales del proceso perceptivo:
 - Percibir es una acción cognitiva; su producto es conocimiento, es decir, piezas de información que pueden ser utilizadas por el individuo en la organización presente de su conducta o *-a posteriori-* en despliegues conductuales aún no iniciados.
 - Percibir implica separar o segmentar elementos de la escena o seguir el devenir de procesos: percibir es crear perceptos, contrastándolos contra un contexto en el cual se desarrolla el proceso perceptivo. El agente sensorial es siempre parte de dicho contexto.
 - El proceso de segmentar un elemento en la escena (es decir, definir un objeto) o seguir un determinado acontecimiento (es decir, definir un suceso) implica la utilización de los sistemas sensoriales para detectar componentes característicos de la escena y advertir sus cambios contrastándolos con cambios de contexto. Percibir es, hasta este punto de la exposición, saber qué está dónde.
 - Percibir es también predecir en el marco de un contexto en el cual intervienen la historia sensorial y la historia de las acciones del individuo. Implica guardar en memorias de trabajo el flujo sensorial, establecer predicciones que se han de cotejar con el flujo sensorial futuro y con los comandos motores. Dichos cambios siguen reglas dinámicas predecibles para cada sistema sensorial. Por lo tanto, los perceptos (es decir, los objetos o sucesos que componen la producción perceptiva de un individuo) son entes transitorios de naturaleza fluida en permanente cambio o movimiento.
 - La creación de perceptos implica la noción de permanencia (en el caso de los objetos) o de estado (en el devenir de un suceso), o sea, la aparente independencia del observador y/o del resto de la escena de los objetos o sucesos percibidos. Esta suposición de independencia implica la definición de una realidad externa, «objetiva», separada del ente cognitivo que la representa y la transforma. Percibir requiere, por lo tanto, la existencia de un sentido de agencia, o sea, un conjunto de reglas que permita atribuir relaciones causales entre objetos y sucesos, incluyendo entre los posibles agentes causales al propio agente perceptivo.
- ✓ El primer nivel de organización de la relación entre individuo y ambiente es el bucle sensoriomotor. Las acciones sobre el entorno o sobre la relación espacial del individuo y dicho ambiente están necesariamente basadas en el flujo sensorial previo, organizadas a través del sistema de control motor, e instrumentadas a través de un plan corporal que es propio de la especie. Además de tener otras consecuencias, las acciones motoras permiten «desambiguar» y definir los perceptos: mirar, olfatear, tocar son actos perceptivos. Sin ellos, la percepción se distorsiona en forma muy importante. Por eso, hoy día se considera que percibir es un acto global, que pone en juego al cuerpo en forma integrada.
- ✓ Percibir es, además, una acción intrínseca del cerebro. Atender, ordenar, incluir en planes de acción a corto plazo, atribuir significado e integrar en desarrollos conductuales a largo plazo los elementos de la escena, previamente segmentados como objetos o sucesos, son acciones del cerebro cuya organización involucra a la actividad sensorio-perceptiva. Por eso, análogamente al ciclo sensoriomotor que da sustento al desarrollo de las relaciones inmediatas entre el individuo y su medio, puede definirse otro ciclo vinculado a éste, al que podría denominarse práxico-gnóstico.
- ✓ Este capítulo enfoca fundamentalmente las bases sensoriales de la percepción. Se describen las diferencias y similitudes observadas en los procesos de formación de imágenes, transducción, codificación y procesamiento temprano, así como la organización de las respuestas motoras reflejas y automáticas indisolublemente asociadas a la organización de los distintos sentidos. Un objeto es tanto más rico desde el punto de vista perceptivo cuando puede apreciarse desde varios puntos de vista a través del mayor número posible de canales sensoriales. Por lo tanto, este capítulo concluye con la consideración «a vuelo de pájaro» de algunos ejemplos ilustrativos de integración y de enlace entre el ciclo sensoriomotor y los fenómenos cognitivos de mayor complejidad tratados en otros capítulos de esta obra.

Objetivos de aprendizaje

- Conocer los procesos involucrados en el bucle sensoriomotor y la terminología utilizada en fisiología sensorial.
- Comprender los problemas involucrados en la transformación de objetos en imágenes físicas; de éstas, en imágenes neurales, y de estas últimas, en perceptos.
- Concebir la generalidad de algunos de los mecanismos neurocomputacionales implicados en dichos procesos, en particular: la formación de imágenes, la transducción y la codificación, la diferenciación espacial y temporal de las imágenes, y la segmentación e integración de rasgos.
- Reflexionar sobre los mecanismos de enlace de las imágenes sensoriales con los procesos cognitivos responsables de la formación de perceptos.

■ BUCLE SENSORIOMOTOR Y FORMACIÓN DE IMÁGENES

Los sistemas sensoriales constituyen la puerta de entrada de la información sobre el ambiente que rodea al individuo. Las señales estimulan receptores sensoriales cuya misión es transducirlas a un tipo de energía manejable por el sistema nervioso y representarlas de acuerdo a una ley o código. De acuerdo con la *teoría de Müller de los canales privados*, cada sistema sensorial presenta una energía específica a la cual es más sensible y a la cual puede responder con mayor capacidad de discriminación entre estímulos distintos. Como corolario, la cualidad de la sensación es específica de cada órgano sensorial. En general, para el mismo órgano sensorial, todos los estímulos efectivos evocan la misma sensación elemental. Un ejemplo práctico con el cual el lector puede experimentar es la visión. Para ello deberá cerrar los ojos, mirar hacia la izquierda, y luego presionar suavemente la comisura palpebral externa del ojo derecho. Verá a su izquierda un círculo de color causado por la respuesta retiniana al estímulo mecánico de su dedo sobre la retina.

Más adelante el lector comprenderá por qué, si el estímulo es en el lado derecho del ojo, lo percibe a la izquierda.

No obstante, existen algunas excepciones a esta regla general. En algunos mosaicos se distinguen distintos tipos de estímulos, por ejemplo, en la piel se distinguen claramente los estímulos mecánicos de los térmicos. Adicionalmente, algunas submodalidades podrían corresponder a patrones de la misma energía específica. La variable temperatura, actuando en distintos rangos, produce señales interpretadas de forma dicotómica (frio frente a calor) por un mismo receptor.

Las salidas de un sistema sensorial pueden ser: *a)* señales de control motor muchas veces inconscientes (Fig. 9-1, rosa) y *b)* sensaciones elementales (Fig. 9-1, azul) cuya integración da origen al fenómeno perceptivo (Fig. 9-1, verde).

La evolución natural de los procesos sensoriales está sujeta a las consecuencias de acciones de agentes externos (muchas veces imprevistas o impreviibles) y a los resultados de acciones autogeneradas (Fig. 9-1). Uno de los papeles principales de un sistema sensorial es predecir los hechos futuros, comparar dichas predicciones con el flujo sensorial presente y ajustar los métodos de predicción de acuerdo con la *ejecución* previa.

La entrada o *aferencia* sensorial es entonces dependiente de las acciones del agente sensorial (quien toca, mira, huele y trabaja sobre su entorno). Tiene entonces dos componentes:

uno que informa al individuo sobre el mundo externo (*exaferencia*) y otro que resulta los efectos predecibles de las mismas de las acciones propias (*reaferencia*). El principio de *reaferencia*, enunciado por von Holst y Mittelstaedt, establece que para extraer la *exaferencia* de la *aferencia* debe cancelarse la *reaferencia*. Sin embargo, la validez del principio de *reaferencia* no excluye la posibilidad de utilizar señales autogeneradas en algoritmos neurales que permitan identificar acciones propias.

Muchas de las acciones propias tienen como meta una transformación del entorno. Estas acciones son en general efectuadas por el sistema musculoesquelético. Son coordinadas por el sistema nervioso sobre la base de predicciones conscientes e inconscientes de las consecuencias de la ejecución de un comportamiento. Otras acciones son automáticas o reflejas, sirven a la coordinación motora, a la extracción de información sobre dicho entorno (*sistemas motores sensorialmente dedicados*) o a comunicar información a otros individuos. Para todas ellas se requiere información sensorial.

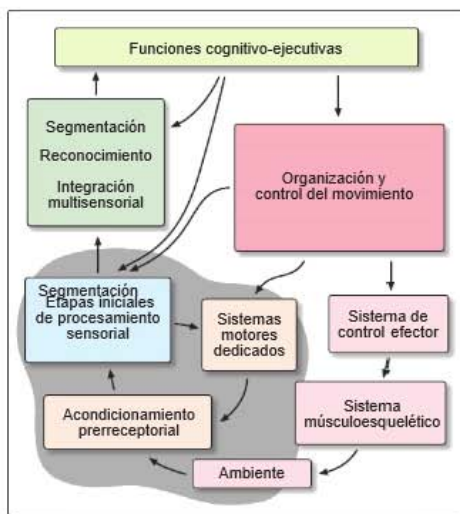


Figura 9-1. Los sistemas sensoriales y sus componentes [periféricos, procesamiento temprano y procesamiento superior] en el marco de los bucles sensoriomotor y práxico-gnóstico.

La información sensorial sirve para decidir, planear, organizar y ejecutar conductas eficaces y eficientes en pos de la meta deseada. Las acciones reaférentes de sistemas motores sensorialmente dedicados son ejercidas sobre: *a)* mecanismos prerreceptoriales para seleccionar intervalos de amplitud o modalidad; *b)* la orientación de la superficie sensorial, modificando de esta forma el «punto de vista» de la realidad, o *c)* los receptores sensoriales mismos, proveyendo la energía portadora de las señales que éstos reciben (en este último caso, se dice que es un *sistema sensorial activo*).

Finalmente, existen acciones «internas», ejercidas por el cerebro sobre el cerebro. Estas acciones son disparadas por los comandos motores o por respuestas sensoriales de centros superiores y tienen como consecuencia o corolario cambios en los mecanismos de procesamiento sensorial. Estas formas de expectativa central, cuando actúan sobre los sistemas sensoriales son denominadas *descargas corolario*. Dichas descargas corolario facilitan la selección de rasgos elementales o permiten la ilación del flujo sensorial.



Los sistemas sensoriales extraen información del ambiente de dos formas: *a)* recibiendo señales generadas por fuentes externas de energía (señales exaférentes) o recibiendo señales que resultan de la modulación por el ambiente de una energía portadora autogenerada [señales reaférentes]. Dado que casi todas las señales sensoriales son moduladas por las acciones del individuo pueden definirse bucles sensorio-motores. Adicionalmente, a nivel cognitivo existe otro bucle análogo, práxico-gnóstico [Fig. 9-1].

Concepto de imagen física

Histórica e intuitivamente la idea de imagen se basa en la visión. El *teatro de sombras*, como cualquier modelo manipulable por el ser humano, permite explorar y caracterizar el papel de los distintos elementos involucrados en el proceso de formación de imágenes.

Los seres humanos empezaron tempranamente a reconocer y manipular las sombras como forma de generar imágenes (el teatro de las formas era ya conocido en la isla de Java aproximadamente unos 5.000 años a.C.). Esta dramaturgia consiste en interponer las manos entre una fuente de luz y una pared, de manera que las sombras de las manos proyectadas sobre la pantalla evocan en el espectador la representación de una historia.



En su *Alegoría de la caverna*, Platón utiliza la idea del teatro de sombras para mostrar, entre otras cosas, que el significado de las imágenes depende de las herramientas sensoriales del observador y de la estadística de escenas previas que el observador ha recibido. Este ejemplo ilustra cómo la imagen física es un patrón de energía que se asocia a la presencia o probabilidad de un elemento en la escena. Siempre la imagen física es imagen de algo presente en el ambiente.

Este ejemplo ilustra cómo la imagen física es un patrón de energía que se asocia a la presencia o probabilidad de un elemento en la escena. Siempre la imagen física es imagen de algo.

Cuando el elemento que proyecta una imagen ha sido previamente conocido y catalogado como objeto, la correspondencia entre perfil de la imagen y percepto permite al agente perceptivo (al que se llamará de aquí en adelante *sujeto*) inferir con cierta probabilidad la presencia de dicho objeto. Por ejemplo, la sombra de las manos cruzadas por los pulgares y con los dedos moviéndose en fase evoca inmediatamente en el ser humano la presencia de un ave volando. Como muestra el ejemplo, la correspondencia entre imagen y objeto no es una función (y mucho menos biunívoca), sino una asociación estadística. El grado de dicha asociación mide el contenido de información sobre el objeto que la imagen le aporta al sujeto.

Esta ausencia de correspondencia ha llevado a distinguir dos tipos de estímulos: *a)* la presencia de un elemento en la escena que actúa como una fuente energética virtual y, por lo tanto, genera una imagen perceptiva y *b)* el patrón de energía que estimula la superficie receptorial, al que se denominará *imagen física* del objeto.

Elementos involucrados en una imagen

En el teatro de sombras, el flujo de imágenes sobre la pantalla es determinado por los cambios en: *a)* la posición relativa entre la fuente de luz y la pantalla, *b)* la posición relativa de las manos con respecto a ambos y *c)* la forma, la orientación y el tamaño de la superficie que corta el flujo lumínico. He aquí los tres elementos principales del proceso de formación de imágenes: energía portadora (luz), elemento separable en presencia de la energía portadora (manos) y región del espacio donde se define la imagen (pantalla).

Más adelante se tratará en forma especial un cuarto elemento, los receptores sensoriales, cuyas propiedades y disposición permiten al agente perceptivo extraer algunos rasgos relevantes de la imagen física y construir, a partir de ella, una imagen sensorial.

La imagen más simple es generada por una fuente energética puntual enfrente de una superficie plana. En el caso de la luz, esta imagen consiste en un área de claridad con un máximo central que decae progresivamente con la distancia, determinando contornos isolumínicos circulares centrados en el punto de máxima luminosidad. La presencia de un objeto opaco entre la fuente de luz y el plano de imagen bloquea el flujo luminoso, generando un cambio en el patrón espacial de luz; la sombra es la imagen fótica más simple de un objeto opaco.

La diferencia entre el patrón lumínico en ausencia y en presencia del objeto puede ser concebida como una acción del objeto sobre el campo luminoso. El campo de sombra es entonces un campo de débito de energía. Concomitantemente se establece un campo de iluminación extra en la zona donde la luz es reflejada por el objeto. Este campo de sombra hacia un lado y de reflexión hacia el otro, ha sido llamado *campo de perturbación por el objeto*, y su valor a nivel de la superficie es la imagen del elemento perturbador. El concepto de campo de perturbación por el objeto surge de las investigaciones sobre electrorrecepción activa iniciadas por Lissmann y Machin hace sólo 50 años. Como en otros casos, encontrar el ejemplo

adecuado de la naturaleza para explorar un principio general ha permitido avanzar rápidamente en la descripción de los mecanismos de formación de imágenes.

Un ejemplo cotidiano ilustra sobre este punto: la Luna iluminada por el Sol genera un campo de claridad hacia el lado solar y un campo de sombra hacia el lado opuesto. Estos campos se evidencian claramente en noches de luna llena y durante los eclipses solares, respectivamente. La imagen de la Luna en estos casos consiste en áreas de mayor o menor iluminación que la que hubiese habido en ausencia de la Luna. La Luna, objeto pasivo en un campo energético, puede entonces concebirse como un elemento activo, emisor o sustractor de luz.

Puede definirse entonces una nueva variable que representa la capacidad virtual de emitir o sustraer energía por parte de un objeto cuando se encuentra en un campo determinado. Esta acción depende del campo y de las propiedades del objeto y se ha denominado *estampa* o *impronta* del elemento en el campo energético.

En el caso de objetos opacos, el bloqueo es total y la reflexión depende de las características de su superficie. El ángulo de incidencia con respecto al plano tangente en el punto es igual que el ángulo de reflexión. Cuando la superficie es rugosa, como la Luna, rayos que inciden en puntos cercanos se reflejan en sentidos muy diferentes y el elemento proyecta una imagen difusa sobre la superficie. Cuando la superficie es muy lisa (p. ej., un espejo), la reflexión de los rayos es predecible por la curvatura global de dicha superficie. De esta forma, superficies cóncavas pueden formar imágenes «reales» sobre la superficie. En una imagen óptica real, los rayos que convergen sobre un punto dado de la pantalla se originan en un punto correspondiente de un plano ubicado en otro punto del espacio. Estos rayos, al reflejarse en una pantalla, reproducen un patrón lumínico similar al patrón generado por el mismo conjunto de elementos sobre la retina.

La presencia de un elemento transparente o translúcido también altera la propagación de la luz, siendo determinantes sus características geométricas y su constitución molecular. Es sabido que la luz se propaga más rápidamente en vacío que en aire y en éste que en agua o en vidrio. Dicho cambio de velocidad provoca que un rayo colimado de luz (p. ej., el emitido por un puntero láser) se desvíe al pasar del aire al agua o al atravesar un objeto de vidrio. Ésta es la denominada ley de Snell: el cociente de los senos de los ángulos de incidencia y refracción para cualquier rayo de luz que incide sobre la superficie separatriz de dos medios es constante.

Como consecuencia, la luz proveniente de una fuente lejana que atraviesa una superficie separatriz curva y no paralela al frente de onda se desvía en distintas direcciones que dependen de la curvatura local. Dicha desviación ocurre en sentido opuesto cuando la luz sale de un medio en el cual su velocidad es menor y entra en uno en el cual su velocidad es mayor.

Esta propiedad de los objetos transparentes ha permitido a la naturaleza y al hombre generar imágenes ópticas «reales» utilizando la refracción.

El aparato óptico del ojo (el cristalino, la córnea y los humores vítreo y acuoso) y las lentes convergentes (p. ej., una lupa) son capaces de formar imágenes «reales» sobre una superficie.

En el capítulo 10 se explica en detalle la formación de imágenes visuales sobre la retina.

Cuanto mayor es la distancia desde el elemento al sistema óptico, menores son el tamaño de la imagen real y la distancia de ésta al sistema óptico. Esto implica la existencia de infinitos planos de imagen real. A la imagen real de un objeto translúcido sobre la retina se le asocia una cierta cantidad de iluminación difusa (ruido) correspondiente a la estampas de los objetos inmediatamente por delante y por detrás del patrón de luz generado por el objeto de interés (imagen del objeto).

La calidad local de una imagen se puede evaluar de distintas maneras; una de ellas es el cociente contraste/ruido.

Un razonamiento similar puede hacerse para otras formas energéticas: sonido, electricidad, magnetismo, potencial químico, etcétera.



En la formación de la imagen importan las fuentes de energía, las características geométricas y la constitución de los elementos «pasivos» de la escena y del sujeto; también, la superficie de formación de imagen y su sensibilidad a dicha forma energética. Las distancias entre estos componentes y su orientación espacial relativa, así como las diferencias de propagación de la forma energética de la energía portadora en los distintos medios, determinan las reglas de formación de imágenes.

Papel de la energía portadora

De las cuatro formas energéticas conocidas, sólo dos son importantes a la hora de concebir un sistema sensorial: los campos gravitatorios y los campos electromagnéticos. La gravedad actúa en forma indirecta sobre masas cuya aceleración modifica el estado de reposo o movimiento de estructuras prerreceptoras y receptoras, dando origen a transducción de tipo mecánico. Esta transducción ocurre por efectos electrostáticos sobre algunas moléculas de la membrana celular de las células transductoras. Estos efectos de contacto son también responsables de la transducción mecánica que se observa en la audición, el tacto y en otras formas de mecanorrecepción. En el caso del tacto, los efectos son causados por el contacto cercano entre la fuente energética y el órgano receptor. En el caso del sonido y las vibraciones del suelo, sus efectos pueden ser transmitidos a distancia.

Los campos electromagnéticos de alta frecuencia, como la luz y las radiaciones infrarrojas, ejercen sus efectos a distancia. La luz penetra fácilmente medios translúcidos como el aire o el agua y actúa directamente sobre moléculas específicas de las células receptoras, provocando una reacción de oxidoreducción que desencadena a través de una cascada de reacciones químicas la transformación de las señales ópticas en variaciones del potencial de membrana.

La propagación de las radiaciones infrarrojas, además, causa un aumento de la agitación térmica del medio. En el caso del hombre, dos modalidades de propagación permiten detectar la fuente calórica: un mecanismo de interacción molecular-molécula similar al sonido (conducción) y otro más complejo (convección) por el cual masas de fluido con distinta temperatura se mueven una con respecto a la otra.

Finalmente, la energía química de algunas moléculas permite reacciones específicas en los quimiorreceptores. Obviamente, estos estímulos se propagan lentamente en los fluidos y están sujetos a corrientes de éstos, en particular, las corrientes térmicas de convección y las generadas por los movimientos del propio agente.

El *alcance sensorial* depende de la capacidad de penetración de la energía portadora en el medio que rodea. Esto determina que el individuo acarree consigo burbujas sensoriales de distinta dimensión espacial: ve estrellas a años luz, oye a kilómetros, huele a metros, siente el calor a centímetros, toca a nanómetros de distancia.

Otra característica importante de una imagen es su *persistencia*. La gravedad y la luz actúan en forma virtualmente instantánea, en comparación con las velocidades desarrolladas por los seres vivos. Otras formas de energía como el sonido lo hacen a velocidades relativamente más rápidas que los movimientos humanos, pero éstos pueden fácilmente advertir su velocidad. Por último, en los sentidos químicos como el olfato la propagación de la portadora—es decir, la concentración de moléculas específicas—es sumamente lenta con respecto a los movimientos de los animales.

Como consecuencia, la relación temporal entre el estímulo y el fenómeno sensorial varía con la distancia para cada sentido y es característica del objeto percibido. El relámpago anticipa al trueno y éste, al olor «a tierra mojada» causado por la formación de O_3 . En este caso, el retardo entre distintos fenómenos sensoriales causados por un mismo hecho u objeto (rayo) informa sobre la distancia a la cual ocurre dicho hecho.

El alcance sensorial y la persistencia de las señales en el tiempo está determinado por las características de la energía portadora:

- La persistencia es prácticamente nula para la luz y la gravedad, generando imágenes sensoriales cuyos cambios son virtualmente isócronos con cambios en el entorno, proveyendo a la especie humana de la ilusión de la invariancia del tiempo y del espacio con la velocidad (no es así para largas distancias: vemos a la vez lo que ocurrió en la Luna hace un segundo, lo que ocurrió en el Sol hace 8 minutos y lo que ocurrió en Alfa del centauro hace aproximadamente 10 semanas).
- La persistencia es brevísima para el sonido, permitiendo la generación de ecos a tiempos claramente notorios desde el punto de vista perceptivo y fenómenos como el efecto Doppler, que informa de la velocidad de otro coche cuando se lo cruza en el camino.
- La persistencia es prolongada para las sustancias químicas, permitiendo la utilización del olfato para detectar la fuente de origen de un olor. En el caso del sonido y el olor, la temperatura y las

corrientes de fluido en el cual se propaga la portadora afectan su intensidad local y pueden causar «sombras» e incrementos sensoriales locales.

Mecanismos prerreceptores y su control eferente

Las señales que estimulan los mosaicos receptores responsables de una modalidad sensorial son acondicionadas por *mecanismos prerreceptores* instrumentados por los órganos de los sentidos (ojos, piel, sistema musculoesquelético, oído, aparato vestibular, etcétera).

El patrón de señales que recibe el conjunto de receptores, es decir la imagen en sentido amplio, está determinada por estos mecanismos prerreceptores. Éstos están asimismo bajo control del sistema nervioso. A continuación, se darán algunos ejemplos, destacando los aspectos generales y su relación con el control eferente de la información sensorial. Los detalles de estos sistemas se cubren en los capítulos específicos (caps. 10 a 14).

El ojo de cámara (como el humano) es tal vez uno de los ejemplos más demostrativos de acondicionamiento de señales. Consta de una superficie receptora, la retina—en la que se encuentran los elementos transductores—, una cámara opaca, una entrada de luz y un sistema de lentes que permiten proyectar una imagen «real» sobre la retina.

El primer modelo de cómo funciona el ojo fue desarrollado por Al-Hazen en el siglo X. Se trata de una cámara cerrada con un pequeño orificio. Los rayos de luz pasan por el mismo punto antes de proyectar sobre la superficie receptora. Como consecuencia, todos los puntos ubicados sobre una recta que pasa entre el centro óptico y un punto de la superficie receptora proyectan sobre éste. Dado que los rayos se cruzan, estímulos en la parte superior del ojo corresponden a puntos del espacio que están más abajo que los que proyectan en la parte inferior. Lo mismo puede decirse de la relación derecha-izquierda. Cada conjunto de puntos proyecta sobre un único punto. A mayor distancia lateral entre puntos del ambiente, mayor distancia en la imagen. Se dice entonces que se trata de una *imagen de aposición*.

De paso, cabe mencionar que existen otros tipos de imágenes denominadas de *superposición*. Es el caso de la piel: como órgano sensorial, cada punto de la superficie receptora recibe señales de estímulos aplicados en un entorno de dicho punto y cada punto de estimulación afecta un área a su alrededor.

En el ojo, como en la cámara fotográfica, el índice de refracción de los lentes y su curvatura permiten dos procesamientos adicionales: seleccionar el ancho de banda de las radiaciones que proyectan sobre la retina (las radiaciones ultravioletas disipan la mayor parte de su energía en el aparato óptico, protegiendo así en parte a los receptores) y generar una imagen «real» sobre la retina. La cantidad de luz también se regula por la contracción o descontracción refleja del músculo ciliar del iris, lo que tiene como consecuencia adicional cambios en la profundidad de campo.

En la cámara fotográfica, la presencia de un lente cuya distancia es ajustable por el observador permite seleccionar un

plano de foco, es decir, una zona del espacio en la cual la imagen se ve más nítida. En el caso del ojo, lo que ocurre es que el sistema nervioso es capaz de cambiar la curvatura de uno de los lentes y esto causa una imagen real del plano del espacio que el observador quiere analizar en detalle. He aquí la característica más importante de un sistema sensorial: elige las señales que quiere analizar (Recuadro 9-1).

En realidad, procesar información no es otra cosa que elegir qué parte de la energía de la señal de entrada se disipa en cada nivel del sistema.

Mirar es elegir, y la elección del plano de foco no es la única elección posible. También se elige la orientación de la mirada. El ojo es una estructura casi esférica, con rozamiento mínimo, virtualmente suspendida en un sistema elástico constituido por seis músculos cuya acción permite un amplio espectro de rotación alrededor de distintos ejes y cuyo sistema de control y propiedades dinámicas lo dotan de gran precisión y velocidad.

La distribución heterogénea de receptores, agrupados en su gran mayoría en una zona central, la mácula o fovea, hace que la orientación de la mirada de modo que el objeto de interés proyecte en esta zona se convierta un mecanismo de segmentación de los objetos de interés (v. cap. 10).

Otro sistema en el cual es de suma relevancia el control de los mecanismos prerreceptores para la extracción de exaferencia en señales referentes es el sistema musculoesquelético. El sistema nervioso debe controlar dos vectores independientes: fuerza y desplazamiento. Por lo tanto, para controlar la acción muscular se requieren al menos dos tipos de receptores. En realidad, hay tres grandes tipos: el huso neuromuscular que informa sobre el largo de la fibra muscular, los receptores de fuerza ubicados en serie con las fibras, y los receptores de posición articular cuya actividad se correlaciona con la distancia entre el origen y la inserción del músculo.

Tal como veremos en el capítulo 14, el huso neuromuscular consiste en un haz de fibras musculares (haz intrafusil) que contiene en su interior un aparato sensorial que se activa cuando se deforma. Dado que fuerza y deformación local son variables equivalentes, el huso es un receptor de fuerza local. El haz intrafusil está controlado por un conjunto de motoneuronas específicas (denominadas gamma por oposición a las alfa, que inervan las fibras comunes). Debido a la mínima contribución directa de los husos neuromusculares a la fuerza realizada por el músculo, el largo de éstos está determinado por el largo de las fibras comunes. Sin embargo, la fuerza que se ejerce sobre el receptor depende además del grado de contracción de las fibras intrafusales, las cuales están controladas por el sistema gamma. La respuesta del huso resulta entonces de la diferencia de dos variables: a) la longitud prevista por el sistema nervioso y determinada por el grado de actividad gamma y b) la longitud real determinada por la interrelación entre la contracción de las fibras comunes y la carga movida.

Usando cristales piezoeléctricos, Hoffer et al. demostraron que la imagen sensorial de un músculo consiste en un patrón de actividades de dos tipos de receptores: los husos neuro-

musculares de Ruffini (en paralelo con la fibra muscular) y los receptores tendinosos de Golgi (en serie con las fibras musculares) informan al sistema nervioso de la deformación del músculo de acuerdo con el balance entre carga y contracción; permiten así adaptar la actividad de las motoneuronas alfa para lograr movimientos más eficientes y eficaces.

El oído es un tercer ejemplo interesante por sus tres niveles de procesamiento prerreceptor, clásicamente clasificados como oído externo, oído medio y oído interno (v. cap. 11).

La oreja provoca una facilitación direccional de los sonidos que llegan al individuo. Un caso típico entre los vertebrados domésticos es el del conejo, cuyas orejas son controladas activamente por el sistema nervioso como si fuesen antenas direccionales. De hecho, los reflejos posturales (p. ej., el reflejo vestibular de enderezamiento) pueden fácilmente evidenciarse por los cambios de dirección del infundíbulo auricular.

Los pliegues de la oreja humana y las características geométricas del conducto auditivo externo optimizan el ancho de banda del sonido en el intervalo 2,5-4 kHz, en el cual el espectro de frecuencia de las vocales presenta picos que permiten su diferenciación.

Tal como se ha explicado en el capítulo 11, el conducto auditivo externo termina en el tímpano, una membrana que —a la manera de la lonja de un tambor— resuena y transmite las vibraciones a una cadena de huesecillos: martillo, yunque y estribo. Este último apoya sobre la membrana oval del ducto coclear. Como consecuencia de la acción de palanca, esta cadena de huesecillos transforma una señal de baja presión y considerable volumen en una señal de mínimo volumen y considerable presión a la entrada de la cóclea. El área del tímpano se reduce 17 veces hasta la base del estribo, con un consiguiente el aumento de presión sonora. No obstante, dado que a altas frecuencias la membrana timpánica no se mueve como unidad, este sistema rechaza las altas frecuencias por encima de 2 kHz por lo cual dicho aumento de presión es dependiente de la frecuencia.

Este sistema de palancas está sostenido en dos músculos: el del estribo o estapedio y el del martillo o tensor del tímpano. Los músculos se activan en forma refleja con el sonido y en forma voluntaria (el lector puede probarlo y oír fácilmente las señales causadas por su cambio de tensión, siendo éste otro ejemplo de la regla de Müller descrita antes). Ambos músculos tienen una acción de dirección opuesta sobre la cadena, pero aditiva sobre su respuesta elástica. El tensor del tímpano tira del mango del martillo hacia dentro y el estapedio tira hacia fuera. La contracción de los músculos aumenta la respuesta elástica, disminuyendo considerablemente la transmisión de las frecuencias bajas (inferiores a 1.000 Hz) a través de la cadena de huesecillos. El reflejo de atenuación puede disminuir la intensidad de transmisión de sonido hasta 30 o 40 dB, o sea, la diferencia entre un susurro y el sonido emitido por la voz. Cuando una persona habla contrae los músculos del oído, de manera que el estímulo de su propia palabra a través del aire se ve reducido. No obstante, es importante destacar que la palabra, así como otros estímulos sonoros endógenos, también se transmite como vibraciones a través de los tejidos, en particular, el hueso.

La cóclea es un canal de 35 mm de largo, tallado en el peñasco del hueso temporal en forma de dos vueltas y media de

hélice cónica. Su estructura interna consiste en realidad en tres ductos denominados rampas que se posicionan en paralelo. Separan dichos ductos dos membranas de distinta complejidad y elasticidad: la membrana basilar y la membrana de Reissner, las que convergen sobre una estría ósea a través de la cual llegan las aferentes nerviosas primarias dejando entre sí a la llamada rampa media, donde están las células transductoras. Las otras dos rampas (timpánica y vestibular) se comunican en el vértice o ápex y contactan con el oído medio a través de dos ventanas, la ventana oval (en la que apoya el estribo) y la ventana redonda. Mientras que la membrana basilar tiene la función de transmitir la onda mecánica entre ambas ventanas, la función de la membrana de Reissner es aislar desde el punto de vista bioquímico la rampa media de las otras dos. La actividad de un conjunto de células (estria vascular) dispuestas sobre la pared opuesta a la estría ósea genera una diferencia de concentración de potasio (y, por lo tanto, de potencial) entre la rampa media y las otras.

Cuando la frecuencia del movimiento del estribo es baja, el empuje en la membrana oval causa una tendencia del líquido a fluir hasta el ápex, deformando así la membrana en toda su extensión. Cuando la frecuencia es muy rápida, la deformación de la membrana basilar cerca de las ventanas oval y redonda permite que la señal de deformación mecánica se «cortocircuite» a través de la membrana basilar. Frecuencias intermedias hacen progresar la señal mecánica hasta regiones intermedias de la escala.

Por otra parte, el diámetro de las rampas y las propiedades mecánicas de la membrana basilar son diferentes a lo largo de la cóclea. Por lo tanto, para cada sitio de la cóclea existe una frecuencia óptima de resonancia de la membrana basilar. El descubrimiento de este complejo mecanismo de análisis del sonido fue consecuencia de una serie de trabajos pioneros que se invita al lector a estudiar (v. Material web Enlaces de interés). Mecánica del oído interno. Conferencia Nobel de von Békésy). A diferencia de otros sistemas en los que la ubicación espacial de los receptores se corresponde con una ubicación espacial del estímulo, en la audición la ubicación espacial de las células receptoras corresponde a una cualidad del estímulo, su frecuencia. A esta característica, que se propaga a lo largo de la vía auditiva se la denomina tonotopía.

Dentro de la estría media, apoyadas sobre la membrana basilar, corren dos bandas celulares con alto grado de ordenamiento espacial. Estas bandas están compuestas por células transductoras caracterizadas por tres propiedades: a) la presencia de microvellosidades en su polo apical, b) la presencia de sinapsis con fibras que las conectan con el sistema nervioso en el polo basilar y c) la electromotilidad. Como se explica en detalle en el capítulo 11, a estas células se las denomina «ciliadas», aunque estrictamente la mayor parte de sus prolongaciones son vellosidades. Su nombre se debe a una traducción del término hair cells. Estas vellosidades no tienen la estructura de un cilio, aunque sí existe un cilio verdadero el kinocilio, cuya posición con respecto a las otras prolongaciones determina la polaridad funcional de la célula (v. Material web. Enlaces de interés. Respuesta motora de una célula transductora a un estímulo intracelular).

La banda interna (por su cercanía con el eje de la hélice) está compuesta por una sola columna de células (llamadas

internas), y la banda externa consiste en tres columnas de células (llamadas externas). Una tercera membrana (llamada tectorial) contacta con las microvellosidades de ambos tipos celulares. La acción del estribo contra la membrana oval impone una onda de presión que causa deformación y movimientos relativos de las membranas tectoria y basilar, provocando de este modo el estímulo de las células transductoras.

Las células externas, por sus propiedades contráctiles, son capaces de moverse al ser excitadas. Una vez que la membrana basilar vibra, la célula resuena, amplificando localmente un conjunto de frecuencias del estímulo que tiene relaciones específicas con la frecuencia óptima local de la membrana basilar. Este mecanismo, llamado amplificador coclear, permite la selección de algunas frecuencias a nivel local y determina la magnitud de dicha resonancia. El movimiento relativo de las membranas basilar y tectoria así amplificado estimula las células internas, que son las verdaderas células transductoras del sistema auditivo. La oscilación que actúa sobre las células internas es modulada por fibras eferentes que inervan la base de las células externas. A pesar de que los detalles de este mecanismo son aún discutidos, no hay duda de que constituye otro ejemplo de modulación descendente de la información aferente.



En definitiva, las señales que estimulan los receptores responsables de una modalidad sensorial son acondicionadas por mecanismos prerreceptores instrumentados por los órganos de los sentidos, quedando el patrón de señales que recibe el conjunto de receptores determinado por dichos mecanismos prerreceptores.

DE LA IMAGEN FÍSICA A LA PRIMERA IMAGEN NEURAL

De acuerdo con lo expresado anteriormente, existen dos tipos de estímulo sensorial: «elemento estímulo», que se caracteriza por la fuente equivalente causada por la presencia del objeto o la estampa del objeto (v. Adaptación temporal, más adelante), e «imagen estímulo», que se caracteriza por el patrón energético que causa la respuesta de los receptores. La vinculación entre ambos estímulos es característica de cada modalidad sensorial, y depende de los mecanismos que la evolución ha expresado en cada especie para generar distintas imágenes del mismo objeto a través de diversos canales energéticos.

Estos dos tipos de estímulo tienen relación con los llamados estímulo distal y proximal por la corriente Gestalt de principios del siglo XX. Sin embargo, mientras que el estímulo proximal es esencialmente la imagen capaz de provocar una respuesta del receptor, el estímulo distal es algo más que el «elemento estímulo». En efecto, como se verá al analizar la relación entre sensación y percepción, la presencia de un «elemento estímulo» puede, por asociación estadística, evocar la presencia de estímulos distales completamente distintos (Fig. 9-2).

La imagen física actúa como un patrón de energía específica sobre la superficie sensorial y allí es transformada por el



Figura 9-2. Reproducción de *La condition humaine* de René Magritte (1933). El lector puede claramente apreciar la relatividad del significado perceptual. El estímulo distal, el paisaje a través de la ventana, se corresponde perceptiva pero no físicamente con el elemento estímulo: el área superpuesta de tela. Girando una «vuelta más de tuerca», tampoco la escena global percibida se corresponde con la realidad física (la hoja del libro).

mosaico de receptores en un patrón de actividad neural que se denomina primera imagen neural.

El mosaico realiza para ello dos operaciones: un cambio de portadora (*transducción*) y una modulación de la portadora neural que recoge al menos parcialmente la modulación de la portadora física (*codificación*). La regla que relaciona la modulación de la portadora de la imagen física y la portadora neural se denomina código neural. Esta regla rara vez es una correspondencia biunívoca (dado que varias combinaciones de estímulos pueden provocar la misma respuesta neuronal).

Transducción y codificación

La imagen física de la escena generada y proyectada sobre un arreglo espacial de receptores, como se ha explicado, tiene la potencialidad de provocar cambios en el potencial de membrana de estos receptores. De esta forma, los cambios en el potencial de membrana de una célula receptora reflejan las señales locales (es decir, los cambios de uno o más parámetros en el receptor). Estos cambios en el potencial de membrana se denominan *potencial receptor*, y el proceso de transformación del estímulo correspondiente al curso temporal de la magnitud local de la imagen en un potencial receptor, *transducción*.

En varios tipos de receptores, la respuesta aparece cuando el estímulo supera un cierto umbral; éste es más sensible a cambios en el estímulo a bajas intensidades y menos sensible a altas intensidades. Esta propiedad de los receptores, a menudo asociada al reclutamiento de receptores de distinto umbral y a mecanismos de adaptación central, explica la observación de Weber de que el mínimo incremento de peso que puede ser percibido es aproximadamente un 10 % del peso original del objeto.

➤ La observación de Weber se cumple dentro de ciertos intervalos para otras modalidades sensoriales, dando origen a la llamada regla de Weber y Fechner. De acuerdo con esta regla, la intensidad de una sensación se incrementa linealmente con el aumento porcentual del estímulo. Advierta el lector que lo mismo ocurre con la percepción del valor del aumento de sueldo. Otra regla que también refleja esta tendencia a disminuir la sensibilidad de un sistema con el incremento del estímulo basal es la regla de Stevens, que establece que la magnitud de una sensación es proporcional a una potencia de la diferencia entre el estímulo que la provoca y el estímulo liminar.

Para una misma modalidad sensorial existen distintos tipos de receptores capaces de responder en forma determinada a una cierta porción del espectro de las señales transportadas por la energía específica. Esta subdivisión en tipos de receptores, de acuerdo con sus propiedades de transducción, ha llevado a definir el concepto de «mosaico» receptivo. Es habitual la coexistencia, en la misma superficie sensorial, de grupos de receptores que (así como las tachas de un taraceado reflejan en forma diferente la luz) responden en forma distinta a la misma imagen física. Así, la imagen física se transforma en varias imágenes o planos de estímulo. Dado que los intervalos de respuesta de cada tipo de receptor no son exclusivos ni tampoco en conjunto abarcan todo el espectro de la imagen física, el espacio de los planos de estímulo es en cierta forma redundante, pero considerado en su conjunto es insuficiente para provocar la transferencia de toda la información contenida en la imagen física. Ésta es la base periférica del primer proceso de abstracción (determinante de cualidades como color, textura y armonía) que ocurre en los sistemas sensoriales.

La transducción es casi siempre un proceso subcelular que, por la acción del estímulo local, causa un cambio en las condiciones de equilibrio de la membrana celular y, por lo tanto, se expresa como un cambio en el potencial de membrana. La codificación periférica involucra los mecanismos prerreceptores de formación de la imagen, los mecanismos de transducción y los mecanismos de codificación neural.

Davis distingue dos formas de codificación, de acuerdo con la complejidad de dicho proceso: la excitación directa de las terminales nerviosas y la excitación indirecta a través de una célula especializada.

En el caso de la excitación directa el *potencial receptor* ocurre en una terminal nerviosa especializada; tal es el caso del corpúsculo de Pacini, en el cual los cambios de presión ejercidos sobre un capuchón de células (que forman una estruc-

tura oval y elástica que contiene a la terminal nerviosa) alteran el potencial de membrana de esta terminal, determinando su despolarización. Estos cambios de potencial de membrana son por definición potenciales receptores. En el caso del corpúsculo de Pacini, son, además, las señales que al llegar a cierto umbral gatillan el disparo de potenciales de acción con una latencia específica *a posteriori* del fenómeno mecánico (v. cap. 12). Se los llama por esta razón *potenciales generadores*, los que responden con cambios en su potencial de membrana a estímulos químicos generando ulteriormente potenciales de acción.

Fenómenos similares ocurren en las neuronas de la mucosa olfativa. El proceso de transducción olfatoria tiene múltiples etapas, en las cuales participan no sólo las propiedades eléctricas intrínsecas de la membrana celular, sino –además– cadenas de señales bioquímicas cuya descripción está más allá del objetivo de este capítulo y que puede consultarse en el capítulo 13. La dilucidación de las claves genéticas de la olfacción ha sido uno de los avances recientes más notables de la neurobiología (v. Material web. Enlaces de interés. Genética de los receptores del olfato. Conferencias Nobel de Axel y Buck).

En el caso de la excitación indirecta –como en la visión, el vestíbulo, o el oído– existe una célula receptora específica en la que se produce el *potencial receptor*. La despolarización de esta célula provoca la liberación de neurotransmisores que, a su vez, despolarizan la terminal del aferente primario dando origen al *potencial generador*.

Cada modalidad y cada submodalidad sensorial tienen un conjunto de reglas o código que permite inferir la señal de entrada (imagen estímulo) a partir de la señal de salida (tren de potenciales de acción). La transformación de la señal de entrada en un tren de potenciales de acción es una forma de codificación. El mecanismo subyacente a esta transformación es propio de cada modalidad sensorial. Sin embargo, existen fenómenos comunes.

La ocurrencia un potencial de acción *a posteriori* de un estímulo depende de las propiedades de las estructuras prerreceptoras, de la sensibilidad de la membrana al estímulo local, de la sensibilidad del terminal axónico (al estímulo local o a la acción sináptica, según el tipo de receptor) y de la capacidad de integración temporal de la membrana celular desde la zona sensible al primer núcleo de Ranvier (v. cap. 2).

La corriente de membrana asociada al potencial generador (corriente generadora) fluye a lo largo de la fibra hasta los nodos más cercanos. Allí, con la circulación de corriente a través de la membrana, se reduce la carga y se provoca una caída de potencial opuesta al equilibrio de reposo. Más allá de cierto límite de voltaje (conocido clásicamente como *nivel de despolarización crítica*), se desencadena un proceso dinámico caracterizado por un curso estereotipado del flujo de corriente a través de la membrana celular, el potencial de acción. Las corrientes de acción asociadas fluyen a su vez por los nodos vecinos, reproduciendo el fenómeno nodo a nodo, lo cual provoca su conducción hasta el sistema nervioso central.

Así como el cambio del potencial de membrana en el cono axónico de una motoneurona es la vía final común por la cual el sistema motor ejecuta un patrón de actividad, el potencial generador es la vía final común a través de la cual los estímu-

los del mundo exterior se transforman en señales codificadas como series de impulsos neurales.

En ambos casos, señales que pueden describirse –a escala biológica– como transportadas por un continuo se transforman en señales transportadas por procesos –también a escala biológica– doblemente discretos: en el espacio, por la individualidad de los axones aferentes, y en el tiempo, por la individualidad de los potenciales de acción. Esta digitalización de las señales en el espacio y en el tiempo las hace más robustas a pequeñas variaciones locales o temporales del estímulo físico o a la interferencia de otras señales eléctricas.

La relación entre estímulos y respuestas se caracteriza por estar regulada por un conjunto de leyes o *código*. Decodificar es utilizar el código para «leer» las señales transmitidas y darles un significado. Dado que la variedad de señales de entrada es mayor que la de salida, no existe una correspondencia uno a uno. La ambigüedad resultante se resuelve a través de acciones sobre el objeto o permanece en forma de una propiedad emergente del objeto que el individuo abstraer. Un ejemplo del primer mecanismo lo proporcionan los aspectos geométricos de la visión: el movimiento de los ojos o la cabeza permite cambiar el punto de vista y, por lo tanto, «desambiguar». Un ejemplo del segundo mecanismo lo provee la visión del color: diferentes combinaciones de contenido espectral pueden resultar en una idéntica combinación de respuestas de los distintos tipos de conos (v. cap. 10). Estos ejemplos muestran que el código determina un límite superior de la cantidad de información que un determinado canal sensorial puede transmitir. Este límite sólo se alcanza cuando la incertidumbre (es decir, la variedad de estímulos posibles) es suficiente para explotar la capacidad de transmisión de señales del canal sensorial.



Los cambios en el potencial de membrana de una célula receptora reflejan las señales locales y se denominan potencial receptor, mientras que el proceso de transformación del estímulo correspondiente al curso temporal de la magnitud local del estímulo en un potencial receptor se denomina transducción.

Adaptación temporal



Los receptores sensoriales muestran a menudo en sus respuestas cambios dependientes del tiempo. Las respuestas a estímulos de larga duración se inician generalmente con un pico de actividad, seguido de una atenuación que tiende a un valor de estable. A este fenómeno se lo denomina adaptación sensorial.

El tiempo de adaptación es característico de cada receptor. Cuando adapta muy lentamente, el receptor se denomina *tónico*, porque refleja fielmente el nivel estático del estímulo. Cuando adapta muy rápidamente, cayendo a cero en pocos milisegundos, el receptor se denomina *fásico*, dado que refleja mejor los cambios en el estímulo. La mayor parte de los receptores sensoriales son *fásico-tónicos*, es decir, tienen velocidades de adaptación intermedias o una disminución de la respuesta que no llega a cero.

Recuadro 9-1. Teoría de la información

Es habitual entre los neurofisiólogos referirse a la información que se transmite de un núcleo a otro, por ejemplo, en una vía sensorial. Esto parece razonable, ya que la actividad de una vía (p. ej., la visual) ante la presencia de una imagen permite a la corteza cerebral identificar los elementos que la componen. La vía sensorial transmite información acerca de la imagen: cuántos elementos hay, qué es cada uno, e—incluso—la información necesaria para identificar a una persona que esté presente.

Cuando los órganos sensoriales responden ante un estímulo (una escena), sus células receptoras empiezan a responder, excitan a las fibras aferentes y éstas mandan sus descargas a núcleos que se encuentran en el sistema nervioso central, ¿en qué consiste la información transmitida?

Para que los órganos sensoriales sean útiles para la supervivencia y se mantengan en la evolución, los cambios de sus descargas ante una escena deben producir respuestas en el sistema nervioso que le permitan organizar conductas útiles para su adaptación al medio que los rodea. Esta complementación entre los sistemas sensoriales y la conducta se realizó mediante la evolución natural. En ese proceso se generaron códigos que permitan la transmisión de información a través de las vías sensoriales: el color de un objeto no se transmite en el sistema nervioso como un color, sino como alguna particularidad de la descarga de las fibras de la vía visual que se presenta sólo cuando se está observando un objeto rojo. En el capítulo 10 se profundizará sobre los mecanismos involucrados en la codificación del color.

El principal problema con el que se enfrentan los investigadores es que no se conocen estos códigos, y entonces sólo es posible hacer conjeturas.

Muchas veces se habla de información en un sentido laxo, pero para discutir en forma más precisa se deben formalizar estos conceptos y eventualmente medir la información que se transmite. Para hacer esto, los investigadores se encontraron con la misma dificultad que tuvieron los ingenieros cuando se empezó a transmitir información codificada, por ejemplo usando el código Morse. Recurrieron entonces a los resultados de otro investigador: C. E. Shannon, que abrió un campo científico nuevo: la teoría de la información.

Se revisarán los conceptos fundamentales de esta teoría. En primer lugar, para definir la información transmitida, debe haber: un emisor, un receptor, un canal y un código (Fig. 9-3). El canal puede ser ruidoso (como en el caso del sistema nervioso) o no. El código es un acuerdo entre el emisor y el receptor sobre el significado de los signos que se transmiten, por ejemplo, el código Morse. Este código usa leyes generales de la codificación de la información: un mensaje se codifica como palabras (*save our souls*), que se codifican con letras (SOS), y cada letra se codifica como series de puntos y rayas (... --- ...), separadas por un espacio. Son tres símbolos: espacios, puntos y rayas. El espacio, simplemente, separa las letras; las combinaciones de puntos y rayas seguidas codifican letras (Fig. 9-3).

El estudio del sistema nervioso presenta problemas esenciales que hacen difícil la aplicación de la teoría de la información, ya que la información se transmite, principalmente por trenes de potenciales de acción y no por elementos discretos, como se ha señalado hasta ahora en este capítulo. A continuación se analizarán dichos problemas.

Primer problema. ¿Cuál es el código que usan los núcleos nerviosos? Como ya se ha señalado, no se lo conoce, por lo que es necesario realizar alguna conjetura. Se han propuesto varios códigos, por ejemplo:

- Código de frecuencias: el mensaje está dado por la frecuencia de descarga de las espigas; por ejemplo, la amplitud de una señal (un sonido, una luz) podría estar codificada por la frecuencia de descarga de las neuronas.
- Códigos dados por el patrón de descarga: por ejemplo, una serie de espigas en la cual un intervalo es claramente menor que los precedentes podría indicar la aparición de una novedad.
- Códigos de latencias con respecto a una señal: algunos peces eléctricos producen un pulso eléctrico con un órgano eléctrico; los receptores eléctricos sobre la piel del pez responden con una latencia que depende de la amplitud de la corriente que los atraviesa y la presencia de objetos modifica esta amplitud. Un cambio de las latencias en una región del cuerpo indicaría la presencia de un objeto en su cercanía.
- Código de líneas marcadas: en él puede indicarse, por ejemplo, el color de la luz que llega a determinado lugar de la retina, de acuerdo con cuáles son las neuronas que cambiaron su frecuencia de descarga.

Varios de estos códigos pueden complementarse en una vía sensorial para dar información más completa de la energía estimulante.

En ingeniería el diseñador determina el código que se va a usar; en cambio, en biología el investigador deberá conjeturar cuál es el código, que casi seguramente no será el que usa el sistema. La elección dependerá de la intuición y de la experiencia del investigador, así como de sus conocimientos del sistema. Una medida de cuán bueno es un código es cuanta información puede transmitir sobre un aspecto relevante para el individuo estudiado.

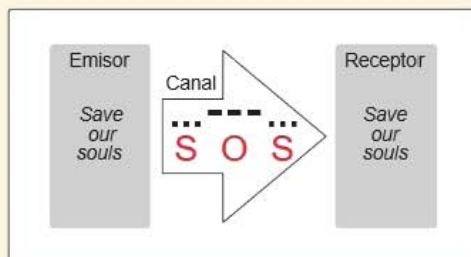


Figura 9-3. Elementos importantes en la transmisión de información: un emisor, un receptor, un canal y un código. Un canal consiste en la modulación de un flujo energético de acuerdo a un código. Un mensaje se codifica como palabras (*Save our souls*), que se codifican con letras (SOS), y cada letra se codifica como series de puntos y rayas (... --- ...), separadas por un espacio. Son tres símbolos: espacios, puntos y rayas. El espacio simplemente separa las letras, y las combinaciones de puntos y rayas seguidas codifican letras.

Recuadro 9-1. Teoría de la información (cont.)

Segundo problema. ¿Qué tipo de información se codifica? En el estudio del sistema nervioso (y en particular, de las vías sensoriales), en general no puede definirse con precisión cuál es la información que está codificando cada núcleo. En el mejor de los casos, pueden brindarse argumentos para sostener que tal núcleo procesa la posición de una fuente sonora usando un código de latencias y, si los argumentos son muy buenos, la mayoría de los científicos que trabajan en el tema aceptarán que así es hasta que aparezcan argumentos en contra de esta suposición, si es que aparecen.

Tercer problema. ¿Cuál es la precisión (o el ruido) con que se codifica la señal que debe transmitirse? Naturalmente, la información codificada aumenta con la precisión con la que trabaja el codificador y disminuye con el ruido del canal.

Pero, ¿cómo se mide la información? Para empezar, es necesario analizar, por ejemplo, cuánta información se necesita para saber si una moneda tirada al aire salió cara (C) o cruz (X). Ésa es la unidad de medida, a la que aquí se denominará *bit*. Un bit es la información que se necesita para saber cuál fue el resultado de tirar una moneda. Ahora se quiere extender esta medida: ¿cuál es la información necesaria para saber el resultado luego de dos tiradas de una moneda? Evidentemente 2 bits, 1 bit por cada moneda. Y así sucesivamente, n monedas: n bits. Si se tira una moneda, son dos posibles resultados C y X: 1 bit. Si se tira dos veces la moneda, son cuatro posibles resultados: CC, CX, XC y XX: 2 bits. Si se tira tres veces son ocho posibles resultados: CCC, CCX, CXC, CXX, XCC, XCX, XXC, y XXX: 3 bits. Es decir, transmitir información sobre una tirada requiere transmitir un símbolo binario (C o X); sobre 2 tiradas serán dos símbolos binarios, y sobre 3 tiradas, tres símbolos binarios.

Y si se tira un dado, ¿cuántos bits son necesarios? En el ejemplo de la moneda se vio que si hay k ($= 2^n$) posibles resultados equiprobables, la cantidad de información es $I = n$. Como $n = \log_2(2^n) = \log_2(k)$, debe ser $I = \log_2(k)$. Al tirar un dado se necesitan seis símbolos alternativos para comunicar el resultado, lo cual es igual que decir que se requieren $\log_2(6)$ bits para transmitir la información obtenida. Si se generaliza esta definición, cuando se realiza un experimento aleatorio con n resultados equiprobables, la información que debe transmitirse o que comunica su resultado es: $\log_2(n)$.

Puede considerarse que, cuando los resultados son igualmente posibles, el aporte de información por cada resultado del experimento es igual para todas las posibilidades ($\log_2(n)/n$). En el caso de la moneda es 0,5 bits; en el caso del dado es aproximadamente 0,43, y en el caso de la ruleta, aproximadamente 0,14. Por lo tanto, cuando los resultados son igualmente posibles, la información aportada por cada resultado decrece con el número de resultados posibles.

Generalizando, se verá ahora qué pasa cuando los resultados posibles son transmisibles utilizando sólo dos palabras, cuyas probabilidades son p y $q = 1 - p$. A modo de ejemplo, puede elegirse un número racional n/m que sea cercano a p/q . Si se ponen en una caja n bolillas rojas y m bolillas azules, se tendrá que cada bolilla específica ($R1, R2, R3, \dots, Rn$ para las rojas y $A1, A2, A3, \dots, Am$ para las azules) saldrá con una probabilidad [$p = n/(n+m)$ para las rojas y $q = m/(n+m)$ para las azules] y cuando sale dará una información aproximadamente igual a [$1/(n+m) \times \log_2(n+m)$]. En conjunto, dado que son n bolillas rojas, la información aportada por cada bolilla roja cualquiera ($R1, R2, R3, \dots, n$) es [$n/(n+m) \times \log_2(n+m)$]. Para calcular la información obtenida sólo al saber su color, debe descontarse la información que cada una de las bolillas rojas aporta sabiendo que ha salido una roja = [$n/(n+m) \times \log_2(n)$].

Entonces, la información aportada por el color rojo de la bolilla es:

$$[n/(n+m) \times \log_2(n+m) - [n/(n+m) \times \log_2(n) = [n/(n+m) \times \log_2(n+m/n) = - [n/(n+m) \times \log_2(n/n+m)].$$

Observando que $n/(n+m) = p$, se obtiene que la información aportada por el color rojo (cuya probabilidad es p) es $= -p \times \log_2(p)$. Un razonamiento semejante da para el color azul una información de $-q \times \log_2(q)$. Entonces, la información total cuando el código está compuesto por dos «palabras» (en el ejemplo, colores) es la suma de las informaciones aportadas por ambas $= -p \times \log_2(p) - q \times \log_2(q)$. Si en lugar de dos palabras, el código tuviera n , es fácil deducir que la información transmitida es $\sum -p_i \times \log_2(p_i)$, donde p_i es la probabilidad de que aparezca la palabra i , e i va desde 1 hasta n .

Otra variable que se usa en este tipo de situaciones es la incertidumbre (o entropía): en los ejemplos anteriores, puede decirse que antes de realizar el experimento aleatorio existe cierta incertidumbre y que después de realizarlo ésta desaparece (se reduce a cero). Dicho con el ejemplo del dado, la diferencia de información entre un jugador honesto (que espera uno de seis resultados equiprobables) y el jugador tramposo que conoce el único resultado es $\log_2(6) - \log_2(1) = \log_2(6)$ o $\sim 2,59$ bits. El jugador honesto después de muchas tiradas sabrá lo mismo que el tramposo y, por lo tanto, habrá ganado dicha información. Entonces, en esos casos puede definirse la incertidumbre como la información que brinda la realización del experimento: puede decirse que la información que se obtiene es la diferencia entre la incertidumbre anterior y la posterior a la realización del experimento [$\log_2(1) = 0$]. Pero en muchos experimentos la entropía final no es cero: en el ejemplo anterior, si lo único que se informa es que salió una bola roja, la entropía que aún tenemos no es cero y la información que recibimos al saber que la bola es roja se puede calcular como la diferencia entre estas entropías.

Por otro lado, esta forma de calcular la entropía sólo es válida si los resultados posibles no se puedan ordenar como números naturales. En caso contrario, por ejemplo, la medida de un tiempo de reacción, debe recurrirse a otras maneras de medir la información. Si se está midiendo un tiempo t , cuyos valores van desde 0 hasta un valor T , hay infinitos resultados posibles, tantos como números reales entre 0 y T , cualquiera sea T , y por lo tanto, la fórmula con una sumatoria no sirve: podría substituirse la sumatoria por una integral, pero la integral resultante no es convergente (no da un resultado definido). Sin embargo, este problema se soluciona si se considera que, en la práctica, las posibles medidas que puede realizarse constituyen un conjunto finito. Cualquier instrumento de medida tiene una precisión determinada: no pueden distinguirse dos medidas que estén en intervalos prefijados, como sucede en una cinta métrica común, en la que no se puede distinguir entre dos medidas que quedan entre 32,7 y 32,8 cm. Ya que no es posible medir la intensidad de la señal con precisión absoluta, los resultados

Recuadro 9-1. Teoría de la información (cont.)

posibles serían la medida de distancia en milímetros (los resultados posibles del ejemplo de tiempos de reacción son grupos de números reales entre 0 y t_1 , entre t_1 y t_2 , ..., entre t_n y T y, por lo tanto, son clasificables en categorías). Además, en la mayoría de las medidas, el instrumento comete errores, que en el esquema de la figura aparecen como un error que se suma a la señal en el canal. Considerando la limitada precisión de las neuronas y el ruido de los sistemas de transmisión, se puede calcular la información que transmite una vía sensorial. Lamentablemente, no se conoce la precisión de trabajo de las neuronas ni el ruido de los canales, pero es posible estimarlos.

Pero el problema fundamental es que los canales de transmisión en el sistema nervioso son muy complejos y aún no se poseen métodos para calcular la información transmitida, aun conociendo todos los parámetros del sistema. Actualmente se ha calculado la cantidad de información transmitida o la máxima que pueden transmitir algunas vías sensoriales de invertebrados y de algunos sistemas de vertebrados extremadamente sencillos.

Bibliografía específica

- Eckhorn R, Popel B. Rigorous and extended application of information theory to the afferent visual system of the cat. I. Basic concepts. *Biol Cybern* 1974;16:191-200.
- Eckhorn R, Popel B. Rigorous and extended application of information theory to the afferent visual system of the cat. II. Experimental results. *Biol Cybern* 1975;17:7-17.
- MacKay DN, McCulloch WS. The limiting information capacity of a neuronal link. *Bull Math Biophys* 1952;14:127-35.
- Perkel DH, Bullock TH. Neural coding. *Neurosci Res Program Bull* 1967;6:221-348.
- Rieke F, Warland D, de Ruyter van Steveninck R, Bialek W. Spikes: exploring the neural code. Cambridge: MIT Press, 1997.
- Schneider TD. Information Theory Primer. With an Appendix on Logarithms. Disponible en: <http://www.lacb.ncifcrf.gov/toms/paper/primer/>.
- Shannon CE. A mathematical theory of communication. *Bell System Tech J* 1948;27:379-423. Disponible en: <http://cm.bell-labs.com/cm/ms/what/shannonday/paper.html>.
- Stein RB, French AS, Holden AV. The frequency response, coherence, and information capacity of two neuronal models. *Biophys J* 1972;12:295-322.

Los mecanismos involucrados en este proceso pueden depender de procesos prerreceptores, como en el caso del corpúsculo de Pacini, de procesos neurales o –en los casos en los cuales existe una célula receptora– de las propiedades de ésta, o de la sinapsis que ésta hace sobre la terminación que la inerva.

El papel de la adaptación sensorial es privilegiar los cambios en los estímulos sensoriales, es decir, detectar novedades. De esta forma se ahorran recursos computacionales en el proceso perceptivo, dado que los estímulos estáticos llevan muy poca información nueva. Señales complejas persistentes en el tiempo sólo llevan un bit de información en cada momento de evaluación; dicho bit resulta de la respuesta «no» a la pregunta «¿ha cambiado algo?».

Un significado adicional de la capacidad de responder a estímulos cambiantes con mayor sensibilidad que a estímulos constantes es la capacidad de utilizar las variaciones del estímulo local o proximal no relacionadas con las señales emitidas por el elemento de interés en la escena (el estímulo distal) para mejorar la discriminación de las señales provenientes de éste.

Algunos receptores sensoriales fásicos tienen además la propiedad de *rectificar el estímulo*; tal es el caso de los corpúsculos de Pacini y de Meissner (descritos en detalle en el cap. 12). Estos receptores son muy importantes para detectar desplazamientos de la superficie que contacta con la piel y segmentarlos de otros estímulos provenientes del mismo objeto. Imagínese el lector asiendo un vaso mientras lo llena de agua. La presión necesaria para sostener el vaso aumenta, pero es imposible calcularla en los tiempos adecuados para evitar el desplazamiento utilizando otros mecanismos. La presencia de receptores sensibles al desplazamiento provee al sujeto de una señal de control que el sistema motor tiende a minimizar para mantener el vaso en la misma posición (v. Material web. Ejercicio de reflexión).

Arreglo espacial del mosaico sensorial, concepto de fóvea

Se ha mencionado que una imagen física se caracteriza por un patrón de energía que actúa sobre un conjunto de receptores que, en general, están distribuidos en una superficie. Dicha distribución no es azarosa, sino que sigue arreglos ordenados de acuerdo con reglas genéticamente codificadas.

Tres características tienen importancia saliente en el arreglo espacial de los receptores cutáneos: a) siguen arreglos bien definidos geoméricamente y funcionalmente significativos, b) son en general nodos de convergencia y divergencia de señales y c) se acumulan en zonas de altísima densidad, comparada con la densidad media.

La retina, la piel, la membrana basilar, el epitelio olfatorio y la superficie de la lengua presentan patrones de distribución que permiten el muestreo espacial heterogéneo de la imagen física.

En la retina, por ejemplo, los conos se distribuyen siguiendo una estructura «en panal», en la que cada receptor está rodeado por otros seis. En la cóclea existe una línea de células *ciliadas* internas con su «penacho ciliar» igualmente orientado con respecto al eje del caracol. En la piel, los distintos tipos de receptores están ubicados a distinta profundidad y con densidades adecuadas al tipo de señales transducidas.

En los sistemas en los cuales la transducción se realiza por una célula especializada, el tipo de conexión entre ésta y la primera neurona es variado; a veces es uno a uno, pero en la mayoría de los casos existe *convergencia y divergencia* de señales. Por ejemplo, en la retina cada cono proyecta sinápticamente sobre más de una célula bipolar y cada célula bipolar recibe de más de un cono. Los discos receptores de Merkel están inervados por más de una terminal nerviosa y cada fibra puede contactar más de un disco. Las células ciliadas internas

son aproximadamente 3.500 y están inervadas por más de 55.000 fibras. Por otra parte, varios tipos de células receptoras (incluyendo conos, células cilindricas, y probablemente las células transductoras de las papilas gustativas) reciben control eferente por parte de axones que salen del sistema nervioso central y regulan los mecanismos de transducción.

Finalmente, pero de no menos importancia, cada sistema sensorial exhibe una o más regiones con máxima densidad y variedad de tipos de receptores. Estas zonas de alta densidad de receptores permiten un muestreo espacial fino de las señales.

El caso típico es la *mácula o fovea* visual cuya densidad de conos, en particular «verdes» y «rojos» (de acuerdo con su máxima sensibilidad para estas longitudes de onda) exhibe un pico que puede alcanzar más de 100 de veces la densidad de conos en la zona perimacular. Un caso similar ocurre en las yemas de los dedos, en la lengua y en los genitales, donde la densidad de mecanorreceptores exhibe picos regionales.

La riqueza de información proveniente de estas zonas es amplificada por la riqueza de la representación central de éstas y por la capacidad de mover y enfrentar dicha zona del mosaico receptivo a la región de interés de la imagen física. Este comportamiento, denominado por extensión *foveación*, permite seleccionar regiones de interés en la escena y explorarlas con máxima resolución espacial y –por la variedad de receptores involucrados– bajo un espectro más rico desde el punto de vista cualitativo.



Podemos entonces concluir que los mosaicos receptorales son heterogéneos, las zonas de alta densidad de receptores, también llamadas foveas, permiten un muestreo espacial fino de las señales y la jerarquización de ciertos detalles mediante la búsqueda activa.

Tipos de código neural

Existen diferentes tipos de códigos neurales. En primer lugar, puede mencionarse el *código de líneas marcadas*, que tal vez sea el más robusto, dado que la presencia de impulsos a través de una línea sensorial (fibra ganglionar del nervio óptico, fibra de las neuronas del ganglio de Scarpa, etc.) es interpretada por los dispositivos neurales lectores del código de espigas que viajan por esa fibra como un estímulo de un tipo específico de energía que actúa sobre un sitio específico.

Los códigos de línea también informan en muchos casos del origen espacial y de su relación con un aspecto del estímulo. Por ejemplo, cada fibra ganglionar que emerge de la retina es estimulada por estímulos que se ejercen sobre una región restringida de ésta y –como se ha mencionado– esta región corresponde a ubicaciones de la fuente del estímulo en una zona restringida del espacio denominada *campo receptivo* de la fibra ganglionar.

Análogamente, existe un área de piel sobre la cual un estímulo excita un corpúsculo de Pacini o un área de la membrana basilar cuya vibración determina actividad de determinada fibra del nervio auditivo. Este último ejemplo muestra que el campo receptivo de una neurona no necesariamente ocurre en el dominio del espacio, dado que la respuesta de un determinado axón del nervio auditivo corresponde a una banda de

frecuencias y puede ser estimulada prácticamente desde cualquier punto del entorno.

Como se explica en el capítulo 11 al abordar la codificación del origen espacial del sonido, este ejemplo muestra la posible coexistencia de códigos de línea en los cuales las actividades evocadas por estímulos provenientes de un suceso único sean transmitidos en forma paralela y adquieran significado en el momento en que dichas líneas converjan sobre una neurona «lectora» de la actividad de ambas.

Es importante, además, destacar que puede coexistir más de un código de impulsos en un mismo axón que proyecta sobre más de una neurona. Es decir, tipos diferentes de neuronas podrían leer en el mismo tren de espigas mensajes diferentes de acuerdo con su predisposición lectora o código.

Un código de espigas vinculado al código de línea es el *código de latencias* (o latencia de la primera espiga). Para que el tiempo de ocurrencia de una espiga contenga información, éste debe tener una referencia. Dicha referencia puede provenir de la descarga corolario que generan expectativas motoras o sensoriales provenientes de centros superiores, por ejemplo, el sistema vestibular (v. Núcleos talámicos y peculiaridades estructurales de sus neuronas, más adelante), o de la actividad de otras fibras aferentes.

Los códigos de espigas pueden basarse en la tasa de disparo (*códigos de frecuencia*), o en la secuencia de intervalos (*códigos de secuencia*). En el primer caso la neurona «lectora» hace un promedio móvil del número de espigas que ocurren en un cierto período de tiempo; en el segundo, la neurona «lectora» del mensaje es sensible no sólo a la magnitud sino al orden de los intervalos en el tren.

Los *códigos graduados* subliminares se caracterizan por la existencia de conducción electrofónica y la liberación de neurotransmisores de acuerdo con la despolarización alcanzada. En los sistemas en los cuales existe una célula transductora, el potencial receptor es parte de un código graduado. En la retina y en el bulbo olfatorio pueden encontrarse ejemplos de este tipo de código.



Existen tres grandes tipos de códigos neurales: de líneas marcadas, de espigas y graduados.

OPERACIONES DE PROCESAMIENTO SENSORIAL TEMPRANO

La estructura de circuitos del sistema nervioso, las propiedades estructurales de sus elementos celulares y la definición y plasticidad de las conexiones entre ellos determinan operaciones de procesamiento neural. Dada la variedad de tipos celulares y sinápticos, estas operaciones son muy variadas y dependientes del animal y del sistema sensorial. Sin embargo, las soluciones no son infinitas. A continuación se analizarán las que se repiten más frecuentemente.

Proyección topográfica de señales, mapas sensoriales

La distribución ordenada de receptores sensoriales sobre una superficie (como en la retina o la piel) o una línea (como

en la cóclea) y la codificación por líneas privadas o semiprivadas permiten el desarrollo de mapas sensoriales. Se describirán los principales mapas sensoriales.

En los *mapas continuos*, las fibras originadas en una región espacialmente restringida del mosaico proyectan sobre una región restringida del sistema nervioso central de modo que regiones adyacentes en la periferia están representadas sobre regiones adyacentes del sistema nervioso.

Estos mapas facilitan los procesos de integración regional de las señales que se distribuyen en forma continua, ya sea por su proyección espacial o por su ordenamiento a lo largo del mosaico. Son ejemplos de este tipo de computación el promediado, la interpolación o la diferenciación de una imagen teniendo en cuenta solamente las señales que reciben las neuronas incluidas en un cierto entorno espacial.

Consecuentemente, este tipo de mapas debe mantener el balance de carga de la entrada; es decir, a mayor número de receptores en la entrada sensorial, mayor área de procesamiento. Por lo tanto, las áreas sensoriales primarias (p. ej., homínulo somatosensorial, representación de la retina en la corteza occipital) constituyen representaciones deformadas de la superficie sensorial, en las que las zonas de mayor resolución espacial abarcan mayor superficie de procesamiento (v. cap. 12).

Estos mapas predominan en aquellos sistemas sensoriales en los cuales la organización espacial del mapa representa una proyección del espacio externo. Tal es el caso de la retina y la piel. Objetos externos cercanos proyectan sus imágenes en regiones cercanas de la retina y éstas, a su vez, en regiones cercanas del núcleo geniculado lateral y de la corteza visual primaria. Similarmente, objetos cercanos tocados con regiones de piel habitualmente cercanas que proyectan sobre regiones cercanas en el sistema nervioso central son percibidos como cercanas. Lo contrario ocurre para puntos lejanos. Cuando por algún artificio experimental se estimulan en forma simultánea y coherente regiones lejanas de la piel con un objeto pequeño, éste es percibido como múltiple.

El lector puede comprobar este aserto cruzando el dedo mayor sobre el índice y deslizando el tronco de un lápiz entre las yemas de ambos dedos.

Además de la topografía espacial, otras cualidades se representan en mapas continuos; tal es el caso de la tonotopía propia de la audición. En el mosaico receptorial alineado a lo largo de la espiral de células internas están representadas en forma ordenada frecuencias de resonancia en orden decreciente desde la primera espira hasta el ápex. Este mapa lineal se reproduce en distintos niveles de la vía auditiva, inclusive en la corteza cerebral. Interesantemente, no sólo se reproduce la progresión tonotópica, sino que a algunos niveles el espacio tonal se combina con otras dimensiones del sonido como la amplitud y las discrepancias interauriculares de amplitud y fase, generando mapas complejos en los que espacio y cualidad están representados (v. cap. 11).

Los *mapas distribuidos* o *dispersos* son el polo opuesto de los mapas continuos. En ellos no existe una estructura espacial aparentemente correlacionada con la superficie sensorial o

con algún tipo de cualidad de la señal; un ejemplo es la corteza piriforme. Estos mapas son adecuados para procesar información en forma independiente de las interacciones laterales. Tres casos son concebibles: *a)* no hay interacciones laterales, *b)* las interacciones son de todos con todos y *c)* las interacciones se realizan a través de una segunda vía que proyecta sobre la primera y le proporciona la organización estructural.

En los *mapas en parches* existen zonas de organización continua adyacentes a otras zonas de organización continua, pero cuyos límites no corresponden a un borde natural entre ambas, sino a un límite funcional. Un caso particular puede ser la representación de los dedos: cada dedo corresponde a un parche particular, pero en sus límites es adyacente a la representación de otro dedo. Un ejemplo de este tipo es la corteza cerebelosa. Allí el mapa puede «predecir por un cableado flexible» la acción sinérgica de dos dedos (o incluso dos manos), enfrentados por oposición motora a través del objeto que asen. El circuito cerebeloso asegura la comparación de una entrada (fibras musgosas, vehiculizada ulteriormente por las fibras paralelas) común a varias células de Purkinje con una entrada selectiva a algunas, vehiculizada por los axones sensoriales de las neuronas de la oliva inferior.



Los mapas sensoriales pueden clasificarse en continuos, fraccionados y dispersos. Cada uno de estos mapas presenta características espaciales que facilitan en forma diferente las operaciones realizadas sobre las señales provenientes del mosaico sensorial periférico.

Multiplicidad de mapas y los espacios de cualidad

Un segundo aspecto importante, ya identificado por Ramón y Cajal como *ley de la avalancha* es la divergencia de vías neurales a partir de un único mosaico sensorial. Esto da origen a la segregación de información en varios mapas neurales que procesan aspectos distintos de las señales codificadas a la entrada del sistema.

Por ejemplo, la información visual llevada por los axones de las células ganglionares de la retina toma varios caminos: *a)* la corteza visual, pasando a través de los núcleos geniculados laterales (vía geniculoestriada), *b)* la corteza extraestriada, pasando por el colículo superior y el pulvínar y *c)* otras vías relacionadas con la optomotricidad y los ritmos circadianos. Aun considerando solamente el geniculado lateral de un lado, existen tres mapas correspondientes a la representación del hemiespacio contralateral para cada ojo. Como se explica en detalle en el capítulo 10, cada uno de estos mapas representa en forma diferente las señales lumínicas transducidas por los fotorreceptores y las integra con señales provenientes de centros superiores.

En el tronco cerebral las fibras auditivas se dividen, proyectando a los núcleos colcolares, ventral y dorsal. Mientras que en los núcleos colcolares se decodifica la información tonal y sus intensidades relativas, en los núcleos olivares se decodifican los aspectos espaciales a través de un «peine» detector de coincidencias. Éste es el llamado circuito de Jeffress, que se explica en detalle en el capítulo 11.

En el sistema somatosensorial existen dos grandes vías llamadas lemniscal y extrallemniscal. Mientras que la primera provee de la sensibilidad epicrítica y de un esquema corporal derivado de la actividad de los propioceptores musculares, musculotendinosos y articulares, y tiene su primer relé en el bulbo raquídeo (núcleos de las columnas dorsales o de Goll y Burdach), la segunda –más antigua evolutivamente– provee una información táctil menos detallada, integrando varias modalidades sensoriales (mecánica, térmica, e inespecífica de tipo nociceptivo). En el complejo de núcleos de las columnas dorsales existen al menos dos representaciones somatotópicas: una de la piel y otra de los propioceptores que se explican en detalle en el capítulo 12.

Oposición de vecindad

Una operación habitual en el procesamiento de las señales sensoriales es consecuencia de la proyección ordenada y continua de la superficie sensorial en un mapa (o un parche de un mapa) sensorial: es la *oposición de vecindad*. Una de sus formas más conocidas es la *oposición centro-periferia*. Esta operación neural causa que la estimulación de una pequeña zona del campo receptivo reduzca la capacidad de respuesta de algunas de las neuronas que responden al entorno de la zona estimulada, o a todas ellas. Recíprocamente, la desestimulación de dicha zona incrementa las respuestas del entorno. La oposición de vecindad puede tomar distintas formas, cuyo denominador común es la detección de cambios en el patrón espacial de la imagen. Dichas formas pueden representarse como operadores diferenciales útiles en algunos casos para realzar contrastes y, en otros, para detectar la velocidad y la dirección del movimiento.

La ocurrencia de estos operadores en sistemas en los que los aspectos espaciales de la imagen están codificados por línea privada (como la retina y la piel) permite resaltar límites entre zonas de la imagen, facilita la segmentación de dichas regiones y su atribución a la proyección de objetos externos y la evaluación del movimiento. En otros sistemas como el auditivo o el olfatorio, la oposición de vecindad resalta las diferencias cualitativas de estímulos similares, es decir, permite resaltar los contrastes entre frecuencias y olores, respectivamente.

Entre las bases fisiológicas de esta operación neural destacan los mecanismos de inhibición lateral. Estos mecanismos, descritos inicialmente en un crustáceo por Hartline, consisten en conexiones generalmente inhibitorias mediadas por interneuronas entre una zona y sus vecinas. En otros casos, dicha inhibición se ejerce a nivel presináptico por la despolarización previa de la terminal axónica por proyecciones laterales de los axones vecinos. Esto causa el bloqueo por despolarización de las terminales provenientes de regiones vecinas del mosaico sensorial.

Éste es otro ejemplo que muestra la importancia de la investigación en animales inferiores para comprender fenómenos neurocomputacionales complejos (v. Recuadro 9-2; v. Material web. Enlaces de interés. Inhibición Lateral. Conferencia Nobel de Hartline, y Material web. Enlaces de interés. Importancia de los modelos biológicos. Conferencia Nobel de Krough).



Implementado de una forma u otra, dicho mecanismo de inhibición lateral opera en casi todos los sistemas sensoriales conocidos. Experimentos psicofísicos fácilmente realizables muestran en forma indirecta consecuencias ilusorias de este mecanismo de procesamiento.

Detección de coincidencias



Así como la oposición de vecindad deriva de la existencia de mapas y de códigos de línea marcada, la detección de coincidencias está fundamentalmente relacionada con los códigos temporales.

El caso más típico explica la decodificación del origen de las señales acústicas. En el siglo XIX, lord Raleigh había mostrado que la posición de la fuente emisora de sonido estaba codificada en la diferencia de fase y amplitud de las señales registradas por cada oído. Esta codificación por doble línea es consecuencia de que la velocidad y la banda de frecuencias del sonido audible están dentro de un intervalo que permite que la diferencia de fase entre ambos oídos corresponda a un espectro discernible por el sistema nervioso. El circuito propuesto por Jeffress para explicar la codificación de azimut consiste en la convergencia sobre una neurona central de ramas de axones que proveen información de ambos oídos (v. cap. 11). Si en una de estas neuronas, la acción sináptica, las aferencias provenientes de ambos oídos, llegan en forma sincrónica, el origen del sonido puede corresponder a un retraso relativo entre la llegada del sonido a ambos oídos; hay dos valores de azimut uno por delante de la cabeza y otro por detrás. Estas neuronas «*detectoras de coincidencias*» transmiten información sólo cuando hay coincidencia (con una precisión por debajo del microsegundo!) entre los tiempos de arribo de la actividad sináptica proveniente de cada oído. Es importante destacar que señales de distintas frecuencias generarán coincidencia de señales sobre distintas neuronas. Mecanismos de integración presentes a niveles superiores permiten resolver la ambigüedad resultante de las distintas frecuencias, de las distintas alturas y de la posición rostral o caudal de la fuente sonora.

Adaptación de origen central y control descendente

Existen diferentes mecanismos de control descendente que pueden influir sobre el procesamiento sensorial temprano. En primer lugar, los efectos de las *colaterales recurrentes* de la misma vía se ven claramente en el sistema auditivo, que exhibe múltiples bucles de retroalimentación (v. cap. 11). Dichas colaterales actúan a nivel periférico modificando la eficiencia de la transducción, y a nivel central, en forma combinada. A nivel del tronco los núcleos periolivares proyectan sobre el oído interno ipsilateral y contralateral. Esta vía, conocida como olivococlear, actúa tanto a nivel de las células externas como a nivel de las dendritas del nervio auditivo que inervan las células internas. Provoca un aumento del umbral sensorial

y un aumento del nivel de saturación de la respuesta. Esta vía está bajo control superior organizado a nivel del colículo inferior. La estimulación del colículo inferior produce efectos globales en el núcleo coclear. Estos mecanismos son la base de un control automático de ganancia que permite ampliar el intervalo dinámico del oído.

La estimulación localizada del colículo inferior ejerce no sólo un control de ganancia global, sino un control selectivo de la respuesta de frecuencia a distintos niveles de la vía auditiva. Por otra parte, los estudios de estimulación sugieren que la corteza auditiva modula específicamente el procesamiento neural en el núcleo coclear en dos formas. Primero, la estimulación cortical de una zona con una tonotopía determinada aumenta la frecuencia de descarga y reduce la latencia de las respuestas de las neuronas del núcleo coclear con la misma mejor frecuencia y provoca el efecto opuesto en las respuestas de las neuronas con distinta mejor frecuencia. Segundo, la mejor frecuencia de estas últimas se corre hacia la mejor frecuencia de la zona estimulada.

Estos hallazgos, y la evidencia anatómica que muestra una proyección tonotópica de las células del colículo inferior sobre varios núcleos auditivos del tronco cerebral, sugieren la presencia de un filtro adaptativo selectivo en frecuencias.

Como otro mecanismo de control descendente, las *descargas corolario* provenientes de los sistemas de control motor pueden modificar las respuestas o generar expectativas sensoriales asociadas a las acciones del individuo.

El sistema vestibular aporta ejemplos de este tipo de procesamiento. Los aferentes vestibulares de los primates codifican en forma similar los movimientos activos y pasivos de la cabeza. Sin embargo, las respuestas de dos clases de neuronas de los núcleos vestibulares son dependientes de la conducta. Algunas de las segundas neuronas en la vía vestibular median en el reflejo vestibuloocular mientras que otras median en el reflejo de enderezamiento cefálico y proveen información sensorial para la percepción del cuerpo en el espacio. Ambas reciben señales de los comandos motores y de las aferencias vestibulares.

Cuando la entrada vestibular ocurre por movimientos originados en agentes externos al sujeto, las neuronas siguen

servilmente la descarga de la entrada vestibular, desencadenando movimientos oculocefálicos que tienden a mantener la mirada estable en el mismo punto del espacio. Sin embargo, si el movimiento de la cabeza y los ojos es originado en acciones propias que comandan la mirada, ambos tipos de neuronas reciben una descarga corolario que disminuye el efecto de las señales vestibulares aferentes de modo que los reflejos vestibuloocular y vestibulocefálico que se hubiesen provocado de responder al comando aferente se bloquean (se evita así el deterioro de la percepción visual del objeto enfocado y de la relación espacial cefalocorporal).

Finalmente deben considerarse los efectos de los *sistemas de activación global*. El aprendizaje y la recuperación de un modelo sensorial durante el proceso de reconocimiento dependen del estado fisiológico y del contexto sensorial en el cual ocurre. Todos tenemos la experiencia de «olvidar» en que estábamos; nuestras abuelas nos enseñaron que para facilitar la recuperación de «lo olvidado» hay que volver a hacer lo que uno estaba haciendo cuando se olvidó.

El fenómeno no se restringe a tareas perceptivas, y los factores contextuales que contribuyen son muy amplios e incluyen el contexto sensorial, la intoxicación, el estado emocional, etc. En particular, el reconocimiento de un objeto es más fácil si la persona se encuentra en el mismo contexto sensorial que cuando se toma contacto con el objeto por primera vez.

Una contraparte celular de dicho proceso ha sido descrita en la corteza somatosensorial por Shulz et al. En la rata, las células de la corteza que responden a movimientos de las vibras están sintonizadas a una frecuencia característica. Dicha sintonía puede ser modificada por condicionamiento sensorial apareando la estimulación de las vibras con la aplicación iontoforética de acetilcolina. Interesantemente, dicho cambio en las curvas de sintonía sólo se expresa cuando se administra acetilcolina en forma local.

Otro ejemplo es que la activación de sistemas globales de tipo catecolaminérgico afecta la consolidación de la memoria espacial. La infusión bilateral de un bloqueante dopaminérgico previa a la exposición de una rata a un lugar previamente desconocido no tuvo efecto en su reconocimiento a los 20 mi-

Recuadro 9-2. Descargas corolario

Los peces *mormyridos* muestran el papel de las descargas corolario y la adaptación central en el procesamiento sensorial periférico.

El principio de Krogh's dice que «para un gran número de problemas biológicos hay una o varias especies de elección, en las cuales el problema puede ser estudiado de la manera más conveniente». Los peces *mormyridos* son campeones en descargas corolario y sus múltiples aplicaciones al procesamiento sensorial temprano. Estos y otros de peces, denominados «eléctricos», poseen un órgano especializado en generar descargas eléctricas, gobernado por un núcleo de comando activado a intervalos irregulares entre 10 y 300 milisegundos. La serie de descargas eléctricas sirve como portadora de señales generadas por la presencia de objetos que difieren del agua en su conductancia. Las distorsiones del campo eléctrico causadas por la presencia de dichos objetos son detectadas, transducidas y codificadas a nivel de un mosaico receptorial en la piel. El núcleo de comando del órgano electrogenerador adapta la frecuencia de la serie de imágenes a las necesidades perceptivas. En reposo los intervalos son largos y muy irregulares; durante la búsqueda de una presa son breves y regulares.

La serie de imágenes eléctricas es procesada primariamente en el bulbo raquídeo, en una estructura de tipo cerebeloso llamada lóbulo eléctrico. En dicha estructura existen cuatro mapas –tres de tipo continuo, somatotópico, y uno de tipo distribuido– correspondiendo cada uno a un tipo de receptor.

El mapa distribuido se organiza como núcleo y recibe fibras gruesas, rápidas, que hacen contacto eléctrico con células esféricas paucidendríticas sobre las cuales también proyectan fibras GABA-érgicas provenientes del núcleo de comando. Éstas

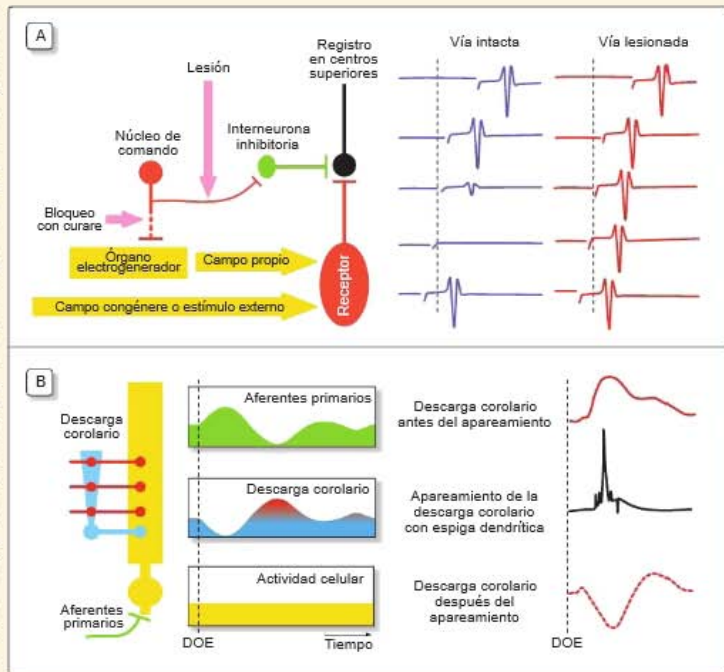
Recuadro 9-2. Descargas corolaria (cont.)

proveen a dichas neuronas de una breve inhibición corolaria (1-2 ms de duración) en el tiempo correspondiente a la reaférence. ¿Por qué el animal inhibe la percepción de su propia descarga?

Para entender este acto sensorial, debe tenerse en cuenta que la descarga del órgano eléctrico también es utilizada como portadora de señales de comunicación. Por otra parte, la presencia de señales de comunicación emitidas por otros congéneres en las cercanías puede generar también imágenes eléctricas de los mismos objetos iluminados desde un ángulo distinto. Esta dualidad de imágenes puede llevar a confusión perceptiva. La activación masiva de los contactos GABA-érgicos al mismo tiempo de la llegada de la información aferente generada por la propia descarga provoca la cancelación de dicha entrada sensorial reaférente y transforma entonces a este mapa en la puerta de entrada de las señales de comunicación provenientes de los congéneres (Fig. 9-4 A). Se ven aquí los efectos de una descarga corolaria que actúa como detector de señales por coincidencia.

Uno de los mapas continuos recibe señales generadas por campos eléctricos, de baja amplitud, generados por plantas y por la piel de potenciales presas. Estas señales son codificadas por la modulación en frecuencia de la descarga continua de un grupo de aferentes primarios. La descarga del órgano eléctrico también activa este tipo de receptores, provocando un intenso

Figura 9-4. A) A la izquierda se representa un esquema del circuito neural en el que se destaca una neurona representativa del núcleo de comando (rojo), la cual proyecta a la medula espinal, y de allí, al órgano eléctrico, controlando su descarga, y a través de un circuito del tronco cerebral con salida GABA-érgica sobre el lóbulo eléctrico. Los receptores (óvalo) reciben habitualmente señales autogeneradas (flecha amarilla) y señales provenientes de otros peces. Las señales provenientes de la periferia se integran con las señales internas transportadas por la descarga corolaria. Durante el experimento se bloqueó la descarga propia (flecha rosada horizontal) con curare, suprimiendo la señal reaférente. En el animal intacto la aplicación de un estímulo en estas condiciones provoca la respuesta de la vía sólo si es aplicado a una latencia diferente de la que hubiese tenido la descarga del órgano eléctrico (trazos azules a la derecha). Esto se debe a la ventana de inhibición causada por la actividad de la neurona inhibitoria (verde), cuyo tiempo de disparo es comandado precisamente por el núcleo de comando. Cuando se lesiona la vía de la descarga corolaria, el estímulo periférico provoca una respuesta idéntica para todas las latencias (trazos rojos a la derecha). Modificado de Bell et al., 1995. B) A la izquierda se observa un esquema de las neuronas piramidales del lóbulo eléctrico. Estas neuronas presentan un árbol dendrítico apical en el que reciben la descarga corolaria (botones rojos excitatorios y botones azules inhibitorios provenientes de interneuronas locales) y dendritas basales que reciben los contactos sinápticos de los aferentes primarios. La plasticidad dependiente del tiempo ilustrada en el experimento de la izquierda provoca un cambio del peso de los componentes excitatorios de la descarga corolaria, descubriendo la actividad inhibitoria concomitante cuando la célula tiende a aumentar su descarga. Ocurre el efecto opuesto cuando la célula tiende a disminuir su descarga. De esta forma, la actividad sináptica sumada tiende a minimizar la respuesta a señales estacionarias y potenciar la respuesta a los cambios transitorios de la imagen eléctrica. A la derecha se ilustra un experimento en el cual la descarga corolaria provoca inicialmente un potencial sináptico excitatorio. Cuando se aparea dicha descarga con un estímulo intracelular que mimetiza la actividad aferente, con intensidad suficiente para provocar una espiga dendrítica durante algunos minutos, la respuesta excitatoria se atenúa francamente. Al apagar el estímulo intracelular, queda al descubierto el componente inhibitorio de la descarga corolaria que ocurre en forma concomitante. DOE: descarga del órgano eléctrico.



(Continúa en la página siguiente)

Recuadro 9-2. Descargas corolaria (cont.)

cambio de frecuencia de descarga en los aferentes primarios. Sin embargo, en el lóbulo eléctrico no se observan efectos de la descarga del órgano eléctrico y los campos constantes sólo son detectados cuando el objeto emisor cambia de posición con respecto al pez. Esta supresión de descargas predecibles ocurre por la presencia de una descarga corolaria plástica. La respuesta celular a la entrada aferente resulta de la acción conjunta de la aferencias sináptica periférica y de las comandadas por la descarga corolaria. En estas últimas se describió por primera vez la plasticidad dependiente del tiempo referida a la ocurrencia de una espiga dendrítica. En este mapa la concomitancia de actividad sináptica proveniente de la periferia y de la vía de la descarga corolaria provoca una depresión de estas últimas sinapsis; la no concomitancia provoca el efecto contrario. De esta forma, el patrón pesos sinápticos de la descarga corolaria depende de la actividad aferente pasada. Dicho patrón constituye una memoria de la imagen pasada almacenada sobre el mapa. Esta «imagen memoria» es el «negativo», es decir, el complemento de la imagen recientemente ocurrida y, por lo tanto, predecible (Fig. 9-4 B). La suma de dicha imagen a la aferencia cancela los efectos predecibles generados por la descarga propia y por los campos constantes generados por objetos estacionarios. Este ejemplo muestra la predicción y supresión de señales por adaptación plástica y constituye uno de los ejemplos más claros del papel de la plasticidad dependiente del tiempo en el procesamiento sensorial.

Los otros dos mapas continuos reciben las señales autogeneradas. Éstas están codificadas en forma de trenes. Aquí se combinan ambos mecanismos: la detección de señales por coincidencia (en este caso, por facilitación) y la plasticidad sináptica. De esta forma se facilitan por concomitancia de actividad sináptica excitatoria las entradas autogeneradas y se suprimen las señales predecibles. Estos mapas actúan entonces como filtros de detección de señales novedosas

Bibliografía específica

- Bell CC. An efference copy which is modified by reafferent input. *Science* 1981;214:450-3.
- Bell CC, Caputi A, Grant K, Serrier J. Storage of a sensory pattern by anti-Hebbian synaptic plasticity in an electric fish. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1993;90:4650-4.
- Bell CC, Han YZ, Sugawara Y, Grant K. Synaptic plasticity in a cerebellum-like structure depends on temporal order. *Nature* 1997;387:278-81.
- Bell CC, Grant K. Corollary discharge inhibition and preservation of temporal information in a sensory nucleus of mormyrid electric fish. *J Neurosci* 1989;9:1029-44.
- Caputi AA. Contributions of electric fish to the understanding of sensory processing by reafferent systems. *J Physiol Paris* 2004;98:81-97.

nutos, pero bloqueó el reconocimiento a las 6 horas. Esto podría sugerir la influencia de los sistemas dopaminérgico de proyección difusa en la codificación de trazos de memoria.

Puede concluirse que el procesamiento sensorial es descendientemente modulado para mantener, enfocar o seleccionar algunas entradas entre las múltiples posibles. La percepción es entonces un acto cognitivo que se implementa por acciones sobre el medio exterior y sobre los procesos de «sintonía neural» a patrones de estimulación. El procesamiento de las imágenes físicas comienza a nivel de los mosaicos transductores y se extiende a lo largo de las vías sensoriales primarias. Para elaborar el percepción se requiere comparar las señales presentes con trazos de memoria de trabajo a corto plazo que fluyen a nivel de los centros de procesamiento primario y con trazos de memoria más permanente almacenados en la corteza cerebral. Éstos son recuperados más fácilmente en las mismas condiciones de activación sináptica. El control descendente de la actividad sensorial implica que el acto de percibir no se correlaciona con una progresión monótona del flujo sensorial hacia centros superiores, sino que tiene idas y vueltas y que ya a nivel de los eslabones de procesamiento primario se filtra la información de acuerdo con las expectativas creadas por la experiencia previa.

El procesamiento sensorial temprano está necesariamente influido por al menos tres tipos de control descendente: a) colaterales recurrentes de etapas superiores de la misma u otras vías sensoriales, b) descargas corolaria proveniente de los sistemas de control motor y c) descargas de los sistemas de activación difusa [colinérgico, catecolaminérgico y serotoninérgico].

■ BUCLE TALAMOCORTICAL Y SU PAPEL EN LOS MAMÍFEROS

El tálamo dista bastante de ser un simple relé sensorial, dado que la estrategia basada en la formación de bucles por proyección retrógrada alcanza su máxima expresión a nivel talamocortical.

Por otra parte, el tálamo cumple un papel importante en la integración sensoriomotora y en la organización de los movimientos automáticos, tomado parte en circuitos complejos que involucran otros núcleos de la base (p. ej., los núcleos *caudado* y *lenticular*).

Aunque no es evidente en el cerebro humano adulto, ontogénicamente los tálamos podrían considerarse ubicados en el extremo más rostral del tubo neural, rodeando la cavidad diencefálica (que luego deviene en el tercer ventrículo). Anexas a esta cavidad se desarrollan las cavidades telencefálicas (que van a dar origen a los ventrículos laterales), a partir de cuya pared se organiza la corteza cerebral. Por lo tanto, en sentido lato, el tálamo podría ser considerado un núcleo superior del tronco cerebral. Sin embargo, el importantísimo desarrollo de la corteza cerebral en los mamíferos superiores y el abundantísimo sistema de conexiones en ambos sentidos

En la corteza cerebral se desarrollan los procesos cognitivos más elaborados, incluyendo la percepción. La mayor parte de la información sensorial que arriba a corteza —con la excepción de las señales olfativas— pasa por el tálamo, una estructura ubicada profundamente en el cerebro, donde proyectan las fibras aferentes de los núcleos primarios mencionados anteriormente.

hace que el tálamo y la corteza cerebral se comporten como una unidad funcional (v. cap. 3).

Núcleos talámicos y peculiaridades estructurales de sus neuronas

De forma añadida a lo explicado en el capítulo 3, una de las clasificaciones de los núcleos talámicos los divide en tres grupos de núcleos: *a)* los involucrados en la interrelación entre las vías sensoriales aferentes y la corteza cerebral, *b)* los involucrados en la interrelación entre los núcleos basales y el cerebelo y la corteza cerebral y *c)* los involucrados en la interrelación entre distintas regiones corticales.

Por la temática que se está considerando, este capítulo abordará exclusivamente en los primeros, entre los que se cuentan: *a)* el complejo ventral posterior, que recibe parte de las aferencias somatosensoriales (que proyectan a través del lemnisco medio o de la sustancia reticulada del tronco cerebral); *b)* el núcleo geniculado lateral, el cual recibe proyecciones de la retina y proyecta a la corteza estriada, y *c)* el núcleo geniculado medial, el cual recibe proyecciones auditivas del colículo inferior y proyecta a la corteza temporal.

Estos núcleos talámicos no son los únicos que vehiculan las señales sensoriales aferentes a la corteza. Sin embargo, por ellos pasa la mayor parte de la información que permite construir rasgos de realidad inmediatamente accesibles por la conciencia. La mayor parte del conocimiento sobre los núcleos talámicos principalmente comandados por la entrada sensorial proviene del estudio del geniculado lateral. Existen evidencias anatómicas y fisiológicas que sugieren similitud estructural y de procesamiento entre éste y los núcleos ventrolateral y geniculado medial.

Un 10 % de aferencias a dichos núcleos talámicos son conocidas como *aferencias comando*. Están constituidas por axones provenientes de los estadios de procesamiento sensorial primario. El otro 90 % lo constituyen fundamentalmente aferencias de la corteza cerebral y del tronco (principalmente colinérgicas provenientes de la región parabraquial del mesencéfalo, aunque también catecolaminérgicas y serotoninérgicas del *locus caeruleus* y de los núcleos del rafe). Estas aferencias se denominan *moduladoras*. Las neuronas relé o eferentes de los núcleos talámicos son más de tres cuartos de la población neuronal; las restantes son principalmente interneuronas inhibitorias.

La estructura de éstos núcleos determina tres características principales del procesamiento talámico: *a)* el procesamiento en paralelo en varios mapas continuos, *b)* la virtual ausencia de interacción lateral y *c)* la computación basada en la modulación de las propiedades estructurales de las neuronas principales por las aferencias descendentes.

Las tres estructuras son laminares, existiendo en ellas múltiples representaciones en registro de la superficie sensorial correspondientes a distintos tipos de salida de los estadios de procesamiento temprano y, en el caso del geniculado lateral, los puntos de cada ojo que miran hacia la misma región del campo visual.

Las aferencias comando proyectan uno-a-uno, en código de línea privada directamente sobre las neuronas principales y su acción es modulada por aferencias locales, provenientes

de la corteza que conectan punto a punto los mapas talámico y cortical y aferencias de proyección más difusa originadas en del tronco cerebral o en el núcleo reticular del mismo tálamo. Este último puede ser considerado estación de una vía corticotalámica indirecta más difusa.

Lo más destacable en el procesamiento talámico de las señales sensoriales es la importancia de las propiedades estructurales de las neuronas relé sobre las cuales proyectan las aferencias comando.

La estructura anatómica de los complejos sinápticos puede formar tríadas en las que se involucran los tres tipos de aferencias sinápticas neuronales (axones y dendritas GABA-érgicas provenientes de las interneuronas, axones glutamatérgicas provenientes de la corteza y fibras «*en passant*» provenientes del tronco cerebral). A veces estas estructuras son parte de un complejo llamado glomérulo.

Para cada célula relé, una única aferencia comando proyecta a nivel dendrítico. Esto causa que el campo receptivo de las células relé esté determinado por la aferencia comando. La sinapsis comando-relé está rodeada por sinapsis moduladoras (axodendríticas, dendrodendríticas sobre la neurona relé y axoaxónicas entre aferencias moduladoras) que actúan tanto sobre la dendrita de la neurona relé (por activación de canales ionotrópicos modificando o acciones metabotrópicas), como a nivel presináptico.

En el árbol dendrítico se destaca la presencia de canales de Ca^{2+} y de K^{+} de bajo umbral y activación transitoria y canales catiónicos activados por hiperpolarización.

Esto confiere a las células relé una triple «personalidad» o modo de responder a los estímulos.

Uno de estos modos se manifiesta cuando el potencial de membrana cae por debajo del umbral para los canales de Ca^{2+} y K^{+} por acción de las aferencias inhibitorias. En estas condiciones, la conductancia de membrana tiende a reducirse a expensas de la desactivación de dichos canales, pero la hiperpolarización de la membrana tiende a activar la corriente multicatiónica. Se provoca entonces un efecto contrario sobre la conductancia global. Así, la excitabilidad celular se ve reducida para entradas débiles y lentas. Para entradas con componentes rápidos importantes, la corriente multicatiónica favorece la despolarización y se alcanza aceleradamente el umbral de la corriente de Ca^{2+} la cual, a su vez, amplifica aún más la despolarización, provocando un tren de espigas. La corriente transitoria de potasio, de activación más lenta, ocurre más tardíamente, regulando las características del tren. Esto puede ocurrir en forma ocasional o periódica. La aplicación de un estímulo sinusoidal intracelular o sobre la superficie sensorial (p. ej., el movimiento de una retina visual o táctil) provoca el disparo de breves trenes transitorios sincronizados con el flanco ascendente.

Esta situación es muy distinta a la situación despolarizada, en la cual dichas corrientes son nulas por inactivación (en el caso de las transitorias de Ca^{2+} y K^{+}) y por desactivación, en el caso de la corriente multicatiónica. Allí la célula se comporta como un seguidor lineal y la tasa de disparo sigue fielmente la entrada sensorial; a este modo de disparo se lo denomina tónico.

Los tres modos de disparo de las células relé se han correlacionado con distintos estados de activación cerebral. Mien-

tras que los trenes arrítmicos ocurren durante el sueño lento, los trenes rítmicos y el modo tónico suelen ocurrir en vigilia. Los trenes arrítmicos reflejan situaciones en las cuales la entrada sensorial a la corteza es bloqueada por los mecanismos de control antedichos.

En vigilia activa, el modo tónico parecería ser más apropiado para codificar con mayor precisión la intensidad de la entrada sensorial. Sin embargo, tiene como contraparte una menor relación señal-ruido que el modo en trenes. Este último podría actuar como «despertador» en situación de somnolencia o, en el caso de estímulos regulares, podría vehicular un doble código: la regularidad del estímulo codificada por la repetición de los trenes y sus características codificadas por la estructura temporal del tren.

Estas características de los núcleos talámicos así como la relación 9 a 1 de las fibras moduladoras sobre las comando ponen de manifiesto el importantísimo papel de la corteza cerebral en la selección de la entrada sensorial y la cualidad del código empleado.

Cortezas cerebrales primarias

Como se ha explicado en el capítulo 3, la corteza cerebral es un manto de tejido neural altamente especializado que cubre casi enteramente la superficie de los hemisferios cerebrales. Esta superficie no sigue la bóveda craneana en la cual el cerebro está contenido, sino que forma circunvoluciones o giros resultantes de plegamientos. Dichas circunvoluciones están aparentemente separadas por surcos o en algunos casos por cisuras que se utilizan comúnmente como referencia anatómica.

El concepto de corteza es una abstracción que abarca diferentes regiones del manto telencefálico que comparten como característica su organización en estratos celulares y, hasta cierto punto, la organización circuital intracortical. En la cor-

Von Economo distingue cinco tipos de corteza de acuerdo con sus características citoarquitectónicas y la distribución de las neuronas granulares y piramidales (dos tipos celulares más importantes de la corteza). En los extremos de esta escala están las cortezas heterotípicas, denominadas *corteza agranular* y *coniocorteza*. En la *corteza agranular* las capas II y IV están muy poco desarrolladas o ausentes a expensas de hiperdesarrollo de las capas III y V. Esta corteza se encuentra en la región prerrolándica y en la cara medial del hemisferio se extiende sobre la parte rostral de la circunvolución cingulada. Las masivas proyecciones corticobulbares y corticoespinales de las células piramidales involucradas en el control motor han llevado a considerar al tipo *agranular* como el prototipo de corteza motora. En la *coniocorteza* ocurre lo contrario; las capas II y IV están muy desarrolladas a expensas de las capas III y V. Esta corteza se encuentra en la región retrorrolándica (corteza primaria somatosensitiva), en la corteza auditiva, y alcanza su máxima expresión en la corteza visual primaria, donde la capa IV está subdividida dándole a la misma un aspecto estriado. Los tipos 2 a 4, denominados homotípicos, tienen perfiles intermedios.

teza se describen en general seis capas por la distribución de los somas neuronales y la estructura de las capas de fibras. En distintas regiones tiene distinto espesor y la composición y la distribución celular tienen características peculiares.

Las cortezas sensoriales primarias se caracterizan por la riqueza en células granulares. La entrada talámica proyecta sobre éstas a nivel de la cuarta capa contando desde la superficie (capa IV). Allí los axones de las células talámicas proyectan sobre células estrelladas cuyos campos receptivos son similares a los de las neuronas talámicas en registro con ellas. Las principales células de salida cortical ocurren en las dos capas más profundas. La capa V contiene las células piramidales que proyectan sobre otras regiones de la corteza cerebral. Los axones de la capa más profunda (capa VI) modulan indirectamente la aferencia talámica cerrando el bucle talamo-cortico-talámico y directamente controlan la entrada a través de colaterales que hacen sinapsis sobre las células de entrada corticales ubicadas en la capa IV. Así, cada porción de corteza ejerce un doble control sobre la entrada sensorial que la comanda.

Sobre las células de las capas profundas proyectan *neuronas de axón corto*, cuyo soma está ubicado principalmente en las capas II y III. Entre ellas destacan las *células en cesta*, cuyo axón ramifica en forma de cesto sobre el soma de varias neuronas piramidales, y las *células en candelabro* descritas por Szentagothai, cuyo axón se ramifica y busca los segmentos iniciales de las células piramidales de la capa V. La naturaleza GABA-érgica de estas últimas hizo pensar que su papel funcional era inhibitorio, dado que su terminación a nivel del segmento inicial del axón las situaba en la mejor posición para regular la salida celular, como ocurre con la proyección de las células en cesto sobre el axón de las células de Purkinje en el cerebelo. Experimentos recientes con registro simultáneo de dos neuronas en trozos de corteza humana proveniente de intervenciones quirúrgicas han demostrado todo lo contrario.

Las propiedades estructurales del axón de las células piramidales de dichos pacientes permiten que las células en candelabro activen un gran número de células piramidales por acción GABA-érgica. El mecanismo de activación está relacionado con la presencia de un potencial de equilibrio por encima del nivel crítico de disparo del axón para el canal GABA-érgico que caracteriza a estas sinapsis.

Organización modular y plasticidad estructural de las cortezas primarias

Promediando el siglo XX se pudo establecer que las cortezas primarias tienen como característica común la modularidad. Dicho concepto fue introducido por Rafael Lorente de No, quien postuló la existencia de cilindros virtuales de orientación radial, centrados en una fibra talamocortical como eje, dentro de los cuales están representados en forma organizada todos los elementos celulares que componen la corteza cerebral. Llamó a estas regiones *unidades elementales de operación cortical*. Años después, Szentagothai desafió la propuesta de Lorente de No de que el eje de la columna cortical se organiza en torno a la aferencia talámica y postuló que la columna se organiza en torno a las aferencias corticocorticales. Probablemente, diferencias en la región y especie exploradas por ambos autores de corteza puedan explicar esta aparente contradicción.

A mediados del siglo XX, Mountcastle analizó la organización funcional de la corteza somatosensitiva del gato utilizando microelectrodos para registrar la actividad de células individuales. Durante las penetraciones perpendiculares a la superficie de la corteza, observó que las células respondían a la estimulación de un tipo particular de receptores sensoriales y poseían campos receptivos similares en toda la profundidad de la corteza. Esto llevó a Mountcastle a postular, de acuerdo con el concepto introducido por Lorente, la «existencia de una unidad elemental de organización en la corteza somatosensitiva», que denominó *columna*.

Los estudios fisiológicos y anatómicos de Hubel y Wiesel que siguieron al análisis de Mountcastle confirmaron la estructura columnar en la corteza visual, pero advirtieron sobre la multiplicidad de organización de dichas unidades (v. Material web. Enlaces de interés. Corteza visual. Conferencias, vídeo Youtube y página web por Hubel Wiesel). Es así que en la corteza estriada pueden describirse tres tipos de columnas: a) las columnas de orientación, definidas por la capacidad de respuesta a señales visuales alineadas espacialmente sobre la retina; este tipo de columna constituye un tipo de filtro particular que permite extraer rasgos espaciales en el estímulo visual; b) las columnas de dominancia ocular, definidas por la capacidad de respuesta relativa a señales visuales provenientes de uno y otro ojo, y c) los denominados «*blobs*», vinculados con el procesamiento de color.

Como se ha visto en el capítulo 3, es necesario tener presente que existen tantas cortezas primarias como requerimientos de procesamiento sensorial, grado de desarrollo ontogénico y nivel evolutivo en la escala zoológica. La corteza en barriles de los roedores y la corteza visual primaria de los primates a menudo se citan como paradigmas arquetípicos de estructuras columnares. No obstante, puede afirmarse con Jones que «estas dos estructuras representan puntos terminales en la evolución de los dos órdenes, uno de los cuales huele y tanea táctilmente su camino [...] y el otro extrae una riqueza extraordinaria del detalle visual de su medio ambiente», que le permite reconstruir —casi «de un saque»— la estructura tridimensional del espacio en el cual se mueve. Lo que permanece común a todas las formas de corteza cerebral es el concepto de filtro local introducido por Lorente de No. Estos filtros no están completamente determinados por la información génica, sino que completan su estructura durante el desarrollo posnatal e incluso después de «fijados» son pasibles de sufrir remodelación en condiciones normales, patológicas o inducidas por drogas como la fluoxetina.

Por último, pero de suma importancia, debe destacarse la existencia de períodos críticos en el desarrollo posnatal temprano, durante los cuales los filtros corticales se «sintonizan» a la estructura estadística de las señales a la cual el sujeto está expuesto. Se ha descrito que personas criadas en ambientes urbanos presentan mayor capacidad de discriminación de bordes verticales que las criadas en ambientes rurales. Como corolario clínico, es de fundamental importancia la corrección quirúrgica precoz de las cataratas congénitas que causan, por pérdida de la nitidez de las imágenes visuales, una homogeneización estadística de los estímulos visuales. Se pierde entonces el comando externo esencial para la construcción de los filtros neurales adecuados para procesar la realidad visual humana.

■ DE LA SENSACIÓN A LA PERCEPCIÓN

Hasta ahora se ha mostrado cómo los canales de interacción sensorial con la realidad son múltiples, no son exclusivamente receptivos, y tienen peculiaridades dependientes de la forma energética que media en el intercambio, de la capacidad de filtrado de los mecanismos prerreceptorales y receptorales y de la divergencia y convergencia de señales a nivel central.

El proceso de filtrado y convergencia es sintético, en tanto la convergencia y el filtrado determinan la reducción de las dimensiones potenciales del estímulo. Dicha síntesis tiende a realizarse en paralelo y en más de una forma en múltiples estructuras con objetivos distintos. Como se explica en el capítulo 10, una misma imagen visual en la retina desencadena la actividad de las vías geniculoestriada y pulvinar-extraestriada, desencadena el reflejo fotomotor y colabora en el control del ritmo circadiano. Como se explica en el capítulo 11, la vía auditiva se divide tempranamente en dos: una que a través de la síntesis de la información bilateral permite la decodificación de la ubicación de la fuente sonora, y otra en la cual la riqueza tonal del sonido estructura su decodificación armónica. Como se describe en detalle en el capítulo 12, la sensación cutánea, ya separada en distintas submodalidades por las características de la portadora (estímulos térmico y mecánico en el hombre, esta última con varias submodalidades), se organiza en tres grandes vías de tráfico de información con características distintas (gangliobulbotalámica, ganglioespino-reticulotalámica y ganglioespino-cerebelosa).

En los distintos sistemas existen vías lentas y rápidas. Las lentas están usualmente asociados con la presencia de neuronas más pequeñas y axones más finos (vías parvocelulares) que presentan alto grado espacial, variedad de cualidades y sensibilidad algo más pobre. Las rápidas están dotadas de neuronas grandes con axones de mayor diámetro y distancia internodal, y llevan la información rápidamente. Sacrifican grano y variedad en aras de la sensibilidad y, por su velocidad de respuesta, permiten la integración rápida de los cambios temporales con la consiguiente eficiencia en el control sensoriomotor y la percepción del movimiento.

Dicha síntesis también permite construir rasgos que no están en la escena, ni en el objeto, sino que son la consecuencia de la extracción de un aspecto de la información de la escena (v. Material web. Enlaces de interés. Corteza visual. Conferencias, vídeo Youtube y página web por Hubel Wiesel). Una neurona de la corteza es capaz de responder a una banda con una orientación particular respecto al plano sagital del ojo, o varias son capaces de segmentar bordes (es decir, detectar transiciones bruscas de intensidad o contraste de longitudes de onda) perdiendo otros elementos y renunciando a responder a otros aspectos del estímulo. Por esta razón, la segregación de corrientes de información es también un proceso analítico que requiere una nueva síntesis en el plano perceptivo.

Esa realidad «pluriversal», que resulta de la representación en forma fragmentada de distintos aspectos de la interacción entre el individuo y el medio, es percibida por los seres humanos como un único e indisoluble flujo de información, que se conoce introspectivamente como «universo» consciente.

El mundo es percibido como un todo unificado que ocurre en un presente sincrónico, pero la corteza en sus áreas primarias representa imágenes parciales y restringidas a modalidades sensoriales y a veces a algunos rasgos extraídos por distintas regiones se decodifican a destiempo.

Color, tono, olor, forma, posición relativa al cuerpo y relativa al espacio exterior y movimientos relativos al cuerpo y al espacio están fragmentariamente representados en distintas áreas corticales.

La descripción de cómo se pasa del «pluriverso» cortical al «universo» de la conciencia humana es uno de los desafíos más interesantes de la neurociencia contemporánea. Sin perjuicio del tratamiento más exhaustivo de este tema en otros capítulos de esta obra, las secciones finales de éste se centran parcialmente en ejemplos de enlace entre la actividad sensorial y la construcción perceptiva: el reconocimiento de rasgos y la búsqueda activa del percepto.

Reconocimiento de rasgos

La dialéctica del conocimiento sobre este punto reconoce dos hipótesis extremas sobre codificación de perceptos. Una, históricamente derivada del dualismo cartesiano, llega a través de la propuesta de W. James de neuronas «pontificias». La otra deriva de la hipótesis de Young sobre la codificación del color y llega a través de la propuesta de Sherrington de «democracia» neuronal. Esta última pretende que la representación conceptual es un emergente de la actividad de todas las neuronas cerebrales.

En el momento actual el punto de equilibrio de dicho par conceptual consiste en la existencia de redes basadas en representaciones explícitas de conceptos más allá de la modalidad sensorial (neuronas cardinales, gnósticas o *grandmother cells*); es decir, existirían «aristocracias» neuronales de cuya cooperación o competencia (sesgada por la actividad ejecutiva, motora, sensorial o emocional) podría resultar el comportamiento perceptivo y, por lo tanto, cognitivo del individuo. Dicha idea, posteriormente desarrollada por Konorski, se origina en la idea de *bug detector* propuesta por Barlow y verificada por Lettvin et al. (1959) en la retina de la rana. Esta teoría propone que existen redes neuronales en las cuales hay células que como propiedad emergente disparan específicamente ante un estímulo de cualquier modalidad (inclusive estímulos endógenos generados por la evocación mnésica o la imaginación), siempre que dicho estímulo tenga como característica un conjunto mínimo de rasgos específicos de un objeto.

Tal vez el ejemplo más claro de evaluación e integración de rasgos corresponda a la identificación de caras. El hecho de que el cerebro adulto está cableado para esta tarea fue reconocido y explotado artísticamente por el pintor italiano Giuseppe Arcimboldo hace más de 500 años (Fig. 9-5). Estudios de casos clínicos y experimentos realizados con técnicas de imagen funcional y electrofisiología muestran que la implementación de dichas tareas se realiza en áreas corticales específicas. La percepción de caras es afectada por las lesiones cerebrales de la corteza temporooccipital. Los estudios por



Figura 9-5. Reproducción del Hortelano por G. Arcimboldo [1527-1593]. El lector podrá encontrar al hortelano que cultivó estas verduras volteando la página. Este maravilloso ejemplo, además de mostrar la selectividad del cerebro humano para la construcción de caras a partir de estímulos apropiados, muestra cómo la intuición artística muchas veces precede varias centurias el desarrollo del conocimiento científico.

imagen distinguen tres áreas específicas: circunvolución occipital inferior, donde se realizaría la integración temprana de los rasgos faciales, en particular los ojos y la boca; el surco temporal superior, involucrado en el procesamiento de los aspectos variantes de la cara, y la circunvolución fusiforme lateral, involucrada en el procesamiento de los aspectos invariantes de la cara.

Los registros de actividad neuronal unitaria en primates no humanos confirman la observación de Arcimboldo de que las imágenes de ojos y boca ubicadas en cierto arreglo geométrico son los elementos más importantes en el determinismo perceptivo visual de una cara y subrayan la necesidad de evaluación de la espacialidad de dichos rasgos en la construcción del percepto.

La existencia de múltiples regiones que participan en la percepción de caras puesta de manifiesto por la clínica neurológica, con técnicas de imagen y los estudios animales es coherente con los estudios de potenciales corticales evocados realizados en pacientes epilépticos estudiados por corticografía previamente al tratamiento quirúrgico de su foco epiléptico por un equipo multidisciplinario de la Universidad de Yale.

Este grupo describe tres tipos de respuestas específicas de la percepción de la cara: en la corteza occipitotemporal ventral, en la circunvolución temporal media y en la corteza tem-

poral ventral anterior que ocurren en sucesión durante los primeros 400 ms después del estímulo. Estos datos sugieren una progresión del tráfico de información semántica hacia el polo temporal, progresión que, como se verá, implica integración multimodal y de expectativas cognitivas.

La presencia de regiones específicas de la corteza para integrar rasgos locales no invalida la participación e integración de otras regiones en el análisis de dichas imágenes. Algunos pacientes con una lesión occipital bilateral pero con la corteza parietal intacta son capaces de tocar una fuente de luz, aunque son incapaces de percibirla como un objeto. Más aún, estos pacientes son capaces de decodificar la longitud de onda (es decir, el color) y señalar la trayectoria de dos fuentes que se mueven en el mismo hemisocampo visual. Esto implica que la información llega a través de la vía extraestriada a la corteza parietal y proyecta sobre el lóbulo temporal, donde ocurre la fusión de rasgos. Sin embargo, las señales que llevan los rasgos espaciales de la imagen están amputadas como consecuencia de la lesión de la corteza estriada. Por ende, el paciente está imposibilitado de reconocer la forma del objeto.

La construcción del concepto tampoco es inmediata a la posibilidad de reconstrucción de la imagen a través del dibujo. Es así que en las llamadas *agnosias visuales asociativas* (o «ceguera del alma», de acuerdo con Lissauer) el paciente es capaz de discriminar un objeto de otros, de reproducir su imagen mediante el dibujo y de describirla con palabras, así como es capaz de describir sus componentes (p. ej., «un objeto con cuatro patas») y utilizarlo apropiadamente, pero es incapaz de reconocerlo como entidad. Por otra parte, es capaz de reconocer el mismo objeto (p. ej., un pájaro por su canto, un reloj por sus campanadas) utilizando en forma aislada, o asociada al estímulo visual, otra modalidad sensorial.



La integración espacial de rasgos está necesariamente referida a un contexto que provee al sujeto de claves sobre las coordenadas espaciales del entorno del objeto percibido, a veces en forma absoluta y otras con relación al agente perceptivo.

En efecto, el reconocimiento de una cara en la escena, como lo describe magistralmente Arcimboldo, es dependiente de la percepción de la vertical y ésta, a su vez, depende de integración multisensorial (visual, vestibular y somatosensorial). El arte, que muchas veces precede al conocimiento científico, muestra cómo la percepción de la vertical, la construcción de sistemas de coordenadas aloécnicas relacionados entre sí y la ubicación del agente sensorial con relación a ellos son esenciales para la construcción de un universo cognitivo.

Estudios psicofísicos y por imagen confirman que la inversión deteriora agudamente el reconocimiento de caras. La intensidad de la señal evocada en la circunvolución fusiforme se redujo por la inversión «patas arriba». De modo interesante, este efecto fue muy pequeño e inconstante en aquellos individuos que fueron instruidos a atender a la aparición de una cara en el estímulo. Esto ha llevado a concluir que la circunvolución fusiforme responde a caras *per se*, más que a los rasgos visuales, lo que confirma –por un lado– la hipótesis de zonas «gnósicas» y –por otro– la importancia de la interacción

de las redes de representación conceptual con las redes de representación espacial.

Finalmente, y en la misma dirección conceptual, los estudios de Quián Quiroga et al. de neuronas individuales del lóbulo temporal de pacientes epilépticos parecerían confirmar la existencia de neuronas «gnósicas» que responden selectivamente a imágenes de caras y objetos.

Por otra parte, un subconjunto de estas neuronas en la región medial del lóbulo temporal responde preferentemente a signos que representan visualmente al individuo, es decir, fotos, direcciones, objetos característicos o a series de letras que representan su nombre o función. Estos resultados claramente no verifican las hipótesis extremas y sugieren la existencia de un código explícito y raramente distribuido de los invariantes conceptuales de las imágenes visuales.

Esta representación de abstracciones no vinculadas con una modalidad sensorial ocurre en paralelo y en forma similar en otro grupo de neuronas que integran información espacial. Estas neuronas, inicialmente descritas como «*place cells*» en el hipocampo de los roedores, y más tarde confirmadas en seres humanos, predominantemente disparan si el agente sensorial se mueve a través de una región del entorno espacial previamente conocida (v. cap. 17).

Integrar es hacer un todo con las partes, es ir y volver

Sea innata o aprendida a través de la identificación de patrones estadísticamente asociados con la probabilidad de una decisión conductual, parece claro que la percepción consciente ocurre en forma global y que la percepción de los detalles y su exploración ocurre *a posteriori* de elaborar una «hipótesis perceptiva de trabajos». Kourtzi y Connor proponen que a través de la identificación de dichas asociaciones estadísticas el cerebro aprende la relevancia conductual de algunos rasgos e incrementa su peso en la elaboración de un percepto cuando el individuo realiza una tarea en un contexto determinado. Esta concepción se relaciona con la *teoría de la jerarquía reversa* de Hochstein y Ahissar. Estos autores proponen que el procesamiento a lo largo de las vías sensoriocognitivas anterógradas es automático e implícito, mientras que la percepción consciente comienza en el punto jerárquico más alto y proyecta retrógradamente hacia la periferia refinando el percepto. La teoría de la jerarquía reversa puede explicar una variedad de fenómenos congruentes con la reestructuración de las propiedades de los filtros tempranos de acuerdo con las expectativas cognitivas emergentes del procesamiento de estímulos pasados en centros superiores.

Este refinamiento perceptivo no excluye, sino que acompaña, conductas globales del individuo en las cuales la actividad motora servil a los sistemas sensoriales es esencial. Los clásicos estudios de Yarbus y la conocida imagen biestable pato-conejo y algunos de los admirables dibujos de Escher muestran que para la elaboración del percepto visual es esencial la exploración visual de la imagen y la integración temporal del flujo visual (v. Material web. Enlaces de interés. Página oficial de Escher, y Enlaces de interés. Ilusión pato-conejo).

En el caso del reconocimiento de caras existe un patrón de exploración característico. Éste sin duda es importante para la

elaboración del percepto, y su estudio puede ser utilizado como elemento objetivo de jerarquización de los rasgos seleccionados para la identificación visual de una cara. El predominio de la observación de los ojos, la boca y el contorno en la exploración visual es coincidente con la importancia de estos elementos en la actividad electrofisiológica neuronal en la corteza inferotemporal durante el reconocimiento facial.

Dichos estudios de actividad oculomotora también muestran que la conducta de búsqueda de información implica diversos patrones de exploración dependientes de la jerarquía informática y de la expectativa espacial de los signos buscados (v. Material web. Enlaces de interés. Clásicos experimentos de Yarus sobre observación de una figura). Es así que cuando al sujeto se le pregunta cómo están vestidos los personajes representados en un cuadro, el patrón de exploración consiste en una alta densidad de puntos de fijación en las cinturas escapular y pélvica y en las extremidades de cada personaje. Contrariamente, cuando la pregunta es sobre la edad los puntos de fijación son predominantes en los rostros. Estos experimentos también muestran la importancia de la indemnidad de la corteza frontal en la organización de la búsqueda perceptiva, dado que pacientes con lesiones frontales muestran una búsqueda errática a través de la figura.

Además de las áreas frontales que definen y controlan el plan motor de exploración visual y su corrección de acuerdo con los hallazgos, existen otras dos áreas corticales de suma importancia para la organización del percepto visual: las áreas oculomotoras frontales (responsables de la direccionalidad de la mirada en los movimientos sacádicos) y los lóbulos parietales (involucrados no sólo en el seguimiento lento de estímulos visuales, sino además en la jerarquización atencional del objeto observado).

El *síndrome de Balint*, caracterizado desde el punto de vista clínico por la tríada simultagnosia, «parálisis psíquica de la mirada» y ataxia óptica, pone de manifiesto no ya la importancia de la planificación de la mirada, sino la función de la mirada misma en la construcción del percepto visual. Las lesiones occipitoparietales múltiples extensas y bilaterales que se asocian con este síndrome subrayan el papel de los lóbulos parietales en la organización de la mirada.

Simultagnosia es una afección perceptiva en la cual el individuo es incapaz de ver la escena como un todo. El paciente es capaz de reconocer cada componente en la escena una vez que es capaz de fijar la mirada sobre dicho componente.

La imposibilidad de guiar los movimientos oculares a otra posición, descrita por Balint como «parálisis psíquica de la mirada» impide explorar la escena e integrar sus componentes en un todo armónico. La integración de rasgos para formar un todo puede realizarse en los pacientes con síndrome de Balint si las características que deben ser conjuntadas comparten un espacio reducido, pero si el paciente debe integrar señales provenientes de regiones distantes en el espacio le es imposible adjudicarlas a partes de un mismo objeto.

De forma asociada a esta apraxia oculomotora, el paciente es incapaz de transferir la información espacial obtenida a través del canal visual al somatomotor y, por lo tanto, le es imposible o muy dificultoso guiar el movimiento de su mano con claves visuales, mostrando por lo tanto movimientos aparentemente no coordinados (ataxia) por el déficit de realimenta-

ción visual. Es de destacar y de importancia diagnóstica y terapéutica que el efecto opuesto no se cumple, es decir, el paciente puede aprender a seguir visualmente la posición de su mano utilizando claves somatosensitivas, lo cual puede contribuir a paliar el déficit. En estas circunstancias, el teleseñalado y el sentido háptico cambian de roles; el individuo se comporta como un ciego, explora «tanteando» y, si puede «engancharse» la mirada a la mano, puede circunstancialmente explorar los detalles locales del objeto ubicado por el tacto utilizando la visión.

Es interesante comparar que, mientras en la lesión frontal la búsqueda es errática, causando grandes incrementos de los tiempos de exploración visual por falta de planificación (es decir, se trataría en sentido lato de una apraxia ideatoria), en la parálisis psíquica de la mirada, la fijación en un determinado objeto ocurre solamente cuando el objeto ingresa y permanece durante un tiempo en una estrecha ventana receptiva.

Nada tiene sentido sin afecto

Estos síndromes muestran la importancia de la exploración activa para la integración de las partes en un todo coherente. En dicha síntesis perceptiva todo objeto (y mucho más si éste es un animal o una persona) evoca una reacción afectiva. El raro pero ilustrativo *síndrome de Capgras* (o «ilusión de los dobles») muestra que los pacientes con lesiones periamigdalinas pueden tener delirios causados por la desconexión cognitivo-afectiva. Capgras informó el caso de una mujer de 74 años que afirmaba que su esposo había sido reemplazado por un extraño. La paciente reconocía con facilidad a todos sus familiares, excepto a su esposo, dado que su imagen visual «se había desconectado» de su valor afectivo.

Estudios recientes muestran que dicho delirio no ocurre si la persona no reconocida afectivamente se comunica con el paciente solamente en forma auditiva (p. ej., por teléfono). Hirstein y Ramachandran sugieren que dicho síndrome se debe a la desconexión de la circunvolución fusiforme con el complejo amigdalino.

■ BIBLIOGRAFÍA

Artículos originales

- Adrian E D, Umrath K. The impulse discharge from the Pacinian corpuscle. *J Physiol* 1929;68:139-54.
- Allison T, Ginter H, McCarthy G et al. Face recognition in the human extrastriate cortex. *J Neurophysiol* 1994;71:821-5.
- Allison T, Puce A, Spencer DD, McCarthy G. Electrophysiological studies of human face perception. I: potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cereb Cortex* 1999;9:415-30.
- Balint R. Seelenlahmung des «Schauens», optische Ataxie, räumliche störung der aufmerksamkeit. *Monatsschr Psychiatr Neurol* 1909;25:51-81 (Traducción al inglés por Monica Harvey; *Cogn Neuropsychol* 1995;12:265-81).
- Barkat TR, Pölley DB, Hensch TK. A critical period for auditory thalamocortical connectivity. *Nat Neurosci* 2011;9:1189-94.
- Barlow HB. Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology? *Perception* 1972;1:371-94.
- Bell CC. An efference copy which is modified by reafferent input. *Science* 1981;214:450-3.

- Bell CC, Caputi A, Grant K, Serrier J. Storage of a sensory pattern by anti-Hebbian synaptic plasticity in an electric fish. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1993;90:4650-4.
- Bell CC, Grant K. Corollary discharge inhibition and preservation of temporal information in a sensory nucleus of mormyrid electric fish. *J Neurosci* 1989;9:1029-44.
- Bentin S, Allison T, Puce A et al. Electrophysiological studies of face perception in humans. *J Cogn Neurosci* 1996;8:551-65.
- Bracho H, Budelli R. The generation of resting membrane potentials in an inner ear hair cell system. *J Physiol* 1978; 281:445-65.
- Bryant HL, Segundo JP. Spike initiation by transmembrane current: a White-noise analysis. *J Physiol* 1976;260:279-314.
- Buck L, Axel R. A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell* 1999;65:175-87.
- Budelli R, Macadar O. Stochastic properties of utricular afferents. *J Neurophysiol* 1979; 42:1479-93.
- Chen F, Zha D, Fridberger A et al. A differentially amplified motion in the ear for near-threshold sound detection. *Nat Neurosci* 2011;14:770-4.
- Davis H. Some principles of sensory receptor action. *Physiol Rev* 1961;41:391-416.
- Eatock RA, Songer JE. Vestibular hair cells and afferents: two channels for head motion signals. *Annu Rev Neurosci* 2011;34:501-34.
- Fournier J, Monier C, Panaceau M, Frégnac Y. Adaptation of the simple or complex nature of V1 receptive fields to visual statistics. *Nat Neurosci* 2011;14:1053-60.
- Frégnac Y, Shulz D, Thorpe S, Bienenstock E. A cellular analogue of visual cortical plasticity. *Nature* 1988;333:367-70.
- Girshick AR, Landy MS, Simoncelli EP. Cardinal rules: visual orientation perception reflects knowledge of environmental statistics. *Nat Neurosci* 2011;14:926-32.
- Granit R. Aspects of excitation and inhibition in the retina. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1952;140:191-9.
- Hartline HK, Ratliff F. Spatial summation of inhibitory influences in the eye of Limulus, and the mutual interaction of receptor units. *J Gen Physiol* 1958;41:1049-66.
- Hirstein W, Ramachandran VS. Capgras syndrome: a novel probe for understanding the neural representation of the identity and familiarity of persons. *Proc Biol Sci* 1997;1380:437-44.
- Hoffer JA, Caputi AA, Pose IE, Griffiths RL. Roles of muscle activity and load on the relationship between muscle spindle length and whole muscle length in the freely walking cat. *Prog Brain Res* 1989;80:75-85.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol* 1962;160:106-54.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. *J Physiol* 1959;148:574-91.
- Hudspeth AJ, Corey DP. Sensitivity, polarity, and conductance change in the response of vertebrate hair cells to controlled mechanical stimuli. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1977;74:2407-11.
- Jeffress LA. A place theory of sound localization. *J Comp Physiol Psychol* 1948;41:35-9.
- Kanwisher N, McDermott J, Chun MM. The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci* 1997;17:4302-11.
- Konorski J. Some new ideas concerning the physiological mechanisms of perception. *Acta Biol Exp* 1967;27:147-61.
- Kuffler SW. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J Neurophysiol* 1953;16:37-68.
- Lettvin JY, Maturana HR, McCulloch WS, Pitts WH. What the frog's eye tells the frog's brain. *Proc Inst Radio Eng NY* 1959;47:1940-51.
- Lettvin JY, Platt JR, Wald G, Brown KF. General discussion: early receptor potential. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 1965;30:501-4.
- Lissmann HW, Machin KE. The mechanism of object location in *Gymnarchus Niloticus* and similar fish. *J Exp Biol* 1958;35:451-86.
- Loewenstein WR, Terzuolo CA, Washizu Y. Separation of transducer and impulse generating process in sensory receptors. *Science* 1963;142:1180-1.
- Lorente de No R. La corteza cerebral del ratón (primera contribución a corteza acústica). *Trab Lab Invest Biol Univ Madrid* 1922;20:41-78.
- Luo F, Wang Q, Kashari A, Yan J. Corticofugal modulation of initial sound processing in the brain. *J Neurosci* 2008;28:11615-621.
- Luria AR, Karpov BA, Yarbuz AL. Disturbances of active visual perception with lesions of the frontal lobes. *Cortex* 1966;2:202-12.
- Malmierca MS, Leergaard TB, Bajo VM et al. Anatomic evidence of a three-dimensional mosaic pattern of tonotopic organization in the ventral complex of the lateral lemniscus in cat. *J Neurosci* 1998;18:10603-18.
- Matthews BHC. The response of a muscle spindle during active contraction of a muscle. *J Physiol* 1931;72:153-74.
- Matthews PBC, Stain RB. The regularity of primary and secondary muscle spindle afferent discharges. *J Physiol* 1969;202:59-82.
- Mountcastle VJ. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. *J Neurophysiol* 1957;20:408-34.
- Mulders WH, Paolini AG, Needham K, Robertson D. Olivocochlear collaterals evoke excitatory effects in onset neurons of the rat cochlear nucleus. *Hear Res* 2003;176:113-21.
- Mulders WH, Robertson D. Evidence for direct cortical innervation of medial olivocochlear neurons in rats. *Hear Res* 2000;144:65-72.
- Ota Y, Oliver DL, Dolan DF. Frequency-specific effects on cochlear responses during activation of the inferior colliculus in the Guinea pig. *J Neurophysiol* 2004;91:2185-93.
- Peña JL, Konishi M. Auditory spatial receptive fields created by multiplication. *Science* 2000;294:249-52.
- Puce A, Allison T, McCarthy G. Electrophysiological studies of human face perception. III: Effects of top-down processing on face-specific potentials. *Cereb Cortex* 1999;9:445-58.
- Quiñero Quiroga R, Reddy L, Kreiman G et al. Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature* 2005;435:1102-7.
- Rentschler I, Treutwein B, Landis T. Dissociation of local and global processing in visual agnosia. *Vis Res* 1994;34:963-71.
- Sanders MD, Warrington EK, Marshall J, Weiskrantz L. «Blindsight»: vision in a field defect. *Lancet* 1974;303:707-8.
- Scates KW, Wood CJ, Azenedo WJ. Inferior colliculus stimulation and changes in f2f-2 distortion product otoacoustic emissions in the rat. *Hear Res* 1999;128:51-60.
- Shannon CE. A mathematical theory of communication. *Bell Syst Technic J* 1948;27:379-423 y 623-56.
- Shulz D, Sosnik R, Ego-Stengel V et al. A neuronal analogue of state-dependent learning. *Nature* 1999;403:549-53.
- Sperry RW. Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psych* 1950; 43:482-9.
- Stoerig P, Cowey A. Wavelength sensitivity in blindsight. *Nature* 1989;342:916-8.
- Stoerig P, Cowey A. Blindsight in man and monkey. *Brain* 1997;120: 535-59.
- von Holst E, Mittelstaed H. Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* 1950;37:464-76.
- Wald G. The chemistry of rod vision. *Science* 1951;113:287-91.
- Wässle H, Boycott BB. Functional architecture of the mammalian retina. *Physiol Rev* 1991;71:447-80.

Revisión

- Ahissar M, Hochstein S. The reverse hierarchy theory of visual perceptual learning. *Trends Cogn Sci* 2004;8:457-64.
- Angelaki D, Cullen K. Vestibular system: the many facets of a multimodal sense. *Annu Rev Neurosci* 2008;31:125-50.
- Barmack NH. Central vestibular system: vestibular nuclei and posterior cerebellum. *Brain Res Bull* 2003;60:511-41.

- Buck LB. The search for odorant receptors. *Cell* 2004;116(2 Suppl): S117-9.
- Caputi AA. Contributions of electric fish to the understanding of sensory processing by reafferent systems. *J Physiol Paris* 2004;98:81-97.
- Corbetta M, Shulman GL. Spatial neglect and attention networks. *Annu Rev Neurosci* 2011;34:569-99.
- Field GD, Chichilnisky EJ. Information processing in the primate retina: circuitry and coding. *Annu Rev Neurosci* 2007;30:1-30.
- Fotowat H, Gabbiani F. Collision detection as a model for sensory-motor integration. *Annu Rev Neurosci* 2011;34:1-19.
- Hudspeth AJ, Konishi M. Auditory neuroscience: development, transduction, and integration. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2000;97:11690-1.
- Hudspeth AJ. Mechanical amplification of stimuli by hair cells. *Curr Opin Neurobiol* 1997;7:480-6.
- Knudsen EI, Brainard MS. Creating a unified representation of visual and auditory space in the brain. *Annu Rev Neurosci* 1995;18:19-43.
- Kourtzi Z, Connor CE. Neural representations for object perception: structure, category, and adaptive coding. *Annu Rev Neurosci* 2011;34:45-67.
- Martin KA. A brief history of the «feature detector». *Cereb Cortex* 1994;4:1-7.
- Madoz-Gúrpide A, Hillers-Rodríguez R. Capgras delusion: a review of aetiological theories. *Rev Neurol* 2010;50:420-30.
- Moser EI, Kropff E, Moser MB. Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Annu Rev Neurosci* 2009;31:69-89.
- Murthy VN. Olfactory maps in the brain. *Annu Rev Neurosci* 2011;34: 233-58.
- Quiñero R, Kreiman G, Koch C, Fried T. Sparse but not «grand-mother-cell» coding in the medial temporal lobe. *Trends Cogn Sci* 2008;12:87-91.
- Tatler BW, Wade NJ, Kwan H, Findlay JM, Velichkovsky BM. Yárbus, eye movements, and visión. *i-Perception* 2010;1:7-27.
- Libros**
- Cover TM, Thomas JA. Elements of information theory. New York: John Wiley, 2006.
- Douglas R, Markram H, Martin K. Neocortex. En: Shepherd GM. The synaptic organization of the brain, Cap. 12. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- Helmholtz H. On the sensations of tone. New York: Dover, 1954.
- James W. The Principles of Psychology. New York: Henry Holt and Co, 1890.
- Morgado I. Cómo percibimos el mundo. Barcelona: Ariel, 2012.
- Murray-Sherman S, Guillery RW. Thalamus. En: Shepherd GM. The synaptic organization of the brain, Cap. 8. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- Palmer ES. Vision science: photons to phenomenology. Cambridge: MIT Press, 1999.
- Platón. La República. Buenos Aires: Austral, 1954.
- Ramachandran SV. A brief tour of human consciousness: from impostor poodles to purple numbers. New York: Pi Press, 2004.
- Ramón y Cajal S. Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados: estudios sobre el plan estructural y composición histológica de los centros nerviosos adicionados de consideraciones fisiológicas fundadas en los nuevos descubrimientos. Madrid: Imprenta y Librería de Nicolás Moya, 1899-1904.
- von Békésy G. Experiments in hearing. New York: McGraw-Hill, 1960.
- Ramón y Cajal S. The structure and connexions of neurons. En: Nobel Lectures, December 12, 1906. Physiology or Medicine 1901-1921. New York: Elsevier, 1967; p. 221-53.
- Sherrington C. The integrative action of the nervous system. New Haven: Yale University Press, 1906.