

1. Caminos visuales paralelos

Los estudios fisiológicos realizados con macacos muestran que la señal visual es procesada fundamentalmente por dos caminos visuales paralelos, que llevan la señal desde la retina, pasando por el núcleo geniculado lateral (NGL), hasta córtex visual primario. El primer camino se origina en las células ganglionares de respuesta sostenida con campos receptivos que presentan oponencia cromática, mientras que el segundo camino retinocortical se origina en las células ganglionares de respuesta transitoria con nula o poca oponencia cromática. Estos caminos son denominados genéricamente como caminos parvocelular y magnocelular, respectivamente, atendiendo a qué substratos del NGL proyectan sus axones. Aquellas que proyectan a los substratos dorsales (formados por células de gran tamaño) se denominan magnocelulares, mientras que las que se proyectan sobre los ventrales se denominan parvocelulares (atendiendo al pequeño tamaño de las células de este substrato).

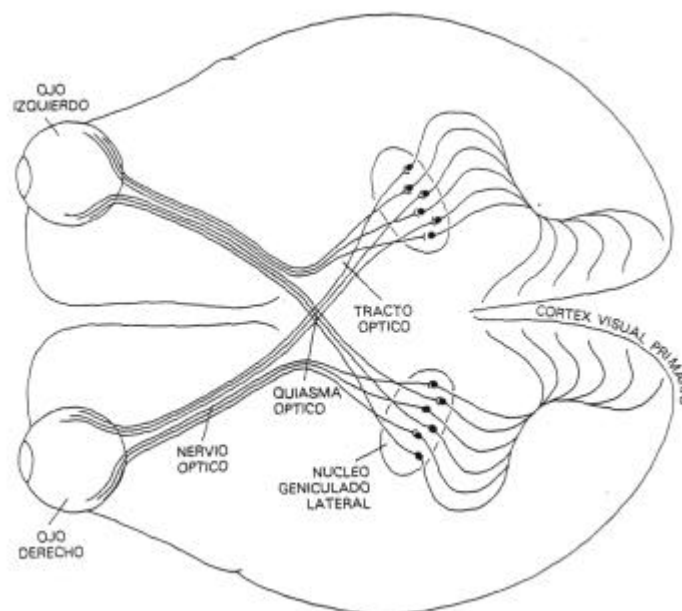


Figura 1 Esquema anatómico de los caminos visuales paralelos.

2. Características de los caminos visuales paralelos

Los primeros estudios fisiológicos que intentan caracterizar de forma sistemática los diferentes tipos de células que toman parte en el proceso visual en los mamíferos se realizaron preferentemente con gatos. A partir de los estudios preliminares de Kuffler (1953) sobre células ganglionares del gato, se comenzó un exhaustivo estudio de los diferentes tipos de células existentes en cada una de las etapas del proceso visual. Sin embargo, es a partir de los trabajos de Enroth-Cugell y Robson (1966) que se establece una división clara entre tipos de células, atendiendo a las propiedades de sumación espacial de las células. Estos autores distinguieron dos tipos de células: Tipo X (con sumación espacial lineal) y tipo Y (con sumación espacial no lineal). Este descubrimiento establece un punto y aparte dentro de la investigación fisiológica del sistema visual por dos razones fundamentales: ser el primero que por primera vez establece la existencia de sistemas paralelos dentro del sistema visual y, por otra parte, ser el trabajo que demostró la utilidad y potencia de la teoría de sistemas aplicada a la fisiología del sistema visual. Posteriores trabajos corroboraron la división propuesta por Enroth-Cugell y Robson y ampliaron la lista de diferencias entre ambos tipos de células. La posibilidad de relacionar las características de las células X e Y con las experiencias psicofísicas se vio alentada por los estudios sobre las características temporales de las respuestas de estas células, encontrándose respuestas de tipo sostenido y transitorio que podían identificarse con las propiedades de los canales psicofísicos (Cleland et al, 1971; Cleland et al, 1973;). Sin embargo, la correspondencia entre la diferenciación sostenido/transitorio no se correspondía estrictamente con la clasificación X/Y, dado que el grado de transitoriedad de la respuesta de una célula puede variar según su estado; posteriores trabajos demostraron la dependencia del tipo de respuesta con el nivel de adaptación luminosa, encontrándose respuestas tanto más transitorias en tanto en cuanto las células estuviesen más adaptadas, debido a que cuanto mayor sea el campo receptivo, más rápidamente se adaptaran a una misma iluminación (Enroth-Cugell y Shapley, 1973,).

La evidencia de una separación de funcionalidades en el nivel fisiológico del sistema visual promovió la búsqueda de equivalentes en sistemas visuales más similares al humano. La elección evidente por parte de los fisiólogos fue el estudio de las características fisiológicas del sistema visual de los primates. Sus capacidades visuales son muy similares a las humanas (DeValois et al, 1974) y su retina dispone de tres conos con sensibilidades espectrales prácticamente coincidentes a las humanas.

Los primeros estudios llevados a cabo con primates fueron realizados a cabo por Wiesel y Hubel (1966) sobre células del núcleo geniculado lateral, pero fueron los trabajos de Gouras (1968,1969) los que establecieron la existencia de una división funcional ya desde las células ganglionares de la retina. La clasificación propuesta por Gouras en células ganglionares tónicas y fásicas, dependiendo de la respuesta temporal de las células, fue ampliada por los trabajos de DeMonasterio (1975 a,b), DeMonasterio y Gouras (1975) y Schiller y Malpelli (1977), que se centraron en las sensibilidades espectrales y espaciales de las células ganglionares. Así, DeMonasterio y Gouras (1975) encontraron células con oponencia cromática que se correspondían con las células tónicas propuestas por Gouras, mientras que las células cuya sensibilidad espectral era de banda ancha se correspondían con las fásicas. En la retina del mono, la clasificación propuesta por Kaplan y Shapley (1986) en células P y M no se corresponde estrictamente con la realizada en la retina del gato (X e Y), ya que si bien las células que se proyectan en el camino parvocelular (células P) evidencian una sumación espacial lineal (Shapley et al, 1981; Blakemore y Vital-Durand, 1981; Kaplan y Shapley, 1982; Kaplan y Shapley, 1986), las células que se proyectan sobre el substrato magnocelular (células M) pueden clasificarse en *X-like* (aproximadamente el 75%) e *Y-like* (el 25%) tanto en la retina como en el NGL (Blakemore y Vital-Durand, 1981, Marrocco et al, 1982; Derrington y Lennie, 1984; Sherman et al, 1984).

La tabla 1. intenta resumir brevemente las diferentes clasificaciones de las células de los caminos visuales paralelos, realizadas por los diferentes autores citados, según la característica a la que atendían para su división.

<i>Autor</i>	Clasificación	Especie	Localización	Característica
Enroth.Cugell y Robson (1966)	X e Y	Gato	Retina	Linealidad
Wiesel y Hubel (1966)	Tipo I, II y III	Mono	Mono	Estructura del campo receptivo
Cleland et al (1971)	Transitorias y sostenidas	Gato		Tipo de respuesta temporal
Gouras (1968)	Fásica y tónicas	Mono		Tipo de respuesta temporal
Shapley et al (1981) y Blakemore y Vital-Durand (1981)	X-like e Y-like	Mono	NGL	Linealidad
Kaplan y Shapley (1986)	M y P	Mono	NGL	Proyección a LGN

Tabla 1. Clasificación de las células de los caminos visuales paralelos según diferentes autores.

En la tabla 2 se resumen brevemente las características de las células ganglionares de los caminos P y M, indicando las referencias donde se han estudiado.

	Parvo celular	Magnocelular	
	<i>X-like</i>	<i>X-like</i>	<i>Y-like</i>
Sensibilidad espectral	Oponencia espectral	No oponencia	No oponencia
Respuesta a contrastes	Baja	Alta	Alta
Dimensión del campo receptivo	Pequeña	Grande	Grande
Tipo de respuesta temporal	Sostenida		Transitoria
Tiempo de reacción	Grande		Corto

Tabla 2. Características de las células X-like e Y-like de los caminos magno y parvocelular en la retina del mono.

En el núcleo geniculado lateral (NGL), donde se reciben las señales de la retina para ser reenviadas al córtex visual, la división en caminos paralelos se mantiene, así como la clasificación en células *X-like* e *Y-like*, con propiedades similares a las encontradas en las células ganglionares de la retina del mismo nombre. Las células camino parvocelular en el mono tienen campos receptivos pequeños que se traducen en altas resoluciones espaciales (Derrington y Lennie, 1984; Norton et al, 1988), mientras que las células magnocelulares tienen campos receptivos mayores (aunque de diferente tamaño según sean *X-like* o *Y-like*) que, consecuentemente, dan lugar a resoluciones espaciales inferiores (Wiesel y Hubel, 1966; Enroth-Cugell y Robson, 1966).

La sensibilidad al contraste de las células P es baja, si bien la frecuencia espacial de corte es más alta que en las células M; por contra, las células M tienen una alta sensibilidad al contraste para frecuencias espaciales bajas y medias (Norton et al, 1988; Derrington y Lennie 1984; Irvin et al, 1986; Hicks et al, 1983). Cuando la determinación de la función de sensibilidad al contraste se realiza con estímulos modulados temporalmente, las células del camino parvocelular presentan una mayor sensibilidad a estímulos de baja frecuencia temporal (sobre los 10 Hz), mientras que las células magnocelulares son más sensibles a altas frecuencias temporales (del orden de 20 Hz) (Derrington y Lennie, 1984).

Los tiempos de respuesta de las células del NGL difieren de las células ganglionares de las que se derivan, siendo por lo general más transitorias. Sin embargo, es posible mantener una diferenciación entre células de respuesta más lenta (sostenida) y más rápida (transitoria), que se corresponderían con las células del camino parvocelular o magnocelular respectivamente (Norton y Casagrande, 1982; Sherman et al, 1976; Dreher et al, 1976).

En cuanto a las propiedades cromáticas de las células del NGL, es obligatorio referirse al completo estudio de Wiesel y Hubel (1966) que clasificaron las células de los caminos paralelos en función de la estructura espacial y del mapa de *inputs* del campo receptivo (ver tabla 2). DeValois et al (1966)

encontraron que las células del NGL se pueden clasificar en oponentes y no oponentes según su sensibilidad espectral. Una célula es no oponente cuando responde con excitación (o inhibición) a todo el espectro, dando lugar a una curva de sensibilidad de banda ancha (como la curva de sensibilidad espectral V). Por otra parte, una célula es oponente cuando responde a una parte del espectro con excitación y con inhibición a otra parte del espectro, pasando de una situación a otra en una cierta longitud de onda donde la respuesta de la célula sería nula (*punto neutro*). Es importante recalcar que esta clasificación no hace referencia alguna a la estructura espacial del campo receptivo.

A partir del NGL, los caminos paralelos se proyectan sobre el córtex visual primario (Área V1), de forma que las células magnocelulares se proyectan sobre el substrato 4C α , mientras que las células del camino parvocelular se proyectan sobre el 4C β (Livingstone y Hubel, 1988). A partir de aquí, se originan dos caminos fundamentales de procesado. El primero, parte de los substratos 4A y 4C del área V1 para proyectarse sobre los substratos 2 y 3 (Lund, 1983) y de ahí a las láminas del área V2 y de ahí al área V4. El segundo camino se origina en los substratos magnocelulares del NGL, que se proyectan al área MT directamente desde los substratos 4Ca y 4B del córtex primario (Lund, 1983; Lund et al, 1975; Tigges et al, 1981).

Camino Parvocelular		Camino Magnocelular	
Tipo I	Tipo II	Tipo III	Tipo IV
Con oponencia cromática (<i>oponentes de DeValois et al, 1966</i>)		Sin oponencia cromática (<i>no oponentes de DeValois et al, 1966</i>)	
Antagonismo centro-periferia	Sin antagonismo centro-periferia	Antagonismo centro-periferia	

Tabla 3. Características de las células del NGL según la clasificación de Wiesel y Hubel (1966).

La figura 2. resume gráficamente las diferentes proyecciones de los caminos parvocelular y magnocelular desde las células ganglionares de la retina hasta el córtex visual.

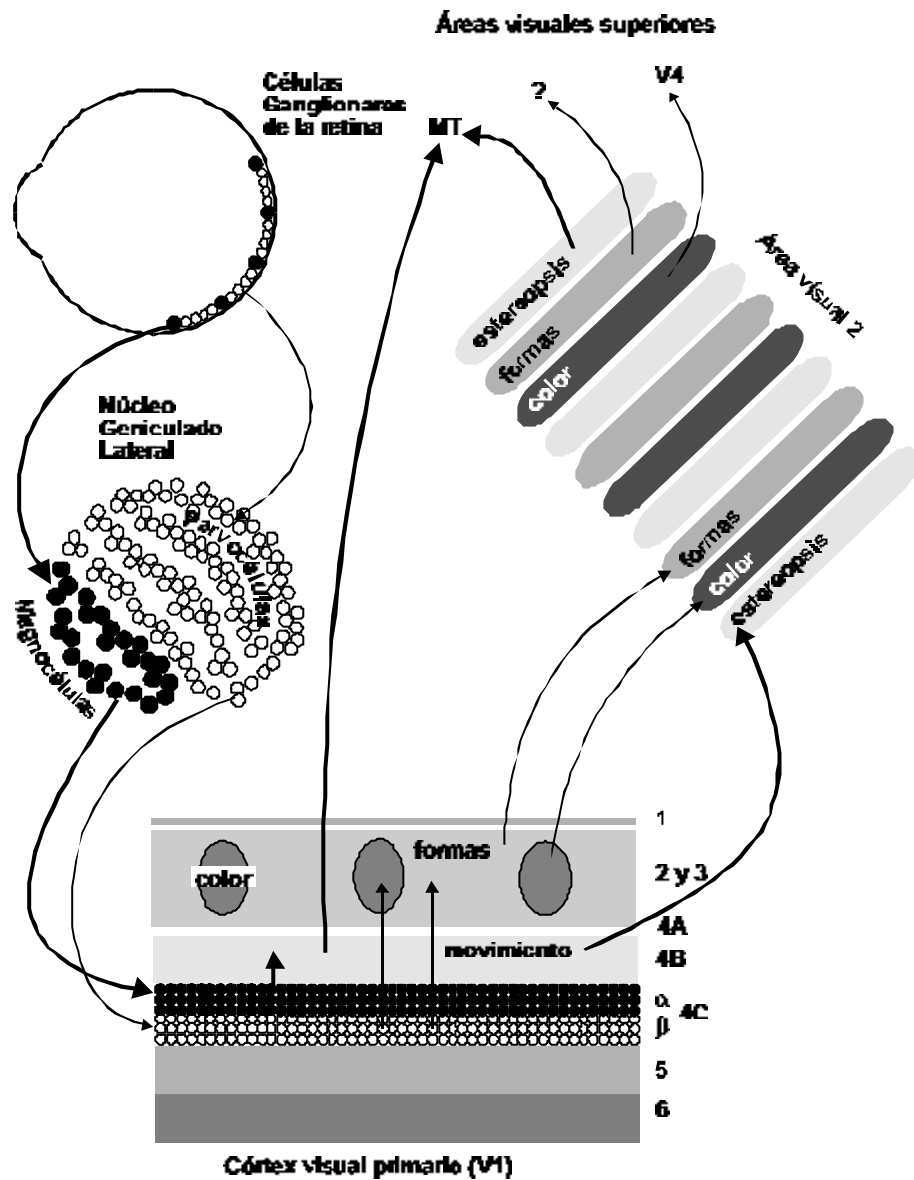


Figura 2. Proyecciones de los caminos parvo y magnocelular desde la retina hasta el córtex. A partir de Livingstone y Hubel, 1988

A partir de las características fisiológicas de las células de los caminos M y P, surge una pregunta evidente: ¿podemos justificar las propiedades de los canales psicofísicos haciendo uso de las características fisiológicas de las células que los componen? La similitud entre los resultados psicofísicos obtenidos en humanos y en primates sugiere la posibilidad de hacer uso de los datos fisiológicos obtenidos en primates y aplicarlos a los datos de los que se dispone en humanos (de los que, evidentemente, no se disponen datos fisiológicos).

Podemos encontrar coincidencias cuando se estudia la sensibilidad a redes cromáticas rojo-verde o con estímulos modulados temporalmente, tanto puramente luminosos como puramente cromáticos. En este último caso se observa una excelente concordancia entre las sensibilidades psicofísicas del canal transitorio y del canal sostenido con las sensibilidades de las células fásicas y tónicas al menos hasta frecuencias de 10 Hz para estímulos acromáticos y hasta 5 Hz para cromáticos.

El estudio de las funcionalidades específicas de cada camino en primates se realiza mediante la lesión selectiva de uno u otro camino. En general, existe cierta coincidencia en asignar las tareas de visión de formas, agudeza y visión del color al camino parvocelular, mientras que la visión de movimientos sería la labor fundamental del camino magnocelular (Lennie, 1980; Schiller et al, 1990; Merigan y Eskin, 1986, Merigan et al, 1989). Sin embargo, en otras tareas resulta más difícil establecer una segregación clara.

En general, podemos ampliar la definición psicofísica de canales sostenido y transitorio a canales CP (de parvocelular) y CM (de magnocelular). La discriminación cromática sería mediada por el canal CP (Merigan, 1991; Schiller, 1990), mientras el procesado acromático sería realizado por ambos canales dependiendo de las características espacio-temporales de los estímulos. El canal CM sería responsable del procesado simultáneo de las altas frecuencias temporales y las bajas frecuencias espaciales, mientras que el canal CP mediaría los estímulos de baja frecuencia temporal y alta frecuencia espacial (Fig. 4.3), con un importante solapamiento entre ambos mecanismos. Esta característica viene a

reafirmar las tesis de Ingling y Martinez-Uriegas (1985) y Kelly (1983) que sugieren que el mecanismo CP procesa tanto la información cromática como la acromática.

1. Bibliografía

Blakemore C y Vital-Durand F (1981). Distribution of X- and Y-cells in the monkey's lateral geniculate nucleus. *J.Physiol*, 320:17P-18P

Cleland BG, Levick WR y Snaderson KJ (1973) Properties of sustained and transient ganglion cells in the cat's retina and an overall classification. *J.Physiol.*, 240: 457-492

Cowey, A y Wilkinson, F (1991) The role of the corpus callosum and extrate cortex visuakl areas in stereoacuity in macaque monkeys, *Neuropsychologia*, 29, 465-79

DeMonasterio FM y Gouras P (1975) Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *J.Physiol*, **251**: 167-195

Derrington AM y Lennie P (1984). Spatial and temopral contrast sensitivities of neurones in lateral geniculate nucleus of macaque. *J.Physiol*, **357**:291-340.

DeMonasterio FM, Gouras P y Tolhurst DJ (1975b) Concealed colour opponency in ganglion cells of the rhesus monkey retina. *J.Physiol*, **251**: 197-216

DeMonasterio FM y Gouras P (1975) Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *J.Physiol*, **251**: 167-195

De Valois RL, Morgan HC, Poolson MC, Mead WR y Hull EM. (1974a). Phychophysical studies of monkey vision. I Macaque luminosity and colour vision tests. *Vision Res*, **14**: 53-67.

De Valois RL, Morgan HC y Snodderly DM (1974b). Phychophysical studies of monkey vision.III.Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. *Vision Res*, **14**:53-67

De Valois RL, Abramov I y Jacobs GH(1966) Aalysis of the response patterns of LGN cells. *J. Opt. Soc. Am*, **56**:966-977

Dreher B, Fukada Y y Rodieck RW (1976) Identification, classification, and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nucels of macaques. *J.Physiol (London)*, **258**: 433-452

Enroth-Cugell C y Robson JG (1966) The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J.Physiol (London)*, **187**: 517-552

Enroth-Cugell C y Shapley RM (1973) Adaptation and dynamics of the retinal ganglion cells of the cat. *J.Physiol (London)*, **233**: 271-309

Gouras P (1968) Identifiation of cone mechanisms in monkey ganglion cells. *J.Physiol*, **199**: 533-547

- Hammond P, y Pomfrett CJD(1991) Interocular mismatch in spatial frequency and directinal characteristics of striate cortical neurones, *Experimental Brain Research*, 85, 631-40
- Hicks TP, Lee BB y Vidyasagar TR (1983) The responses of cells in macaque lateral geniculate nucleus to sinusoidal gratings. *J.Physiol (London)*, **337**:183-200
- Hubel, DH y Wiesel, TN (1962) Receptive fields, binocular interactions and functional architecture of the cat's visual cortex. *J. of Physiol*, (106-54)
- Hubel, DH y Wiesel, TN (1970) Stereoscopic vision in the macaque monkey, *Nature*, 225, 41-2
- Ikeda H y Wrigth MJ (1972) Receptive field organization of sustained and transient retinal ganglion
- Ingling CR y Martinez Uriegas E. (1985) The spatiotemporal properties of the r-g- X-cell channel, *Vision Res.*, **25**: 33-38
- Irvin GE, Norton TT y Casagrande VA. (1986) Receptive field properties derived from spatial contrast sensitivity measurements of primate LGN cells. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci. (suppl)*, **27**: 16
- Kaplan E y Shapley RM (1986). The primate retina contains two types of ganglion cells, with high - and low-contrast sensitivity. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **83** :2755-57
- Kelly DH (1983) Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds. *J. Opt. Soc. Am.*, **73**: 742-750
- Kuffner SW (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol*, **16**: 37-68
- Lennie P. (1980) Parallel Visual pathways: a review. *Vision Res* ,**20**:561-594
- Livingstone HS y Hubel DH (1988) Segregation of form,color, movement and depth: anatomy, physiology and perception. *Science*, **240**:740-749
- Lu C, y Fender DH(1972) the interaction of colour and luminance in stereoscopic vision, *In. Ophthal. And Vis Sci*, **11**, 482-90
- Lund JS (1988) Anatomical organization of macaque monkey striate visual cortex. *Ann. Rev. Neurosci.*, **11**: 253-288
- Lund JS, Lund RD, Hendrickson AE, Bunt AH y Fuchs AF (1975) The origin of afferent pathways from the primary cortex, area 17, of the macaque monkey as shown by retrograde transport of horseradish peroxidase. *J.Comp.Neurol.*, **164**:287-304
- Marrocco, RT, McClurkin JW y Young RA (1982) Spatial summation and conduction latency classification of cells of the lateral geniculate nucleus of macaques. *J.Neurosci.*, **2**:1275-1291

Merigan WH y Maunsell JHR (1990) Macaque vision after magnocellular lateral geniculate lesions. *Visual Neurosci.*, **5**:347-352

Merigan WH, Katz LM y Maunsell JHR (1989) contribution of the primate parvocellular pathway to acuity and contrast sensitivity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, **30**: 53

Norton TT, Casagrande VA, Irvin GE, Sesma MA y Petry HM (1988) Contrast sensitivity function of W-, X- e Y-like relay cells in lateral geniculate nucleus of bush baby (*Galago crassicaudatus*). *J. Neurophysiol.*, **59**:1639-1656.

Poggio GF (1991) The physiological basis of stereoscopic vision, in Vision and visual dysfunction, Vol.9, Binocular vision.

Ramón y Cajal, S (1911) Histologie du system nerveux de l'homme et des vertebres. A.Maloine, Paris

Rogers BJ y Cagenello R (1989) Disparity curvature and the perception of three dimensional surfaces, *Nature*, **339**,135-7

Schiller PH, Logothetis NK y Charles ER (1990) Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature*, **343**: 68-69.

Shapley R, Kaplan E y Soodak R (1981) Spatial summation and contrast sensitivity of X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of the macaque. *Nature*, **292**: 543-545.

Sherman SM, Wirlson JR, Kaas JH y Webb SV (1976) X- and Y-cells in the dorsal geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivigatus*). *Science*, **192**:475-477.

Tigges J, Tigges M, Ansel S, Cross NA, Letbetter WD y McBride RL (1981) Areal and laminar distribution of neurons interconnecting the central visual area 17, 18, 19 an MT in squirrelmonkey (*saimiri*). *J.Comp. Neurol.*, **202**: 539-560.

Wiessel TN y Hubel DH (1966) Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of rhesus monkey. *J. Neurophysiol*, **29**: 1115-1156.