CAPÍTULO 22: LA VISIÓN

Introducción

El procesamiento de procesamiento de la información visual comienza en la retina, en la parte posterior del ojo.

Los fotorreceptores son los receptores sensoriales que están en la retina, son células nerviosas que tienen la función de transformar la energía luminosa que recibimos de los objetos en energía nerviosa. Las células fotorreceptoras experimentan cambios bioquímicos similares a los que se producen cuando llegan neuromoduladores a las neuronas postsinápticas. Es decir, se desencadena la actuación de diversas enzimas celulares y moléculas de segundos mensajeros tras la activación de una proteína G. Estos cambios producen modificaciones del potencial de membrana de los fotorreceptores que conducen a la generación de potenciales de acción en otras células de la retina. Desde la retina, estos potenciales de acción se transmiten a otros centros nerviosos.

Comentario [AL1]: Área sensorial visual del sistema nervioso central localizada en la parte posterior interior del ojo que contiene los fotorreceptores y otras neuronas visuales.

Comentario [AL2]: Célula sensorial visual situada en la retina encargada de transformar los estímulos luminosos en cambios de potencial de membrana.

Organización General del Sistema Visual

La Retina

Las fases iniciales del procesamiento de la información visual tienen lugar en la retina. La retina está constituida por tres capas celulares y dos capas sinápticas o plexiformes, donde se realizan prácticamente todas las sinapsis entre sus células.

La disposición de la retina dentro del ojo permite que los estímulos visuales se focalicen sobre ella con la mínima distorsión óptica. Los diversos componentes del ojo contribuyen a ello, siendo su función el optimizar la llegada de luz a la retina. Cuando llega la luz, la cornea y el cristalino la enfocan y tras atravesar el humor vítreo, es absorbida por las células fotorreceptoras de la retina. (Fig. 22. 1) Estas células se disponen sobre el **epitelio pigmentado**, que abarca todo el fondo del ojo; éste contiene grandes cantidades de melanina cuya función es recoger la luz que las células retinianas no han podido absorber (lo que impide que haya un reflejo de la imagen que entra desde el fondo del ojo hacia la retina, lo cual podría distorsionar la imagen).

La retina, como otras regiones del SNC, procede del tubo neural. El tubo neural forma dos vesículas ópticas, éstas se invaginan para formar los vasos ópticos. Las células de la pared interna de los vasos ópticos después se transforman en retina. Al principio solo existe una capa células en los vasos ópticos, pero con el tiempo se van dividiendo hasta constituir la retina. La luz tiene que pasar a través de todo el espesor de la retina para poder llegar a los fotorreceptores. Las capas celulares de la retina más próximas al cristalino no tienen mielina y son relativamente transparentes para permitir que la luz

llegue a las células fotorreceptoras. La retina situada en su punto central tiene a la **fóvea**, en ella los cuerpos neuronales de las células retinianas se disponen desplazados hacia los laterales de la invaginación, dejando el paso libre a la luz para que no haya distorsión. Esta disposición anatómica facilita la exposición a la luz de los fotorreceptores para que ésta llegue con menos dificultad. En la **foveola**, solo hay células fotorreceptoras en alta concentración, lo que hace que en esta zona la agudeza visual sea máxima. Nuestros ojos se mueven constantemente cuando miramos los objetos para conseguir una buena proyección sobre la fóvea.

Comentario [AL3]: Zona de la retina que tiene forma de invaginación y una gran densidad de conos. En esta área la agudeza visual es máxima.

Comentario [AL4]: Parte central de la fóvea, en la que solamente hay conos.

La pupila regula la cantidad de luz que llega a la retina, que a su vez se controla por músculos inervados por el SNA.

Cuando hay poca luz, la estimulación simpática libera noradrenalina que produce la concentración del músculo dilator, lo que hace que la pupila se agrande.

Cuando la luz es brillante, la estimulación parasimpática libera acetilcolina que relaja el músculo esfínter y la pupila puede estrecharse.

Las Células Fotorreceptoras: Bastones y Conos

Casi todos los vertebrados tienen dos tipos de células fotorreceptoras denominadas **conos** (se activan durante la visión diurna) y **bastones** (participan en la visión nocturna o con luz tenue), genéricamente llamados fotorreceptores; éstos no producen potenciales de acción tras su activación por el estímulo luminoso. Sus respuestas son cambios en el potencial de membrana local y graduado, similares a los potenciales postsinápticos de las interneuronas. En ambos fotorreceptores existen moléculas sensibles a la luz llamadas **pigmentos visuales** o fotopigmentos.

Comentario [AL5]: CONO: Fotorreceptor de la retina que posibilita la visión con luz diurna y la visión del color.

Comentario [AL6]: BASTON: Fotorreceptor de la retina que posibilita la visión en la oscuridad o con luz débil.

Comentario [AL7]: Molécula constituida por una proteína (opsina) y un derivado de un aldehido de la vitamina A (11-cis retinal) que cambia de conformación espacial al ser activada por la luz. Hay sólo una molécula de este tipo en los bastones (la rodopsina) y tres en los conos (cada una se activa por la longitud de onda de un color. azul, verde o rojo).

En los Bastones hay un solo pigmento visual y éste es más sensible a la luz que los de los conos. Los bastones amplifican la señal luminosa de los estímulos más que los conos. Así, un único quanto de luz o **fotón** puede producir una señal eléctrica detectable en los bastones. En los Conos hay tres pigmentos visuales, aunque uno solo en cada cono; su pigmento visual es menos sensible a la luz que los de los bastones. Los conos amplifican menos que los bastones la señal luminosa. Los conos precisan de centenares de fotones sobre un cono para generar la misma respuesta que los bastones.

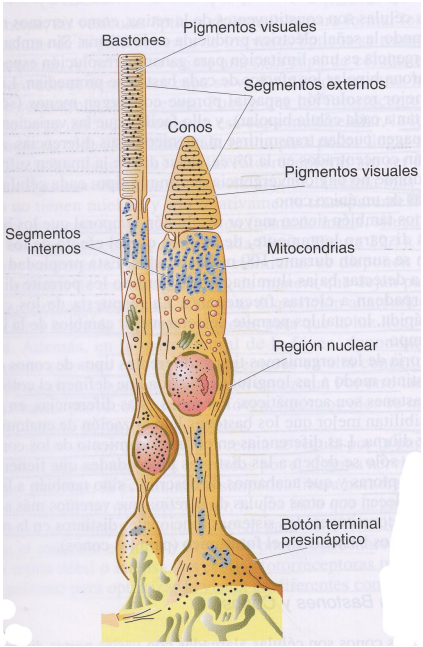
En los Bastones el grado de convergencia es mayor, es decir, muchos de ellos establecen sinapsis sobre una misma célula bipolar, reforzando la señal eléctrica producida en la misma. Esta mayor convergencia supone una limitación para ganar en resolución espacial. Los Conos convergen menos y por ello tienen una mejor resolución espacial, (solo unos pocos proyectan a cada célula bipolar), lo que facilita que las variaciones espaciales de la imagen puedan transmitirse manteniendo sus diferencias. Los conos están concentrados en la fóvea, lugar donde la imagen sufre menor distorsión y donde no hay convergencia: cada célula bipolar recibe entradas de un único cono.

Los Bastones tienen menor resolución temporal, disparan lentamente; esta propiedad ayuda a los bastones a detectar bajas iluminaciones, pero les impide distinguir luces que parpadean a ciertas frecuencias. Los Conos tienen mayor resolución temporal, su respuesta es mucho más rápida, lo que les permite detectar mejor los cambios de la iluminación en el tiempo.

Los Bastones son acromáticos, los bastones realizan mejor cualquier tarea con luz nocturna u oscura; mientras que los Conos responden de modo distinto a las longitudes de onda que definen el color, ya que la mayoría de los organismos poseen diferentes tipos de conos; Responden mejor cualquier tarea con luz diurna. El diferente funcionamiento de conos y bastones no sólo se debe a las distintas propiedades de sus células fotorreceptoras sino también de las conexiones que establecen con las células de la retina. Esas conexiones constituen dos sistemas funcionales distintos en la retina: el **isotópico** (para los bastones) y el **fototópico** (para los conos).

Morfología de los Bastones y Conos

Los Bastones y los conos son células alargadas con varias partes diferenciadas denominadas, **segmento externo, segmento interno, región nuclear** y **terminal sináptico**. La forma de los segmentos externos y el tamaño celular distingue a unos fotorreceptores de otros. El segmento externo está formado por muchas invaginaciones de la membrana celular externa que los rodea. (Fig. 22.2)



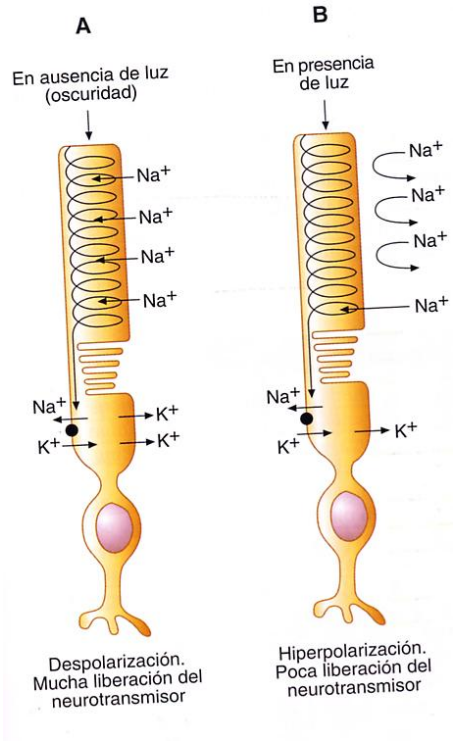
En los Bastones, las invaginaciones de las membranas forman una especie de discos aplanados que están apilados unos encima de otros y envueltos por la membrana externa. La mayoría de ellos no parecen tener continuidad entre ellos ni con la membrana externa que los rodea, excepto en la base del segmento externo. En los Conos, los discos membranosos no poseen entidad individual, de manera que tienden a estar conectados con el segmento de la membrana externa que los rodea. En los discos de los bastones y conos están incrustados en altas concentraciones los pigmentos visuales, cuya función es la transmisión de información visual. La llegada de luz a los pigmentos visuales cambia el potencial de la membrana externa que rodea a los Bastones. El segmento externo esta conectado con el segmento interno del fotorreceptor mediante una especie de tallo delgado, lugar en el que se encuentran la mayoría de las mitocondrias, las cuales son necesarias para producir ATP que mantiene en funcionamiento las bombas iónicas.

Potencial de Membrana de los Fotorreceptores

El potencial de membrana (-30mV y -40mV) de los fotorreceptores en reposo es menos negativo que el de las neuronas (-60 o -70mV). Si el registro se hace en presencia de luz, el fotorreceptor se hiperpolariza y el potencial de membrana se vuelve más negativo; cuando la luz es muy intensa la hiperpolarización puede llegar a – 60mV. Cuando se mantiene constante la iluminación, la diferencia de potencial hiperpolarizante inicial disminuye (se hace más positivo) y llegando a un punto, el potencial permanece asintótico, los

fotorreceptores se adaptan a la iluminación. La hiperpolarización de la membrana de los fotorreceptores se debe a que la luz cierra los canales de Sodio (Na^+), mientras que en la oscuridad se abren. (Fig. 22.3). El grupo de William Hagin descubrió que al bloquear con cianuro la bomba de sodio-potasio se produjo un gran aumento de la concentración de iones de sodio en el interior celular en pocos minutos. Las bombas metabólicas son importantes para mantener un adecuado funcionamiento de los fotorreceptores y explica la abundancia de mitocondrias en el citoplasma de las células fotorreceptoras.

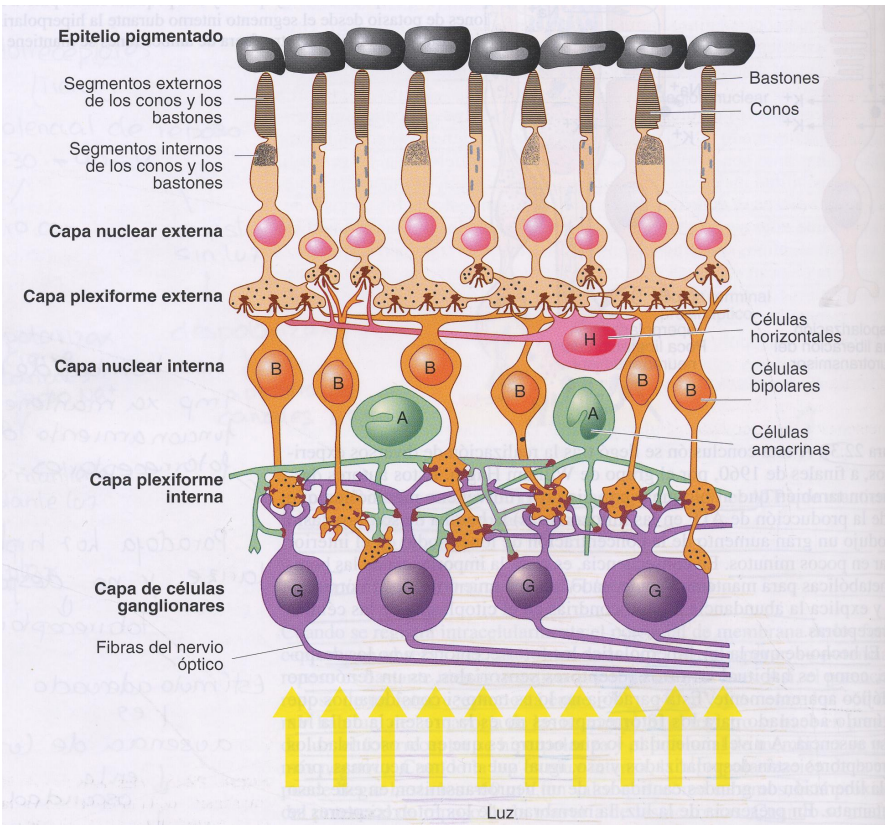
El hecho de que la luz hiperpolarice y no despolarice los fotorreceptores es un fenómeno paradójico. Hay que tener en cuenta que el estimulo adecuado para los fotorreceptores no es la presencia de la luz sino su ausencia. Lo que ocurre es que en la oscuridad los fotorreceptores están despolarizados y eso produce la liberación de grandes cantidades de neurotransmisor (glutamato). La mayor o menor liberación de glutamato condiciona la hiperpolarización o la despolarización de otras células de la retina, las células bipolares; éstas, despolarizan a las células ganglionares que son las que producen el primer potencial de acción.



Organización Celular y Conexiones de la Retina

La retina esta organizada en tres capas celulares y dos capas sinápticas (Fig. 22.4). La capa celular más distal es la **capa nuclear externa**, es la que contiene los cuerpos celulares de los fotorreceptores. La capa media o **capa nuclear interna**, contiene los cuerpos celulares de las tres principales clases de células de la retina, las **horizontales, bipolares y amacrinas**. La capa celular más interna contiene los cuerpos neuronales de las **células ganglionares**. Entre estas capas celulares se encuentran las capas sinápticas, denominadas **capa plexiforme externa y capa plexiforme interna.**

La información se recibe en los fotorreceptores de ahí se pasa a la capa plexiforme externa, en ella se



realizan conexiones sinápticas entre los terminales de los fotorreceptores, las células bipolares y las horizontales. Las células bipolares son las encargadas de llevar la señal visual a las células ganglionares. Las células horizontales (prolongaciones a lo ancho de la capa plexiforme externa) pueden participar en sinapsis de dos células fotorreceptoras al mismo tiempo, o entre dos células bipolares simultáneamente. Las células amacrinas de la capa plexiforme interna tiene una función similar a la de las células horizontales. Es decir, estas células tienen sus prolongaciones a lo ancho de la capa plexiforme interna para mediar en las interacciones sinápticas que se producen en esa capa, bien entre dos células bipolares o bien entre células bipolares y ganglionares.

Desde la capa plexiforme interna, las células ganglionares transmiten la información a otras partes del SNC porque son las que tienen la capacidad de disparar potenciales de acción. El resto de las células de la retina responde a la estimulación luminosa con cambios de potencial de membrana graduados y no con potenciales de acción (excepción de algunas células amacrinas).

Los axones de las células ganglionares discurren por los laterales de la retina y se agrupan en el **disco óptico**, para formar el nervio óptico. En esta zona no hay fotorreceptores, lo cual origina un **punto ciego** en el campo visual. Desde la capa plexiforme interna la señal visual es enviada primero al **núcleo geniculado lateral** y posteriormente, a la zona correspondiente de la **corteza visual primaria** (Fig. 22.5)

Los axones constituyentes del nervio óptico se dividen en dos grupos en el **quiasma óptico**. En este punto, los axones de la mitad de la retina más cerca de la nariz (llamada hemirretina nasal) atraviesan hacia el lado contrario (Contralateral). La otra mitad de la retina, la del lado correspondiente de la cabeza, llamada hemirretina temporal, proyecta sus axones ipsilateralmente (mismo lado). (Fig. 22.6) Los campos visuales de los dos ojos se solapan bastante. La información proveniente del campo visual derecho se recibe en el lado izquierdo de cada retina y la información proveniente del campo visual es procesada por el lado contrario del cerebro. Tanto en la corteza visual como en el núcleo geniculado lateral, existen representaciones topográficas de ambos semicampos visuales.

Después de pasar por el quiasma óptico, se dice que los axones constituyen el **tracto óptico** (Fig. 22.5). La mayoría de estos axones son los que llegan al núcleo geniculado lateral, pero algunos van a inervar otras regiones como el **colículo superior** (implicado en el movimiento de los ojos) y otros núcleos encefálicos. Después del núcleo geniculado lateral, los axones que salen de él divergen, expandiéndose para llegar a diferentes partes de la corteza, consituyendo la denominada **radiación óptica**. (Figs. 22.5 y 22.6)

Organización del núcleo Geniculado lateral

El núcleo geniculado lateral es un núcleo talámico de relevo que esta dispuesto en capas, igual que la retina. Pueden distinguirse 6 capas distintas

Comentario [AL8]: Capa de células ganglionares: Capa de células retinianas más próxima al centro del ojo que contiene los cuerpos neuronales de las células ganglionares.
Capa Nuclear externa: Capa celular más externa de la retina que contiene los cuerpos neuronales de los fotorreceptores.
Capa Nuclear interna: Capa celular media de la retina que contiene los cuerpos neuronales de las células bipolares, horizontales y amacrinas.

Comentario [AL9]: Célula Bipolar: Célula de la capa nuclear interna de la retina que transmite

Comentario [AL10]: Células Amacrinas: Célula de la capa nuclear interna de la retina que modula la transmisión de la información visual desde las células bipolares a las células ganglionares.

Comentario [AL11]: Célula horizontal: Célula de la capa nuclear interna de la retina que modula la transmisión de la información visual desde los fotorreceptores a las células bipolares.

Comentario [AL12]: Célula ganglionar: Célula de la retina que transmite información visual mediante potenciales de acción al núcleo geniculado lateral. Sus axones forman el nervio óptico.

Comentario [AL13]: Tracto óptico: Conjunto de axones de las células ganglionares de la retina que, después de cruzarse en el quiasma óptico, se dirigen a cada núcleo geniculado lateral.

Comentario [AL14]: Conjunto de axones del tracto óptico procedentes del núcleo geniculado lateral que se distribuyen divergiendo ampliamente en dirección a la corteza visual.

(Fig. 22.7) Cada capa recibe entradas de la retina de un ojo solamente. Las capas 1, 4 y 6 reciben entradas de la retina del ojo opuesto (contralateral) y las capas 2, 3, y 5 reciben entradas desde la retina del ojo que esta en el mismo lado de la cabeza (ipsilateral). Las entradas que provienen de las dos retinas de los dos ojos se mantienen separadas en el núcleo geniculado lateral: Las células de las capas 1 y 2 se denominan **capas de células magnocelulares**, son más grandes que las de las otras capas y también un poco más oscuras. Las otras 4 capas se denominan **capas parvocelulares**. En la parte ventral de cada una de las capas se distinguen otras neuronas más pequeñas llamadas **células coniocelulares**.

Comentario [AL15]: Célula grande del núcleo geniculado lateral que se ocupa de transmitir información de aspectos relacionados con el movimiento de los estímulos visuales en su campo receptivo a las células simples de la corteza visual.

Comentario [AL16]: **Células Parvocelulares:** Célula pequeña del núcleo geniculado lateral que se ocupa de transmitir información de aspectos relacionados con la posición de los estímulos visuales en su campo receptivo a las células simples de la corteza visual.

Las respuestas ante la estimulación visual de las neuronas magnocelulares son más transitorias y más sensibles a los estímulos en movimiento que las neuronas parvocelulares, además proyectan a zonas de la corteza cerebral distintas. Y es precisamente por eso por lo que el núcleo geniculado lateral puede estar dividido en capas. Las neuronas parvocelulares mantienen respuestas durante más tiempo a la luz y muchas de ellas son células que participan en el procesamiento del color. Las neuronas coniocelulares reciben también información desde la retina y proyectan hacia la corteza, pero con función menos conocida.

6 capas:
* Las capas 1, 4 y 6 entrada CONTRALATERAL de la información visual
* Las capas 2, 3 y 5 entrada IPSILATERAL de la información visual.

Las entradas de las retinas de los 2 ojos se mantienes separadas en el núcleo geniculado lateral:

- Capas de células magnocelulares 1 y 2
- Capas de células parvocelulares 3, 4, 5 y 6
  - En la parte ventral de estas dos son: coniocelulares
- Magnocelulares: Transitorias y sensibles a los estímulos en movimiento. Proyectan sobre zonas de la corteza
- Parvocelulares: Mantienen respuestas durante mas tiempo muchas participan en el procesamiento del color.
- Coniocelulares: reciben información desde la retina y proyectan sobre la corteza

Organización de la Corteza Visual

Desde el núcleo geniculado lateral, la información visual llega fundamentalmente a la corteza cerebral llamada corteza visual primaria o V1. Hay otras áreas de la corteza visual, V2, V3, V4 y V5, qye procesan también diversos aspectos de la información visual (Fig. 22.8).

La corteza visual primaria (V1) esta dividida en seis capas (Fig. 22.9), igual que la retina y el núcleo geniculado lateral. Las capas de la corteza tienen diferentes densidades y no existen células libres interpuestas entre cada una de las capas celulares. La capa 1 es la más externa y a ella llegan las terminaciones dendríticas y axonales de las neuronas situadas en capas más internas. Las capas 2 y 3 son difíciles de distinguir y la 4 se divide en otras tres subcapas (4A, 4B, 4C). La mayoría de las entradas que provienen del núcleo geniculado lateral terminan en la 4C. Las entradas provienen de las capas magnocelulares del núcleo geniculado lateral proyectan a la parte

superior de la capa 4C, mientras que las capas parvocelulares proyectan a la parte inferior de la subcapa 4C. Por debajo de la capa 6 corren las fibras que salen hacia o entran de otras regiones corticales y subcorticales.

En la corteza visual se distinguen dos tipos principales de células por su morfología, hay células **piramidales**, cuyos axones proyectan a otras regiones corticales y subcorticales, y hay células **estrelladas**, cuyos axones se quedan dentro de la región de la corteza (Fig. 22.10). Hay dos tipos de células estrelladas, las **espinosas** y las **lisas.** Las *células estrelladas espinosas* tienen muchas dendritas, son células excitatorias, mientras que las *células estrelladas lisas* no tienen dendritas y son células inhibitorias. Las células piramidales también tienen espinas y son excitatorias. La mayor densidad de células piramidales se dispone por debajo o por encima de la capa 4, mientras que en las células estrelladas se encuentra su mayor densidad alrededor de la capa 4. Por lo que la capa 4 es la más grande, y es a ella a donde llegan la mayoría de las proyecciones provenientes del núcleo geniculado lateral.

Algunas células piramidales de las capas 5 y 6 mandan sus proyecciones a lo largo de toda la corteza. En la región de la corteza la información fluye sobre todo de manera vertical dentro de una región dada.

Las células de las capas 2 y 3 proyectan a áreas corticales distintas a la visual y la 5 y 6 a regiones cerebrales como los núcleos del mesencéfalo, núcleo geniculado lateral y otras áreas visuales de la corteza. Todo esto sugiere que los mensajes visuales se procesan en paralelo y no únicamente en serie. (Resumen 922 – 923)

Corteza Visual primaria V1: 6 Capas

La capa 1 la más externa: Llegan terminaciones dendríticas y axonales de las capas mas internas
Capas 2 y 3: Las mas difíciles de distinguir. Proyectan a áreas distintas a la visual
Capa 4: 3 Subcapas: 4A, 4B y 4C
Entrada del núcleo geniculado lateral a 4C
Capas magnocelulares: 4C parte superior
Capas parvocelulares: 4C parte inferior
Tipos de células por su morfología:

1. Piramidales: proyectan sobre regiones corticales y subcorticales. Tienen espinas y son excitables. Mas densidad por encima o debajo e la capa 4
2. Estrelladas: cuyos axones quedan dentro de ka región de la corteza.
   a. Espinosas: tienen muchas dendritas, son células excitatorias. Densidad alrededor de la capa 4.
   b. Lisas: No tienen dendritas. Son células inhibitorias.

Capas 5 y 6: Células piramidales, sus proyecciones por toda la corteza, a regiones cerebrales como núcleos del mesencéfalo, núcleo geniculado lateral y otras áreas visuales.
Los mensajes visuales se procesan en serie y en paralelo

Procesamiento de la Información Visual en el Sistema Nervioso

Desde el punto de vista de la organización del procesamiento de la información, el sistema visual tiene, al igual que otros sistemas sensoriales, dos importantes propiedades: la de convergencia y la de divergencia.

El proceso de convergencia no es homogéneo en toda la retina: la parte central proporciona una mayor agudeza visual que las partes periféricas y por ello hay un menor grado de convergencia en la parte central de la retina. Es en

la fóvea donde la agudeza visual es máxima, y es donde incluso se produce un cierto grado de divergencia. Por cada fotorreceptor de la fóvea hay al menos dos células nerviosas ganglionares cuyos axones forman parte del nervio óptico.

A partir de la retina se produce un proceso de divergencia considerable. El nervio óptico contiene un millón de fibras ópticas, pero se estima que son mil millones de neuronas corticales visuales las que toman parte en el procesamiento de la información visual.

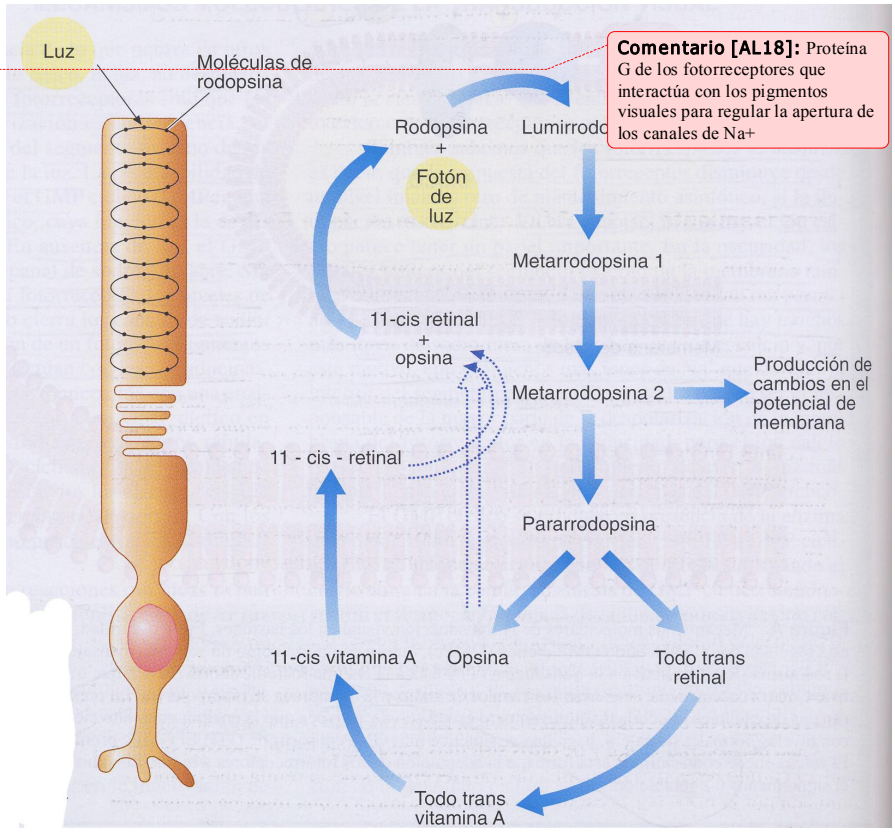
La Transducción en el Sistema Visual

Los bastones son mucho más abundantes que los conos, tienen segmentos externos más grandes que los de los conos, lo que posibilita el estudio de la transducción. Los mecanismos de transducción son muy similares en ambos fotorreceptores.

La Transducción Visual en los Bastones

El pigmento visual de los bastones es la **rodopsina**. Este fotopigmento se almacena en los discos de las membranas del segmento externo de los bastones. Esta molécula se inserta dentro de los discos membranosos, pero también se extiende hacia fuera de ellos donde, posiblemente interactúa con unas proteínas G de los bastones llamadas **transducinas** (Cuadro 22.1) La activación de la rodospina produce cambios conformacionales en su molécula que le permiten interaccionar con las transducinas y producir una cascada de reacciones que ponen en funcionamiento mecanismos de segundos mensajeros para iniciar la transmisión de la información visual al resto del encéfalo. (Fig. 22.11) La **metarrodopsina 2** es la molécula que activa a las transducinas e inicia la serie de reacciones que genera cambios en el potencial de membrana de los bastones, los cuales liberan glutamato sobre las células bipolares y ello conduce a la producción de potenciales de acción en las células ganglinares que son transmitidos a través del nervio óptico a otros centros nerviosos. Desde el punto de vista de su estructura química, la rodospina y los pigmentos visuales de los conos están formados por un **aldehido de la vitamina A** unido a una proteína llamada **opsina**. Al aldehido de la vitamina A se le llama también

Comentario [AL17]: Pigmento visual de los bastones. rombencéfalo embrionario.



Comentario [AL18]: Proteína G de los fotorreceptores que interactúa con los pigmentos visuales para regular la apertura de los canales de Na+

retinal. El retinal puede tener varios isómeros, estos son la misma molécula pero con una diferente organización en el espacio. Lo que hace la luz cuando interactúa con la molécula de rodospina es producir isomeros de retinal; la incidencia de la luz sobre la molécula de rodospina produce al final una molécula de opsina y otra de todo-trans retinal. Esta última molécula se transforma en otras hasta obtenerse **11 –cis retinal**, que en presencia de opsina, formará de nuevo la rodopsina.

Comentario [AL19]: Proteína constituyente de los pigmentos visuales.

La Transducción Visual en los Conos

La iluminación prolongada de los bastones provoca hiperpolarizaciones adicionales en los bastones. La respuesta de luz continuada satura la respuesta de los bastones, por ello la visión con luz diurna depende totalmente de los conos. La retina humana tiene 3 tipos de conos, cada uno de ellos conteniendo un solo pigmento visual diferente. La absorción de uno de los pigmentos es máxima en la región azul del espectro, la del otro, en rango verde del espectro y la de un tercero, en la zona roja del espectro. La composición química de los pigmentos visuales de los conos es idéndtica a la del pigmento rodopsina en los bastones. Los pigmentos de cados están formados también por diversas proteínas opsinas unidas a la molécula 11 –cis retinal. Las diferencias entre la rodopsina y los pigmentos de los conos se basan sólo en las proteínas que constituyen las opsinas. Cada gen codifica una opsina distinta.

Cuando la luz incide sobre los pigmentos visuales del color se producen una serie de reacciones intermedias que dan lugar a la formación de todo trans –retinal y la liberación de las opsinas. Una molécula similar a la metarropsina 2 es la que activa las transducinas de los conos. Tras la activación de las transducinas, se producen cambios en los potenciales de membrana de los conos que liberan glutamato sobre las células bipolares de la retina lo cual, da lugar a la generación de potenciales de acción.

Procesamiento de en las Células Bipolares de la Retina

En la oscuridad los fotorreceptores se despolarizan y en ella se liberan grandes cantidades de glutamato desde el botón terminal de los fotorreceptores.

En la luz los fotorreceptores se hiperpolarizan, y ello hace que se liberen menos cantidades de glutamato desde el terminal de los fotorreceptores.

En las células que sinaptan con los fotorreceptores, células bipolares y horizontales, la mayor o menor presencia de luz es determinante para que se produzcan cambios en el potencial de membrana.

Las células bipolares se encargan de conectar directamente los fotorreceptores con las células ganglionares. Las células horizontales, se encargan de modificar la transmisión de las células bipolares próximas, debido a su propiedad de transmitir información lateralmente a lo ancho de la capa plexiforme externa.

El número de fotorreceptores que inciden sobre una célula bipolar es diferente dependiendo del tipo de fotorreceptor que sea y de la zona de la

retina. En el caso de los conos, son muy pocos los que conectan con una célula bipolar. El **campo receptivo** en el sistema visual es el área de fotorreceptores de la retina que cuando es estimulada por la luz o la oscuridad hace que cambio el potencial de membrana de una célula bipolar. (Fig. 22.12)

En respuesta a la liberación de glutamato desde los receptores se distinguen dos tipos de células bipolares: células con campo receptivo de **centro On** y con campo receptivo de **centro Off**. Las células Bipolares de Centro On responden al glutamato hiperpolarizándose, en la oscuridad, grandes cantidades de glutamato hacen que las neuronas bipolares de centro On se hiperpolaricen (inhiban). Ante la presencia de luz se produce una menor liberación de glutamato como consecuencia de hiperpolarización del fotorreceptor; esta menor liberación de glutamato despolariza la célula de centro On, y los efectos de esta despolarización son transmitidos a la célula ganglionar con la que sinapta.

El comportamiento de las células bipolares de centro Off es justamente el contrario; ya que responden al glutamato despolarizándose, en la oscuridad, las grandes cantidades de glutamato hacen que las neuronas bipolares de centro Off se despolaricen (exciten). Sin embargo ante la presencia de luz se hiperpolarizan, y los efectos de esta hiperpolarización (menor glutamato) son también transmitidos a las células ganglionares correspondientes. (Fig. 22.13). En las respuestas de las células bipolares en ausencia y presencia de la luz también participan las células horizontales y distintos subtipos de receptores de glutamato en las dos células bipolares (Cuadro 22.2). En el caso de las células horizontales se cree que en ausencia de luz estas células están inhibiendo a las bipolares de Centro On mediante la liberación de glicina. En la presencia de la luz, la menor liberación de glutamato es "intepretada" como una inhibición, de modo que la inhibición de la actividad inhibidora de la célula horizontal resulta al final en una despolarización de la célula bipolar de centro On en presencia de luz.

Las respuestas a la iluminación de las células bipolares muestran una organización centro – periferia antagónica en su campo receptivo (Fig. 22.12 y 22.13). En virtud de este antagonismo, la respuesta de la célula bipolar cuando la luz incide sobre el centro de su campo receptivo es la contraria de la respuesta de esa misma célula cuando la luz incide sobre la periferia: si el cambio en el potencial de membrana cuando se ilumina el centro del campo receptivo es una despolarización, será una hiperpolarización cuando se ilumine la periferia del campo receptivo. A las despolarizaciones de una célula bipolar cuando la luz incide en el centro de su campo receptivo se les llama Respuestas On. Del mismo modo, si se apaga la luz en el centro del campo receptivo de una célula de centro Off se producen despolarizaciones de la célula y la iluminación de la periferia con esa sombra producirá hiperpolarizaciones. A las despolarizaciones de las células bipolares cuando hay ausencia de luz en el centro de su campo receptivo se les llama también Respuestas Off.

Comentario [AL20]: El área de una superficie receptora cuya estimulación afecta a la actividad fisiológica de una neurona, bien sea una neurona sensorial, una interneurona o, incluso, una neurona ubicada en alguna zona de proyección sensorial. Por ejemplo, las neuronas ganglionares de la retina (neuronas sensoriales) se ven afectadas por estímulos luminosos que inciden sobre áreas receptoras (ocupadas por fotorreceptores) más o menos concéntricas de la retina. A veces la estimulación de la zona periférica de esa área receptora provoca un aumento en la tasa de disparo, y la estimulación del centro hace que se reduzca la tasa de disparo, mientras que en otros casos el efecto es justo al contrario.

Comentario [AL21]: Centro On: Célula bipolar, ganglionar o del núcleo geniculado lateral en las que la presencia de luz en el centro de su campo receptivo, con ausencia de la luz en la periferia de su campo receptivo, despolariza sus membranas (en el caso de las ganglionares y del núcleo geniculado lateral, las despolarizaciones se registran como respuestas vigorosas).

Comentario [AL22]: Centro Off: Célula bipolar, ganglionar o del núcleo geniculado lateral en las que la ausencia de luz en el centro de su campo receptivo, con presencia de la luz en la periferia de su campo receptivo, despolariza sus membranas (en el caso de las células ganglionares y del núcleo geniculado lateral, las despolarizaciones se registran como respuestas vigorosas).

Los terminales de los fotorreceptores pueden hacer contactos sinápticos simultáneamente con células bipolares de Centro On y de Centro Off, estableciendo así dos modos de análisis de la información visual que luego se mantiene y se completa en áreas superiores de procesamiento. El antagonismo centro – periferia se establece desde el principio en la retina y se mantiene en centros superiores de análisis de la señal visual. Este antagonismo parece ser resultado de interacciones entre los fotorreceptores, las células bipolares y las horizontales. (Cuadro 22.2)

Procesamiento en las Células Ganglionares y Amacrinas de la Retina

Las despolarizaciones e hiperpolarizaciones de las células bipolares de centro On y centro Off liberan más o menos glutamato sobre las correspondientes células ganglionares y amacrinas en la capa plesiforme interna. La acción del glutamato se traduce en la producción de potenciales de acción en las células ganglionares (Cuadro 22.3)

Las células ganglionares están en la parte más interna de la retina (Fig. 22.4) que es bastante accesible para la implantación de electrodos de registro. Dichos registros indican que la frecuencia de descarga de esas células se modifica cuando se iluminan áreas particulares de la retina. Estas regiones de la retina son los campos receptivos de las células ganglionares.

El área de la retina estimulada por la luz es relativamente grande, por lo que probablemente muchos fotorreceptores participan en la respuesta de una única célula ganglionar. Los campos receptivos de las células ganglionares se solapan, aunque no completamente; cualquier región de la retina esta cubierta por muchas y diferentes células ganglionares.

Existen células ganglionares denominadas **células sensibles al contraste** y son aquellas que sus campos receptivos son capaces de procesar información visual que tiene una posición concreta en el espacio, y pueden subdividirse en células con campo receptivo centro off y centro on (igual que en las bipolares); las células sensibles al contraste tienen sus campos receptivos organizados en dos regiones concéntricas consecutivas que funcionan de forma opuesta la una a la otra (Fig. 22.14). Cuando se ilumina la zona central del campo receptivo de una célula de centro on (Fig. 22.14A) con un punto de luz fijo, la célula dispara de forma constante y repetida durante todo el tiempo que dura la iluminación. Si se ilumina una parte de la zona concéntrica periférica al centro de la célula centro On (Fig. 22.14B) o toda la zona periférica con un anillo de luz (Fig. 22.14C) el numero de disparos disminuye. Si tanto el centro como la zona concéntrica periférica se iluminan simultáneamente, la respuesta celular es débil y más bien propia de un promedio de respuestas entre el centro y la periferia (Fig. 22.14D). Estas células responden de una forma vigorosa cuando la iluminación se realiza sobre una parte concreta del campo receptivo. Responden con claridad a un efecto de distribución de la luz en el espacio. Además, tanto el centro como la periferia se comportan de forma antagónica, este tipo de células responden aún mejor cuando existe un máximo contraste

entre el centro y la periferia, como cuando por ejemplo hay un punto de luz que ilumina el centro y alrededor hay oscuridad.

Las respuestas de las células de campo receptivo de centro Off son lo contrario (Fig. 22.14), la iluminación del centro inhibe la actividad de la célula (Fig. 22.14E), mientras que la iluminación de la periferia aumenta su descarga (Fig. 22.14F). Este tipo de células también responden de forma considerablemente mejor si existe un contraste de iluminación entre la periferia y el centro de la célula.

Hay otras células ganglionares que son sensibles al movimiento del objeto visual como las células denominadas **On – Off o células sensibles a la dirección o al movimiento**, estas células pueden responder de forma significativa a un punto de luz que se mueve en una dirección concreta, pero no responden o se inhiben ante el movimiento del mismo punto de luz en la dirección contraria. Las respuestas de estas células no dependen de la localización del punto de luz que estimula el campo receptivo. Estas células responden de forma similar tanto a un punto oscuro que se mueve en un fondo muy iluminado, como a un punto brillante que se mueve dentro de un campo oscuro. Estas células se activan sobre todo por cambios en la iluminación, y por ello se considera que responden mejor a características temporales de los estímulos.

Otras células ganglionares tienen sensibilidades diferentes para el color, son las **células oponentes al color**, en estas células la respuesta de los conos que mandan información a la región central del su campo receptivo es diferente de la respuesta de los conos que envían información a la región periférica de su campo receptivo. Los colores que normalmente se oponen son rojo – verde y azul – amarillo.

Comentario [AL23]: Célula ganglionar en la que el centro de su campo receptivo responde a la longitud de onda de un color mientras que su periferia inhibe la respuesta a ese color.

La función de los campos receptivos de las células ganglionares: *Informar al SNC de la distribución de la luz en la retina*, en lo que hace referencia a discontinuidades en la iluminación de los campos receptivos. Es decir, lo importante son las diferencias que se establecen en la iluminación de sus campos receptivos. Ej.: Las células ganglionares de centro On – Off, responden bien a la iluminación en el centro o en la periferia, pero de forma débil cuando la iluminación es difusa. *Tener un antagonismo centro – periferia permite reconocer objetos independientemente de la iluminación que los rodea*. Gracias a estas células, nuestro sistema visual puede *comparar intensidades de luz sin depender de la iluminación global*.

La función de las células amacrinas es similar a la de las células horizontales: *Modular la transmisión de la información visual a las células ganglionares*. Sin embargo algunas de ellas, son capaces de generar potenciales de acción; Se ha comprobado que responden intensamente tanto a los incrementos como a las disminuciones de la iluminación y a estímulos visuales en movimiento; Este tipo de neuronas son capaces *de codificar cambios en el tiempo y en la posición de las imágenes*.

Si se considera en conjunto la función de todas las células de la retina en el proceso de análisis de la información visual pueden realizar al menos dos fases de procesamiento (Cuadros 22.2 y 22.3): uno, en la capa plexiforme externa y otro, en la capa plexiforme interna. Las células de la capa plexiforme externa se ocuparían de aspectos relacionados con la posición de los estímulos visuales en el campo receptivo, mientras que las de la capa plexiforme interna se encargarían de aspectos relacionados con cambios en el tiempo de la señal luminosa.

Procesamiento en el Núcleo geniculado Lateral

Una vez que la información sale de la retina pasa al núcleo geniculado lateral del tálamo. Las neuronas de este núcleo tienen campos receptivos organizados de una forma muy similar a los de las células bipolares y ganglionares. Los campos receptivos de las neuronas del núcleo geniculado lateral están organizados concéntricamente y tienen células centro On y centro Off. Desde la retina, la información que llega al núcleo geniculado lateral proviene de las diferentes clases de células ganglionares, las cuales proyectan bien a las capas de las células magnocelulares o bien a las de las parvocelulares, dependiendo del aspecto de la información estimular que se transmita. (Las magnocelulares reciben señales desde las células ganglionares que detectan cambios temporales en el movimiento de los estímulos; las parvocelulares reciben entradas de células ganglionares que codifican información visual relacionada con la posición de los estímulos en el campo receptivo).

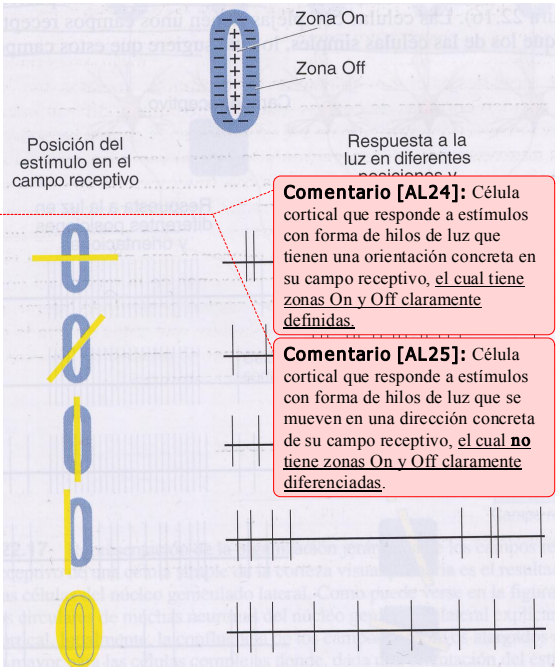
Las neuronas del núcleo geniculado lateral también reciben entradas desde la formación reticular (relacionada con las funciones de atención y vigilia) y una gran cantidad de entradas desde la corteza visual. Todas estas entradas se reciben por interneuronas del núcleo geniculado lateral que tienen una función inhibidora sobre las neuronas que proyectan a la corteza visual. Estas interneuronas también reciben axones de la retina, así como axones colaterales de las propias neuronas del núcleo geniculado lateral.

Procesamiento en la Corteza Visual

En la corteza visual se distinguen dos tipos de células, **células simples** y **células complejas**, los campos receptivos de las células de la corteza tienen una organización muy jerarquizada. (Lo que se conoce se debe a David Hubel y Torsen Wiesel)

Células Simples de la Corteza Visual

Cuando se proyecta sobre la retina un estímulo fijo de luz, las células simples se activan y sus campos receptivos muestran unas zonas que disparan (excitadoras) y otras que no disparan (inhibidoras) más alargadas que las de otras células que procesan información visual (como bipolares,



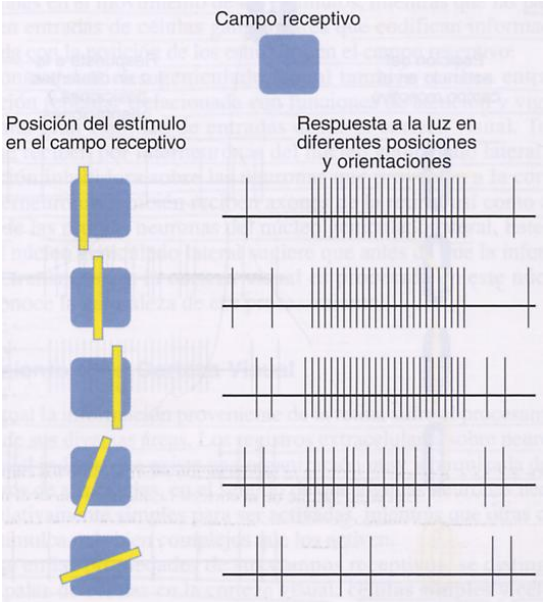
Comentario [AL24]: Célula cortical que responde a estímulos con forma de hilos de luz que tienen una orientación concreta en su campo receptivo, el cual tiene zonas On y Off claramente definidas.

Comentario [AL25]: Célula cortical que responde a estímulos con forma de hilos de luz que se mueven en una dirección concreta de su campo receptivo, el cual **no** tiene zonas On y Off claramente diferenciadas.

ganglionares y las del núcleo geniculado lateral). La organización de estos campos receptivos implica que los estímulos que son óptimos para la activación de las células simples son del tipo de barras alargadas (Fig. 22.15) En muchas células simples la zona central alargada, ya sea excitadora o inhibidora, está rodeada por una zona simétrica que proporciona una respuesta opuesta; las células corticales simples mantienen el antagonismo Centro – Periferia. Como el campo receptivo es alargado, es importante que el estímulo visual tenga una orientación adecuada para que la activación celular sea máxima. Si la orientación cambia, el disparo celular disminuye poco a poco. Cada célula simple tiene una orientación característica de su campo receptivo y todas las orientaciones posibles del estímulo visual están presentes en el conjunto global de la población de células simples. No todas las células simples tienen una zona central definida como excitadora y una periferia como inhibidora. Hay células simples que tienen la zona excitadora ocupando la mayor parte del campo receptivo y sólo en un pequeño lateral esta la zona inhibidora. Hay otras células simples que tienen la zona excitadora ocupando exactamente la mitad del campo receptivo y la zona inhibidora la otra mitad. Se cree que los campos receptivos de éstas células son producto de una ordenación espacial determinada de los campos receptivos de neuronas del núcleo geniculado lateral (Fig. 22.17)

Células Complejas de la Corteza Visual

Son el paso siguiente en el procesamiento de la información visual. Existen diferentes tipos de células complejas en la corteza visual que están jerárquicamente organizadas. Las células complejas son las más abundantes en la corteza visual y se localizan en el área V1 y en la V2 y en otras áreas de la corteza visual, las células simples en su mayoría están en el área V1 de la corteza visual. Las células complejas no se pueden activar mediante la estimulación de estímulos fijos de luz que se proyectan a la retina, ni tienen tampoco campos receptivos organizados en áreas excitadoras o inhibidoras. Se activan mediante el movimiento brusco de un hilo de luz alargado o una barra iluminada que recorre su campo receptivo. Ej.: si se enciende o se apaga esa barra de luz sólo se producen respuestas débiles o transitorias. Para poder generar una descarga mantenida en este tipo de células se necesita de un movimiento de la barra desde una orientación y una posición original (Fig. 22.16) Las células complejas tienen unos campos receptivos más grandes que los de las células simples, lo cual sugiere que éstos son resultado de entradas provenientes de células simples, que están espacialmente organizadas de una forma característica. (Fig. 22.17)



Propiedades de las células complejas:

Selectividad de la dirección, disparar selectivamente en función de la luz estimular. Esto es, las células complejas pueden responder de forma intensa

Comentario [AL26]: En el sistema visual, propiedad que presentan ciertas células corticales por la que responden solamente si los estímulos se mueven en una dirección determinada.

ante movimientos del estímulo luminoso en una dirección y no responder en absoluto en la otra dirección.

Finalización del campo receptivo por la que la mayoría de las células corticales responden mucho mejor ante un estímulo que es tan grande como el campo receptivo de la célula. Ej.: Responderá peor cuando la barra luminosa sea más corta que el propio campo receptivo. Estas células son capaces de mostrar sumación en sus respuestas; esto es cuanto mas larga sea la barra iluminadora más intensa será la respuesta. Aumentando la luz estimular a partir de un punto, la respuesta de la célula aumenta, pero a partir de otro punto, la respuesta de la célula disminuye. Es decir, aquellos estímulos que quedan confinados en sus campos receptivos son los que producen respuestas más intensas. Esta propiedad también la pueden tener las células simples, aunque es más característica en las complejas de la V2.

Comentario [AL27]: En el sistema visual, propiedad de ciertas células corticales por la que responden vigorosamente a aquellos estímulos cuyo tamaño se ajusta perfectamente a su campo receptivo.

Interacción Binocular y Percepción de la Profundidad

En la corteza visual de los mamíferos, la mayoría de las neuronas son binoculares; y tienen la propiedad de **dominancia ocular**, lo que significa que la mayoría de las neuronas corticales, simples o complejas, reciben más entradas de un ojo que desde el otro.

Aunque haya una interacción binocular en las células de la corteza, éstas deben ser estimuladas del mismo modo, sean células simples o complejas, ya que son necesarios los mismos parámetros para activarlas en grado máximo, independientemente del ojo que se ha estimulado. Dicho de otro modo, los campos receptivos de los dos ojos están aproximadamente en la misma posición en el campo visual y se precisa la misma orientación del estímulo y la misma dirección del movimiento en ambos ojos para que la activación de las células corticales pueda producirse.

Aunque el estímulo no este perfectamente alineado la mayoría de las neuronas corticales responden bien, pero algunas células complejas necesitan para activarse que el objeto este totalmente alineado cuando se presenta simultáneamente a los dos ojos. Se cree que este tipo de células al requerir un alineamiento exacto del objeto participan en la percepción de la profundidad.

Debido a que los dos ojos están ligeramente separados, las imágenes que vemos inciden sobre partes ligeramente diferentes en los campos receptivos de los ojos. Esta diferencia detectada por los ojos se debe a las **células moduladoras de la disparidad.** Se cree que estas también son importantes en la percepción de la profundidad. Son más abundantes en el área V2 de la corteza visual.

Columnas de Dominancia Ocular de la Corteza Visual Primaria

Dentro de la corteza, las células con dominancia ocular no se distribuyen al azar. Las neuronas con preferencia ocular se organizan en **columnas de dominancia ocular**, de 1mm de anchura. Las columnas de dominancia ocular de cada ojo se alternan en la corteza, aparecen de forma regular las preferencias de un ojo y del otro de forma alternada, (patrón constante). Las

Comentario [AL28]: Conjunto de células corticales simples y complejas que responden mejor a las entradas de información visual provenientes de uno de los ojos y que se distribuyen perpendicular y verticalmente a través de las seis capas de la corteza visual primaria.

columnas, a su vez, se disponen en tiras, a lo ancho de la corteza, aunque son entidades independientes (complejas en su distribución).

Columnas de Orientación en la Corteza Visual Primaria

Otra propiedad que comparten las células simples y las células complejas es su preferencia por una orientación determinada de los estímulos en su campo receptivo. Existe una organización columnar para la preferencia por la orientación de los estímulos, son las **columnas de orientación**, cuyo patrón de distribución es mas complejo que el de las columnas de dominancia, también están dispuestas en tiras.

Comentario [AL29]: Conjunto de células corticales simples y complejas que responden mejor a una orientación dada de los estímulos visuales de su campo receptivo y que se distribuyen perpendicular y verticalmente a través de las seis capas de la corteza visual primaria.

Dentro de cada columna de orientación las células simples y complejas tienen la misma preferencia por la orientación de los estímulos en un ángulo determinado. Si aplicamos un electrodo de registro en la columna de orientación adyacente a una dada, puede comprobarse que las células responden ordenadamente a los ángulos de rotación de 180 grados y que ello se completa en un área de la corteza de 1mm de anchura. Hubel y Wiesel denominaron **hipercolumna** al conjunto de columnas de orientación que cubren todos los ángulos posibles de orientación de un estímulo dado. (Fig. 22.18)

Comentario [AL30]: Agrupación formada por una columna de orientación, otra de dominancia ocular y varias estacas que se distribuye perpendicular y verticalmente a través de las seis capas de la corteza visual primaria.

Procesamiento del Color

En determinadas zonas del área V1 se pudo identificar una serie de agrupaciones de ciertas neuronas corticales que respondían a la estimulación del color; son las **estacas o manchas**. Se disponen exactamente alineadas con las columnas de dominancia ocular a través de todas las capas de la corteza. (Fig. 22.18)

Comentario [AL31]: En el sistema visual, conjunto de células corticales caracterizadas por tener altos niveles de la enzima citocromooxidasa. Se encargan de procesar la visión en color y se distribuyen perpendicular y verticalmente a través de las seis capas de la corteza visual primaria. Son constituyentes de las hipercolumnas.

Muchas de las células de las estacas son oponentes al color y la mayoría son distintas de las células oponentes al color de la retina y del núcleo geniculado lateral. Las células de las estacas son **células doblemente oponentes al color**, éstas no responden a la luz blanca como las células oponentes al color de la retina y el núcleo geniculado lateral. El tipo más abundante de célula doble oponente al color tiene un campo receptivo central, que se excita por la luz roja y se inhibe por la luz verde, y una periferia alrededor del campo receptivo, que se inhibe por la luz roja y se activa por la luz verde, también hay otras combinaciones azul – amarillo que activan e inhiben estas células.

Módulos Corticales Visuales

Se les llama **módulos corticales** a los bloques de la corteza que contienen todos los elementos neurales necesarios para el procesamiento de la información visual procedente de la retina; estos bloques se forman por la disposición en ángulos existente entre las columnas de dominancia ocular y las de orientación. (Fig. 22.18).

Comentario [AL32]: Unidad mínima de la corteza necesaria y suficiente para el procesamiento de la información visual.

Las células corticales que constituyen los módulos corticales procesarían información proveniente de campos receptivos adyacentes de la retina que se complementan, de modo que formarían una agregación del campo receptivo que sería compartido por todas las neuronas del módulo. Este campo receptivo agregado procesaría información procedente de la misma región de la retina. Todos los estímulos como forma, orientación, color, binocularidad,

profundidad, etc. recibidos en una zona particular de la retina serían procesados en un módulo concreto. En otro módulo contiguo, otra zona de la retina, sin que haya solapamiento de esos campos receptivos agregados. Cada módulo es igual a otro en la organización de su estructura celular, aferencias y eferencias, y modo de análisis de la información que reciben. (Resumen Pág. 943)

La Percepción Visual

La percepción visual es una actividad integradora y creativa, aunque se desconoce como se realiza esta actividad. Si consideramos en conjunto el fenómeno del procesamiento de la información visual podemos resaltar los siguientes aspectos:

1. A medida que la información visual va llegando a centros superiores de procesamiento, la imagen es dividida en una serie de componentes que son codificados por células individuales. Cada neurona responde sólo a una porción de la información visual. Así por ejemplo, cuando analizamos las características de las células que procesan información visual observamos que en cada nivel son precisos estímulos más específicos y elaborados para que las neuronas sean adecuadamente activadas. En la retina y en el núcleo geniculado lateral las neuronas pueden responder de forma vigorosa ante ciertas posiciones de puntos y anillos luminosos. En la corteza visual sin embargo, las células simples requieren de orientaciones adecuadas de los estímulos luminosos y las células complejas necesitan no sólo de una orientación precisa, sino también de movimientos de la luz en una dirección concreta para que se disparen con frecuencias apreciables.
2. Tanto las células como las vías nerviosas que participan en la transmisión de la información procesan *separadamente* algún aspecto del mensaje visual. La segregación de los diversos aspectos de la imagen visual se mantiene igualmente en el núcleo geniculado lateral y en la corteza visual primaria. A partir de las áreas visuales corticales V1 y V2, los componentes de la imagen visual son más específicos, como el color, el movimiento, la forma, y la profundidad, se analizan también en áreas corticales separadas. Se ha comprobado que prosigue en otras áreas corticales el proceso de análisis de la imagen visual que se inicia en el área V1. Hay muchas distintas áreas de análisis de los diversos aspectos de la información visual.
3. El sistema visual no está diseñado para realizar valoraciones absolutas, sino más bien para hacer *comparaciones*. Esta característica se recoge desde el principio por la retina, lo cual refleja la organización de los campos receptivos en neuronas ganglionares y bipolares. Es *la intensidad relativa de la luz* viniendo del objeto en relación con el ambiente estimular que lo rodea lo que permite la percepción de ese objeto.

Igualmente, el color que nosotros percibimos de un objeto depende mucho de los colores que lo rodean. Esta forma de analizar el mundo visual en la retina, haciendo comparaciones, también se mantiene en todo el sistema visual.

4. El movimiento de los estímulos es de gran importancia para el procesamiento de la información visual en la corteza. Aunque la mayoría de las células simples se activan por hijos fijos de luz, se ha comprobado que si las imágenes fueran perfectamente fijas al cabo de poco tiempo no se percibirían. Para poder ver los objetos necesitamos mover la imagen o los ojos periódicamente en la retina. Eso nos ayuda a focalizar las imágenes sobre la fóvea. Los movimientos rápidos de los ojos se denominan sacádicos y pueden ser grandes y pequeños. Los movimientos sacádicos grandes nos permiten tener una idea general del objeto que estamos observando, mientras que los movimientos sacádicos pequeños o microsácadicos hacen que la imagen se mueva sobre la retina.
5. En la percepción visual la función de atención es importante. Gracias a una atención selectiva extraemos y seleccionamos parte de la información de nuestro mundo estimular. La participación de los lóbulos parietal y temporal es decisiva en el análisis final de la información visual. (Resumen 946)