

03068  
4 seg.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES  
UNIDAD ACADÉMICA DE CICLOS PROFESIONALES Y DE POSGRADO  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS

UN MODELO DE LA CONSTRUCCION DE CAMPOS  
RECEPTIVOS CORTICALES DE LA VIA PARVOCELULAR VISUAL  
BASADO EN PROPIEDADES ELECTROFISIOLÓGICAS

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS  
FISIOLÓGICAS

P R E S E N T A :

L I M E I                      Z H A N G

MEXICO, D. F.,

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

OCTUBRE, 1988



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## INDICE

RESUMEN	0
INTRODUCCION	1
Fundamentos neurofisiológicos	3
Fundamentos psicofísicos	15
MODELO	19
El general	19
Modelos matemáticos	22
Nuestro modelo	23
RESULTADOS	27
DISCUSION Y CONCLUSIONES	33
REFERENCIAS	36
APENDICE I	40
APENDICE II	43

## RESUMEN

El tema de esta tesis se ubica dentro de la investigación sobre el funcionamiento del sistema visual del primate restringiéndose a las etapas iniciales del procesamiento visual que abarcan la retina, el núcleo geniculado lateral (NGL) y la corteza visual primaria. El objetivo específico de este trabajo es proponer y analizar un modelo sobre la construcción del campo receptivo de una neurona cortical visual a partir de la convergencia de un número de señales de neuronas de NGL. El punto de partida es un modelo general que ha descrito adecuadamente las propiedades espaciales, temporales y cromáticas de las neuronas parvo del NGL y que ha hecho predicciones novedosas sobre estas neuronas. Se propone que, sobre una neurona cortical parvo, converge  $n \times m$  señales de neuronas del NGL las cuales tienen campos receptivos ordenados con cierta geometría y conjuntamente describen el campo receptivo de la neurona cortical en la cual convergen. La misma construcción resulta aplicable a neuronas corticales codificadoras de luminancia y a neuronas corticales codificadoras de color.

El modelo se compara con resultados experimentales publicados en la literatura y también con el modelo alternativo propuesto por Martelja (1980) y Daugman (1985), principalmente, que está basado en la función de Gabor.

Los resultados principales se resumen a continuación:

- 1.- Nuestro modelo representa adecuadamente las propiedades espaciales de las neuronas corticales parvo simple con la ventaja sobre el modelo de la función de Gabor de construir esta representación a partir de las neuronas parvo del NGL.
- 2.- El modelo explica adecuadamente la configuración espacial de las neuronas corticales codificadoras del color incluyendo sus propiedades espectrales de doble oposición cromática.
- 3.- El modelo es suficientemente flexible para representar los campos receptivos de las neuronas corticales simples tanto acromáticas como cromáticas localizados en distintas eccentricidades retinales.
- 4.- El modelo predice los tipos de conexiones que deben existir en una neurona cortical tipo parvo. Estas conexiones deben buscarse con técnicas experimentales.
- 5.- El modelo predice, en general, que la resolución espacial de los campos receptivos corticales acromáticos es mejor que la resolución espacial de los campos receptivos cromático.

## INTRODUCCION

### *Generalidades*

Los estudios sobre visión humana son importantes no solamente para las ciencias visuales sino también porque tienen múltiples aplicaciones. El sistema visual es altamente eficiente porque procesa una cantidad inmensa de información sobre el mundo espacio-temporo-espectral plasmado en la imagen óptica sobre la retina, y lo hace en tiempos muy cortos que permiten a otros subsistemas nerviosos tomar decisiones oportunas y ejecutar las acciones pertinentes. Esa gran eficiencia es el resultado de muchos millones de años de evolución biológica que ha producido procesos de información visual cada vez más refinados. El discernir esos procesos además de contribuir al conocimiento, permitirá instrumentarlos artificialmente, e. g. en la visión robótica donde todavía hay muchos problemas técnicos aún sin solución satisfactoria.

Es indudable que la visión humana es la modalidad sensorial que mas ha sido estudiada y se ha hecho con una gran diversidad de enfoques. También es evidente, si se echa un vistazo a la literatura sobre la visión humana, que los enfoques que han producido mayor cantidad de conocimientos han sido el enfoque de psicofísica visual y el enfoque de la neurofisiología. Estos enfoques tienen sus esquemas experimentales bien definidos y son diferentes. También son diferentes los supuestos fundamentales de los cuales parten y por ello también son diferentes los tipo de conocimiento que se obtienen bajo estos enfoques. En el enfoque psicofísico se manipula el estímulo luminoso y se miden respuestas de comportamiento visual de un observador humano frente a ese estímulo. De esta manera se obtienen comparaciones y relaciones entre los cambios efectuados en el estímulo y los cambios observados en las respuestas de comportamiento visual. El objetivo que se persigue y los conocimientos que se obtienen se refieren a las propiedades fundamentales del sistema visual. En el enfoque neurofisiológico, particularmente en el enfoque

electrofisiológico, es común manipular el estímulo luminoso y medir las respuestas eléctricas de una neurona o de un grupo de neuronas a estos estímulos. De manera semejante, se establecen relaciones entre los cambios provocados en el estímulo y los cambios medidos en las respuestas eléctricas de los elementos neuronales. El tipo de conocimiento que se obtiene con el enfoque electrofisiológico se refiere a las propiedades fundamentales de los elementos neuronales que componen el sistema visual. A pesar de la diferencia fundamental en el tipo de conocimiento obtenido con estos dos enfoques, en los últimos años se ha generado una corriente entre los investigadores de ambas áreas que busca relacionar conocimientos sobre comportamiento visual con conocimientos sobre estructuras neuronales visuales. Un enfoque muy productivo para llevar a cabo estas relaciones es el de crear modelos matemáticos tomando como base los conocimientos obtenidos en experimentos psicofísicos y experimentos neurofisiológicos. De esta manera, los modelos matemáticos constituyen explicaciones formales de la fenomenología estudiada con técnicas experimentales en la psicofísica y en la electrofisiología. La abstracción matemática configura de esta manera un puente conceptual que permite enlazar conocimientos que pertenecen a universos de discurso diferentes.

El propósito de este trabajo es proponer y analizar un modelo teórico tomando como base evidencias electrofisiológicas. Este modelo es una estructura matemática que sirve como marco de referencia formal para describir y analizar ciertas propiedades espaciales bajo condiciones fotópicas (condiciones diurnas) de redes neurales que abarcan desde las células ganglionares de la retina hasta las células de la corteza visual primaria. Este modelo es comparado con resultados experimentales para verificar si se representan adecuadamente los procesos fisiológicos que ocurren en estas etapas. Finalmente se utiliza el mismo modelo para explicar fenómenos de percepción visual que se estudian con el enfoque psicofísico.

### Fundamentos Neurofisiológicos

La radiación electromagnética con longitudes de onda entre 400nm y 700nm la percibimos como luz. El proceso visual empieza cuando la luz pasa a través de los componentes meramente ópticos del ojo a la retina en donde la luz es absorbida por las células fotorreceptoras llamadas bastones y conos y se convierte en señales eléctricas (Ver, e. g., Grüsser, 1983).

Los bastones son más sensible a la luz que los conos y responden solamente a niveles de luminancia muy bajos (condiciones escotópicas). Los conos operan en niveles de luminancia relativamente altos (condiciones fotópicas) y se dividen en tres tipos funcionalmente distintos porque contienen diferentes tipos de pigmentos (moléculas luz-absorbentes). Cada tipo de fotorreceptor absorbe la luz con eficiencia variable en diferentes partes del espectro visible. El primer tipo absorbe luz con máxima eficiencia en longitudes de onda cortas (tipo S o conos B), el segundo tipo en longitudes de onda medianas (tipo M o conos G) y el tercer tipo en longitudes de onda largas (tipo L o conos R) (Fig. 1) (Ver, e. g. , Livingstone, 1988). Después de los fotorre-

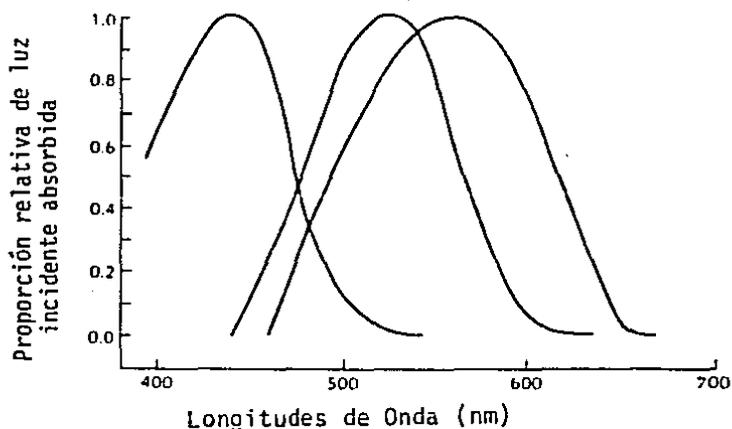


Fig. 1 Espectra de absorción de tres clases de conos encontrados en la retina humano (curvas normalizadas). (Cornsveet, 1970).

ceptores las señales eléctricas se procesan mediante redes neuronales retinales aún poco conocidas en el primate, y en las que intervienen células horizontales, células bipolares, células amacrinas y finalmente células ganglionares cuyos axones (aprox.  $10^6$ ) forman el nervio óptico (Fig. 2). El tipo de señales eléctricas se transforma desde cambios analógicos (cambios despolarizantes o hiperpolarizantes del potencial de membrana de los fotorreceptores en vertebrados) a cambios digitales (cambios del número de descargas o disparos de impulsos por segundo) (Grüsser, 1983). (Fig. 2). En estas redes neuronales existe una convergencia compleja en las células ganglionares y para entenderla ha resultado excepcionalmente adecuado el concepto operacional de campo receptivo de una neurona.

El campo receptivo de una neurona es el área de la retina sobre la cual un estímulo luminoso produce cambios en la respuesta (números de disparos/seg.) de esa neurona, que puede estar ubicada

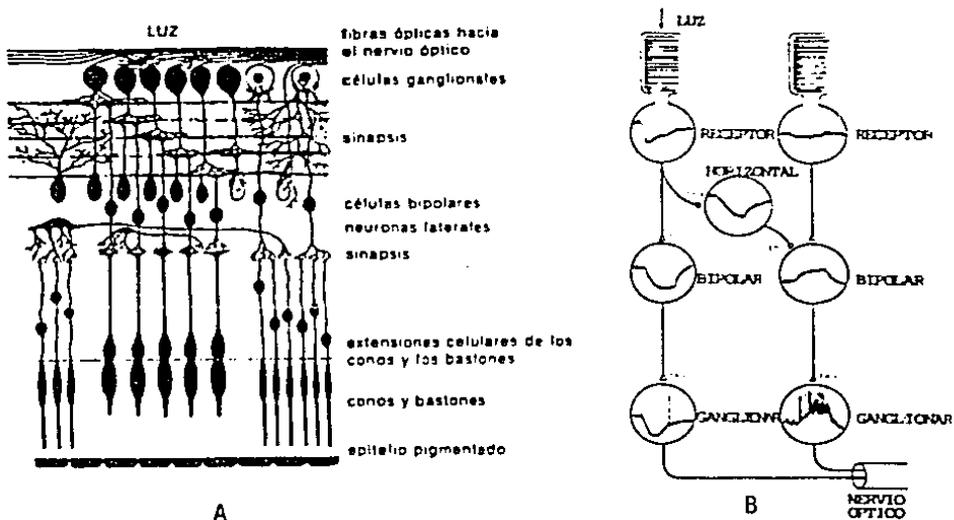


Fig. 2 A: Componentes neuronales de la retina. B: diferentes tipo de señales eléctricas de las neuronas retinales.

en cualquier nivel del sistema visual. Kuffler (1953) dio la primera descripción sistemática de campos receptivos de las células ganglionares en la retina del gato. El hizo registros en el soma ganglionar y concluyó que las células ganglionares que estudió tienen campos receptivos organizados de dos maneras: células con campos receptivos tipo "ON-Centre" que tienen una región central circular tal que, ante un incremento de luminancia produce un aumento en el número de descargas de la neurona, y una región anular que rodea la región central tal que produce una disminución de descargas frente al incremento de luminancia. Las células de tipo "OFF-Centre" tienen la polaridad de sensibilidad del campo receptivo opuesta a la anterior pero ambos tipos tienen propiedades similares. (Fig. 3). Hubel y Wiesel (1960) posteriormente encontró que la mayoría de las fibras del nervio óptico del mono araña tienen esencialmente la misma organización del campo receptivo que la de las células ganglionares del gato, esto es, campos receptivo con simetría circular y regiones antagonicas.

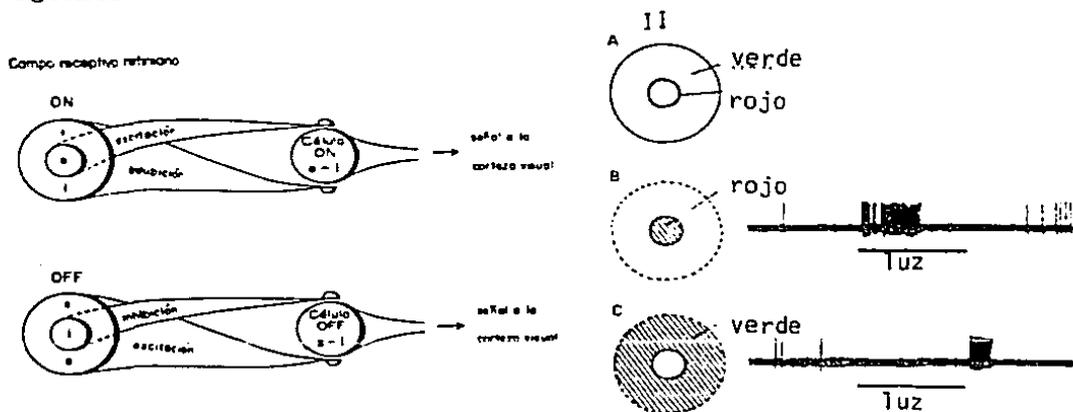


Fig. 3 I. Diagrama de campo receptivo DN-centre y OFF-centre en la retina. e, excitación; i, inhibición. II. Respuesta de una célula circular en la retina a un estímulo monocromático. A. La célula tiene un centro excitatorio y sensible al rojo y un derredor inhibitorio y sensible al verde, se expresa como r-g. B. Una luz roja que estimula al centro produce una respuesta excitatoria "ON". C. Una luz verde que estimula el derredor produce una respuesta inhibitoria "OFF". Existe una descarga "OFF" cuando cesa el estímulo. (La iluminación se indica por la barra debajo de cada registro). (II. es tomada de Kandel, 1980).

Las células ganglionares muestran con claridad una subdivisión mayor en la vía visual: dos tipos de células mezcladas que difieren en tamaño (grandes y pequeñas) y en la forma en que procesan la información que proviene de los conos. Las células grandes (células del sistema magnocelular) no distinguen entre las señales provenientes de distintos tipos de conos y simplemente suman las señales que reciben de ellos. Por otra parte, las células ganglionares pequeñas (células del sistema parvocelular) sí distinguen la información proveniente de distintos tipos de conos y restan las señales que provienen de ellos (Livingstone, 1988).

Se sabe desde hace un siglo que las fibras del nervio óptico proporcionan entradas tanto para núcleos geniculados laterales (NGL) del talamo como para colliculi superiores. El colliculus superior parece ser más importante para los mamíferos inferiores que para los primates y su papel principal probablemente es la orientación hacia blancos de interés. (Livingstone, M. y Hubel, D., 1988). En este trabajo solamente vamos a referirnos a la parte geniculo-cortical del sistema visual que está considerada como la trayectoria directamente relacionada con la percepción visual de forma, color, movimiento, textura y profundidad.

Los NGL del primate son estructuras de 6 capas con dos subdivisiones diferentes: 4 capas dorsales con células pequeñas (parvocelular) y dos capas ventrales con células grandes (magnocelular). Las neuronas ganglionares tanto parvo como magno transmiten sus señales vía nervio óptico y tracto óptico desde la retina al núcleo geniculado lateral a las capas parvocelulares y magnocelulares respectivamente. En este nivel, en el primate no existen convergencias, i. e. una célula ganglionar transmite su señal eléctrica a una célula del NGL y por supuesto, esta última también tiene el mismo tipo de campo receptivo. En el NGL existen interneuronas que ejercen inhibiciones de tipo recurrente. Estas inhibiciones producen una mayor fineza de los campos receptivos. El NGL funciona globalmente como una estación de relevo en la vía visual. (Freund, H.-J., 1973).

Las células del sistema parvocelular tienen las siguientes propiedades importantes: organización centro-derredor oponente, oposición espacial, oposición temporal y oposición espectral (Fig. 4), las cuales originan características funcionales como alta resolución espacial, baja resolución temporal y sensibilidad al color (Lennie, P., 1980) (Ver tabla 1).

Las neuronas parvocelulares son de tamaño menor y axones pequeños, su velocidad de conducción a los centros superiores es lenta comparando con las magnocelulares. Las células parvo predominan en la visión central mientras las de tipo magno predominan en la visión periférica. El sistema parvocelular tiene campos receptivos menores que los del sistema magnocelular y por lo tanto su resolución espacial es mas fina que la del tipo magnocelular (Lennie, P., 1980). Estas propiedades se resumen en la tabla 1.

Hasta el principio de la década de los 70, el concepto dominante de las unidades parvocelulares de retina y NGL era que éstas son codificadoras de información cromática exclusivamente debido a la oposición espectral observada en estas células, mientras que esta oposición está prácticamente ausente en las unidades magnocelulares. Pero, desde la segunda mitad de los 70s, varios científicos de visión presentaron evidencias de que el sistema parvo también funciona para la discriminación de contrastes de luminosidad. (De Valois, et al, 1977, Gouras y Zrener, 1979, ). Gouras y Zrener en 1979 reportaron evidencias de no-oposición cromática en neuronas parvo oponente al color para frecuencias temporales relativamente altas de alternación luminosa cuando la frecuencia de parpadeo de la luz sobre un campo uniforme se incrementa, las células parvo pierden su oposición espectral y suman las señales de conos R y G en lugar de restarlas. La figura 10 presenta otra evidencia de esta ambigüedad.

El punto principal de estos reportes es que las unidades parvocelulares cambian su comportamiento de oposición espectral a aditividad espectral bajo ciertas condiciones espaciotemporales del estímulo. Esto es, la misma célula puede comportar como un

TABLA 1

PROPIEDADES DE LOS SISTEMAS PARVOCELULAR Y MAGNOCELULAR  
A NIVEL DE RETINA Y GENICULADO

**PARVOCELULAR**

**MAGNOCELULAR**

Dominante en la fovea.

(Lennie, 1980)

Dominante en la periferia.

Campos receptivos menores que el sistema magno celular. Los menores están en la fovea.

(Gouras, 1968; de Monasterio y Lennie, 1980)

Campos receptivo mayores que el sistema parvo celular en cualquiera eccentricidad retinal.

(Gouras, 1975; de Monasterio, 1978b;

Organización circular centro-derredor oponente. No se traslapa el centro con el derredor.

(de Monasterio, 1978b; Lennie, 1980)

Organización circular centro-derredor oponente. Si se traslapa el centro con el derredor.

Suma espacial lineal en el centro y el derredor.

(Lennie, 1980; de Monasterio et al, 1976; de Monasterio, 1978a)

Suma espacial no lineal en el centro y el derredor.

Oposición espacial, alta resolución espacial.

(Lennie, 1980; Derrington y Fuchs, 1977a)

Oposición espacial, baja resolución espacial.

Oposición temporal, respuesta sostenida; baja resolución temporal.

(Gouras, 1968; Lennie, 1980)

Oposición temporal, respuesta transitoria; alta resolución temporal.

Oposición espectral. El centro tiene sensibilidad espectral diferente que el derredor.

(Lennie, 1980; de Monasterio, 1978a)

No-oposición espectral. El centro tiene la misma sensibilidad espectral que el derredor.

Células y axones pequeños con velocidad de conducción baja a los centros superiores.

(Lennie, 1980; Boycott y Dowling 1969)

Células y axones grandes con velocidad de conducción alta a los centros superiores.

Proyección a las capas parvocelulares del NGL.

(Lennie, 1980; de Monasterio, 1978a; Schiller, Malpeli, 1977)

Proyección a las capas magno-celulares del NGL.

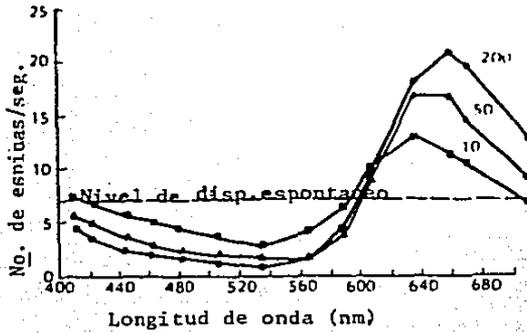
No se proyecta directamente al colliculus superior.

(Lennie, 1980; de Monasterio, 1978a; Schiller y Malpeli 1977)

Mandan conecciones colaterales al colliculus superior.

integrador de diferentes señales de conos y no solamente como un comparador. Por lo tanto, en principio, las unidades parvocelulares color-oponentes podrían también funcionar como codificadoras de cambios de luminancia y de alguna manera involucra en la construcción de la sensación elemental de brillantez y no solamente en la de color. Este fenómeno se llama ambigüedad acromático-cromática de las unidades parvocelulares.

Los axones de las células del NGL constituyen la radiación óptica y llegan predominantemente a la corteza visual I (Área estriada o Área 17 de Brodmann). Las neuronas de la corteza visual I, igual que la mayor parte de la corteza cerebral, están arregladas en 6 capas citoarquitectónicas claramente distinguibles. Estas capas son paralelas a la superficie de la corteza. La principal proyección de las neuronas del NGL es hacia la capa 4 que está subdividida en 4A, 4B, 4C $\alpha$  y 4C $\beta$ . Las neuronas de las capas magnocelulares del NGL se proyectan a la capa 4C $\alpha$ , después se proyectan a la capa 4B y de allá van al área visual II y al área cortical temporal media (MT). Las neuronas parvo del NGL se proyectan a la capa 4C $\beta$  y de allí las conexiones van a las capas 2 y 3 y después al área visual II (Fig 5). En este paso todavía no existe convergencia, i. e., los campos receptivos son cualitativamente iguales que los de NGL. (Livingstone y Hubel, 1988) El significado fisiológico de este paso todavía no se conoce. En esta etapa cortical, la división parvocelular se divide en dos subdivisiones adicionales. La primera evidencia de estas subdivisiones adicionales viene desde 1978 cuando Wong-Riley tiñó el área visual I con oxidasa citocrómica mitocondrial y vieron regiones lúcidas y oscuras alternadas. Las regiones oscuras son redondas o ovaladas en cortes y son paralelas a la superficie. Estas regiones son más prominentes en las capas superiores (capas 2 y 3) pero también son visibles en las capas 5 y 6. Tienen un diámetro de aproximadamente 0.2 mm (Hendrickson, et al. 1981). A estas estructuras se les denominó *blobs* (burbujas) por su forma tridimensional. Los *blobs* solamente se encuentran en la corteza visual primaria de primates y prosimo *Galago*, no se encuentran en



A

B

Fig. 4 Ejemplos de oposición espectral (A) y espacial (B). (Figura tomada de Cornsweet, 1970).

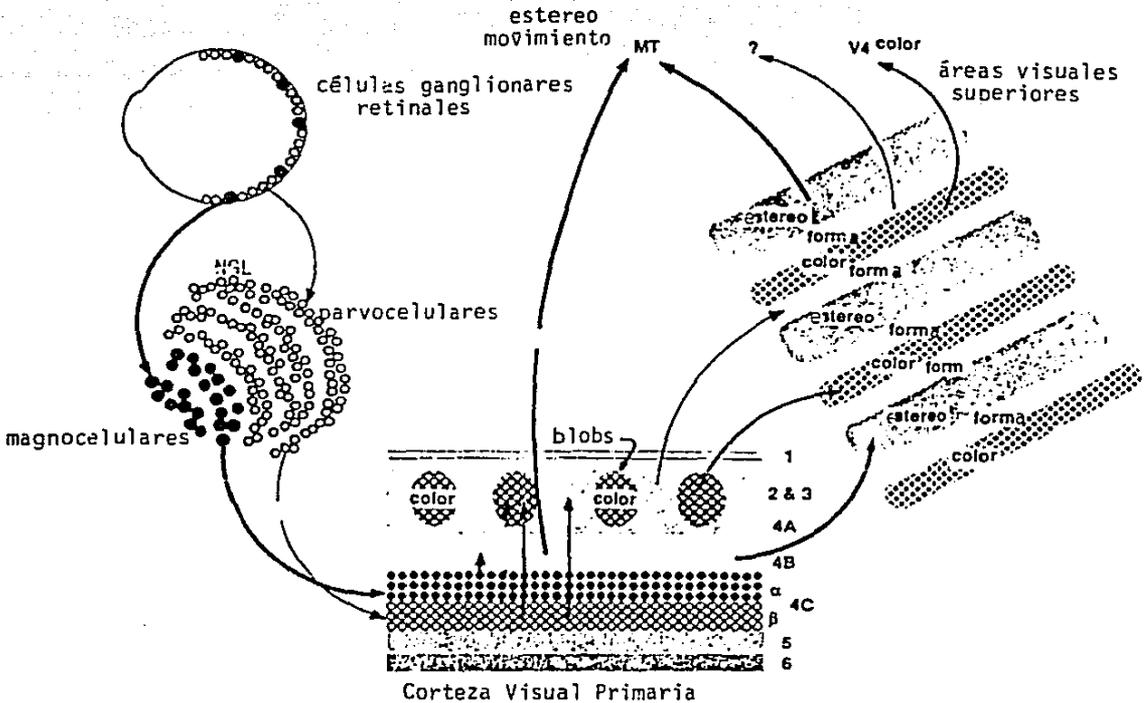


Fig. 5 Diagrama de la segregación funcional del sistema visual del primate. MT., Tóbullo temporal medio; V4, área visual 4; NGL, núcleo geniculado lateral.

otros próximos ni mamíferos inferiores.

Como las capas 2 y 3 reciben predominantemente las conexiones de las neuronas de la capa 4C $\beta$ , se podría considerar que los blobs y las regiones interblobs (regiones claras referidas anteriormente) son continuaciones de la división parvocelular aunque ambas subdivisiones reciben entradas de diferentes formas y tienen diferentes propiedades de respuesta.

Las células de los blobs son explícitamente codificadoras de color, i. e., se excitan con luz de longitudes de onda en una región del espectro y se inhiben por las otras regiones (Livingstone y Hubel, 1988). Estas células representan el grupo más elemental de células color-codificadoras de la corteza y sus campos receptivos son concéntricos, por lo que no son selectivos a la orientación del estímulo. Se considera que las células color-oponente de blobs reciben entradas que provienen originalmente de las células parvo color-oponente del NGL. La diferencia entre estos dos tipos de células es que los campos receptivos de las células de blobs son de tamaño mayor y su codificación de color es doblemente oponente, i. e., da respuestas opositorias a diferentes partes del espectro tanto en el centro como en el derredor (Fig. 6A). Las denominamos células de Michael tipo I (Michael, 1978a). La figura 6B es un mecanismo sináptico propuesto por Michael. Este mecanismo no es consistente con la evidencia experimental. Michael midió la curva de sensibilidad espectral del centro de los campos receptivos corticales concéntricos y resultó que es la resta las dos funciones de sensibilidad espectral  $G(\lambda)$  y  $R(\lambda)$  sin detectar el centro G ni derredor R de esta región central. En el derredor tampoco detectó el centro R ni derredor G. Por lo tanto, Michael propuso que estos campos receptivos concéntricos están formados por las células de NGL de tipo II de Hubel y Wiesel que son células con campo receptivo sin tener la división centro-derredor. Pero esto no es razonable ya que solamente existen 2% de este tipo de células en la retina y NGL. Michael mismo se dio cuenta de esta contradicción, pero no tenía otra manecra de explicar estos campos

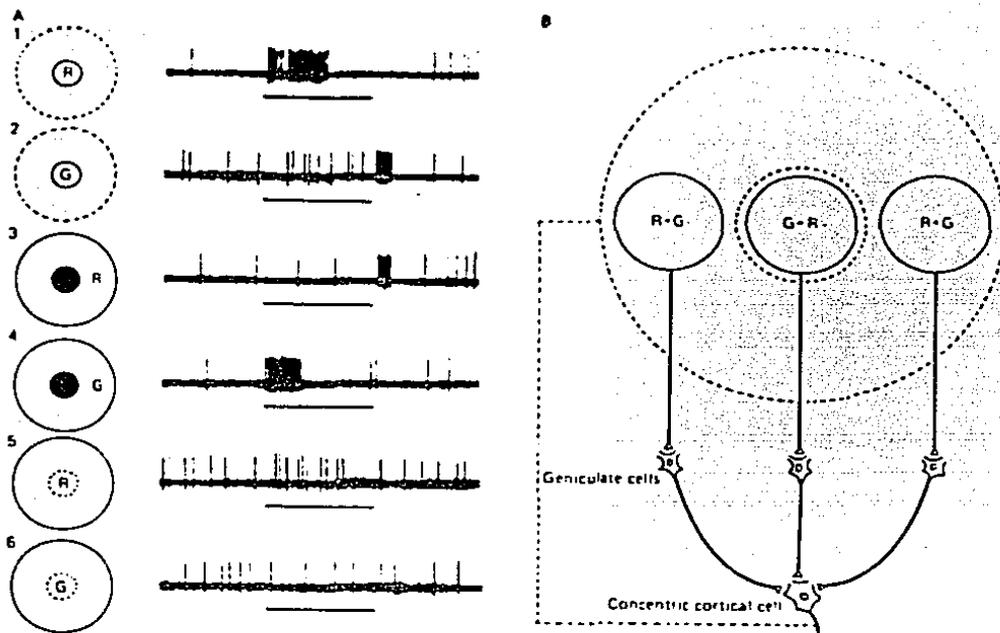


Fig. 6 Células corticales codificadoras de color con campo receptivo concéntrico doblemente oponente al color (Células tipo Michael I). A. Respuesta de una célula circular luz-adaptada a un estímulo monocromático. 1. un punto luminoso rojo centrado produce una descarga "ON"; 2. un punto verde centrado produce una descarga "OFF"; 3. un estímulo rojo anular evoca una respuesta "ON"; 4. un estímulo anular verde evoca una respuesta "OFF"; 5 y 6. puntos grandes luminosos monocromáticos no tienen efecto sobre la célula. B. Mecanismo sináptico propuesto. (Adaptado de Michael, 19878a).

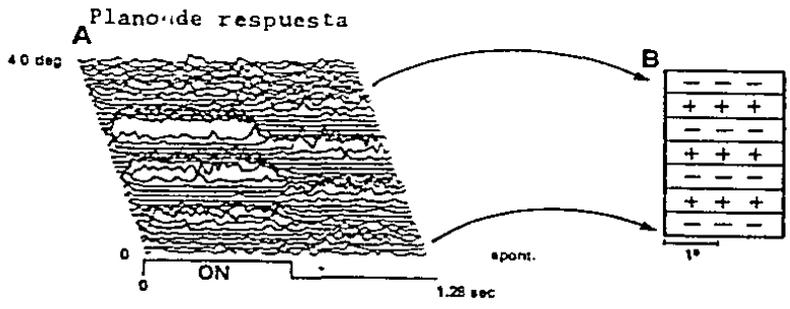


Fig. 7 Ejemplo de un plano de respuesta de campo receptivo de una célula cortical simple. (Tomada de Mullikin et al., 1986).

receptivos concéntricos con doble oposición espectral. En este trabajo se presenta una explicación formal de estos campos receptivos antes mencionados.

Los campos receptivos de las células que están en las regiones interblobs son de tipo simple, (Fig. 7), i. e., son selectivos a la orientación pero no tienen preferencia a la dirección de movimiento. Responden mejor a bordes de contraste de luminancia pero no codifican color aunque reciben entradas que provienen de células parvocelulares del NGL (células que codifican color) (Livingstone y Hubel, 1988). Sobre este punto, nuestro modelo tiene una explicación que se presenta mas adelante (Martínez-Uriegas, 1988a, 1988b).

Las células simples en la corteza visual tienen campos receptivos espacialmente localizados que consisten de distintas zonas alargadas de excitación e inhibición alternadamente. Por lo tanto, estas células responden fuertemente a líneas específicamente orientadas o bordes localizados en su campo receptivo. Esta descripción inicial debida a Hubel y Wiesel (1962), captura los elementos esenciales de la organización del campo receptivo simple (Fig.7).

Existen tres tipos de células en la corteza visual primaria: células con campos receptivos simples, células con campos receptivos complejos y células con campos receptivos hipercomplejos. Las células complejas e hipercomplejas no tienen campos receptivos con zonas excitatorias e inhibitorias bien definidas (Grüsser, 1983).

Un requerimiento crucial de nuestro modelo es la suma espacial lineal a través de los campos receptivos. Las propiedades lineales de las neuronas de la corteza visual han sido estudiadas por Movshon et al. (1978). La gran mayoría de las células corticales simples muestran la propiedad de suma espacial lineal. El comportamiento de las células complejas está muy lejos de la linealidad (Martelja, 1980).

En 1978, Michael presentó la evidencia experimental de la existencia de otro tipo de células corticales que codifican color

y tienen preferencia por la orientación de las líneas o bordes del estímulo (Fig. 8). Su campo receptivo es de tipo simple. Según Michael, este tipo de células simples con doble oposición de color existen en la corteza estriada pero no especificó en que capa están localizadas. Las denominamos como células de Michael II.

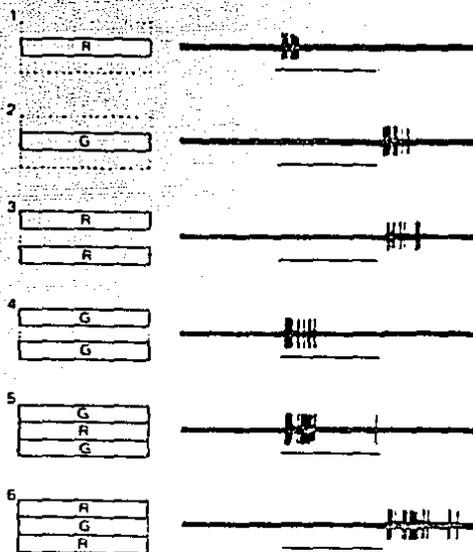


Fig. 8 Células corticales codificadoras de color que responden a barras o rectángulas de diferentes colores. (Células tipo Michael II). Respuesta de una célula luz adaptada a barras de luz monocromáticas. 1. Una barra roja cubre la tira central produciendo una respuesta de tipo "ON"; 2. Una barra verde produce una respuesta de tipo "OFF"; 3. Dos barras rojas cubren las tiras antagonistas produciendo una respuesta de tipo "OFF"; 4. Dos barras verdes laterales producen una respuesta fuerte sostenida de tipo "ON". 6. Una barra verde central y dos barras rojas laterales producen una respuesta vigorosa de tipo "OFF". (Adaptada de Michael, 1978b).

## Fundamentos Psicofísicos

Como mencioné al principio de esta sección, existe otro enfoque muy importante dentro de los estudios sobre la visión que es el de la psicofísica visual. A continuación reviso brevemente algunos aspectos desarrollados bajo este enfoque por que el mismo modelo matemático que se presenta mas adelante para resolver problemas de la electrofisiología visual también es relevante en la resolución de los problemas planteados dentro del enfoque psicofísico.

De manera paradójica, la psicofísica visual desarrolló desde el siglo pasado dos teorías sobre el procesamiento de información visual que inicialmente fueron concebidas como teoría de Young-Helmholtz y la teoría de sensaciones opuestas de Hering. Ambas teorías intentan explicar la construcción de sensaciones visuales elementales que producen respuestas medibles de comportamiento visual del observador cuando éste es sujeto a estimulación luminosa controlada en el laboratorio. La teoría de Young-Helmholtz propuso que el sistema visual humano es trivariante respecto a la longitud de onda de la luz en base a un gran número de experimentos en las que se demostró que bastan 3 luces primarias, mezcladas en las proporciones adecuadas, para producir exactamente la misma sensación visual que cualquier otra luz o mezcla de luces del espectro visible (Cornsweet, 1970). Una de las predicciones sobresalientes de esta teoría fue que el sistema visual humano necesariamente debía contar con tres tipos de fotorreceptores con distintas curvas de sensibilidad espectral. Esta predicción tuvo comprobación neurofisiológica décadas mas tarde cuando se identificaron los tres tipos de células fotorreceptoras del primate incluyendo el humano. Por otra parte, la teoría de Hering se fundamentó en sus observaciones sobre la naturaleza opuesta de las sensaciones visuales de color. Hering propuso que la base para la construcción de sensaciones visuales elementales era la existencia de 3 pares de sensaciones primarias opuestas: rojo-verde, amarillo-azul y blanco-negro. Después de

algunos años de controversia, al principio de este siglo, la evidencia experimental parecía favorecer la teoría de Young-Helmholtz. y en las décadas 20 y 30, las ideas de Hering se habían abandonado. Sin embargo, a mediados de este siglo, Hurvich y Jameson (1955) presentaron evidencias experimentales contundentes sobre la existencia de los pares opuestas rojo-verde, amarillo-azul de Hering. Esto hizo resurgir la controversia entre las dos teorías, pero al analizarse ambas en mayor detalle, se llegó a la conclusión de que eran formalmente combinables en una sola teoría que en su versión moderna se llama Teoría de Zonas. La teoría de zonas propone tres etapas globales para para la construcción de las sensaciones visuales elementales: la zona de fotorrepción o zona de Young-Helmholtz, la zona de oposición o zona de Hering y la zona de detección. Dentro de esta teoría se han desarrollado los llamados modelos vectorial de zonas (Ingling y Tzou, 1977, Guth et al, 1980). La figura 9 muestra un esquema de uno de estos

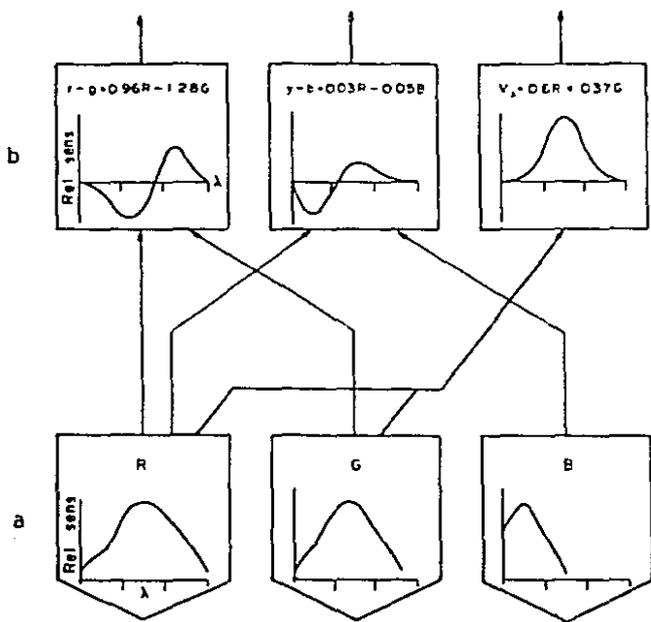


Fig. 9 Diagrama convencional que muestra la transformación desde conos R, G, B, (Sensibilidades) (a, zona de Young-Helmholtz) a canales r-g, y-b y V (b, zona de Hering). r, rojo; g, verde; y, amarillo; b, azul. Las ecuaciones de transformación son tomadas de Guth, et al, 1980). (Fig. tomada de Ingling y Martínez-Urriegas, 1983b).

modelos con la zona de Young-Helmholtz (a) y la de Hering (b). La zona de detección no se ilustra pero consiste de la combinación de las 3 señales de salida en un espacio vectorial. En este esquema se puede apreciar una característica común de los modelos de zonas: las señales provenientes de tres tipos de fotorreceptores se combinan de cierta manera para formar 3 canales visuales: uno acromático y dos cromáticos. Los canales cromáticos tienen naturaleza oponente porque calcula la diferencia de señales de dos tipos deferentes de fotorreceptores. El canal acromático calcula la suma de señales de dos tipos de fotorreceptores. Todas las gráficas de esta figura tienen como variable independiente la longitud de onda de la luz ( $\lambda$ ) que se usa como estímulo, lo cual significa que estos modelos están limitados a esa dimensión física de estímulo. Estos modelos son consistentes con una gran cantidad de funciones visuales medidas en el laboratorio siempre y cuando la única dimensión física del estímulo bajo estudio sea la longitud de onda de la luz. Sin embargo, el estímulo luminoso en condiciones naturales presenta variaciones en otras dos dimensiones físicas: espacio (S) y tiempo (T). Por lo cual, en las últimas décadas se han hecho una gran cantidad de estudios experimentales sobre las características espaciotemporales de los canales visuales cromáticos y acromático.

Los estudios recientes mas completos han sido desarrollados en el laboratorio de D. H. Kelly quien ha mapeado experimentalmentelas superficies de umbral espaciotemporal bajo condiciones de estimulación puramente cromáticas o acromáticas, bajo la idea inicial, por una parte, de encontrar las características espaciotemporales del canal acromático (también llamado canal de luminancia o canal  $V_\lambda$ ), y por otra parte las características espaciotemporales del canal cromático r-g. En base de los resultados de muchos estudios previos, era de esperarse que las propiedades espaciotemporales de estos canales fueron muy distintos: el canal acromático ( $V_\lambda$ ) tiene muy buena resolución temporal pero baja resolución espacial comparado con el canal cromático r-g en el que se esperaba el resultado inverso: alta

resolución espacial y baja resolución temporal. Las superficies de Kelly mostrado en la Fig. 10 produjeron dos resultados inesperados: 1) la superficie acromática muestra buena resolución espacial y también buena resolución temporal mientras que la superficie cromática muestra malas resoluciones tanto temporal como espacial; 2) al ajustar funciones analíticas de los datos experimentales de la superficie acromática, Burbek y Kelly (1980) encontraron una resta de funciones espaciotemporales E-I (E, excitación, I, inhibición). Cuando tres años después Kelly (1983) midió la superficie cromática usando distinto equipo y observador encontró que exactamente las mismas funciones espaciotemporales E, I se ajustaban a estos datos experimentales, excepto que estas funciones debían sumarse (E+I) en lugar de restarse para ajustar los datos de la superficie cromática.

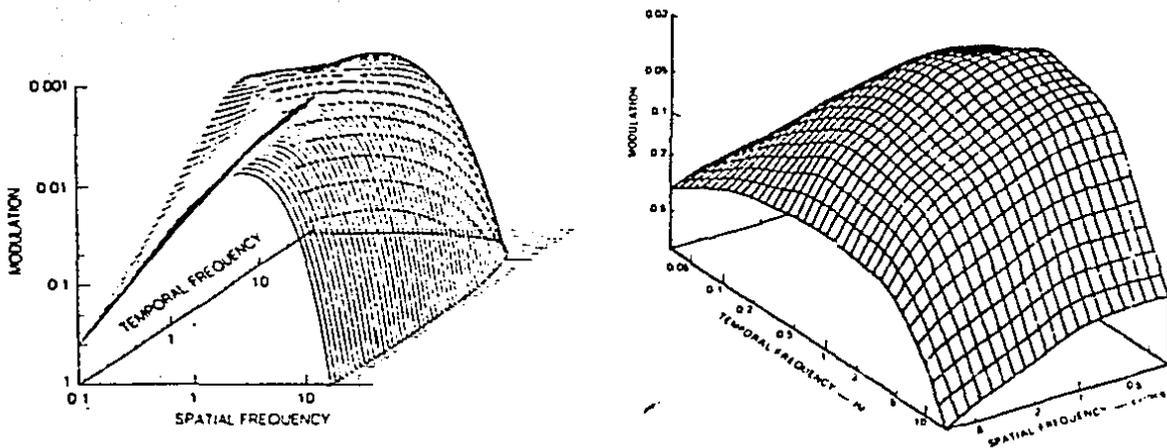


Fig 10 a. Vista perspectiva de la superficie de umbrales espaciotemporales para estímulos acromáticos (travelin wave). (Kelly, 1979) b. Vista perspectiva de la superficie de contraste cromática (reja rojo-verde). Ambas gráficas están en coordenadas logarítmicas.

Si se observa nuevamente el diagrama de la figura 9, puede notarse que el único origen común de canal  $V_{\lambda}$  y canal r-g es a nivel de los fotorreceptores R y G, según este modelo. Hay suficiente evidencia que indica que el origen común de la naturaleza espaciotemporal de estos dos canales no puede ser al nivel de los fotorreceptores sino que debe ubicarse en alguna etapa posterior a la fotorrecepción (Kelly, 1988). El modelo que se presenta a continuación logra explicar la naturaleza de este origen común y además explica porqué para una superficie se requiere la suma y para la otra se requiere la resta de las mismas funciones espaciotemporales.

Pasamos ahora la exposición del modelo general que resuelve estos problemas y sobre el cual se basa este trabajo en el que, a partir de las propiedades formalizadas de este modelo se predice las propiedades de etapas posteriores del procesamiento de información visual, etapas que corresponden neurofisiológicamente a la corteza visual primario.

## MODELO

### *El general*

A continuación se dará una síntesis del modelo matemático general (Ingling y Martínez-Urriegas, 1985, Martínez-Urriegas, 1988a, 1988b) que sirve de base de este trabajo.

En modelo está limitado a funciones de 4 variables para representar la sensibilidad del mecanismo excitatorio  $A(\lambda, x, y, t)$  y la sensibilidad del mecanismo inhibitorio  $B(\lambda, x, y, t)$ , en donde los argumentos son longitud de onda( $\lambda$ ), espacio( $x, y$ ) y tiempo( $t$ ). El sistema combina las entradas por medio de la diferencia entre mecanismo excitatorio y mecanismo inhibitorio. Así que, la sensibilidad del sistema S puede expresarse como:

$$S(\lambda, x, y, t) = E(\lambda, x, y, t) - I(\lambda, x, y, t)$$

La condición de separabilidad es que tanto A como B por lo menos se pueden separar en dos funciones. Este modelo supone que cada

mecanismo es separable en una función espectral y una función espaciotemporal:

$$E(\lambda, x, y, t) = L(\lambda) N(x, y, t)$$

$$I(\lambda, x, y, y) = M(\lambda) W(x, y, t)$$

entonces,

*Suposición de separabilidad*

$$S = LN - MW \quad (1)$$

*Teorema de re-ordenamiento*

$$S = 1/2[(L + M)(N - W) + (L - M)(N + W)] \quad (2)$$

|                    |                    |                    |  
acrom. paso-banda                    crom. paso-bajo

las ecuaciones (1) y (2) describen las respuestas de las unidades parvo ganglionar y de NGL, en donde L indica la función de longitud de onda relativamente larga, M, la función de longitud de onda mediana, N, la función espaciotemporal de perfil angosto y W, función espaciotemporal de perfil ancho. Las ecuaciones (1) y (2) son identidades algebraicas con interpretación ontológica. El primer término de la ec. (2) es una función espectral acromática multiplicada por una respuesta espaciotemporal de paso de banda; el segundo término es una función de color-oponente multiplicada por una respuesta espaciotemporal de paso bajo. Si cancelamos el segundo término al aplicar un estímulo acromático, este campo receptivo muestra una respuesta espaciotemporal de paso de banda. Si cancelamos el primer término por usar un estímulo cromático la respuesta espaciotemporal muestra una respuesta de paso bajo.

Sabemos que las células ganglionares no tienen manera de reconocer si la entrada de señales es acromática o cromática o algo de ambas. Todas estas señales son mezcladas en el mismo axon. Pero en algún lugar estos términos tienen que separarse en dos diferentes canales para que sea posible distinguir entre cambios de luminancia y cambios de cromaticidad; capacidad que es evidente en el sistema visual humano.

Existen 4 tipo de neuronas parvo con sensibilidad de tipo RN-GW, GN-RW, GW-RN, RW-GN con respecto al canal r-g (Fig. 11).

Se supone además que en cada punto anatómico de la retina existen por lo menos 4 campos receptivos concurrentes de unidades geniculares parvocelulares color-oponentes, dos de tipo ON-centre, OFF-surround (subtipos +R-G y +G-R) y dos de tipo OFF-centre, ON-surround subtipo -R+G, -G+R). Todas estas unidades reciben entradas excitatorias (E) e inhibitoria (I). E e I se pueden expresar como el producto de las sensibilidad espectral y espaciotemporal que son separables. Las sensibilidades espacial y temporal no necesariamente tienen que suponerse separables. Estas unidades geniculares interactúan en pares sumando o restando sus señales (Fig. 11). Esta interacción en la corteza produce 4 tipos de señales para cada punto de la retina: r, g, a, y  $a^{-1}$ . (Quizá estas 4 señales no son entidades reales en la vía visual, las tomamos como elementos teóricos para facilitar la explicación). Los códicos acromáticos (señales a y  $a^{-1}$ ) tienen perfiles espaciotemporales del tipo de paso de banda con fase espaciotemporal opuesta y las cromáticas (señales r y g) tienen perfiles espaciotemporales del tipo de paso bajo con la misma fase.

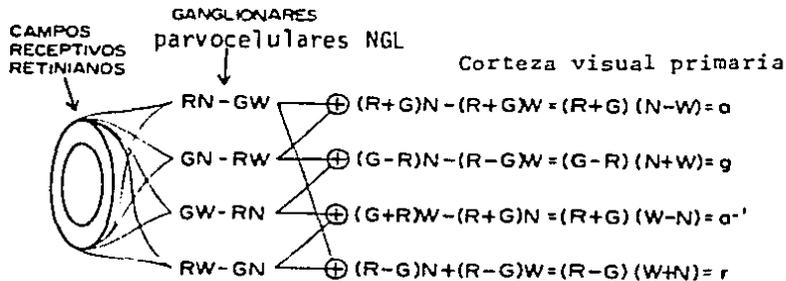


Fig. 11 Diagram de 4 elementos neuronales teóricos ( $a$ ,  $a^{-1}$ ,  $r$  y  $g$ ) que provienen de la interacción de las parvocelulares.  $a$  y  $a^{-1}$  son elementos acromáticos con signos opuestos;  $r$ , elemento cromático con ON-centre;  $g$ , elemento cromático ON-centre.  $R$  y  $G$  son funciones de sensibilidad espectral de cono  $R$  y  $G$ ;  $N$  y  $W$ , son funciones de sensibilidad espaciotemporal de tipo angosto y ancho.

La explicación antes descrita ofrece una posible resolución al problema de separar los dos tipos de señales en la etapa cortical.

El desarrollo de este modelo se lleva a cabo especificando las funciones, confrontando con los resultados experimentales y descubriendo predicciones que los resultados implican.

### *Modelos matemáticos*

Desde el estudio de Schade (1956), los investigadores de visión espacial empezaron a aplicar las técnicas de la teoría de sistemas lineales para caracterizar los procesos visuales. Los estudios iniciales consideraron implícitamente o explícitamente que la Función de Sensibilidad de Contraste (CSF) refleja un canal visual simple definido por el tamaño y tipo de los campos receptivos. Se aplica análisis de Fourier para estas transferencias en las etapas tempranas del sistema visual (hasta la corteza estriada) (ver revisión: De Valois y De Valois 1980).

Hay varios modelos matemáticos que pueden proporcionar una descripción simultánea de la respuesta en dominios de espacio y de frecuencia espacial. Un modelo matemático bien aceptado actualmente es el de la función de Gabor, introducida por primera vez por Marcelja (1980) para la interpretación del perfil del campo receptivo de las células corticales y más desarrollada por Daugman (1985) en los dominios de espacio y de frecuencia espacial de dos dimensiones. Esta función es una onda senoidal pesada por una envoltura Gausiana. (Fig.12). Esta función ajusta a los datos experimentales con bastante acercamiento y tiene una interpretación de eficiencia máxima razonable. Pero este modelo de función de Gabor no puede explicar satisfactoriamente la relación entre la corteza visual y los niveles primarios (etapas retinal y del núcleo geniculado lateral) del procesamiento de información visual porque analíticamente no puede derivarse la función de Gabor a partir de funciones que describen las propiedades de los campos receptivos del NGL.



Fig. 12 Presentación de modelo matemático de la Función de Gabor y sus gráficas en dos dimensiones. (Tomada de J. Daugman, 1985).

### Nuestro modelo

En este modelo sólo consideramos las variables del espacio  $(x, y)$ , y longitud de onda  $(\lambda)$  manteniendo el tiempo fijo. Para las funciones de sensibilidad espectral (funciones de la longitud de onda), hay consenso general que especifica para las neuronas parvocelulares X del subtipo R-G, las funciones de sensibilidad espectral de los conos tipo R y tipo G, esto es,  $R(\lambda)$  y  $G(\lambda)$  (Smith, V y Pokorny, J, 1979). Cabe aclarar que éstas no son funciones analíticas sino funciones discretas; esto es, son tablas de valores de R y G para longitudes de onda de 400 a 700 nm de 10 en 10 nm.

Para representar las funciones de sensibilidad espacial de las neuronas con campos receptivos tipo ON-Centre y tipo OFF-Centre, se utiliza la diferencia de dos funciones Gaussianas (DOG) (Fig. 13A) que es ampliamente aceptada por los científicos contemporáneos de visión por que se aproxima mejor a los resultados experimentales. (Wilson y Bergen, 1978). Esta es:

$$DOG(x, y) = A e^{-a^2[(x-x_0)^2+(y-y_0)^2]} - B e^{-b^2[(x-x_0)^2+(y-y_0)^2]}$$

además, conviene adelantar una función que nos será útil y que es simplemente la suma de las mismas Gaussianas (SOG): (ver también

Fig. 13B)

$$SOG(x,y) = Ae^{-a^2[(x-x_0)^2+(y-y_0)^2]} + Be^{-b^2[(x-x_0)^2+(y-y_0)^2]}$$

en donde A y B son constantes que determinan los pesos de cada función Gaussiana, a y b son constantes inversamente proporcionales a las desviaciones estandares [i.e., a y b son inversamente proporcionales a los diámetros del centro y del derredor del campo receptivo],  $x_0$  y  $y_0$  son las coordenadas del centro de este campo receptivo en coordenadas Cartesianas.

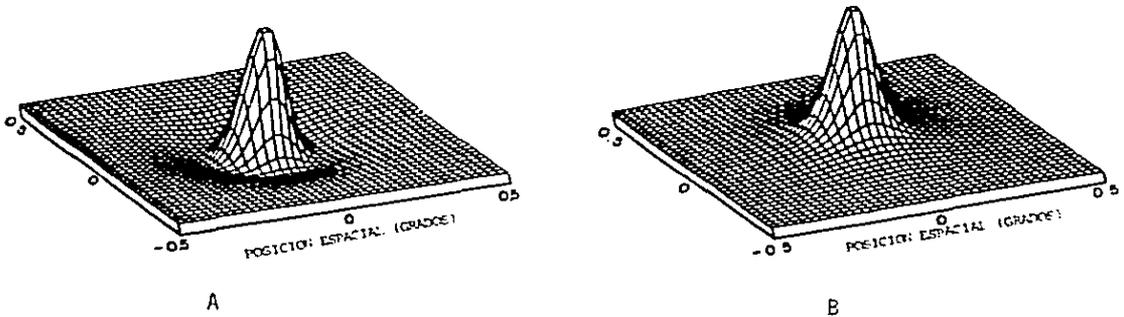


Fig. 13 A: Diferencia de dos funciones Gaussianas (DOG). B. Suma de dos funciones Gaussianas (SOG). DOG y SOG describen los perfiles de excitabilidad en dominio de espacio de los componentes acromáticos y cromáticos de las células parvo.

Las células parvo del núcleo geniculado lateral (NGL) también tienen campos receptivos circulares con esta oponentia centro-derredor, por lo que se representan mediante las mismas funciones DOG en la dimensión de espacio (x, y).

Las neuronas de la corteza visual primaria predominante reciben conexiones excitatorias (Grüsser, 1983) y son activadas por axones de las células de NGL que a su vez son activadas por neuronas de la retina, por lo cual, se hace necesario representar las propiedades espaciales de estas neuronas corticales en

términos de las propiedades espaciales de las neuronas del NGL. Para ello, proponemos un modelo matemático derivado de la distribución Gaussiana, se describen las funciones de sensibilidad espaciales del campo receptivo cortical a partir de las funciones de sensibilidad espacial de los campos receptivos circulares retinales y geniculados. Cada uno de estos campos es la diferencia de dos funciones Gaussianas (DOG) en el caso acromático y suma de dos funciones Gaussianas (SOG) en el caso cromático (Ver la ecuación 2). Se construye este modelo a partir de datos experimentales anatómicos y fisiológicos bien aceptados (Lennie, 1980, para revisión).

En este modelo, se arreglan los campos receptivos en una matriz de  $m$  por  $n$  campos receptivos para representar las funciones de sensibilidad de una célula cortical simple. (Fig.14).

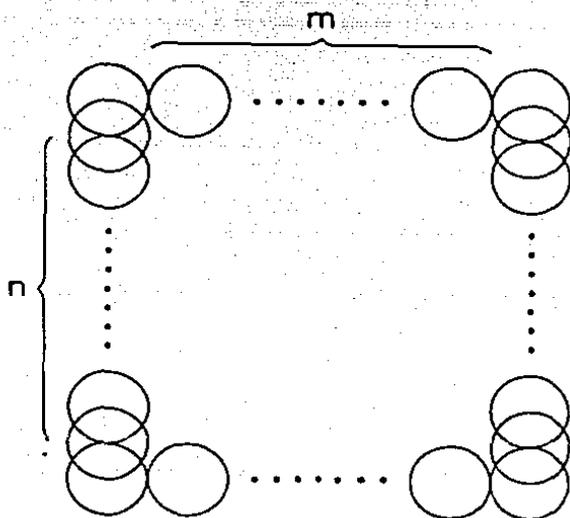


Fig. 14 Representación diagramática del modelo.

Para simular las células corticales del sistema parvocelular que están en las regiones interblobs de la corteza visual primaria, que no son codificadoras de color y tienen selectividad a la orientación, se arregla la matriz de la siguiente manera: en

los regiones de la matriz se sitúan alternadamente los campos receptivos de tipo a y de tipo a<sup>-1</sup>. Las columnas de la matriz están formadas por campos receptivos del mismo tipo.

De esta manera, las funciones de sensibilidad de las neuronas corticales en el dominio de espacio y en el dominio de frecuencia espacial en dos dimensiones se representan como:

$$f(x,y) = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ A_{ij} e^{-a^2[(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} - B_{ij} e^{-b^2[(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} \right\}$$

$$F(u,v) = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ \left[ \frac{\pi A_{ij}}{a^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{a^2}} - \frac{\pi B_{ij}}{b^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{b^2}} \right] \cdot \left[ e^{i2\pi(ux_i + vy_j)} \right] \right\}$$

(Deducción ver el Apendice I).

en donde A<sub>ij</sub> y B<sub>ij</sub> son las alturas de las funciones Gaussianas del campo receptivo situado en el centro x<sub>i</sub>, y<sub>j</sub>. a y b son los parámetros relacionados con el diámetro de los campos receptivos y a su vez relacionados con el ancho de las barras excitatorias e inhibitorias.

Como la función de sensibilidad en el dominio de frecuencia espacial es simétrica con respecto al origen, las partes imaginarias isen(2πux<sub>i</sub>), isen(2πvy<sub>j</sub>) se cancelan con -isen(2πux<sub>i</sub>) y -isen(2πvy<sub>j</sub>).

De acuerdo con el modelo, para representar las células

codificadoras de color con campos receptivos concéntricos (neuronas de Michael tipo I) que se localizan en las regiones de blobs de la corteza visual primaria se utiliza la función espacial SOG y su transformada de Fourier:

$$f(x,y) = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ A_{i,j} e^{-a^2[(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} + B_{i,j} e^{-b^2[(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} \right\}$$

$$F(u,v) = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ \left[ \frac{\pi A_{i,j}}{a^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{a^2}} + \frac{\pi B_{i,j}}{b^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{b^2}} \right] \cdot \left[ e^{i2\pi(ux_i + vy_j)} \right] \right\}$$

Para representar las células codificadoras de color con campos receptivos de tipo simple (neuronas de Michael tipo II), sensibles a la orientación, se arregla la matriz de manera similar a la de las células de interblob cambiando las función espacial DOG a SOG y su transformada de Fourier respectiva.

## RESULTADOS

*Simulación de datos experimentales según el modelo y comparación con el modelo de Función de Gabor para la célula parvo-acromática*

A continuación se presentan gráficas de nuestro modelo comparando con resultados experimentales y al mismo tiempo las

curvas de la función de Gabor con el fin de comparar ambos modelos.

Debido a que la mayoría de las células corticales tienen una respuesta muy débil ante iluminación uniforme en todo el campo receptivo (Ikeda y Wright, 1975; Bartlett y Doty, 1974), una aproximación útil es  $A b^2 = B a^2$  que produce volumen 0. (Esta identidad proviene de que las integrales de la parte excitatoria y de la parte inhibitoria deben ser iguales) (ver Apéndice II).

En estos cálculos se tomó  $a = 3b$ , que tiene como base el tomar el campo receptivo de menor tamaño que puede construirse dada la distribución hexagonal (un fotorreceptor en el centro del campo receptivo y 6 fotorreceptores en el derredor) (Wilson y Bergen, 1979). Esto tiene como consecuencia que  $A = 9B$ .

En la simulación de los datos de Movshon, *et al* (1978) se tomaron unidades arbitrarias por ausencia de los valores específicos en el artículo.

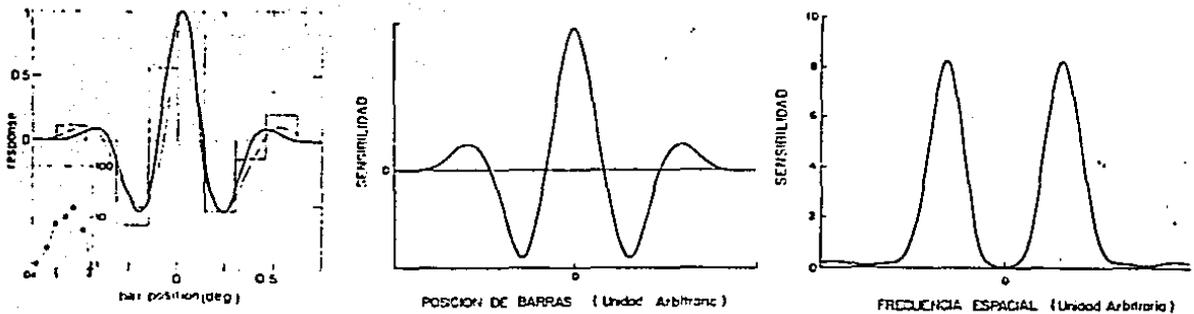


Fig. 15 Comparación entre la curva de respuesta medida experimentalmente en una célula simple cortical con campo receptivo simétrico (línea delgada, A) (Movshon, *et al*, 1978), la curva teórica dada por el modelo de función de Gabor (línea gruesa, A) y la curva teórica de respuesta espacial de nuestro modelo (B) y su transformada de Fourier (C).

Para verificación de la validez del modelo, se hizo un ajuste

de éste a los datos experimentales de Webster y De Valois (1985) (Fig. 16). En la Fig. 17 se hace una comparación gráfica de las dos curvas teóricas con la experimental. Los parámetros fueron calculados mediante solución del sistema de ecuaciones tomando en cuenta los valores experimentales.

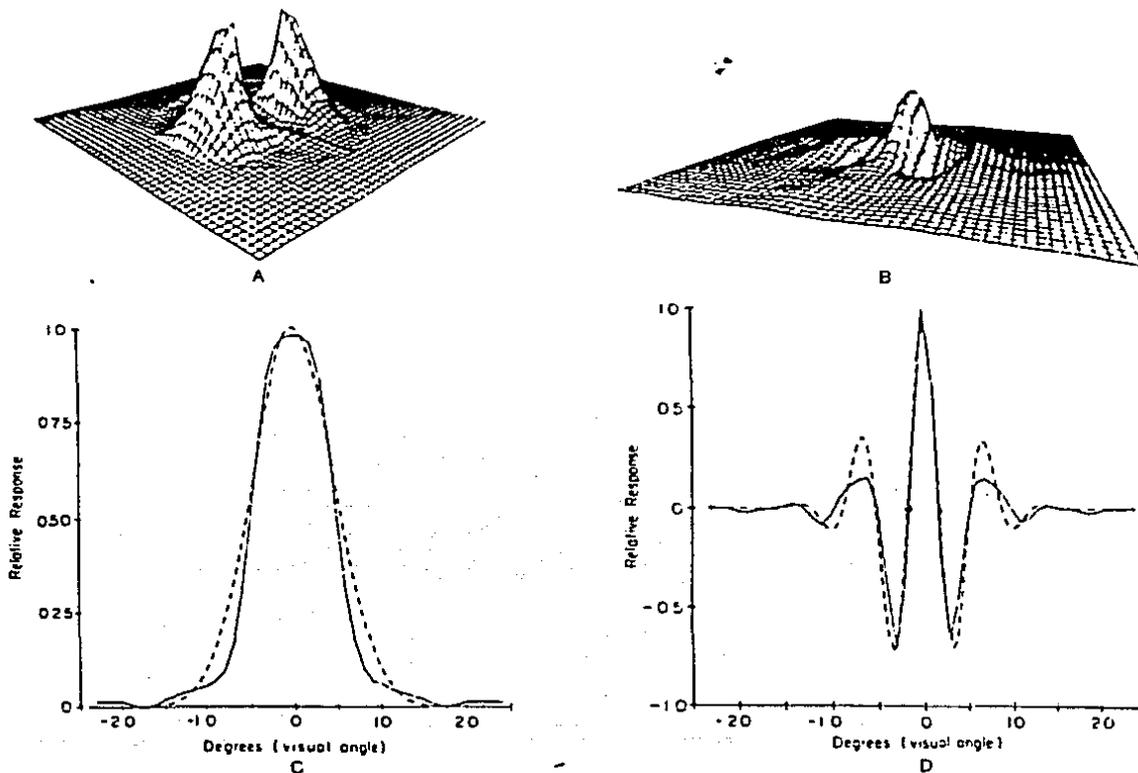


Fig. 16 A, gráfica de respuesta en dos dimensiones en dominio de frecuencia espacial de la célula s. B, Perfil del campo receptivo en dominio de espacio de esta célula. C y D, cortes del perfil del campo receptivo en  $x=0$  y  $y=0$  con curva teórica ajustada por modelo de Gabor (línea discontinuas).

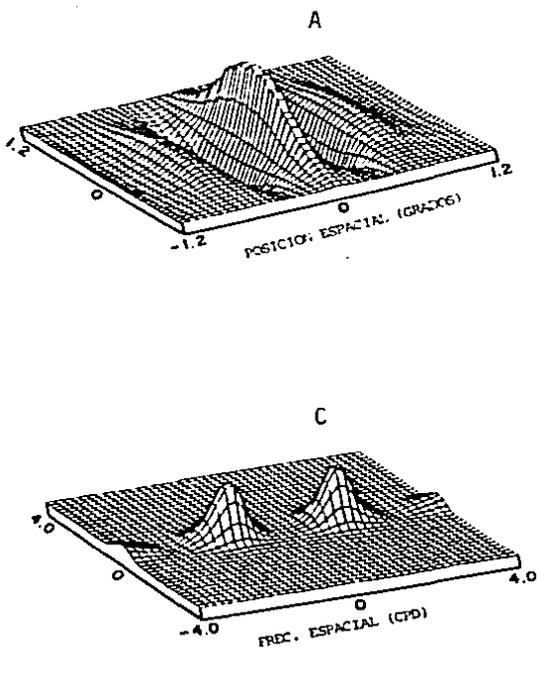


Fig. 17 Simulación de los resultados experimentales de la célula 3 (Webster y De Valois, 1985) según nuestro modelo. A. perfil de campo receptivo en dominio de espacio. B. Corte en  $y=0$  de A y comparación con la gráfica D de Fig. 14 (la línea delgada es de nuestro modelo); C. perfil de excitabilidad en dominio de frecuencia espacial (comparándola con Fig. 14 A); D, corte de C en  $y=0$ . La frecuencia de máxima respuesta es  $f_{\max}=1.4$  CPD. (CPD y c/deg: ciclo por grado de ángulo visual).

Representación teórica de la perfil de excitabilidad en espacio y en dominio de frecuencia espacial para las células con doble oposición al color de tipos concéntrico (Michael I) y simple (Michael II).

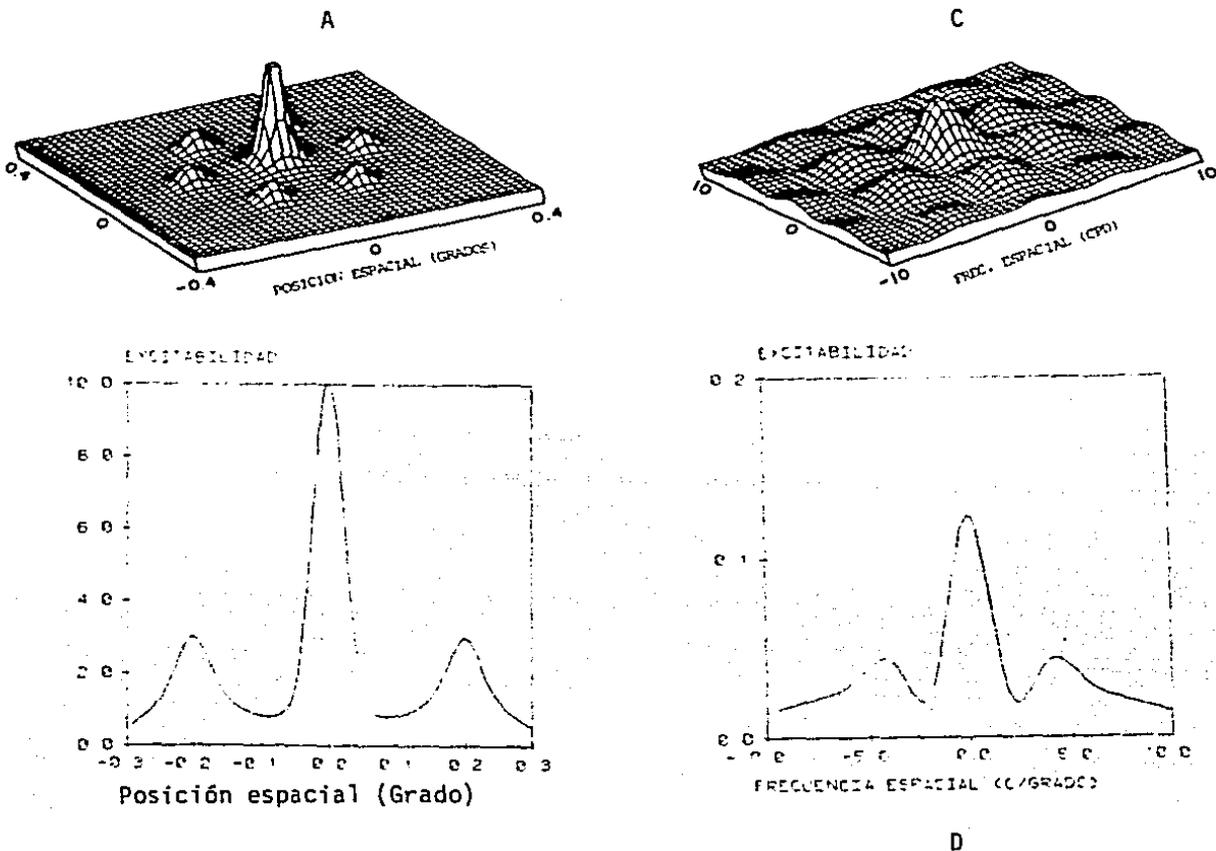


Fig. 1B Representación teórica del perfil de excitabilidad en espacio y en dominio de frecuencia espacial para la célula con doble oposición al color de tipo concéntrico (tipo Michael I). A, Perfil de excitabilidad en dominio de espacio; B, corte de A en  $y=0$ ; C, perfil de excitabilidad en dominio de frecuencia espacial; D, corte de C en  $y=0$ .

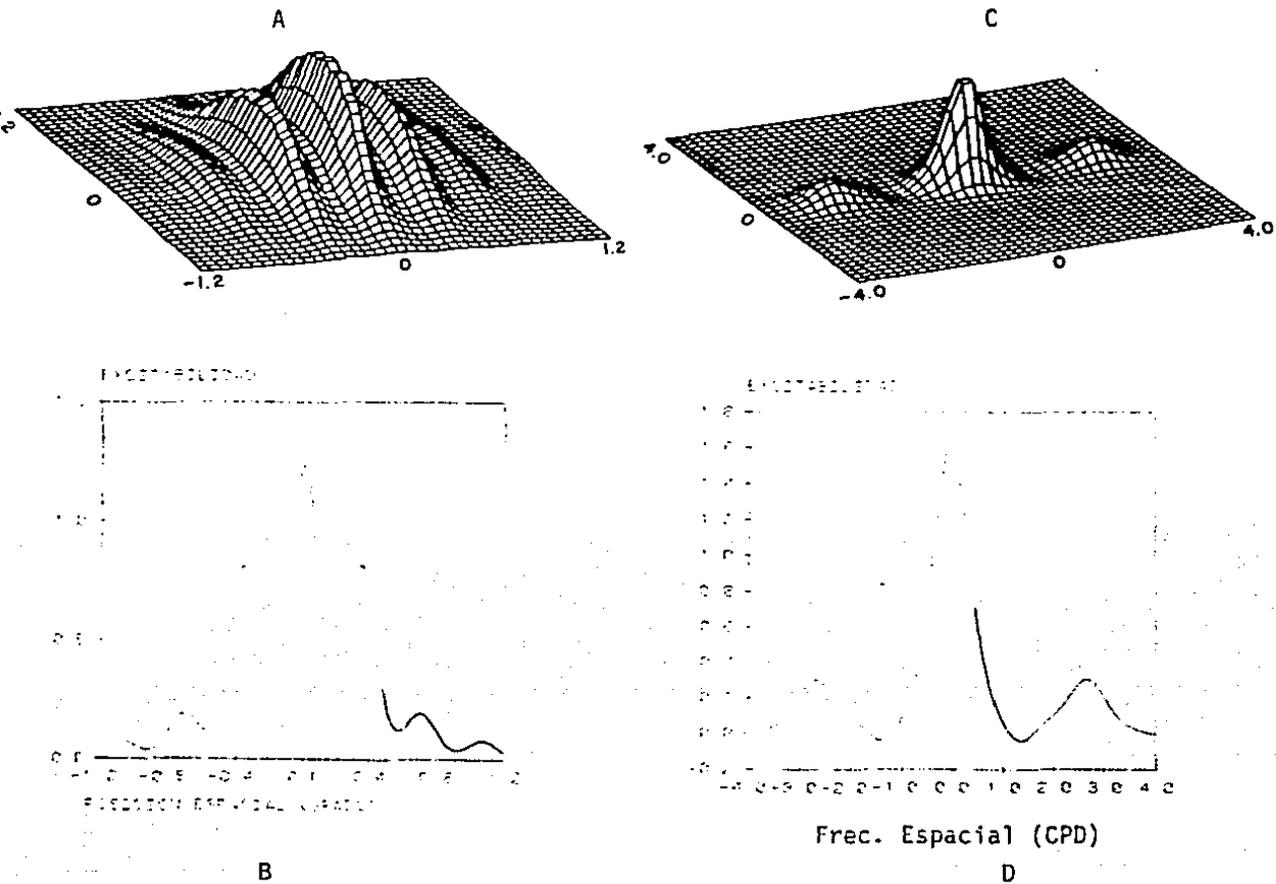


Fig. 19 Representación teórica del perfil de excitabilidad en espacio y en frecuencia espacial para la célula con doble oposición al color de tipo simple (tipo Michael II). A, Perfil de excitabilidad en dominio de espacio; B, Corte de A en  $y=0$ ; C, perfil de excitabilidad en dominio de frecuencia espacial; D, Corte de C en  $y=0$ .

## DISCUSION Y CONCLUSION

En la comparación de datos experimentales de Movshon se puede observar que las configuraciones de las funciones de sensibilidad graficadas en una dimensión se aproximan bastante tanto a los datos experimentales como a la de función de Gabor (Corte en  $y=0$ ).

En la comparación de los datos experimentales de Webster y De Valois, podemos observar que nuestro modelo se acerca mas a estos resultados, mientras que la función de Gabor no tiene tan buena aproximación. En el dominio de frecuencia los anchos de banda se coinciden y la frecuencia de máxima sensibilidad según nuestro modelo está en 1.40 c/deg. que está dentro del rango de las máximas frecuencias de las células simples corticales. En ese artículo no se especifica el dato correspondiente a esta célula.

Para facilitar el cálculo se usó el mismo diámetro para todos los campos receptivos ganglionares que forman el campo receptivo cortical, pero neurofisiológicamente los campos receptivos incrementan su diámetro linealmente con respecto a la eccentricidad. Podemos observar este aspecto en la gráfica de datos experimentales. Nuestro modelo es una matriz de  $m \times n$  elementos y tiene la flexibilidad con respecto a este aspecto porque los parámetros  $a$  y  $b$  se pueden cambiar según la eccentricidad mientras el modelo de función de Gabor no tiene esta flexibilidad.

La ventaja principal que tiene nuestro modelo sobre el modelo de Gabor es que tomamos en cuenta las propiedades espaciales de los campos receptivos de las células parvo del NGL para formar los campos receptivos corticales. Este es un enfoque anatomofisiológico mientras el modelo de función de Gabor es un modelo totalmente operacional que ignora las etapas primaria del proceso visual.

Por otra parte, el modelo de Gabor está imposibilitado *ad initium* para incluir la dimensión de longitud de onda y poder explicar las propiedades espaciales de las neuronas corticales del tipo cromático (neuronas Michael I y II), que nuestro modelo predice sin dificultades.

La idea central de este trabajo es proponer un modelo teórico que sirve como marco de referencia para describir el procesamiento de información visual de los tres tipos de células parvo en la corteza primara. Este modelo forma parte de un universo que es el modelo que propusieron por C. Ingling y E. Martinez-Uriegas (1983a, 1983b, 1985) que considera conjuntamente las variables de longitudes de onda ( $\lambda$ ), de espacio ( $x, y$ ) y de tiempo ( $t$ ). En este trabajo hemos dejado como parametro la dimensión temporal que podrá incluirse formalmente como variable en estudios posteriores.

Un modelo teórico tiene dos propositos generales: simular procesos bajo condiciones que ya se han estudiado experimentalmente para saber si el modelo representa adecuadamente el mayor número posible de hechos conocidos y simular los procesos bajo condiciones aún inexploradas experimentalmente para establecer predicciones (hipótesis) por comprobarse experimentalmente.

En este sentido, podemos concluir que:

- 1.- Nuestro modelo representa adecuadamente las propiedades espaciales de las neuronas corticales parvo simple (con localización en las regiones *Interblobs*) con la ventaja sobre el modelo de Función de Gabor de construir esta representación a partir de las propiedades de las neuronas parvo de NGL.
- 2.- Además, el modelo explica adecuadamente la configuración espacial de las neuronas corticales codificadoras del color (Células tipo Michael I y II) incluyendo sus propiedades

espectrales de doble oposición cromática.

3.- El modelo es suficientemente flexible para representar los campos receptivos de neuronas corticales simples tanto acromáticos como cromáticos localizados en distintas eccentricidades retinales.

4.- El modelo predice los tipos de conexiones que deben existir en una neurona cortical de tipo parvo que recibe señales de neuronas de NGL tanto en el caso cromático como en el acromático. Estas conexiones deben buscarse con técnicas experimentales.

5.- El modelo predice, en general, la resolución espacial de los campos receptivos corticales acromáticos es mejor que la resolución espacial de los campos receptivos cromáticos. Este último podría estar relacionado con el resultado de la psicofísica visual que muestra que la resolución espacial acromática del sistema visual humano es mejor que la resolución espacial cromática.

## REFERENCIAS

- Bartlett, J. R. y Doty, R. W. (1974): Response of units in striate cortex of squirrel monkeys to visual and electrical stimuli. J. Neurophysiol. 37: 621-641
- Boycott, B. B. y Dowling, J. E. (1969): Organization of the primate retina: light microscopy. Phil. Trans. R. Soc. B 255: 109-184.
- Burbeck, C. A. y Kelly, D. H. (1980): Spatio-temporal characteristics of visual mechanisms: excitatoru-inhibitory model. J. Opt. Soc. Am. 70: 1121-1126.
- Campbell, F. W. y Robson, J. G. (1964): Application of Fourier analysis to the modulation response of the eye. J. Opt. Soc. Am. 54: 581, A.
- Campbell, F. W., et al (1969): The spatial selectivity of the visual cells of the cat. J. Physiol. London 203: 223-235.
- Cooper, G. F., Robson, J. G., (1968): Successive transformation of spatial information in the visual system. IEE/NPL Conference on Pattern Recognition, IEE Conf. Publ. London 42: 134-143.
- Cornsweet, T. N., (1970): Color vision II-Retina color systems. En: Visual Perception. Ed. Cornsweet. Academic Press, N. Y. and London.
- Daugman, J. (1985): Uncertainty relation for resolution in space, spatial frequency, and orientation optimized by two-dimensional visual cortical filters. J. Opt. Soc. Am. A., 2: 1160-1169.
- De Valois, R. L. et al (1977): Responses of Macaque lateral geniculate cells to luminance and color figures. Sensory Processes 1:(3), 244-259.
- De Valois, R. L. y De Valois, K. (1980): Spatial vision. Ann. Rev. Psychol. 31: 309-41
- Derrington, A.M. y Fuch, A. F. (1979): Spatial and temporal properties of X and Y cells in the cat lateral geniculate nucleus. J. Physiol. 293: 347-364.
- Freund, H.-J., (1973): Neuronal mechanisms of the Lateral Geniculado body. Handbook of Sensory Physiology. VII/3. Central Processing of Visual Information. Part B. R. Jung, Ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Gouras P, (1968): Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. J. Physiol. 199: 533-547
- Gouras, P. (1981): Visual System IV: Color Vision. En: Principles

of Neural Science. Eds. Kandel, E. R. y Schwartz, J. H. Elsevier/North-Holland.

Gouras, P. y Zrenner, E (1979): Enhancement of luminance flicker by color-opponent mechanisms. Science 205: 587-589.

Grüsser, O.-J.(1983): Vision and eye movements. En: Human Physiology. Eds. Schmidt, R. F., Thews, G., Springer-Verlag, N. Y.

Guth, S. L. et al (1980): Vector model for normal and dichromatic vision. J. Opt. Soc. Am. 70:197-212.

von Helmholtz, H. (1856): Handbuch der physiologischen optik. Hambeug-Leipzig: L. Voss 1896.

Hendrickson, A. E. et al (1981): Nature (London).

Hering, E: Grundzüge der lehre vom Lichtsinn. Berlin: Springer 1920.

Hubel, D.H., Wiesel, T. N. (1960): Receptive field of optic nerve fibres in the spider monkey. J. Physiol.: 154: 572-580

Hubel, D. G., Wiesel, T. N.,(1962): Receptive fields, binocular interaction, and funtional architecture in the cat's visual cortex. J. Physiol. London 160: 106-154.

Hurvich, L. M. y Jameson, H. D.,(1955): Some qualitative aspects of an opponent-colors theory II: Brightness saturation and hue in normal and dicromatic vision. J. Opt. Soc. Am. 45: 602.

Ikeda, H. y Wright, M. J. (1975): Retinotopic distribution, visual latency and orientation tuning of sustained and transient cortical neurones in Area 17 of the cat. Expl. Brain Res. 16: 385-398

Ingling, C. R. Jr y Tsou, B. H. (1977): Orthogonal combinations of three visual channels. Vis. Res. 17: 1075-1082.

Ingling, C. R. Jr, Martinez-Urlegas, E. (1983a): Simple oponente receptive fields are asymetrical; G-cone center predominate. J. Opt. Soc. Am., 73: 1527-1532.

Ingling, C. R. Jr, Martinez-Urlegas, E. (1983b): The relationship between spectral sensitivity and spatial sensitivity for the primate r-g X-channel. Vision Research 23: 1495-1500.

Ingling, C. R. Jr, Martinez-Urlegas, E. (1985): The spatialtemporal properties of the r-g X-channel. Vision Research 25: 33-38.

Kuffler, S. W.(1953): Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. J. Neurophysiol. 16: 37-68

- Kelly, D. H. (1979): Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. J. Opt. Soc. Am., 69: 1340-1349.
- Kelly, D. H. (1983): Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds. J. Opt. Soc. Am., 73: 742-750.
- Kelly, D. H. (1988): Image processing, analysis, Measurement and quality. Proceedings of SPIE-the International Society for Optical Engineering. 901: 230-240.
- Lennie, P. (1980): Parallel visual pathways. Vision Research 20: 561-594.
- Livingstone, M., (1988): Art, illusion and the visual system. Scientific American, Jan. 1988: 68-75.
- Livingstone, M. y Hubel, D., (1988): Segregation of form, color, movement, and depth, anatomy, physiology, and perception. Science, 240: 740-749.
- Marcelja, S. (1980): Mathematical description of the responses of simple cortical cells. J. Opt. Soc. Am., 70: 1297-1300.
- Martínez-Urriegas, E. (1988a): Algebraic analysis of parvocellular color-opponent ON-OFF interaction. Opt. News 14(9): 149. Proceeding of Opt. Soc. Am Annual Meeting 1988.
- Martínez-Urriegas, E. (1988b): Multidimensional opponency: a principle common to physiological, psychophysical and computational vision. (Artículo en preparación).
- Michael, C. R. (1978a): Color vision mechanisms in monkey striate cortex: dual-opponent cell with concentric receptive fields. J. Neurophys. 41: 572-588.
- Michael, C. R., (1978b): Color vision mechanisms in monkey striate cortex: Simple cell with dual opponent-color receptive fields. J. Neurophys. 41: 1233-1249.
- de Monasterio, F. M. y Gouras, P. (1975): Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. J. Physiol. 251: 167-195.
- de Monasterio, F.M. et al (1976): Spatial summation, response pattern and conduction velocity of ganglion cells in the rhesus monkey retina. Vision Res. 16: 674-678.
- de Monasterio, F.M. (1978a): Properties of concentrically organized X and Y ganglion cells of the macaque retina. J. Neurophysiol. 41: 1394-1417.
- de Monasterio, F.M. (1978b): Center and Surround mechanisms of opponent-color X and Y ganglion cells of retina of macaque. J.

Neurophysiol. 41: 1418-1434.

Movshon, J. A., Thompson, I.D., Tolhurst, D. J.(1978): Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. J.Physiol. 283:53-77.

Mullikin, W. H., Jones, J. P., Palmer, L. (1984): Periodic simple cells in cat area 17. J. Neurophysiology 52: 372-387

Rohaly, A. M., Buchsbaum, G. (1988): Inference of global spatiochromatic mechanisms from contrast sensitivity functions. J. Opt. Soc. Am. A. 5: 572-576.

Schade, O. H. (1956): Optical and photoelectrical analog of the eye. J. Opt. Soc. Am 46: 721-39.

Schiller, P. H. y Malpeli, J. G. (1977): Properties and tectal projections of monkey retinal ganglion cells. J. Neurophysiol. 40: 428-445.

Smith, V. y Pokorny, J. (1979), Cone sensitivity functions. En: Human Color Vision. Ed. R. M. Boynton. Holt, Richard y Winston, N. Y.

Webster, M. A., De Valois, R. L. (1985): Relationship between spatial-frequency and orientation tuning of striate-cortex cells. J. Opt. Soc. Am. A, 2: 1124-1132.

Wiesel T. N. y Hubel, D. H. (1966): Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. J. Neurophysiol. 29: 1115-1156.

Wilson, H. R., Birgen, J. R. (1979): A four mechanism model for threshold spatial vision. Vision Research 19: 19-32.

Wong-Riley, M, persional communication.

RECEIVED  
DEPT. OF PSYCHOLOGY  
UNIVERSITY OF CALIFORNIA  
SAN DIEGO

## APENDICE I

### DEDUCCION DE LA TRANSFORMADA DE FOURIER DE LA FUNCION ESPACIAL

La Transformada de Fourier es un metodo de análisis muy útil en muchas áreas de la ciencia y la tecnologia. Su funcion es hacer cambio del dominio de una función para simplificar operaciones.

Existen muchas maneras de definir las transformadas de Fourier, que difieren por una constante multiplicativa de normalizacion entre si. Una de las maneras es:

$$F(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} g(t) e^{i\omega t} dt \quad (1)$$

en donde

$$G(t) = 1/(2\pi) \int_{-\infty}^{\infty} g(t) e^{-i\omega t} d\omega$$

Otra manera mas simétrica para definir es:

$$F(\omega) = 1/(2\pi)^{1/2} \int_{-\infty}^{\infty} g(t) e^{i\omega t} dt \quad (2)$$

en donde

$$G(t) = 1/(2\pi)^{1/2} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega) e^{i\omega t} d\omega$$

Es decir, para una función  $G(t)$  dada, sus transformadas de Fourier pueden definir por una constante multiplicativa que depende de la definición que se toma. Tomaremos la definición (1) para nuestro cálculo.

Sea  $f(x) = e^{-a^2 x^2}$ , entonces su transformada de Fourier es:

$$\begin{aligned} F(\omega) &= \int_{-\infty}^{\infty} f(x) e^{i\omega x} dx \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} e^{-a^2 x^2} \cos(\omega x) dx + i \int_{-\infty}^{\infty} e^{-a^2 x^2} \sin(\omega x) dx \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} e^{-a^2 x^2} \cos(\omega x) dx \end{aligned}$$

puesto que  $e^{-a^2 x^2} \text{sen}(\omega x)$  es una función impar, y por lo tanto

$$\int_{-\infty}^{\infty} e^{-a^2 x^2} \text{sen}(\omega x) dx = 0$$

Consecuentemente:

$$F(\omega) = 2 \int_0^{\infty} e^{-a^2 x^2} \cos(\omega x) dx$$

$$= \sqrt{\pi}/(2a) \exp(-\omega^2/(4a^2)) = \sqrt{\pi}/(2a) \exp[-(\pi f)^2/a^2]$$

Si en  $h(t)$  se traslada su variable independiente una magnitud constante  $t_0$ , entonces  $s = t - t_0$ , su transformada de Fourier es:

$$\begin{aligned} H[h(t-t_0)] &= \int_{-\infty}^{\infty} h(t-t_0) e^{-i2\pi f t} dt \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} h(s) e^{-i2\pi f (s+t_0)} ds \\ &= e^{-i2\pi f t_0} H(f). \end{aligned}$$

En nuestro caso la función en dominio de espacio es:

$$f(x,y) = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ \begin{aligned} &A_{ij} e^{-a^2 [(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} \\ &- B_{ij} e^{-b^2 [(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} \end{aligned} \right\},$$

entonces la transformada de Fourier es:

$$F(u,v) = F \left\{ \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ \begin{aligned} &A_{ij} e^{-a^2 [(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} \\ &- B_{ij} e^{-b^2 [(x-x_i)^2 + (y-y_j)^2]} \end{aligned} \right\} \right\}$$

$$\begin{aligned}
&= \mathbb{F} \left\{ \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n [\text{DOG}(x)] \right\} \mathbb{F} \left\{ \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n [\text{DOG}(y)] \right\} \\
&= \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ A_{i,j} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-a^2 x^2} e^{i2\pi u} e^{i2\pi x_i} dx \int_{-\infty}^{\infty} e^{-a^2 y^2} e^{i2\pi v} e^{i2\pi y_j} dy \right. \\
&\quad \left. \pm B_{i,j} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-b^2 x^2} e^{i2\pi u} e^{i2\pi x_i} dx \int_{-\infty}^{\infty} e^{-b^2 y^2} e^{i2\pi v} e^{i2\pi y_j} dy \right\} \\
&= \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ \left[ \frac{\pi A_{i,j}}{a^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{a^2}} - \frac{\pi B_{i,j}}{b^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{b^2}} \right] \cdot \left[ e^{i2\pi u x_i} e^{i2\pi v y_j} \right] \right\} .
\end{aligned}$$

Por lo tanto:

$$\begin{aligned}
\mathbb{F}(u,v) &= \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left\{ \left[ \frac{\pi A_{i,j}}{a^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{a^2}} - \frac{\pi B_{i,j}}{b^2} e^{-\frac{\pi^2(u^2 + v^2)}{b^2}} \right] \cdot \left[ e^{i2\pi(u x_i + v y_j)} \right] \right\} .
\end{aligned}$$

## APENDICE II

### DEDUCCION DE LA CONDICION $A b^2 = B a^2$

La función espacial para un campo receptivo retiniano de la célula X es:

$$S_{\pm} = S_{\pm} = A e^{-a^2(x^2 + y^2)} \pm B e^{-b^2(x^2 + y^2)}$$

Para que no haya respuesta de la neurona ante una iluminación uniforme en todo el campo receptivo de esta neurona, el volumen de excitación debe ser igual al volumen de la inhibición y por lo tanto las integrales de cada término debe ser iguales.

$$\begin{aligned} & A \int_{\infty}^{-\infty} e^{-a^2 r^2} 2 \pi r dr = B \int_{\infty}^{-\infty} e^{-b^2 r^2} 2 \pi r dr \\ \rightarrow & -(2 \pi A)/a^2 \int_{\infty}^{-\infty} e^{-a^2 r^2} d(-a^2 r^2) = -(2 \pi B)/b^2 \int_{\infty}^{-\infty} e^{-a^2 r^2} d(-b^2 r^2) \\ \rightarrow & -(2 \pi A)/a^2 e^{-a^2 r^2} \Big|_0^{\infty} = -(2 \pi B)/b^2 e^{-a^2 r^2} \Big|_0^{\infty} \\ \rightarrow & (2 \pi A)/a^2 = (2 \pi B)/b^2 \\ \rightarrow & A b^2 = B a^2 \end{aligned}$$