

# Capítulo 1

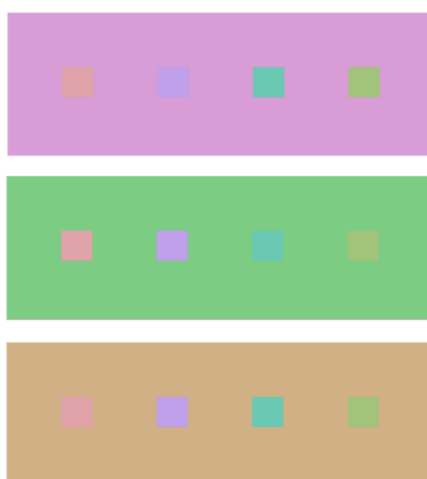
## Introducción

*“Listen one time, it’s not the truth. It’s just a story I tell to you.”*

— Julian Casablancas, 2020

### 1.1. Inducción cromática

Se denomina *inducción cromática* al cambio en la percepción del color de un estímulo en función de la cromaticidad de su entorno. En la Fig. (1.1) [1] se observan ejemplos de inducción cromática. Por lo general el efecto del fondo es repulsivo, en el sentido de que la percepción del estímulo cambia de manera tal de aumentar el contraste cromático entre este y el entorno [4].



**Figura 1.1:** Cada cuadrado de la misma columna tiene la misma cromaticidad, sin embargo, al ser presentados en entornos distintos, el color percibido cambia [1].

Esto implica que el color percibido no está determinado únicamente por las propiedades físicas del estímulo, sino también del entorno. En general, la inducción cromática aparece cada vez que la escena visual contiene gradiente cromáticos, o bordes.

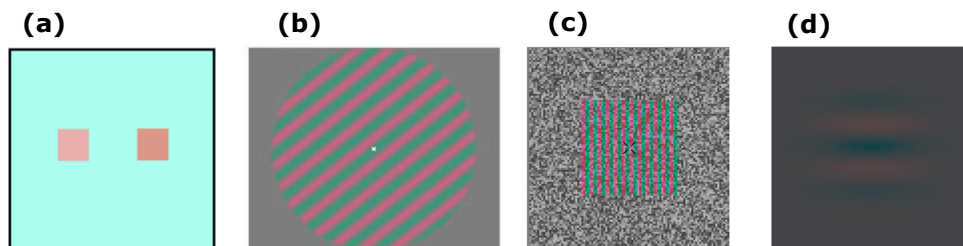
En estímulos acromáticos (es decir, grises) la percepción de contrastes lumínicos también se ve afectada por la presencia de bordes. Al igual que sucede con la inducción cromática, el efecto del entorno es repulsivo, es decir, el estímulo se percibe como más o menos luminoso, de modo de acrecentar la diferencia con el entorno. Este efecto se explica (citar Enroth etc.) como consecuencia de las interacciones laterales entre neuronas que representan la información de distintas regiones del campo visual. Estas interacciones pueden provenir tanto de conexiones sinápticas horizontales en una misma etapa de procesamiento, o por convergencia de la información a medida que viaja río abajo por las diversas etapas de procesamiento.

## 1.2. Estructura espacial de los estímulos

Al igual que en el caso de estímulos lumínicos [citar Enroth-Cugell y Freeman], el efecto de aumento de contraste cromático puede explicarse de manera simple como consecuencia de neuronas con campos receptivos de tipo *center-surround*, conceptos en los que ahondaremos en la secciones siguiente. Un estímulo visual recorre una gran cantidad de capas de neuronas ~~de distinto a lo largo de sistema visual~~ hasta llegar a ser "percebido". A lo largo de este recorrido, existen este tipo de neuronas en capas posteriores que reciben información de un gran número de neuronas en capas predecesoras. Debido a esta "convergencia" de la información al avanzar de capa a capa, el entorno que rodea al estímulo en cuestión comienza a afectar la percepción del estímulo en sí.

Al ser el efecto de inducción cromática consecuencia de un proceso de integración espacial, donde las neuronas de las capas posteriores que intervienen en el procesamiento integran información de una porción del campo visual (en lugar de un punto), la magnitud del efecto puede variar en mayor o menor medida dependiendo de la geometría del estímulo y su relación con el entorno.

En la Fig. (1.2) se pueden ver diferentes disposiciones geométricas utilizadas para estudiar la magnitud del efecto de inducción cromática [citar fuente de imágenes].



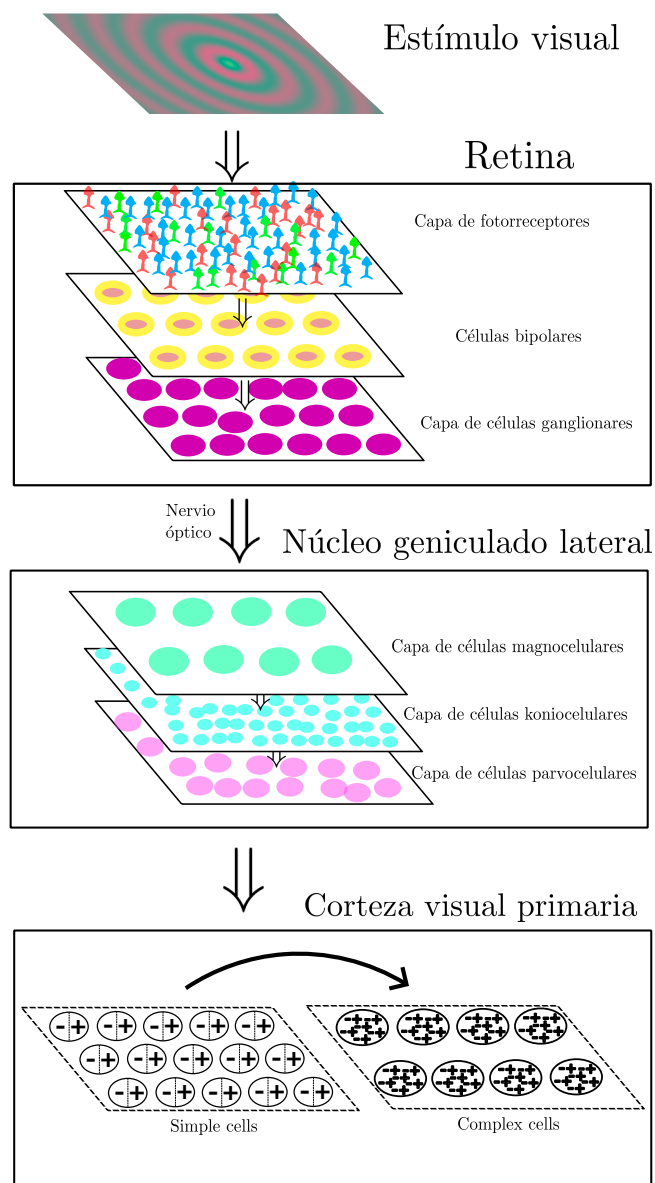
**Figura 1.2:** Estímulos posibles utilizados para observar a través de experimentos psicofísicos el efecto de inducción cromática (a-d) [citar fuentes].

Ante la gran variedad de posibles estímulos para estudiar este efecto <sup>la inducción cromática</sup> ~~nace~~ las preguntas: <sup>¿Es posible diseñar un experimento de discriminación o detección de colores que permita deducir algún parámetro fisiológico relevante de las interacciones horizontales que dan lugar a la inducción cromática?</sup> ¿Cómo podemos modelar la magnitud de este efecto y cuál sería el estímulo <sup>que</sup> ~~óptimo~~ que nos permitiría acceder a los parámetros de dicho modelo? Antes de comenzar a hablar sobre posibles modelos ya propuestos, mencionaremos brevemente las bases fisiológicas <sup>que</sup> les dan lugar.

## 1.3. Bases fisiológicas de la visión

En la Fig. (1.3) se observa un esquema del recorrido que atraviesa un estímulo visual hasta ser ~~percebido~~. <sup>Yo tengo un problema filosófico con decir "hasta ser percibido", como si eso fuera algo que sucede en un lugar específico. Esclava de ese problema, sacaría "hasta ser percibido". Pero bueno, vos no tenés por qué tener el mismo problema.</sup>

El recorrido inicia en la retina, donde una capa de fotorreceptores cambia de diferencia de potencial dependiendo de la intensidad y longitud de onda de luz recibida.



**Figura 1.3:** Esquema simplificado del sistema visual encargado del procesamiento de estímulos visuales cromáticos. El procesamiento comienza en la retina, donde el estímulo afecta el potencial eléctrico de los conos. Este cambio en el potencial es luego transmitido a una capa de células bipolares, las cuales integran información de varios fotorreceptores cercanos espacialmente. Posteriormente las células ganglionares se encargan de transmitir el código neuronal del estímulo a través de disparos de potencial de acción. Estos disparos se conducen a lo largo del nervio óptico y llegan al núcleo geniculado lateral, donde hay capas de diferentes tipos de células: magnocelulares, koniocelulares y parvocelulares. La primera de este tipo de células, es sensible principalmente a luminosidad, mientras que las otras dos poseen una actividad modulada por la cromaticidad del estímulo. Posteriormente, la información es transmitida a la corteza visual primaria, donde se encuentra principalmente dos tipos de neuronas: *simple cells* y *complex cells*. Estas neuronas, también se pueden separar dependiendo de su selectividad a diferentes cromaticidades y además pueden tener una actividad modulada por la orientación del estímulo. Después de esto la información es transmitida a diversas áreas corticales del cerebro.

Existen dos tipos de fotorreceptores *conos* y *bastones*. En particular, nosotros estamos interesados únicamente en el efecto que tienen los conos sobre la percepción, debido a que son estos los encargados de percibir color. Los conos, a su vez, se diferencian dependiendo de sus curvas de absorción entre tipos: *L*, *M* y *S*. Estos conos tienen su pico de absorción de fotones en longitudes de onda larga (568.2 nm), media (542.8 nm) y corta respectivamente (442.1 nm).

El potencial eléctrico de los conos se modifica dependiendo la intensidad y longitud de onda recibida. Esta variación es captada por las células bipolares, las cuales reciben información de varios fotorreceptores. A su vez, los conos poseen conexiones laterales mediadas por un tipo de neurona llamada *célula horizontal*. Finalmente, la información avanza hasta las células ganglionares, las cuales la retransmiten ~~en forma de disparos~~ <sup>disparando</sup> de potencial de acción. Estos disparos viajan a través del nervio óptico hasta centros más complejos de procesamiento como el *núcleo geniculado lateral* (NGL).

<sup>La</sup> ~~Se puede notar que la~~ información transmitida por las células ganglionares ~~integra~~ <sup>codifica la composición luminica y cromática</sup> ~~la información~~ de un cierto área del campo visual, en lugar de solamente un punto. ~~Es~~ <sup>Esto</sup> se debe, entre otras cosas, a las conexiones laterales causadas por las células horizontales <sup>y amácrinas</sup> ~~y bipolares~~. Son estas conexiones ~~lateral~~ <sup>que se observa en la transmisión feedforward fotorreceptores \$to\$ bipolares \$to\$ ganglionares.</sup> las que vuelven a la percepción del estímulo dependiente de su entorno.

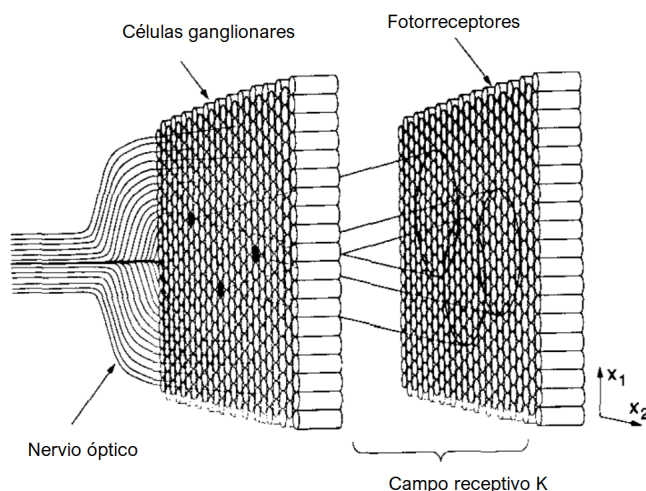
En el núcleo geniculado lateral existen capas de tres ~~tipo~~ <sup>tipos</sup> distintos de neuronas: *magnocelulares*, *koniocelulares* y *parvocelulares*. Las del primer tipo, están encargadas, en su mayor parte, del procesamiento de luminosidad, mientras que las últimas dos se encargan del procesamiento de cromaticidad [citar Gegenfurtner]. Esta separación entre un canal lumínico y dos canales cromáticos de ~~la~~ <sup>la</sup> información visual podría ayudar a reducir las altas correlaciones entre las señales transmitidas por los fotorreceptores (en particular, los de tipo M y L, ya que poseen una gran superposición en sus curvas de absorción) <sup>reducir el número de células requeridas para codificar la información</sup> ~~y transmitir la información de manera óptima~~ [citar Buchsbaum, G. y Gottschalk, A.]. <sup>Acá también se puede citar a Atick.</sup>

Después del NGL las señales se transmiten casi completamente a la *corteza visual primaria* (V1). En esta sección se encuentran principalmente dos tipos de neuronas: *simple cells* y *complex cells*. Estas neuronas, también se pueden separar dependiendo de su selectividad a diferentes cromaticidades y además pueden tener una actividad modulada por la orientación del estímulo. Las complex cells suelen recibir señales provenientes de simple cells. Las complex cells son el primer de tipo de célula en estas etapas de procesamiento donde el comportamiento no puede ser explicado a través de un modelo de campo receptivo, el cual detallaremos a continuación.

## 1.4. Campos receptivos en el procesamiento visual

En su definición más general, se define al *campo receptivo* como el medio delimitado donde algún estímulo fisiológico es capaz de producir una respuesta neuronal sensorial en organismos específicos. En este trabajo utilizaremos el término de manera más particular, **donde denominamos el campo receptivo de una célula como todos aquellos receptores sensoriales que a través de algún número de sinapsis transmiten información a esa célula.** En el caso de una célula ganglionar, su campo receptivo está formado por todos los fotorreceptores cuyas señales llegan a ella a través de las capas sinápticas. Debido a la presencia de las células horizontales, ~~está claro que~~ <sup>y amácrinas,</sup> el campo receptivo de una célula ganglionar no consta únicamente de los fotorreceptores ubicados <sup>encima</sup> ~~“encima”~~ de ella, sino que existe cierta extensión espacial sobre la retina [5].

De manera más cuantitativa, se puede pensar a la retina como un procesador de tipo caja negra tal como el que se muestra en la Fig. (1.4) [2]. En experimentos donde



**Figura 1.4:** Esquemmatización de la retina de tipo caja negra [2].

se examina una única célula es posible observar que la tasa de disparo de una célula ganglionar ~~cualquiera~~ puede aproximarse en buena medida como una sumatoria pesada de la actividad de los fotorreceptores que forman el campo receptivo de esta célula. Por lo tanto, la tasa de disparo de una célula ganglionar en la posición  $\mathbf{x} = (x_1, x_2)$  en un tiempo  $t$  puede escribirse como [6, Capítulo 2]

$$O(\mathbf{x}, t) = \int d\mathbf{x}' dt' K(\mathbf{x}, \mathbf{x}', t, t') L(\mathbf{x}', t'), \quad (1.1)$$

*¿esta cita es a una ecuación que va a aparecer más adelante en esta tesis? En caso afirmativo, no va. Si es sobre un paper, habría que aclarar un poco más.*

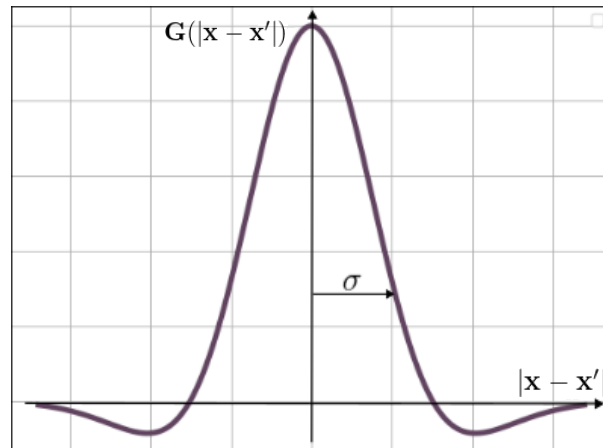
donde  $L(\mathbf{x}', t')$  representa la actividad del fotorreceptor ubicado en la posición  $\mathbf{x}'$  a tiempo  $t'$  y  $K(\mathbf{x}, \mathbf{x}', t, t')$  indica de qué manera contribuye cada fotorreceptor de la retina a la actividad de la célula en  $\mathbf{x}$ . Por definición, el conjunto de posiciones  $\mathbf{x}'$  donde  $K(\mathbf{x}, \mathbf{x}', t, t') \neq 0$  constituye el campo receptivo de célula. Es por esto que,

abusando de la terminología, también nos referimos al operador  $K(\mathbf{x}, \mathbf{x}', t, t')$  como el campo receptivo de  $\mathbf{x}$ . En el caso donde  $K(\mathbf{x}, \mathbf{x}', t, t') = \mathbf{G}(\mathbf{x}, \mathbf{x}') \mathbf{H}(\mathbf{t}, \mathbf{t}')$  se dice que el campo receptivo es separable.

## 1.5. Estructuras *center/surround*

La forma de los campos receptivos de distintas neuronas visuales cambia de neurona a neurona. Sin embargo, en la retina y en el NGL dominan los campos receptivos separables con estructura espacial de tipo *center-surround* [citar Hubel and Wiesel 1961 y Kuffler 1953].

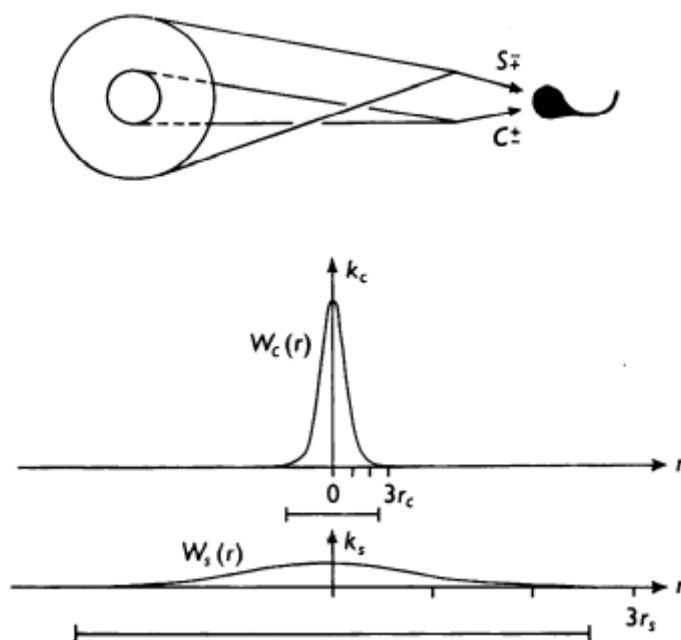
En la Fig. (1.5) se muestra un modelo típico para el campo receptivo espacial  $\mathbf{G}(\mathbf{x} - \mathbf{x}')$  conocido como *diferencia de gaussianas* (DoG) [citar Christina Enroth-Cugell and J. G. Robson 1966 y The Gaussian derivative model for spatial vision: I. Retinal mechanisms Young]. Este modelo permite definir una distancia característica para el campo receptivo de la célula y una frecuencia espacial característica en la cual la sensibilidad al contraste es máxima [3].



**Figura 1.5:** Modelo de diferencia de gaussianas de campo receptivo espacial con estructura center-surround.

La estructura espacial de los campos receptivos de las células ganglionares y del NGL generan una manera de detectar contraste, siendo la principal utilidad de esto la detección de bordes. El campo receptivo de cada célula ~~se dispone generando~~ <sup>consta de</sup> un disco central (*center*) y un anillo concéntrico a este (*surround*), donde cada región reacciona de manera opuesta a la presencia de luz. Por ejemplo, la presencia de luz en la zona *center* podría producir un aumento en la tasa de disparo de potenciales de acción en la neurona mientras que su presencia en la zona *surround* podría producir un decrecimiento en la tasa de disparo.

En la Fig (1.6) [3] se observa un posible modelo cuantitativo en el que cada fotoreceptor contribuye a la tasa de disparo de una célula ganglionar [3].



**Figura 1.6:** Representación diagramática de la integración de una señal sobre el campo receptivo de una célula ganglionar retinal. El diagrama de arriba asume que las señales que vienen de áreas pertenecientes al *center* y las pertenecientes al *surround* son sumadas por separado y las señales resultantes  $C$  y  $S$  tienen efectos antagónicos sobre la célula ganglionar [3].

En el caso de estímulos cromáticos <sup>existen</sup> distintos tipos de neuronas donde la señal que activa el *center* puede venir de algún tipo de cono y la señal que activa el *surround* puede provenir de otro tipo de cono.

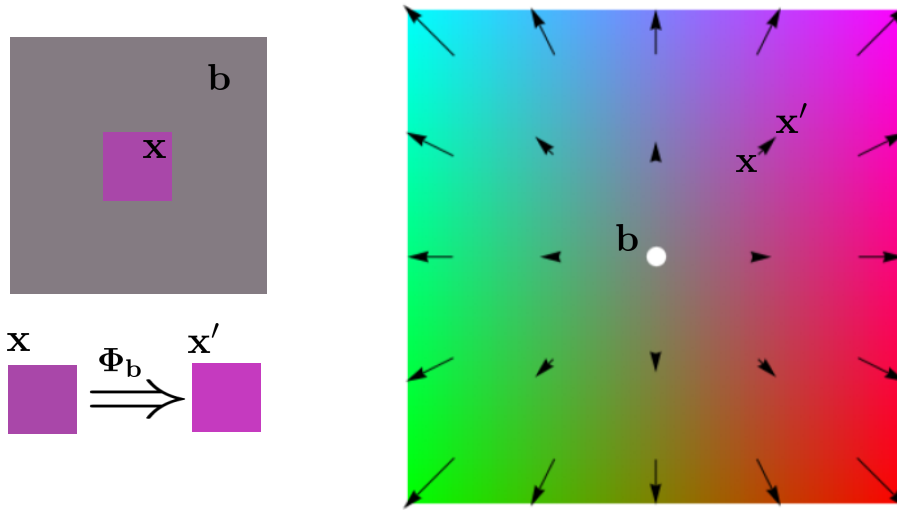
## 1.6. Espacio de colores y sus coordenadas

Fue Maxwell quien demostró que la cromaticidad de un estímulo vive en un espacio de tres dimensiones [citar J. C. Maxwell 1860]. Basado en teoría de Young-Helmholtz del color dio pie al nacimiento de las coordenadas **RGB** utilizadas hoy en día para expresar colores en cualquier pantalla. Uno de los problemas prácticos que tiene expresar colores en estas coordenadas es que dependen del dispositivo que utiliza para mostrarlos. Diferentes pantallas pueden emitir diferentes espectros para las mismas coordenadas **RGB**.

Otro problema es que, si bien las longitudes de onda del rojo, verde y azul se acercan a los picos de absorción de los conos tipo L, M y S respectivamente, estas no coinciden precisamente. Utilizando a las curvas de absorción de los conos es posible definir las coordenadas **LMS** del espacio de colores. Prácticamente, expresar cromaticidades en estas coordenadas nos permite variar independientemente la cromaticidad y luminosidad del estímulo, al estar estas cualidades relacionadas con combinaciones lineales de las coordenadas **L**, **M** y **S** [citar Krauskopf, J., Williams, D. R. and Heeley, D. W.].



Si bien las coordenadas *LMS* permiten representar ciertas características de estímulos cromáticos con facilidad, no significa que sean las coordenadas más convenientes para tratar con la inducción cromática. Siguiendo esta línea de razonamiento en un trabajo anterior se demostró que existen coordenadas en el espacio de colores denominadas "coordenadas perceptuales", en las cuales el efecto de inducción cromática puede describirse como un desplazamiento homogéneo e isotrópico en el espacio de colores [7]. En la Fig. (1.7) se muestra esquemáticamente cómo se ve el efecto de inducción cromática en las coordenadas perceptuales.



**Figura 1.7:** Esquema pictórico del efecto de inducción cromática en las coordenadas perceptuales. La cromaticidad de un estímulo  $\mathbf{x}$  se percibe como un color diferente  $\mathbf{x}' = \Phi_{\mathbf{b}}(\mathbf{x})$  debido al efecto del *entorno*  $\mathbf{b}$ . La función que expresa el desplazamiento en la percepción  $\Phi_{\mathbf{b}}$ , en coordenadas perceptuales depende únicamente de la distancia entre  $\mathbf{x}$  y  $\mathbf{b}$ . Geométricamente este efecto se ve en la imagen de la derecha. La cromaticidad del estímulo está representada por la base de la flecha. La cromaticidad del *entorno* está representada por el punto blanco. El color percibido debido a la interacción entre el estímulo y el fondo está representado por la punta de la flecha. La propiedad de homogeneidad del efecto se muestra como una simetría de rotación debido a la radialidad del efecto. El efecto de isotropía se hace evidente al cambiar de *entorno*  $\mathbf{b}$ , donde las flechas se moverían rígidamente con la posición del punto blanco.

Por simplicidad, en esta tesis utilizaremos estas coordenadas para el desarrollo teórico del Capítulo 2.

## 1.7. Motivación

Los objetivos del presente trabajo son:

- Desarrollar una descripción teórica del proceso de inducción cromática que contenga parámetros neuroanatómicos y neurofisiológicos de las redes neuronales subyacentes, cuyos valores puedan ser determinados con experimentos comportamentales.
- Diseñar y llevar a cabo los experimentos comportamentales en una población de voluntarios tricrómatas.



---

En este trabajo de licenciatura desarrollamos el primer objetivo, mientras que el segundo fue desarrollado de manera preliminar, como prueba de concepto. Los experimentos y el análisis serán realizados de manera exhaustiva durante la tesis de maestría.