

EL FUNCIONAMIENTO HOLONOMICO DEL CEREBRO

KARL H. PRIBRAM Y
J. MARTÍN-RAMÍREZ*
Universidad de Stanford

A holonomic model of brain functioning is presented, based on recent neurophysiological and psychological data. According to the model, the brain partakes of both computer and optical information processes. The paper reviews the state of the model, and then presents the basic ideas related to several types of holography. A model of a possible neural hologram is discussed, including the neurophysiological evidence.

CONTENIDO

1. *Introducción*
 - 1.1 *Mente y Cerebro*
 - 1.2 *Localizacionismo y equipotencialidad*
 - 1.3 *Cerebros y ordenadores*
 - 1.4 *Cerebro y sistemas ópticos procesadores de información*
2. *La holografía*
 - 2.1 *Su descubrimiento*
 - 2.2 *El holograma simple*
 - 2.3 *Diferencias entre fotografía y holografía*
 - 2.4 *Los hologramas de Fresnel y de Fourier*

* Dirección: J. Martín-Ramírez, Neuropsychology, Department of Psychology, Stanford University, Stanford, California 94305, USA.

- 2.4.1 Los hologramas de Fresnel
 - 2.4.1.1 Holograma de referencia
 - 2.4.1.2 Holograma de reconocimiento
 - 2.4.1.3 Holograma de asociación
 - 2.4.2 Los hologramas de Fourier
3. *Un modelo de holograma nervioso*
 4. *El funcionamiento cerebral*
 - 4.1 Planteamiento
 - 4.2 Propiedades de almacenamiento
 - 4.3 Propiedades de procesamiento
 - 4.4 La distribución de la información
 5. *La teoría holonómica*

1. INTRODUCCION

1.1 *Mente y Cerebro*

Uno de los principales problemas —el más importante quizá que se plantea la biología, en cuanto ciencia de la vida— es el de la naturaleza de la propia vida. Toda posible explicación del fenómeno vital exige ineludiblemente el planteamiento de la existencia de un "alma" —la *psyche aristotélica*— o mejor, si se prefiere utilizar una terminología más afín a la actual psicología, de una "mente" y la explicación de sus propiedades. El enfoque mecanicista que intenta explicar su naturaleza mediante un reduccionismo físico-químico se muestra a todas luces insuficiente. Las operaciones de los organismos no pueden reducirse a las meras propiedades físico-químicas de los elementos que los componen, al igual que el agua es algo más que la suma de las propiedades del oxígeno y del hidrógeno que la componen. Todo ser vivo, pues, es algo más que la suma de sus átomos y de sus interacciones. Una adecuada explicación de su naturaleza exige recurrir a un nivel de organización más comprensiva jerárquicamente que el mero nivel físico-químico o incluso, por lo que a la vida humana se refiere, a un enfoque transorgánico, transbiológico (Martín-Ramírez, 1974, 1975a, 1978a).

Más el hecho de que la mente trascienda el mero nivel biológico —que no pueda comprenderse totalmente en solo términos de estructura orgánica— no implica que no pueda conocerse nada de ella desde una perspectiva biológica. Por el contrario, su organización

refleja, al menos parcialmente, como demuestra experimentalmente la evidencia neurofisiológica, la organización física del cerebro. De ahí la importancia de plantearse cuál es la naturaleza de las relaciones entre el cerebro y la mente y en qué medida la estructura y organización del sistema nervioso refleja la organización mental.

Las presentes páginas, basadas en los considerables datos neurofisiológicos aportados recientemente por nuestro Laboratorio de Neuropsicología en la Universidad de Stanford, entre otros, tienen como propósito exponer una plausible explicación de la naturaleza del cerebro en su relación con la mente; más en concreto, de la organización y el funcionamiento cerebrales, en cuanto se relacionan con las observaciones comportamentales del organismo en el que funciona el cerebro. Como su nombre lo indica, la teoría *holonómica* que patrocinamos es una teoría holística que responde a los intereses de la Gestalt y a los problemas existenciales y trascendentes. No obstante, se arraiga en disciplinas tales como la Informática, la Teoría de la Computación y el Análisis de Sistemas y, en cuanto tal, tiende a expresar sus datos en una precisa formulación matemática. Aunque dada su amplitud presenta implicaciones filosóficas (Pribram 1965, 1971a, 1971b, 1975) su cuerpo de doctrina concierne a la relación de niveles nerviosos, comportamentales y experimentales. Confiamos que sirva para hacer desaparecer el conflicto entre procesos analíticos y procesos holísticos, una oposición que nos parece insostenible en cuanto que ambos tipos de procesos ocurren en el cerebro en una integración coordinada con la percepción. Dado el estado actual de los conocimientos, la teoría holonómica ha de ser por necesidad primariamente inductiva. Apoyada en una sistematización de los datos disponibles, se organiza en una serie de modelos iniciales basados, analógica o metafóricamente, en los conocimientos más recientes sobre organizaciones físicas, biológicas y sociales. La formación de un cuerpo coherente de conocimientos científicos fruto de un esfuerzo más comprensivo irá completando paulatinamente este bosquejo inicial durante las próximas décadas.

1.2 Localizacionismo y equipotencialidad

Una de las observaciones más interesantes al estudiar el sistema nervioso (S.N.) consiste en la precisión con que se conectan entre sí sus distintas áreas, y su minuciosa correlación topográfica con las diversas partes del cuerpo. *Grosso modo*, la localización de las conexiones nerviosas permite predecir la localización de sus funciones, tal como frecuentemente nos confirma la experiencia. Por ejemplo, cualquier órgano de los sentidos proyecta a áreas cerebrales concretas mediante sus propias vías nerviosas; y cuando dichas áreas cerebrales son estimuladas o lesionadas, se observa una correspondencia entre

proyección anatómica y la función sensorial (Martín-Ramírez, 1975b). Sin embargo, no siempre resulta fácil asignar una función precisa a un área anatómica concreta. Más aún, Karl Lashley (1950) llegó a sugerir que la anatomía puede representar un mero residuo vestigial de alguna previa organización funcional filogenética, de manera similar a como nuestro apéndice vermiforme representa un primitivo órgano funcional del aparato digestivo... El problema puede plantearse de la siguiente manera: "¿existe una correspondencia directa entre cada *bit* de información sensorial, fragmento de la experiencia total, una área cerebral concreta o, por el contrario, se distribuye igualmente por toda la estructura cerebral?"

Varios experimentos han demostrado que amplias destrucciones de la organización anatómica cerebral no han acarreado las severas alteraciones funcionales que serían de esperar, caso de que tal organización anatómica precisa estuviera encargada de funciones concretas. Lashley (1950) mostró que tras lesionar más del 80% de la corteza visual de una rata, ésta no perdía su capacidad de dar respuestas correctas; Galambos, Norton y Frommer (1967) obtuvieron similares resultados negativos en gatos tras lesionar el 98% de sus vías ópticas; y Chow (1968) combinó ambos experimentos en uno simultáneo, encontrando igualmente un efecto muy escaso sobre el reconocimiento visual.

Esto no significa que ninguna lesión cerebral tenga efecto funcional alguno. Cuando ocurren en áreas de proyección sensorial, por ejemplo, producen *scotomata* en los correspondientes campos receptores sensoriales. Mas si los tests se llevan a cabo en las zonas que se mantienen intactas, apenas se observaría alteración sensorial alguna. Así, en el hombre, la hemianopia e incluso *scotomata* mayores no disminuyen el mecanismo de reconocimiento. Y en el mono la respuesta a los estímulos visuales permanecía intacta incluso tras pequeñas lesiones punteadas, salpicadas a lo largo de la corteza cerebral, cuya irritación se reflejaba en alteraciones de la actividad eléctrica (Kraft, Obrist y Pribram, 1960). Por tanto, la organización nerviosa restante, no lesionada, parece capaz de funcionar haciendo las veces del "todo" previamente existente. Así se refleja el principio de equipotencialidad enunciado por Lashley en su teoría de la memoria: la memoria se registra ubicuamente a lo largo y ancho del cerebro; utilizada la intensidad del recuerdo, pues, depende de la cantidad de cerebro. La información recibida por los sentidos se distribuirá más allá del alcance de los sistemas de proyección.

La pregunta siguiente será: ¿Cómo se lleva a cabo esta distribución? Y es precisamente en su respuesta donde empezará a vislumbrarse la relevancia de la holografía como posible explicación de la organización del sistema nervioso: al igual que en un holograma

—ya veremos más adelante en qué consiste— la información recibida en el cerebro se almacena ubicuamente en la matriz cerebral.

Experimentos de nuestro laboratorio —la ablación de amplias zonas cerebrales en monos —no ocasionó de por sí disminución en la memoria, en los aprendizajes o en tareas de reconocimiento (Pribram 1971a). Esto parece demostrar que la memoria y el aprendizaje tienen una representación cortical múltiple; en otras palabras, que la información recibida se almacena en el cerebro de manera redundante, de tal modo como la ablación quirúrgica de una zona cortical no distorsiona el mensaje almacenado en otra. Mas un almacenamiento redundante no significa un almacenamiento holográfico. El sistema redundante puede compararse a un archivo con gran cantidad de fotocopias de una misma hoja. Si desaparece parte de dicho archivo, lo cual sería análogo a la ablación quirúrgica de una zona cerebral en nuestro experimento anterior, seguimos disponiendo del mensaje incluido en la hoja fotocopiada, aún existente en el resto del archivo. Sin embargo, si lanzamos al aire las fotocopias y las rompemos en trozos irregulares, aunque posteriormente las volvamos a reunir y pegar de manera aleatoria, es decir, sin poner atención al modo u orden en que lo hacemos, por mucho que continuemos teniendo de manera redundante la misma información que antes, el mensaje que ahora obtenemos no será en modo alguno congruente: no podremos entenderlo. Esto último no hubiera ocurrido si su almacenamiento, en vez de ser redundante, hubiera sido holográfico: entonces, por mucho que hubiéramos barajado las hojas, o por muchos trozos que hubiéramos hecho de manera aleatoria en el archivo holográfico, seguiríamos teniendo el mensaje entero, pues éste no depende de la relación entre las distintas partes, sino que reside en cada una de ellas. Así, pues, si el cerebro funcionara holográficamente, el almacenamiento de la información recibida no solo no se vería afectado por la ablación de un área cortical, como ha mostrado nuestro experimento, sino tampoco por una mezcla aleatoria de su anatomía.

Pues bien, este "barajar" desordenadamente diversas zonas cerebrales y observar sus efectos funcionales ha sido precisamente la tarea que llevó a cabo Paul Pietsch (1972) mediante secciones corticales en salamandras. Si su cerebro funcionara holográficamente, tal "barajamiento" cerebral no afectaría su conducta. Tras más de 700 operaciones, añadiendo, quitando, rotando y revolviendo de las más diversas maneras las distintas áreas del S.N., no observó desórdenes en su programación funcional, en su conducta. Si quería cambiar ésta, lo que tenía que aportar no era una nueva anatomía, sino una nueva información. En una palabra, al igual que ocurre en el holograma, el significado de los mensajes estaba contenido dentro de las diversas partes cerebrales, y no esparcido entre sus relaciones.

Mas los resultados fueron aún más llamativos cuando Pietsch transplantó el cerebro de un renacuajo dentro del cráneo de una salamandra. Mientras que la salamandra muestra tradicionalmente una conducta predatoria en relación con el gusano *tubifex*, el renacuajo, por el contrario, es simbiótico al mismo: utiliza su boca para remover las algas existentes a los lados del gusano sin dañarle. Pues bien, la salamandra con cerebro de renacuajo imitaba al renacuajo: observada en más de 1.800 ocasiones, la salamandra no intentó atacar al gusano ni una sola vez. El trasplante del cerebro de un animal herbívoro había llevado consigo a la salamandra una conducta pacífica, almacenada de modo holográfico. Estos experimentos, pues, adelantémoslo ya desde ahora, parecen apoyar la hipótesis holográfica del almacenamiento de información en el cerebro.

1.3 Cerebros y ordenadores

Una alternativa a los argumentos filogenéticos precedentes puede ser el intentar ofrecer una analogía adecuada con los actuales sistemas de procesamiento de datos. Hace algún tiempo ocurrió en nuestro laboratorio la historia siguiente: conseguimos un nuevo ordenador a cambio del que estábamos utilizando hasta entonces. Un par de días antes de su cambio, nos dimos cuenta de que una colección de datos sobre pacientes con lobotomías frontales que nos interesaba guardar estaba almacenado en un sistema adaptado al viejo ordenador. Tratamos de procesarlos rápidamente en cintas adecuadas, objetivo que logramos casi por completo en los dos días que quedaban. Pero, cuando vinieron los técnicos a desmontar y llevarse el viejo aparato, aún quedaba por procesar una pequeña parte, por lo que les rogamos retrasaran la operación durante dos o tres horas que considerábamos necesarias para ultimar nuestro trabajo de grabación. Mas, ante nuestra sorpresa, su respuesta fue: "no se preocupen y sigan procesando sus datos; nosotros empezaremos a desmontar el ordenador de tal manera que no entorpeceremos su tarea". Nuestro proceso de datos continuó, en efecto, sin interrupción alguna, en el ritmo al que estábamos acostumbrados, y, además, nos sirvió para observar la equipotencialidad del cerebro electrónico que nos había prestado un servicio tan excelente.

¿Por qué no pensar en la posibilidad de que nuestros cerebros biológicos puedan organizarse de manera similar a un ordenador, es decir, a un instrumento de propósito general que, conectado adecuadamente al medio y provisto de una programación inicial, pueda llevar a cabo programas complejos con una parecida equipotencialidad? Los principios fundamentales de operación de ambos cerebros —el biológico y el electrónico— parecen ser lo suficientemente similares como para sugerir tal explicación. En otras publicaciones

hemos presentado evidencias neurofisiológicas y psicológicas en apoyo de esta posibilidad, comentando también las diferencias entre los cerebros biológicos y los ordenadores (Pribram 1971a, Martín-Ramírez 1978b).

Una de las divergencias entre ambos es el problema de la especificidad de las conexiones. Por lo general los ordenadores son procesadores primariamente en serie y por tanto analíticos: un acontecimiento lleva a otro. El cerebro es un *procesador en paralelo*, y por tanto holístico: muchos hechos relacionados tienen lugar simultáneamente.

No han faltado intentos de imitar el funcionamiento del cerebro humano mediante ordenadores, utilizando programas con un *hardware* altamente interconectado, denominado de "configuraciones en red aleatoria"; así Neisser (1967) logró una aproximación al aspecto constructivo de la percepción humana. Mas esto no se ha conseguido respecto a las características generales del sistema perceptivo, ni a la correspondencia con la especificidad anatómica del sistema humano en el que ordenan topológicamente las distintas proyecciones sensoriales. Estas limitaciones del *hardware* han ido apagando el entusiasmo de aquellos que pensaban que los actuales ordenadores eran buenos modelos del cerebro humano, y, en contrapartida, encendiendo la ilusión de aquellos otros a quienes les gustaría rechazar de plano el uso de analogías mecánicas como explicación del sistema nervioso. En una palabra, las similitudes entre cerebro y ordenadores solo ofrecen una explicación parcial del funcionamiento cerebral.

1.4 *Cerebro y sistemas ópticos procesadores de información*

Otra posible interpretación sería un tipo de organización que, junto con la aportación de los ordenadores existentes en la actualidad, ofreciera un proceso en paralelo. Este requisito lo cumple una serie de sistemas ópticos —lente, prisma, difracción...— que suelen conocerse como "sistemas ópticos procesadores de información", para distinguirlos de los sistemas digitales —ordenadores— a través de los que se procesa información programable. En los sistemas ópticos las "conexiones" están formadas por vías atravesadas por una luz muy poco semejante físicamente a la energía electroquímica característica del cerebro y del ordenador. De ahí que la posible analogía haya de entenderse desde un punto de vista ciertamente restrictivo. Lo que nos interesa más bien es la analogía entre las vías utilizadas por la energía, la interacción entre ellas y la organización de su información.

La esencia de los sistemas de información óptica es su potencial para construir imágenes, en contraste con el potencial programador

característico de los ordenadores. Pero ni los programas, ni las imágenes en cuanto tales, residen en el sistema que procesa la información, sino son configuraciones que la constitución del sistema hace posibles. Ambas pueden almacenarse fuera de sus respectivos sistemas procesadores. Cuando esto ocurre, no parece existir semejanza alguna entre la imagen o el programa y el sistema en el que su procesamiento tiene lugar, ni con ningún hecho registrable que ocurre durante el mismo. Esto se explica dado que la topografía de las imágenes y de los programas son representaciones del proceso y, en cuanto tales, está sujeto a transformación. La tarea del científico consiste en especificar qué transformaciones ocurren entre la imagen y el sistema de información óptica y entre el programa y el ordenador. La aplicación de estas analogías a la función cerebral es eficaz en cuanto que la descripción matemática de tales transformaciones es común tanto al proceso de información de los sistemas óptico y de ordenadores, cuanto al del cerebro biológico. Si además se identifican los componentes físicos responsables de las transformaciones, será posible construir un modelo cerebral y posteriormente comprobar su validez deductivamente, mediante experimentos adecuados. Aunque existen dicotomías en el cerebro —por ejemplo, entre sus porciones posterolaterales, basadas en una sensación somatotópica, y visual, y los sistemas frontomediales (límbicos) organizados más bien alrededor de sensaciones olfatorias, y auditivas (Pribram 1960, 1969)— estas dicotomías, sin embargo, no son exclusivas; así, existen muchos procesos en serie relacionados con la construcción de imágenes (p. ej., el examen visual de un cuadro) y de procesos programados en paralelo (p. ej., la dirección de una orquesta). El hecho de que los datos psicobiológicos distingan claramente entre imágenes y programas —son construcciones claramente diferentes— sugiere la conveniencia de tener en cuenta ambos a la hora de comprender comprensivamente la función psicológica.

A diferencia de los programas, las imágenes pueden comprenderse en su totalidad incluso tras breve exposición a las configuraciones de energía que representan; más aún, tienden a valorarse según un criterio de bondad basado en la estructura de la redundancia de sus componentes. Por su parte, los programas no poseen tales criterios internos de bondad; un programa será bueno si funciona, es decir, si es compatible con el ordenador; y será mejor si funciona más rápidamente. Cuando se aplican criterios estéticos, como puede ocurrir en una composición musical, éstos pertenecen más bien a su propiedad de producir imágenes. En resumen, la construcción de imágenes sigue los principios de la Gestalt, y la programación los de la lingüística. Ambos han ganado precisión y un nuevo nivel de comprensión gracias a la medida de información y al concepto de procesamiento.

La investigación de los detalles de la función cerebral y de los procesos psicológicos en términos de procesos de información de tipo programador está aceptándose de manera razonable desde hace escasamente un ventenio. Y la comprensión de la función cerebral en términos del proceso informador como un sistema óptico que lleva a la formación de imágenes, es una empresa aún más reciente. Mas a pesar de su relativa novedad, ya contamos con un cuerpo de evidencia nada despreciable que muestra cómo está organizado el cerebro para construir imágenes.

2. LA HOLOGRAFIA

2.1 *Su descubrimiento*

Antes de ofrecer una serie de evidencias neuropsicológicas en apoyo de una posible organización holonómica del cerebro, hemos de explicar en qué consiste la técnica holográfica tomada como modelo.

La holografía es una ciencia reciente. Se inicia en 1947, cuando un ingeniero eléctrico húngaro, Dennis Gabor, descubre "accidentalmente" un proceso inédito para grabar imágenes, con mejor información que las ordinarias placas fotográficas. En aquel tiempo Gabor estaba intentando aumentar el poder de resolución de los microscopios electrónicos mediante la técnica de reconstrucción de frentes de ondas¹.

El propio Gabor nos relata un descubrimiento de los principios básicos de la holografía con las siguientes palabras:

En 1947 estaba preocupado por cómo mejorar el poder de resolución del microscopio electrónico... Sabíamos que no podían fabricarse lentes electrónicas perfectas. De ahí el que nos planteáramos cómo convertir las fotografías algo borrosas del microscopio electrónico, restaurando la imagen mediante un proceso óptico. Si

¹ Este ejemplo permitirá comprender, en palabras sencillas, en qué consisten los frentes de ondas y su interferencia: si arrojamos una piedra a un estanque, se producirán una serie de olas que formarán círculos concéntricos que se alejan progresivamente. Si arrojamos dos piedras idénticas en diferentes lugares del estanque, obtendremos dos series similares de olas que, en su expansión, llegarán a interferir mutuamente. Entonces, si las crestas de ambas ondas coinciden, se producirá una ola mayor con una altura doble de la normal. Si, por el contrario, la cresta de una coincide con el valle de otra, se anularán mutuamente, produciéndose una zona de agua serena, en calma. De hecho ocurrirán todo tipo de combinaciones posibles entre ambas, y el resultado final será una mezcla compleja de ondas que se conoce con el nombre de "configuración de interferencia".

La apertura de una lente imperfecta se abre más allá de un cierto punto, sólo se obtiene una mancha borrosa que no ofrece la entera información del objeto, sino solo su intensidad; se pierde la información de fase, al no existir nada con qué compararla. De ahí que el primer paso consistiera en añadir al rayo luminoso procedente del objeto, un segundo rayo... ahora conocido como "rayo de referencia". El nuevo paso esencial fue el descubrimiento del principio de reconstrucción, que se me ocurrió un día de Pascua de 1947.

Así, antes de la demostración práctica del uso de interferencias en la reconstrucción de imágenes, Gabor (1948) sugirió matemáticamente la forma de producir tales imágenes: una luz coherente¹ y su refracción por el objeto podría producir interferencias que almacenarían no solo la amplitud, sino también la información espacial del objeto proyectado (su fase espacial) pudiendo utilizarse posteriormente para la reconstrucción de la imagen original.

La publicación de los descubrimientos de Gabor no llamó en un principio excesivamente la atención, pues dada la pobreza de sus resultados —utilizaba luz de una lámpara de arco de mercurio, no absolutamente coherente, aunque su foco era muy reducido (unos pocos milímetros) y se emitía en bandas espectrales estrechas que no constituían un espectro continuo—su aplicación parecía muy limitada y su trascendencia, por tanto, solo relativa. Hubo que esperar a que los años 70 aportaran el descubrimiento de los rayos laser, fuente de luz concentrada y auténticamente coherente, y los trabajos de dos ingenieros electrónicos de la Universidad de Michigan —Emmet Leith y Juris Upatenieks— para que se reconociera al holograma la importancia que realmente tiene; que le valió a su descubridor, Dennis Gabor, el Premio Nobel de Física 1971.

Con el paso de la holografía electrónica a la holografía óptica, el holograma está en camino de convertirse en un medio portador de información "total" de ilimitada utilidad tecnológica: reconstrucción de documentos y fotografías deterioradas o borrosas, mejora de electronmicrografías, representaciones fotográficas y cinematográficas en tres dimensiones, almacenamiento de información en ordenadores, exploraciones médicas en forma corpórea que permitan la observación de órganos en su verdadera dimensión tridimensional y desde diferentes perspectivas, video-teléfonos, televisión holográfica y tantos otros descubrimientos potenciales (Feeley 1979).

¹ La coherencia de la luz comporta una doble condición: (a) coherencia temporal, es decir, luz monocromática, con una sola longitud de onda; (b) coherencia espacial, es decir, luz procedente de un solo punto: fuente luminica puntual.

2.2 El holograma simple

La holografía convencional, en su forma más sencilla, es un procedimiento relativamente simple. Una luz coherente y de baja intensidad originada por un rayo laser se proyecta sobre un espejo semiopaco, dividiéndose en dos rayos distintos. Uno, llamado "rayo del objeto", atraviesa el espejo y se dirige directamente a iluminar el objeto cuya imagen holográfica desea obtenerse; su luz, reflejada en dicho objeto, se proyecta sobre una placa fotosensible existente frente al objeto. Simultáneamente el otro rayo, el "rayo de referencia", se dirige hacia la placa que se va a impresionar pasando por una serie de espejos que le permiten interaccionar con la luz del primer rayo, reflejada en el objeto. La convergencia de ambos rayos de luz coherente —el procedente del espejo y el reflejado por el objeto iluminado— forman una imagen compleja por interferencia, que queda impresionada en la placa. Una vez revelada ésta mediante las normales técnicas fotográficas, se obtiene una imagen denominada por Gabor "holograma" (del griego *holos* = entero) es decir, "mensaje completo", porque contiene toda la información necesaria para reconstruir la imagen entera en contraposición con la fotografía ordinaria, o "mensaje de luz".

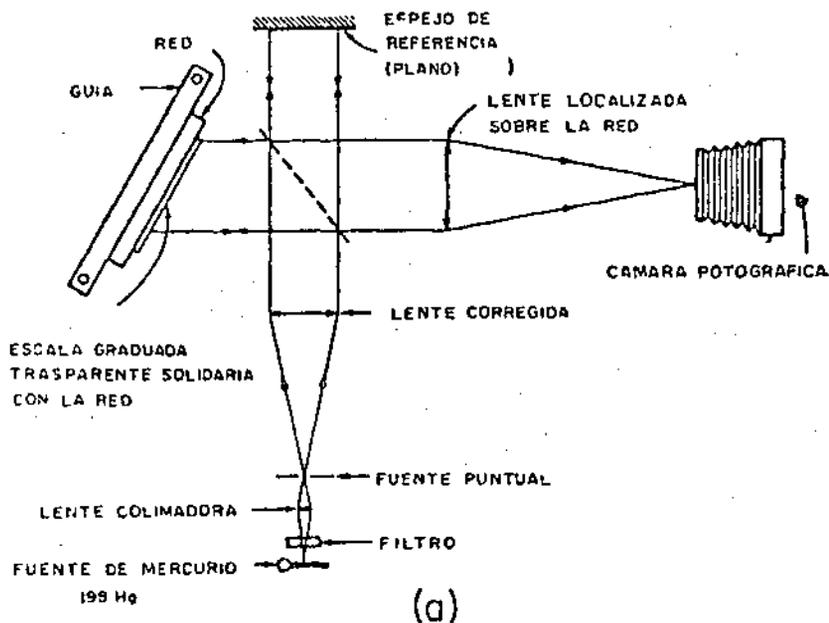


FIGURA 1 — Esquema del Método para producir hologramas del tipo estilizado por Gabor.

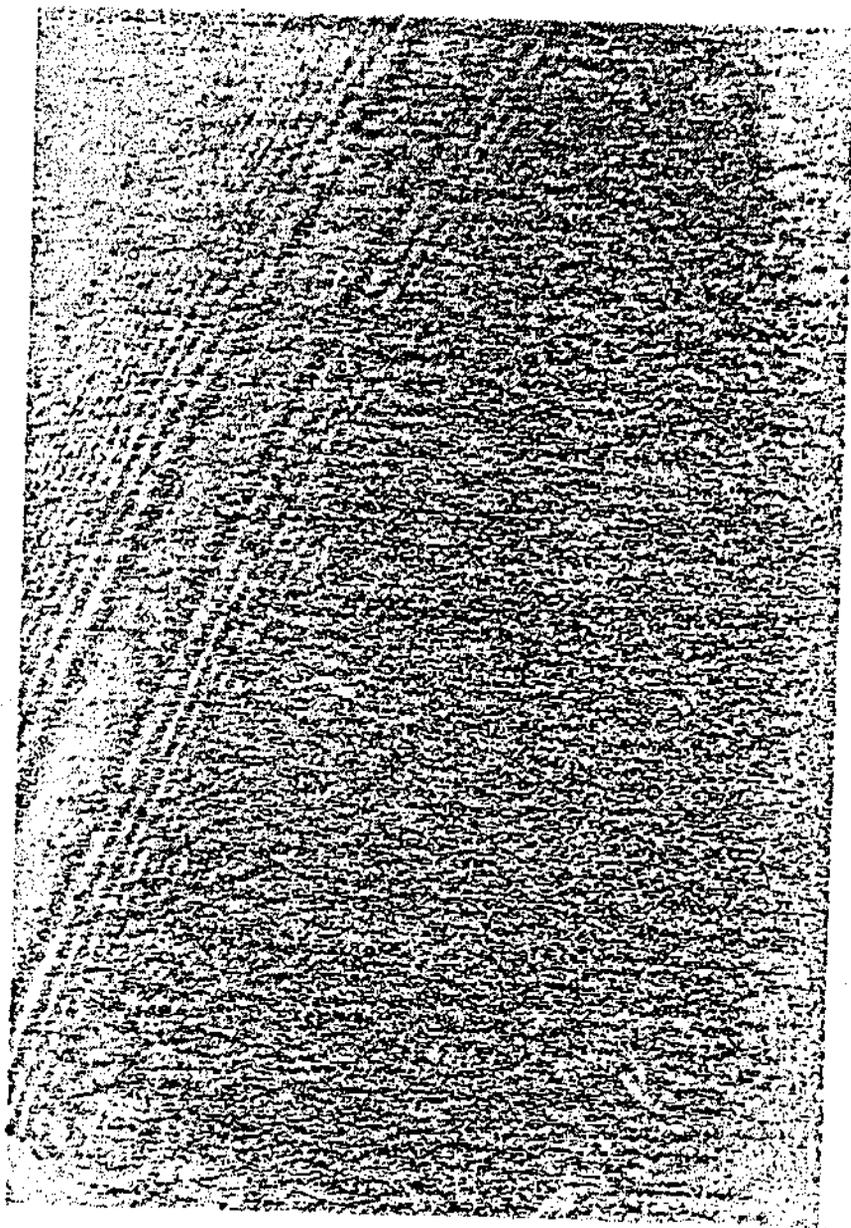


FIGURA 2 — Impresión de una placa holográfica. No se ve imagen alguna. A pesar de las aparentes diferencias en las distintas partes de la placa, se reconstruye esencialmente la misma imagen en cualquier parte de ella.

A simple vista el holograma muestra muy poca semejanza con el objeto retratado; no es sino una placa grisácea de diversos tonos, como un negativo algo más borroso de lo normal. Es el mero registro de la interferencia de los dos rayos convergentes. Sin embargo, cuando un nuevo rayo de referencia ilumina dicho holograma ocurre un fenómeno muy interesante. Los rayos luminosos que atraviesan la placa se transmiten selectivamente. Esta absorción selectiva de luz coherente reproduce las ondas luminosas originales que fueron reflejadas por el objeto "holografiado" sobre la placa cuando se impresionó el holograma. Un observador que reciba en su retina tales ondas luminosas las percibirá como si partieran realmente del objeto original; como si estuviera viendo el propio objeto flotando en un espacio vacío, justo detrás del holograma iluminado. Lo que realmente percibe, sin embargo, es solo una imagen virtual del mismo, una réplica tridimensional que puede verse desde cualquier ángulo e incluso puede fotografiarse con una máquina convencional. La única forma de distinguirlo del modelo original —es posible con la sola vista— es pasando la mano a través del espacio vacío donde se ve la imagen.

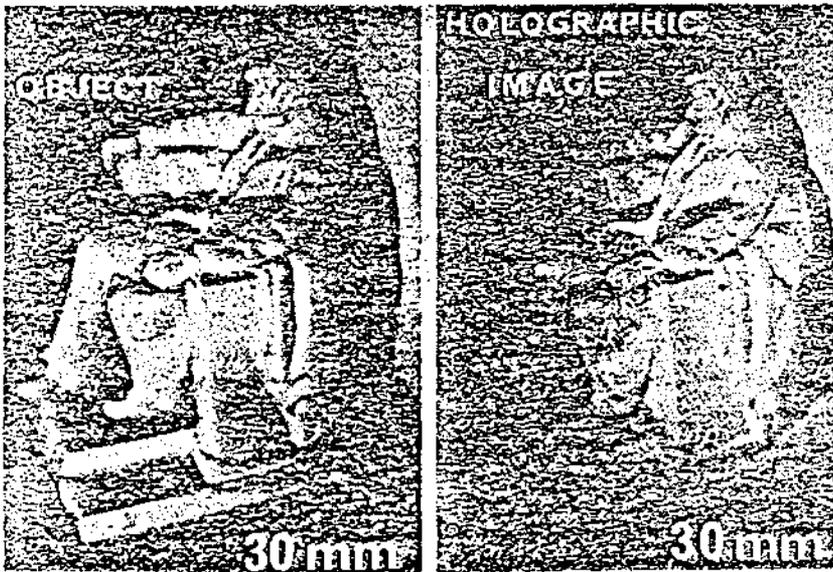


FIGURA 3 — Fotografía directa (izquierda) y fotografía de la imagen virtual del mismo objeto mediante técnica holográfica (derecha), ambas con rayos Laser.

2.3 Diferencias entre fotografía y holografía

¿Cómo se generan las imágenes en los sistemas ópticos? Una cámara registra en la placa fotográfica una copia de las intensidades

luminosas proyectadas por los distintos objetos dentro del objetivo. Cada punto de la placa almacena la intensidad de la luz procedente del punto correspondiente del campo visual. De ahí que registrado en la placa fotográfica se parezca al campo visual. Mas, por muy buena que sea una fotografía, presenta dos importantes notas diferenciales en relación con la visión real de la escena que representa: el enfoque y el paralaje. (a) Enfoque: en la contemplación de una escena real, podemos enfocar nuestra mirada a un objeto próximo, dejando desenfocados, menos nítidos, los objetos más alejados, o viceversa. En una fotografía, esto no pasa; el enfoque viene determinado por las condiciones bajo las cuales se tomó. El holograma también tiene sus limitaciones. Si observamos una escena real a través de una abertura rectangular, ésta la encuadra de tal forma que si desplazáramos demasiado la cabeza de un lado a otro, llegaríamos a perder la visión de algunos componentes de la escena que quedarán fuera del encuadre. De igual manera, el holograma fija el encuadre, y no podemos salirnos del mismo. (b) Paralaje: en la observación de una escena real, con solo mover la cabeza en el mismo plano (de arriba abajo, de derecha a izquierda), podemos ver un objeto que en una observación anterior pudiera haber quedado oculto por otro más próximo a nosotros. En la fotografía esto no es posible; por más que movamos la cabeza, la imagen fotográfica será siempre la misma. La fotografía presenta unos objetos más pequeños si en la realidad se encontraban más alejados (los bordes de la carretera tenderán a juntarse en la lejanía)... pero la impresión en nuestra retina será idéntica, sea cual fuere la posición de nuestra cabeza.

El holograma muestra propiedades en cierta medida diferentes de la fotografía. Si miramos la placa holográfica sin más (p. ej., al trasluz), en vez de observarse la clásica imagen del objeto, como sería de esperar en una fotografía normal, veremos solo una imagen borrosa, sin semejanza aparente con el objeto real. No obstante, como comentamos anteriormente, si se ilumina adecuadamente por un rayo laser, los frentes de ondas luminosas presentes en el momento de su registro se reconstruirán y, en consecuencia, detrás de la placa "holográfica" se observará una reconstrucción exacta de la imagen original, en todos sus detalles y además en tres dimensiones; es decir, con un mayor realismo que la fotografía.

A diferencia de la fotografía, el holograma también almacena información con una gran flexibilidad, ya sea temporal o permanentemente, ya sea relacionada o no entre sí. Si movemos la cabeza de un lado a otro, variará igualmente la perspectiva de cualquier objeto observado holográficamente, e incluso, si en una posición anterior un objeto ocultaba a otro, con una nueva perspectiva éste

podría aparecer por detrás de la imagen del primero, como vimos al hablar del paralaje. Además, en una escena que represente objetos en distintos planos, podremos enfocar de manera indistinta los que aparecen en uno u otro. Es decir, con solo variar ligeramente el ángulo de inclinación de la placa en relación al rayo laser, se registrará en la misma la imagen de nuevos objetos sin interferir con las ya registradas anteriormente. Y lo mismo podemos decir respecto a su observación posterior: bastará iluminar el holograma desde ángulos distintos para obtener imágenes distintas. La única limitación de la densidad de la información almacenada será la longitud de onda de la luz utilizada (cuanto menor sea ésta, mayor capacidad ofrecerá) y la calidad de la película utilizada. Si se tiene presente que el límite de difracción de un rayo laser es de un micrómetro, no resultará difícil inferir la enorme cantidad de información capaz de almacenarse en un espacio muy pequeño¹. Según una comparación gráfica de ASIMOV, en un holograma del tamaño de una cuartilla cabría toda la *Enciclopedia Británica*..., y además quedaría a salvo de raspaduras y otros desperfectos.

Este efecto, como comentamos al inicio de estas páginas, otra peculiaridad especialmente interesante es la ubicuidad con que se distribuye la imagen a lo largo y a lo ancho de la placa holográfica. A diferencia de la fotografía en la que cada punto del objeto se corresponde con uno en la placa, cada punto del holograma recibe la información "total"; es decir, de toda la imagen, proyectada y reforzada miles de veces. Así, aunque se divida el holograma en cuantas partes se quiera, siempre que se proyecta un rayo laser sobre uno de dichos fragmentos holográficos, se reconstruirá la entera imagen del objeto proyectado. En teoría no habrá una pérdida significativa de resolución en la imagen, por muy pequeño que sea el fragmento, siempre que su tamaño sea mayor que la longitud de onda del rayo laser que ilumina. En la práctica, sin embargo, si el fragmento es excesivamente diminuto, la falta de finura en la emulsión fotográfica puede causar una considerable pérdida de los detalles. Si bien permanecerá siempre lo esencial del objeto proyectado, su reproducción será cada vez menos nítida. Así, pues, aunque se raye o perfore un holograma, éste seguirá ofreciendo una imagen completa y sin ningún defecto, del objeto "holografiado". Ofrece pues, una gran resistencia al daño.

¹ Se ha llegado a almacenar holográficamente unos diez millones de bits en 1cm². La memoria holográfica almacena información a una velocidad muy superior a las cintas y discos magnéticos utilizados normalmente en ordenadores electrónicos; mientras éstos requieren décimas de milisegundos, aquella tiene lugar en cosa de microsegundos.

2.4 Los hologramas de Fresnel y de Fourier

Con el desarrollo de la técnica holográfica han ido apareciendo diversos procedimientos matemáticos para elaborar hologramas. Aunque son muchos los ya existentes, cada uno con sus propias características especialmente útiles para aplicaciones concretas, todos ellos son básicamente similares a dos tipos elementales en cuya descripción nos detendremos a continuación.

Según la distancia entre el objeto expuesto y la placa en la que se registra el holograma, podemos distinguir: (1) hologramas de campo cercano; (2) hologramas de campo lejano, y (3) hologramas de campo infinitamente lejano. Estos últimos se denominan hologramas de Fourier y los dos primeros suelen conocerse ambos como hologramas de Fresnel, si bien con mayor propiedad este nombre habría de reservarse a los segundos, es decir, a aquellos producidos por frentes de ondas esparcidos como haces de referencia.

2.4.1 Hologramas de Fresnel (sin lente): Cuando intentamos almacenar un frente de ondas luminosas en una placa fotográfica, nos encontramos con el problema de que dicha placa registra solo la distribución de la intensidad luminosa pero no la de su amplitud o configuración de distribuciones de fase. La imagen grabada es una representación estática de un frente dinámico de ondas luminosas que llega a la placa durante el proceso de exposición. Le falta la información de fase (interacciones de vecindad), y en consecuencia, es imposible re-crear el aspecto dinámico de la luz de la que proviene la imagen.

La holografía supera este problema, mediante el registro de la interferencia de dos frentes de ondas distintas. Si la placa registra la intensidad formada por la interferencia de los dos frentes de ondas luminosas superpuestos, la información almacenada es suficiente para reconstruir cualquiera de ambos frentes, con tal que el otro esté presente.

Supongamos que una fuente luminosa coherente ilumine un objeto situado cerca de una placa. El reflejo de la luz sobre el objeto producirá en la placa un frente de ondas A . Aunque lo ideal sería que dicha placa pudiera almacenar el mencionado frente de ondas A , al revelarse se observa que la imagen registrada no es proporcional al A deseado, sino a la configuración de intensidad $A^2 = AA^*$. Como mencionamos anteriormente, el frente de ondas A no puede reconstruirse de AA^* sin más, sino que necesita la aplicación de técnicas holográficas. Comentaremos alguna de ellas.

2.4.1.1 La holografía de referencia (con espejo plano) consiste en iluminar el objeto OA con un frente de ondas luminosas coherente y reflejar simultáneamente parte del haz en un espejo plano, diri-

giéndolo a la placa. Al segundo frente de ondas —“rayo de referencia” — lo denominaremos R. Cuando A y R interactúan, se superponen en una suma algebraica de componentes eléctricos y magnéticos: $A + R$. Como ambos están generados por la misma fuente luminosa, tendrán la misma frecuencia. Se formará una interferencia estable cuya intensidad es registrada en la placa: $(A + R)(A + R)^*$. Si ésta es transparente, A y R continuarán propagándose independientemente en unos frentes de ondas que podemos denominar “configuraciones o patrones de propagación”, o mejor, con su término inglés *departure patterns*.

Si en ausencia del objeto OA, el rayo de referencia R ilumina la placa revelada, el *departure patterns* será igual al producto del frente de ondas procedente del rayo, atenuado en cada punto por el coeficiente de transmisión de la placa en dicho punto; o, lo que es igual: $R(A+R)(A+R)^*$, que puesto en términos matemáticos sería: $R(|A|^2 + |R|^2) + A|R|^2 + A^*RR$. El primer término de la expansión describe la onda de referencia R, atenuada por una cantidad $|A|^2 + |R|^2$. El segundo es la copia reconstruida del frente de ondas deseado A, atenuado por una cantidad $|R|^2$. Este frente de ondas tiene todas las propiedades del original presente durante el proceso de exposición; así, se entiende el porqué una persona que mire la placa “vea” el objeto OA, aunque éste no esté realmente presente. La imagen reconstruida, que se conoce como “imagen fantasma” aparece en tres dimensiones y muestra todas las demás propiedades que podían haberse visto durante la exposición, al ser el frente de ondas reconstruido una copia exacta de A. El último término describe el ruido introducido en el sistema por el proceso holográfico. (Si se hubiera almacenado directamente el frente de ondas A, no se habría producido el ruido y la imagen reconstruida se habría formado directamente a partir de la imagen almacenada).

Imaginemos ahora que durante el proceso de reconstrucción hayamos quitado el espejo, en vez del objeto, como ocurría en el caso del párrafo anterior. Entonces el *departure patterns* habría sido $A(A+R)(A+R)^* = A(A^2 + |R|^2) + R|A|^2 + R^*AA$. Es decir, en este caso la onda de referencia está reconstruida (segundo término), el frente de ondas A atenuado (primer término) y también se produce ruido. Hay por tanto una simetría natural entre los dos frentes de ondas del sistema.

2.4.1.2 La holografía de reconocimiento (con espejo esférico) es una ligera modificación del holograma de referencia anteriormente descrito: en vez de usar un espejo plano para producir la onda de referencia, utiliza un espejo esférico que enfoca la luz reflejada hacia un punto P, situado junto a la cara exterior de la placa. Una vez revelado este holograma, aparecen dos *departure patterns* diferentes,

dependiendo de cómo esté iluminado el holograma. Si, una vez ausente el objeto, se ilumina el holograma solamente con la luz reflejada por el espejo, se reconstruirá el frente de ondas A. Mas si se quita el espejo y se utiliza el objeto para iluminar el holograma, se reconstruirá el frente de ondas enfocado y una mancha de luz brillante se enfocará hacia el punto P, pudiendo ser detectada por un detector de luz situado en el punto P. Su detectación, al producirse solamente cuando ésta presente el OA, nos sirve para "reconocer" la presencia de objetos en tres dimensiones.

2.4.1.3 La holografía de asociación (sin espejo y con dos objetos), a diferencia de los dos sistemas anteriores, reemplaza el espejo por un segundo objeto, OB, (Fig. 4). Cuando una luz coherente ilumina ambos objetos OA y OB, se producen dos frentes de ondas, A y B. Si se expone una placa a la interferencia entre A y B, registrará estáticamente $(A+B)(A+B)^*$. ¿Y qué pasará si la placa expuesta se revela y sitúa exactamente donde estaba durante la exposición? Supongamos que hayamos quitado el objeto OA. Al iluminar OB, llegará a la placa el frente de ondas B: la distribución estática de los coeficientes de transmisión sobre la placa será $(A+B)(A+B)^*$ y su *departure patterns* $B(A+B)(A+B)^* = B(|A|^2 + |B|^2) + A|B|^2 + A^*BB$. El primer término muestra que el frente de ondas B se ha transmitido; el segundo que el frente de ondas A también se ha reconstruido, y el tercero que se ha producido ruido.

Si los objetos no envían luz a la placa holográfica, las distribuciones de intensidad $|A|^2$ y $|B|^2$ serán prácticamente uniformes en la placa incluso en distancias de milímetros. No obstante, la interferencia $(A+B)$ produce intensidades considerablemente variables incluso en distancias tan pequeñas como las mencionadas, registrándose un modelo $(A+B)(A+B)^*$ que se asemeja a un retículo de difracción muy complejo. Precisamente por esta razón el *departure patterns* es una reconstrucción del frente de ondas de A, no presente durante el proceso de reconstrucción.

La figura 5 ilustra el proceso de exposición. La luz es reflejada por dos objetos, OA y OB, iluminados ambos por un haz monocromático coherente generado por un rayo laser. A continuación se revela la placa y se sitúa exactamente donde estaba durante el proceso de exposición. Ahora, sin embargo, aunque está expuesta a la luz reflejada únicamente por el objeto OB —el OA está ausente— el observador "verá" el OA, gracias a que su frente de ondas A ha sido reconstruido por el holograma en una copia exacta del *departure patterns* presente durante la exposición, de tal manera que el objeto se nos presentará en tres dimensiones y con todas las demás propiedades vistas durante la exposición.

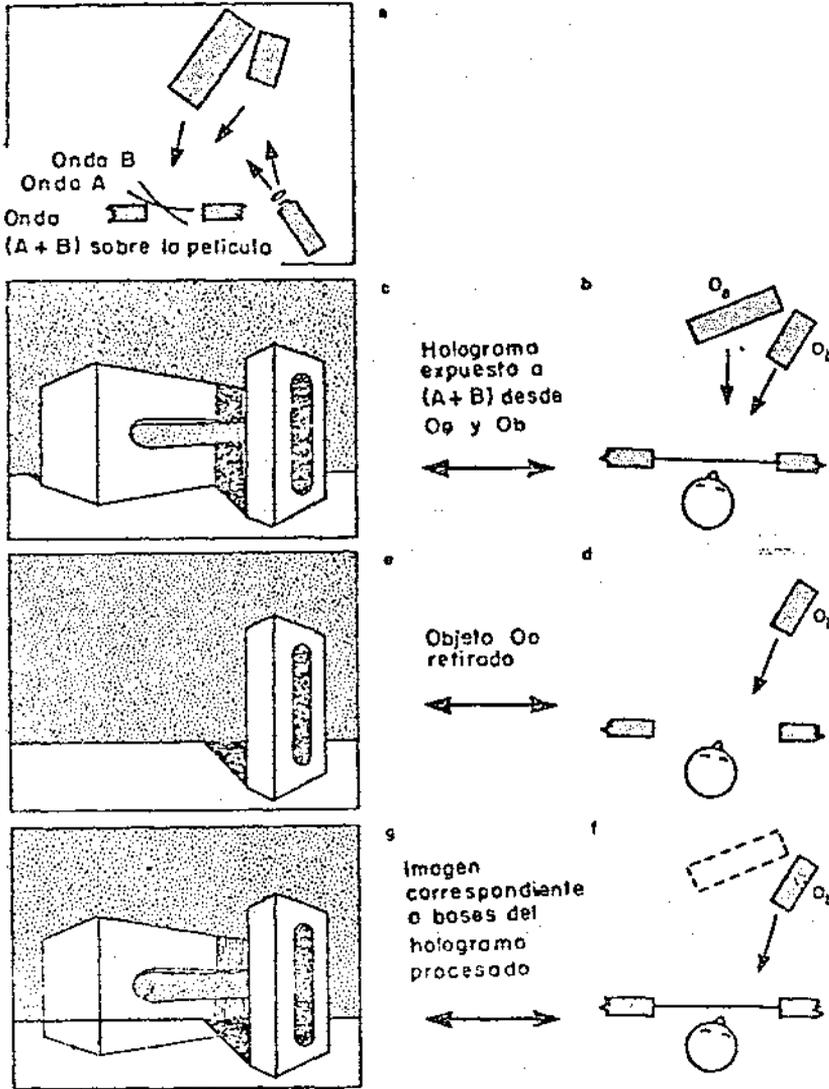


FIGURA 4 - Un hipotético experimento holográfico: a), aparato para un holograma de Fresnel; b) y c), exposición holográfica de la placa; d) y e), vista una vez han desaparecido la placa y un objeto; f) y g), imagen fantasma del objeto ausente.

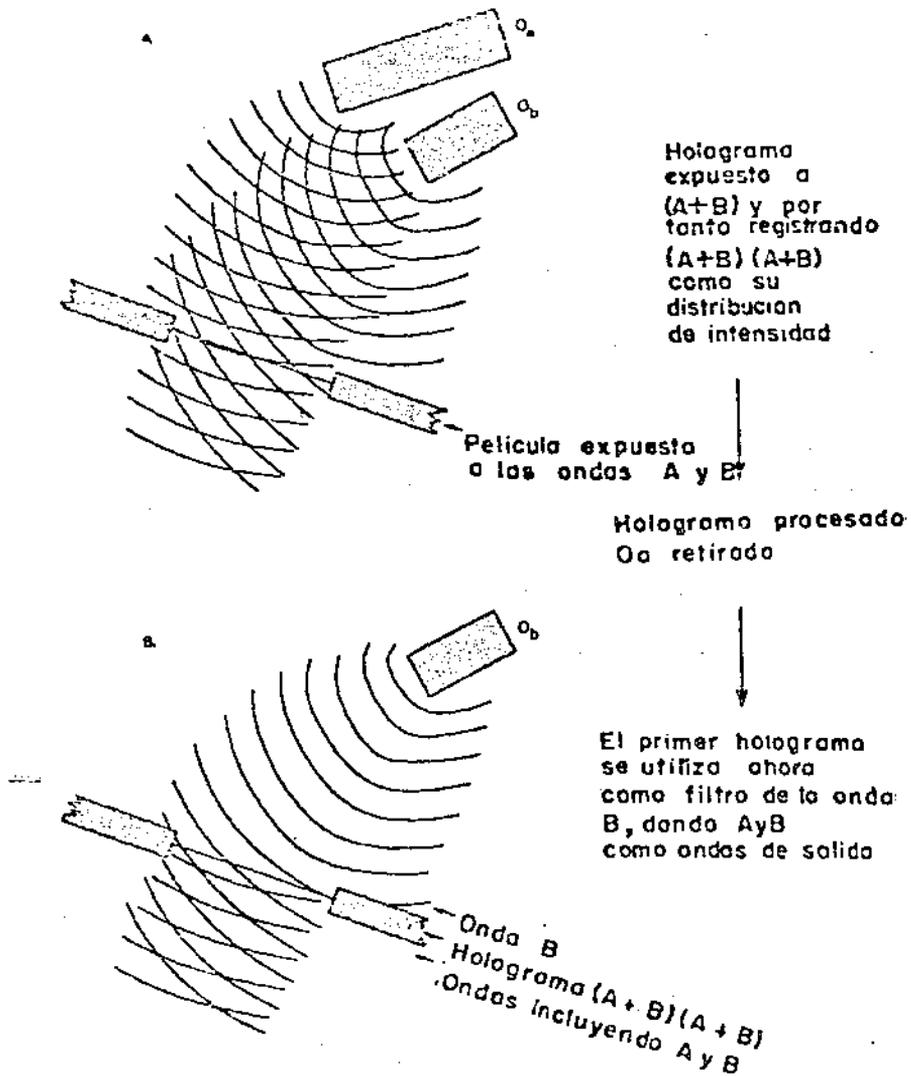


FIGURA 5 — Esquemas de ondas en procesos de creación (A) y reconstrucción (B) del holograma de Fresnel.

2.4.2 *Hologramas de fourier (sin lente)*. Hologramas de Fourier son aquellos producidos por la transformación en un campo infinitamente lejano. Este tipo de sistema óptico, que utiliza una onda de referencia coherente plana producida por lentes consiste en dos lentes esféricas situadas de tal manera que el segundo plano focal de la primera coincide con el primer plano focal de la segunda, como muestra la figura 6. Los tres planos focales de ambas lentes, de es-

pecial interés al estudio del S.N. dada su directa analogía con la red neuronal como comentaremos más adelante, se denominan: (1) plano de entrada, (2) plano de transformación, y (3) plano de salida del sistema.

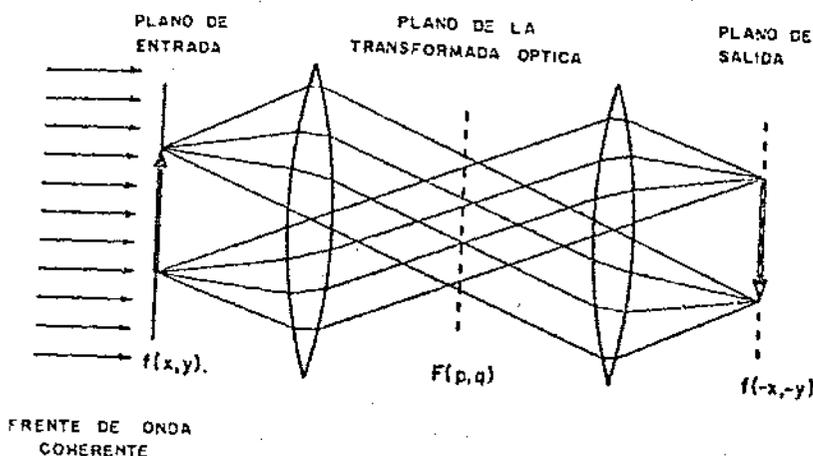


FIGURA 5 - Propiedad transformada de Fourier en una lente; la segunda lente origina una imagen invertida del objeto original.

Cuando una imagen fotográfica se pone en un plano focal de una lente esférica y se ilumina por una onda luminosa coherente, se produce una transformada de Fourier¹ en el otro plano focal de la lente (Preston, 1965). En el sistema óptico de la figura 6, esto ocurre en el plano de transformación, mas también está situada en el primer plano focal de la segunda lente esférica y, por tanto, la transformada de Fourier de la imagen aparece en el tercer plano focal de la lente o plano de salida del sistema.

Un teorema elemental del análisis de Fourier nos dice que la imagen de salida resultante de un sistema es precisamente la imagen de entrada, con la sola diferencia de que aparece bocabajo y al revés (Fig. 6). Los detalles de este proceso, similar a los hologramas sin lente descritos anteriormente, pueden encontrarse en otras publicaciones (Stroke, 1966; Tippett, Berkowitz, Clapp, Kloester y Vanderburgh, 1965; Pribram, Nuwer, Baron, 1974). Aquí solo añadamos

¹ La transformada de Fourier es una forma especial de integral convolucional con la propiedad de que una idéntica ecuación convolucional y "deconvolucional". Integrales convolucionales son ecuaciones lineales utilizadas ordinariamente para describir las interacciones de los frentes de ondas.

que para producir un holograma de una imagen determinada no es suficiente con exponer una placa al plano de transformación. La transformación de una imagen real positiva no puede almacenarse estáticamente, es decir, como una simple placa fotográfica, sino que exige una superposición dinámica de los frentes de ondas luminosas y del haz de referencia para que se produzca un holograma con la información deseada (Fig. 7).

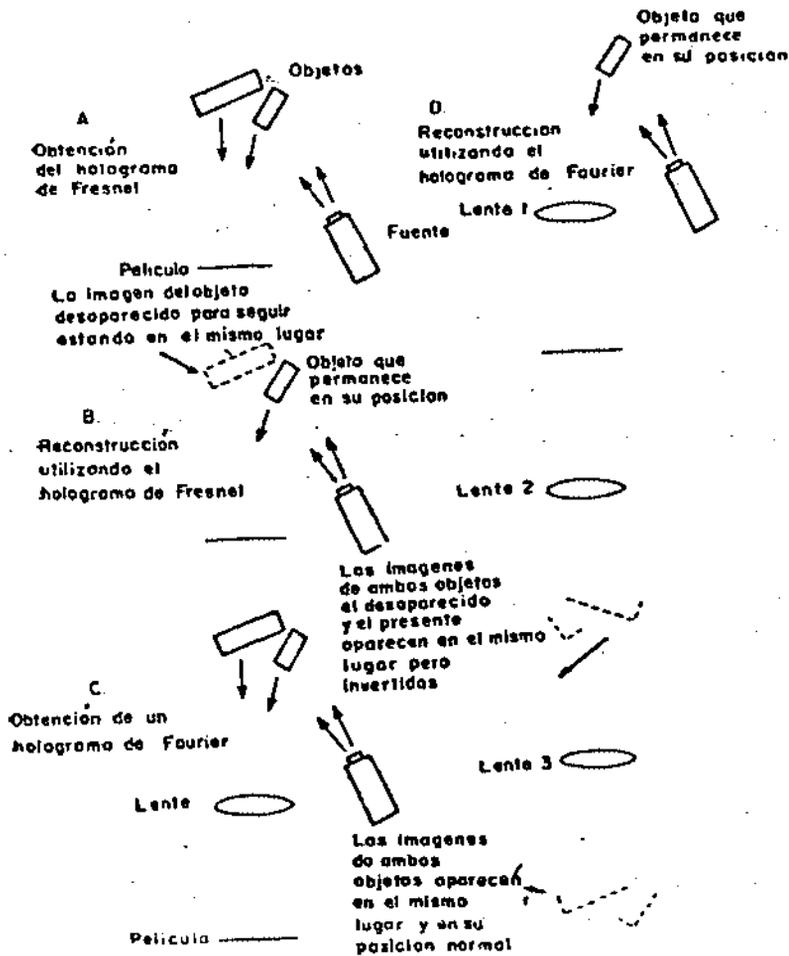


FIGURA 7 — Comparación de los aparatos e imágenes en los procesos de creación y de reconstrucción, utilizando hologramas de *Fresnel* y de *Fourier*. La tercera lente (D) es optativa, simplemente invierte la imagen reconstruida.

Un segundo teorema de la teoría de Fourier dice que cuando la transformada de Fourier de una imagen $f(x,y)$ se multiplica por la conjugada compleja de la transformada $g(R,g)^*$ de una segunda imagen $g(x,y)$, la transformada de Fourier del producto es igual a la correlación cruzada de las dos imágenes iniciales. Esto es importante en la presente discusión porque la correlación cruzada es una medida de la similaridad de las dos imágenes originales, y es precisamente dicha medida lo que se requiere para el reconocimiento. Si dos imágenes son similares, aparece una mancha brillante en el plano de salida, tanto más brillante cuanto mayor sea su similaridad. El sistema instantáneamente hace una correlación cruzada de ambos modelos espaciales. El holograma, como sabe el lector, está formado por la configuración de la interferencia entre la transformada deseada y un frente de ondas coherentes. El resultado es que en el plano de salida se forman tanto la correlación cruzada como las funciones de convolución de las dos imágenes cuya interpretación geométrica se ofrece en fig. 8. Es un sistema similar a la holografía de reconocimiento descrita anteriormente.

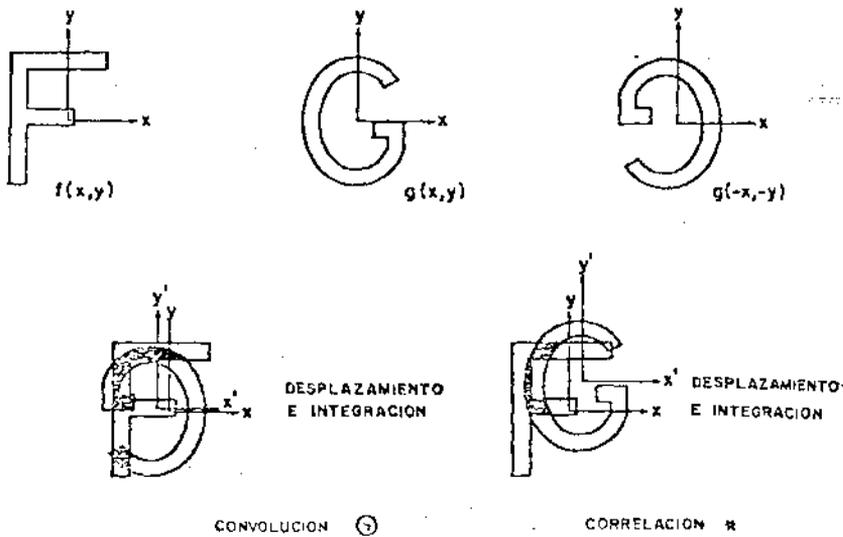


FIGURA 8 — Interpretaciones geométricas de las funciones de convolución y correlación.

Existe otra propiedad de la transformada de Fourier de interés para el neurofisiólogo. Cada uno de sus puntos indica la presencia de frecuencias espaciales específicas en la imagen de entrada. Analizando, por tanto, la transformada de Fourier de dicha imagen de entrada, podrán determinarse sus exactas componentes espaciales.

El análisis del sistema óptico es similar al de la holografía óptica convencional, de la que son productos los hologramas de Fourier y de Fresnel, y al método de Van Heerden (1963) para almacenar información en sólidos. También hay analogías entre la correlación cruzada recién descrita en el sistema óptico y en las técnicas de reconocimiento en el sistema de Van Heerden y en la holografía convencional.

Así, pues, vemos cómo los sistemas ópticos holográficos presentan modelos de información estática y dinámica en interacción mutua y poseen las propiedades de almacenamiento, reconocimiento y recuerdo de la información visual, atributos todos ellos igualmente esenciales para la percepción de la memoria y para otras funciones cerebrales. Mas, los sistemas ópticos no son los únicos que están sujetos a procesos holográficos. También se han construido programas para ordenadores que "simulan" los procesos de información óptica (Brown y Lohmann 1966). Esto significa que el holograma no necesita de la presencia física de "ondas", hecho que facilita en gran manera nuestra aproximación al problema del "holograma neural". Tracemos, pues, una analogía entre las cualidades descritas en los sistemas ópticos y las correspondientes a los ordenadores.

3. *Un modelo de holograma nervioso*

Nuestra hipótesis es que las representaciones de la información que llega al cerebro no son fotográficas, sino que están compuestas por una clase especial de transformaciones que se asemejan mucho al proceso de reconstrucción de la imagen óptica conocido como holografía, y que acabamos de describir.

En la descripción de la holografía de Fourier hemos visto cómo la información atraviesa un sistema de dos lentes con tres planos focales, mostrando dos configuraciones diferentes de frentes de onda: una estática (su almacenamiento) y otra dinámica (su procesamiento). Ambas interactúan de tal manera que el procesamiento tiene lugar gracias a la geometría y a los componentes del sistema óptico. Por último, también hemos comentado que un sistema con un procesamiento lineal en dos etapas es capaz de almacenar, reconocer y recordar la información visual percibida. Ahora veamos qué ocurre en uno de los sistemas "simulados" en computadora, como es el modelo de redes neuronales que proponemos.

Nuestra red neuronal muestra tres capas celulares denominadas: (1) de entrada, (2) de transformación, y (3) de salida, (Fig. 9) cuya activación se corresponde a la de los tres planos descritos al tratar de los sistemas ópticos (Fig. 6). Al igual que en éstos, también encontramos modelos estáticos y dinámicos. Aquéllos son valores de sensibilidad de las sinapsis neuronales distribuidas a lo largo de todo el sistema

nervioso. Sólo en la corteza cerebral se han calculado del orden 10^4-10^5 sinapsis, lo cual permite suponer que en ellas podría almacenarse una gran cantidad de información. La sensibilidad local en un punto concreto de una célula mide la aportación efectiva que la neurona presináptica hace a la activación total, en dicho lugar. Tal contribución dependerá del lugar al que llega la información, es decir, de su posición topográfica, y de la microestructura de las conexiones intercelulares. Para simplificar, damos por supuesto que la activación celular depende únicamente del valor medio de la sensibilidad local en las microestructuras sinápticas (tales valores se corresponden a los coeficientes de transmisión de los sistemas ópticos). En ellos se conservaría la información recibida, almacenada estáticamente. Su proceso dinámico consistiría en la activación de un conjunto de células que se suministran información mutuamente mediante sus contactos sinápticos.

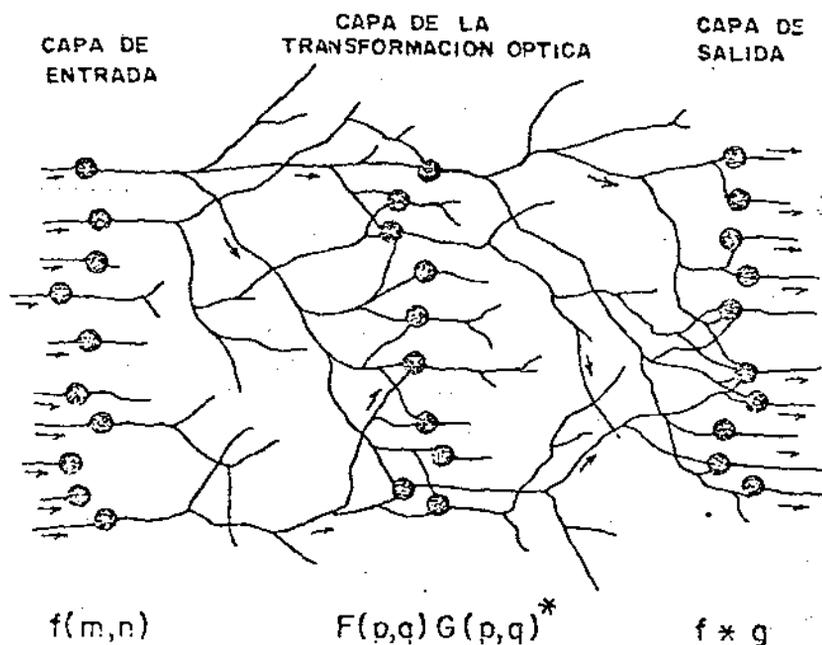


FIGURA 9 — Esquema de red nerviosa, análogo al esquema del sistema óptico de la figura 6.

También hay una analogía directa entre las transformaciones del sistema óptico especificado por su geometría y componentes, y las del presente modelo de redes neuronales. En éste la excitación se transforma propagándose de una capa a otra de células gracias

a los coeficientes de acoplamiento entre las mismas. Si, p. ej., una neurona excita a otra, el acoplamiento entre ambas será positivo; si una tiende a inhibir a otra, negativo. El acoplamiento está determinado por la cantidad de actividad entre pares de células dentro de un conjunto neuronal. Los coeficientes de acoplamiento, pues, dependen de pares de células y deben especificarse para cada par conectado en una red neuronal.

Las configuraciones estática y dinámica del modelo de redes neuronales interactúan entre sí de modo muy similar a como lo hacen en los sistemas ópticos. En éstos, la luz se proyecta en línea recta y su acoplamiento es determinado matemáticamente por la distancia entre los puntos de origen y de destino de dicha luz. Al ser luz coherente, cada punto transmite idéntica fase de luz. Si la distancia que ha de recorrer la luz es múltiplo de la longitud de onda, el rayo se superpone positivamente; si, por el contrario, es un múltiplo impar de la mitad de la longitud de onda, lo hace negativamente. En el modelo de redes neuronales esto se correspondería con el máximo acoplamiento excitador e inhibidor, respectivamente (Fig. 10). Como la distancia que ha de recorrer la luz varía sistemáticamente a través del plano de transformación, en éste se formará la transformada de Fourier de la información de entrada. En el sistema óptico, si la superposición de todas las ondas luminosas tiene una amplitud A en un punto dado (x,y) y el coeficiente de transmisión en dicho punto es $f(x,y)$, su resultado o información de salida será $Af(x,y)$. En el modelo de redes neuronales, si la suma espacial de todas las actividades produce una excitación neta A en la célula situada en el lugar (p,q) , su contribución a la actividad de la célula siguiente estará determinada por la excitación presináptica A y por la sensibilidad postsináptica K_{pq} . Aquí falla, pues, su analogía con el sistema óptico, ya que la cantidad A no está determinada por propiedades coherentes. Si las interacciones de los procesos estático y dinámico fueran multiplicativas, como pensamos que son, su analogía sería directa: todas las neuronas presinápticas contribuirían con AK_{pq} a la activación de la neurona postsináptica (p,q) .

Las propiedades resultantes de la actividad intercelular —almacenamiento, reconocimiento y recuerdo— dependerán por tanto de la citoarquitectura específica, de los coeficientes de acoplamiento y de los valores de sensibilidad.

Una vez vistas las analogías precedentes, preguntémonos cómo podemos construir un modelo de redes neuronales que se asemeje a los circuitos neuronales realmente existentes en el sistema nervioso. Ante todo, sus relaciones de fase, es decir, sus interacciones de

vecindad, habrían de poder expresarse matemáticamente como transformadas de Fourier, pues cualquier proceso representado por una transformada espacial de Fourier puede codificar y decodificar con simplemente recurrir a una segunda etapa.

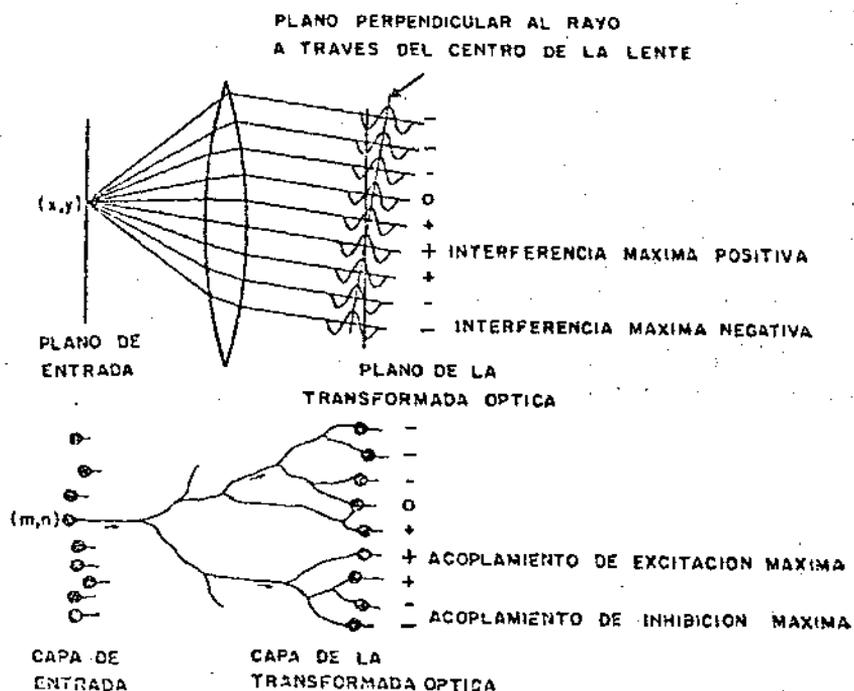


FIGURA 10 -- Correspondencia entre sistemas óptico y nervioso.

Además, ha de conservar las cantidades complejas y negativas de la transformada, lo cual se lleva a cabo en los sistemas ópticos mediante el almacenamiento de la distribución de intensidad producida por superposición de la señal deseada de una onda luminosa de referencia. Al ser ésta coherente, se origina una interferencia estable cuya distribución de intensidad permite la reconstrucción del modelo almacenado, es decir, su recuerdo. Una posible manera de conseguirlo sería que neuronas independientes transmitieran los componentes positivos y negativos, reales e imaginarios de la señal deseada. Otro modo podría ser tomar como base un grado determinado de activación celular —en la práctica representaría un valor "0"— y suponer que los efectos inhibidores reducirían dicha actividad a valores inferiores, que representarían cantidades negativas; los componentes reales y complejos, no obstante, habrían de ser

conservados mediante células independientes. Al lector interesado en este tema remitimos a Switgert (1967), Westlake (1968), Barret (1969), Baron (1970) y Pribram, Nuwer y Baron (1974).

Qué procesos nerviosos permitirían que el cerebro llevase a cabo estas transformaciones, necesarias para analizar frecuencias, espaciales y temporales, que permitan el almacenamiento, reconocimiento y recuerdo de la información percibida? En otras palabras, ¿cómo ejerce el cerebro su tarea "computadora" de información? La neurofisiología, en su mayor parte dedicada al estudio de la transmisión de señales entre las distintas partes del sistema nervioso, nos enseña desde antiguo que dicha transmisión se realiza mediante impulsos nerviosos a lo largo del axón y se interrumpe en las terminaciones axónicas, donde tienen lugar las uniones sinápticas con otras neuronas. En estas uniones sinápticas se liberan neurotransmisores —sustancias químicas almacenadas en vesículas presinápticas— que facilitan la transmisión transsináptica, modificando localmente el potencial de reposo postsináptico. Estas modificaciones se propagan por la microestructura dendrítica de la neurona postsináptica, despolarizándola o hiperpolarizándola, según sean transmisiones excitadoras o inhibitorias, respectivamente.

Sin embargo, hasta muy recientemente se ignoraba la existencia de una importante cantidad de interacciones entre las células pre y postsinápticas. Tanto ramificaciones axonales presinápticas, como las dendritas postsinápticas que se entrelazan con ellos formando un tupido entramado, son fibras de un diámetro muy fino. Sus registros electrofisiológicos extracelulares muestran cómo los impulsos nerviosos descienden hasta convertirse en ondas lentas de corta longitud de onda, son sensibles a los campos electroquímicos locales, ya sean generados por neurotransmisores, ya por actividades metabólicas de las células de glía, ya por ambos. En una palabra, los potenciales lentos pre y postsinápticos muestran una microestructura interactiva con potencia para llevar a cabo la tarea "computadora" del cerebro.

Una gran parte de esta tarea, según aceptan generalmente los neurofisiólogos, tendría lugar en las sinapsis neuronales. Tales microestructuras, en interacción con las fluctuaciones locales, potenciales lentos y en miniespiga originados por acción de los neurotransmisores, propagarían los impulsos nerviosos hacia el cuerpo neuronal. Aquí, mediante un proceso nervioso, se produciría una transformación lineal de la depolarización recibida. Esta hipótesis permitiría la aplicación al estudio de la función cerebral de las Matemáticas de la Mecánica de Ondas tales como el análisis de Fourier y técnicas relacionadas (p. ej., integrales convolucionales, transformadas de Fresnel y Bessel, etc.), en parte ya mencionadas.

La información recibida se distribuirá a lo largo de todas las redes neuronales de manera semejante a como ocurre en el holograma óptico. En éste, al revelarse una placa, los puntos previamente sensibilizados mediante su exposición a la luz brillante (los de gran amplitud) se vuelven oscuros, mientras que aquellos otros expuestos a luz débil o no expuestos a ninguna, permanecen transparentes. Si se hace una imagen positiva del negativo revelado los coeficientes de transmisión de puntos que reciben gran intensidad de luz serán altos y la de los que no reciben luz alguna, bajos. Por analogía, durante el período de "exposición" de nuestro modelo, los valores de sensibilidad local variarían en dirección opuesta entre sí en las zonas que reciben mayor cantidad neta de activación, y en aquellas otras con poca cantidad. Algunas neuronas almacenarían la parte "real" de la transformada, y otras la "imaginaria". En particular, sugerimos que los valores de sensibilidad local para la parte "real" de la población sináptica habrá de ser proporcional a la cantidad neta (excitación menos inhibición) de activación recibida durante el período de exposición, mientras, para la "imaginaria" ocurrirá lo opuesto, es decir, la desactivación (inhibición menos excitación). Y dado que la cantidad neta de activación tiene una distribución espacial, que es precisamente la transformada de Fourier conjugada de la configuración dinámica de entrada, la distribución resultante de los valores de sensibilidad local corresponderían a un término del holograma de Fourier óptico. Por dicha razón la denominamos *holograma nervioso*. En una palabra, un holograma nervioso es un modelo de valores de sensibilidad que corresponde a un elemento del holograma óptico de Fourier y es función de la microestructura sináptica de las unidades de transformación. Los valores de sensibilidad de tal holograma nervioso conservan la transformada de Fourier conjugada de las configuraciones de excitación e inhibición iniciados por el impulso de entrada.

Van Helden (1963, 1968, 1970) sugiere igualmente el posible funcionamiento cerebral a modo de un holograma tridimensional: "si contamos con una red neuronal tridimensional, cada vez que una neurona reciba una señal, la transmitirá a unas cuantas otras de la capa siguiente, y así sucesivamente; es decir, las señales se propagarán de manera similar a ondas en un medio elástico. Si además el uso frecuente aumenta permanentemente la capacidad neuronal de propagar las señales recibidas, entonces la red neuronal habrá de actuar a modo de un holograma tridimensional, con una capacidad de almacenamiento del orden del número de neuronas presentes en la red". La información recibida, no obstante, no se distribuirá por absolutamente todo el cerebro, sino sólo por aquellas regiones donde inicia una microestructura sináptica relativamente estable. ¿Cómo, pues, lograr que esta se haga duradera? Quizá mediante algunas

propiedades más duraderas del citoplasma (p. ej., cambios de conformación en macromoléculas, especialmente en lípidos y proteínas) o mediante el efecto residual acumulativo de sucesivas microestructuras sinápticas que inducen el ordenamiento de fibrillas o cadenas de macromoléculas previamente desordenadas, o aumentan el orden ya existente, de manera que dicha región responda con mayor facilidad a la repetición de la misma excitación. Todos estos cambios serían reversibles. Aunque aún nos vemos en el plano especulativo, no faltan datos que lo apoyan; así el examen con microscopio electrónico del tejido retiniano muestra que su excitación puede ocasionar dicho tipo de cambios en su configuración molecular (Sjostrand 1969).

Vemos, pues, que, al menos en principio, la transformada de Fourier puede realizarse por un único estadio de procesamiento neuronal no coherente. Igualmente, es de suponer que entre las capas de transformación y de salida también ocurre una transformada de Fourier; es decir, que la configuración de activación dinámica de la capa de salida es la transformada de Fourier de la capa de transformación. Esto permitiría predecir la actividad de las células de salida, actividad que puede presentar formas diferentes, (Pribram, Nuwer y Baron, 1974).

El proceso de Fourier no es el único que puede describir nuestra hipótesis. En principio podríamos haber hecho cualquier otra elección de coeficientes de acoplamiento. Si hemos escogido aquellos que permiten a la red neuronal hacer la transformada de Fourier de las configuraciones dinámicas de actividad, ha sido arbitrariamente. Lo único que se exige para que una red neuronal sea capaz de almacenar información, es que la transformación de entrada no pierda información. Si los valores de sensibilidad de las unidades de transformación conservan los modelos transformados y se produce una transformación inversa entre dichas unidades y las de salida, entonces una excitación uniforme de las células de transformación causará el recuerdo de las configuraciones almacenadas.

No obstante, si la red neuronal reconoce adecuadamente la información de entrada, la señal de reconocimiento debería ser mucho más fuerte cuando llegan las configuraciones almacenadas que cuando llegan otros diferentes. Para un sistema lineal (Turin, 1960), la mayor señal posible de reconocimiento tiene lugar cuando la función de transferencia del sistema es la conjugada compleja de la transformada de Fourier de la configuración que ha de reconocerse, dividida por el espectro de frecuencias del ruido. Pues bien, éste es precisamente el resultado del modelo holográfico que aquí presentamos. (Para mayor simplificación, hemos dado por supuesto que no existe un ruido sistemático en la red; si éste estuviera presente, los

valores de sensibilidad habrían de dividirse por el espectro del ruido). Así, pues, aunque los procesos de almacenamiento y recuerdo pueden explicarse mediante otras transformaciones lineales, éstas no parecen ser tan ideales como las de Fourier por lo que al proceso de reconocimiento se refiere.

En analogía directa con el sistema holográfico asociativo presentado por nosotros, Cavanagh (1972) ha propuesto otro modelo holográfico neural que demuestra explícitamente los dos grupos de unidades de entrada correspondientes a los dos frentes de ondas utilizados en la holografía óptica. En contraste con nuestro modelo, Cavanagh propone que lo que se almacena no son las cantidades reales y complejas de la imagen transformada, sino más bien los valores de intensidad.

Pueden, por tanto, sugerirse muchos modelos; cada uno captará facetas distintas de la holografía óptica. Así, p. ej., Poggio (1973), por medio de las series de Volterra-Wiener (Bedrosian y Rice, 1971) sugiere una típica estructura holográfica aplicable a procesos claramente no lineales, como la memoria asociativa. Hoy por hoy —mientras no contemos con una evidencia experimental directa ningún modelo puede excluir a los demás— cada modelo ha de considerarse como una mera alternativa satisfactoria. Pues bien, muchos de ellos entran dentro de lo que podríamos denominar modelos de almacenamiento neuronal holonómico; y éstos son los que describiremos a continuación, en nuestro intento de explicar la posible organización cerebral según un principio holográfico.

4. El funcionamiento cerebral

4.1 Planteamiento

Suponiendo que el cerebro almacene y procese la información recibida de manera análoga a un holograma, según la hipótesis argumentada en el apartado anterior, habremos de preguntarnos ahora qué mecanismo utiliza para llevar a cabo los papeles de configuración de interferencias y de rayo coherente, necesarios ambos para el almacenamiento y la recomposición holográficos.

Teniendo presentes las características del tejido nervioso, nuestro modelo sugiere dos propiedades de interés, a saber:

(a) El almacenamiento de información —temporal o permanente— se llevaría a cabo mediante modificación de los valores de sensibilidad dentro de las microestructuras sinápticas: la llegada de impulsos nerviosos produce cambios eléctricos en las sinapsis, en forma de frentes de ondas. Como existen muy numerosas sinapsis en cada fibra nerviosa, parece probable que se forme una microestruc-

tura de potenciales lentos (depolarización e hiperpolarización) que puede interactuar con otras similares originadas en sinapsis vecinas por cambios espontáneos en el potencial eléctrico (ocurren incesantemente en el tejido nervioso) o por otras fuentes intracerebrales. Las correlaciones cruzadas, formadas inmediatamente, pueden ocasionar nuevos impulsos nerviosos. Pues bien, su configuración de interferencia produciría efectos más o menos duraderos sobre distintas macromoléculas en las uniones sinápticas, sirviendo a modo de holograma nervioso que almacenaría la imagen recibida.

(b) El procesamiento de los datos almacenados en el cerebro se realizará a lo largo de etapas sucesivas por especificación de los coeficientes de acoplamiento entre las distintas capas neuronales. Es esencialmente un proceso lineal en paralelo. El hecho de que la retina y la corteza visual estén conectados por miles de fibras en paralelo sugiere su posible función como fuente de la luz coherente necesaria en todo proceso holográfico. Tal coherencia también podría ser ocasionada por la excitación rítmica de sus neuronas o incluso quizá por la variedad de detectores de estímulos tan simples como el mero movimiento o la inclinación de una línea...

Veamos qué evidencias neurofisiológicas pueden aportarse en apoyo de estas sugerencias.

4.2 *Propiedades de almacenamiento*

¿Cuál es la evidencia de que de hecho las "computaciones" del sistema nervioso tienen lugar precisamente mediante una microestructura de potenciales lentos en forma de interferencia?

Eccles, Ito y Szentagothai (1967) han descrito el mecanismo de producción de tales configuraciones de interferencia en la corteza cerebelosa: en las zonas de máxima interferencia se producen cambios en la sensibilidad de la membrana a la excitación y a la inhibición. Cuando la información aferente es similar a la ya existente ocurren muchas más perturbaciones que si no lo es; es decir, la probabilidad de depolarización y conducción celular es mayor. Pues bien, es ésta, y solo ésta, la propiedad necesaria para que sea posible el holograma nervioso.

Existen buenas razones para pensar en la presencia de un proceso similar en la corteza cerebral. Benevento, Creutzfeldt y Kuhnt (1973), tras hacer registros electrofisiológicos intracelulares, han sugerido que toda la información a la corteza cerebral produce procesos depolarizadores (excitación), mientras que las interacciones horizontales tienen efectos esencialmente hiperpolarizadores (inhibición). Registros extracelulares de Phelps (1972), estudiando los efectos de la estimulación visual simultáneamente doble, también pare-

cen interpretarse en este mismo sentido. Esto justifica la importancia dada en nuestro modelo estrictamente holográfico a un único proceso por el cual la depolarización y la hiperpolarización altera los valores de sensibilidad. Ninguna de ellas en sí se consideran por tanto agentes para la modificación de la membrana.

La hipótesis de un almacenamiento holográfico exige que la sensibilidad sináptica modificada sea proporcional bien a la fuerza de la señal de entrada, según nuestro modelo, bien a su cuadrado, según el modelo de Cavanagh (1972). Los cambios más o menos permanentes de la membrana serían proporcionales al cuadrado de la diferencia de voltaje entre las entradas vecinas de actividad eléctrica, ya que la perturbación postsináptica depende de las diferencias en la distribución de las hiperpolarizaciones y depolarizaciones producidas por la llegada de los potenciales presinápticos, originando diferencias de potencial paralelas a la membrana postsináptica. Richard Gauthier (comunicación personal) ofrece una descripción física de tal mecanismo para el caso especial, aunque no raro, de que dos axones diferentes formen sinapsis adyacentes en una membrana dendrítica o somática. Las interacciones entre procesos excitadores e inhibidores podrían ocurrir de la siguiente manera: cuando la membrana no recibe impulsos nerviosos, mostrará un potencial eléctrico en reposo, con el gradiente de voltaje o líneas del campo eléctrico perpendiculares a la superficie de la membrana. Si, por el contrario, la llegada de un impulso presináptico causa una depolarización local en la membrana postsináptica, y la de otro una hiperpolarización en un terminal vecino, en la superficie de la membrana celular se producirán un par de dipolos eléctricos orientados horizontalmente, cuyos campos eléctricos se superpondrán en los campos verticales ya existentes (Barrett, 1969; Julesz, 1971; Pribram, 1971). Pues bien, estos componentes transitorios del campo eléctrico, paralelos a la superficie de la membrana, desencadenarían en ésta cambios estructurales más duraderos, que, aunque reversibles en sí, podrían paralizar procesos bioquímicos ulteriores que acarrearían a su vez cambios de larga duración en la permeabilidad iónica. Si se activa de nuevo una cualquiera de estas sinapsis, tales cambios en la estructura o en la permeabilidad pueden causar la difracción de los efectos de los impulsos aferentes a una sinapsis (es decir, potenciales postsinápticos) e imitar los efectos de los de otra, que está ausente. Así, pues, la activación de una sinapsis produce la activación de ambas. Aunque la contribución de un par de impulsos nerviosos sea pequeña, la suma de los muchos efectos idénticos presentes a lo largo de una microestructura sináptica sí podría afectar de manera significativa a la fisiología de la red neuronal. Aunque este ejemplo se refiere a dos sinapsis adyacentes, es importante tener en cuenta que este proceso también se aplica a los efectos más re-

motos de las sinapsis entre sí mediante interacciones de la actividad de potenciales lentos inducida en la membrana postsináptica.

La presente tecnología electrofisiológica debería detectar tales cambios de membrana. Así el registro intracelular de grandes neuronas de invertebrados muestra cambios a corto y largo plazo en la sensibilidad a la excitación en áreas locales de la membrana. En tales preparaciones, células cuyas membranas se han visto expuestas repetidamente a más de un impulso de entrada producirían impulsos de salida equivalentes, incluso cuando únicamente reciban un solo impulso. También se ha observado esto en agregados nerviosos más complejos (Chow, 1964; Dewson, Chow y Engle, 1964).

Estudios ultramicroscópicos, comparando la corteza cerebral de ratas crecidas en ambientes ricos y en ambientes empobrecidos muestran claramente la importancia de la membrana postsináptica en las modificaciones de la estructura neuronal a causa de la experiencia. Aunque la corteza de las ratas tiene un mayor número de sinapsis por unidad de volumen de ambiente empobrecido, la mayoría de las sinapsis corticales de las ratas desarrolladas en ambientes ricos muestran un característico engrosamiento de la membrana postsináptica (Rosensweig, Bennett y Diamond, 1972). También se ha observado recientemente que las modificaciones a largo plazo de la estructura de la membrana suelen ser postsinápticas. En lo relacionado con el influjo del ambiente sobre el desarrollo del sistema nervioso remitimos al capítulo correspondiente de *Einführung in der Anthropobiologie* (Martín-Ramírez, 1978 a).

4.3 Propiedades de procesamiento

Dando por supuesto que el proceso de almacenamiento ocurra tal como acabamos de explicar, ¿qué sucede con los parámetros de acoplamiento que proveen su procesamiento?

Analicemos un "mini-modelo" de la corteza cerebral: la retina. El sistema de lente óptica de los globos oculares actúa sobre los conos y bastones —receptores del sistema visual— produciendo una imagen visual verdadera. Cada cono y bastón es como un *omnidium*, es decir, un traductor de intensidad relativamente discreta de una pequeña parte del mosaico de la imagen retiniana total. ¿Y qué ocurre en las capas profundas de la retina? Dos descripciones cuantitativas son de especial interés al respecto.

La primera describe la variedad de relaciones existentes entre el centro de los campos receptores de las células ganglionares y sus alrededores. Enroth-Cugell y Robson (1966) la explican mediante un mecanismo antagónico que separa los procesos retinianos excitadores (depolarización) y los inhibidores (hiperpolarización). Cada

uno de ellos muestra una distribución esencialmente gaussiana. ¿Dónde tienen lugar estos procesos excitadores e inhibidores? Descubrimientos de Dowling y colaboradores (Dowling y Boycott, 1965); (Weblin y Dowling 1965) han mostrado que con anterioridad a la capa celular ganglionar se generan muy pocos impulsos nerviosos: no se registra impulso alguno en los conos y bastones ni en las células bipolares u horizontales, y sólo muy raramente en las amacrinas. La tarea "computadora" de la retina —todo lo que experimentamos visualmente— se lleva a cabo exclusivamente mediante interacciones entre la microestructura de potenciales lentos. Registros intracelulares (Svaetichin, 1967) sugieren que los potenciales excitadores son generados por depolarización de las células bipolares de la retina —la vía de entrada— y los potenciales inhibidores por hiperpolarización de sus células horizontales y amacrinas, que yacen perpendiculares a las fibras retinianas. Este proceso de inhibición lateral es el fundamento de la descripción cuantitativa de la interacción sensorial hecha por Hartline y por Von Beskey (1959) al tratar de la existencia del fenómeno de bandas de Mach. También utilizan ecuaciones matemáticas similares a las de Rodieck (1965), que comentaremos a continuación.

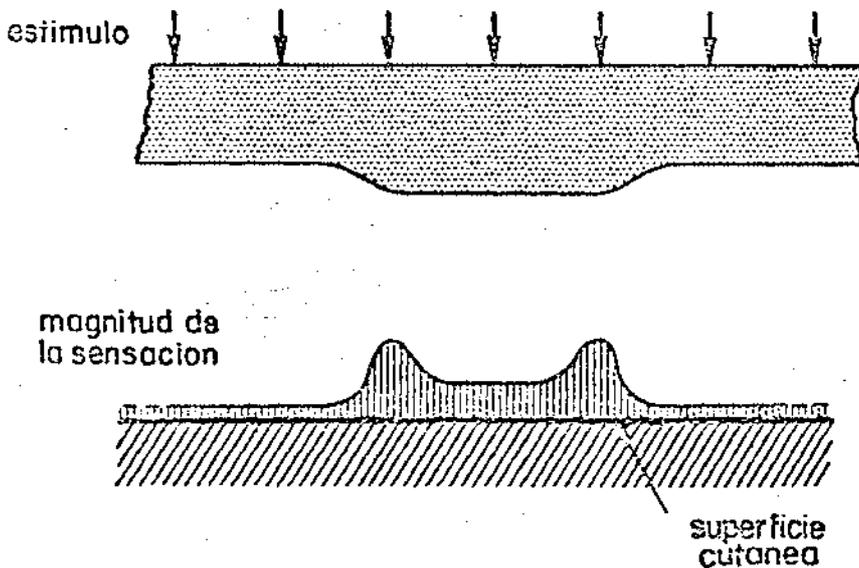


FIGURA 11 — Esquema del experimento de Von Békésy mostrando la existencia de bandas de Mach para la sensación cutánea.

La segunda describe matemáticamente las características de los campos receptores de las células ganglionares, reflejando la interacción espacial entre las células vecinas. Sus respuestas pueden ser de dos tipos, a saber: las de células de encendido (*on*), caracterizadas por un aumento de su actividad en la parte central del campo receptor al ser iluminadas, y las células de apagado (*off*), que la aumentan al desaparecer tal iluminación (Kuffler 1953). Ambos tipos muestran una distribución más o menos concéntrica de sus campos receptores: una mancha central redondeada, cargada positiva o negativamente según el tipo, y una penumbra periférica con actividad de signo opuesto, debido al fenómeno de inhibición lateral.

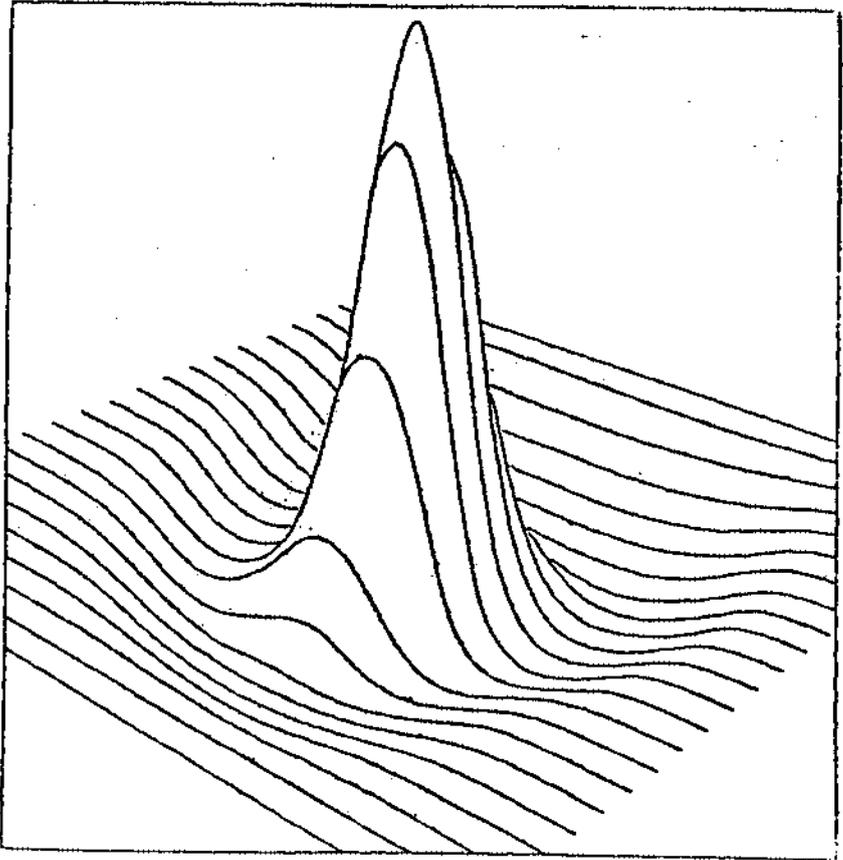


FIGURA 12 — Mapa del campo receptor visual registrado en el axón de una unidad neuronal ganglionar de la retina, tras proyectar un rayo luminoso a diferentes partes del campo visual. En términos matemáticos, cada contorno lineal representa una integral convolucional que en interacción con otras muchas producirá conformaciones de interferencia de tipo holográfico.

¿Qué se codifica en cada campo receptor?, ¿qué aspectos de la imagen óptica representan sus distintas franjas? La mayoría de las descripciones matemáticas de las relaciones obtenidas en las configuraciones de los campos receptores coinciden en que las transformaciones de la información visual entre el ojo y el cerebro se describen de manera adecuada mediante integrales convolucionales (Ratliff, 1965, Rodieck, 1965). En concreto, Rodieck analizó las relaciones cuantitativas existentes entre los estímulos visuales y las respuestas generadas por ellos en los campos receptores de las células ganglionares. Su resultado fue la obtención de unas curvas de respuesta en forma de "sombrero mexicano", que representan una sección vertical de su despliegue tridimensional. Su conclusión fue la siguiente: "La respuesta de las distintas partes de un campo receptor a una pequeña mancha luminosa nos permite obtener su respuesta a cualquier figura, en cualquier orientación, a cualquier velocidad y en cualquier parte del campo receptor". En una palabra, Rodieck demostró que las ecuaciones matemáticas descritas en el proceso holográfico coinciden exactamente con lo que hace el cerebro con la información. Así, pues, basándose únicamente en integrales convolucionales y transformadas de Fourier, se puede analizar una mancha luminosa en movimiento, reconstruir la respuesta del campo y registrarla —simulando su almacenamiento holográfico— en una computadora. El holograma, pues, parece depender de los efectos de la configuración de interferencia de ondas luminosas, más que de su presencia física, de ahí, p. ej., que se hayan construido hologramas con rayos infrarrojos y con sonidos.

Lo importante de estos análisis es el hecho de que el mosaico retiniano se descompone en un proceso antagónico de polarización e hiperpolarización de potenciales lentos y se transforma en campos receptores más o menos concéntricos en los que el centro es de signo opuesto a sus alrededores, situación claramente descrita mediante integrales convolucionales.

Así, pues, la estructura funcional de la retina y su análisis electrofisiológico con microelectrodos sugiere que, al menos por lo que se refiere a las dendritas de los circuitos horizontales, es decir, a las dendritas basales de la corteza, los responsables de las computaciones de los campos receptores del sistema óptico son los potenciales postsinápticos lentos, excitadores e inhibidores.

La siguiente estación celular de la vía óptica es el núcleo geniculado lateral del tálamo. Ha ocurrido de nuevo una transformación entre la información enviada por la retina y la del núcleo geniculado lateral. Cada célula geniculada, en la que convergen del orden de 10.000 fibras procedentes de las células ganglionares, actúa como un agujero de observación que cubre una parte del mosaico-

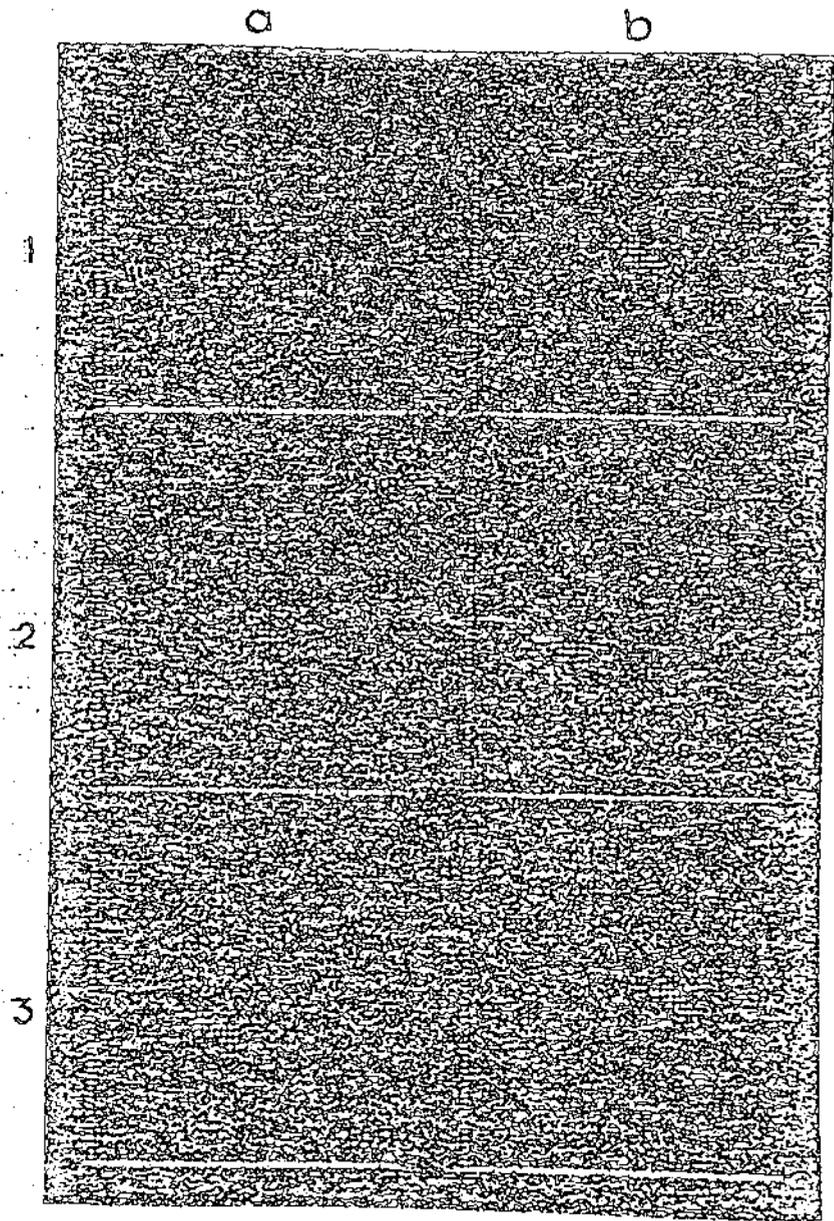


FIGURA 13 — Campos receptores visuales, en respuesta a puntos luminosos en movimiento: a) ojo derecho; b) ojo izquierdo; 1, 2, y 3 = diferentes neuronas.

retiniano. Este característico campo receptor es similar en muchos aspectos a la organización más o menos concéntrica existente a nivel de células ganglionares. En el tálamo, sin embargo, la organización concéntrica es más simétrica, con una periferia con bordes más concisos y en cierta manera más extensos (Spinelli y Pribram, 1967). Está compuesta de anillos concéntricos de signo opuesto —brillantes y oscuros, alternativamente—, cuyas amplitudes de onda decaen marcadamente conforme se van alejando del centro del campo (Hammond, 1972).

La transformación descrita es semejante a la de sistemas ópticos con campos muy cercanos. En efecto, la luz dispersada por cada punto del objeto se interfiere con la correspondiente del haz de referencia dando lugar a una imagen de difracción en "ojo de buey", que aparece como una serie de anillos concéntricos alternativamente brillantes y oscuros. La escala de este diagrama es proporcional a la longitud de onda de la luz¹.

Pollen, Lee y Taylor (1971), aún aceptando la hipótesis de que el mecanismo visual en su conjunto puede funcionar de manera semejante a la transformada de Fourier, insisten en que los impulsos eferentes del núcleo geniculado son esencialmente topográficos y punteados, en que no poseen una especificidad de frecuencias y en que no muestran invarianza de traslación². Más aún, las propiedades antagónicas observadas a nivel retiniano se mantienen aquí, e incluso aumentan a costa de la invarianza de traslación total. Sin embargo, se ha dado un paso más en dirección a un dominio de transformación discreta desde que los impulsos eferentes de una unidad neuronal del mosaico retiniano —ya sea un cono, ya un bastón— son el origen de la señal transformada a nivel del núcleo geniculado lateral.

Cuando los impulsos eferentes de las células geniculadas laterales alcanzan la corteza cerebral, tienen lugar nuevas transformaciones. Allí Hubel y Wiesel (1959, 1968) describen dos tipos diferentes de campos receptores: uno, llamado "simple", caracterizado por estar compuesto por una región excitadora rodeada de una zona inhibidora; y otro, denominado "complejo", excitador de manera homogénea. El campo receptor simple se caracteriza por estar acompañado de bandas laterales de signo opuesto y ocasionalmente por otras

¹ Si ésta no fuese monocromática, cada componente formaría imágenes de difracción distintas, debido a su distinta longitud de onda, y al superponerse producirían un emborronamiento de la imagen.

² Invarianza de traslación significa que si se iluminan los puntos de un campo receptor, no todos ellos producen los mismos efectos.

penumbras aún más periféricas de idéntico signo que el área central. Utilizando unos retículos en forma de "enrejado" como estímulos, la respuesta de sus células es lineal; es decir, cuando se presentan tales estímulos intermitentemente primero en una fase y luego en la contrafase, las células responden sólo a una de las fases (Enroth-Cugell y Robson, 1966; Ikeda y Wright, 1974; De Valois, Albrecht y Thorell, 1978 a y b). De ahí que Hubel y Weisel propongan que las células simples funcionan como detectores lineales en una primera etapa de una disposición jerárquica de detectores de formas. Pollen y cols. (1971) se oponen a esta interpretación basados en que los impulsos eferentes de las células simples varían con la iluminación de contraste y con la orientación en que su campo receptor es demasiado estrecho para mostrar invarianza de traslación. Argumentan que para detectar la orientación sería necesario un conjunto de células simples que actuarían de manera similar al integrador en banda utilizado por los astrónomos para extraer datos de una amplia zona mediante instrumentos de una capacidad topográfica limitada, cual es el caso de las células del núcleo geniculado lateral. Si de hecho se da una integración en banda en el cerebro —concluyen— la configuración lineal podría concebirse como un paso preparatorio en un procesamiento de frecuencia de Fresnel, Fourier o de algún otro tipo. Lo que se "ve" en el mosaico retiniano es más, una ranura que un agujero.

Pero no hay que considerar a las células simples como meras estaciones dentro de una escala jerárquica. Estas unidades corticales también tienen sus propias funciones. Una serie de ingeniosos experimentos de Henry y Bishop (1971) han confirmado que dichas células están completamente sintonizadas para detectar los bordes de las líneas de campo de recepción visual (contraste luminoso), independientemente de la amplitud de la línea. Algunas están sintonizadas para detectar los bordes frontales, y otras para los bordes de cola. Las respuestas son de dos tipos —excitador e inhibitor— y con mucha frecuencia muestran propiedades antagónicas; es decir, cuando el borde se mueve en una dirección a través del campo receptor, su efecto (p. ej., excitación) es el opuesto al que se produciría si se moviera en dirección opuesta (inhibición). Se origina un impulso eferente sólo cuando las áreas excitadores están en fase, lo cual ocurre únicamente al sobreponerse la imagen en ambas retinas, es decir, cuando el objeto está correctamente enfocado. Así, pues, las células simples actúan a modo de puertas que dejan pasar únicamente la información enfocada binocularmente.

El siguiente paso jerárquico en el reconocimiento de formas serían los campos receptores complejos. A diferencia de las células simples, las complejas responderían tanto a la fase cuanto a la con-

trafase de los estímulos "en enrejado", es decir, de manera no lineal. No obstante, a pesar de sus diferencias en la linealidad de su respuesta, ambos tipos de células se sintonizan selectivamente a las distintas partes del espectro de frecuencia espacial y no muestran diferencias importantes respecto a su frecuencia óptima o a la anchura de sus curvas de sintonía (Schiller, Finlay y Volman, 1976 a, b, c, d; Movshon, Thompson y Tolhurst, 1978 a, b, c; De Valois y cols., 1978 a, b). Hoffman y Stone (1971) dudan de que todas las células complejas reciban su impulso aferente de las células simples dada la latencia relativamente corta de su respuesta. Mas, proceda su impulso aferente bien directamente del núcleo geniculado lateral, o a través de las células simples, el impulso eferente de las células complejas de la corteza visual muestra transformaciones del impulso retiniano características de la holografía.

Evidencia directa de mecanismos corticales similares al holograma de Fourier ha sido aportada por una serie de interesantes experimentos de Fergus Campbell y su equipo investigador, tanto en animales a nivel celular (Enroth-Cugall y Robson, 1966; Campbell, Cooper y Enroth-Cugall, 1969; Campbell, Cooper, Robson y Sachs, 1969; Blakemore y Campbell, 1969) como en psicofísica humana (Campbell y Kulikowski, 1966; Campbell y Robson, 1968), mostrando que el sistema visual es sensible a los diferentes rangos de frecuencia espacial respecto a la luz, al igual que lo es el sistema auditivo o los de frecuencia temporal respecto al sonido. En concreto, una de sus conclusiones más importantes ha sido afirmar que, al igual que el sistema auditivo, el mecanismo visual debe descomponer cualquier onda compuesta en sus componentes, codificando la frecuencia espacial según unos procedimientos similares al análisis de Fourier para especificar las características de las formas de onda.

Al igual que Campbell, Pollen (1973) piensa que los elementos sensibles a la codificación de la frecuencia espacial son las células complejas de Hubel y Wiesel, si bien ha observado que también las células simples sirven como filtros de frecuencia espacial, en cuanto que son ampliamente sensitivas a la banda selectiva de frecuencias espaciales. La amplitud de onda de los diversos canales sensitivos a las distintas frecuencias espaciales sería de aproximadamente un octavo, lo cual estaría en consonancia con el posible mecanismo de Fourier (Blakemore y Campbell, 1969).

Maffei y Fiorentini (1973), además de ratificar las observaciones de Pollen, han descubierto que las células simples muestran distintos parámetros de respuesta ante distintos tipos de información: el contraste se codifica en términos de impulsos por segundo, y la fase espacial en términos de formas de encendido neuronal. Mientras que las células simples parecen ser sensibles a un campo de frecuen-

cia espacial más elevado, las células complejas, que hasta ahora se había pensado eran sensibles a estímulos luminosos concretos presentados en una cierta orientación, se caracterizan más bien por un amplio campo receptor sobre el que se elicitará una línea de longitud relativamente indeterminada, aunque en una cierta orientación. Por tanto, dichas células son sensibles a la frecuencia espacial, lograda ya plenamente a este nivel como han evidenciado, independientemente entre sí, el equipo de Pollen (Pollen, 1971; Pollen y Taylor, 1974; Pollen y Ronner, 1975) y el del Instituto Pavlov de Leningrado (Glezer, Ivanoff y Tscherbach, 1973). Estos últimos expresan sus hallazgos sobre los campos receptores complejos como analizadores de Fourier para la neuroestructura dendrítica de la corteza visual.

Más, reciénmente, diversos laboratorios han comprobado el hecho de que se pueden obtener curvas de sintonía para una porción selecta del espectro de frecuencia espacial, mediante el registro de células en la corteza visual (Schiller y cols., 1976 a, b, c, d; Movshon y cols., 1978 a, b, c; Ikeda y Wright, 1974; Pribram, Lassonde y Prito, en prensa). ¿Cómo funcionan las propiedades del campo receptor de las neuronas de la corteza visual?, ¿como lineales?, ¿o más bien como filtros de frecuencia espacial? Estudiando específicamente esta posible alternativa, se ha observado (De Valois y cols., 1978 a, b) que, aun sintonizadas las unidades corticales de manera selectiva a una amplitud de banda de medio a uno y medio octavos de frecuencia espacial, el cambio de la amplitud de una línea no mostraba prácticamente efecto alguno sobre la respuesta celular. Cambiando el modelo en enrejado por otro en tablero de ajedrez, se observó que la selectividad de orientación de la neurona cortical cambiaba a una diagonal en relación con su selectividad anterior. Estos datos le permitieron concluir, de manera semejante a Kelley (1968) en sus experimentos psicofísicos, que la neurona podría estar codificando la transformada de frecuencia (Fourier) del tablero de ajedrez, dado que ésta muestra de manera prominente tales diagonales. Probando esta posibilidad mediante la construcción de transformas de frecuencia de varios retículos cuadrículados, comprobaron que la selectividad de orientación de la neurona cortical se sintonizaba exactamente al grado y minuto predicho por la transformada. En resumen, aunque aún no se pueda responder con absoluta certeza, estos resultados parecen sugerir que las neuronas corticales del sistema visual actúan como filtros espaciales, codificando las frecuencias más que como detectores lineales. El análisis de frecuencia espacial, pues, depende del mecanismo visual.

¿Qué tiene que ver esto con la construcción de imágenes? Se ha intentado, con mayor o menor éxito, elaborar imágenes mediante

procesos en serie, aditivos y jerárquicos, para recomponer una figura a partir de las características dominantes que la componen. Así, aunque puede trazarse el bosquejo de una casa con sus solas líneas y ángulos, en tal dibujo se echará de menos el rico detalle, la resolución y la finura que caracteriza nuestra experiencia subjetiva de las imágenes. Pues bien, tal obstáculo se salvará construyendo las imágenes mediante un mecanismo de frecuencia espacial. Campbell ha demostrado de manera concluyente la ventaja de dicho mecanismo a la hora de aportar detalles y poder de resolución a una imagen, reconstruyendo fotografías con ordenadores. Así, p. ej., la reconstrucción de una casa por el método de frecuencia espacial muestra una resolución mucho mejor que cuando se reconstruye utilizando sólo líneas y ángulos. El poder de resolución del proceso de frecuencia espacial se ilustra también cuando la simulación con ordenadores se realiza componiendo una figura a partir de cuadrados con diferentes tonalidades grisáceas, es decir, con luminosidad diferente. Un ejemplo de esto, resultado de manipular frecuencias espaciales de diferente amplitud de banda, lo ofrecemos en la figura 15: la reconstrucción tosca de una cara humana se vuelve fácilmente reconocible cuando se eliminan los componentes de alta frecuencia que determinan los bordes de los cuadrados; es decir, mitigando las transiciones entre las áreas grises de contraste.

Experimentos de estimulación eléctrica de la corteza visual en el hombre (Brindley y Lewin, 1968) aportan nuevos datos congruentes con la hipótesis holográfica. Tal estimulación codifica sólo la intensidad, pero no las relaciones de fase; esto se refleja en que el campo receptor muestra manchas punteadas, a modo de cielo estrellado, mas no líneas ni ángulos. Si se perciben más allá del punto de enfoque, se elongarán algo, asemejándose a granos de arroz, y las percepciones más periféricas formarán a modo de una nebulosa. Durante los movimientos oculares voluntarios las manchas percibidas se mueven al unísono de los ojos; y durante movimientos reflejos motivados por estimulación vestibular permanecen fijas en el espacio. Estas y muchas otras observaciones interesantes parecen exigir un mecanismo más allá del existente para la construcción de las complejas imágenes visuales percibidas en la vida ordinaria.

Otra línea de evidencia proviene de una experiencia que todos hemos tenido en alguna ocasión. Si nos encontramos en un contexto adecuado —p. ej., la visita a un lugar donde vivimos muchos años atrás— vendrán a nuestra cabeza muchos detalles que momentos antes parecían olvidados para siempre: viejas caras conocidas, rincones de calles por las que pasábamos, decoraciones y ambientes determinados que nos llevan a hechos pasados... ¿Qué mejor mecanismo para llevarlo a cabo que el recuerdo asociativo proporcionado por un procedimiento holográfico?

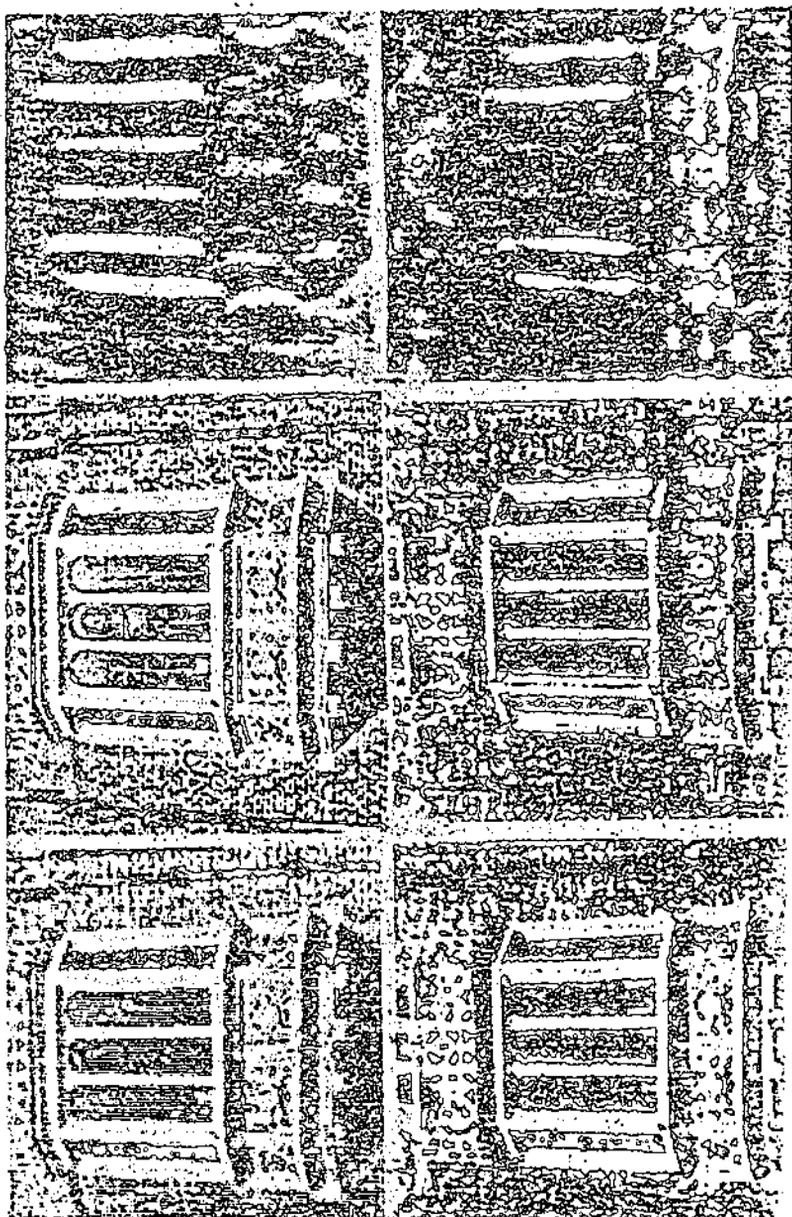


FIGURA 14 — Reconstrucción por el ordenador de la fotografía de una (uso de solas líneas, arriba, a la derecha, y de líneas y ángulo abajo a la derecha, y de distintas frecuencias de banda en cuatro figuras restantes). Nótese la mejora de la solución de detalles cuando se aplica el método de frecuencia espacial.

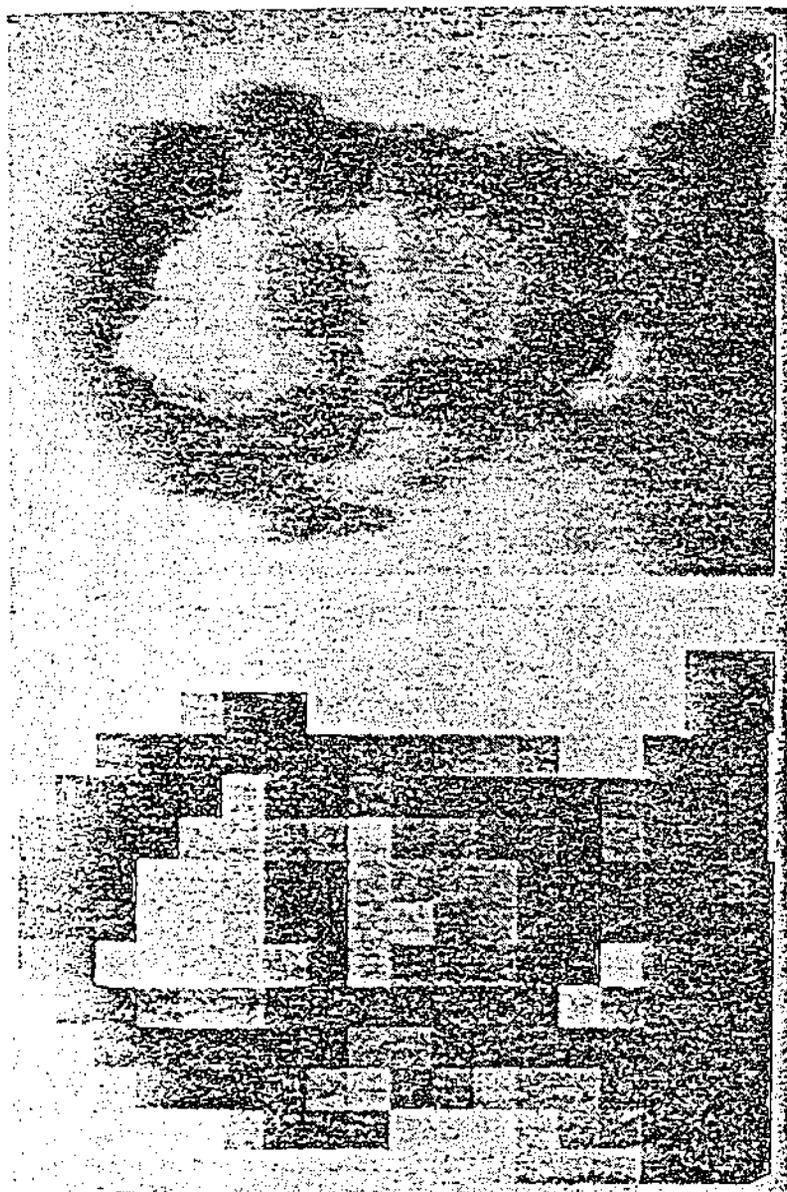


FIGURA 15 — Reconstrucción de la fotografía de una cara humana por el ordenamiento utilizando cuadros de distinta luminosidad. Cuando desaparecen los componentes de alta frecuencia, es decir, los bordes, la figura se convierte en retrato reconocible.

Las imágenes no son producidas únicamente por la excitación de los receptores visuales. Junto a estas imágenes "exteriores", experimentamos también otras "interiores" —p. ej., ilusiones o alucinaciones— elaboradas por las impropriadamente llamadas "áreas de asociación cerebral". El hecho de que éstas ocurran y, además, de que muestren similitud al proceso sensorial, sugiere que la propia percepción es en gran medida reconstructiva. Pues bien, ¿qué mejor mecanismo para llevarlo a cabo que el proceso de reconstrucción holográfica de las imágenes?

Las áreas "funcionales" cerebrales pueden funcionar como mecanismos reconstructores del holograma nervioso almacenado. Sabemos que participan en los distintos tipos de conducta y percepción. Durante muchos años se había pensado que en ellas se almacenaba todo lo relativo a sus funciones específicas, p. ej., al lenguaje, a la visión, a la audición... Según la teoría holográfica, estos centros "funcionales" actuarían no tanto como información cuanto más bien como estaciones procesadoras en la codificación y recuerdo de los programas procedentes de las áreas cerebrales de almacenamiento holográfico; harían el papel de rayos laser de diferentes longitudes de onda en el proceso de reconstrucción de algo experimentado anteriormente por alguno de los sentidos o por una combinación de ellos.

4.3 *La distribución de la información*

Contamos ya con un hecho evidente: las transformaciones nerviosas que ocurren en el sistema visual producen hologramas similares a los de Fresnel, por lo que se refiere a las células simples, y a los de Fourier, en las células complejas. Pero con esto no hemos resuelto todos los problemas. Nos hemos de plantear aún una de las preguntas más críticas de la hipótesis holográfica del almacenamiento de información: ¿hasta qué punto —en qué extensión— se distribuye la información recibida en cada estadio del procesamiento? Como indicamos anteriormente, los estímulos visuales —incluso a nivel de células complejas— representan sólo unos pocos grados del espacio visual. Obviamente no se distribuyen "de un solo golpe" por todo el cerebro. ¿Cuáles son los límites en su distribución? Probablemente los mismos que los mecanismos de codificación y de control al alcance del organismo para dicho propósito en cualquier momento dado. Experimentos de aprendizaje verbal muestran con considerable evidencia que la repetición produce una distribución interna de los hechos repetidos (Trabasso y Bower, 1968; Voss, 1969). Neisser (1967) señala que para que el reconocimiento fuese como un simple reconocimiento de un patrón, punto por punto, la retina debería destruir la congruencia necesaria; cosa que no ocurre.

Otra manera de enfocar el problema consiste en preguntarse cuánta replicación y cuánta distribución exige el modelo holográfico. Los datos de Pollen sugieren que la corteza visual sólo codifica pequeñas regiones del espacio visual. No obstante, Huber y Wiesel (1968) describen un solapamiento considerable de los campos receptores en una única penetración para células en una misma orientación y con una anchura de ranura elegida. El cómo se integra útilmente este solapamiento es un problema que investigamos actualmente.

Los datos anteriores, pues, son un fuerte argumento a favor de la hipótesis de que *regiones locales* de la corteza cerebral son responsables del almacenamiento de la experiencia. Esto no se contradice con los resultados aportados por los estudios de ablación cortical, comentados anteriormente, pues es completamente posible que el sistema propuesto, en respuesta a la repetición, almacene múltiples *copias* de la misma experiencia en regiones corticales muy remotas entre sí, cada una con una descripción *completa* del acontecimiento experimentado. De hecho, un experimento en nuestro laboratorio ya ha mostrado la existencia de tales copias múltiples. Tras la implantación de pequeños microelectrodos en la corteza visual de monos y el registro de su actividad eléctrica en un experimento de discriminación, observamos potenciales eléctricos evocados por estímulos visuales, por sus respuestas y por sus refuerzos, que se codifican por separado en una distribución más o menos aleatoria a lo largo de toda la corteza visual (Pribram, Spinelli y Kamback, 1967). Aparentemente esta distribución depende de la repetición: si se presenta una sola vez a un punto retiniano unas sílabas sin sentido no serán reconocidas en una ulterior presentación de las mismas a otro punto; mas, si tales sílabas se presentan varias veces a un mismo punto, entonces sí se reconocerán al presentarse en cualquier otro lugar (Moyer, 1970). La repetición, pues, es una potente fuente de distribución de la información.

Podemos suponer, por tanto, que las transformaciones estrictamente holográficas son un fenómeno local, y que la integración de la información en la corteza cerebral es llevada a cabo bien por una síntesis jerárquica en serie a diversos niveles de conectividad, bien por un mecanismo de proceso en paralelo vía conexiones subcorticales. El hecho de que con frecuencia encontremos explicada la alternativa sintética en la literatura científica nos exime aquí de su comentario. Conviene considerar, sin embargo, las posibles ventajas que aconsejan la investigación de los mecanismos en paralelo.

Una distinción esencial entre los procesos en serie y en paralelo es que estos últimos permiten que las funciones de control se rea-

licen antes o en el plano de transformación, sin tener que esperar a que hayan tenido lugar las transformaciones y su almacenamiento. En sus operaciones, las funciones de control pueden influir sobre diversos procesos biológicos, independientes del modelo particular de almacenamiento, cada uno de los cuales puede afectar crucialmente el modo en que se almacena la memoria. Nos referimos a los procesos de permanencia, modificabilidad, consolidación, interferencia y degradación de los trazos de memoria almacenados. Sobre estos procesos de almacenamiento pueden actuar diversas funciones controladoras de la memoria —arranque y parada, selección, umbral de reconocimiento y recuerdo— las cuales no sólo no son peculiares del modelo holográfico, sino que ni siquiera forman parte del mismo. Todas estas funciones de almacenamiento y de control sugieren no pocas preguntas y comentarios de interés sobre las relaciones entre la memoria y sus funciones de control. Remitimos a los interesados a la obra de Pribram, Nuwer y Baron (1974).

La hipótesis holográfica general, al ser estrictamente un modelo de interacción entre el proceso de entrada y el de almacenamiento, no se plantea estas cuestiones directrices. No obstante, sugiere que tales propiedades directrices sobre el almacenamiento, reconocimiento y recuerdo ocurren mediante un mecanismo de proceso en paralelo que puede referirse al contenido.

Cada vez son más los experimentos dirigidos a descubrir si el reconocimiento de un estímulo y el restablecimiento de la información relativa al mismo son procesos en serie o en paralelo. Sternberg (1969), Atkinson y Juola (1974) sugieren la participación de ambos. Una serie inicial de procesos codifica la información sobre el estímulo en una forma utilizable para su almacenamiento en la memoria. A continuación tiene lugar una localización inicial de la memoria que se convierte en un "índice de familiaridad" del estímulo en cuestión. Esta es la señal de reconocimiento o el valor de correlación producido por un almacenamiento de memoria asociativa. Estudios sobre tiempos de reacción indican que éste es un proceso en paralelo, en el que el estímulo codificado se presenta simultáneamente a todos los puntos o lugares del almacenamiento de la memoria. Por otra parte, una vez obtenida la familiaridad con un estímulo, sólo puede recordarse la información adicional mediante un proceso de búsqueda secundaria en serie, que localice en la memoria aquella información específica relacionada con el estímulo codificado y se restrinja a ella. Además, estos datos experimentales muestran que puede accederse independientemente a la localización de memoria individual y recordar la información almacenada.

Una consecuencia importante de estas investigaciones sobre la organización funcional del cerebro es la posible explicación del me-

canismo por el cual la información de entrada se distribuye esencialmente mediante un sistema de proceso en paralelo. Esto se ha demostrado no sólo indirectamente (limitaciones funcionales tras la ablación cortical), sino también directamente (registros electrofisiológicos). Estos datos, junto con las demostraciones de que el sistema visual es sensible a frecuencias espaciales, hacen plausible la hipótesis de que las interacciones entre potenciales lentos —especialmente en redes dendríticas horizontales— son responsables de la distribución de la información dentro del sistema visual. En los sistemas procesadores de información óptica hay lugares donde la interacción entre frentes de ondas de diversas frecuencias espaciales produce una configuración de interferencias de la que resulta una difusión de la información. En otras palabras, la información se distribuye. Cuando una placa registra tal configuración de interferencias se forma el holograma. Por tanto, la distribución de información que acabamos de ver es característica del cerebro puede denominarse, por analogía, holográfica.

5. *La teoría holonómica*

Los hologramas suministran un poderoso mecanismo para el almacenamiento de las propiedades de construcción de imágenes en los sistemas de procesamiento de información óptica. Muchas de sus propiedades —p. ej., su gran resistencia al daño, su fantástica capacidad de almacenamiento de memoria, su recuerdo asociativo, su no variación de posición y tamaño, etc.— hacen enormemente atractiva su analogía con el funcionamiento cerebral. Sobre ellas nos hemos detenido en las páginas anteriores. Ahora, para terminar, sólo insistiremos en que pueden proponerse hipótesis comprobables y modelos de funcionamiento cerebral siguiendo las propiedades holográficas mostradas por los sistemas de procesamiento de información óptica. Hemos comentado algunos experimentos que han aportado respuestas adecuadas a una serie de preguntas sobre cómo construye imágenes el cerebro: ¿qué grupos de neuronas funcionan como hologramas de Fourier y qué otras más bien como hologramas de Fresnel?, ¿qué estructuras cerebrales imitan el proceso de Fourier mediante convolución e integración de fenómenos nerviosos adyacentes y cuáles mediante etapas sucesivas?

Esta analogía entre los procesos de información óptica y la construcción de imágenes por el cerebro tropieza con un obstáculo, relativo al tamaño de los campos receptores registrados por las neuronas en los sistemas de proyección visual primaria. Por ej., la proyección de los campos receptores foveales, es decir, de la mácula retiniana, es extremadamente pequeña: como máximo de un 3% a un 5% del ángulo visual. Un holograma de este tamaño apenas da

cuenta del hecho, dado que la información se distribuye a lo largo y ancho de todo el sistema visual, tal como muestran los registros electrofisiológicos y las ablaciones cerebrales. De ahí que para integrar la información aferente a los campos menores de las áreas corticales de proyección primaria se hayan buscado campos receptores mayores y se han encontrado en la corteza que rodea dichas áreas primarias. El verdadero proceso holográfico, pues, tendría lugar no tanto en la corteza de proyección primaria, cuanto en las áreas que la rodean.

Esta suposición, sin embargo, se muestra contraria al hecho de que tales áreas por sí solas no serían suficientes para distribuir la información dentro de la corteza de proyección. Además, la ablación de dicha corteza "perivisual" no produce daños permanentes en la construcción de imágenes, según parece interpretarse de experimentos realizados con primates (Pribram, Spinelli y Reitz, 1969).

No obstante, más allá de las áreas visuales de la corteza cerebral se encuentra otra zona, en la parte inferior del lóbulo temporal del mono cuya ablación sí produce un descenso marcado y permanente en la capacidad de discriminación visual (Pribram, 1954, 1960, 1969). Esta disminución funcional parece limitarse a sólo aquellas tareas visuales que exigen una elección; otras funciones visuales, tales como localizar una señal permanecen intactas (Pribram, 1971 a). La dificultad, pues, se refiere a la capacidad de selección del estímulo visual (Gerbrandt, Spinelli y Pribram, 1970; Rothblat y Pribram, 1972; Gross, 1972).

De manera muy sorprendente, esta "área de asociación visual"—así se denomina la zona del cerebro humano con funciones comparables al área infero-temporal de los primates (Milner, 1958)— parece funcionar notablemente bien, incluso cuando está destruída toda vía de entrada de información visual conocida. Como ya comentamos, la ablación de la corteza "perivisual" muestra muy pocos efectos permanentes, y la destrucción de la vía eferente al núcleo pulvinar del tálamo al área infero-temporal no tiene efecto alguno (Mishkin, 1972). Incluso la combinación de lesiones perivisuales y de las vías talámicas no produce una interrupción permanente de las discriminaciones visuales.

Estos datos permiten sugerir que la corteza infero-temporal actúa sobre la visión a través de una conexión eferente al sistema de proyección visual primario (Pribram, 1958). A lo largo de los pasados veinte años nuestro laboratorio ha ido aportando una serie de resultados experimentales que apoyan esta hipótesis: la configuración y el tamaño de los campos receptores visuales pueden alterarse por estimulación eléctrica del área infero-temporal (Spinelli y Pribram, 1967); dicha estimulación acorta los ciclos de recuperación en

el sistema de proyección visual (Spinelli y Pribram, 1966); y se han trazado ya las vías de conexión de la corteza infero-temporal (Whitlock y Nauta, 1956; Reitz y Pribram, 1969).

Así, pues, el área infero-temporal ayuda a programar las funciones de los sistemas de proyección visual primaria. Específicamente, tal programación, así como la procedente de impulsos aferentes de los receptores sensoriales, podría coordinar el almacenamiento y distribución de la información proveniente de los diversos lugares del campo receptor. Si se dirige al unísono a los lugares relevantes para una información concreta, entonces, de hecho, funcionará como un holograma.

No obstante lo anterior, existe una clara diferencia entre la función cerebral y la de los procesos de información óptica, a saber: mientras que los sistemas ópticos se limitan a construir imágenes, el cerebro, además de construir imágenes, es un adecuado instrumento programador.

Nuestra hipótesis, por tanto, sugiere que el mecanismo utilizado por el sistema de proyección visual primaria para el almacenamiento de la información distribuida es semejante al banco de memoria distribuida en un ordenador. Pues, mientras la memoria de un ordenador se organiza de manera más o menos alcatoria, la memoria cerebral se almacena según principios holográficos. Ambas memorias están dirigidas por programas con los adecuados *bits* de información, pero mientras el ordenador lo realiza en serie, el cerebro lo hace mayormente de manera simultánea, mediante vías que permiten su transmisión en paralelo. Tal simultaneidad funcional produce estados cerebrales momentáneos similares a los modelos holográficos almacenados en una película. Mas, dadas las diferencias existentes entre los sistemas óptico y cerebral, preferimos decir que la función cerebral es "holonómico", en vez de holográfica. El término "holonómico" se utiliza en ingeniería, siempre que los sistemas sean razonablemente lineales en sus funciones. La linealidad permite la computación de las funciones de cada sistema y la estimación de la cantidad de su interacción, es decir, los "grados de libertad" que caracterizan dicha interacción. En el contexto del modelo de función visual sugerido en estas páginas, los sistemas nerviosos que determinan cualquier estado visual momentáneo habrían de ser lineales; y la cantidad de interacción entre los sistemas que producen el estado visual holográfico aparecería como los grados de libertad que caracterizan tal estado. Sabemos que el sistema visual, a pesar de "no-linearidades" locales, actúa linealmente por encima de un umbral (Ratliff, 1965). Este es el caso también de otros sistemas nerviosos, tales como el sistema motor (Granit, 1970; Sharafat, Martín-Ramírez y Pribram, en preparación).

En las páginas anteriores nos hemos detenido primordialmente en el análisis de la cualidad espacial del proceso holográfico y en su aplicación al sistema visual. Sin embargo, si queremos que sea realmente útil como modelo general del funcionamiento cerebral, la teoría holonómica ha de aplicarse también a otros sentidos y cualidades sensoriales.

El modelo de proceso auditivo propuesto por Von Bekesy (1960) es tan similar —su similaridad proviene del hecho de que el tono y, por tanto, la armonía, son dimensionalmente "metatéticos" (Stephens, 1951) y, en consecuencia, relacionados al espacio nervioso— que un eventual funcionamiento holonómico de su mecanismo no sólo resulta posible, sino incluso probable. Frey y Coren (1979) han aportado nuevos argumentos en favor del posible mecanismo holonómico del sentido del oído. Respecto al sistema sómato-sensorial, la transposición es relativamente directa en cuanto que es un sentido muy relacionado con la formación de imágenes espaciales, como lo muestra la existencia del fenómeno de bandas de Mach para la sensación cutánea (Von Bekesy, 1959). (Véase la Fig. 11). Y aunque lo muy poco que todavía se conoce sobre los procesos nerviosos que fundamentan la percepción gustativa y olfatoria nos permiten poco más que "adivinar" sus mecanismos, al menos podemos afirmar que los datos existentes no se oponen al modelo propuesto por nosotros. Más aún, preliminares transposiciones del gusto llevadas a cabo por Pfaffman (1960) y por Von Bekesy (1967) y el análisis de unidades neuronales del bulbo olfatorio por Gesteland, Lettvin, Pitts y Chung (1968) permiten sugerir que la teoría holonómica parece también una explicación razonable para los sentidos del gusto y del olfato. Así, pues, diversos sistemas sensoriales— además del visual— muestran este tipo de transformaciones que describe con una gran precisión la interacción entre los cambios de energía que excitan las superficies receptoras y los que ocurren espontáneamente en los potenciales nerviosos de las unidades receptoras. Es razonable, pues, suponer que también a ellos se podrá aplicar el modelo holonómico aquí patrocinado.

Respecto a otras cualidades distintas a la extensión, poco se ha experimentado hasta ahora. Intuitivamente, nuestra hipótesis parece encajar con los requisitos de un mecanismo visual del color similar al propuesto por Hering (1920) y diseñado experimentalmente por Hurvich y Jameson (1960). Las ideas aportadas por Svachkin (1967) sobre cómo se construye el proceso oponente en la retina, también dejan abierta la posibilidad de extender el modelo más allá del área de la percepción. Pero aún faltan —y es una de las limitaciones más importantes de la teoría holonómica— suficientes datos cuantitativos con los que especificar la capacidad de proce-

samiento de la información. Así, aún se duda si en realidad el registro de ondas cerebrales forma el sustrato de una organización de configuraciones de interferencias importantes, por lo que al proceso de información se refiere, ya que sus longitudes de onda pueden acarrear solamente cantidades muy pequeñas de información. La teoría holonómica destaca más bien el posible papel primordial en la función cerebral de las "micro-ondas" sinápticas de potenciales lentos (Frey y Coren, 1979). Recordemos una vez más que dichas microestructuras pueden describirse en términos estadísticos, cuánticos, o en el lenguaje de mecánica de ondas utilizado por nosotros (integrales convolucionales y transformada de Fourier). Cada lenguaje, es decir, cada forma de descripción, tiene sus propias ventajas y aplicaciones. La cantidad de información almacenada o procesada por el holograma físico es calculable mediante la descripción cuantitativa de las relaciones de fase espacial que determinan el proceso. Interesa, por tanto, dirigir la experimentación o buscar relaciones cuantitativas similares para las interacciones de las columnas corticales. El camino parece estar ya trazado gracias al análisis de las interacciones entre los elementos receptores, llevado a cabo por Rodieck y Hartline.

Resumiendo brevemente, el modelo holonómico del funcionamiento cerebral propone el funcionamiento del sistema nervioso mediante procesos similares a los de información óptica y de computación por ordenadores. El cerebro es semejante a un ordenador en cuanto procesa la información por etapas, mediante una serie de reglas organizadas y organizables. Y difiere de él en que sus etapas son más extensas en el espacio. El cerebro tiene una capacidad considerablemente mayor que cualquiera de los ordenadores existentes en nuestros días para procesar en paralelo¹.

El procesamiento en paralelo característico de la función cerebral muestra otra diferencia. Las reglas que rigen el procesamiento en paralelo son más semejantes a las de los actuales ordenadores en serie. De ahí que su actividad programadora produzca estados momentáneos considerablemente similares a los de los instrumentos constructores de imágenes holográficas. Por tanto el almacenamiento de la memoria es también holográfico, más que aleatorio, como es el caso, sin embargo, en el almacenamiento de los actuales ordenadores. Lo que exige el modelo es que la "estructura profunda" del almacenamiento de la memoria sea holográfico.

¹ Se ha estimado que el cerebro humano tiene una capacidad de almacenamiento de 10¹⁵ bits.

Dado que el estado holográfico está compuesto por programas y de que el almacenamiento de su distribución debe llevarse a cabo por las acciones e interacciones entre dichos programas, el estado holonómico del cerebro puede analizarse de acuerdo con los sistemas que lo producen. Los grados de libertad que caracterizan el estado holonómico pueden determinarse, por tanto, con una precisión matemática. Así, pues, el modelo holonómico de funcionamiento cerebral es igualmente matemáticamente preciso y sus hipótesis son igualmente, al menos en principio, experimentalmente comprobables.

No obstante aún existen objeciones y dificultades nada despreciables respecto a la aplicación de la teoría holonómica al funcionamiento cerebral en espera de una seria investigación que las aclare en un futuro que confiamos próximo. Una de dichas áreas de investigación es la conocida como cerebro dividido (*split-brain*), enfocada primordialmente al estudio de las actividades cerebrales tras la lesión o sección del *corpus callosum*, estructura que comunica ambos hemisferios cerebrales. Algunos de sus resultados sugieren la especificidad funcional de cada hemisferio —cada uno registraría tipos específicos de información: el hemisferio cerebral derecho tendería a trabajar basado predominantemente en la imagen, mientras que la función del izquierdo parece más compatible con el proceso programador (Gazzaniga, 1970; Milner, 1974; Sperry, 1974). Según algunos, estas dicotomías contradecirían la hipótesis holonómica del almacenamiento ubicuo. Según otros, este hecho sólo indicaría la existencia de un acceso desigual a la información, y no un almacenamiento desigual en cada hemisferio. Esta última explicación sería compatible con la teoría holonómica.

Dado el estado actual de conocimientos experimentales y teóricos sobre el sistema nervioso, sería presuntuoso por nuestra parte afirmar de manera tajante y definitiva la explicación de todos los aspectos de la organización cerebral mediante la teoría holonómica. Aunque contamos con no pocas evidencias experimentales —algunas presentadas a lo largo de estas páginas— en favor de una posible organización y funcionamiento del sistema nervioso en manera significativamente similar a los procesos holográficos, es posible que toda la función cerebral no se reduzca a un proceso holonómico, ni siquiera que todo problema de percepción se solucione con análisis holográficos. Ha de haber otros mecanismos adicionales (Pribram, 1971).

La teoría holonómica cerebral, sin embargo, no sólo no compromete ni rechaza la concepción neurofisiológica clásica, sino que, por el contrario, la enriquece (hace que el énfasis puesto tradicio-

nalmente sobre los impulsos nerviosos axonales presinápticos, pase a la microestructura de potenciales lentos, en las redes dendríticas postsinápticas), y enriquece también a la psicología, proveyéndola de un mecanismo plausible para entender la experiencia fenoménica.

REFERENCIAS

- Alberich, J. M., La holografía. *Revista de Opinión Pública*, 1978, 25-27.
- Atkinson, R. C. y Juola, J. F. Search and decision processes in recognition memory. En D. H. Krantz, R. C. Atkinson, R. D. Luce, y P. Suppes (Eds.), *Contemporary developments in mathematical psychology*. Vol. 1. San Francisco: Freeman, 1974.
- Baron, R. J. A model for cortical memory. *J. of Mathematical Psychology*, 1970, 7, 37-59.
- Barrett, T. W. The cortex as interferometer: The transmission of amplitude, frequency and phase in cortical structures. *Neuropsychologia*, 1969, 7, 135-148.
- Bedrosian, E. y Rice, S. O. The output properties of Volterra systems. *Proc. IEEE*, 1971, 59, 12.
- Blakemore, C. y Campbell, F. W. On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. *J. Physiol.*, 1969, 203, 223-235.
- Brindley, G. S., y Lewin W. S. The sensations produced by electrical stimulation of the visual cortex. *J. Physiol.*, 1968, 196, 479-493.
- Brown, B. R., Lohmann, A. W. Complex spatial filtering with binary masks. *Applied optics*, 1966, 5, 965-967.
- Campbell, F. W., Cooper, G. F., y Enroth-Cugell, C. The spatial selectivity of the visual cells of the cat. *J. Physiol.*, 1969, 203, 223-235.
- Campbell, F. W., Cooper, G. F., Robson J. G. y Sachs, M. B. The spatial selectivity of visual cells of the cat and the squirrel monkey. *J. Physiol.*, 1969, 204, 120-121.
- Campbell, F. W. y Kulikowsky, J. J. Orientational selectivity of the human visual system. *J. Physiol.*, 1966, 187, 437-445.
- Campbell, F. W. y Robson, J. G., Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J. Physiol.*, 1968, 197, 551-556.
- Cavanagh, J. P. *Holographic processes realizable in the neural realm: Prediction of short-term memory and performance*. Disertación doctoral inédita, Carnegie Melton University, 1972.
- Chow, K. L. Bioelectrical activity of isolated cortex, III. Conditioned electrographic responses in chronically isolated cortex. *Neuropsychologia*, 1964, 2, 175-187.
- Chow, K. L. Visual discrimination after ablation of optic tract and visual cortex in cats. *Brain Res.*, 1968, 9, 365-366.
- De Valois, R. L., Albrecht, D. G. y Thorell, L. G. Spatial tuning of LGN and cortical cells in monkey visual system. En H. Spekreijse (Ed.) *Spatial Contrast*. Amsterdam: Monograph Series, Royal Netherlands Academy of Sciences, 1978 (a).

- De Valois, R. L., Albrecht, D. G. y Thorell, L. G. Cortical cells: Line and edge detectors, or spatial frequency filters? En S. Cool (Ed.) *Frontiers of Visual Science*. Nueva York: Springer-Verlag, 1978 (b).
- Dewson, J. H., III, Chow, K. L., y Engle, J. JR. Bioelectrical activity of isolated cortex. II. Steady potentials and induced surface-negative cortical responses. *Neuropsychologia*, 1964, 2, 167-174.
- Dowling, J. E., y Boycott, B. B. Neural connections of the retina: Fine structure of the inner plexiform layer. *Quan. Biol.*; 1965, 30, 393-402.
- Eccles, J. C., Ito, M. y Szentagothai, J. *The cerebellum as a neuronal machine*, Nueva York, Springer, 1967.
- Enroth-Cugell, C. y Robson, J. G. The contrast selectivity of retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol.*, 1966, 187, 517-552.
- Frey, A. H. y Coren, E. Holographic assessment of a hypothesized microwave hearing mechanism. *Science*, 1979, 206, 232-234.
- Fleely, T. Holography: State of the art. *Meta Science Quarterly*, 1979, 1.
- Gabor, D. A new microscopic principle. *Nature*, 1948, 161, 777-778.
- Galambos, R., Norton, T. T. y Frommer, C. P. Optic tract lesions sparing pattern vision in cats. *Experimental Neurology*, 1967, 18, 8-25.
- Gazzaniga, M. S. *The bisected brain*. Nueva York: Appleton-Century-Crofts, 1970.
- Gerbrandt, L. K., Spinelli, D. N. y Pribram K. H. The interaction of visual attention and temporal cortex stimulation on electrical activity evoked in the striate cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 1970, 29, 146-155.
- Gesteland, R. C., Lettvin, J. Y., Pitts, W. H. y Chung, S. H. A code in the nose. En H. L. Oestreicher y D. R. Moore (Eds.) *Cybernetic problems in bionics*. Nueva York: Gordon y Breach, 1968, pp. 313-322.
- Glezer, V. D., Ivanoff, V. A. y Tscherbach, T. A. Investigation of complex and hypercomplex receptive fields of visual cortex of the cat as spatial frequency filters. *Vision Res.*, 1973, 13, 1875-1904.
- Granit, R. *The basis of motor control*. Nueva York: Academic Press, 1970.
- Gross, C. G. Visual functions of inferotemporal cortex. En R. Jung (Ed.), *Handbook of sensory physiology*. Vol. 7, Part 3B. Berlin: Springer-Verlag, 1972.
- Hammond, P. Spatial organization of receptive fields of LGN neurons. *J. Physiol.*, 1972, 222, 53-54.
- Henry, G. H., y Bishop, P. O. Simple cells of the striate cortex. En W. D. Neff (Ed.) *Contributions to sensory physiology*. Nueva York: Academic Press, 1971.
- Hering E. *Outlines of a theory of light sense (1920)*. Traducido por Hurvich, L. M. y Jameson, D. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1964.
- Hoffman, K. P. y Stone, J. Conduction velocity of afferents to cat visual cortex: A correlation with cortical receptive field properties. *Brain Res.*, 1971, 32, 460-466.
- Hubel, D. H., y Wiesel, T. N. Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J. Physiol.*, 1959, 148, 574-591.
- Hubel, D. H., y Wiesel, T. N. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J. Physiol.*, 1968, 195, 215-243.
- Hurvich, L. M., y Jameson, D. Perceived color, induction effects, and opponent-response mechanisms. *J. Genl. Physiol.*, 1960, 43, 63-80.
- Ikeda, H. y Wright, M. J. Evidence for "sustained" and "transient" neurons in the cat's visual cortex. *Vision Res.*, 1974, 17, 133-136.

- Julesz, B. *Foundations of cyclopean perception*. Chicago: University of Chicago Press, 1971.
- Kelley, C. R. *Manual and automatic control*. Nueva York: Wiley, 1968.
- Kraft, M. S. Obrist W. D. y Pribram, K. H. The effect of irritative lesions of the striate cortex on learning of visual discrimination in monkeys. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1960, 53, 17-22.
- Lashley, K. S. In search of the engram. En, *Society for experimental biology (Great Britain): Physiological mechanisms in animal behavior*. Nueva York: Academic Press, 1950.
- Maffei, L., y Fiorentini, A. The visual cortex as a spatial frequency analyzer. *Vision Res.*, 1973, 13, 1255-1267.
- Martín Ramírez, J. Fundamentos biológicos de la personalidad. *G. E. R.*, 1974, 18, 366-368.
- Martín Ramírez, J. Vida humana y biología. *G. E. R.* 1975, 23, 509-511.
- Martín Ramírez, J. Localización cerebral de procesos psíquicos. *Archivos de Neurobiología*, CCCIX, 1976, 3, 167-193.
- Martín Ramírez, J. *Einführung in der Anthropobiologie*. Franckfurt, Berna, Las Vegas: Peter Lang, 1978 (a).
- Martín Ramírez, J. El cerebro humano y el electrónico. *JANO Medicina*, 1978, 356, 56-60 (b).
- Mc Kenna, T., y Mc Kenna, D. *The invisible landscape*. Nueva York: Seabury Press, 1975.
- Milner, B. Psychological defects produced by temporal lobe excision. En H. C. Solomon, S. Cobb, y W. Penfield (Eds.), *The brain and human behavior*. (Proceedings of the Association for Research in Nervous and Mental Disease). Baltimore: Williams y Wilkins, 1958, 36, 244-257.
- Milner, B. Hemisphere specialization: Scope and limits. En F. O. Schmitt y F. G. Worden (Edt.), *The Neurosciences 3rd. Study Program*. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1979, 75-89.
- Mishkin, M. Cortical visual areas and their interaction. En A. G. Karczmar y J. C. Eccles (Eds.) *The brain and human behavior*. Berlin: Springer-Verlag, 1972.
- Movshon, J. A., Thompson, I. D., y Tolhurst, D. J. Spatial and temporal contrast sensitivity of cells in the cat's areas 17 and 18. *J. Physiology*, 1978. (a).
- Movshon, J. A., Thompson, I. D. y Tolhurst, D. J. Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. *J. Physiology*, 1978. (b).
- Movshon, J. A., Thompson, I. D. y Tolhurst, D. J. Spatial summation in the receptive field of simple cells in the cat's striate cortex. *J. Physiology*, 1978. (c).
- Moyer, R. S. *On the possibility of localizing visual memory*. Disertación Doctoral Inédita. Stanford University, 1970.
- Neisser, U. *Cognitive psychology*. Nueva York: Appleton-Century-Crofts, 1967.
- Pfaffmann, C. C. The pleasures of sensation. *Psychological Review*, 1960, 67, 257-268.
- Piesch, P. *Shufflebrain*. Nueva York: Harpers, 1972.
- Pollen, D. A. Striate cortex and the reconstruction of visual space. En *The Neurosciences study program*, III. Cambridge, Mass., MIT Press, 1973.
- Pollen D. A., Lee, J. R. y Taylor, J. H. How does the striate cortex begin the reconstruction of the visual world? *Science*, 1971, 173, 74-77.

- Pollen, D. A. y Ronner, S. F. Periodic excitability changes across the receptive fields of complex cells in the striate and parastriate cortex of the cat. *J. Physiology*, 1975, 245, 667-697.
- Pollen, D. A. y Taylor, J. H. The striate cortex and the spatial analysis of visual space. En *The Neurosciences study program*, III. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1974, pp. 239-247.
- Poggio, T. On holographic models of memory. *Kybernetik*, 1973, 12, 237-238.
- Preston, K., Jr. Use of the Fourier transformable properties of lenses for signal spectrum analysis. En J. T. Tippett, D. A. Berkowitz, L. C. Clapp, C. J. Koester y A. Vanderburgh (Eds.), *Optical and electro-optical information processing*. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1965.
- Pribram, K. H. Toward a science of neuropsychology: (Method and data). En R. A. Patton (Ed.) *Current trends in psychology and the behavioral sciences*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1954, 115-152.
- Pribram, K. H. Neocortical function in behavior. En H. F. Harlow y G. N. Woolsey (Eds.), *Biological and biochemical bases of behavior*. Madison, Wisconsin: University of Wisconsin Press, 1968, 151-172.
- Pribram, K. H. A review of theory in physiological psychology. *Annual Review of Psychology*. Palo Alto, California: Annual Reviews, 1960.
- Pribram, K. H. Proposal for a structural pragmatism: Some neuropsychological considerations of problems in philosophy. En B. Wolman y E. Nagel (Eds.), *Scientific psychology: Principles and approaches*. Nueva York, Basic Books, 1965, 426-459.
- Pribram, K. H. The amnesic syndromes: Disturbances in coding? En C. A. Talland y N. C. Waugh, (Eds.), *Pathology of memory*. Nueva York: Academic Press, 1969, 127-157.
- Pribram, K. H. *Languages of the brain*. (2a. edición). Monterrey, California: Brooks/Cole, 1977.
- Pribram, K. H. Toward a holonomic theory of perception. En *Gestaltheorie in der Moderne Psychologie* (Meizger Festschrift) 1975, 161-184.
- Pribram, K. H., Lassonde, M., y Pito M. Intracerebral influences on the microstructure of visual cortex: I. Classification of receptive field properties. En prensa.
- Pribram, K. H., Nuwer, M. y Baron R. The holographic hypothesis of memory structure in brain function and perception. En R. C. Atkinson, D. H. Krantz, R. C. Luce y P. Suppes (Eds.), *Contemporary developments in mathematical psychology*. San Francisco: W. H. Freeman & Co., 1974, 416-467.
- Pribram, K. H., Spinelli, D. N., y Kamback, M. C. Electro cortical correlates of stimulus, response and reinforcement. *Science*, 1967, 157, 94-96.
- Pribram, K. H., Spinelli, D. N., y Reitz, S. L. Effects of radical disconnection of occipital and temporal cortex on visual behavior of monkeys. *Brain*, 1969, 92, 301-312.
- Ratliff, F. *Mach bands: Quantitative studies in neural networks in the retina*. San Francisco: Holden-Day, 1965.
- Reitz, S. L., y Pribram, K. H. Some subcortical connections of the inferotemporal gyrus of monkey. *Exp. Neurol*, 1969, 25, 632-645.
- Rodieck, R. W. Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. *Vision Res.*, 1965, 5, 583-601.

- Rosenzweig, M., Bennett, E. y Diamond, M. Brain changes in response to experience. *Scientific American*, 1972, 2, 22.
- Rothblat, L. y Pribram, K. H. Selective attention: Input filter or response selection? *Brain Research*, 1972, 39, 427-436.
- Schiller, P. H., Finlay, B. L. y Volman S. F. Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. I. Spatiotemporal organization of receptive fields. *J. Neurophysiol.*, 1976, 39, 1288-1319. (a).
- Schiller, P. H., Finlay, B. L. y Volman S. F. Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. II. Orientation specificity and ocular dominance. *J. Neurophysiol.*, 1976, 39, 1320-1333 (b).
- Schiller P. H., Finlay, B. L. y Volman S. F. Quantitative of single-cell properties in monkey striate cortex. III. Spatial frequency. *J. Neurophysiol.*, 1976, 39, 1334-1351. (c).
- Schiller, P. H., Finlay, B. L., y Volman, S. F. Quantitative studies of singlecell properties in monkey striate cortex. IV. Multivariate statistical analyses and models. *J. Neurophysiol.*, 1976, 39, 1362-1374. (d).
- Sjostrand, F. S. The molecular structure of membranes. En S. Bogoch, (Ed.), *The future of the brain sciences*. Nueva York: Plenum Press, 1969, 117-157.
- Sperry, R. W. Lateral specialization in the surgically separated hemispheres. En F. O. Schmitt y F. G. Worden (Eds.), *The Neurosciences 3rd, study program*. Cambridge, Mass: MIT, Press, 1979, 5-19.
- Spinelli, D. N., Occam, a content addressable memory model for the brain. En K. H. Pribram y D. Broadbent (Eds.), *The biology of memory*. Nueva York: Academic Press, 1970.
- Spinelli, D. N., y Pribram, K. H. Changes in visual recovery functions produced by temporal lobe stimulation in monkeys. *Electroenceph, y Clin. Neurophysiol.* 1966, 20, 44-49.
- Spinelli, D. N., y Pribram, K. H. Changes in visual recovery function and unit activity produced by frontal and temporal cortex stimulation *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1967, 22, 143-149.
- Sternberg, S. Memory-scanning: Mental processes revealed by reaction-time experiments. *American Scientist*, 1969, 57, 421-457.
- Stroke G. W. *An introduction to coherent optics and holography*. Nueva York: Academic Press, 1969.
- Svaetichin, G. Horizontal and amacrine cells of retina-properties and mechanisms of their control upon bipolar and ganglion cells. *Act. Cient*, 1967, 18, 251.
- Swingert, C. J. *Computational properties of a nerve and nerve net model*. Disertación Doctoral Inédita, University of California, Berkeley, 1967.
- Tippett, J. T., Benkowitz D. A., Clapp, L. C., Koester, C. J. y Vanderbrugh, A. (Eds.), *Optical and electro-optical information processing*. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1965.
- Triabasso, T. y Bower, G. H. *Attention in learning theory and research*. Nueva York, Wiley, 1968.
- Tuin, G. L. An introduction to matched filters. *IRE Transactions on Information Theory*, 1960, 6, 311-329.
- Van Heerden, P. J. A new method of storing and retrieving information. *Applied Optics*, 1963, 2, 387-392.

- Van Heerden, P. J. *The foundation of empirical knowledge*. N. V. Uitgeverij Wistik-Wasenaar, 1968.
- Van Heerden, P. J. Models for the brain. *Nature*, 1970, 225, 177-178.
- Von Bekesy, G. Synchronism of neural discharges and their demultiplication in pitch perception on the skin and in hearing. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1959, 31 (3), 338-349.
- Von Bekesy, G. *Experiments in hearing*. Nueva York: McGraw-Hill, 1960.
- Von Bekesy, G. *Sensory inhibition*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 1967.
- Voss, J. F. Associative learning and thought: The nature of an association and its relation to thought. En J. F. Voss (Ed.), *Approaches to thought*, Columbus, Ohio: Meredith, 1969.
- Werhlin, F. S. y Dowling, J. E. Organization of the retina of the mud puppy, *Necturus maculosus*, II. Intracellular recording. *J. Neurophysiol.*, 1969, 32, 339-355.
- Westlake, P. R. *Towards a theory of brain functioning: A detailed investigation of the possibilities of neural holographic processes*. Disertación Doctoral Inédita, University of California, Los Angeles, 1968.
- Whitlock D. G. y Nauta, W. J. Subcortical projections from the temporal neocortex in *Macaca mulatta*. *Journal of Comparative Neurology*, 1956, 106, 183-212.