

Bases neurales de la percepción y el reconocimiento de caras

E.I. Olivares, J. Iglesias

NEURAL BASES OF PERCEPTION AND RECOGNITION OF FACES

Summary. Objective. To analyze the neural bases of perception and the recognition of faces. First of all we consider the concept of functional hemisphere specialization; then we look at the results obtained with regard to the neuroanatomy of processing faces and finally refer to the disorders of recognition of faces in humans. For this we review the clinical evidence obtained from the neuropsychological studies of prosopagnostic patients and the data derived from psychophysiological experiments done using intracranial recordings of nonhuman primates. Development. The agreement between the results analysed allows us to conclude that in both cerebral hemispheres there are neural mechanisms specialized in the perception and recognition of faces, and in particular the ventral and posterior regions of the occipito-temporal cortex play a decisive part in these processes. Similarly experimental findings in nonhuman primates permits explanation of the neural nature of certain neuropsychological disorders seen in man, such as the case of the dissociation between disorders of the recognition of facial identity and disorders of recognition of emotional expression, and also dissociation between the difficulty in recognizing familiar faces and difficulty in recognizing non-familiar faces. Conclusion. The use of modern neuroimaging techniques and electrophysiological studies using evoked potentials are necessary for greater understanding of these and other disorders related to processing facial information. [REV NEUROL 2000; 30: 946-52] [<http://www.revneurol.com/3010/i100946.pdf>]

Key words. Deep recordings. Face perception. Face recognition. Hemispheric specialization. Occipito-temporal cortex. Prosopagnosia.

INTRODUCCIÓN

El procesamiento neural de la información facial tiene una especial relevancia durante las relaciones interindividuales. La cara como estímulo visual caracteriza la identidad de una persona y refleja la comunicación de distintas emociones [1]. Desde un punto de vista ontogenético, debe subrayarse la preferencia visual del lactante por el rostro humano en comparación con otros estímulos. También es conocido que, desde los primeros días de vida, el niño es capaz de imitar y discriminar los movimientos faciales de un adulto [2-4] y que, alrededor de los cinco primeros meses, demuestra reconocer el rostro de las personas más allegadas [5]. Tomados desde una perspectiva psicobiológica, estos datos nos permiten suponer la existencia de mecanismos neurales especializados en el procesamiento de caras.

De acuerdo con la tesis anterior, en este artículo revisamos los datos aportados por la neuropsicología clínica y la investigación realizada en primates no humanos. Distintos datos ponen en evidencia, en el primer caso, la ocurrencia de daños cerebrales que conllevan trastornos relacionados particularmente con el reconocimiento de rostros familiares y, en el segundo, la existencia de circuitos neurales que responden selectivamente a caras en relación con otras categorías de estímulos.

Comenzamos con el análisis, en primer lugar, de los datos aportados por la neuropsicología clínica sobre especialización funcional hemisférica en el procesamiento de caras. A continuación, revisamos los conocimientos actuales sobre las áreas intrahemisféricas específicas que parecen ser el soporte neural de la percepción y el reconocimiento de caras, y nos basamos también en los datos pro-

venientes del estudio de pacientes neuropsicológicos. Para todo ello es necesario destacar la importancia del estudio de pacientes prosopagnósticos, esto es, individuos que, consecutivamente a un daño cerebral, pierden la habilidad de reconocer rostros familiares [6,7].

Posteriormente, aportamos una visión 'microscópica' a partir de los datos derivados de los registros electrofisiológicos de ciertas poblaciones neuronales de primates no humanos. La caracterización de esta actividad neuronal nos permitirá, por último, comprender la causa de ciertos trastornos relacionados con el procesamiento de caras en el hombre.

ESPECIALIZACIÓN FUNCIONAL HEMISFÉRICA

Un aspecto de especial interés desde un punto de vista neuropsicológico ha sido determinar si ambos hemisferios cerebrales dan soporte neural al procesamiento de caras o si es un hemisferio determinado el que se encarga preferentemente de dicho procesamiento, ya que para determinadas funciones, como es el caso de la percepción del lenguaje, es conocida la especialización de un hemisferio cerebral (en este caso, el izquierdo).

Unilateralidad frente a bilateralidad

La posible especialización del hemisferio derecho en el procesamiento de caras ha sido propuesta inicialmente por algunos autores que han abordado el estudio de pacientes neuropsicológicos. La presencia simultánea de defectos perceptivos (cuadranopsias y hemianopsias) en el hemicampo visual izquierdo y de trastornos relacionados con el reconocimiento de caras ha sido uno de los datos clínicos considerados para plantear que las regiones posteriores del hemisferio derecho podrían desempeñar un papel casi exclusivo en el reconocimiento de caras [8-10]. De acuerdo con este supuesto, las lesiones unilaterales del hemisferio derecho deberían ser suficientes para provocar la aparición de este trastorno, lo cual se ha corroborado mediante estudios radiológicos de pacientes con distintos tipos de prosopagnosia [11-17].

Sin embargo, contrariamente a dicho supuesto, los datos que aportan los estudios anatómicos *post mortem* de pacientes con prosopagnosia, así como los estudios realizados con este tipo de enfermos mediante modernas técnicas de neuroimagen (tomografía por

Recibido: 12.07.99. Recibido en versión revisada: 19.07.99. Aceptado: 19.07.99.

Departamento de Psicología Biológica y de la Salud. Facultad de Psicología. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid, España.

Correspondencia: Dra. Ela I. Olivares. Departamento de Psicología Biológica y de la Salud. Facultad de Psicología. Universidad Autónoma de Madrid. Campus de Cantoblanco. E-28049 Madrid. Fax: +34 91397 5215. E-mail: ela.olivares@uam.es

Agradecimientos. Este trabajo forma parte del proyecto de investigación DGES PB95-0246.

© 2000, REVISTA DE NEUROLOGÍA

rayos X, resonancia magnética nuclear y tomografía por emisión de positrones), ofrecen evidencias en favor de que la prosopagnosia está causada por lesiones bilaterales. En consecuencia, la unilateralidad derecha asumida en los pacientes prosopagnósicos en un primer momento ha sido rechazada posteriormente por varios autores gracias a la utilización de técnicas más resolutivas que han permitido descubrir la presencia de una segunda lesión en el hemisferio izquierdo [8,9,18-22]. Damasio et al [19], por ejemplo, presentaron tres casos de prosopagnosia y varios estudios *post mortem* de pacientes prosopagnósicos en los que las lesiones fueron bilaterales y no sólo estaban situadas en zonas homólogas, sino que además eran más extensas en el hemisferio izquierdo.

La necesidad de una segunda lesión en el hemisferio izquierdo para la aparición de prosopagnosia persistente es ilustrada convincentemente por Ettlín et al [20], quienes describieron el caso de un paciente que devino prosopagnósico sólo después de haber sufrido un tercer accidente vascular encefálico que le afectó las regiones parieto-occipitales izquierdas. Anteriormente, este paciente había sufrido dos accidentes vasculares encefálicos que le dañaron extensas zonas del hemisferio derecho, entre ellas, casi todo el lóbulo occipital y los tejidos mediales posteriores del lóbulo temporal, lo cual no le impidió el reconocimiento de caras familiares, aunque sí le produjo otros síntomas típicos de las lesiones en el hemisferio derecho como la aparición de defectos en el hemicampo visual contralateral.

Farah [23], tras un extenso estudio de patrones de co-ocurrencia de diferentes agnosias asociativas, observó que la mayor parte de los pacientes con un patrón combinado de agnosia y prosopagnosia (12 de 14) presentaba lesiones bilaterales en las regiones ténporo-occipitales, mientras que aquellos enfermos aquejados a la vez de agnosia y alexia (13 de 16) padecían mayoritariamente lesiones unilaterales en el hemisferio izquierdo en las regiones occipitales, temporales y parietales. Según los datos aportados en este estudio, puede inferirse también la implicación de ambos hemisferios cerebrales en la aparición de la prosopagnosia y, por consiguiente, en el procesamiento de caras.

La hipótesis de la bilateralidad concuerda con el hecho de que los casos de prosopagnosia son muy infrecuentes. Si este trastorno fuera debido a lesiones unilaterales, al ser éstas más frecuentes, habría sido mayor el número de pacientes prosopagnósicos informados [14].

Bilateralidad y estrategias de procesamiento de la información

La solución a este debate (unilateralidad frente a bilateralidad) puede facilitarse si se analiza la especialización funcional hemisférica en términos del 'tipo de estrategia' que caracteriza la ejecución de cada hemisferio cerebral en el reconocimiento visual [8,19,22,24-27]. En esta dirección cabe destacar el estudio aportado por Levy et al [24] de pacientes comisurotomizados. Estos autores proponen que cada hemisferio posee su propia estrategia de procesamiento de la información, de manera que si un hemisferio puede llegar a ser dominante en una determinada tarea bajo ciertas condiciones no va a depender de la naturaleza del estímulo, sino más bien del tipo de estrategia que pueda ser más eficaz en ese caso. Si el hemisferio izquierdo se caracteriza—como plantean estos autores—por utilizar estrategias más analíticas, relacionadas con el procesamiento de rasgos o componentes distintivos de los estímulos, y el derecho está especializado en el procesamiento de tipo configuracional u holístico, puede explicarse en la mayoría de las veces la participación privilegiada—aunque no exclusiva—del hemisferio derecho en el procesamiento de caras, ya que se sabe que los rostros familiares son estímulos cuya percepción está fa-

vorecida por el reconocimiento de una determinada *gestalt* o configuración [14,28-35].

En esta misma dirección, Damasio et al [19] plantean que los mecanismos psicobiológicos específicos que intervienen en el reconocimiento de caras en cada hemisferio difieren en que las unidades de memoria (moldes o plantillas; *templates*, en inglés) que caracterizan el patrón mnésico de una cara se encuentran definidas, en el hemisferio izquierdo, por rasgos separados de la cara y, en el hemisferio derecho, por aspectos configuracionales u holísticos. En cuanto a los mecanismos particulares del hemisferio izquierdo para el reconocimiento de caras, dichas unidades de memoria pueden relacionarse, además, con la información verbal correspondiente a cada cara, lo cual también contribuye a diferenciar el proceso de reconocimiento de caras en cada hemisferio.

Por su parte, Sergent [26,27], haciendo especial hincapié en los aspectos metodológicos de la evaluación neuropsicológica, considera que la supuesta ventaja del hemisferio derecho en el procesamiento de caras puede deberse, en gran parte, a la utilización de tiempos de presentación muy breves y estímulos altamente complejos; este hecho puede obstaculizar el alto nivel de resolución visual que sería necesario para favorecer un procesamiento de tipo analítico por parte del hemisferio izquierdo. Adicionalmente, esta autora subraya que el procesamiento analítico de las caras parece relacionarse con una secuencia de exploración de la cara de 'arriba hacia abajo', por lo que la información referente a los rasgos superiores de la cara (pelo y ojos) se procesa, en presentaciones taquitoscópicas por hemicampos visuales, más eficientemente por el hemisferio izquierdo.

Utilizando también presentaciones taquitoscópicas en hemicampos visuales, Young [36] encontró una superioridad del hemicampo visual izquierdo (hemisferio derecho) en la identificación de rasgos faciales internos o externos y de la cara completa. Esta ventaja del hemisferio derecho desapareció cuando los estímulos se presentaron invertidos, es decir, cuando se perdieron las propiedades configuracionales de la cara, de manera que se perjudica el procesamiento de tipo holístico [37-39].

Para Benton [8], la superioridad del hemisferio derecho observada en varios estudios podría haber tenido interés si las muestras de pacientes estudiados hubieran incluido individuos afásicos (con lesiones en el hemisferio izquierdo), los cuales presentan déficit de comprensión y pueden mostrar también grandes dificultades en tareas de reconocimiento de caras. Las tasas altas de errores de estos pacientes en tareas de discriminación de caras podrían reflejar, según su criterio, la disrupción de los mecanismos característicos del hemisferio izquierdo, que parece especializarse no sólo en los aspectos lingüísticos sino, además, en la detección serial de rasgos.

En congruencia con las ideas expresadas en los párrafos anteriores, Rhodes [25] plantea la especialización hemisférica en el reconocimiento de caras de acuerdo con un modelo por etapas, cada una de las cuales podría estar lateralizada de manera independiente (ver también [40]). Según este modelo, el procesamiento visoespacial temprano (codificación y utilización de información acerca de las relaciones espaciales entre y dentro de los estímulos, o de la relación que guarda un estímulo con algún marco de referencia) podría llevarse a cabo más eficazmente por el hemisferio derecho, igual que la creación y comparación subsiguiente de representaciones faciales. El hemisferio izquierdo estaría especialmente 'aventajado' en las comparaciones basadas en rasgos discretos de las caras. Asimismo, la utilización de información semántica, que incluye nombres asociados a las caras y que, según

Rhodes, ocurre en etapas más tardías del procesamiento visual, se realizaría más eficazmente por parte del hemisferio izquierdo.

Con independencia de que cada autor ponga énfasis en un aspecto diferente, cuando se analiza la especialización hemisférica en términos de las 'estrategias' que pueden ser propias de cada hemisferio cerebral para el reconocimiento de caras, parece haber un consenso en que el procesamiento de rasgos o de tipo analítico de las caras se relaciona más con la ejecución del hemisferio izquierdo y que el procesamiento de la información configuracional u holística de la cara la lleva a cabo más eficazmente el hemisferio derecho. Bajo ciertas condiciones –según la naturaleza del estímulo y la tarea realizada–, las diferencias interhemisféricas en el procesamiento de caras podrían ser únicamente de tipo cuantitativo, lo cual explicaría el hecho de que a veces se encuentre un mismo patrón de conducta en pacientes con lesiones en uno u otro hemisferio, si bien los enfermos con lesiones en el hemisferio derecho muestran generalmente resultados más bajos [22]. En todo caso, la participación de ambos hemisferios tiene mayor valor adaptativo porque favorece, en individuos con lesiones cerebrales, una compensación eficaz en caso de producirse algún daño o pérdida de capacidades relacionados con el procesamiento de caras.

Para valorar apropiadamente los datos aportados por este tipo de estudios, es necesario tener en cuenta las limitaciones de las técnicas utilizadas generalmente con pacientes neuropsicológicos –y con sujetos humanos normales– [15]. Por ejemplo, los estudios neurorradiológicos en cerebros dañados pueden dar cuenta de un daño cerebral focal que puede tener efectos negativos en el funcionamiento de áreas distantes; de este modo, la integridad estructural local no siempre es sinónimo de funcionamiento normal. Por otra parte, en el estudio de pacientes con lesiones también conviene considerar si los individuos pueden diferir en su grado de asimetría cerebral para el reconocimiento de caras, ya que una misma lesión unilateral podría ocasionar prosopagnosia en algunos casos y no producirla en otros [12,14,15,18,22].

NEUROANATOMÍA DEL PROCESAMIENTO DE CARAS

Un punto de interés fundamental es el referido a la caracterización de zonas intrahemisféricas responsables del procesamiento de caras. Este tipo de problema se relaciona con el desarrollado anteriormente sobre especialización hemisférica, ya que la identificación de áreas cerebrales funcionalmente especializadas siempre implica la verificación del (de los) hemisferio(s) implicado(s). Así, por ejemplo, los datos derivados del estudio de sujetos con lesiones cerebrales más o menos focalizadas permiten precisar si las lesiones coincidentes con un defecto en el reconocimiento o la percepción de caras fueron derechas, izquierdas o bilaterales.

Estudios de pacientes neuropsicológicos

Los estudios neuropsicológicos han descrito con bastante precisión las regiones cerebrales lesionadas que aparecen regularmente acompañando a la agnosia para caras o prosopagnosia [6,14,15,18,41]. Así, a partir del análisis sistemático de la topografía de las lesiones cerebrales de pacientes con y sin prosopagnosia, Damasio et al [6] han identificado las regiones cerebrales que parecen ser más importantes como soporte neural del procesamiento de caras (Fig. 1). Estos autores llegan a delimitar, incluso, las zonas afectadas según el tipo de prosopagnosia que presenta cada paciente.

Concretamente, según Damasio et al [6], la prosopagnosia 'pura asociativa', que se caracteriza porque el paciente no recono-

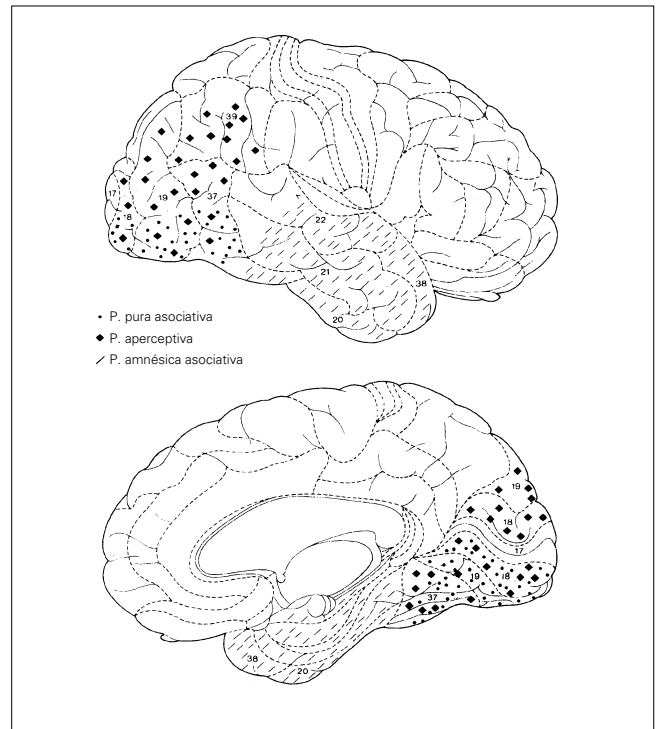


Figura 1. Áreas cerebrales que aparecen afectadas en los distintos tipos de prosopagnosia y que probablemente constituyen el soporte neural del procesamiento de caras, de acuerdo con Damasio et al [6].

ce las caras ya que las percibe como carentes de significado y tiene que valerse de otros indicios como la voz para identificarlas (ver también [23,42]), está causada por un daño bilateral en las cortezas asociativas visuales inferiores occipitales y temporales (áreas 18 y 19 de Brodmann en su parte inferior y parte del área 37). En cambio, la prosopagnosia llamada 'aperceptiva', que es propia del paciente que, además de la dificultad para reconocer caras, padece un déficit grave de integración visual (es incapaz de generar la imagen de un todo a partir de sus partes) se asocia fundamentalmente con daño en las cortezas asociativas visuales derechas dentro de las regiones parietales y occipitales (áreas 18 y 19, partes mesiales y laterales, y parte de las áreas 39 y 37). Áreas concretas que parecen comúnmente afectadas en ambos tipos de prosopagnosia son los giros lingual, fusiforme y parahipocampal.

La prosopagnosia 'amnésica asociativa' (que suele aparecer en estadios iniciales de la amnesia, de ahí su nombre), en la que el paciente es incapaz de reconocer la identidad de la cara ni siquiera por medio de la voz y muestra, además, déficit en la utilización de otros indicios contextuales para identificarlas, está también –según estos autores– causada por un daño bilateral, pero en regiones temporales anteriores, es decir, en estructuras límbicas (amígdala, corteza entorrinal e hipocampo) y áreas paralímbicas y corticales aledañas (áreas 38, 20, 21 y 22).

Ambos hemisferios, según las conclusiones de Damasio et al [6], están implicados en el procesamiento de caras, aunque no contribuyen de igual manera, pues las cortezas visuales derechas tienen una ventaja bien definida en este proceso. Estas conclusiones se corroboraron en un estudio de pacientes con daño selectivo en diferentes cortezas asociativas [41], en el que se relacionaron el foco de la lesión y las categorías de los estímulos (naturales, contruidos por el hombre, etc.), cuyo reconocimiento se afectó en función del área cerebral lesionada.

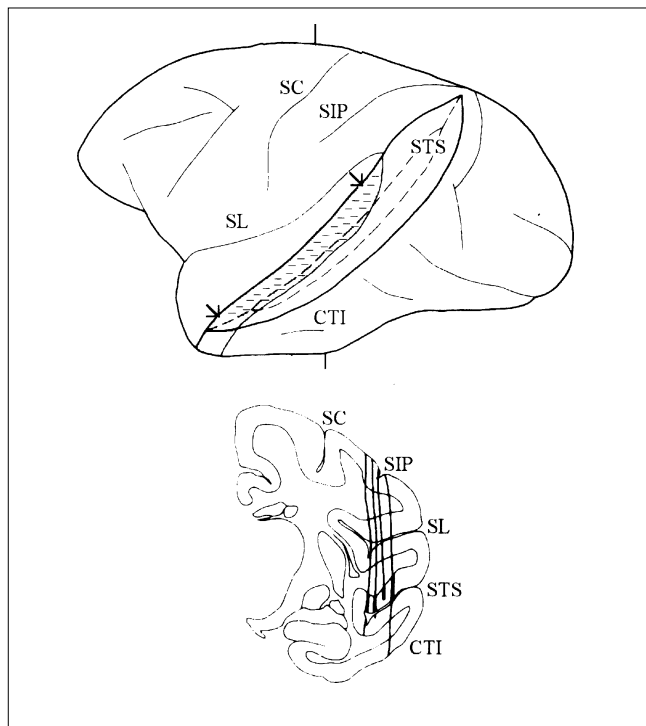


Figura 2. Parte superior: vista lateral del cerebro de un macaco con el surco temporal superior desplegado. El fondo del surco temporal superior está representado por dos líneas discontinuas. El área rayada delimitada por flechas corresponde al área polisensorial temporal superior, definido por Bruce et al [43]. SC: surco central; SIP: surco intraparietal; STS: surco temporal superior; SL: surco lateral; CTI: corteza temporal inferior. Parte inferior: corte coronal –la zona exacta del corte está señalada por dos marcas en la parte superior de la figura– que indica los lugares de colocación de los microelectrodos en un sujeto. Reproducido parcialmente y modificado del original de Bruce et al [43] con permiso de la American Physiological Society.

Estudios electrofisiológicos en primates no humanos

Los datos que han aportado hasta el presente el mayor grado de precisión en la determinación de las bases neurales del procesamiento de caras son los provenientes del registro intracraneal de la actividad neuronal en primates no humanos. En este tipo de estudio se pone un énfasis especial en la delimitación de las áreas intrahemisféricas concretas que se destacan por su capacidad de respuesta selectiva ante caras.

Mediante la implantación de electrodos de registro profundo en la corteza temporal de cinco macacos (cuatro *Macaca fascicularis* y un *Macaca mulatta*), específicamente en el banco dorsal y fondo de la parte anterior del surco temporal superior, Bruce et al [43] describieron una zona a la que llamaron 'área polisensorial temporal superior' y en la que encontraron un pequeño grupo (30%) de células que respondían selectivamente a determinados estímulos visuales (Fig. 2). De este grupo de células, algunas unidades respondían concretamente a caras de congéneres y de humanos, y no lo hacían ante otros estímulos presentados como fueron barras, puntos luminosos, ejes u otros más complejos como manos. Los autores sugirieron que estas últimas células eran más sensibles a la información configuracional que a rasgos aislados porque: 1. Respondían a una variedad de caras (reales, diapositivas y fotografías) que diferían en tamaño, color y movimiento; 2. Al ocultar los ojos en las fotografías disminuía pero no se eliminaba la respuesta, y 3. Al colocar los rasgos de manera caótica la respuesta sí se eliminaba. Se encontró otro grupo de células

cuya actividad parecía depender de algunos rasgos específicos de la cara como los ojos o el pelo, o también de otros estímulos visuales complejos además de la cara.

Dado que la mayor parte de las neuronas (70%) registradas en el área polisensorial temporal superior por Bruce et al [43] tenían grandes campos receptivos, eran sensibles al movimiento de los estímulos pero no a su forma y tenían una capacidad de respuesta polimodal, estos autores sugirieron que esta región debía estar más implicada en las funciones espaciales y de orientación, que en el reconocimiento de patrones (ver también [44]). Es muy probable, por lo tanto, que las neuronas selectivas a caras observadas en esta zona (una parte del 30% de las neuronas registradas que sí parecían responder mejor a estímulos particulares) podrían estar implicadas en los mecanismos de orientación relativos a las conductas de acercamiento y alejamiento de otros miembros de la especie [45].

Aunque Bruce et al [43] no hacen referencia explícita a la lateralidad de los hemisferios registrados, sí informan acerca de que estudiaron ocho hemisferios de los cinco macacos; de ello se deduce que los hallazgos fueron bilaterales.

Perret et al [46] realizaron registros de actividad unitaria igualmente en el fondo del surco temporal superior de tres macacos (*Macaca rhesus*), en una región que los propios autores consideraron que podría ser parte del área polisensorial temporal superior de Bruce et al [43]. En este caso se encontró una agrupación de neuronas que, a diferencia de las descritas por Bruce et al [43], no eran polisensoriales (no respondían a estímulos auditivos ni táctiles). Estas neuronas tenían su mayor frecuencia de descarga ante la estimulación visual con caras y partes de la cara, la cual era de 2 a 10 veces mayor que ante otros estímulos visuales simples y complejos. La magnitud de esta respuesta se mantenía constante, a pesar de diferentes transformaciones realizadas en las caras presentadas como estímulos, como fueron la rotación (horizontales o invertidas) o el cambio de color, tamaño o distancia. Para muchas de las neuronas registradas, la respuesta dada ante caras con una configuración normal y presentadas de frente fue significativamente mayor que las dadas ante caras con los rasgos desordenados o vistas de perfil. El enmascaramiento de determinados rasgos de la cara redujo también notablemente la respuesta en un determinado número de neuronas y no en otro. Asimismo, la presencia de rasgos aislados o subconjuntos de rasgos fue suficiente para provocar la máxima respuesta en otro número de células estudiadas.

A partir de estos resultados, Perret et al [46] concluyeron que la agrupación de neuronas registradas representaba parte de un sistema especializado en codificar caras o rasgos presentes en ellas y que, posiblemente, las lesiones en esta zona eran las responsables de la prosopagnosia y de otras alteraciones relacionadas con el reconocimiento de caras en humanos y primates no humanos. Para estos autores, las amplias conexiones de las neuronas del fondo del surco temporal superior con la corteza temporal inferior (de la cual recibe aferencias y donde también se han encontrado neuronas que responden a caras, como se verá más adelante), y con la amígdala y las cortezas parietal y frontal (a las cuales envía eferencias), evidencian que estas neuronas podrían hacer llegar la información necesaria a los sistemas cerebrales responsables de la identificación de caras y de las respuestas emocionales y sociales asociadas a ellas.

Aunque las neuronas encontradas por Perret et al [46] se encontraban principalmente en el hemisferio izquierdo, los propios autores aclaran que el muestreo del registro estaba sesgado hacia este hemisferio, de modo que la posibilidad de una asimetría no pudo establecerse ni excluirse.

Con el propósito de investigar si las neuronas estudiadas en el

surco temporal superior por Perret et al [46] eran capaces de responder selectivamente a diferentes caras, Baylis et al [47], con un diseño experimental análogo, presentaron a tres *Macaca mulatta* un conjunto de caras que incluía caras de congéneres y de humanos, y compararon las respuestas de diferentes neuronas de los bancos ventral y dorsal de la parte anterior del surco temporal superior a las distintas caras presentadas. También compararon las respuestas de las neuronas del surco temporal superior a otros estímulos con diferentes grados de complejidad visual. Los resultados obtenidos por estos autores indicaron que no sólo existían neuronas con respuestas al menos dos veces mayores a las caras que a otros estímulos –lo cual Perret et al [46] ya habían comprobado–, sino que algunas de ellas respondían a muchas de las caras, otras a un subconjunto específico de caras, e incluso algunas, que fueron altamente selectivas, respondían principalmente –aunque no de forma exclusiva– a una de las caras del conjunto estimular.

Baylis et al [47] sugirieron que era muy probable que estas neuronas pudieran ser útiles para la distinción entre diferentes individuos y, por lo tanto, para la ejecución de diversas respuestas ante diferentes caras. El hecho de que la mayor parte de las neuronas respondiera a varias caras diferentes y que estas neuronas aparecieran formando un conglomerado en el surco temporal superior sugiere, según estos autores, que ellas realizan un cómputo común –relacionado posiblemente con la detección de diferencias meramente físicas– que podría ser necesario para la discriminación entre diferentes individuos (ver también [45]). Al intentar replicar en su estudio los resultados de Perret et al [46], Baylis et al dan por supuesto que sus resultados se refieren a ambos hemisferios.

Con el objetivo de analizar las diferencias halladas entre humanos y primates no humanos en tareas de percepción de caras, Perret et al [48] realizaron un estudio comparativo sobre los efectos de la inversión de las caras y si, en consecuencia, se perjudicaba el procesamiento configuracional de las mismas. Para ello, partieron de las evidencias aportadas por los estudios previos según los cuales los primates no humanos, a diferencia de los humanos, no muestran el efecto de inversión de las caras (son capaces de aprender a discriminar caras derechas o invertidas con la misma facilidad); ello hace suponer un procesamiento de las caras en los primates no humanos preferentemente de tipo analítico y una ausencia de asimetría hemisférica (en los humanos, la preferencia de estrategias de tipo holístico para el reconocimiento de caras se relaciona con la supuesta ventaja del hemisferio derecho).

Perret et al [48] encontraron en las células del banco dorsal y fondo del surco temporal superior una correlación entre la latencia de respuesta de estas neuronas y la orientación (tiempos más largos a medida que aumentaba el ángulo de rotación de la cara), aunque la magnitud de la respuesta seguía siendo la misma. Esta correlación se dio también en los estudios de tiempos de reacción. Recientemente, Perret et al [49] han planteado que estas latencias de respuesta dependen de la actividad acumulativa de los grupos de neuronas que responden selectivamente a un plano particular de la cara. De este modo, una orientación más frecuente o normal será capaz de reclutar mayor número de respuestas y traerá consigo una latencia de respuesta menor.

Adicionalmente, en el estudio previamente citado de Perret et al [48], los primates no humanos fueron capaces de aprender a discriminar entre caras con su correcta configuración y caras con los rasgos desordenados y, cuando fueron forzados a utilizar estrategias holísticas, mostraron, como los humanos, el efecto de inversión. Por lo tanto, es la ausencia de restricciones sobre las estrategias de procesamiento y no tanto una diferencia fundamen-

tal en las habilidades perceptuales de humanos y primates no humanos para codificar los aspectos configuracionales de las caras, la que, según estos autores, explica las diferencias observadas entre la respuesta de humanos y primates no humanos ante caras.

En cuanto a la especialización hemisférica, en este estudio se observó una mayor concentración de células que respondían a caras en el hemisferio izquierdo, a pesar de los controles realizados para evitar un posible sesgo en el registro. Los autores atribuyeron este hecho a la posible especialización del hemisferio izquierdo de los primates no humanos en tareas visuales, entre ellas, las de discriminación espacial; esta especialización sería, por lo tanto, opuesta a la supuesta ventaja del hemisferio derecho de sujetos humanos en este tipo de tareas.

Las células selectivas a caras localizadas en la corteza temporal inferior, entre ellas, las del banco ventral del surco temporal superior de primates no humanos, han sido encontradas por Rodman, Skelly y Gross ([50], citados por Gross [45]), incluso en sujetos de sólo cinco semanas y media de edad. Dado que no se ha observado una clara tendencia de desarrollo maduracional en la magnitud de capacidad de respuesta durante la infancia y la adolescencia, se ha considerado que estas células podrían estar presentes en el momento del nacimiento. No obstante, como plantea Gross [45], los datos acumulados hasta el presente no permiten llegar a esta conclusión. De hecho, los estudios realizados por Rolls et al [51] ponen en evidencia que las propiedades de respuesta de las neuronas de la corteza temporal podrían modificarse por la experiencia, ya que algunas de ellas son capaces de alterar la magnitud de su respuesta a diferentes miembros de un conjunto nuevo de caras desde las primeras repeticiones del mismo –aunque ello no niega, por supuesto, el posible carácter innato de dichas células–.

Otras regiones mencionadas por Gross [45] donde se han encontrado células que responden a caras son la amígdala, el putamen ventral y el lóbulo frontal, aunque en una proporción mucho menor. En la amígdala se han hallado células que responden a caras bidimensionales y tridimensionales de congéneres y humanos, así como a rasgos de la cara y la cara completa [52,53]. La latencia de las respuestas de estas neuronas es algo mayor que la encontrada en las neuronas del surco temporal superior (en un intervalo de 110 ms a 220 ms); según Damasio [54], este hecho podría explicarse considerando la posición intermedia de la amígdala en la red de conexiones corticales que establecen la cadena de procesamiento de información desde el surco temporal superior hacia el hipocampo (ver también [53]).

NEURONAS SELECTIVAS A CARAS Y SU POSIBLE RELACIÓN CON TRASTORNOS DEL RECONOCIMIENTO DE CARAS EN EL HOMBRE

Sobre la posible relación de las neuronas selectivas a caras encontradas en la corteza temporal de primates no humanos y el reconocimiento de caras en el hombre, Gross [45] ha planteado la existencia de un daño del tejido cortical al que pertenecen dichas células en los trastornos del reconocimiento de caras (la prosopagnosia). Aunque las lesiones que aparecen en pacientes prosopagnósicos se encuentran usualmente en regiones occipitotemporales ventromediales, este autor sugiere que un daño en dichas regiones podría interrumpir las vías de conexión de las neuronas selectivas a caras (en la corteza temporal) con otras regiones de destino (p. ej., la corteza límbica) y causar consecuentemente el déficit de reconocimiento.

La profundización en el estudio de las neuronas selectivas a caras en primates no humanos ha permitido también ofrecer una respuesta plausible a la causa de la disociabilidad de diferentes trastornos rela-

cionados con el procesamiento de caras [44]. El hecho de que algunos individuos presenten problemas en la identificación de caras familiares y sean, no obstante, capaces de reconocer diferentes expresiones emocionales, a diferencia de otros que muestran un patrón inverso de comportamiento, puede estar basado en daños selectivos en diferentes áreas corticales relacionadas específicamente con el procesamiento de la identidad y de la expresión emocional. Hasselmo et al [55] estudiaron estas posibles áreas en primates no humanos (un *Macaca mulatta* y dos *Macaca fascicularis*) e identificaron el giro temporal inferior con la zona donde se sitúan fundamentalmente las neuronas responsables de codificar la identidad y el surco temporal superior con la zona de mayor concentración de células que responden a las expresiones emocionales. La proximidad de estas últimas neuronas a las células que responden al movimiento en el área polisensorial temporal superior [43] puede reflejar, según Hasselmo et al [55], la importancia de los aspectos dinámicos de la expresión facial.

Por último, el hecho de que algunos pacientes –no necesariamente prosopagnósticos– muestren dificultades en el reconocimiento de caras no familiares presentadas con diferentes, e inusuales, orientaciones o condiciones de iluminación, o en hacer corresponder partes de una cara con la cara completa, podría interpretarse como el reflejo de una dificultad general para traducir representaciones de diferentes planos del objeto percibido –en este caso la cara– a una representación general del mismo [56]. Estos pacientes podrían presentar lesiones situadas en áreas del cerebro humano correspondientes a la corteza temporal de los primates no humanos, donde se han descrito grupos de neuronas que responden a determinadas planos de la cara percibida y grupos de neuronas que responden con independencia del ángulo visual del observador y cuya respuesta se basa en coordenadas centradas en el objeto [44,46,53,56,57]. La coincidencia de ambos tipos de células en esta zona es consistente con la hipótesis de que en dicha zona podría tener lugar la etapa en la jerarquía del sistema visual

en la que se construyen las representaciones prototípicas de los objetos percibidos.

CONCLUSIONES

Los datos provenientes del estudio de pacientes prosopagnósticos permiten considerar que la corteza occipitotemporal, particularmente sus zonas posteriores y ventrales (que incluyen los giros ligal, fusiforme y parahipocampal), es el principal soporte neural de la percepción y el reconocimiento de caras en el hombre. La participación decisiva de la corteza temporal en este proceso es corroborada por los hallazgos electrofisiológicos en primates no humanos, en los que se han encontrado grupos de neuronas que responden selectivamente a caras en el surco temporal superior y en el giro temporal inferior. Podemos afirmar que ambos hemisferios cerebrales participan en el procesamiento de caras, aunque parece que ambos utilizan diferentes estrategias: serial, analítica o de rasgos el hemisferio izquierdo, y configuracional u holística el hemisferio derecho. El hecho de que las caras familiares sean reconocidas siguiendo fundamentalmente estrategias configuracionales podría explicar la predominancia tradicionalmente atribuida al hemisferio derecho en este proceso.

Nuevos estudios que conlleven la utilización de otras técnicas de análisis de la actividad cerebral durante la percepción y el reconocimiento de caras podrían aportar más evidencias a favor de la existencia de mecanismos especializados en el procesamiento de estos estímulos. Concretamente, la combinación de modernas técnicas que ofrezcan una alta resolución espacial (p. ej., la tomografía por emisión de positrones o la resonancia magnética funcional) con otras que permitan un detallado análisis temporal (p. ej., los potenciales evocados y la electroencefalografía de alta densidad) podrían impulsar enormemente los avances en este campo de investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- Ekman P, Friesen WV, Ellsworth P. Research foundations. In Ekman P, ed. Emotion in the human face. Cambridge: Cambridge University Press; 1992. p. 1-6.
- Fantz RL. Pattern vision in newborn infants. *Science* 1963; 140: 296-7.
- Meltzoff AN, Moore MK. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science* 1977; 198: 75-8.
- Serrano JM, Iglesias J, Loeches A. Infants' responses to adult facial expressions. *Infant Behav Dev* 1995; 18: 477-82.
- Fagan JF. Infants' recognition of invariant features of faces. *Child Dev* 1976; 47: 627-38.
- Damasio AR, Tranel D, Damasio H. Face agnosia and the neural substrates of memory. *Annu Rev Neurosci* 1990; 13: 89-109.
- Ellis HD, Florence M. Bodamer's (1947) paper on prosopagnosia. *Cogn Neuropsychol* 1990; 7: 81-105.
- Benton AL. The neuropsychology of facial recognition. *Am Psychol* 1980; 35: 176-86.
- Damasio AR, Damasio H. The anatomical substrate of prosopagnosia. In Bruyer R, ed. The neuropsychology of face perception and facial expression. Hillsdale: Erlbaum; 1986. p. 31-8.
- Yin RK. Face perception: a review of experiments with infants, normal adults and brain-injured persons. In Held R, Leibowitz H, Teuber H, eds. Perception (Handbook of sensory physiology). Berlin: Springer-Verlag; 1978. p. 593-608.
- De Renzi E. Currents issues on prosopagnosia. In Ellis HD, Jeeves MA, Newcombe F, Young A, eds. Aspects of face processing. Dordrecht: Martinus Nijhoff; 1986. p. 268-72.
- De Renzi E, Perani D, Carlesimo GA, Silveri MC, Fazio F. Prosopagnosia can be associated with damage confined to the right hemisphere: an MRI and PET study and a review of the literature. *Neuropsychologia* 1994; 32: 893-902.
- Hécaen H, Angelergues R. Agnosia for faces (prosopagnosia). *Arch Neurol* 1962; 7: 92-100.
- Meadows JC. The anatomical basis of prosopagnosia. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1974; 37: 489-501.
- Sergent J, Signoret JL. Functional and anatomical decomposition of face processing: evidence from prosopagnosia and PET study of normal subjects. In Bruce V, Cowey A, Young AW, Perret DI, eds. Processing the facial image. Oxford: Clarendon Press; 1992. p. 55-62.
- Takahashi N, Kawamura M, Hirayama K, Shiotani J, Isono O. Prosopagnosia: a clinical and anatomical study of four patients. *Cortex* 1995; 31: 317-29.
- Whiteley AM, Warrington EK. Prosopagnosia: a clinical, psychological, and anatomical study of three patients. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1977; 40: 395-403.
- Clarke S, Lindemann A, Maeder P, Borruat F. Face recognition and postero-inferior hemispheric lesions. *Neuropsychologia* 1997; 35: 1555-63.
- Damasio AR, Damasio H, van Hoesen GW. Prosopagnosia: anatomic basis and behavioral mechanisms. *Neurology* 1982; 32: 331-41.
- Ettlin TM, Beckson M, Benson DF, Langfitt JT, Amos, EC, Pineda GS. Prosopagnosia: a bihemispheric disorder. *Cortex* 1992; 28: 129-34.
- Nardelli E, Buonanno F, Coccia G, Fiaschi A, Terzian H, Rizzuto N. Prosopagnosia. Report of four cases. *Eur Neurol* 1982; 21: 289-97.
- Young AW. Functional organization of visual recognition. In Weiskrantz L, ed. Thought without language. Oxford: Oxford University Press; 1988. p. 78-107.
- Farah MJ. Patterns of co-occurrence among the associative agnosias: implications for visual object representation. *Cogn Neuropsychol* 1991; 8: 1-19.
- Levy J, Trevarthen C, Sperry RW. Perception of bilateral chimeric figures following hemispheric deconnection. *Brain* 1972; 95: 61-78.
- Rhodes G. Lateralized processes in face recognition. *Br J Psychol* 1985; 76: 249-71.
- Sergent J. About face: left-hemisphere involvement in processing physiognomies. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1982; 8: 1-14.
- Sergent J. Face perception: underlying process and hemispheric contribution. In Denes G, Semenza C, Bisiacchi P, Andreewsky A, eds. Perspectives on cognitive neuropsychology. Hillsdale: Erlbaum; 1988. p. 3-30.
- Bower GH, Karlin MB. Depth of processing pictures of faces and recognition memory. *J Exp Psychol* 1974; 103: 751-7.

29. Olivares EI, Bobes MA, Aubert E, Valdés-Sosa M. Associative ERP effects with memories of artificial faces. *Cogn Brain Res* 1994; 2: 39-48.
30. Olivares EI. Actividad eléctrica cerebral y memoria de caras: un estudio con potenciales evocados [Tesis doctoral no publicada]. Universidad Autónoma de Madrid; 1997.
31. Olivares EI, Iglesias J, Bobes MA. Searching for face-specific long latency ERPs: a topographic study of effects associated with mismatching features. *Cogn Brain Res* 1999; 7: 343-56.
32. Sporer SL. Deep-deeper-deepest? Encoding strategies and the recognition of human faces. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1991; 17: 323-33.
33. Tanaka JW, Farah MJ. Parts and wholes in face recognition. *Q J Exp Psychol A* 1993; 46: 225-45.
34. Winograd E. Encoding operations which facilitate memory for faces across the life span. In Gruneberg MM, Morris PE, Sykes RN, eds. *Practical aspects of memory*. San Diego: Academy Press; 1978. p. 255-62.
35. Winograd E. Elaboration and distinctiveness in memory for faces. *J Exp Psychol* 1981; 7: 181-90.
36. Young AW. Right cerebral hemisphere superiority for recognizing the internal and external features of famous faces. *Br J Psychol* 1984; 75: 161-9.
37. Carey S. Becoming a face expert. In Bruce V, Cowey A, Young AW, Perret DI, eds. *Processing the facial image*. Oxford: Clarendon Press; 1992. p. 95-103.
38. Yin RK. Looking at upside-down faces. *J Exp Psychol* 1969; 81: 141-5.
39. Young AW, Hellawell D, Hay DC. Configurational information in face perception. *Perception* 1987; 16: 747-59.
40. Parkin AJ, Williamson P. Patterns of cerebral dominance in wholistic and featural stages of facial processing. In Ellis HD, Jeeves MA, Newcombe F, Young A, eds. *Aspects of face processing*. Dordrecht: Martinus Nijhoff; 1986. p. 223-7.
41. Damasio AR. Cortical systems underlying memory in humans. Proceedings of the course on neuropsychology: the neuronal basis of cognitive function. International School of Neuroscience. 3 ed. New York: Thieme; 1992. p. 185-94.
42. Farah MJ. Visual agnosia. Disorders of object recognition and what they tell us about normal vision. Cambridge: The MIT Press; 1990.
43. Bruce C, Desimone R, Gross C. Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *J Neurophysiol* 1981; 46: 369-84.
44. Rolls ET. Neurophysiological mechanisms underlying face processing within and beyond the temporal cortical visual areas. In Bruce V, Cowey A, Young AW, Perret DI, eds. *Processing the facial image*. Oxford: Clarendon Press; 1992. p. 11-21.
45. Gross CG. Representation of visual stimuli in inferior temporal cortex. In Bruce V, Cowey A, Young AW, Perret DI, eds. *Processing the facial image*. Oxford: Clarendon Press; 1992. p. 3-10.
46. Perret DI, Rolls ET, Caan W. Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Exp Brain Res* 1982; 47: 329-42.
47. Baylis GC, Rolls ET, Leonard CM. Selectivity between faces in the responses of a population of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Brain Res* 1985; 342: 91-102.
48. Perret DI, Mistlin AJ, Chitty AJ, Smith PAJ, Potter DD, Broennimann R, et al. Specialized face processing and hemispheric asymmetry in man and monkey: evidence from single unit and reaction time studies. *Behav Brain Res* 1988; 29: 245-58.
49. Perret DI, Oram MW, Ashbridge E. Evidence accumulation in cell populations responsive to faces: an account of generalization of recognition without mental transformations. *Cognition* 1998; 67: 111-45.
50. Rodman HR, Skelly JP, Gross CG. Stimulus selectivity and state dependence of activity in inferior temporal cortex of infant monkeys. *Proc Natl Acad Sci USA* 1991; 88: 7572-5.
51. Rolls ET, Baylis GC, Hasselmo ME, Nalwa V. The effect of learning on the face selective responses of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Exp Brain Res* 1989; 76: 153-64.
52. Leonard CM, Rolls ET, Wilson FAW, Baylis GC. Neurons in the amygdala of the monkey with responses selective for faces. *Behav Brain Res* 1985; 15: 159-76.
53. Tanaka K. Inferotemporal cortex and object vision. *Annu Rev Neurosci* 1996; 19: 109-39.
54. Damasio AR. Neural mechanisms. In Young A, Ellis H, eds. *Handbook of research on face processing*. Amsterdam: North Holland; 1989. p. 405-36.
55. Hasselmo ME, Rolls ET, Baylis GC. The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behav Brain Res* 1989; 32: 203-18.
56. Hasselmo ME, Rolls ET, Baylis GC, Nalwa V. Object-centered encoding by face-selective neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Exp Brain Res* 1989; 75: 417-29.
57. Toveé MJ, Rolls ET, Azzopardi P. Translation invariance in the responses to faces of single neurons in the temporal visual cortical areas of the alert macaque. *J Neurophysiol* 1994; 72: 1049-60.

BASES NEURALES DE LA PERCEPCIÓN Y EL RECONOCIMIENTO DE CARAS

Resumen. Objetivo. Analizar las bases neurales de la percepción y el reconocimiento de caras. Desarrollamos, en primer lugar, el tema de la especialización funcional hemisférica; a continuación nos centramos en los resultados obtenidos sobre la neuroanatomía del procesamiento de caras y, finalmente, nos referimos a los trastornos del reconocimiento de caras en el hombre. Para ello revisamos las evidencias clínicas procedentes de los estudios neuropsicológicos de pacientes prosopagnósicos y los datos derivados de los experimentos psicofisiológicos realizados mediante registros intracraneales con primates no humanos. Desarrollo. La convergencia entre los resultados analizados nos permite concluir la existencia en ambos hemisferios cerebrales de mecanismos neurales especializados en la percepción y el reconocimiento de caras y, concretamente, subrayar que las zonas ventrales y posteriores de la corteza occipitotemporal desempeñan un papel determinante en dichos procesos. Asimismo, los hallazgos experimentales con primates no humanos nos permiten explicar la naturaleza neural de ciertos trastornos neuropsicológicos observados en el hombre, como es el caso de la disociación entre trastornos del reconocimiento de la identidad facial y trastornos de reconocimiento de la expresión emocional, o también la disociación entre la dificultad para reconocer caras familiares y la dificultad para reconocer caras no familiares. Conclusión. El empleo de las modernas técnicas de neuroimagen y los estudios electrofisiológicos mediante potenciales evocados son necesarios para una mayor comprensión de éstos y otros trastornos relacionados con el procesamiento de la información facial. [REV NEUROL 2000; 30: 946-52] [<http://www.revneurolog.com/3010/i100946.pdf>]

Palabras clave. Corteza occipitotemporal. Especialización hemisférica. Percepción de caras. Prosopagnosia. Reconocimiento de caras. Registros intracraneales.

BASES NEURONAIS DA PERCEPÇÃO E DO RECONHECIMENTO DE ROSTOS

Resumo. Objectivo. Analisar as bases neuronais da percepção e do reconhecimento de rostos. Desenvolvemos, em primeiro lugar, o tema da especialização funcional hemisférica; depois centrámo-nos nos resultados obtidos na neuroanatomia do processamento de rostos e por fim, referimo-nos às perturbações do reconhecimento de rostos no homem. Para este fim revimos as evidências clínicas procedentes dos estudos neuropsicológicos de doentes prosopagnósicos e os dados provenientes dos ensaios psicofisiológicos realizados mediante registos intracranianos com primatas. Desenvolvimento. A correlação entre os resultados analisados, permite-nos concluir, a existência em ambos os hemisférios cerebrais de mecanismos neuronais especializados na percepção e no reconhecimento de rostos e demonstrar que as áreas inferiores e posteriores do córtex occipito-temporal desempenham um papel determinante nos ditos processos. Desta forma, os achados experimentais com primatas permitem-nos explicar a natureza neuronal de certas perturbações neuropsicológicas observadas no homem, como é o caso da dissociação entre perturbações do reconhecimento da identidade facial e perturbações de reconhecimento da expressão emocional e também a dissociação entre a dificuldade em reconhecer caras familiares e a dificuldade em reconhecer caras não familiares. Conclusão. A utilização das técnicas de neuroimagem modernas e os estudos electrofisiológicos mediante potenciais evocados são necessários para uma melhor compreensão destas e de outras perturbações relacionadas com o processamento da informação facial. [REV NEUROL 2000; 30: 946-52] [<http://www.revneurolog.com/3010/i100946.pdf>]

Palavras chave. Córtex occipito-temporal. Especialização hemisférica. Percepção de rostos. Prosopagnosia. Reconhecimento de caras. Registos intracranianos.