Sensación y Percepción

Sexta Edición

E. Bruce Goldstein

University of Pittsburgh

THOMSON

Australia • Brasil • Canadá • España • Estados Unidos • México • Reino Unido • Singapur

THOMSON

Sensación y Percepción
6a edición
E. Bruce Goldstein

Director editorial y de producción:
José Tomás Pérez Bonilla

Editora de desarrollo:
Talia Delgadillo S.

Gerente de producción:
Luis Villanueva Rebollo

Editor de producción:
Alma Castrejon Alcocer

Supervisor de manufactura:
Israel Robles Martinez

Diseño de portada:
Warhol. Promoción y publicidad

Traductor:
María Elena Ortiz Salinas

COPYRIGHT © 2005 por International Thomson Editores, S.A. de C.V., una división de Thomson Learning, Inc. Thomson Learning™ es una marca registrada usada bajo permiso.

DERECHOS RESERVADOS. Queda prohibida la reproducción o transmisión total o parcial del texto de la presente obra bajo cualesquiera formas, electrónica o mecánica, incluyendo fotocopiado, almacenamiento en algún sistema de recuperación de información, o grabado sin el consentimiento previo y por escrito del editor.

Impreso en México
Printed in Mexico
1 2 3 4 5 07 06 05

Para mayor información contáctenos en:
Séneca núm. 53
Col. Polanco
México, D.F., 11560

Puede visitar nuestro sitio en
http://www.thomsonlearning.com.mx

Traducido del libro Sensation and Perception
6th edition, publicado en inglés por Thomson/Wadsworth © 2002
ISBN: 0-534-63991-7
Datos para catalogación bibliográfica:
Goldstein, E. Bruce
Sensación y percepción
6ª edición
ISBN 970-686-486-5
1. Introducción a la percepción
2. Receptores y procesamiento neuronal
3. El núcleo geniculado lateral y la corteza estriada
4. Procesamiento visual de orden superior
5. Percepción de objetos
6. Percepción del color
7. Percepción de la profundidad y el tamaño
8. Percepción del movimiento
9. Percepción y acción
10. Sonido, sistema auditivo y percepción del tono
11. Localización auditiva, calidad del sonido y la escena auditiva
12. Percepción del habla
13. Sentidos cutáneos
14. Sentidos químicos
15. Desarrollo perceptual
16. Aspectos clínicos de la visión y la audición
Apéndices

División Iberoamericana

México y América Central
Thomson Learning
Séneca núm. 53
Col. Polanco
México, D.F., 11560
Tel. 52 (55) 1500 6000
Fax 52 (55) 5281 2656
editor@thomsonlearning.com.mx

El Caribe
Thomson Learning
598 Aldebaran St.
00920, Altamira
San Juan, Puérto Rico
Tel. (787) 641 1112
Fax (787) 641 1119

Cono Sur
Buenos Aires, Argentina
thomson@thomsonlearning.com.ar

América del Sur
Thomson Learning
Calle 39 núm. 24-09
La Soledad
Bogotá, Colombia
Tel. (571) 340 9470
Fax (571) 340 9475
cliente@thomsonlearning.com.co

España
Paraninfo Thomson Learning
Calle Magallanes 25
28015 Madrid
España
Tel. 34 (0) 91 446 3350
Fax 34 (0) 91 445 6218
clientes@paraninfo.es

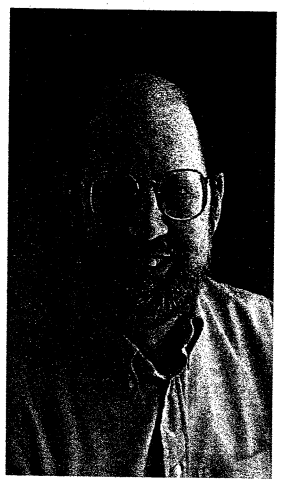
Esta obra se terminó de imprimir
en el mes de Agosto del 2005
en los talleres de Digital Oriente S.A. de C.V.
México D.F.

A Mis Estudiantes

y

A Mi Esposa Barbara

Acerca del Autor



E. Bruce Goldstein es profesor asociado de psicología y director de los programas de licenciatura en psicología en la Universidad de Pittsburg. Hace poco recibió el premio la excelencia docente por su trayectoria en las aulas de clase y su dedicación a la conformación de nuevos libros de texto. Obtuvo su licenciatura en ingeniería química en la Universidad de Tufs y su doctorado en psicología experimental en la Universidad de Brown. Además, realizó estudios de postdoctorado en el departamento de biología de la Universidad de Harvard. El doctor Goldstein ha publicado numerosos artículos sobre la psicología visual y la percepción visual; asimismo, es editor de la revista *Blackwell Handbook of Perception* (2001). En la actualidad imparte las materias de Sensación y percepción, Psicología cognitiva, Introducción a la psicología y Psicología del arte.

Contenido Breve

Capítulo 1
Introducción a la percepción 1

Capítulo 2
Receptores y procesamiento neuronal 35

Capítulo 3
El núcleo geniculado lateral y la corteza estriada 77

Capítulo 4
Procesamiento visual de orden superior 109

Capítulo 5
Percepción de objetos 145

Capítulo 6
Percepción del color 185

Capítulo 7
Percepción de la profundidad y del tamaño 225

Capítulo 8
Percepción del movimiento 269

Capítulo 9
Percepción y acción 301

Capítulo 10
Sonido, sistema auditivo y percepción del tono 331

Capítulo 11
Localización auditiva, calidad del sonido y la escena auditiva 375

Capítulo 12
Percepción del habla 409

Capítulo 13
Sentidos cutáneos 435

Capítulo 14
Sentidos químicos 473

Capítulo 15
Desarrollo perceptual 509

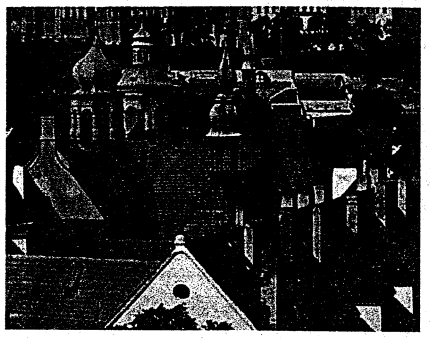
Capítulo 16
Aspectos clínicos de la visión y la audición 545

Apéndice A
Procedimiento y teoría de la detección de señales 583

Apéndice B
Determinación de las frecuencias espaciales mediante el análisis de Fourier 591

Aspectos de la percepción

La percepción es el camino que nos conduce a entender el mundo que nos rodea. La presente obra describe las percepciones que día a día experimentamos y los estudios más recientes que los investigadores han realizado sobre los mecanismos que crean esas percepciones. Las siguientes imágenes ilustran una parte de los aspectos de la percepción que se describen en este libro.



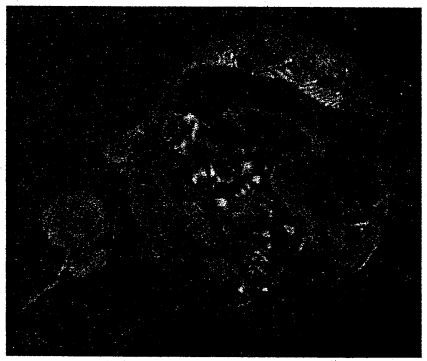
En cualquier tipo de imagen o paisaje podemos encontrar diversas manifestaciones de la percepción. Esta fotografía muestra cómo la profundidad se muestra a través de los diferentes tamaños de los objetos, la forma en la que se sobreponen y pone a prueba nuestra habilidad para percibir diversos detalles en primer plano y en el trasfondo. (*Capítulo 7, Percepción de la profundidad y del tamaño*)



Nuestra percepción de esta patinadora en movimiento depende de un gran número de mecanismos fisiológicos y cognitivos. La habilidad de esta estrella del patinaje artístico para ejecutar rutinas de alto grado de dificultad depende de la correcta interacción entre su percepción y sus movimientos. (*Capítulo 9, Percepción y acción*)



Podemos reunir una gran cantidad de información a través del sentido del tacto, especialmente cuando somos capaces de explorar y palpar libremente un objeto con nuestros dedos.
(*Capítulo 13, Sentidos cutáneos*)



Los avances en las técnicas de mapeo y graficación han permitido a los investigadores determinar la conexión entre la percepción y la activación de determinadas áreas del cerbero humano. Las áreas en amarillo que se pueden ver en esta fotografía indican las áreas del cerebro que se activan al momento de percibir el aroma fresco de una rosa y que son medidas por un estudio de resonancia magnética.
(*Capítulo 14, Sentidos químicos*)
Imagen cortesía de Noam Sobel

Contenido

1

Introducción a la percepción 1

La importancia de la percepción 2

El proceso de la percepción 4

- *Estímulo ambiental y estímulo atendido* 4
- *Estímulo en los receptores* 4
- *Transducción* 5
- *Procesamiento neuronal* 5
- *Percepción* 6
- *Reconocimiento* 6
- *Acción* 6
- *Conocimiento* 7
- *Procesamiento descendente y ascendente* 8

Estudio del proceso de la percepción 8

- *Niveles de análisis* 8
- *Influencias cognoscitivas en la percepción* 9
- *Intercambio entre los niveles de análisis* 11

Planteamiento psicofísico: enlace de estimulación y percepción 11

- *Descripción: El método fenomenológico* 12
- *Reconocimiento: categorización de un estímulo* 12
- *Detección* 12

Tabla sinóptica 1.1 13

- *Percepción de la magintud: Estimación de magnitudes* 16
- *Búsqueda* 18
- *Otros métodos* 18

Planteamiento fisiológico: enlace de estimulación y activación neuronal 18

- *Inicios del planteamiento fisiológico* 18
- *Neuronas y señales eléctricas* 19
- *Registro de las señales eléctricas de las neuronas* 20
- *Propiedades básicas de los potenciales de acción* 22
- *Sucesos químicos y eléctricos en la sinapsis* 23
- *Estructura básica del cerebro* 24
- *Estudio de la actividad cerebral en los seres humanos* 26

El planteamiento de este libro 28

- *Estudio de la percepción a nivel psicofísico y fisiológico* 28
- *Estudio del reconocimiento y la acción más allá de la percepción* 28
- *Consideración de la percepción entre sentidos* 28
- *Énfasis en la investigación más reciente sobre plasticidad e imagenología cerebral* 28
- *Cómo sacar provecho de este libro* 29

Tabla sinóptica 1.2 30

Preguntas de estudio 31

2

Receptores y procesamiento neuronal 35

El estímulo para la visión y la estructura del sistema visual 37

- *La luz: el estímulo para la visión* 37
- *El sistema visual* 39

Las primeras transformaciones: luz, receptores y electricidad 40
La luz es reflejada en el ojo y enfocada en la retina 40
La luz estimula los bastones y los conos 43
Pigmentos visuales y percepción 48
Adaptación de bastones y conos a la oscuridad 49
Sensibilidad espectral de los bastones y conos 52
Procesamiento neuronal por convergencia 54
La convergencia de las señales de bastones y conos 54
Tabla sinóptica 2.1 55
Los bastones son más sensibles que los conos en la oscuridad 55
Los conos producen una mejor vision de los detalles que los bastones 57
Procesamiento neuronal por excitación e inhibición 58
Introducción a los circuitos neuronales 58
Introducción a los campos receptivos 60
Inhibición lateral 63
Procesamiento neuronal y percepción 64
Inhibición lateral y la cuadrícula de Hermann 64
Inhibición lateral y las bandas de Mach 66
Inhibición lateral y contraste simultáneo 68
Expoloración cerebral más allá de la información en la retina 71
Entre setidos
Lo indirecto de la percepción 72
Tabla sinóptica 2.2 73
Preguntas de Estudio 74

3

EL NÚCLEO GENICULADO LATERAL Y LA CORTEZA ESTRIADA 77
Flujo de información y organización en el núcleo geniculado lateral 78
Flujo de información en el núcleo geniculado lateral 78
Organización del ojo izquierdo y derecho 79
Organización como mapa retinotópico 80
Organización según los tipos de células ganglionares que llegan al NGL 80
Procesamiento de información en la corteza estriada (V1) 81
La fisiología de las neuronas que responden a la orientación, la longitud y el movimiento 82
La psicofísica de los detectores de orientación 85
La fisiología de las neuronas que responden a la frecuencia espacial 88
Exploración del cerebro El efecto oblicuo en la corteza estriada 89
La psicofísica de los analizadores de frecuencia espacial 92
Tabla sinóptica 3.1 94
Organización de la corteza estriada 95
El mapa retinotópico en la corteza 95
Columnas de localización 96
Columnas de orientación 96
Columnas de dominancia ocular 98
Hipercolumnas 98
Representación de un objeto en la columna estriada 99
La plasticidad de la percepción
Crianza selectiva para la orientación 100
Entre sentidos. Mapas y Columnas 103
Tabla sinóptica 3.2 104
Preguntas de Estudio 105

4

PROCESAMIENTO VISUAL DE ORDEN SUPERIOR 109
Procesamiento de orden superior en la corteza estriada 110
Corrientes de procesamiento en la corteza extraestriada 112
Corrientes para percibir el qué y el dónde 112
Corrientes para obtener información sobre el qué y el cómo 115
Modularidad en la corteza extraestriada 117
Corteza temporal medial (TM): módulo para el movimiento 118
Corteza inferotemporal (IT): módulo para la forma 118
Exploración del cerebro: El área del rostro humano 123
Código sensorial: representación de los objetos en el sistema visual 123
Tabla sinóptica 4.1 124
Codificación específica 124
Codificación distribuida 124
¿Cómo se especializan las neuronas? 127
¿La evolución moldea la selectividad neuronal? 127
Evidencia de que la experiencia moldea la selectividad neuronal 127
Conexión entre fisiología y percepción 129
Atención visual: selectividad visual y neuronal 130
Selectividad de la atención 130
¿Podemos ver sin atención? 131
La atención afecta la respuesta neuronal 133
El problema de la conjunción: combinar información de áreas diferentes 134
La plasticidad de la percepción: Una mejor respuesta neuronal conduce a una mejor percepción 137
Entre sentidos: Neuronas que responden a la visión y al tacto 138
Tabla sinóptica 4.2 140
Preguntas de estudio 141

5

PERCEPCIÓN DE OBJETOS 145
El enfoque de la Gestalt sobre la organización perceptual: modo en el que los elementos se agrupan 146
Los comienzos de la psicología de la Gestalt 146
Las leyes de la Gestalt de la organización perceptual 148
Las "leyes" de la Gestalt son en realidad heurísticos 153
Más principios de organización perceptual 155
Medición cuantitativa de los efectos de agrupamiento 155
Segregación perceptual: modo en el que los objetos están separados 156
El enfoque de la Gestalt sobre la segregación figura-fondo 156
Ideas modernas acerca de la segregación figura-fondo 158
Modo en el que los objetos están construidos 160
Enfoque computacional de Marr sobre la percepción de objetos 160
Tabla sinóptica 5.1 161
Teoría de la integración de características 163
Enfoque de reconocimiento por componentes 168

Exploración del cerebro. Representación de la estructura tridimensional global 170
¿Por qué hay tantos enfoques sobre la percepción de objetos? 171
La inteligencia de la percepción de objetos 172
Del porqué las computadoras tienen dificultades para percibir objetos 172
Heurísticos: Mejores conjeturas para la percepción 175
Procesamiento descendente y percepción de objetos 177
La plasticidad de la percepción
El efecto de co-ocurrencia 178
Entre sentidos. Percepción de objetos através de los sentidos 179
Tabla sinóptica 5.2 181
Preguntas de Estudio 182

6

PERCEPCIÓN DEL COLOR **185**

Cuatro preguntas acerca del color 186
¿Cuáles son algunas de las funciones de la visión cromática? 186
¿Qué atributos físicos están asociados con el color? 187
¿Cómo podemos describir la experiencia del color? 189
¿Qué es el código neuronal del color? 189
Teoría tricromática de la visión del color 190
Experimentos de igualación de colores 190
Teoría tricromática 190
Fisiología de la teoría tricromática 191
Teoría del proceso oponente de la visión cromática 195
Observaciones fenomenológicas 195
Teoría del proceso oponente 197
La fisiología de la teoría del proceso oponente 197
Lo que no sabemos todavía acerca del código del color 200
Deficiencias en la visión cromática 200
Exploración del cerebro. Naturaleza distribuida de la representación del color en la corteza humana 201
Tabla sinóptica 6.1 201
Monocromatismo 202
Dicromatismo 203
Mecanismos fisiológicos de la deficiencia en la visión cromática basada en los receptores 203
Ceguera cortical al color 204
Creación de la experiencia del color 204
Constancia del color 206
Adaptación cromática 207
Efecto del entorno 209
Memoria y color 209
Constancia de la luminosidad 209
Relaciones de intensidad: El principio de la proporción 210
Percepción de la luminosidad en escenas tridimensionales 210
La plasticidad de la recepción. Visión cromática como una adaptación al ambiente 216
Entre sentidos. Cómo influye el color en el gusto y en el olfato 218
Tabla sinóptica 6.2 219
Preguntas de estudio 220

7

PERCEPCIÓN DE LA PROFUNDIDAD Y DEL TAMAÑO 225

Claves oculomotrices 226
Claves monoculares 227
Claves pictóricas 227
Claves producidas por el movimiento 231
Claves binoculares de profundidad 233
Disparidad binocular y estereopsia 233
Puntos retinianos correspondientes 237
Estereograma de puntos aleatorios 239
Información de disparidad en el cerebro 240
Exploración del cerebro
Estereopsia en el cerebro 242
Problema de la correspondencia 243
La profundidad en diferentes especies 244
Tabla sinóptica 7.1 247
Percepción del tamaño 248
El experimento de Holway y Boring 248
Constancia del tamaño 250
Ilusiones visuals 254
La ilusión de Müller-Lyer 254
La ilusión de Ponzo 257
El cuarto de Ames 258
La ilusión de la Luna 259
La plasticidad de la percepción. Periodos sensibles en el desarrollo de la visión binocular 261
Entre sentidos:
Espacio visual y auditivo 264
Tabla sinóptica 7.2 265
Preguntas de estudio 266

8

PERCEPCIÓN DEL MOVIMIENTO **269**

Cuatro maneras de crear la percepción del movimiento 272
Movimiento real 272
Movimiento aparente 272
Movimiento inducido 273
Posefecto del movimiento 275
Estudio sobre la percepción del movimiento 275
Detectores neuronales de características y percepción del movimiento 276
Un circuito neuronal para una neurona selectiva a la dirección 277
Activación neuronal y estimación de la dirección del movimiento 277
Teoría de la descarga corolaria: Tomar en cuenta los movimientos del ojo 279
Información del movimiento en el orden óptico 283
Perturbaciones locales en el orden óptico 283
Flujo óptico global 283
Tabla sinóptica 8.1 284
Organización perceptual y percepción del movimiento 285
El movimiento crea la organización perceptual 285
La inteligencia de la percepción del movimiento 290
Heurísticos y percepción del movimiento 290
Significado y percepción del movimiento 292
Exploración del cerebro. Actividad cerebral durante el movimiento aparente del cuerpo humano 294
La plasticidad de la percepción. Crianza selectiva y percepción del movimiento 294
Entre sentidos. Percepción del movimiento a través de los sentidos 295
Tabla sinóptica 8.2 297
Preguntas de estudio 298

9

PERCEPCIÓN Y ACCIÓN 301

La percepción y el observador en movimiento 302

Enfoque ecológico de la percepción de Gibson 302
Información ambiental y percepción:Óptica ecológica 303
Flujo óptico: información autoproducida en la percepción 305

Control visual de la acción 307

Moverse en el ambiente 308
Postura y equilibrio 310
Colisión 312
Atrapar una bola elevada 314
Volteretas 315

Tabla sinóptica 9.1 316

Mecanismos neuronales para el control visual de la acción 315
Juicio sobre la inclinación con base en el potencial de acción 318

Tomar objetos: Donde la percepción se encuentra con el sistema motor 320

La trayectoria neuronal para la percepción y la acción 321
Mezclar la visión y la acción en el lóbulo parietal 321
Neuronas para reconocer las acciones de los otros 321
¿Para qué sirven las neuronas espejo? 323

Exploración del cerebro: El magnetoencefalograma (MEG): Una manera de medir la actividad cerebral rápida en los seres humanos 324

Entre sentidos. Acción, Audición y Visión 325

Tabla sinóptica 9.2 326

Preguntas de estudio 327

10

SONIDO, SISTEMA AUDITIVO Y PERCEPCIÓN DEL TONO 331

La función de la audición 332

El sonido como estímulo: cambios de presión del aire 334

El estímulo sonoro producido por los altavoces 334
Especificación de la amplitud de los estímulos sonoros 335
Especificación de la frecuencia de los estímulos sonoros complejos 337

El sonido como respuesta perceptual: La experiencia de oír 339

El rango de la audición 339
Volumen 339
Tono 342
Timbre 343

Tabla sinóptica 10.1 343

Estructura y función del sistema auditivo 343

Oído externo 344
Oído medio 345
Oído interno 347
Las vías auditivas 350

Análisis de frecuencia en la cóclea y en el nervio auditivo 351

Teoría del lugar de la audición de Békésy 351
Pruebas fisiológicas de la codificación del lugar 354
Enmascaramiento psicofísico y codificación del lugar 355
La membrana basilar como analizador de frecuencia 356
¿Por qué son tan estrechas las curvas de sintonización? 359
Otra forma de señalar la frecuencia: El ritmo del disparo neuronal 359

Tabla sinóptica 10.2 361

Análisis de frecuencia en la corteza 361

Procesamiento de tonos simples 361
Procesamiento de estímulos sonoros complejos 362

La plasticidad de la recepción. La estimulación cambia la corteza auditiva 366

Exploración del cerebro. Los músicos tienen áreas auditivas más grandes 368

Entre sentidos. Experiencia multimodal: notas brillantes y palabras coloridas 368

Tabla sinóptica 10.3 370

Preguntas de estudio 371

11

LOCALIZACIÓN AUDITIVA, CALIDAD DEL SONIDO Y LA ESCENA AUDITIVA 375

Localización auditiva: Localización en el espacio de sonidos aislados 376

Información del acimut 377
Información de la elevación 380
Información de distancia 381
El efecto de precedencia 382
Base fisiológica de la localización 385

Exploración del cerebro. Un área de movimiento en la corteza auditiva 386

Tabla sinóptica 11.1 390

Calidad sonora: ¿A qué suenan los estimulos? 391

Calidad determinada por las características de la fuente sonora 391
Calidad determinada por las características de las salas: acústica arquitectónica 392
Identificación de los sonidos ambientales 393

Análisis de la escena auditiva: Identificación de las fuentes sonoras 395

El problema del análisis de la escena auditiva 395
Principios del agrupamiento auditivo 396

Entre sentidos y plasticidad. ¿Qué efecto tiene la visión en la audición? 402

Tabla sinóptica 11.2 405

Preguntas de estudio 406

12

PERCEPCIÓN DEL HABLA 409

El estímulo del habla 410

Fonemas: Sonidos y significados 410
La señal acústica: Pautas de cambios de presión 411

Problemas que plantea el estímulo del habla 413

El problema de la segmentación 413
El problema de la variabilidad 413

Dimensiones de los estímulos de la percepción del habla 416

Búsqueda de claves acústicas invariantes: Correspondencia entre energía física y fonemas 416
Percepción categórica: Un ejemplo de constancia en la percepción del habla 417
Naturaleza multimodal de la percepción del habla: Información del oído y de la vista 419

Exploración del cerebro. Activación de la corteza auditiva durante la lectura en silencio de los labios 420

Dimensiones cognoscitivas de la percepción del habla 421

Tabla sinóptica 12.1 421

Significado y segmentación 422
Significado y percepción de fonemas 423

Significado y percepción de palabras 423
Características del hablante 424
Fisiología de la percepción del habla 425
Respuestas neuronales al habla y a los sonidos complejos 425
Localización de la función 426
¿Es "especial" el habla? 427
La plasticidad de la percepción. Diferencias entre escuchas estadounidenses y japoneses 429
Entre sentidos. Tadoma: "Oír" con el tacto 430
Tabla sinóptica 12.2 431
Preguntas de estudio 432

13

SENTIDOS CUTÁNEOS 435
La piel y sus receptores 437
La piel 437
Mecanorreceptores en la piel 437
Termorreceptores: Respuesta neuronal a la temperatura 443
Procesamiento neuronal del tacto 444
Mecanorreceptores y percepción de los detalles 444
Procesamiento en la corteza 446
Tabla sinóptica 13.1 451
Reconocimiento táctil de objetos 451
Tacto pasivo y tacto activo 451
Identificación de objetos mediante exploración háptica 452
Fisiología del tacto activo 453
La plasticidad de la percepción. Plasticidad en el sistema cutáneo 456
Tabla sinóptica 13.2 460
Percepción del dolor: Activación neuronal e influencias cognoscitivas 460
Anatomía y experiencia del dolor 461
Exploración del cerebro ¿En qué parte del cerebro se señala la sensación desagradable del dolor? 462
Aspectos cognoscitivos y de experiencia en la percepción del dolor 462
Teoría del control de la puerta 464
Control del dolor mediante endorfinas 465
Entre sentidos: Paralelismos entre el tacto y la visión 467
Tabla sinóptica 13.3 468
Preguntas de estudio 469

14

SENTIDOS QUÍMICOS 473
Olfato: Usos y hechos 475
Sistema olfativo 478
Mucosa olfatoria 478
El cerebro 481
Código neuronal para las moléculas odoríferas 482
La respuesta de las NRO 482
Respuesta de los glomérulos 483
El código olfatorio es un patrón 484
Procesamiento central de la información olfativa 485
Exploración del cerebro. Respuestas de olfateo en el cerebro humano 486
Sistema del gusto 487
Tabla sinóptica 14.1 487
La lengua y la transducción 487
Destinos centrales de las señales del gusto 489
Cualidad del gusto 490
Cuatro cualidades básicas del gusto 490

Genética de la experiencia del gusto 491
Código neuronal de la cualidad del gusto 491
Codificación distribuida 492
Codificación especificada 493
¿La codificación es distribuida o específica? 493
Percepción del sabor 495
Sabor + gusto = olfato 496
Cambios de sabor durante una comida 498
Fisiología de la percepción del sabor 499
La plasticidad de la percepción: Aprendizaje de asociaciones olfato-gusto 502
Entre sentidos. Ver un olor: Una nariz colorométrica electrónica 503
Tabla sinóptica 14.2 505
Preguntas de estudio 506

15

DESARROLLO PERCEPTUAL 509
Medición de la percepción infantil 510
Problemas sobre la medición de la percepción infantil 510
Vista preferencial 511
Habituación 511
Capacidades perceptuales infantiles: Visión 513
Agudeza y contraste 513
Percepción de objetos 516
Percepción del color 521
Percepción de la profundidad 523
Percepción del movimiento 526
Tabla sinóptica 15.1 528
Capacidades perceptuales infantiles: Audición y sentidos químicos 528
Oído 529
Percepción del habla 531
Olfato y gusto 534
La plasticidad de la percepción: Desarrollo de la miopía 538
Entre sentidos: Percepción multimodal en los niños 540
Tabla sinóptica 15.2 542
Preguntas de estudio 543

16

ASPECTOS CLÍNICOS DE LA VISIÓN Y LA AUDICIÓN 545
DETERIORO VISUAL 546
¿Cómo se deteriora la vista? 546
Problemas de enfoque 547
Miopía 547
Hipermetropía 550
Presbiopía 550
Astigmatismo 550
Transmisión menguada de luz 551
¿Qué es la ceguera? 551
Enfermedades y lesiones de la córnea 552
Enturbiamiento del cristalino (cataratas) 553
Daños a la retina 554
Retinopatía diabética 554
Degeneración macular 555
Desprendimiento de retina 556
Degeneración retiniana congénita 557
Daños al nervio óptico: Glaucoma 557
Examen ocular 558
¿Quién lleva a cabo el examen ocular? 559
¿Qué sucede durante un examen ocular? 559
Tabla sinóptica 16.1 565

DETERIORO DE LA AUDICIÓN 564

¿Cómo se deteriora el oído? 564

Pérdida conductiva de la audición 566

Trastornos del oído externo 566

Trastornos del oído medio 567

Pérdida sensorioneuronal de la audición 567

Presbiacusia 567

Pérdida de la audición inducida por el ruido 567

Tinnitus 568

Enfermedad de Meniere 568

Pérdida neuronal del oído 569

Examen del oído y evaluación de la audición 569

¿Quién examina los oídos y evalúa la audición? 569

¿Qué sucede durante un examen del oído y una evaluación de la audición? 569

Manejo de la pérdida auditiva 572

La plasticidad de la percepción. Disminución de la función cortical debido al envejecimiento 577

Entre sentidos. Sordera y atención visual 578

Tabla sinóptica 16.2 579

Preguntas de estudio 580

APÉNDICE A: PROCEDIMIENTO Y TEORÍA DE LA DETECCIÓN DE SEÑALES **583**

¿Existe un umbral absoluto? 583

Experimento de detección de señales 584

Teoría de la detección de señales 587

Señal y ruido 587

Distribución probabilística 587

El criterio 588

Efecto de la sensibilidad en la curva COR 589

APÉNDICE B: DETERMINACIÓN DE LAS FRECUENCIAS ESPACIALES MEDIANTE EL ANÁLISIS DE FOURIER **591**

Glosario 595

Referencias 621

Índice de autores 655

Índice temático 663

Créditos 679

DEMOSTRACIÓN

Percepción de una imagen 7

Medición del umbral diferencial 15

La conciencia de lo que se enfoca 42

Cómo "ver" el punto ciego 45

Llenado del punto ciego 45

Pase algún tiempo en su ropero 49

Agudeza de la fóvea o agudeza periférica 57

Creación de bandas de Mach por medio de sombras 66

Contraste simultáneo 68

Adaptación a la frecuencia especial 93

Desvanecimiento de los contornos ilusorios 147

Búsqueda de rostros en un paisaje 152

Factores determinantes de la figura y el fondo 157

Búsqueda visual 165

Forma del sombreado 176

"Oposición" de posimágenes 195

Posimágenes y contraste simultáneo 195

Percepción del color en las iluminaciones cambiantes 207

Adaptación al rojo 207

El color y el entorno 209

Penumbra y percepción de la luminosidad 212

Luminosidad en una esquina 212

Curvatura de la superficie y percepción de la luminosidad 214

Sensaciones en los ojos 227

Dos ojos, dos puntos de vista 234

Profundidad binocular en una imagen sin estereoscopio 236

Percepción del tamaño a la distancia 251

El escalamiento de tamaño y distancia y la ley de Emmert 252

Medición de la ilusión de Müller-Lyer 255

La ilusión de Müller-Lyer con libros 256

Demostración del movimiento aparente 273

Inducción del movimiento en un punto 275

Eliminación de la señal de movimiento de la imagen con una posimagen 281

Percepción del movimiento mediante la presión del globo ocular 281

Percepción de un ave camuflada 285

Efecto de la profundidad cinética con limpiadores de pipas 287

Movimiento conjunto de los puntos en la television 288

Mantenga el equilibrio 311

Localización de sonidos 376

Experiencia del efecto de precedencia 384

Percepción de oraciones degradadas 421

Segmentación de cadenas sonoras 422

Comparación de los umbrales de dos puntos 445

Comparación entre el tacto activo y el pasivo 452

Nombrar e identificar los olores 477

"Saborear" con y sin la nariz 496

Prefacio

Ésta es una extraordinaria oportunidad para investigar sobre la percepción o bien, para leer sobre ella. Este campo es en verdad apasionante por la enorme cantidad de descubrimientos que han logrado ampliar nuestro conocimiento. Algunos ejemplos de estos avances son el desarrollo en las técnicas para la obtención de imágenes del cerebro, lo cual hace posible identificar las áreas involucradas en el proceso de la percepción; el descubrimiento de los efectos de la experiencia en la estructura y funcionamiento del cerebro; la demostración de las relaciones entre percepción y acción; y la apreciación de los procesos cognitivos y deductivos de la percepción. Una de mis metas para esta nueva edición ha sido el describir todos estos nuevos descubrimientos y avances. Para conseguirlo he agregado más de 360 nuevas referencias (la mayoría de ellas con fecha de los últimos cinco años), 110 nuevos términos y aproximadamente 150 ilustraciones. Por supuesto que todos estos datos no provienen de la nada; en realidad son el resultado de investigaciones y teorías de hace más de cien años. Estas bases de la percepción son el tema principal de este libro.

Al hacer una descripción tanto de las bases de la percepción como los avances y descubrimientos más recientes que se han generado en ese campo, he logrado estructurar cambios importantes en el contenido y la presentación. Además, esta combinación me ha dado la oportunidad de conservar muchas de las características que hicieron de la edición anterior un éxito. En los siguientes párrafos explicaré con mayor detalle en qué consisten estos cambios y mejoras.

Mayor claridad

En cada nueva edición me esfuerzo por ser más claro en el modo en que expongo los temas. Este reto no es fácil y sólo logro superarlo gracias a la retroalimentación que recibo de mis alumnos y de los profesores que han utilizado las ediciones anteriores. Todos estos comentarios los utilizo como una guía para revisar las secciones que a los estudiantes les parecen más difíciles y como un respaldo para reorganizar los temas de la obra de modo que tengan una continuidad y lógica.

Organización del libro y los capítulos

Al comenzar la revisión de esta obra me pregunté cómo podría organizarla para hacer que los temas de sensación y percepción fueran más fáciles de enseñar. Obtuve un extraordinario resultado al modificar el orden de algunos de los capítulos (el objeto de la percepción ahora sigue directamente el orden superior del proceso visual), también cambié materiales que aparecían en un capítulo a otro (las secciones de color y constancia del tamaño ahora aparecen en lo capítulos de color y profundidad, respectivamente). Finalmente, me dediqué a analizar los temas contenidos en cada capítulo para así asegurarme que todos siguen una secuencia.

Organización general

Esta nueva edición comienza con cinco capítulos que fluyen bajo una secuencia temática accesible para los lectores y que además los lleva de la mano para que, en primera instancia, aprendan los principios de la psicofísica y la fisiología (capítulo 1), el procesamiento cortical, con un particular énfasis en el objeto de la percepción, (capítulo 4) y posteriormente, el enfoque psicofísico para el objeto de la percepción (capítulo 5). Con las bases bien establecidas desde estos primeros capítulos, la obra misma comienza a aplicar los conceptos de psicofísica para analizar la percepción del color (capítulo 6), la profundidad y el tamaño (capítulo 7), la percepción del movimiento (capítulo 8) y el control visual de la acción (capítulo 9). Este nuevo capítulo de percepción y acción consolida los estudios realizados por Gibson con las nuevas investigaciones sobre la información constante

de la percepción y la polémica investigación fisiológica sobre la relación entre percepción y acción.

El capítulo 10 representa el inicio del análisis de la percepción auditiva. Con la reorganización de los capítulos 10 y 11 se logró un avance en el estudio de la fisiología y la psicofísica de la percepción (capítulo 10) al análisis de la calidad de la percepción del sonido y la escena auditiva (capítulo 11). El capítulo 12, especializado en la percepción del habla, es el mismo de la edición anterior. La organización del capítulo 13, *Sentidos cutáneos*, también conserva mucho de lo que se presentó en la edición anterior; sin embargo, se han agregado nuevos análisis sobre la plasticidad y los miembros fantasmas.

En el capítulo 14, *Sentidos químicos*, el análisis actualizado sobre la percepción del sabor se ha colocado hasta el final del capítulo para que así los alumnos aprendan las bases del olfato y el sabor, y después entiendan cómo estas dos cualidades se combinan para crear el sabor. A pesar de que los temas de los capítulos 15, *Desarrollo perceptual* y 16, *Aspectos clínicos de la visión y la audición* han sido actualizados, conservan mucha información de la edición anterior. El resultado neto de todos estos cambios es un libro que conserva el mismo esquema temático de la quinta edición pero con un tratamiento más profundo y claro del campo de la percepción.

Nueva sección: Exploración del cerebro

Exploración del cerebro es un nuevo apartado que he diseñado para resaltar cómo los avances de la tecnología han contribuido al desarrollo de las técnicas de mapeo y obtención de imágenes del cerebro. Estas secciones, que aparecen desde el capítulo 2 hasta el 14, se especializan en los experimentos de la imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf). Algunos ejemplos de estos interesantes apartados son: *El área del rostro humano* (capítulo 4); *Estereopsia en el cerebro* (capítulo 7); *Activación de la corteza auditiva durante la lectura en silencio de los labios* (capítulo 12) *y Respuestas del olfateo en el cerebro humano* (capítulo 14).

Nueva sección: La plasticidad de la percepción

Estos nuevos apartados, ubicados al final de cada capítulo, describen cómo la experiencia puede modificar la estructura y funcionamiento del cerebro. Algunos ejemplos de estas secciones son: *Crianza selectiva para la orientación* (capítulo 3); *El efecto que la visión tiene en la audición* (capítulo 11); *Diferencias entre escuchas estadounidenses y japoneses* (capítulo 12).

¡Más pedagogía!

He incluido a la mitad y al final de cada capítulo nuevas tablas sinópticas que explican en pocas palabras los temas más relevantes que se han estudiado. Su función consiste en mostrar al lector un mayor panorama de lo que justo acaban de analizar.

Secciones de la edición anterior

Para esta nueva edición, he decido conservar las siguientes secciones:

- **Demostraciones.** Estos apartados son un rasgo particular que ha tenido mucho éxito en las ediciones anteriores porque ofrecen un tipo de experiencia perceptual sobre los temas que se tratan en cada capítulo. Estas demostraciones son tan simples que los estudiantes pueden realizarlas en el salón de clases; además, están integradas al flujo del contenido, lo cual las hace parte del desarrollo de los temas.

- **Entre sentidos.** Esta sección, ubicada al final de cada capítulo, tiene la función de describir los paralelismos entre el tema del capítulo y una situación similar que tiene lugar en un contexto diferente. En ocasiones, este apartado compara, contrasta o bien, expone el modo en el que los sentidos interactúan. Algunos ejemplos de este recurso son: *Neuronas que responden a la visión y al tacto* (Capítulo 4); *Espacio visual y auditivo* (Capítulo 7); *Paralelismos entre el tacto y la visión* (Capítulo 13); *Percepción multimodal en los niños* (Capítulo 15).

- **Preguntas de estudio.** Estas preguntas fueron diseñadas para que los alumnos logren dominar los conceptos que se presentan en el texto. Gracias a que incluyen la referencia de la página en la que se tratan los temas a evaluar, estas preguntas resultan un método muy efectivo de aprendizaje.

Mensaje para el lector

A pesar de que la mayor parte de la información que contiene este prefacio está dirigida a los profesores, deseo concluir este pequeño apartado con unas palabras a los alumnos que utilizarán esta nueva edición: A medida que avance en su lectura, verá que se trata de una historia sobre experiencias que quizá parezcan muy simples, como ver un rostro u oler una flor, pero que en realidad resultan ser mucho más complejas. Espero que la lectura de este libro le ayude a apreciar tanto la complejidad como la belleza de los mecanismos que hacen posible estas experiencias. Espero que, conforme aumente su aprecio por los impresionantes progresos de los investigadores en la compresión de la percepción, también entienda cuánto falta todavía por descubrir. Pero, por sobre todas las cosas, espero que este libro lo haga ser más conciente del efecto de la percepción en su personalidad. Después de todo, la percepción es algo que experimenta todos los días y su estudio puede fortalecerla. He descubierto que el estudio de la percepción me ha hecho ser más observador del ambiente que me rodea y más sensible a los procesos milagrosos que transforman en experiencia la energía que incide en los receptores. Espero que la lectura y análisis de los temas incluidos en esta nueva edición tengan el mismo efecto en usted. Lo invito a comunicarse conmigo por vía electrónica; de hecho, si llega a detectar algún error o bien, considera que algunos apartados son difíciles de entender, será un placer para mí realizar los ajustes necesarios y darle crédito a usted, y a su institución académica, en la próxima edición o en futuras reimpresiones. Escríbame a bruceg@pitt.edu, ¡siempre es grato recibir noticias nuevas!

E. Bruce Goldstein

Reconocimientos

El desarrollar una obra como esta requiere del esfuerzo y dedicación de un gran equipo. Deseo expresar mi más profundo agradecimiento a las siguientes personas por haberme brindado todo su apoyo y experiencia profesional.

- Marianne Taflinger, mi editora. Gracias por tu compromiso y entrega para este libro. Gracias sobretodo por tu confianza en mí como autor y por apoyarme en todo el proceso de creación y corrección de esta nueva edición. Gracias por tu increíble sentido del humor.
- Vicki Knight, mi gurú psicológica favorita. Gracias por tus grandes conocimientos en el área de psicología y por tu amistad.
- Kirk Bomont, mi editor de producción. Gracias por tu gran paciencia y compromiso para publicar con la mejor calidad este libro. ¡Es siempre un gran placer trabajar contigo! Realmente me siento muy afortunado por tenerte dentro de mi equipo.
- Margaret Pinette, del departamento editorial y de producción. Agradezco que hayas logrado integrar todos los componente necesarios para estructurar un libro con sentido del humor. Margaret, éste es el primer libro que hago contigo y espero que no sea el último.
- Stacy Green, gracias por haber atendido y participado en tantas áreas diferentes. Gracias por conseguir revisiones, fotografías para el diseño de ilustración y por conformar la lista del glosario. De verdad mil gracias por haber participado en tantas cosas de las que ni siquiera tuve idea se necesitara de mi colaboración.
- Lisa Torri, gracias por haber sido mi pastor en el entendimiento del programa de ilustración y por tu buena disposición para entender mis más que confusas instrucciones. Gracias por lidiar con mi tendencia a cambiar de opinión sobre la aparición de una figura justo a la mitad del proceso de diagramación. Uno de los procesos que me causaron más satisfacción fue el de producción, sólo porque Lisa estuvo a mi lado en todo momento.
- Billa Reiss, gracias por tu apoyo para estructurar el manual del instructor, el banco de exámenes y por detectar los errores del texto.

Además de la ayuda que me brindaron los miembros del equipo editorial y de producción, también recibí un gran apoyo de profesores y revisores, quienes con sus sugerencias, opiniones y críticas sobre lo que había escrito hicieron que esta nueva edición tenga mejores recursos pedagógicos y la calidad temática sea de primera.

Revisores de la sexta edición

Deborah Aks, University of Wisconsin, Whitewater

Erik Amazeen, Arizona State University

Jeffrey Andre, James Madision University

Chris Ball, College of William and Mary

Michael Biderman, University of Tenesse

Greg Bohemier, Culver-Stockton College

Sandy Bolanowski, Syracuse University

Frederick Bonato, St. Peter's College

Hugo Critchley, University College, London

James Cutting, Cornell University

Stuart Derbyshire, University of Pittsburg

Patricia Duchamp-Viret, University of Lyon

Rhea T. Eskew, NortheasternUniversity

Charles Fox

Isabel Gauthier, Vanderbilt University

Alan Gilchrist, Rutgers University

Troy Hackett, Vanderbilt University

Michael Hall, University of Nevada, Las Vegas

Phillip Kellman, University of California at Los Angeles

Timothy Klitz, Washington and Jefferson College

Peter Lennie, New York University

Jack Loomis, University of California, Santa Barbara

Arien Mack, New School for Social Research

B. C. J. Moore, Cambridge University

Kensaku Mori, University of Tokio

John C. Middlebrooks, University of Michigan

Jay Neitz, Medical College of Wisconsin

William Newsome, Standford University

Bruno Olshausen, University of California, Davis

Catherine Palmer, University of Pittsburgh

Richard Pastore, Binghamton University

Sheena Rogers, James Madison University

Lawrence Rosenblum, University of California at Riverside

Beverly Roskos-Ewoldsen, University of Alabama

Maggie Shiffrar, Rutgers University

Michael Silverman, New School for Social Research

Noam Sobel, University of California at Berkeley

William H. Warren, Brown University

Peter Wenderoth, Macquarie University

Jack Yellott, University of California, Irvine

William Yost, Loyola University

Revisores de la quinta edición

Frank M. Bagrash, California State University, Fullerton

William P. Banks, Pomona College

Michael Biderman, University of Tennesse, Chattanooga

Bruce Bridgeman, University of California, Santa Cruz

Patrick Cavanagh, Harvard University

James C. Craig, Indiana University

W. Jay Dowling, University of Dallas at Texas

Susan E. Dutch, Westfield State College

Bradley Gibson, University of Notre Dame

Norma Graham, Columbia University

Donald Greenfield, Eye Institute of New Jersey

Timothy S. Klitz, University of Minesota, Twin Cities

Harry Lawless, Cornell University

W. Trammell Neill, SUNY, Albany

Catherine Palmer, University of Pittsburgh

David B. Pisoni, Indiana University

Dennis Proffitt, University of Virginia

Lawrence D. Rosenblum, University of California at Riverside

Colin Ryan, James Cook University

H. A. Sedgwick, State University of New York

Kenneth R. Short, Creighton University

Steven M. Specht, Lebanon Valley College

Leslie Tolbert, University of Arizona

Robert G. Vautin, Wheaton Colllege

William Yost, Loyola University of Chicago

Finalmente, quiero agradecer a las siguientes personas el tiempo que se tomaron para hacerme llegar los errores que detectaron en la impresión previa a esta edición:

Carissa Engemann, Westmont Collage

Felix Eschenburg, University of Marburg (Alemania)

Zili Liu, University of California at Los Angeles

Karsten Loepelmann, University of Alberta

Marianne Mann, California State University, San Marcos

Robert O'Shea, University of Otago (New Zealand)

Derek Pontin, University of Calgary

Jon Prince, University of Rochester

John Waschin, University of Minnesota

1

Introducción a la percepción

Esquema temático

La importancia de la percepción

El proceso de la percepción

El estudio del proceso de la percepción

Planteamiento psicofísico:
Enlace de estimulación y percepción

Planteamiento fisiológico:
Enlace de estimulación y activación neuronal

El planteamiento de este libro

Algunas preguntas que consideraremos

- ¿Cuál es la diferencia entre percibir algo y reconocerlo? (6)
- ¿Cómo medimos la percepción? (11)
- ¿Cuál es la función de los procesos fisiológicos en la percepción? (18)
- ¿Cómo se puede estudiar en el cerebro humano la respuesta fisiológica a los estímulos perceptuales? (26)

Empezaremos por pedirle que imagine que ha recibido el siguiente proyecto científico.

Proyecto científico:
Diseñar un dispositivo que pueda localizar, describir e identificar todos los objetos del ambiente, incluyendo la distancia que existe entre el objeto y el dispositivo, así como la relación que existe entre ellos.

Tarea adicional:
Transforme la información obtenida por el dispositivo en la experiencia consciente de una persona.

Advertencia:
Este proyecto, si decide aceptarlo, es de gran dificultad. De hecho, no ha logrado ser resuelto incluso por la mejor computadora ni por el equipo más avanzado con el que cuentan los científicos más reconocidos.

Pista:
Los seres humanos y los animales han resuelto este problema de una manera particularmente elegante: Usan dos sensores esféricos que contienen una sustancia química sensible a la luz, de modo que

puedan sentirla; dos detectores en ambos lados de la cabeza, los cuales están equipados con minúsculos filamentos que sienten los cambios de presión en el aire; pequeños detectores de presión de varias formas incrustados bajo la piel para sentir los estímulos sobre ella; y finalmente, dos tipos de detectores químicos para reconocer los gases inhalados y los sólidos y líquidos ingeridos.

Nota adicional:

El diseño de los detectores es apenas el primer paso en el diseño del sistema. También se necesita un sistema de procesamiento de información; en el caso del ser humano, éste consiste en una computadora con 100 mil millones de unidades activas e interconexiones tan complejas que todavía no se descifran por completo. Aunque los detectores representan una parte importante del proyecto, el diseño de la computadora es crucial, debido a que es necesario analizar la información reunida por los detectores. Advierta que la operación del sistema humano todavía no se entiende del todo y que incluso las mejores mentes científicas del mundo han logrado avanzar poco en cuanto al problema correspondiente a la tarea adicional. Concéntrese primero en el problema principal y deje para después la experiencia consciente.

Este libro trata del "proyecto científico" anterior. Nuestra meta es entender el modelo humano, empezando por los detectores (los ojos, los oídos, los receptores de la piel y los receptores en la nariz y la boca) para luego avanzar hacia la computadora (el cerebro). Nuestra meta consiste en entender cómo sentimos e interactuamos con las cosas del ambiente. La paradoja que enfrentamos al intentar esta comprensión es que, aunque todavía no entendemos la percepción, el acto de percibir es algo que nos resulta sencillo. En la mayoría de las situaciones, simplemente abrimos los ojos y vemos lo que nos rodea, o escuchamos y oímos los sonidos sin hacer algún esfuerzo particular.

Debido a la facilidad con la que percibimos, mucha gente no considera que las proezas logradas por nuestros sentidos sean complejas o sorprendentes. "Después de todo", podría decir el escéptico, "para la visión, una imagen del ambiente se enfoca en la parte posterior de mi ojo, y esa imagen proporciona toda la información que necesita mi cerebro para duplicar el ambiente en mi conciencia". Pero la idea de la percepción como un fenómeno no tan complejo fue precisamente lo que llevó a los científicos de la computadora en las décadas de los cincuenta y los sesenta a proponer, erróneamente, que sólo tomaría una década más o menos crear "máquinas de percepción" que pudieran negociar el ambiente con una facilidad similar a la humana. Esta predicción, realizada hace más de 40 años, no se ha vuelto realidad, aun cuando una computadora venció en 1997 al campeón mundial de ajedrez. Desde el punto de vista de una computadora, la percepción de una escena resulta más difícil que jugar un campeonato mundial de ajedrez.

Una de las metas de este libro es hacerlo tomar conciencia de los procesos perceptuales ocultos que ocurren "tras bastidores" para crear nuestra percepción. Establezcamos una analogía entre estos procesos ocultos de percepción y lo que sucede mientras presenciamos una obra de teatro. Sentados cómodamente en la butaca, nuestra atención se concentra en el desarrollo del drama que transcurre entre los personajes de la obra. No obstante, tras bastidores sucede algo completamente diferente: una actriz corre para terminar de cambiarse de vestuario, un actor pasea para calmar sus nervios justo antes de salir a escena, el director de escena verifica que el siguiente cambio de tramoya esté listo y, detrás de la ventana de vidrio sobre la última fila de la audiencia, el director de iluminación se prepara para el próximo cambio de luces.

Así como el público sólo ve una pequeña parte de lo que realmente ocurre durante los espectáculos teatrales, nuestra percepción natural del mundo es también una mínima parte de lo que sucede cuando percibimos. Este libro trata tanto de la percepción de que somos conscientes, como de la actividad tras bastidores que se oculta a nuestra vista. Uno de los mensajes del libro es que la percepción no es algo que simplemente pase, sino que es el resultado de procesos complejos, muchos de los cuales escapan a nuestra conciencia. Después de leer este libro, apreciará la complejidad de los mecanismos que subyacen a la percepción.

La Importancia de la Percepción

Uno de los propósitos de la percepción es informarnos acerca de las propiedades del ambiente que son vitales para nuestra supervivencia. Para cualquier actividad que estemos realizando, ya sea una excursión por un sendero del bosque o cruzar una calle congestionada o bien, tomar notas en un salón de clases, necesitamos poder ver y escuchar lo que sucede. Nuestro sistema perceptual lo logra creando un retrato del ambiente en nuestra mente. Otro propósito de la percepción es ayudarnos a actuar en relación con el ambiente. La percepción nos ayuda a permanecer en el sendero de la excursión, a cruzar la calle de manera segura y a transcribir las palabras del profesor y los escritos en el pizarrón. De este modo, queda claro que la percepción crea una experiencia del ambiente y nos permite actuar en ella.

Esta habilidad para percibir es algo que la mayoría de nosotros da por sentado, pero considere cómo sería la vida sin los sentidos. ¿Cómo sería carecer de visión? ¿O de audición? ¿O de tacto? La mayoría de las personas que carecen de uno de esos sentidos aprenden a afrontar su pérdida. Pero, ¿qué sucedería si usted hubiera nacido careciendo de esos tres sentidos y careciendo además de las capacidades del gusto y el olfato? El efecto sería terrible porque usted estaría aislado de su ambiente por completo. Considere por un momento lo que esto podría significar. Si hubiera sobrevivido a la infancia, ¿habría tomado conciencia de su aislamiento? ¿Habría sido capaz de desarrollar el lenguaje o la capacidad de pensar? Sólo podemos especular sobre las respuestas a esas preguntas, pero una cosa es cierta: su experiencia resultaría estéril y su supervivencia dependería de los demás.

Por ende, una razón para estudiar la percepción es satisfacer nuestra curiosidad intelectual sobre un hecho de gran importancia en nuestra vida. Pero también hay razones prácticas para estudiarla. Las mediciones precisas de las capacidades perceptuales nos han permitido describir la percepción normal y, más aún, nos han permitido describir las pérdidas perceptuales que ocurren debido al envejecimiento, enfermedades o lesiones.

Comprender la percepción representa un avance significativo en el diseño de dispositivos a fin de reestablecer la percepción a los que han sufrido una pérdida parcial o total de la visión o audición, así como para crear tratamientos para otros problemas perceptuales como la incapacidad para reconocer objetos, el dolor crónico y los problemas de pensamiento relacionados con la percepción, como la dislexia (la dificultad para percibir y entender las palabras y los números). Comprender la percepción permite también entender las demandas perceptuales al conducir automóviles, pilotear aviones y realizar observaciones desde el interior de vehículos espaciales (figura 1.1).

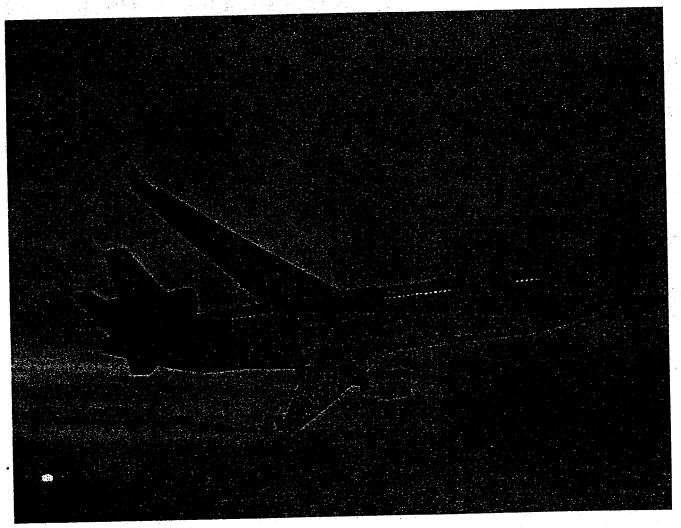


Figura 1.1
Volar este avión depende de varias capacidades perceptuales, entre ellas, la habilidad de percibir las formas, la profundidad y el movimiento. (George Hall/Corbis.)

El proceso de la percepción

Para describir cómo funciona la percepción, presentaremos a continuación el **proceso de la percepción**, cuyo diagrama expuesto en la figura 1.2 consiste en una secuencia de pasos que conducen del ambiente a la percepción de un estímulo particular, a su reconocimiento y a la acción relacionada con el estímulo. Consideraremos cada uno de los pasos en la figura 1.2, y empezaremos con los estímulos en el ambiente.

Estímulo ambiental y estímulo atendido

El estímulo ambiental se conforma de todas las cosas de nuestro ambiente que podemos percibir potencialmente. Por ejemplo, considere los estímulos potenciales que se le presentan a Elena, quien acaba de llegar al circo. Mientras toma asiento en las tribunas, observa a un animal que actúa en el anillo central, a un grupo de payasos a la derecha, a trapecios que cuelgan y a la banda de música a la derecha (figura 1.3a). La cantidad de estimulación presentada en el circo es tan abrumadora que no es posible que Elena perciba toda la escena. En consecuencia, concentra su atención en algo que encuentra de particular interés, el tigre que actúa en el anillo central (figura 1.3b).

Estímulo en los receptores

Cuando Elena concentra su atención en el tigre, lo mira directamente y esto crea una imagen del animal en los receptores de su retina, una red de 0.4 milímetros de espesor de receptores sensibles a la luz y otras neuronas que cubren la parte posterior de los ojos de Elena (figura 1.4a).

Antes de estudiar lo que sucede a continuación, detengámonos en una idea que mucha gente tiene acerca de la imagen en la retina. La figura 1.4a indica un hecho básico de la óptica: la imagen formada en la retina está invertida. Mis alumnos a menudo se refieren a este hecho y me dicen que el sistema visual tiene que corregir esta imagen al revés, de modo que nuestra percepción sea correcta. Yo respondo a esta idea con dos observaciones: 1) no percibimos la imagen en la retina. Éste es sólo un primer paso en el proceso perceptual y 2) el que la imagen se encuentre "al revés" representa apenas una pequeña transformación en comparación con lo que luego sucede,

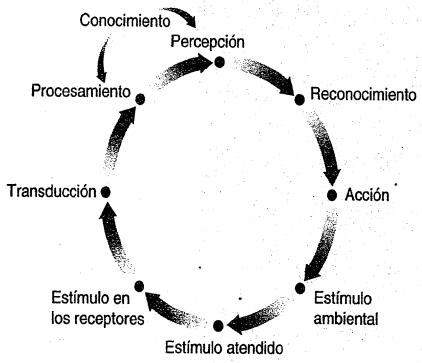


Figura 1.2
El proceso perceptual. Los diversos pasos en este proceso están dispuestos en un círculo para enfatizar que el proceso es dinámico y que cambia de manera continua.



Figura 1.3
(a) Tomamos al circo como el punto de partida para nuestra descripción del proceso perceptual y lo llamamos el estímulo ambiental. (b) En el ambiente suceden tantas cosas que Elena decide concentrarse en una de ellas. El tigre es el estímulo atendido.

lo cual no debe preocuparnos. Lo que ocurre a continuación es la transducción. El patrón de luz en la retina se transforma en una señal eléctrica en los receptores.

Transducción

La transducción es la transformación de una forma de energía en otra. Un ejemplo de transducción es la serie de acontecimientos que tienen lugar cuando oprimimos el botón "Retiro de efectivo" en los cajeros automáticos. La presión que ejerce el dedo se transduce en energía eléctrica, la cual se transduce a su vez en la energía mecánica que expulsa el dinero del cajero. En el sistema nervioso, la transducción ocurre cuando la energía del ambiente se convierte en energía eléctrica. En nuestro ejemplo, el patrón de luz creado por el tigre en la retina de Elena se transforma en señales eléctricas decenas de miles de sus receptores visuales.

Procesamiento neuronal

Después de que la imagen del tigre se transformó en señales eléctricas en los receptores de Elena, esas señales generan otras nuevas en unas células llamadas neuronas, las cuales describiremos en seguida. Las neuronas crean una serie de vías conectadas mucho más complejas que el mapa de carreteras de un país grande si lo redujéramos al tamaño de esta página. Por esas vías se trasmiten las señales eléctricas, primero del ojo al cerebro (con algunos altos en el camino) y luego dentro del propio cerebro. Durante su recorrido por esta red de neuronas, las señales eléctricas pasan por el procesamiento neuronal (figura 1.4c).

El **procesamiento neuronal** es el conjunto de operaciones que transforman las señales eléctricas en las redes de neuronas. En el capítulo 2 describiremos exactamente cómo se procesan las señales, pero con nuestra metáfora del mapa de carreteras, lo entenderemos de manera más sencilla. Imagine que mira desde lo alto el tránsito en una red de calles urbanas muy concurridas durante la hora pico. En algún sector, se ve que tres o cuatro calles confluyen en una sola, que entonces se embotella y la hace ver casi como un estacionamiento; en otra calle, el tránsito avanza y se detiene ante los semáforos de cada cruce; en una sección más, hay una vía libre de acceso restringido que fluye constantemente. Así, la disposición de las calles y el número de señalizaciones influye en el movimiento de los automóviles por la ciudad.

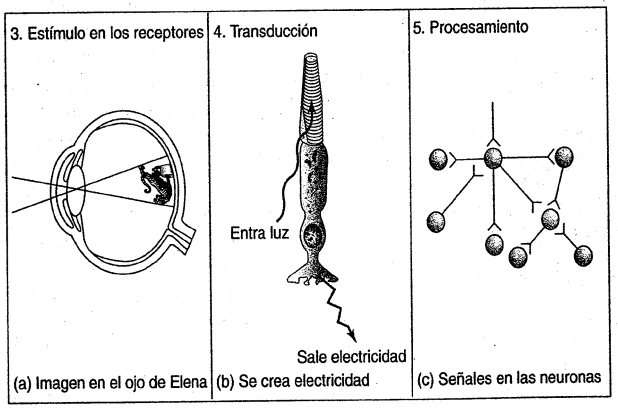


Figura 1.4
(a) Cuando Elena mira al tigre se forma una imagen del animal en su retina. (b) La transducción ocurre cuando la luz estimula los receptores y éstos crean energía eléctrica. (c) Esta energía eléctrica se procesa a través de redes de neuronas.

En el capítulo 2 veremos que en el sistema nervioso ocurre una situación similar. La distribución de las vías del sistema nervioso y la naturaleza de las conexiones entre estas vías tiene un efecto en el flujo de las señales eléctricas. Esto es muy importante porque el flujo de señales forma la siguiente etapa del proceso: la percepción.

Percepción

La **percepción** es una experiencia sensorial consciente. Ocurre cuando las señales eléctricas que representan al tigre en el cerebro de Elena se transforman de alguna manera en su experiencia de ver al tigre (figura 1.5a).

En el pasado, algunos recuentos del proceso de percepción se detenían en esta etapa. Después de todo, si Elena ve al tigre, ¿acaso no lo percibió? La respuesta es sí, lo percibió, pero también sucedieron otras cosas: reconoció la forma como un animal y, en particular, como un "tigre" y emprendió una acción basada en su percepción, como cuando giró la cabeza para tener una mejor visión de éste. Estas dos nuevas etapas, reconocimiento y acción, son conductas perceptuales derivadas del proceso de percepción.

Reconocimiento

El **reconocimiento** es nuestra capacidad de situar los objetos en categorías que les confieren un significado, como "tigre" (figura 1.5b). Aunque estemos tentados a agrupar la percepción y el reconocimiento, los investigadores han demostrado que constituyen procesos distintos. Por ejemplo, considere el caso del Dr. P., un paciente descrito por el neurólogo Oliver Sacks (1985) en el título de su libro *The Man Who Mistook His Wife for a Hat.*

El Dr. P., maestro de música y músico reconocido, advirtió que, aunque podía identificarlos de inmediato por el sonido de su voz, empezaba a tener dificultad para reconocer visualmente a sus estudiantes. Sin embargo, cuando el Dr. P. empezó a percibir erróneamente objetos comunes (por ejemplo, al tratar a un parquímetro como si fuera una persona o al esperar que la perilla de un mueble lo involucrara en una conversación), se hizo evidente que su problema iba más allá de una mala memoria. ¿Estaba ciego, o quizá loco? Un examen de los ojos dejó en claro que podía ver bien, por lo que su mala visión no era el problema. Además, por muchos otros criterios era evidente que no estaba loco.

El problema del Dr. P. se diagnosticó posteriormente como una **agnosia de forma visual**, es decir, la incapacidad de reconocer los objetos, la cual es originada por un tumor cerebral. Percibía las partes que componían los objetos pero no podía identificar al objeto completo, de modo que cuando Sacks le mostró un guante, el Dr. P. lo describió como "una superficie continua desdoblada en sí misma con cinco bolsas". Cuando Sacks le preguntó qué era, el Dr. P. dijo que era "una especie de recipiente, como una bolsa para monedas de cinco tamaños". En el caso del Dr. P., el proceso normalmente sencillo de reconocimiento de objetos había sido alterado por un tumor cerebral. Podía percibir el objeto y reconocer partes del mismo, pero no podía ensamblar dichas partes perceptualmente a fin de reconocer al objeto como un todo. Casos como éste demuestran que la percepción y el reconocimiento no son lo mismo.

Acción

La **acción** incluye actividades motoras como mover la cabeza o los ojos y desplazarse en el ambiente. En nuestro ejemplo, Elena gira la cabeza cuando está observando al tigre (figura 1.5c). Algunos investigadores consideran que la acción es un resultado del proceso de percepción de gran valor para la sobrevivencia. David Milner y Melvyn Goodale (1995) proponen que, desde muy temprano en la evolución de los animales, el principal objetivo del procesamiento visual no fue formar una percepción consciente o "cuadro" del entorno, sino ayudar a controlar la marcha, atrapar a las presas, evitar los obstáculos y detectar a los depredadores, todas funciones cruciales para la sobrevivencia.

El hecho de que la percepción suela conducir a la acción, ya sea que un animal acentúe su estado de atención cuando oye crujir una rama en el bosque o que Elena gire la cabeza para tener una mejor visión en el circo, significa que es un proceso en cambio continuo. Este cambio ocurre debido a los movimientos del observador, así como a los cambios de atención de un lugar a otro. De hecho, nuestra descripción del proceso perceptual dio inicio cuando Elena enfocó



Figura 1.5
(a) Elena tiene una percepción consciente del tigre, (b)reconoce al tigre y (c)emprende una acción moviendo la cabeza para tener una mejor visión.

su atención en el tigre del anillo central. Por supuesto, la escena que Elena observa también cambia; así el circo es un ejemplo particularmente interesante de un estímulo ambiental en cambio continuo.

Cuando consideramos los cambios que ocurren cuando la gente percibe, podemos apreciar la razón por la cual los pasos del proceso perceptual en la figura 1.2 están arreglados en un círculo. Aunque podemos describir los procesos perceptuales como una serie de pasos que empiezan con el estímulo ambiental, el proceso global es un proceso dinámico que en realidad no tiene un punto inicial o final.

Conocimiento

La habilidad de Elena para reconocer diferentes animales no sería posible sin que tuviera almacenado en su memoria el conocimiento acerca de diferentes animales. Para reconocer a un tigre, tuvo que comparar al animal que vio con el concepto de "tigre" almacenado en su memoria y luego recuperar el nombre "tigre" que corresponde al animal. Conforme estudiemos la percepción, veremos que la información que una persona trae consigo desempeña una función importante en la determinación del reconocimiento y de la percepción.

Esta información de la persona en la situación perceptual se indica con el término de "conocimiento" en la figura 1.2. Usamos dicho término de manera amplia para identificar cualquier información que trae consigo la persona en la situación perceptual. Esta información puede consistir en cosas que aprendió hace años, como los nombres de diferentes animales, o el conocimiento que ha obtenido de eventos que acaban de suceder. La siguiente demostración proporciona un ejemplo de cómo la percepción puede ser influida por el conocimiento que se acaba de adquirir.

DEMOSTRACIÓN

Percepción de una imagen

Después de observar el dibujo de la figura 1.6, cierre los ojos, pase a la página 10 y ábralos un instante de modo que observe brevemente la figura 1.8. Decida de qué es el dibujo, abra los ojos y lea la explicación al pie. ○ ALTO ○ Hágalo ahora, antes de seguir leyendo ●

¿Identificó la figura 1.8 como una rata (o ratón)? Si lo hizo, fue influido por la figura que claramente

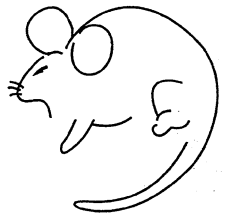


Figura 1.6
Observe primero este dibujo; enseguida, cierre los ojos y pase la página de modo que vea al mismo lugar en la hoja de abajo. Entonces, abra y cierre rápidamente los ojos. (Adaptado de Bugelski y Alampay, 1961.)

delineaba una rata y que vio primero. Sin embargo, quienes observan primero la figura 1.10 de la página 12 en lugar de la figura 1.6, por lo regular identifican la figura 1.8 como la de un hombre (haga la prueba con otra persona). La **demostración de la rata** y el hombre demuestra cómo el conocimiento adquirido recientemente ("ese patrón es una rata") puede influir en la percepción. En este caso, usted adquirió recientemente el conocimiento que estableció como expectativa que el patrón de la figura 1.6 era una rata.

Procesamiento descendente y ascendente

La adición de "conocimiento" al proceso de percepción nos permite establecer una distinción entre dos tipos de procesamiento perceptual. El procesamiento que empieza con la información recibida por los receptores se denomina **procesamiento ascendente**, es decir, el proceso perceptual que va de la estimulación de los receptores a la transducción para finalizar en el procesamiento neuronal.

No obstante, la presencia de conocimiento en el proceso perceptual indica que el cerebro no es una computadora vacía que espera recibir y procesar la información; por el contrario, está lleno de conocimiento, el cual incluye no sólo los hechos que conocemos, sino también los recuerdos y expectativas que traemos con nosotros mismos en una situación particular. El procesamiento que considera el efecto del conocimiento de una persona en la situación perceptual se denomina **procesamiento descendente**. En este libro veremos que la percepción a menudo implica la operación conjunta del procesamiento ascendente y descendente.

El procesamiento ascendente es esencial para la percepción debido a que el proceso perceptual por lo regular comienza con la estimulación de los receptores.[1] Por ende, cuando una farmaceuta lee en la receta del médico lo que a usted le parece un garabato ilegible, empieza con el procesamiento ascendente, el cual se basa en el patrón creado por la escritura del médico en su retina, pero también usa el procesamiento descendente, el cual hace uso de su conocimiento de los nombres de los medicamentos y quizá de su experiencia previa con la escritura de este médico en particular para ayudarla a descifrar la receta.

Estudio del proceso de la percepción

La meta de la investigación perceptual es entender cada uno de los pasos del proceso perceptual. Por consiguiente, nuestra meta es comprender los mecanismos responsables de la percepción, el reconocimiento y la acción. (Utilizaremos el término *percepción* para identificar a esos aspectos en la discusión siguiente.)

Niveles de análisis

El primer paso en el estudio de los mecanismos es decidir nuestro **nivel de análisis**. La idea que subyace al nivel de análisis sostiene que podemos observar procesos en escalas diferentes. Podemos ilustrar esta idea si regresamos al ejemplo que empleamos del tránsito para estudiar el procesamiento neuronal. Al sobrevolar el tránsito en nuestro helicóptero, observamos la "imagen general". Ello nos permite ver cómo el trazado de las calles, la localización de los semáforos y otros factores afecta el flujo de automóviles.

Pero si deseáramos entender el funcionamiento de un automóvil, necesitaríamos inspeccionarlo y

[1] Ocasionalmente, la percepción puede ocurrir sin estimulación de los receptores. Por ejemplo, un golpe en la cabeza puede ocasionar que uno "vea estrellas" o cerrar los ojos e imaginar algo. Esto puede causar una experiencia llamada "imaginería", la cual comparte muchas características con la percepción (Kosslyn, 1994).

quizá conducirlo para realizar una prueba que incluya la determinación de medidas de desempeño tales como aceleración, frenado y dirección. También podríamos mirar debajo del capó para conocer la operación interna del motor. En otras palabras, estudiar su funcionamiento en cada uno de esos niveles nos proporcionaría una comprensión mucho más profunda de los automóviles que la que podríamos obtener si los estudiáramos a un solo nivel.

El mismo razonamiento se aplica a nuestro estudio de la percepción. En este libro estudiaremos la percepción por medio de dos niveles de análisis diferentes. Estudiaremos además cómo se relaciona la percepción de una persona con la estimulación del ambiente. Esto se denomina **nivel psicofísico de análisis** y se concentra en la relación entre el estímulo y la percepción, la cual se indica mediante la flecha A en el diagrama del proceso perceptual de la figura 1.7.

Como se verá en breve, cuando describamos algunos de los métodos usados para estudiar la percepción en el nivel psicofísico, utilizaremos el término *psicofísica*, el cual fue acuñado por Gustav Fechner en 1860 para referirse a los métodos cuantitativos para la medición precisa de las relaciones entre el estímulo (*física*) y la percepción (*psico*). Pero, dado

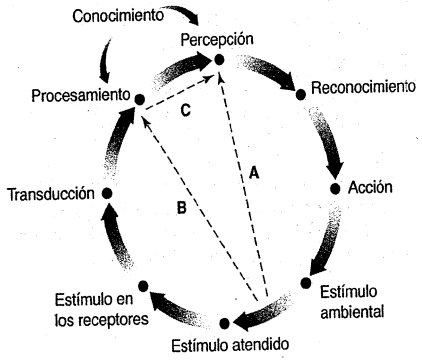


Figura 1.7
El proceso perceptual de la figura 1.2 tiene flechas que indican relaciones importantes. A: relación estímulo-percepción; B: relación estímulo-fisiología; C: relación fisiología-percepción.

que existen otros métodos no cuantitativos para medir la relación entre el estímulo y la percepción, en este libro usaremos el término **psicofísica** de manera más amplia para referirnos a cualquier medición de la relación entre el estímulo y la percepción. En el capítulo 2 describiremos el ejemplo de un estudio a nivel psicofísico, en el cual se determinó la cantidad más pequeña de energía luminosa que una persona puede detectar (figura 1.9a).

También consideraremos la forma en que la percepción de una persona se relaciona con los procesos fisiológicos que ocurren en su interior. Esto se denomina **nivel fisiológico de análisis**, y se enfoca tanto en la relación entre el estímulo y la fisiología, la cual se indica mediante la flecha B en la figura 1.7, como en la relación entre la fisiología y la percepción, indicada mediante la flecha C en la figura 1.7.

En el capítulo 3 describiremos un experimento como ejemplo de la medición de la relación estímulo-fisiología, en el cual se midió la actividad eléctrica generada por las neuronas en la corteza de un gato en respuesta a barras de luz con orientaciones diferentes (figura 1.9b).[2] Asimismo, en el capítulo 2 describiremos, como ejemplo de la medición de la relación fisiología-percepción, un estudio en el cual se mide la actividad cerebral de una persona mientras ésta describe un objeto que está viendo (figura 1.9c). (Véanse las tablas 1.1 y 1.2.)

Influencias cognoscitivas en la percepción

Al estudiar la percepción tanto a nivel psicofísico como fisiológico, nos interesa también saber la influencia en la percepción de factores como el cono-

[2] Debido a la gran cantidad de investigaciones fisiológicas en gatos y monos, los estudiantes suelen expresar sus preocupaciones por la forma en que se trata a estos animales. En Estados Unidos, las investigaciones llevadas a cabo con animales siguen lineamientos estrictos para su cuidado, establecidos por organizaciones como la Asociación Psicológica Estadounidense y la Sociedad para las Neurociencias. El axioma fundamental de estos lineamientos es que deben realizarse todos los esfuerzos posibles para asegurarse de que los animales no sufran dolor o tensión. La investigación con animales ha proporcionado información esencial en la creación de auxiliares para la gente con discapacidades sensoriales, como ceguera y sordera, y para ayudar a diseñar nuevas técnicas de alivio a dolores graves.

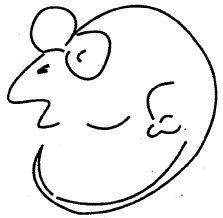


Figura 1.8
¿Vio usted una "rata" o un "hombre"? Mirar la imagen con el parecido a una rata de la figura 1.6 aumenta las posibilidades de que haya visto una. Pero si hubiera visto primero la versión del hombre (véase la figura 1.10), se habría inclinado más a percibir esta figura como un hombre. (Adaptado de Bugelski y Alampay, 1961.)

Tabla 1.1
Niveles de análisis en el estudio de la percepción

Nivel de análisis	Tipo de información	Relaciones
Nivel psicofísico	Estímulos en el ambiente	Estímulo → percepción
Nivel fisiológico	Procesos fisiológicos en el cuerpo	Estímulo → fisiología Fisiología → percepción

cimiento, los recuerdos y las expectativas de una persona ante una situación. Esos factores, a los que hemos descrito como el punto de partida para el procesamiento descendente, se denominan **influencias cognoscitivas.** Los investigadores estudian las influencias cognoscitivas mediante la medición de la forma en que el conocimiento y otros factores, como los recuerdos y las expectativas, afectan cada una de las tres relaciones mostradas en la figura 1.7. Por ejemplo, considere el patrón de la rata y el hombre. Si tuviéramos que medir la relación estímulo-percepción mostrando la figura 1.8 a un grupo de personas, probablemente encontraríamos que algunas personas ven una rata y otras ven un hombre. Pero si agregamos "conocimiento" presentando primero el dibujo más parecido a una rata de la figura 1.6, la mayoría de las personas dirá "rata" cuando le presentemos la figura 1.8. De modo que, en este ejemplo, el conocimiento afectaría a la relación estímulo-percepción. Advierta que en la figura 1.7 las flechas de la caja de conocimiento en el proceso perceptual apuntan a los aspectos de percepción y al fisiológico. Más adelante veremos que el conocimiento de una persona también puede afectar a la respuesta fisiológica.

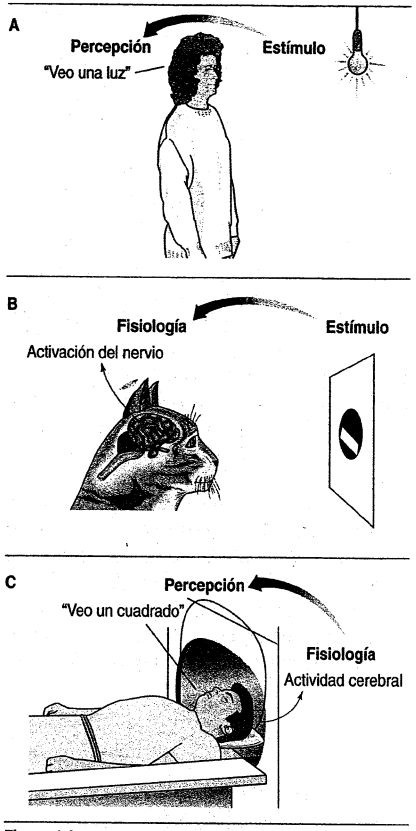


Figura 1.9
Ejemplos de experimentos que miden las relaciones indicadas por las flechas en la figura 1.7: (a) Relación A: la relación entre la intensidad del estímulo (la luz) y la percepción (ver la luz); (b) Relación B: la relación entre el estímulo (la barra en movimiento) y la fisiología (la respuesta de las neuronas en la corteza del gato); (c) Relación C: la relación entre la fisiología (la activación de áreas específicas del cerebro) y la percepción (reconocimiento de una imagen).

Tabla 1.2
Métodos para estudiar las relaciones en los procesos perceptuales

Relación	¿Cómo se estudia?
A. Estímulo → percepción	De manera psicofísica: Se presenta un estímulo y se determina la respuesta de la persona.
B. Estímulo → fisiología	De manera fisiológica: Se presenta un estímulo y se mide la respuesta eléctrica en el sistema nervioso; también se buscan conexiones entre la anatomía y la percepción.
C. Fisiología → percepción	De manera fisiológica y psicofísica: Se miden las respuestas fisiológicas y perceptuales ante los mismos estímulos.

Intercambio entre los niveles de análisis

Una de los aspectos que se hacen evidentes cuando retrocedemos y miramos los niveles de análisis psicofísico y fisiológico es que cada uno proporciona información específica acerca de aspectos diferentes del proceso perceptual. Por ende, para comprender en su totalidad a la percepción tenemos que estudiarla en ambos niveles. Sin embargo, es necesario percatarse de que, aunque distingamos los dos niveles, existe un "intercambio" significativo entre ellos. Es decir, mantienen una relación íntima entre sí. De la misma manera en que las características mecánicas del motor de un automóvil influyen en su desempeño, las características fisiológicas del sistema perceptual de una persona influyen en sus percepciones.

Debido a la estrecha relación entre los niveles de análisis psicofísico y fisiológico es que podemos aprender acerca de un nivel estudiando el otro (Goldstein, 2001a). Por ejemplo, considere a un paciente que ha sufrido una apoplejía ocasionada por el bloqueo de una de las arterias que abastecen al cerebro. Cuando probamos la visión del paciente encontramos que tiene problemas para ver los objetos localizados a su izquierda.

Esta medición de la relación entre el estímulo (un objeto a la izquierda) y la percepción (la capacidad para ver el objeto) sugiere que existe un problema en un área particular del hemisferio derecho del cerebro del paciente (ya que el hemisferio derecho es responsable de la visión en el campo visual izquierdo). Posteriormente podemos verificar dicha conjetura por medio de un estudio del cerebro que pueda crear una imagen de su operación fisiológica. De esta forma, incluso sin ver dentro de la persona, podemos usar las mediciones psicofísicas para obtener claves concernientes a las operaciones internas de la persona. Más adelante tendremos varias oportunidades de mostrar cómo han usado los investigadores la información perceptual para proporcionar claves importantes de lo que sucede a nivel fisiológico "bajo el capó" tanto en la percepción anormal, como en nuestro paciente con daño cerebral en la percepción normal.

Para entender el estudio de la percepción en los dos niveles de análisis, necesitamos saber acerca de los procedimientos para medir las relaciones representadas en la figura 1.7. Empezemos con el nivel psicofísico. En la tabla sinóptica 1.1 de la página 13 encontrará una perspectiva general del material que hemos revisado hasta ahora.

Planteamiento psicofísico: enlace de estimulación y percepción

Hemos visto que el planteamiento psicofísico de la percepción se concentra en la relación A de la figura 1.7, la relación entre las propiedades físicas de los estímulos y la respuesta perceptual a ellos. Describiremos cómo medir esta relación mediante las siguientes maneras en que una persona podría responder a un estímulo:

1. *Descripción:* "Es rojo y de unos 4.5 metros de largo."
2. *Reconocimiento:* "Es un carro."
3. *Detección:* "Apenas se mueve."
4. *Magnitud:* "El claxón de tu carro suena dos veces más fuerte que el mío."

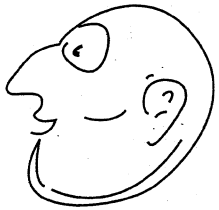


Figura 1.10
Versión del hombre en el caso del estímulo de la rata y el hombre. (Adaptado de Bugelski y Alampay, 1961.)



Figura 1.11
(a) Se enciende una luz en una posición y luego, (b) después de una breve pausa, (c) se enciende en otra posición, creando (d) una ilusión llamada "movimiento aparente". La investigación sobre el movimiento aparente utiliza el método fenomenológico porque necesita que el sujeto describa lo que está percibiendo.

5. *Búsqueda:* "Ahí está, en la esquina del estacionamiento."

Descripción: El método fenomenológico

El primer paso en el estudio de la percepción consiste en describir lo que percibimos. Esta descripción puede hacerse a un nivel muy básico, como cuando advertimos que podemos percibir que algunos objetos están más lejos que otros, o que hay una cualidad perceptual a la que llamamos "color" o que existen diferentes cualidades del gusto, como amargo, dulce y agrio. Tales observaciones son tan comunes que podemos darlas por sentado. Sin embargo, el estudio de la percepción empieza cuando tratamos de explicar estas propiedades básicas

Cuando describimos nuestra experiencia de esta manera estamos empleando el **método fenomenológico**. Este método ha sido aplicado en la descripción, no sólo de percepciones básicas como las ya mencionadas, sino también de percepciones menos obvias. Por ejemplo, si encendemos y apagamos una luz, dejando entre el momento de apagado y de encendido un tiempo determinado, como se observa en la figura 1.11, la luz parece moverse de una posición a otra como si en realidad se estuviera moviendo, en lugar de sólo estar parpadeando. La descripción de este fenómeno, que se denomina *movimiento aparente*, plantea preguntas que deben responder los investigadores de la percepción como, "¿por qué vemos movimiento cuando éste en realidad no ocurre?". (En el capítulo 8 estudiaremos en detalle la percepción del movimiento.)

Reconocimiento: Categorización de un estímulo

El procedimiento para medir el reconocimiento es sencillo: se presenta un estímulo y el sujeto indica lo que es. Su respuesta a la presentación de la rata y el hombre implicó reconocimiento, ya que se le pidió que nombrara lo que veía. Este procedimiento se utiliza ampliamente en la evaluación de pacientes con daño cerebral, como en el caso del músico con agnosia visual que describíamos antes. A menudo, los estímulos empleados en esos experimentos son imágenes de objetos en lugar de los objetos reales (lo que evita tener que llevar al laboratorio elefantes y otros objetos grandes).

La descripción fenomenológica de las percepciones y la medición de su reconocimiento cuando se pide a la gente que nombre los objetos, proporciona información acerca de lo que una persona está percibiendo. Sin embargo, con frecuencia es útil establecer una relación cuantitativa entre el estímulo y la percepción. Para lograrlo se emplean algunos métodos desarrollados en el siglo XIX para medir la cantidad de energía del estímulo que se necesita para detectarlo.

Detección

En 1860, el fisiólogo Gustav Fechner (1801-1887) publicó un libro titulado *Elements of Psychophysics*

TABLA SINÓPTICA 1.1

El proyecto científico

Diseñar detectores que puedan localizar, describir e identificar objetos en el ambiente es de gran dificultad, como lo indica el hecho de que las computadoras más avanzadas todavía no pueden lograrlo. Sin embargo, los humanos y los animales cumplen esta tarea con relativa facilidad.

El proceso de la percepción

El proceso perceptual consta de los siguientes pasos: 1) estímulo ambiental; 2) estímulo atendido; 3) transducción; 4) procesamiento neuronal; 5) percepción; 6) reconocimiento; 7) acción, y 8) los efectos del conocimiento.

Percepción, reconocimiento y acción

La percepción, el reconocimiento y la acción son resultados del proceso perceptual. La percepción y el reconocimiento no son lo mismo, como se demostró con el caso del Dr. P (quien padecía agnosia de formas visuales), en tanto que la acción es importante para sobrevivir.

Procesamiento descendente y ascendente

El procesamiento que inicia con la información recibida por los receptores se llama procesamiento ascendente. El procesamiento que inicia con el efecto del conocimiento de la persona ante la situación perceptual se denomina procesamiento descendente. Ambos tipos de procesamiento operan juntos para lograr la percepción y el reconocimiento.

Niveles de análisis

El nivel psicofísico de análisis se basa en el estudio de la relación entre los estímulos del ambiente y la percepción. Para estudiar el nivel fisiológico de análisis, el cual se basa en los procesos fisiológicos del cuerpo, es necesario centrarse en la relación estímulo-fisiología y la relación fisiología-percepción.

Influencias cognoscitivas en la percepción

Las influencias cognoscitivas en la percepción, las cuales constituyen la base del procesamiento descendente, pueden influir en la respuesta de una persona, tal como se ha estudiado en los niveles de análisis psicofísico y fisiológico.

Intercambio entre niveles

Los niveles psicofísico y fisiológico de análisis proporcionan información acerca de diferentes partes del proceso perceptual, y existe una gran cantidad de intercambio entre ellos. Por consiguiente, en ocasiones podemos sacar conclusiones acerca de un nivel por medio del estudio del otro. Por ejemplo, la observación de la conducta puede conducir a hipótesis fisiológicas.

en el cual describió una serie de métodos cuantitativos para medir la relación entre los estímulos y la percepción. Los métodos descritos por Fechner se denominan **métodos psicofísicos clásicos** porque fueron los métodos originales utilizados para medir la relación estímulo-percepción. Fechner describió tres métodos para medir el **umbral absoluto**, es decir, la cantidad más pequeña de energía del estímulo que se requiere para detectarlo. A dichos métodos se les conoce como el método de los límites, el método del ajuste y el método de los estímulos constantes.

Umbral absoluto Para medir el umbral con el **método de los límites**, el experimentador presenta los estímulos en orden ascendente o descendente, como se aprecia en la figura 1.12, la cual muestra los resultados de un experimento para descubrir el umbral de una persona para ver una luz.

En la primera serie de pruebas, el experimentador presenta una luz con una intensidad de 105 y el observador indica con un "sí" que ve la luz. Esta respuesta se marca con una S en la intensidad 105 de la tabla. Entonces, el experimentador disminuye la intensidad y el observador hace un juicio en cada disminución hasta que responde "no" para indicar que no ve la luz. El cambio de "sí" a "no" es el punto de paso. Se toma como umbral de esta serie la media entre 99 y 98, es decir, 98.5. Al repetir el procedimiento varias veces, comenzando la mitad de las ocasiones por arriba del umbral y la otra mitad por abajo, se determina el umbral calculando el promedio de todos los puntos de paso.

En el **método del ajuste**, el observador o bien, el experimentador, ajusta la intensidad del estímulo de manera constante (a diferencia de la presentación en pasos del método de los límites) hasta que

Intensidad	① ↓	② ↑	③ ↓	④ ↑	⑤ ↓	⑥ ↑	⑦ ↓	⑧ ↑
105	S						S	
104	S		S		S		S	
103	S		S		S		S	
102	S		S		S		S	
101	S		S		S		S	S
100	S	S	S	S	S		S	S
99	S	N	S	N	S	S	S	S
98	N	N	S	N	N	N	N	S
97		N	N	N		N		N
96		N		N		N		N
95		N		N		N		N
Cifras de paso →	98.5	99.5	97.5	99.5	98.5	98.5	98.5	97.5

Umbral = Media de los pasos = 98.5

Figura 1.12
Los resultados de un experimento para determinar el umbral con el método de los límites. En el experimento hay ocho series de pruebas en las que alternan las ascendentes con las descendentes. En la primera serie el observador indica con un "no" que ya no ve la luz. El cambio de "sí" en el 99 a "no" en el 98 es el punto de paso, así que como umbral de esta corrida se toma la media entre 99 y 98, o sea 98.5. Entonces, se repite el proceso en sentido contrario: se comienza por abajo del umbral y se aumenta la intensidad hasta que el sujeto dice "sí". Tanto la presentación ascendente como la descendente se repiten varias veces y el umbral se calcula como la media de las cifras de paso de cada corrida. Por tanto, en este experimento el umbral es 98.5.

el observador apenas lo distingue. Esta intensidad apenas detectable se toma entonces como el umbral absoluto. El procedimiento se repite varias veces y el umbral se ubica en la posición promedio.

En el **método de los estímulos constantes**, el experimentador presenta por lo regular de cinco a nueve estímulos en orden aleatorio. En la figura 1.13 se muestran los resultados de una determinación hipotética del umbral de visión de una luz. Para determinar los puntos de la gráfica se presentaron seis intensidades de luces 10 veces cada una y se calculó el porcentaje de las veces que el sujeto percibió cada intensidad. Los resultados indican que una luz con una intensidad de 150 nunca se detecta, mientras que una con intensidad de 200 siempre se nota y las luces de intensidades intermedias se detectan unas veces sí y otras no. Habitualmente, se toma como umbral la intensidad que se detecta la mitad de las veces, de modo que en este caso el umbral es una intensidad de 180.

La elección entre los métodos de los límites, el del ajuste y el de los estímulos constantes suele depender de la precisión que se desea y del tiempo disponible. El método de los estímulos constantes es el más preciso pero también el de mayor duración, en tanto que el del ajuste es el menos preciso pero el más rápido.

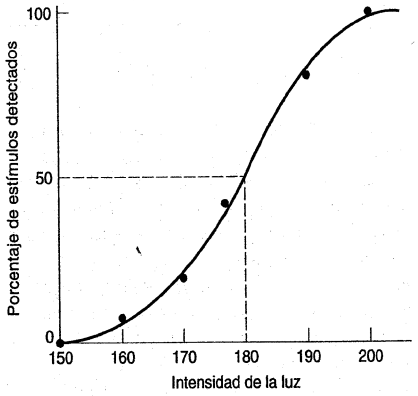


Figura 1.13
Resultados de un experimento hipotético en el que el umbral para ver una luz se midió con el método de los estímulos constantes. En este experimento, el umbral, es decir, la intensidad a la que se ve la luz en mitad de sus presentaciones (como indican las líneas punteadas), es de 180.

Cuando Fechner publicó sus *Elements of Psychophysics*, no sólo refirió sus métodos para medir el umbral absoluto, sino que también describió la obra del fisiólogo Ernst Weber (1795-1878), quien unos años antes de la publicación del libro de Fechner midió otro umbral, el umbral diferencial.

Umbral diferencial El **umbral diferencial** (llamado DL, del alemán *Differenze Limen*, que se traduce como "umbral diferencial"), es la diferencia más pequeña que distingue una persona entre dos estímulos. Para medir este umbral, Weber pidió a sus sujetos que levantaran cierto peso "normalizado" y que luego cargaran un peso de "comparación" ligeramente mayor y decidieran cuál pesaba más (figura 1.14). Cuando era mínima la diferencia entre el peso normalizado y el de comparación los sujetos tenían dificultades para detectarla, pero advertían fácilmente diferencias mayores. Esto no fue una gran sorpresa, pero Weber persistió. Así, descubrió que la magnitud del umbral diferencial dependía de la magnitud del peso normalizado. Por ejemplo, el umbral diferencial de pesos de 100 gramos resultó ser de cinco gramos (el sujeto podía señalar la diferencia entre un peso de 100 gramos y uno de 105, pero no detectaba diferencias menores), mientras que el umbral diferencial de pesos de 200 gramos fue de 10 gramos. Así, a medida que aumenta la magnitud del estímulo, crece también la magnitud del umbral diferencial.

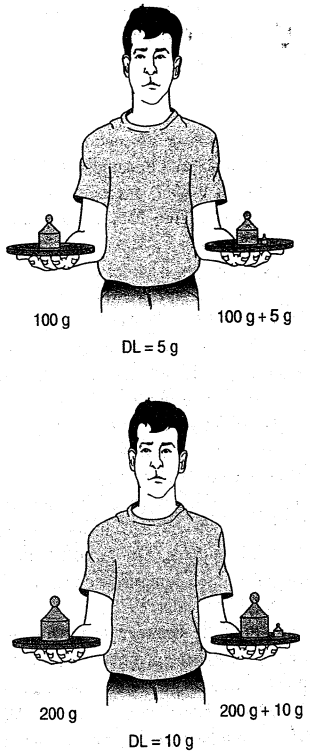


Figura 1.14
El umbral diferencial (DL). Este hombre puede detectar la diferencia entre un peso de 100 gramos y uno de comparación de 105, pero como no es capaz de detectar una diferencia menor, el umbral diferencial es de cinco gramos. Con un peso de 200 gramos, el peso de comparación debe ser de 210 para que el hombre pueda detectar la diferencia, de modo que el umbral diferencial sea de 10 gramos. Observe que tanto en el peso de 100 gramos como en el de 200, la proporción entre el umbral diferencial y el peso es la misma. Esta razón es la fracción de Weber.

DEMOSTRACIÓN

Medición del umbral diferencial

Mediante un experimento simple, con dos cajas de cerillos de madera, puede comprobar que el umbral diferencial aumenta con el estímulo normalizado. Pídale a un amigo que meta 10 cerillos en una caja (el peso normalizado) y 11 en otra (la comparación). Compare los pesos de las dos cajas con los ojos cerrados y trate de decidir cuál es la más pesada. Después de este juicio, repita el procedimiento. Si en tres pruebas seguidas no puede decidir correctamente qué caja pesa más, pida a su amigo que meta otro cerillo en la caja de comparación y repita el experimento. Continúe con el procedimiento hasta que pueda determinar sin errores cuál es la caja más pesada. Por ejemplo, si siempre es capaz de notar que la caja de comparación es más pesada cuando tiene 12 cerillos, entonces el umbral diferencial es igual a dos cerillos. Luego, repita los pasos anteriores pero comience con 20 cerillos en la caja normalizada y 21 en la de comparación. Puesto que el umbral diferencial aumenta

con el peso normalizado, descubrirá que éste es mayor para el peso normalizado de 20 cerillos que el umbral diferencial para el de diez. ●

La investigación de los sentidos ha demostrado que, en una gama bastante amplia de intensidades, la razón entre el umbral diferencial y el estímulo normalizado es constante. Esta relación, que se basa en las investigaciones de Weber, fue expresada en forma matemática por Fechner como $DL/E = K$ y se le conoce como la **ley de Weber**. K es una constante llamada **fracción de Weber** y E es la medida del estímulo normalizado. Si aplicamos la ecuación a nuestro ejemplo del levantamiento de pesos, vemos que para el peso normalizado de 100 gramos $K = 5/100 = 0.05$ y para el peso de 200 gramos $K = 10/200 = 0.05$. Así, comprobamos que en nuestro ejemplo la fracción de Weber (K) es constante. Muchos investigadores modernos han puesto a prueba la ley de Weber y han descubierto que aplica para la mayor parte de los sentidos, siempre que la intensidad del estímulo no esté demasiado cerca del umbral (Engen, 1972; Gescheider, 1976).

La propuesta de Fechner de los tres métodos psicofísicos para medir los umbrales absolutos y su planteamiento de la ley de Weber del umbral diferencial fueron acontecimientos de gran relevancia en la historia de la psicología científica porque demostraron que la actividad mental podía medirse cuantitativamente. Éste fue un logro notable, ya que en el siglo XIX mucha gente pensaba que era imposible medir la actividad mental. Pero quizá lo más notable acerca de esos métodos es que, aunque fueron propuestos en el siglo XIX, aún se aplican hoy en día. Además de su uso en la determinación de los umbrales en los laboratorios de investigación, se han utilizado versiones simplificadas de los métodos psicofísicos clásicos para medir la visión de detalles en los exámenes de la vista a fin de determinar la prescripción de anteojos, o bien, la audición en los exámenes de pérdida del oído.

Los métodos psicofísicos clásicos fueron concebidos para medir los umbrales absolutos y los diferenciales, pero ¿qué hay de las percepciones que ocurren por encima del umbral? La mayor parte de nuestras experiencias diarias consiste en percepciones muy por arriba del umbral, pues vemos y oímos con facilidad lo que ocurre a nuestro alrededor. Para medir estas percepciones por encima del umbral, S. S. Stevens ideó una técnica llamada *estimación de magnitudes*.

Percepción de la magnitud: Estimación de magnitudes

Si duplicamos la intensidad de una nota, ¿suena dos veces más fuerte? Si duplicamos la intensidad de una luz, ¿se ve dos veces más brillante? Aunque varios investigadores, entre ellos Fechner, propusieron ecuaciones que relacionaban la magnitud percibida con la intensidad del estímulo, no fue sino hasta 1957 cuando S. S. Stevens concibió una técnica llamada escalamiento o **estimación de magnitudes**, que logró medir esta relación con exactitud (Stevens, 1957, 1961, 1962).

La estimación de magnitudes es relativamente simple: el experimentador comienza por presentar al observador un estímulo "normalizado" (digamos, una luz de intensidad moderada) y le asigna un valor de, por ejemplo, 10. Entonces presenta al observador luces de intensidades diferentes y le pide que les asigne una cifra proporcional a la luminosidad de la primera. Si la luz parece dos veces más brillante que la normalizada, se le da una calificación de 20; si se ve la mitad de brillante, de 5, etc. Así, cada luz recibe del observador un grado de brillantez.

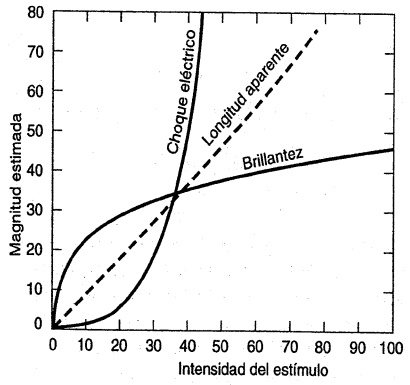


Figura 1.15
Las curvas muestran la relación entre la magnitud percibida y la intensidad del estímulo para los choques eléctricos, la longitud de una línea y la brillantez. (Adaptado de Stevens, 1962.)

En la figura 1.15 se muestra una gráfica de los resultados del experimento de estimación de magnitudes de brillantez. La gráfica señala la media de estimación por parte de varios observadores de la magnitud de la brillantez de una luz comparada con su intensidad. En la inclinación de la curva hacia abajo se aprecia que duplicar la intensidad no duplica la brillantez percibida, sino que sólo origina un pequeño cambio, sobre todo en el caso de intensidades mayores. Este resultado se llama **compresión de la respuesta**. A medida que la intensidad aumenta, también crece la respuesta, pero no al mismo ritmo que la intensidad. Para duplicar la brillantez hay que multiplicar la intensidad por nueve.

La figura 1.15 muestra también los resultados de experimentos de estimación de magnitudes en el caso de la sensación de un choque eléctrico en un dedo y la longitud de una línea. La curva del choque se dobla hacia arriba, lo que indica que al duplicar la fuerza del choque aumenta la sensación de la descarga a más del doble. Este fenómeno se llama **expansión de la respuesta**. Cuando la intensidad aumenta, la magnitud percibida crece más. La curva de la estimación de la longitud de la línea es casi recta, con una pendiente de 1.0, de modo que la magnitud de la respuesta coincide casi exactamente con el incremento del estímulo (es decir, al duplicar la longitud de la línea, el observador duplica el cálculo de tal longitud).

La ventaja de las relaciones que se derivan de la estimación de magnitudes es que la relación entre la intensidad del estímulo y nuestra percepción de su magnitud obedece a la misma ecuación general para todos los sentidos. Para mostrarlo, graficamos el logaritmo de la magnitud estimada y el logaritmo de la intensidad del estímulo, con lo que las tres curvas se convierten en rectas (figura 1.16). Se trata de **funciones de potencias**, descritas por la ecuación $P = KE^n$. La magnitud percibida, P, es igual a una constante, K, multiplicada por la intensidad del estímulo, E, elevada a la potencia n. Esta relación se conoce como la **ley de la potencia de Stevens**.

La potencia n, el exponente de la ley, es la pendiente de las líneas de la figura 1.16. Si volvemos a nuestro análisis de las tres curvas de la figura 1.15, vemos que la curva que muestra la compresión de la respuesta tiene una pendiente menor a 1.0; una línea recta de aproximadamente 1.0, y una curva que indica la expansión de la respuesta, de más de 1.0.

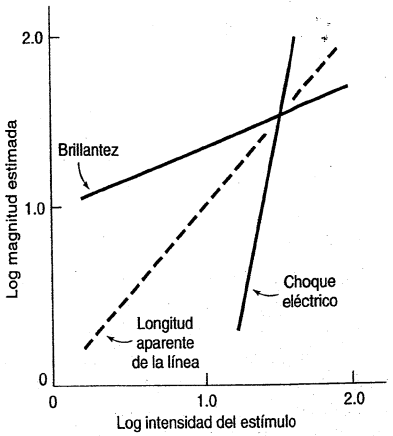


Figura 1.16
Las tres curvas de la figura 1.15 están graficadas en coordenadas logarítmicas. Con el logaritmo de los estimados de magnitud y el de la intensidad del estímulo, las curvas se vuelven rectas. (Adaptado de Stevens, 1962.)

Así, la ley de la potencia describe la relación entre la magnitud de la respuesta y la intensidad del estímulo para todos los sentidos; el exponente indica si duplicar esta intensidad hará más o menos que duplicar la respuesta.

Estos exponentes no sólo establecen que todos los sentidos siguen la misma relación básica, sino que también demuestran que la operación de cada sentido se adapta al funcionamiento del organismo en su ambiente. Tomemos como ejemplo nuestra experiencia de la brillantez. En un día soleado la luz del sol sobre una acera blanca o sobre la arena blanca de una playa puede lucir extremadamente brillante. Sin embargo, en la figura 1.15 podemos ver la inclinación de la curva para la brillantez (exponente = 0.6), por lo que el incremento en la intensidad ocasiona sólo un pequeño cambio en la brillantez, en especial con intensidades altas. Con todo, considere lo brillante que resultaría la luz solar si la brillantez se elevara con rapidez a intensidades altas. La brillantez de la acera se incrementaría de manera considerable, ocasionando quizá un brillo deslumbrante que dañaría nuestra capacidad para ver.

Con los choques eléctricos sucede lo contrario, pues tienen un exponente de 3.5 y los aumentos pequeños de intensidad producen incrementos notables en cuanto al dolor. Este incremento rápido del dolor, aun con ascensos pequeños en la intensidad, nos advierte de un peligro inminente. Por eso tendemos a alejarnos incluso de las descargas más débiles.

Búsqueda

Si alguna vez ha tenido la experiencia de buscar a un amigo entre una multitud, sabe que en ocasiones resulta sencillo (si sabe que su amigo lleva un sombrero rojo brillante que nadie más lleva) y que otras veces resulta difícil (si hay mucha gente y su amigo no sobresale). El proceso de búsqueda de información, ya sea a una persona entre una multitud o un "estímulo objetivo" en un experimento de laboratorio, puede revelarnos datos importantes acerca de los mecanismos perceptuales. Cuando veamos la percepción de objetos en el capítulo 5, describiremos experimentos de búsqueda visual en que la tarea del sujeto es localizar una letra objetivo que se encuentra entre otras letras. Veremos que la medición del "tiempo de reacción" (cuánto tarda el sujeto en encontrar el objetivo) proporciona información acerca de eventos que ocurren muy pronto en el proceso perceptual.

Otros métodos

Además de los métodos ya descritos, se han empleado otros para medir la relación estímulo-percepción. Por ejemplo, en algunos experimentos se pide a los sujetos que decidan si dos estímulos son iguales o diferentes, o que ajusten la brillantez o los colores de dos luces de modo que parezcan iguales, o que cierren los ojos y caminen, con la mayor precisión posible, hacia un estímulo objetivo que se encuentre a distancia en un campo. En los capítulos siguientes, volveremos a métodos como éstos y a otros en la descripción de la investigación perceptual

A continuación describiremos algunos de los métodos que se utilizan en el estudio de la percepción a nivel fisiológico. Para ello necesitamos introducir algunos de los principios básicos de la fisiología que formarán la base para entender el material fisiológico de los siguientes capítulos.

PLANTEAMIENTO FISIOLÓGICO: ENLACE DE ESTIMULACIÓN Y ACTIVACIÓN NEURONAL

Las investigaciones modernas diseñadas para determinar los mecanismos fisiológicos de la percepción se han concentrado en determinar la relación entre el estímulo y unas señales eléctricas llamadas impulsos nerviosos, así como en encontrar la relación entre estos impulsos y la percepción. Empezaremos por revisar parte de la historia inicial de este planteamiento fisiológico de la percepción.

Inicios del planteamiento fisiológico

Nuestras ideas modernas acerca de las bases fisiológicas de la percepción son resultado de una larga serie de especulaciones e investigaciones sobre el funcionamiento fisiológico de la mente. Los primeros trabajos en este campo se orientaron a determinar las estructuras anatómicas que participan en la operación de la mente. En el siglo IV a.C., el filósofo Aristóteles (384-322 a.C.) afirmó que era el corazón y no el cerebro, la sede de la mente y el alma. En su mayoría, los estudiosos de Aristóteles no repitieron este error, sino que identificaron correctamente al cerebro como el centro de la mente.

Es interesante observar la influencia de la tecnología en las especulaciones sobre el funcionamiento del cerebro (Bloom, Lazerson y Hofstadter, 1985; Nelson y Bower, 1990). Por ejemplo, el médico griego Galeno (ca. 130-200 d.C.) comparaba este funcionamiento con los acueductos y el sistema de drenaje de la antigua Roma. Galeno pensaba que la salud, los pensamientos y las emociones de los seres humanos estaban determinados por cuatro fluidos que brotaban de las cavidades del centro del cerebro. Esta idea fue popular durante 1 500 años.

Más adelante, la tecnología siguió influyendo en las ideas. El filósofo René Descartes (1596-1650) describía al cuerpo humano como una máquina que guardaba cierto parecido con los artefactos tecnológicos populares del siglo XVII. Su contemporáneo Johannes Kepler (1571-1630), el "padre de la astronomía", pensaba que el ojo operaba como un instrumento óptico común que proyectaba las imágenes sobre los nervios sensoriales de la retina. En parte, la idea era cierta, pero no daba cuenta de los procesos fisiológicos que ocurren luego de formarse las imágenes. A fin de comprender estos procesos fue necesario entender mejor la naturaleza de la electricidad, así como la de las señales eléctricas que los nervios conducen.

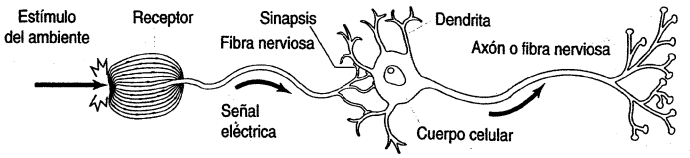


Figura 1.17
La neurona mostrada a la derecha consta de un cuerpo celular, dendritas y un axón o fibra nerviosa. La neurona que recibe el estímulo del ambiente, mostrada a la izquierda, tiene un receptor en lugar de un cuerpo celular

Neuronas y señales eléctricas

Hacia finales del siglo XIX, los investigadores demostraron que se transmiten ondas eléctricas a través de los nervios. Para explicar cómo es que estas señales eléctricas dan lugar a las diferentes percepciones, en 1842 Johannes Mueller postuló la **doctrina de las energías nerviosas específicas**, la cual afirma que nuestras percepciones dependen de "energías nerviosas" que llegan al cerebro y que, por tanto, la cualidad concreta que experimentamos depende de qué nervios se estimulan. Así, postulaba que la estimulación del ojo produce la visión, la del oído la audición, etc. Para finales del siglo XIX, estas ideas se habían ampliado, por lo que se llegó a la conclusión de que los nervios de cada sentido viajan a diferentes áreas del cerebro.

Otro avance importante del siglo XIX fue la constatación de que los **nervios** (como el nervio óptico que conduce las señales del ojo) se componen de estructuras menores denominadas **neuronas** y que constan de 1) un **cuerpo celular**, el cual contiene un núcleo y otras estructuras cuyo metabolismo mantiene la vida de la célula; 2) de **dendritas** que se ramifican del cuerpo celular para recibir las señales eléctricas de otras neuronas y de 3) un **axón**, o **fibra nerviosa**, es decir, de un conducto que contiene un líquido que conduce las señales eléctricas (figura 1.17).

Del mismo modo que en los cables telefónicos hay muchos alambres, cuando se combinan muchas neuronas para formar un nervio, este último tiene como componentes a los axones (figura 1.18). De esta manera, el nervio óptico contiene alrededor de un millón de axones o fibras nerviosas.

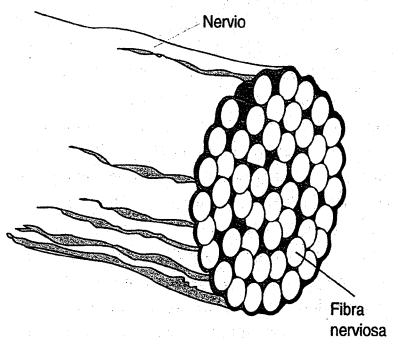


Figura 1.18
Los nervios están formados por muchas fibras nerviosas. La mayoría contiene más fibras de las que se muestran aquí. Por ejemplo, el nervio óptico que conduce las señales desde el ojo contiene alrededor de un millón de fibras nerviosas.

Esta estructura neuronal básica presenta variaciones: algunas neuronas tienen axones largos; otras cortos y otras más no los poseen. Para la percepción, son muy importantes las neuronas llamadas **receptores**, las cuales se especializan en responder a estímulos ambientales como las ondas luminosas o sonoras.

A comienzos del siglo XX, los investigadores sabían que los receptores transducían la energía del ambiente en señales eléctricas que se transmitían a través de las neuronas a diferentes áreas del cerebro correspondientes a cada sentido. Sin embargo, para comprender la naturaleza de las señales eléctricas que son transmitidas al cerebro fue necesaria la creación de amplificadores electrónicos lo bastante poderosos para hacer visibles las diminutas señales eléctricas que las neuronas generan. Cuando este equipo apareció en la década de los veinte, los investigadores registraron dichas señales eléctricas, o impulsos nerviosos, y empezaron a entender sus bases químicas (Adrian, 1928, 1932). Dado que los impulsos nerviosos constituyen la base para la comprensión de la fisiología de la percepción, veamos algunos datos básicos de las señales.

Registro de las señales eléctricas de las neuronas

¿Qué clase de señales eléctricas transmiten las neuronas? Cuando pensamos en señales eléctricas, la mayoría imagina las señales que conducen los cables de energía o los cables de los aparatos electrodomésticos. Sin embargo, a diferencia del cableado eléctrico de su televisor, las neuronas están bañadas en líquido. A muchos les desconcierta este hecho, puesto que se nos ha enseñado a no juntar la electricidad y el agua. Ahora bien, según veremos, el organismo ha creado formas para generar señales eléctricas en un medio líquido.

La clave para entender las señales eléctricas "húmedas" que transmiten las neuronas está en el estudio de los componentes de ese ambiente líquido. Las neuronas están sumergidas en una solución rica en **iones**, moléculas que portan una carga eléctrica. Los iones se forman cuando las moléculas ganan o pierden electrones, como sucede cuando se disuelven compuestos en agua. Por ejemplo, si agregamos al agua sal de mesa (cloruro de sodio, NaCl) creamos iones de sodio con carga positiva (Na^+) y iones de cloro con carga negativa (Cl^-). La solución fuera de los axones es rica en iones de sodio con carga positiva (Na^+), mientras que la solución dentro del axón es rica en iones de potasio con carga positiva (K^+) (figura 1.19).

Éstos y otros iones crean en la neurona las señales eléctricas que fluyen a través de la membrana celular del axón. Podemos ver cómo ocurre esto si observamos el flujo de iones a medida que las señales eléctricas recorren el axón. Para medirlas, nos valemos de dos **microelectrodos**, pequeñas varillas de vidrio o metal con las puntas lo bastante aguzadas como para registrar las señales eléctricas de una sola neurona.

La figura 1.20a muestra un receptor sensible a la presión, así como su fibra nerviosa con dos microelectrodos colocados para registrar las señales del axón. La punta del electrodo registrador se introduce en la fibra, en tanto que la punta del *electrodo nulo* se ubica fuera del axón. El dispositivo de registro que mide la diferencia de cargas entre ambos electrodos indica que el interior de las neuronas posee una carga de 70 milivoltios (mV; 1 mV = 1/1,000 voltios) más negativa que el exterior de la neurona. A esta carga negativa interior se le denomina **potencial de reposo**, porque es la carga de la neurona cuando no está activada (figura 1.20a).

Ahora que hemos medido el potencial de reposo, estamos preparados para oprimir el receptor de presión del axón. Si lo hacemos con fuerza, medi-

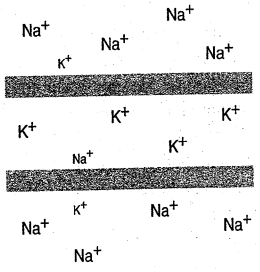


Figura 1.19
Sección transversal de una fibra nerviosa que muestra las concentraciones elevadas de sodio fuera de la fibra y de potasio dentro de ella. Otros iones, como el de cloro con carga negativa, no se muestran.

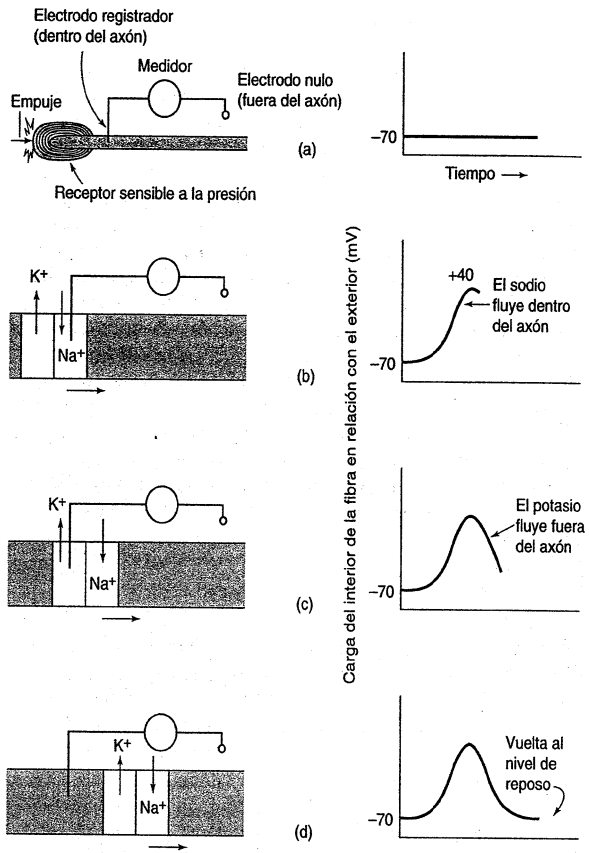


Figura 1.20
Efecto de un impulso nervioso a medida que recorre la fibra nerviosa. Mientras la fibra está en reposo, hay una diferencia de carga de −70 mV entre su interior y el exterior, como se muestra en (a). Los sucesos que ocurren cuando se genera un impulso nervioso se aprecian en (b), (c) y (d). El flujo de sodio al interior de la fibra y el de potasio al exterior se muestran a la izquierda, en tanto que a la derecha se observa el cambio resultante en la carga medida por los electrodos.

remos un cambio rápido en la carga, como se muestra en la figura 1.20b. La carga dentro de la fibra aumenta de −70 mV a +40 mV comparada con el exterior, y luego vuelve al potencial de reposo, todo en aproximadamente un milisegundo (1/1000 seg). Este incremento rápido de carga positiva se llama impulso nervioso o **potencial de acción.**[4]

Si observamos los iones de Na^+ y K^+ que se encuentran cerca del electrodo registrador, notaremos que los iones de sodio con carga positiva (Na^+) se introducen en la fibra al comienzo del potencial de acción. Esta entrada de Na^+ hace que el interior de la fibra se vuelva más positivo y crea la fase ascendente del potencial de acción (figura 1.20b). Su entrada es seguida de un flujo hacia afuera de iones de potasio con carga positiva (K^+) que hace que la carga dentro del axón se vuelva más negativa y origine la fase descendente del potencial de acción que lleva la carga de regreso a su nivel original, como se observa en las figuras 1.20c y d.

Estos cambios veloces de los flujos de sodio y potasio que crean el potencial de acción son el resultado de modificaciones en la permeabilidad de las fibras ante esos dos elementos. La **permeabilidad** es

[4] En las fibras nerviosas también hay potenciales eléctricos más lentos. Véase a Kalat (2001) para una descripción de esos potenciales.

una propiedad de las membranas celulares que se relaciona con la facilidad con que una molécula puede cruzarlas. Antes de que ocurra el potencial de acción, la permeabilidad de la membrana al sodio y al potasio es baja, por lo que el flujo de estas moléculas a través de la membrana es escaso. La estimulación del receptor desencadena un proceso que ocasiona que la membrana se vuelva permeable al sodio. Después de que el sodio ha fluido en el axón durante aproximadamente 1/2 000 de segundo, la permeabilidad de la membrana a este elemento cede y aumenta en cambio la permeabilidad al potasio, que fluye fuera del axón durante 1/2 000 de segundo.[5]

Este proceso crea el aumento y el descenso rápidos de la carga positiva dentro del axón, la cual dura apenas 1/1,000 de segundo en el electrodo. La señal recogida por el electrodo representa el cambio en la carga ocasionado por el potencial de acción al pasar por el electrodo y descender por el axón. El hecho de que el potencial de acción descienda por el axón indica que es una **respuesta propagada**, ya que una vez que se desencadena recorre todo el axón. Esta propiedad del potencial de acción es de suma importancia porque permite a las neuronas transmitir señales a través de distancias largas. Consideremos a continuación algunas otras propiedades de los potenciales de acción.

Propiedades básicas de los potenciales de acción

A medida que el potencial de acción se propaga por el axón, conserva su magnitud sin importar la distancia recorrida o la intensidad del estímulo. Podemos demostrar que esta magnitud se mantiene constante, a pesar del cambio de intensidad del estímulo, si determinamos la manera en que la neurona dispara con estímulos de diferentes intensidades. La figura 1.21 muestra lo que sucede cuando hacemos esto. En esos registros cada potencial de acción aparece como una aguja delgada porque hemos comprimido la escala de tiempo para poder exhibir varios potenciales.

Los registros de la figura 1.21 representan la respuesta del axón a tres intensidades de estimulación. La figura 1.21a muestra cómo responde el axón a una estimulación suave aplicada a la piel, mientras que las figuras 1.21b y 1.21c muestran el cambio de la respuesta a medida que la estimulación aumenta. La comparación de los tres registros lleva a una conclusión importante: el cambio en la intensidad del estímulo no afecta a la magnitud de los potenciales de acción, sino a la tasa de disparo.

Aumentar la intensidad del estímulo incrementa la tasa de disparo, pero el número de impulsos nerviosos que pueden recorrer el axón cada segundo tiene un límite. Esto se debe a que las neuronas tardan alrededor de un milisegundo (1 mseg = 1/1 000 seg) en reponerse luego de haber conducido un potencial de acción y antes de que puedan transmitir otro. Este intervalo se denomina **periodo refractario** y establece el límite de la tasa de disparo entre los 500 y los 800 impulsos por segundo.

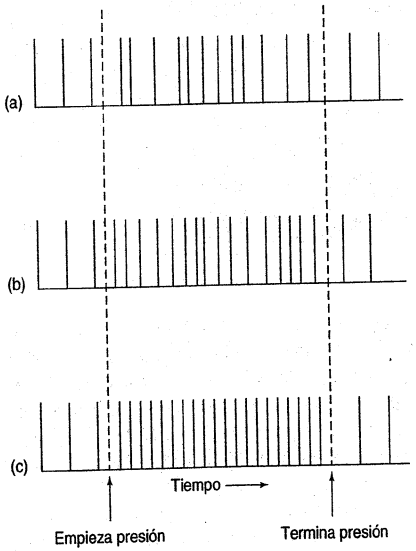


Figura 1.21
Respuesta de una fibra nerviosa a una estimulación (a) suave, (b) mediana y (c) fuerte. Al aumentar la fuerza del estímulo, se incrementa tanto la tasa como la regularidad de la activación de la fibra.

[5] Después de escuchar cómo fluye el Na^+ hacia el axón y el K^+ fuera de él, los estudiantes suelen preguntar si el sodio se acumula dentro del axón y el potasio fuera. Esto no ocurre debido a un mecanismo llamado **bomba de sodio y potasio**, el cual devuelve continuamente el sodio al exterior y el potasio al interior, con lo que las concentraciones de estos elementos conservan sus niveles originales y el axón puede seguir generando impulsos nerviosos.

El inicio de los registros de la figura 1.21 ilustra otra propiedad importante de los potenciales de acción. Algunos de éstos ocurren antes incluso de aplicar el estímulo de presión. En efecto, muchos axones se activan sin estímulos del ambiente; esta activación se denomina **actividad espontánea**. Quizá se pregunte por qué algunos axones estarían diseñados para disparar sin estimulación externa; más adelante veremos que esta actividad espontánea cumple una función vital en la determinación de nuestras percepciones.

¿Qué significan estas propiedades de los potenciales de acción en cuanto a su función en la percepción? La función de estos potenciales es comunicar información. Ya vimos que presionar con más fuerza un receptor de la presión aumenta la tasa de activación de los nervios. Así, estos ritmos incrementados de activación nerviosa llevan información acerca de la intensidad del estímulo. Pero si la información se restringe a una sola neurona, no tiene provecho. Para que tenga significado, la información debe transmitirse a otras neuronas y al cerebro o a los otros órganos que puedan reaccionar a ella.

La idea de que el potencial de acción de una neurona debe transmitirse a otras plantea el siguiente problema: cuando el potencial llega al final del axón, ¿cómo transmite su mensaje a otras neuronas? El anatomista italiano Camillo Golgi (1844-1926) propuso la idea de que las neuronas establecen contacto directo unas con otras, de modo que la señal que llega al final de una pasa a la que sigue. Sin embargo el anatomista español Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) demostró que entre las neuronas hay un espacio muy pequeño, que se conoce como **sinapsis** (figura 1.22). En 1906, este descubrimiento le valió a Ramón y Cajal el premio Nobel (que compartió con Golgi en reconocimiento a sus investigaciones sobre la estructura de las neuronas).

El descubrimiento de la sinapsis suscitó la interrogante sobre el modo en que las señales eléctricas generadas por una neurona se transmiten por tal espacio. Como veremos, la respuesta radica en un notable proceso químico que tiene lugar en la sinapsis.

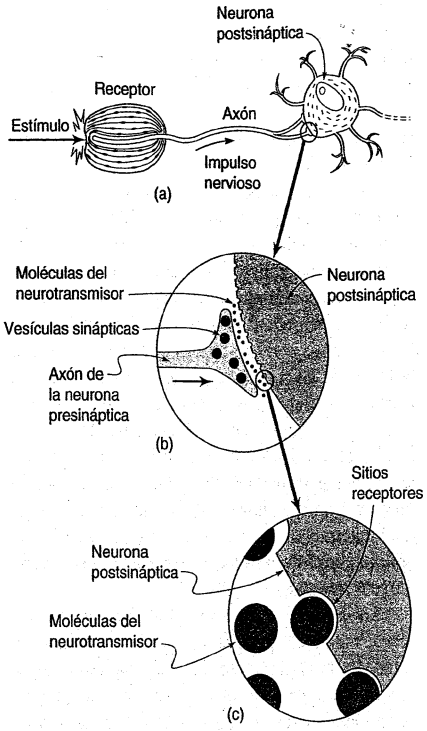


Figura 1.22
Transmisión sináptica de una neurona a otra. (a) Una señal que recorre el axón llega a la sinapsis al final de éste.(b) Acercamiento a la sinapsis que muestra la neurona presináptica a la izquierda y la postsináptica a la derecha. El impulso nervioso que llega a la sinapsis hace que las vesículas sinápticas de la neurona postsináptica liberen moléculas de un neurotransmisor. (c) El neurotransmisor corresponde al sitio receptor y produce un cambio de voltaje en la neurona postsináptica.

Sucesos químicos y eléctricos en la sinapsis

A comienzos del siglo XIX, se descubrió que los potenciales de acción no viajan como tales por la sinapsis, sino que inician un proceso químico que salva la brecha entre la neurona emisora (denominada *neurona presináptica*) y la receptora (denominada

neurona postsináptica). Cuando el potencial de acción llega al final de la neurona presináptica origina la liberación de ciertas sustancias químicas llamadas **neurotransmisores**, que están almacenados en las **vesículas sinápticas** de la neurona presináptica. Como su nombre lo indica, los neurotransmisores transmiten información neuronal.

Cuando el potencial de acción llega a las vesículas sinápticas al final del axón, éstas liberan su grupo de neurotransmisores, cuyas moléculas fluyen en la sinapsis a unas zonas pequeñas llamadas **sitios receptores** en la neurona postsináptica; estos sitios son sensibles a neurotransmisores específicos. Estos sitios tienen además perfiles variados que concuerdan con la forma de las moléculas de los neurotransmisores respectivos. Cuando un neurotransmisor hace contacto con el sitio receptor que corresponde a su forma, lo activa y desencadena un cambio de voltaje en la neurona postsináptica. Por lo tanto, los neurotransmisores son como llaves que encajan en una cerradura determinada. Ejercen un efecto en la neurona postsináptica sólo si su forma concuerda con el perfil del sitio receptor.

En la sinapsis, una señal eléctrica origina un proceso químico que a su vez inicia un cambio de voltaje en la neurona postsináptica. Sin embargo, la acción del neurotransmisor en el sitio receptor no genera automáticamente un potencial de acción en la neurona postsináptica, sino que cuando una de sus moléculas hace contacto con el sitio que corresponde a su forma, produce uno de dos efectos, según el tipo de neurotransmisor y de la naturaleza del cuerpo celular de la neurona postsináptica. Puede causar una **excitación** que aumente la tasa de activación nerviosa o bien, una **inhibición** que la disminuya.

¿Cuál es el objeto de la inhibición? Si uno de los propósitos de la neurona es transmitir información a otras, ¿por qué un potencial de acción iniciaría un proceso que disminuyera la tasa de activación neuronal o que detuviera la generación de más potenciales? La respuesta es que la función de las neuronas es transmitir información y procesarla, y para el procesamiento se necesita tanto de la excitación como de la inhibición.

Entenderá la manera en que la excitación y la inhibición ayudan a crear este procesamiento después de que describamos el procesamiento neuronal en el capítulo 2; por el momento, considere que la sinapsis es el centro que controla el flujo de información que conducen los potenciales de acción. En el capítulo 2 veremos que el flujo de información por medio de este "centro de control" sináptico se logra gracias a la interacción de la excitación y la inhibición.

La naturaleza básica de esta interacción se muestra en la figura 1.23, la cual muestra una sinapsis excitatoria (E) y una inhibitoria (I) en la misma neurona. Cuando una neurona recibe una entrada excitatoria, la tasa de disparo aumenta por encima del nivel espontáneo, como se observa en la figura 1.23a, pero disminuye a medida que se incrementa el grado de inhibición en relación con la excitación (figuras 1.23b a 1.23e). En las figuras 1.23d y e, la inhibición es tan fuerte que la tasa de activación nerviosa desciende por debajo del nivel de actividad espontánea.

Estos hechos sobre la operación de las neuronas, en particular las características de sus potenciales de acción y la interacción entre la excitación y la inhibición que ocurren en la sinapsis, brindan la base para buena parte del análisis de las neuronas y la percepción en la presente obra. No obstante, para completar nuestra presentación de la información básica del planteamiento fisiológico, debemos considerar el modo en que las neuronas funcionan en conjunto en el cerebro.

Estructura básica del cerebro

En este obra, uno de los principales intereses es el cerebro humano, el cual, con sus 100 000 millones de neuronas, ha sido denominada la estructura más compleja del universo. Esta complejidad se debe no sólo al número de neuronas, sino también a la gran cantidad de conexiones entre ellas. En muchas neuronas esta cantidad puede llegar a ser de miles.

Aunque estamos lejos de entender por completo el funcionamiento del cerebro, hemos aprendido mucho en las últimas décadas acerca de la relación entre las funciones del cerebro y nuestras percepciones. En este sentido, gran parte de las investigaciones se han enfocado en la actividad de la **corteza cerebral**, es decir, la capa de dos milímetros de espesor que cubre la superficie del cerebro y que contiene la maquinaria que origina la percepción y otras funciones, tales como el lenguaje, la memoria y el pensamiento. Un principio básico de la función cortical es

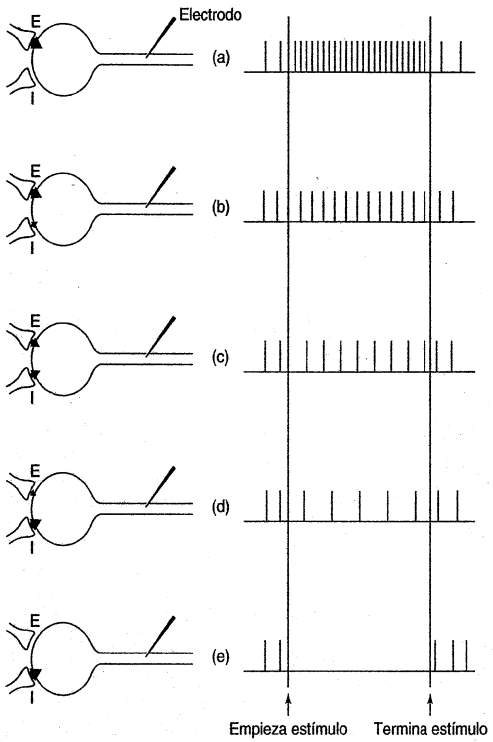


Figura 1.23
Efecto de una entrada excitatoria (E) y una inhibitoria (I) en la tasa de disparo de una neurona. El grado de excitación e inhibición de la neurona está indicado por el tamaño de las flechas en la sinapsis. Las respuestas que registra el electrodo se indican en las anotacionesde la derecha. La actividad espontánea es la activación que ocurre antes del inicio del estímulo.

la **organización modular**, es decir, la disposición de determinadas funciones en ciertas áreas específicas de la corteza.

Un ejemplo de organización modular sería la disposición de los sentidos en **áreas receptoras primarias**, o sea, en las primeras zonas de la corteza que reciben las señales originadas por los receptores sensoriales (figura 1.24). El área receptora primaria de la visión ocupa la mayor parte del **lóbulo occipital**, la de la audición se localiza en parte del **lóbulo temporal** y la de los sentidos cutáneos (el tacto, la temperatura y el dolor) en el **lóbulo parietal**. A medida que estudiemos con detalle cada sentido, veremos que existen otras áreas, además de las primarias, asociadas a cada uno. Por ejemplo, en el capítulo 4 veremos que existen áreas fuera del área receptora visual primaria que se especializan en el procesamiento de información relacionada con cualidades visuales específicas. Por ejemplo, existe un área en la parte superior del lóbulo temporal que se ocupa principalmente de la percepción del movimiento visual y un área en la parte inferior del lóbulo temporal que se ocupa de la percepción de la forma.

Muchas de las investigaciones que han determinado la función y organización de diversas áreas del cerebro han requerido el registro con microelectrodos de neuronas en el gato y el mono. Hasta hace poco, el estudio de la función del cerebro humano se enfocaba principalmente en la **neuropsicología** (el estudio de los efectos del daño cerebral en la conducta, como en el caso del Dr. P. que describimos antes). Sin embargo, los recientes avances tecnológicos de las últimas décadas han empezado a cambiar esta situación, por lo que ahora es posible estudiar la actividad cerebral en el ser humano aun cuando esté despierto y en plena actividad física.

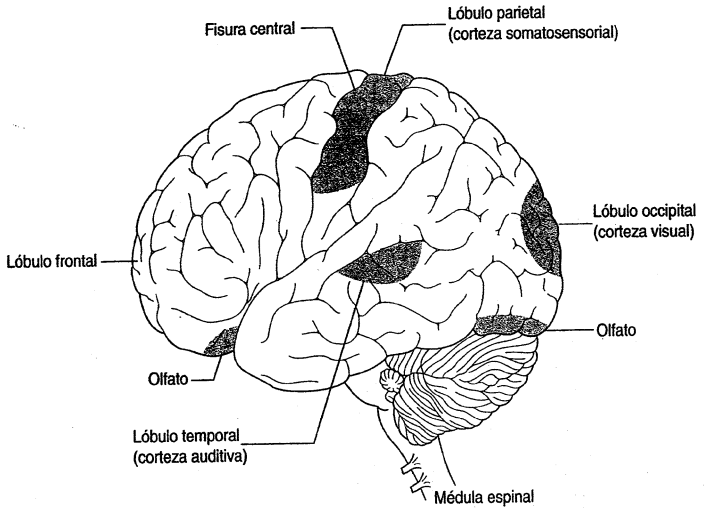


Figura 1.24
El cerebro humano, donde se muestra la ubicación de las áreas receptoras primarias para los sentidos.

Estudio de la actividad cerebral en los seres humanos

Una forma de medir la actividad cerebral de los seres humanos ha sido la medición de los **potenciales evocados**. Estos potenciales se registran con electrodos de disco que se colocan en el cuero cabelludo de la persona y sirven para registrar la actividad de miles de neuronas localizadas bajo ellos (figura 1.25). Sin embargo, la mayor parte de la investigación sobre la actividad del cerebro humano y la percepción se ha enfocado en las técnicas de **neuroimagenología**, las cuales han permitido a los investigadores visualizar la actividad del cerebro humano en respuesta a la estimulación sensorial.

Una de esas técnicas, la **tomografía por emisión de positrones (TEP)**, fue introducida en 1976 (Hoffman *et al.*, 1976; ter-Pogossian *et al.*, 1975). En el procedimiento TEP se le inyecta a una persona una pequeña dosis de un rastreador radioactivo inofensivo. El rastreador entra al torrente sanguíneo e indica el volumen del flujo sanguíneo. El principio básico detrás de este procedimiento es que los cambios en la actividad del cerebro vienen acompañados de cambios en el flujo sanguíneo y que la revisión continua de la radioactividad del rastreador inyectado proporciona una medida de este flujo sanguíneo (figura 1.26).

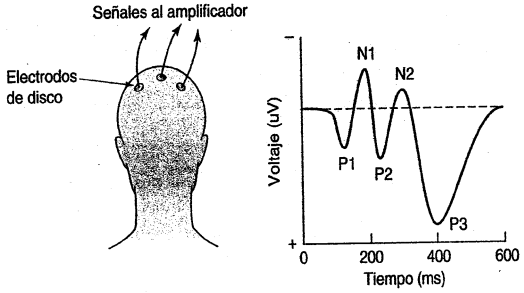


Figura 1.25
La respuesta del potencial evocado se registra con pequeños electrodos de disco colocados en el cuero cabelludo de la persona. El registro de la derecha muestra que la respuesta consiste en una serie de ondas positivas y negativas, cada una de las cuales está asociada con eventos específicos que ocurren durante el procesamiento perceptual.



Figura 1.26
Una persona en un aparato de imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf).

La TEP proporcionó una herramienta que permitió a los investigadores determinar las áreas del cerebro que se activan. Para usar esta herramienta, los investigadores desarrollaron la **técnica de sustracción**. La actividad cerebral se mide primero en un "estado de control" antes de que se presente la estimulación, y luego se mide mientras está presente el estímulo. La actividad durante la estimulación menos la actividad en el estado de control indica el sitio de la actividad debida a la estimulación (figura 1.27).

Recientemente se introdujo otra técnica de neuroimagenología llamada **imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf)**. Al igual que la TEP, la IRMf se basa en la medición del flujo sanguíneo. Una ventaja de esta técnica es que el flujo sanguíneo puede medirse sin rastreadores radioactivos. La IRMf aprovecha el hecho de que la hemoglobina, la cual lleva el oxígeno en la sangre, contiene una molécula ferrosa y que, por tanto, tiene propiedades magnéticas. En consecuencia, si se le presenta un campo magnético al cerebro, las moléculas de hemoglobina se alinean como pequeños imanes.

La IRMf indica la presencia de actividad cerebral porque las moléculas de hemoglobina en áreas de gran actividad cerebral pierden parte del oxígeno que están transportando. Este hecho hace más magnética a la hemoglobina; así que estas moléculas responden con mayor fuerza al campo magnético. El aparato de la IRMf determina la actividad relativa de varias áreas del cerebro por medio de la detección

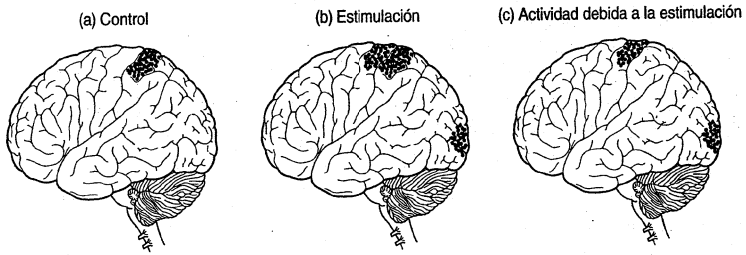


Figura 1.27
La técnica de sustracción para determinar la relación entre una función particular y la actividad cerebral. En este ejemplo hipotético, las áreas oscuras indican actividad en el cerebro. (a) En la condición de control, se coloca un objeto en la mano del sujeto. (b) En la condición de estimulación, en la cual el sujeto manipula activamente el objeto con la mano, se activan otras áreas cerebrales. (c) La actividad que permanece después de restar la respuesta medida en la condición de control de la respuesta medida en la condición de estimulación indica las áreas cerebrales activadas por la manipulación del objeto.

de cambios en la respuesta magnética de la hemoglobina. La técnica de sustracción para la TEP también se utiliza para la IRMf. Debido a su precisión y a que no requiere rastreadores radioactivos, esta técnica se ha convertido en el método más común para localizar la actividad cerebral en los seres humanos. La sección de *exploración cerebral* de cada capítulo proporciona ejemplos de cómo se ha utilizado la imagenología cerebral para identificar las áreas del cerebro que son activadas por diferentes tipos de estímulos perceptuales.

El planteamiento de este libro

Mediante la observación en detalle de los procesos que subyacen a nuestras percepciones, en este libro se describirá la manera en que los investigadores de la percepción han respondido a las preguntas planteadas en las instrucciones para la realización del proyecto científico que se presentó al inicio del capítulo. A continuación describiremos algunas de las formas en que habremos de lograr lo anterior.

Estudio de la percepción a nivel psicofísico y fisiológico

En este libro estudiaremos la percepción tanto a nivel del análisis psicofísico como fisiológico. Para ello, iniciaremos el estudio de la percepción por medio de la medición de las tres relaciones, A, B y C, de la figura 1.7 y consideraremos también las influencias cognoscitivas sobre la percepción. El uso conjunto de estos planteamientos, y no sólo uno de ellos, nos ofrecerá una imagen más completa de los procesos perceptuales.

Estudio del reconocimiento y la acción más allá de la percepción

El estudio de la percepción solía referirse, de manera casi exclusiva, a la forma en que obtenemos conciencia del mundo que nos rodea. No obstante, el estudio de la percepción se ha ampliado en tiempos recientes, por lo que hoy incluye una gran cantidad de investigaciones sobre el estudio del reconocimiento y de las acciones que resultan de la percepción y el reconocimiento. En este libro se refleja dicho crecimiento en el campo de la percepción mediante algunos estudios de personas cuya capacidad de reconocimiento se ha deteriorado a causa de un daño cerebral, y mediante la inserción de un nuevo capítulo (capítulo 9, Control visual de la acción) dedicado exclusivamente a la relación entre la percepción y la acción.

Consideración de la percepción entre sentidos

Este libro también se basa en la idea de que todos los sentidos (visión, audición, tacto, gusto y olfato) comparten muchos mecanismos, lo cual es razonable toda vez que los sentidos son abastecidos por el mismo sistema nervioso. Por consiguiente, aunque al inicio del libro nos concentramos en la visión, la mayoría de los principios básicos que describiremos rigen también a los otros sentidos. Ilustraremos las semejanzas entre los sentidos y la manera en que interactúan por medio de una sección llamada *Entre sentidos*. Esta sección al final de cada capítulo (a partir del segundo) incluye información que demuestra cómo un sentido distinto al estudiado en el capítulo comparte con él propiedades. Por ejemplo, la sección *Entre sentidos* del capítulo sobre la percepción del espacio visual compara la manera en que localizamos objetos en el espacio mediante la visión con la manera en que los localizamos mediante la audición.

Énfasis en la investigación más reciente sobre plasticidad e imagenología cerebral

Esta nueva edición de *Sensación y Percepción* incluye las siguientes secciones que ponen de relieve la investigación actual particularmente significativa.

1. *Plasticidad de la percepción.* Cada capítulo termina con una sección que demuestra que nuestros sistemas perceptuales son "plásticos", es decir, son moldeados y modificados por la estimulación que reciben. Esto significa que el ambiente moldea nuestros sistemas perceptuales de manera que puedan operar de manera eficiente dentro de él. Esta reciente y emocionante investigación de importantes implicaciones teóricas y prácticas se introduce al final del capítulo 3.
2. *Exploración cerebral.* Esta sección destaca las investigaciones que emplean las técnicas de imagenología cerebral que, en la década pasada, permitieron identificar, como nunca antes se había hecho, la actividad cerebral que acompaña a la percepción en los seres humanos. En cada capítulo se presenta una sección de Exploración cerebral y se incluye además investigación adicional sobre la imagenología cerebral.

Cómo sacar provecho de este libro

El tema es fascinante pues trata sobre cómo establecemos contacto con el mundo, pero junto con la parte fascinante vienen muchos hechos y principios que probablemente se le pida que memorice. Las tablas sinópticas y las preguntas de estudio al final de cada capítulo están diseñadas para ayudarle a concentrarse en los datos y principios importantes durante su estudio. Aunque algunos estudiantes son capaces de leer el libro y responder sin mucho esfuerzo las preguntas de estudio, esto no funciona para la mayoría de los estudiantes.

Un método efectivo es leer el capítulo para posteriormente ir a las preguntas de estudio y anotar las respuestas a cada una. Si lo hace de esta manera le recomiendo que no copie las respuestas del libro. La clave es proporcionar una respuesta *con sus propias palabras*. Esto es importante porque el mero acto de generar una respuesta propia lo involucra en un proceso activo que aumenta las posibilidades de que más tarde la recuerde. Por el contrario, copiar la respuesta del libro es un *proceso pasivo* que no le ayuda a memorizar el material.

Una vez que ha creado sus propias respuestas a las preguntas, necesita aprenderlas. Muchos estudiantes cometen el error de limitarse a leer de nuevo sus respuestas, lo cual representa sólo un principio, es decir, no debería ser el final del proceso. A menudo, la lectura de una respuesta no significa que en realidad la esté entendiendo o que la recordará más tarde. La sola lectura de las respuestas puede, de hecho, crear la ilusión de que ha aprendido la información cuando en realidad no es así. Para asegurarse de que en verdad conoce las respuestas, repítalas sin consultar el texto o sus notas. Puede decirse la respuesta a usted mismo, escribirla o, mejor aún, explicarla a alguien más. Mi experiencia como maestro me ha enseñado que la prueba última de si entendí algo es si puedo o no explicarlo a alguien más.

TABLA SINÓPTICA 1.2

Planteamiento psicofísico

El planteamiento psicofísico de la percepción se enfoca en la relación entre las propiedades físicas de los estímulos y las respuestas perceptuales a los mismos, habiendo empleado diversos métodos para medir esta relación.

Métodos psicofísicos

Los siguientes métodos se utilizan para estudiar la percepción a nivel psicofísico:

1. Método fenomenológico: la persona describe lo que está percibiendo.
2. Reconocimiento: colocar un estímulo en una categoría nombrándolo.
3. Detección: medición de los umbrales usando uno de los siguientes métodos psicofísicos clásicos: el de los límites, el del ajuste o el de los estímulos constantes.
4. Estimación de magnitudes: asignar números a los estímulos para indicar su magnitud percibida para cualidades como la brillantez y el volumen.
5. Búsqueda: medir el tiempo de reacción a fin de encontrar un estímulo entre otros.

Umbrales

Los umbrales, los cuales por lo regular se miden con uno de los métodos psicofísicos clásicos, son muy importantes porque especifican las propiedades básicas de los sistemas perceptuales. El umbral absoluto es la cantidad mínima de energía que se necesita para detectar un estímulo. El umbral diferencial es la diferencia más pequeña entre dos estímulos que apenas se detectan. De acuerdo con la ley de Weber, el umbral diferencial dividido entre la intensidad del estímulo es constante.

Magnitudes

La medición de la relación entre la intensidad del estímulo y la magnitud percibida genera funciones de potencia para todos los sentidos. La magnitud de algunas cualidades, como la brillantez, se incrementa lentamente conforme aumenta la intensidad (compresión de la respuesta). Otras, como el dolor, se incrementan con rapidez (expansión de la respuesta).

Planteamiento fisiológico

El planteamiento fisiológico de la percepción se concentra en determinar la relación entre el estímulo y las señales eléctricas en el sistema nervioso, y entre esas señales eléctricas y la percepción.

Componentes básicos del sistema nervioso

El sistema nervioso se compone de unidades básicas llamadas neuronas. Las células consisten de varios componentes, entre ellos un axón o tubo lleno de líquido que conduce las señales eléctricas. Los axones de muchas neuronas que viajan juntos forman un nervio.

Señales eléctricas en las neuronas

Las señales eléctricas en las neuronas tienen lugar cuando moléculas cargadas llamadas iones fluyen a través de la membrana celular. El registro de esos potenciales con microelectrodos revela el potencial de reposo (una diferencia de carga entre el interior y el exterior de la fibra que ocurre cuando la fibra está en reposo) y el potencial de acción (un rápido incremento en la carga positiva que, una vez que se desencadena, recorre todo el axón sin disminuir su tamaño).

Propiedades del potencial de acción

El potencial de acción de una neurona particular siempre es del mismo tamaño, pero la tasa de disparo puede incrementarse en respuesta a incrementos en la estimulación. La actividad espontánea es el disparo de neuronas en ausencia de estimulación exterior.

Eventos en la sinapsis

La sinapsis es un espacio pequeño entre el final de la neurona emisora y el cuerpo celular de la neurona receptora. Las señales saltan a través de este espacio por la acción de los neurotransmisores. Esos neurotransmisores pueden tener una influencia excitatoria o inhibitoria sobre la neurona receptora. La interacción entre la excitación y la inhibición constituye un mecanismo esencial de procesamiento de información en el sistema nervioso.

El cerebro

Gran parte de la investigación sobre la relación entre la actividad cerebral y la percepción se enfoca en la corteza cerebral, la cual es una capa de neuronas que cubre al cerebro y que contiene los mecanismos básicos de la percepción y de otros procesos de orden superior, como la memoria y el pensamiento. El cerebro presenta una serie de lóbulos y áreas que reciben información de los diferentes sentidos. Se ha estudiado la relación entre la actividad de diferentes áreas del cerebro y la percepción en los seres humanos por medio de técnicas de imagenología cerebral como los sondeos TEP y IRMf.

PREGUNTAS DE ESTUDIO

1. ¿Cuál es la paradoja que enfrentamos en la búsqueda de formas de entender la percepción humana? (2)
2. ¿En qué se asemejan la percepción y una obra teatral? (2)

La importancia de la percepción

3. ¿Cuáles son los dos propósitos de la percepción? (3)
4. ¿Cómo sería su experiencia si no pudiera percibir? (3)
5. Mencione algunas razones para estudiar la percepción (3)

El proceso de la percepción

6. ¿Qué es el proceso perceptual? (4)

Estímulo ambiental

7. ¿Qué es el estímulo ambiental? (4)

Estímulo en los receptores

8. ¿En qué estructura del sistema visual se forma la imagen del ambiente? (4)
9. ¿Por qué no es tan importante explicar el hecho de que la imagen retiniana esté invertida? (4)

Transducción

10. ¿Qué es la transducción? ¿Qué forma de energía está involucrada en la transducción en el sistema nervioso? (5)

Procesamiento neuronal

11. ¿Cómo se compara la complejidad de las trayectorias neuronales con el sistema de carreteras de un país? (5)
12. ¿Qué es el procesamiento neuronal? (5)

Percepción

13. ¿Qué es la percepción? ¿Es ésta el punto final en el proceso perceptual? (6)

Reconocimiento

14. ¿Qué es el reconocimiento? ¿Cómo llevó el caso del Dr. P. a la conclusión de que el reconocimiento es un proceso separado de la percepción? (6)

Acción

15. ¿Qué actividades incluye la etapa de acción del proceso perceptual? (6)
16. De acuerdo con Milner y Goodale, ¿cuál es la meta principal del procesamiento visual? (6)
17. ¿Por qué podemos decir que el proceso de la percepción no tiene un inicio o un final? (7)

Conocimiento

18. ¿Cómo depende el reconocimiento del conocimiento? (8)
19. ¿Qué es la demostración de la rata y el hombre? ¿Qué ilustra acerca de la función del conocimiento en la percepción? (7)

Procesamiento descendente y ascendente

20. ¿Cómo definiría a los procesamientos ascendente y descendente? ¿De qué modo aplicaría esos dos tipos de procesamiento para explicar cómo el farmaceuta es capaz de leer la receta de su médico?

Estudio del proceso de la percepción

Niveles de análisis

21. ¿Cuál es la idea que sustenta a los niveles de análisis? ¿Cómo se aplica esta idea al estudio de (a) los automóviles y (b) de la percepción? (8)
22. ¿A qué relación se aboca el nivel de análisis psicofísico? (9)
23. ¿A qué tipos de medición se refería originalmente la *psicofísica*? (9)
24. ¿Cómo se empleará en este texto el término *psicofísica*? (9)
25. ¿A qué relaciones se aboca el nivel de análisis fisiológico? (9)

Influencias cognoscitivas en la percepción

26. ¿Qué factores se asocian con las influencias cognoscitivas en la percepción? ¿Qué tipos de procesamiento se asocian con las influencias cognoscitivas? (9)
27. ¿De las relaciones que involucran a los estímulos, la percepción y la fisiología, cuáles son influenciadas por el conocimiento de una persona? (10)

Intercambio entre los niveles de análisis

28. ¿Por qué es importante estudiar la percepción mediante ambos niveles de análisis? (11)
29. ¿De qué manera el caso de una persona con daño cerebral por apoplejía ilustra la forma en que el estudio a nivel psicofísico puede proporcionar información acerca del nivel fisiológico? (11)

Planteamiento psicofísico: enlace de estimulación y percepción

30. ¿De qué relación se ocupa principalmente el planteamiento psicofísico de la percepción? (11)

Descripción: El modelo fenomenológico

31. ¿Cuál es el primer paso en el estudio de la percepción? (12)
32. ¿Qué es el método fenomenológico? Mencione un ejemplo de un fenómeno perceptual en el que se haya usado el método fenomenológico. (12)

Reconocimiento: Categorización de un estímulo

33. ¿Cuál es el procedimiento para medir el reconocimiento? ¿Cómo se ha aplicado éste en el estudio de los efectos del daño cerebral? (12)

Detección

34. ¿Quién fue el pionero en el desarrollo de los métodos psicofísicos clásicos? (12)
35. Defina el concepto de umbral absoluto. Describa los tres principales métodos psicofísicos para la medición del umbral absoluto. (13)
36. ¿Qué es el umbral diferencial y quién fue el primero en medirlo? (15)
37. ¿Qué es la ley de Weber y por qué es de especial importancia? (16)

Percepción de la magnitud: Estimación de magnitudes

38. Describa la técnica de estimación de magnitudes. ¿Cuándo la emplearía? (16)
39. ¿Qué es la compresión de la respuesta? ¿Qué es la expansión de la respuesta? (17)
40. ¿Qué es una función de potencia? ¿Cuál es la ley de la potencia de Stevens? (17)
41. ¿Qué significa el exponente de la función de potencia? ¿Cuál es el significado funcional de exponentes de menos de 1.0 y más de 1.0? (17)

Búsqueda

42. ¿Qué medida de respuesta suele usarse en un experimento de búsqueda? ¿Los resultados de los experimentos de búsqueda proporcionan información sobre qué parte del proceso perceptual? (18)

Otros métodos

43. ¿Cuáles son algunos de los otros métodos de medición de la percepción? (18)

Planteamiento fisiológico: El enlace de estimulación y activación neuronal

44. ¿Qué relaciones son de interés para el planteamiento fisiológico de la percepción? (18)

Inicios del planteamiento fisiológico

45. ¿Dónde ubicó Aristóteles a la mente? (18)
46. ¿Qué pensaban Galeno, Descartes y Kepler acerca del funcionamiento de la mente o del cerebro? (18)

Neuronas y señales eléctricas

47. ¿Qué es la doctrina de las energías nerviosas específicas? ¿Quién la postuló? (19)
48. Describa las partes de las neuronas. (19)
49. ¿Qué tienen de especial los receptores? (20)

Registro de las señales eléctricas de las neuronas

50. Defina los siguientes conceptos: ión, microelectrodo, potencial de reposo y potencial de acción. ¿Qué elementos químicos se encuentran dentro y fuera de las fibras nerviosas? (20)
51. ¿Cómo se registran las señales eléctricas en las neuronas? (20)
52. Describa los acontecimientos químicos que tienen lugar junto con los cambios de carga que ocurren durante los potenciales de acción. (21)
53. ¿Por qué decimos que el potencial de acción es una respuesta propagada? (22)

Propiedades básicas de los potenciales de acción

54. ¿Cómo cambia el tamaño del potencial de acción conforme desciende por el axón? (22)
55. ¿Qué propiedad del potencial de acción cambia al incrementarse la intensidad del estímulo? (22)
56. ¿Qué es el periodo refractario? ¿Qué es la actividad espontánea? (23)
57. Para que sea significativa, la información generada por la activación neuronal debe transmitirse _____. (23)
58. ¿Qué problema ocurre cuando un potencial de acción llega al final de una neurona? (23)
59. ¿Qué es la sinapsis? (23)

Sucesos químicos y eléctricos en la sinapsis

60. ¿Qué sucede en la sinapsis cuando llega un potencial de acción? (24)
61. ¿Qué es excitación? ¿Qué es la inhibición? Explique cómo interactúan la excitación y la inhibición en la sinapsis y la influencia de esta interacción en la activación neuronal. (24)
62. ¿Por qué existe la inhibición? (24)

Estructura básica del cerebro

63. ¿Dónde está la corteza cerebral? ¿En qué consiste la organización modular? ¿Cuáles son las áreas receptoras primarias y dónde se localizan en cada sentido? (24)
64. ¿Qué es la neuropsicología? (25)

Estudio de la actividad cerebral en los seres humanos

65. ¿Qué es el potencial evocado? ¿Cómo se registra? ¿Qué indica acerca de la actividad neuronal? (26)
66. ¿Qué es la neuroimagenología? (26)
67. ¿Qué es la tomografía por emisión de positrones (TEP)? ¿Cómo funciona? (26)
68. ¿Qué es la técnica de sustracción? (27)
69. ¿Qué es la imagenología por resonancia magnética funcional? ¿Cómo funciona? ¿Por qué es la técnica de imagenología dominante? (27)

El planteamiento de este libro

Estudio de la percepción a nivel psicofísico y fisiológico

70. ¿Qué niveles de análisis se considerarán en este libro? ¿Qué relaciones de la figura 1.7 serán consideradas?

Estudio del reconocimiento y la acción más allá de la percepción

71. ¿Cuáles son los tres resultados del proceso perceptual que se estudiarán en este libro? (28)

Consideración de los principios entre sentidos

72. ¿Por qué resulta factible afirmar que los diferentes sentidos comparten varios mecanismos? (28)

Énfasis en la investigación más reciente sobre plasticidad e imagenología cerebral

73. ¿Por qué se dice que el sistema nervioso es "plástico"? (28)

Cómo sacar provecho de este libro

74. ¿Qué técnicas sugiere el autor para asegurarse de que sabe las respuestas a las preguntas de estudio? (29)

2

RECEPTORES Y PROCESAMIENTO NEURONAL

Esquema temático

El estímulo para la visión y la estructura del sistema visual

Las primeras transformaciones: luz, receptores y electricidad

Pigmentos visuales y percepción

Procesamiento neuronal por convergencia

Procesamiento neuronal por excitación e inhibición

Procesamiento neuronal y percepción

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
Más allá de la información en la retina

ENTRE SENTIDOS:
Lo indirecto de la percepción

Algunas preguntas que consideraremos

- ¿Cómo se transforma la luz en electricidad en el ojo? (46)
- ¿Por qué es tan difícil reconocer un rostro entre una multitud? (57)
- ¿Cómo el procesamiento neuronal determina lo que vemos? (64)
- ¿Por qué se dice que la percepción es indirecta? (72)

Imagine que está en una habitación. Usted puede ver todo con claridad, en especial las portadas a colores de los libros que revisten los anaqueles a su derecha. Cuando apaga la luz, la habitación se ilumina sólo por la luz de la luna que entra por la ventana, así que únicamente puede ver formas largas, como el contorno del librero. Después de cierto tiempo en la oscuridad, puede ver con mayor facilidad y poco a poco distingue los libros en los anaqueles y otros objetos en la habitación, aunque de manera no muy clara, pues no puede ver ningún color. Todo está en tonos de gris.

La descripción anterior quizá no le sorprendió porque es probable que haya experimentado antes algo similar. Pero estudiemos un poco más de cerca lo que sucede cuando las luces se apagan. Usted no esperaría ver las cosas muy bien, ya que la luz es mucho menor. Pero, ¿por qué desaparece el color y

por qué no puede ver los detalles finos? ¿Qué sucede con los colores y los detalles?

La respuesta a estas preguntas es simple y profunda a la vez. La respuesta simple es que tenemos dos tipos de receptores visuales: los conos, que controlan la visión en condiciones de iluminación elevada y los bastones, que controlan la visión con baja iluminación. Los conos son capaces de resolver los detalles finos y de extraer información que nos permite ver los colores. Los bastones no resuelven los detalles bien y no pueden extraer información para ver los colores. En la luz, utilizamos los conos para ver los detalles y los colores; pero en condiciones de iluminación tenue, utilizamos los bastones. Aunque éstos se vuelven lentamente más sensibles de modo que podemos ver mejor las cosas conforme permanecemos en la oscuridad, son incapaces de recoger detalles o de crear colores. Por tanto, la respuesta simple a la pregunta "¿Qué sucede con los colores y los detalles?" es que usamos diferentes detectores en la luz y en la oscuridad.

La respuesta profunda a nuestra pregunta es que nuestra percepción del ambiente no sólo depende de las propiedades de los objetos en el ambiente, sino también de las propiedades de nuestro sistema visual. Una de las ideas principales de este capítulo es que no sólo percibimos lo que está ahí, percibimos lo que se filtra a través de las propiedades del sistema visual.[1] Esta idea es importante porque no sólo se aplica a la visión, sino también a la audición, al tacto, al gusto y al olfato.

La idea de que lo que vemos depende de las propiedades del sistema visual en realidad no resulta sorprendente si consideramos el proceso perceptual, el cual presentamos en la figura 1.2 y retomamos en la figura 2.1. Esta última indica algunos de los procesos específicos y estructuras del sistema visual que se encuentran implicados en el procesamiento perceptual. Recuerde lo que analizamos en el capítulo 1: después de que se forma una imagen en la retina, la luz se transduce en señales eléctricas, las cuales son procesadas por otras neuronas del sistema visual antes de que la percepción tenga lugar. En este capítulo y los siguientes veremos que su percepción de los libros en los anaqueles es el resultado final de muchas transformaciones. Esas transformaciones empiezan cuando la luz reflejada de los libros es captada en los receptores y se transforma en electricidad, y continúan a medida que esta electricidad se dirige a muchas áreas diferentes de la corteza.

Esta idea de que la percepción es el resultado de varias transformaciones constituye uno de los temas del presente libro. Este capítulo es el punto de partida de un viaje a través del sistema visual, el cual continuará en los capítulos 3 y 4. En la primera mitad de este capítulo describiremos cómo se enfoca la luz en los receptores y cómo las propiedades de éstos influyen en la percepción. En la segunda mitad del capítulo, introduciremos algunos principios básicos del procesamiento neuronal y estudiaremos la influencia de éste en la percepción. En el capítulo 3 seguiremos el curso de las señales eléctricas de la retina hacia una estructura llamada tálamo y luego hacia el área receptora visual en la corteza. En el capítulo 4 estudiaremos esas señales en áreas del nivel superior de la corteza. Así que la historia que inicia en los receptores, conduce a la larga a los centros superiores de la corteza.

La figura 2.1 indica las estructuras, así como el tema que estudiaremos en cada capítulo. El tema de este capítulo es la "transformación", pues describiremos el proceso de transformación de los estímulos ambientales en una imagen en la retina y luego en señales eléctricas en las neuronas. En el capítulo 3, el tema es "organización", porque describiremos la organización de las neuronas en el sistema visual con base en su lugar de origen y su función . En el capítulo 4 se tratarán dos temas estrechamente vinculados: "modularidad" y "corrientes paralelas". En él describiremos el procesamiento en módulos (grupos de neuronas que cumplen funciones perceptuales particulares) y en corrientes paralelas (trayectorias neuronales que envían señales a diferentes destinos y que cumplen distintas funciones perceptuales).

En cada uno de esos capítulos nos enfocaremos principalmente en el nivel fisiológico de análisis. Sin embargo, no hay que perder de vista que nuestro objetivo no sólo consiste en describir los procesos fisiológicos, sino también la forma en que éstos conducen a la percepción, el reconocimiento y la acción.

[1] Podemos afirmar lo mismo en el caso de otros sentidos como la audición, el tacto, el olfato o el gusto, pero en los capítulos iniciales de este libro nos abocaremos principalmente a la visión.

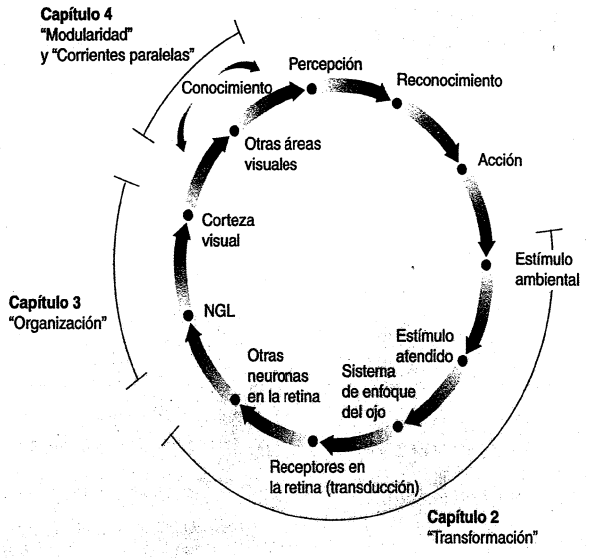


Figura 2.1
El proceso perceptual de la figura 1.2 se ha ampliado aquí para mostrar las estructuras específicas involucradas en el enfoque de la imagen, la transducción y el procesamiento neuronal. Las partes del ciclo que trataremos en este capítulo en los capítulos 3 y 4 se indican junto con el tema de cada capítulo.

El estímulo para la visión y la estructura del sistema visual

Empezaremos con la descripción del estímulo para la visión y la estructura del sistema visual. Luego nos enfocaremos en el interés principal de este capítulo: lo que sucede después de que la luz que entra al ojo es transformada por los receptores en información eléctrica que nos permite percibir.

La luz: El estímulo para la visión

Ver involucra un estímulo (la luz) y un mecanismo (el sistema visual) que reacciona con esta luz. La visión se basa en la luz visible, la cual es una banda de energía en el **espectro electromagnético** que, a su vez, es un continuo de energía electromagnética en forma de ondas producidas por cargas eléctricas (figura 2.2). Es posible describir la energía del espectro por su **longitud de onda**, es decir, por la distancia entre los picos de las ondas electromagnéticas. Las longitudes de onda del espectro electromagnético van de las ondas muy cortas de los rayos gamma (alrededor de 10^{-12} metros) a las largas de radio (aproximadamente 10+4 metros).[2]

La luz visible, la energía dentro del espectro electromagnético que somos capaces de percibir, presenta longitudes de onda que van de los 400 a los 700 nanómetros (nm), un nanómetro = 10^{-9} metros. Para los seres humanos y algunos otros animales, las

[2] 10^{-12} metros es 0.000 000 000 01 metros, o una diez mil millonésima de metro; 10^{4} metros son 10 000 metros.

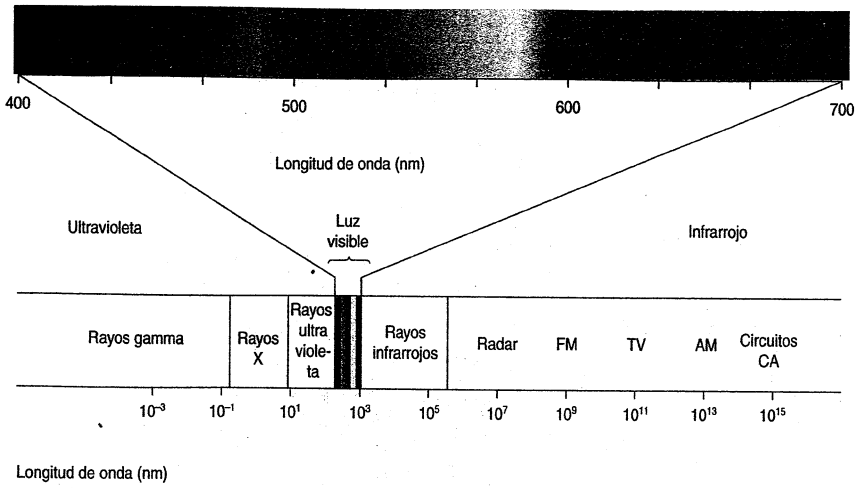


Figura 2.2
El espectro electromagnético muestra la amplia gama de energía eléctrica del ambiente, así como la pequeña gama que podemos ver en la luz visible.

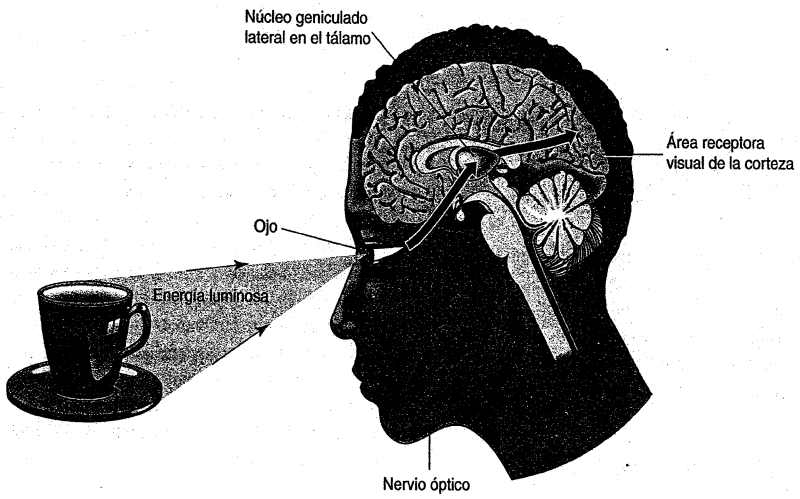


Figura 2.3
Vista lateral del sistema visual que muestra los tres sitios principales de la vía visual donde el procesamiento tiene lugar: la retina, el núcleo geniculado lateral y el área receptora visual de la corteza. Fuente: adaptado de Linsay y Norman, 1977.

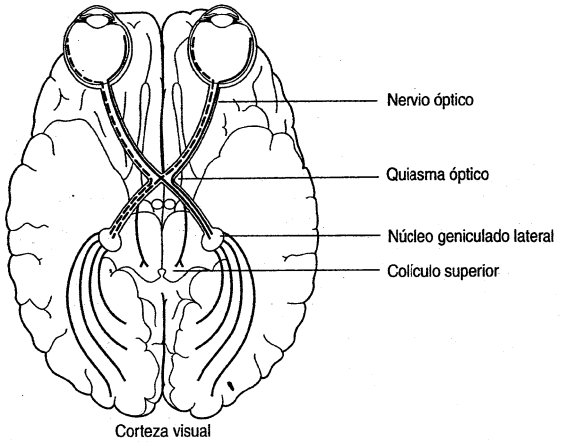


Figura 2.4
El sistema visual visto desde la parte inferior del cerebro. Se muestran algunas fibras nerviosas de la retina que cruzan al lado opuesto del cerebro en el quiasma óptico. Una pequeña parte de las fibras del nervio óptico va al colículo superior, en tanto que la mayoría pasa al núcleo geniculado lateral y luego al área receptora visual en el lóbulo occipital de la corteza.

longitudes de onda de la luz visible están asociadas con los diferentes colores del espectro (lámina a color 1.1).

Acostumbramos especificar la luz en términos de su longitud de onda, pero también podemos describirla como pequeños paquetes de energía, llamados fotones. Cada fotón constituye la unidad mínima de energía luminosa. Más adelante, describiremos la luz en términos de fotones cuando estudiemos el proceso de transducción visual.

El sistema visual

Las tres divisiones principales del sistema visual son el **ojo, el núcleo geniculado lateral** en el tálamo y el área receptora visual en el lóbulo occipital (figuras 2.3 y 2.4). El área receptora visual también se denomina **corteza estriada**, debido a la presencia de franjas blancas creadas por las fibras nerviosas que la atraviesan (Glickstein, 1988). Además, fuera de la corteza estriada existen áreas de procesamiento superior para la visión. Estas áreas de procesamiento de nivel superior, conocidas bajo el término de **corteza extraestriada**, incluyen áreas en los lóbulos temporal, parietal y frontal (figura 2.5).

Las ilustraciones del sistema visual en su conjunto en las figuras 2.3, 2.4 y 2.5 son, en realidad, un adelanto de lo que más tarde analizaremos, ya que, como se indica en la figura 2.1, en este capítulo empezaremos con el estudio del sistema visual, es decir,

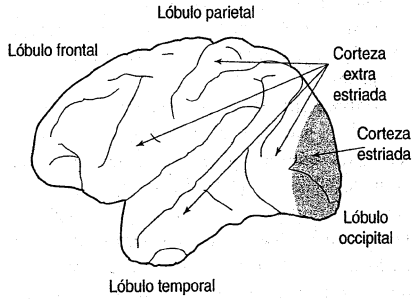


Figura 2.5
La corteza del mono muestra el área receptora visual primaria, o corteza estriada, en el lóbulo occipital. El término corteza extraestriada se utiliza para referirse a una serie de áreas fuera de la corteza estriada, las cuales son activadas por los estímulos visuales.

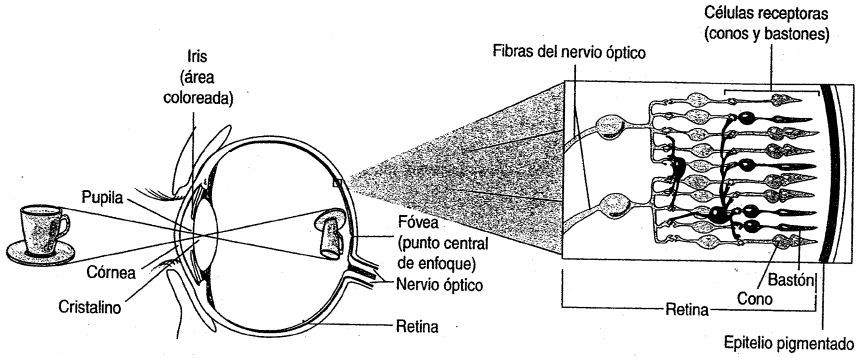


Figura 2.6
Cortes transversales del ojo humano. Las estructuras a las que haremos referencia en este capítulo son los elementos de enfoque (el cristalino y la córnea); la retina, que contiene los receptores de la visión, así como otras neuronas; el epitelio pigmentado, es decir, una capa con nutrientes y enzimas sobre la que descansa la retina y el nervio óptico, el cual contiene fibras que transportan la energía eléctrica fuera de la retina. La pequeña depresión de la retina, llamada fóvea, contiene únicamente conos. El resto de la retina, llamada retina periférica, tiene tanto bastones como conos.

centraremos nuestra atención en el ojo y en la compleja red de neuronas, llamada retina, la cual reviste la parte posterior de éste.

Podemos apreciar la función de las diversas estructuras del ojo siguiendo el rayo de luz que se refleja de un objeto (figura 2.6 y lámina a color 1.2). Cuando la luz entra al ojo, pasa por la córnea transparente y el cristalino, elementos de enfoque del ojo. La córnea y el cristalino crean una imagen enfocada en la retina y la luz de esta imagen estimula los receptores.

Existen dos clases de receptores visuales con propiedades diferentes: los bastones y los conos. Estos receptores contienen sustancias químicas sensibles a la luz llamadas pigmentos visuales, los cuales reaccionan a la luz y desencadenan señales eléctricas. Dichas señales fluyen por una red de neuronas, las cuales constan de cuatro tipos de células: amacrinas, bipolares, horizontales y ganglionares (figura 2.7 y lámina a color 1.3). Los axones de las células ganglionares abandonan el ojo para formar el nervio óptico que conduce las señales al núcleo geniculado lateral. Los elementos del ojo (la córnea, el cristalino, los receptores y otras neuronas) desempeñan funciones importantes para darle forma a lo que vemos. Como veremos en este capítulo, todos estos elementos contribuyen a las transformaciones que tienen lugar al inicio del proceso perceptual.

Las primeras transformaciones: luz, receptores y electricidad

El proceso de transformaciones inicia cuando la luz de un objeto se refleja en el ojo.

La luz es reflejada en el ojo y enfocada en la retina

Vemos los objetos porque reflejan la luz en nuestros ojos (figura 2.8). La **córnea**, cubierta transparente que cubre el frente del ojo, es responsable de alrededor de 80 por ciento del poder de enfoque del ojo, pero se encuentra fija, por lo que no puede cambiar el enfoque. El cristalino, que proporciona 20 por

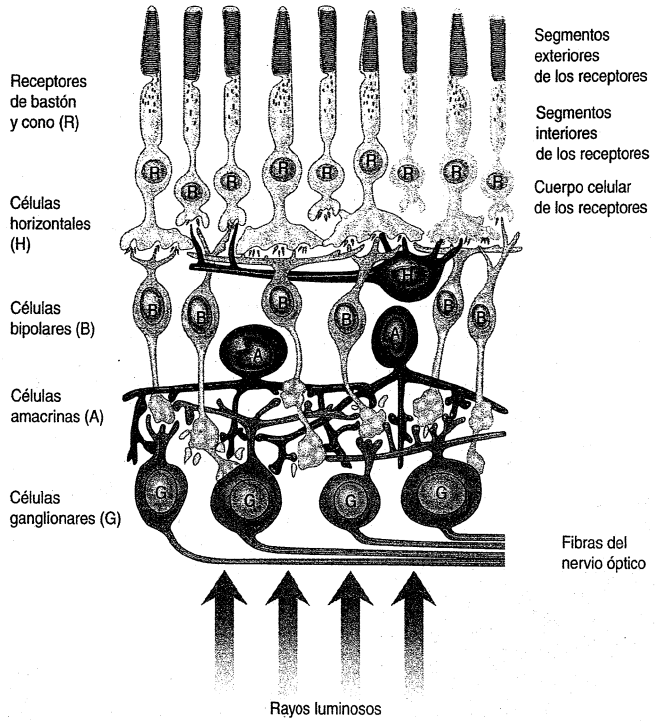


Figura 2.7
Corte transversal de la retina de los primates que muestra las cinco clases principales de células y sus conexiones. Observe que los receptores están divididos en segmentos exteriores e interiores. Los exteriores contienen sustancias químicas sensibles a la luz que activan señales en respuesta a los estímulos luminosos. (Adaptado de Dowling y Boycott, 1966.)

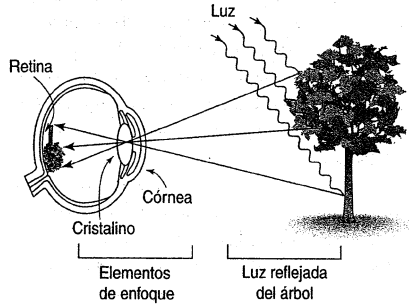


Figura 2.8
Vemos el árbol porque su luz se refleja en nuestros ojos. Esta luz se enfoca para crear una imagen del árbol en la retina. Los elementos de enfoque que logran esto son la córnea y el cristalino. La córnea tiene el mayor poder de enfoque, pero el cristalino puede cambiar su forma para enfocar a diferentes distancias en un proceso llamado acomodación.

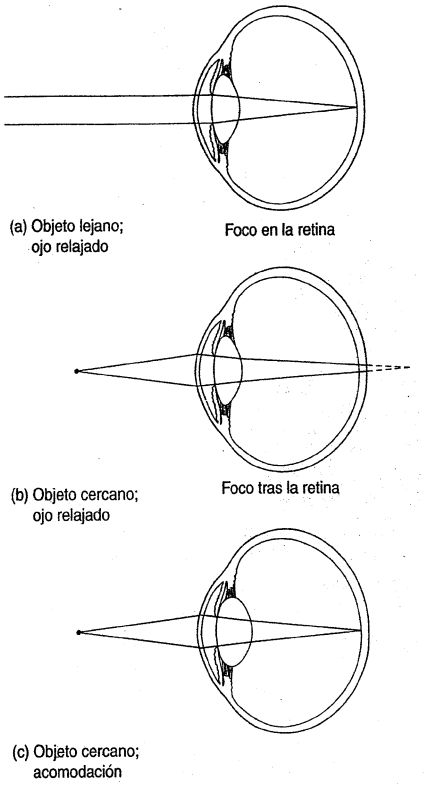


Figura 2.9
Enfoque de los rayos luminosos en el ojo normal. (a) Los rayos paralelos de una fuente de luz a más de seis metros se enfocan en la retina. (b) Cuando la fuente de luz se acerca al ojo, los rayos dejan de ser paralelos y el punto focal se desplaza tras la retina. (c) La acomodación, indicada por el cristalino más grueso, lleva adelante el punto focal.

ciento restante, cambia su forma para ajustar el enfoque del ojo a estímulos localizados a diferentes distancias.

Para entender el funcionamiento del cristalino, consideremos lo que ocurre cuando vemos un objeto que se localiza a más de seis metros. Los rayos de luz que llegan al ojo desde esta distancia son prácticamente paralelos (figura 2.9a) y convergen en la retina. Sin embargo, si acercamos el objeto al ojo, los rayos dejan de ser paralelos y el punto de enfoque queda en un punto detrás de la retina (figura 2.9b). Desde luego, la luz nunca converge en esta situación, puesto que la retina la detiene, y si las cosas se quedaran así, tanto la imagen del objeto en la retina como nuestra percepción de tal objeto estarían desenfocadas.

Para enfocar la imagen, el ojo aumenta su **poder de enfoque** mediante un proceso llamado **acomodación**, en el que unos músculos tensores al frente del ojo acentúan la curvatura del cristalino de modo que se vuelve más gruesa (figura 2.9c). Esta curvatura desvía más los rayos que atraviesan el cristalino y adelantan el punto focal para crear una imagen definida sobre la retina. Lo mejor de la acomodación es que no tenemos que pensarla: el poder de enfoque del cristalino se ajusta constantemente para mantener enfocada la imagen del objeto que observamos.

DEMOSTRACIÓN

La conciencia de lo que se enfoca

La acomodación ocurre de manera inconsciente, así que no nos percatamos de que el cristalino cambia constantemente su poder de enfoque para que podamos ver con claridad a diversas distancias. Este proceso inconsciente de enfoque opera con tal eficacia que la mayoría de la gente da por sentado que todas las cosas, cercanas y lejanas, están siempre enfocadas. Usted puede probar lo contrario si sostiene un lápiz con el brazo extendido y observa un objeto que se halle por lo menos a seis metros de distancia. Sin dejar de ver el objeto, mueva el lápiz hacia usted pero manténgase enfocado siempre en el objeto distante. Es probable que este último se vea borroso.

Acerque más el lápiz. Mientras sigue mirando el objeto lejano, notará que la punta del lápiz se vuelve borrosa y aparece doble. Cuando el lápiz esté a unos 30 centímetros, enfoque la punta. Ahora, la ve nítida, pero el objeto lejano que enfocaba se ha vuelto borroso. Luego, acerque más el lápiz hasta que no pueda ver con nitidez la punta por más que se esfuerce. Observe la tensión en sus ojos mientras intenta enfocar la punta en vano. ●

Al cambiar el enfoque durante esta demostración, cambiaba la acomodación. Observó que ésta nos permite enfocar objetos cercanos y lejanos, pero que aquellos que se encuentran a distancias diferentes no están enfocadas al mismo tiempo. También vio que la acomodación tiene sus límites. Cuando el lápiz estaba demasiado cerca, no pudo verlo con claridad aunque se esforzó por hacerlo. La distancia a la que el cristalino ya no puede ajustarse para enfocar los objetos cercanos se denomina **punto cercano**. En el capítulo 16 veremos que la distancia del punto cercano aumenta con la edad. A esta condición se le llama **presbiopía** (por "ojo anciano"), la cual se origina debido a que el envejecimiento ocasiona una pérdida en la capacidad de acomodamiento.

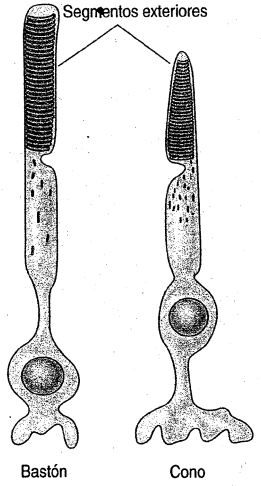


Figura 2.10
Dibujo de un bastón y un cono. Las partes con forma de bastón y de cono son los segmentos exteriores que contienenlos pigmentos visuales sensibles a la luz.

Una vez que la retina enfoca la imagen, la siguiente etapa en el proceso visual es la estimulación de dos clases de receptores, los conos y los bastones.

La luz estimula los bastones y los conos

Antes de considerar cómo reaccionan los receptores visuales a la luz, describiremos los bastones y los conos. Como veremos, estos dos tipos de receptores tienen diferentes propiedades que afectan nuestra percepción.

Las diferencias estructurales entre los bastones y los conos que les dan nombre fueron advertidas primero por Max Schultze, quien en 1865 observó en su microscopio receptores largos con forma de bastón y otros cortos a manera de conos. La figura 2.10 muestra ilustraciones actuales de los bastones y los conos, mientras que la figura 2.11 muestra una imagen creada por un microscopio de escaneo de electrones.



Figura 2.11
Microfotografía por escaneo de electrones que muestra los segmentos exteriores de conos y bastones. El segmento exterior del bastón de la izquierda es tan grande que sale de la imagen, pero se puede ver con claridad la forma cilíndrica de los bastones y la afilada de los conos. (Lewis, Zeevi y Werblin, 1969.)

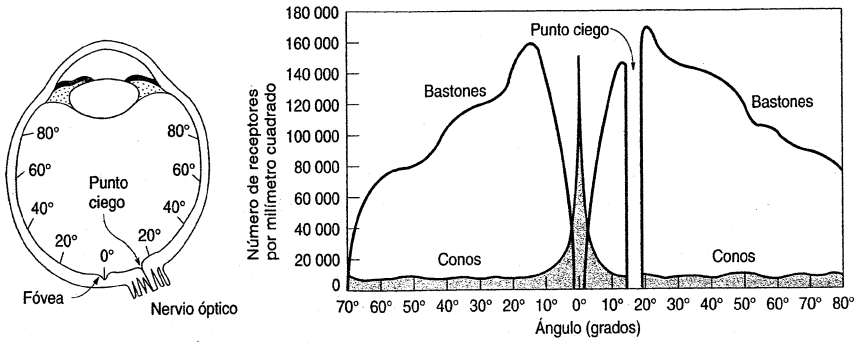


Figura 2.12
Distribución de conos y bastones en la retina. A la izquierda, se indican en el ojo las localizaciones en grados relativas a la fóvea, las cuales se repiten en la base de la tabla de la derecha. Observe en la distribución de la derecha que no hay receptores de ninguna clase en el punto ciego, es decir, en el lugar donde las células ganglionares dejan el ojo en el nervio óptico. (Adaptado de Lindsay y Norman, 1977.)

Distribución de los bastones y los conos en la retina. Los bastones y los conos no sólo difieren en la forma, sino también en su distribución por la retina (figura 2.12). En ésta hay una pequeña zona, la **fóvea** (véase figura 2.6), que contiene solamente conos y que se localiza justo en la línea de visión, por lo que cada vez que miramos directamente un objeto, el centro de su imagen cae en la fóvea.

Hay alrededor de cinco millones de conos en cada retina, pero debido a que es muy pequeña, más o menos del tamaño de esta "o", la fóvea tiene apenas unos 50 000 conos, es decir, uno por ciento del número total que hay en la retina (Tyler, 1997a, 1997b). La mayoría de los conos se encuentra en la **retina periférica** (la zona que rodea la fóvea y que contiene tanto conos como bastones). Sin embargo, el número de bastones en esa zona supera al de los conos en una proporción de aproximadamente 20 a uno, puesto que la totalidad de los 120 millones de bastones de la retina se ubica en la periferia. Véase la lámina a color 1.4, la cual muestra ilustraciones del "mosaico" de receptores creado por los bastones y los conos.

La sección transversal de la retina que se aprecia en la figura 2.7 muestra que los conos y los bastones no están orientados hacia la luz y que ésta pasa por otras neuronas de la retina antes de llegar a los receptores. Una razón de que los receptores tengan esta orientación es que así están en contacto con una capa de células llamada **epitelio pigmentado** (figura 2.13), la cual contiene nutrientes y ciertas sustancias químicas llamadas enzimas que son vitales para el funcionamiento de los receptores, según explicaremos más adelante. La orientación de los receptores hacia atrás no plantea mayores problemas a la visión, puesto que en su camino hacia los receptores, la luz atraviesa con facilidad las células ganglionares, amacrinas, bipolares y horizontales (todas ellas transparentes).

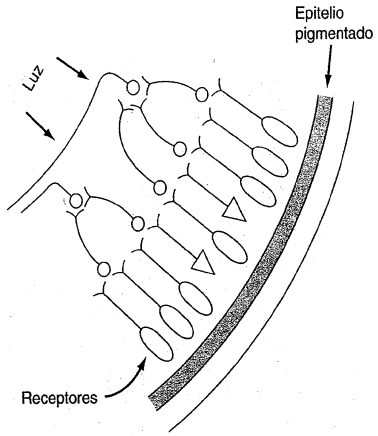


Figura 2.13
Acercamiento de la retina que muestra la orientación de los receptores que hace que la luz deba atravesar otras neuronas retinianas antes de llegar a ellos. Como estas neuronas son transparentes, no impiden el paso de la luz a los receptores.

Sin embargo, la orientación de los receptores crea una dificultad para las células ganglionares: puesto que los receptores revisten el fondo del ojo, obstaculizan la salida de estas células al nervio óptico. La figura 2.14 muestra cómo resuelve el ojo esta dificultad. Hay una zona pequeña sin receptores, donde el millón de células ganglionares salen del ojo para formar el nervio óptico. Como no presenta receptores, este lugar recibe el nombre de **punto ciego**. Por lo regular no somos conscientes del punto ciego, pero usted puede detectarlo mediante la siguiente demostración.

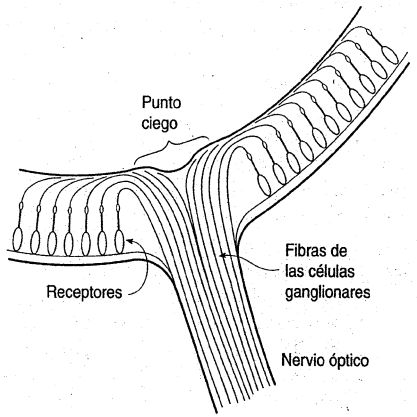


Figura 2.14
No hay receptores en el lugar donde el nervio óptico deja el ojo. Esto facilita la introducción de las fibras ganglionares de los receptores en el nervio óptico. La ausencia de receptores en esa zona crea el punto ciego.

DEMOSTRACIÓN

Cómo "ver" el punto ciego

Usted puede probar la existencia del punto ciego. Cierre el ojo derecho. Alinee la cruz de la figura 2.15 con su ojo izquierdo y mírela mientras mueve lentamente el libro (o se mueve usted) atrás y adelante. Cuando el libro está a 15 o 30 centímetros de su ojo, el círculo desaparece. En ese momento, la imagen del círculo cae en el punto ciego. ●

¿Por qué no somos conscientes del punto ciego? Las razones son varias. Una de ellas es que está localizado a un lado del campo visual, donde los objetos no están bien enfocados. Además, no sabemos exactamente dónde buscarlo (a diferencia de la demostración en la que dirigimos nuestra atención al círculo). Por tanto, es difícil detectarlo .

Pero quizá la razón más importante de que no veamos el punto ciego es que algún mecanismo cerebral "llena" el espacio donde la imagen desaparece (Churchland y Ramachandran, 1996). Piense en lo que ocurrió cuando desapareció el círculo en la demostración: el lugar en el que estaba no fue ocupado por un "hoyo" o por "nada", sino que fue llenado por la página en blanco.

DEMOSTRACIÓN

Llenado del punto ciego

Para experimentar de otra forma el llenado del punto ciego, cierre el ojo derecho y, con la cruz de la figura 2.16 alineada con el ojo izquierdo, mueva la "rueda" hacia usted. Cuando el centro de la rueda caiga en el punto ciego, vea cómo los rayos llenan el hueco (Ramachandran, 1992). ●



Figura 2.15

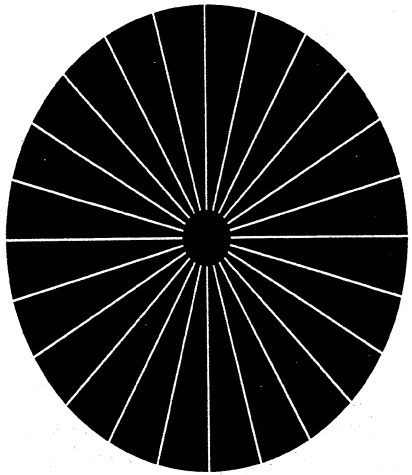


Figura 2.16
Vea este dibujo como se explica en el texto y observe qué ocurre cuando el centro de la rueda cae en el punto ciego. (Ramachandran, 1992.)

Transducción de la luz en electricidad. El centro de acción de los receptores visuales se encuentra en los segmentos exteriores del receptor, porque ahí es donde actúa la luz para crear electricidad. Estos segmentos exteriores contienen una serie de discos apilados (figura 2.17a) que contienen moléculas de pigmentos visuales (figura 2.17b). Esas moléculas, que serpentean siete veces a través de la membrana del disco (figura 2.17c) tienen dos componentes: 1) una proteína larga llamada opsina, con peso molecular de alrededor de 40 000 y 2) una pequeña molécula sensible a la luz llamada **retinal**, con peso molecular de apenas 268.

La retinal, que se une a la opsina en el punto indicado, reacciona a la luz y es por tanto el origen de la **transducción visual**: la transformación de energía luminosa en eléctrica. La transducción comienza cuando la retinal, que es sensible a la luz, absorbe un fotón de luz (recuerde que los fotones son los paquetes menores de luz). Con esta absorción, la retinal cambia de forma (figura 2.18). A este proceso se le conoce como **isomerización**.

¿Cómo es que la isomerización da por resultado una señal eléctrica? Esta pregunta ha sido abordada de dos maneras: los experimentos psicofísicos han mostrado que sólo hace falta isomerizar una molécula de pigmento visual para excitar un receptor, mientras que los experimentos fisiológicos y bioquímicos han revelado los mecanismos moleculares que hacen posible dicha excitación. Describiremos con cierto detalle el experimento psicofísico y su razonamiento, puesto que constituye un ejemplo excelente de cómo la investigación a nivel de análisis psicofísico puede conducir a conclusiones fisiológicas.

El experimento psicofísico que demostró que sólo se necesitaba activar una molécula de pigmento visual para excitar un bastón fue realizado en 1942 por Selig Hecht, Simon Shlaer y Maurice Pirenne. Emplearon una fuente luminosa calibrada con precisión para medir el umbral absoluto en la detección de una luz. Determinaron que este umbral es de 100 fotones, de los cuales 50 rebotan en la superficie de la córnea antes de entrar al ojo, o bien, el cristalino o el humor vítreo de consistencia gelatinosa que llena el interior del ojo los puede absorber o reflejar. De los 50 fotones restantes, las moléculas de pigmento visual absorben apenas siete. El resto se escurre entre los receptores o los atraviesa sin incidir en la parte sensible a la luz de las moléculas de pigmento. Así, el resultado de Hecht indicó que sólo se necesitaba la activación de nada más que siete moléculas de pig-

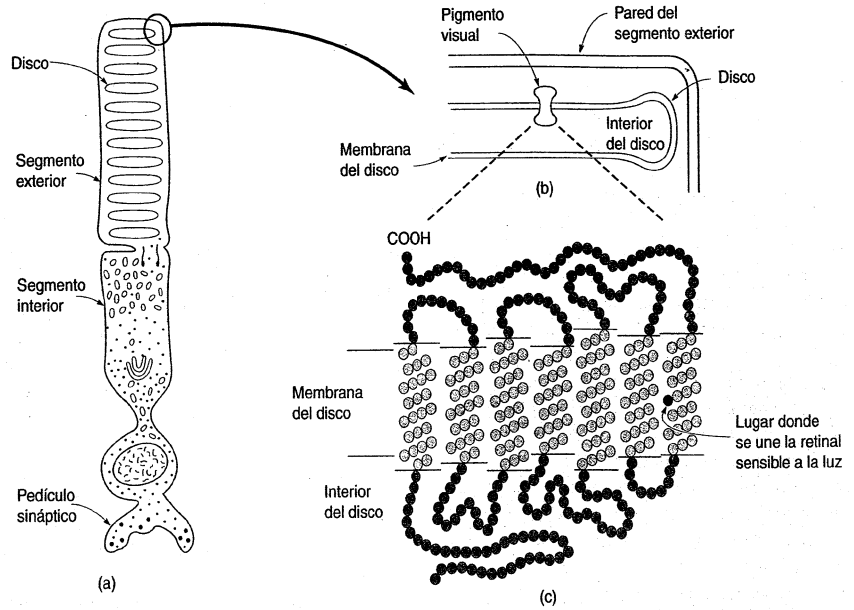


Figura 2.17
(a) Bastón que muestra los discos del segmento exterior. (b) Acercamiento a uno de los discos en el que se aprecia una molécula de pigmento visual en la membrana. Observe que la molécula está a horcajadas en la membrana del disco. (c) Acercamiento que muestra que la proteína opsina de la molécula de pigmento visual cruza la membrana siete veces. La molécula de retinal sensible a la luz está unida en el lugar que se indica.

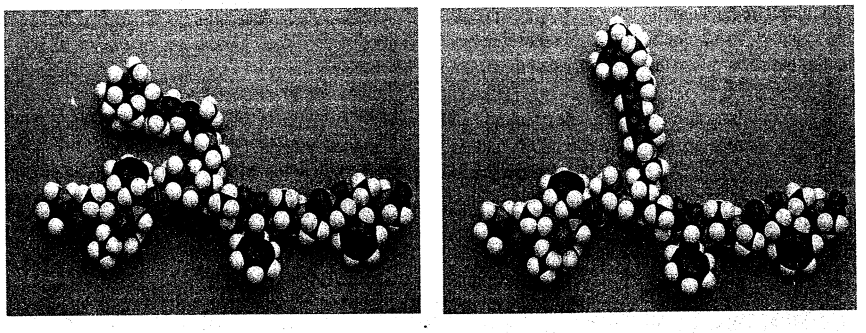


Figura 2.18
Modelo de una molécula de pigmento visual. La parte horizontal del modelo muestra una pequeña porción de la molécula larga de opsina cerca de donde se une la retinal, que es la molécula sensible a la luz que se encuentra en la parte de arriba. El modelo de la izquierda muestra la forma de la molécula de retinal antes de que absorba la luz. El modelo de la derecha la muestra después de absorberla. Este cambio de forma es uno de los pasos en el proceso generación de una respuesta eléctrica en el receptor.

mento visual para que el sujeto viera una luz. (Véase también Sackett, 1972.)

Sin embargo, Hetch no quedó satisfecho con mostrar que bastaba activar siete moléculas de pigmentos visuales para que ocurriera la percepción. Razonó que, puesto que el destello de luz que veía el sujeto comprendía alrededor de 500 receptores, era muy improbable que más de una de las siete moléculas activadas se encontrara en el mismo receptor. Véalo de esta manera: digamos que usted vuela en un helicóptero sobre un grupo de 500 cilindros pequeños y que, justo encima de ellos, deja caer siete pelotas de ping pong. ¿Qué probabilidades hay de que dos pelotas terminen en el mismo cilindro? La respuesta es "muy pocas". De manera similar, resulta poco probable que de las siete moléculas de pigmento visual que absorben la luz, dos de ellas estén en el mismo receptor. Por tanto, Hecht concluyó que sólo se necesita isomerizar una molécula de pigmento para *excitar un bastón* y que *vemos la luz* al activarse siete receptores al mismo tiempo. Advierta que, aunque las mediciones de Hecht fueron psicofísicas, sus resultados llevaron a una conclusión acerca de la fisiología de los receptores visuales (véase Goldstein, 2001).

Unos 30 años después de que Hecht, Shlaer y Pirenne concluyeran que la isomerización de una sola molécula de pigmento visual bastaba para excitar un bastón, los fisiólogos comenzaron a develar los mecanismos fisiológicos de esta sorprendente proeza. Descubrieron que la isomerización de una molécula de pigmento visual puede originar cientos de reacciones químicas que, a su vez, incitan otros cientas más (figura 2.19).

Las enzimas son sustancias bioquímicas que en pequeñas cantidades facilitan dichas reacciones químicas. A la serie de reacciones generada por la molécula activada de pigmento visual se le denomina **cascada de enzimas**. Así como se vacía la bañera al quitar el tapón, la isomerización de una sola molécula de pigmento visual tiene un efecto químico lo bastante grande como para activar por completo el bastón. Para detalles más concretos de cómo se logra esto vea a Baylor (1992), Ranganathan, Harris y Zuker (1991), Stryer (1986) y Tessier-Lavigne (1991).

Los pigmentos visuales cumplen una función esencial en la visión porque incitan una respuesta

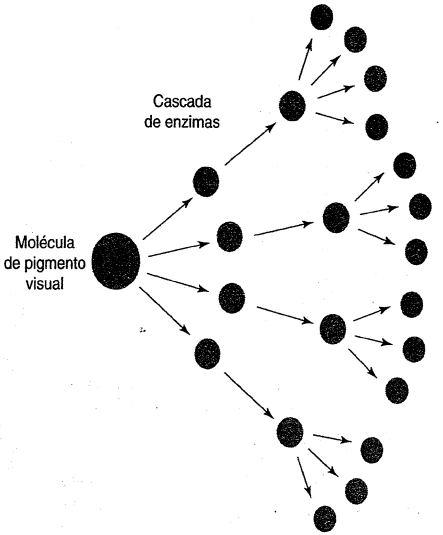


Figura 2.19
Esta secuencia simboliza la cascada de enzimas que tiene lugar cuando una sola molécula de pigmento visual es activada por la absorción de un cuantum de luz. En la secuencia realde acontecimientos, cada molécula activa a otras cientas que, a su vez, activan a miles de moléculas más. El resultado neto es que la isomerización de una sola molécula de pigmento visual activa alrededor de un millón de moléculas. Esta activación masiva lleva a la generación de una señal eléctrica en el receptor.

eléctrica de los receptores. Además, como veremos en las siguientes secciones, las propiedades de los pigmentos visuales determinan algunas de las propiedades básicas de la visión.

Pigmentos visuales y percepción

Al inicio del capítulo explicamos que cuando uno apaga la luz no puede ver bien al principio, pero que a medida que uno pasa más tiempo en la oscuridad empieza a distinguir las cosas. Este incremento de la sensibilidad del ojo en la oscuridad es un proceso llamado **adaptación a la oscuridad**. A continuación veremos cómo este proceso muestra una diferencia entre los pigmentos visuales de bastón y los de cono.

Adaptación de bastones y conos a la oscuridad

Usted puede experimentar el incremento gradual en la sensibilidad del ojo a la oscuridad realizando la siguiente demostración.

DEMOSTRACIÓN

Pase algún tiempo en su ropero

Encuentre un lugar oscuro en el que pueda realizar algunas observaciones a medida que se adapta a la oscuridad. Un ropero es un buen sitio porque en él puede regular la intensidad de la luz abriendo o cerrando la puerta. La idea es crear un ambiente en el que la iluminación sea mínima (un cuarto completamente oscuro no serviría a nuestro propósito).

Llévese al ropero el libro abierto en esta página. Cierre la puerta por completo de modo que esté muy oscuro, y luego ábrala lentamente hasta que pueda apenas distinguir el círculo blanco en el extremo izquierdo de la figura 2.20 (sin que vea los otros círculos, o bien, los distinga apenas).

No es difícil. Sólo siéntese en la oscuridad y advierta que su sensibilidad aumenta: observe que los círculos a la derecha de la figura 2.20 se vuelven poco a poco visibles en el lapso de unos 20 minutos. También observe que en cuanto un círculo se hace visible, cada vez es más fácil verlo. Si mira fijamente los círculos, van a desvanecerse, así que cada cierto tiempo lleve la vista a otra parte. Asimismo, será más fácil ver los círculos si los observa ligeramente por encima.

Esta demostración exige paciencia, pero recuerde que para convertirse en monje budista tendría que permanecer inmóvil a las puertas del templo durante dos días. En comparación, pasar 20 minutos en el ropero resulta sencillo. Mientras permanece ahí, note también que otros objetos se hacen visibles, pero tenga cuidado de no ver directamente a la luz que se cuela por la puerta, ya que el proceso de adaptación a la oscuridad disminuiría. ●

Es fácil demostrar que su sensibilidad a la luz aumenta conforme pasa tiempo en la oscuridad, pero no resulta tan obvio que este aumento se lleve a cabo en dos etapas: una inicial que es rápida y otra posterior que es más lenta. A continuación describiremos tres formas de medir la curva de adaptación a la oscuridad, las cuales muestran que la etapa inicial rápida se debe a la adaptación de los conos, mientras que la segunda es producto de la adaptación de los bastones. Primero explicaremos cómo se mide la **curva de adaptación a la oscuridad** (una gráfica que relaciona la sensibilidad con el tiempo en la oscuridad y que muestra las dos etapas del proceso). Después mediremos la adaptación a la oscuridad, primero de los conos únicamente y luego de los bastones. Una vez que hayamos hecho esto, veremos que las tasas distintas de adaptación tanto de conos como de bastones se explican mediante las diferencias en sus pigmentos visuales.

Determinación de la curva de adaptación a la oscuridad de dos etapas En todos nuestros experimentos de adaptación a la oscuridad pedimos a nuestro observador que ajuste la intensidad de una pequeña luz parpadeante que sirva de prueba, de modo que apenas alcance a verla. Este método es similar al psicofísico del ajuste que describimos en el capítulo 1 (véase la página 13). En el primer experimento, nuestro observador mira un punto pequeño de fijación mientras presta atención a la luz de prueba que está a un lado. Puesto que el observador mira directamente el punto de fijación, la imagen de éste cae en la fó-

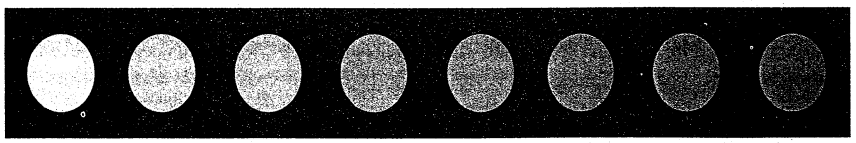


Figura 2.20

vea, mientras que la de la luz de prueba cae en la periferia (figura 2.21). Así, la luz estimula tanto conos como bastones y cualquier adaptación que se mida con ella manifestará la actividad de ambos receptores. El procedimiento para medir la curva de adaptación a la oscuridad es el siguiente:

- El observador es expuesto a una luz intensa para adaptarlo a la luminosidad.
- Para medir la **sensibilidad adaptada a la luz** se le pide al observador que ajuste la intensidad de la luz de prueba hasta que apenas la vislumbre (figura 2.22).
- Se apaga la luz. Esto inicia el proceso de adaptación a la oscuridad.
- Para medir el tiempo de adaptación a la luz, se pide al observador que ajuste continuamente la intensidad de la luz de prueba de modo que sea apenas detectable.

La línea continua de la figura 2.22 muestra la curva de adaptación que se mide durante 28 minutos en la oscuridad. Conforme la adaptación a la oscuridad procede, el observador disminuye lentamente la intensidad de la luz de prueba. Como estas disminuciones corresponden a aumentos en la sensibilidad (el sujeto es más sensible si detecta luces menos intensas), podemos describir la adaptación a la oscuridad como un incremento en la sensibilidad de acuerdo con el paso del tiempo.

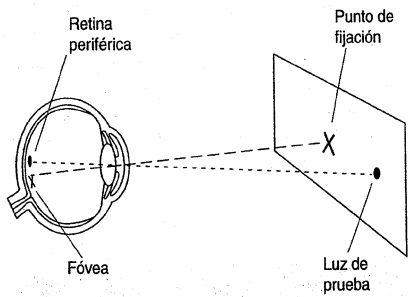


Figura 2.21
Condiciones de visibilidad en un experimento de adaptación a la oscuridad. La imagen del punto de fijación cae en la fóvea, mientras que la de la luz de prueba lo hace en la periferia de la retina.

La curva de adaptación a la oscuridad indica que la sensibilidad del observador aumenta en dos fases. Primero, se acrecienta con rapidez durante tres o cuatro minutos una vez que se ha apagado la luz para después nivelarse; al cabo de 7 a 10 minutos, se incrementa de nuevo y continúa así por otros 20 a 30 minutos. La sensibilidad al final de la adaptación, conocida como **sensibilidad adaptada a la oscuridad**, es aproximadamente 100 000 veces mayor que la sensibilidad adaptada a la luz que se midió antes de que comenzara la adaptación a la oscuridad.

Medición de la adaptación de los conos. Para medir la adaptación de los conos, repetimos el primer experimento pero, en esta ocasión el observador mira directamente una luz tan diminuta que toda su imagen incide en la zona de la fóvea, la cual tiene únicamente conos. Dado que la luz de prueba sólo estimula a los conos, la curva de adaptación a la oscuridad que se produce (la curva punteada de la figura 2.22) manifiesta únicamente la actividad de éstos. Esta curva corresponde a la fase inicial de nuestra primera curva de adaptación a la oscuridad, pero no comprende la segunda fase. ¿Esto significa que la segunda fase de la curva se debe a los bastones? Con otro experimento veremos que la respuesta es "sí".

Medición de la adaptación de los bastones. Sabemos que la curva punteada de la figura 2.22 indica sólo la adaptación de los conos porque nuestra luz de prueba estuvo enfocada en la fóvea que sólo tiene conos. Para trazar una curva exclusiva de adaptación de los bastones, recurrimos a **un monocromata por bastones**, es decir, a una persona cuya retina, a causa de un defecto genético, no contiene más que bastones. Los estudiantes a veces preguntan por qué no dirigimos simplemente la luz de prueba a la periferia, la cual contiene sobre todo bastones. La respuesta es que los pocos conos de esa zona influirían en el comienzo de la curva de adaptación.

Como el monocrómata por bastones no tiene conos, podemos medir la sensibilidad adaptada a la luz de los bastones justo antes de apagar la luz. (Por lo regular, los conos controlan la visión cuando la luz está encendida, por lo que cubren cualquier actividad de los bastones que pudiera darse.) El punto que determinamos, o sea, la "sensibilidad adaptada a la luz

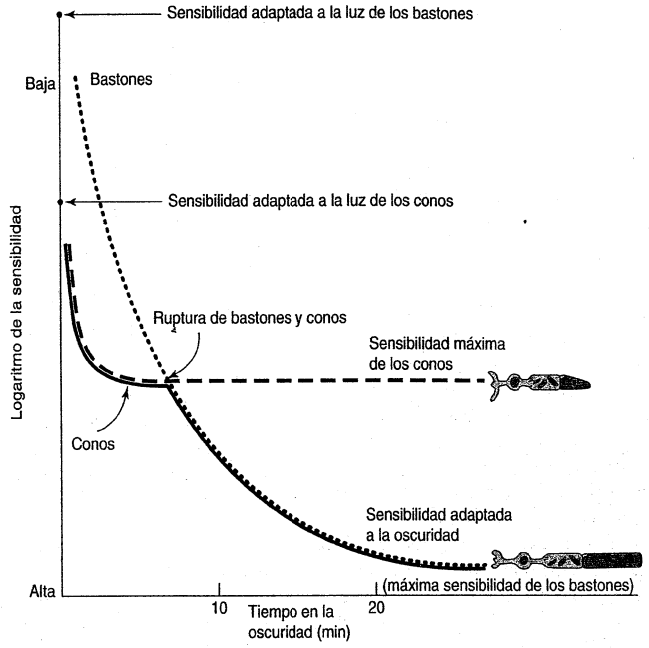


Figura 2.22
Curvas de adaptación a la oscuridad. Se muestran tres curvas. La línea continua representa la curva de adaptación a la oscuridad en dos etapas que se midió en el experimento 1, con una sección para los conos al principio y una para los bastones al final. La línea segmentada muestra la curva de adaptación de los conos que se midió en el experimento 2. Ambas curvas empiezan en realidad en el punto marcado "sensibilidad adaptada a la luz de los conos", pero hay un retraso ligero entre el tiempo en que se apaga la luz y el tiempo en que comienza la medición de las curvas. La línea punteada muestra la curva de adaptación de los bastones que se midió en el experimento 3. La curva comienza en realidad en el punto marcado "sensibilidad adaptada a la luz de los bastones". Observe que la sensibilidad aumenta a medida que las curvas descienden.

de los bastones", es mucho menor que el de los conos. En cuanto comienza la adaptación a la oscuridad, los bastones aumentan su sensibilidad y llegan al nivel de adaptación a la oscuridad en cerca de 25 minutos (Rushton, 1961). El hecho de que los bastones comiencen a adaptarse a la oscuridad justo después de que la luz se apaga significa que se están adaptando también durante la fase de los conos de la curva de adaptación de una persona normal . Sin embargo, no estamos conscientes de esta adaptación inicial de los bastones debido a que los conos son más sensibles al principio del proceso.

Resumamos de la siguiente manera la adaptación a la oscuridad del observador normal: tanto los conos como los bastones empiezan a ganar sensibilidad en cuanto se apaga la luz, pero dado que son más sensibles al comienzo, los conos determinan la primera parte de la curva de adaptación. Después de tres a cinco minutos, los conos acaban de adaptarse y la curva se nivela. Ahora bien, a los siete minutos de que inicia el proceso, los bastones (que mientras tanto han ido aumentando su sensibilidad) alcanzan a los conos y se vuelven más sensibles. Cuando esto ocurre, la curva empieza a descender de nuevo y crea la ruptura de bastones y conos, es decir, el lugar donde la sensibilidad de los bastones determina la curva de adaptación a la oscuridad (figura 2.22). La curva de adaptación desciende

otros 15 minutos a medida que prosigue la adaptación de los bastones.

Los bastones tardan de 20 a 30 minutos en alcanzar su sensibilidad máxima desde el inicio de la adaptación a la oscuridad, en tanto que los conos requieren sólo tres o cuatro minutos. A continuación demostraremos que esta diferencia en la tasa de adaptación se origina en un proceso llamado regeneración del pigmento visual, el cual ocurre a diferentes velocidades en los conos y en los bastones.

Regeneración del pigmento visual. Cuando el pigmento visual absorbe luz, la retinal (la molécula sensible a la luz) altera su forma y activa la transducción. Entonces se separa de la molécula más grande de opsina, lo que hace que la retina adquiera un color más claro en un proceso llamado **decoloración del pigmento** (lámina a color 1.6). Antes de que el pigmento visual pueda volver a convertir la energía luminosa en eléctrica, la retinal y la opsina deben unirse de nuevo. A este proceso se le denomina **regeneración del pigmento** y ocurre en la oscuridad con la ayuda de enzimas que el epitelio pigmentado cercano suministra a los pigmentos visuales (véase la figura 2.13).

A medida que los componentes, retinal y opsina, del pigmento visual se recombinan en la oscuridad, el pigmento recupera su condición oscura. William Rushton (1961) concibió un procedimiento para calcular la regeneración del pigmento visual en los seres humanos que consiste en medir el oscurecimiento del pigmento durante la adaptación a la oscuridad. Las mediciones de Rushton revelaron que los pigmentos de los conos tardan seis minutos en regenerarse por completo, mientras que los pigmentos de los bastones tardan media hora. Cuando comparó el tiempo de regeneración del pigmento con los índices de adaptación psicofísica a la oscuridad, descubrió que la tasa de adaptación de los conos a la oscuridad correspondía al tiempo de regeneración de sus pigmentos y que lo mismo ocurría con la tasa de adaptación de los bastones y la tasa de regeneración de sus pigmentos.

El resultado de Rushton evidencia dos conexiones importantes entre percepción y fisiología:

1. El aumento de la sensibilidad de conos y bastones durante la adaptación a la oscuridad se relaciona con la regeneración del pigmento visual.
2. La lenta adaptación de los bastones se debe a que sus pigmentos se regeneran con más lentitud que los de los conos.

Por eso, la próxima vez que entre en un lugar oscuro, recuerde que los pigmentos visuales de conos y bastones comienzan a regenerarse inmediatamente y que estos pigmentos regenerados son los que le permiten, al cabo de 10 o 15 minutos, percibir los objetos poco iluminados que no podía ver cuando se apagaron las luces.

Sensibilidad espectral de los bastones y conos

Otra forma de mostrar que la percepción está determinada por las propiedades de los pigmentos visuales es comparar la sensibilidad espectral de los conos y los bastones, es decir, la sensibilidad de un observador a la luz en cada longitud de onda del espectro visible.

Curvas de sensibilidad espectral de los conos y bastones En nuestros experimentos de adaptación a la oscuridad, empleamos una luz de prueba blanca que contiene todas las longitudes de onda del espectro visible. Para determinar la sensibilidad espectral utilizamos **luces monocromáticas** que tienen sólo una longitud de onda, y determinamos los umbrales para verlas a lo largo del espectro visible. Quizá, por ejemplo, empecemos por estimar el umbral para la visión de una luz de 420 nm, luego para una de 440, y así sucesivamente por todo el espectro, mediante alguno de los métodos psicofísicos de medición de umbrales que estudiamos en el capítulo 1. El resultado es la curva de la figura 2.23a que muestra que el umbral para la visión de la luz está en su punto más bajo a la mitad del espectro, es decir, que se necesita menos luz para ver las longitudes de la parte central que para ver los extremos de longitud de onda corta y larga del espectro.

Podemos cambiar el umbral por la **sensibilidad** mediante la fórmula de sensibilidad = 1/umbral. Con ello, nuestra curva del umbral de la figura 2.23a se convierte en la curva de sensibilidad de la figura 2.23b llamada **curva de sensibilidad espectral**. Medimos la curva de sensibilidad espectral de los conos haciendo que la gente mire directamente la luz de prueba, de forma que sólo estimule a los conos en la fóvea. Medimos la curva de sensibilidad espectral de los bastones por medio de la medición de la sensibilidad después de que el ojo se adapta a la oscuridad (de

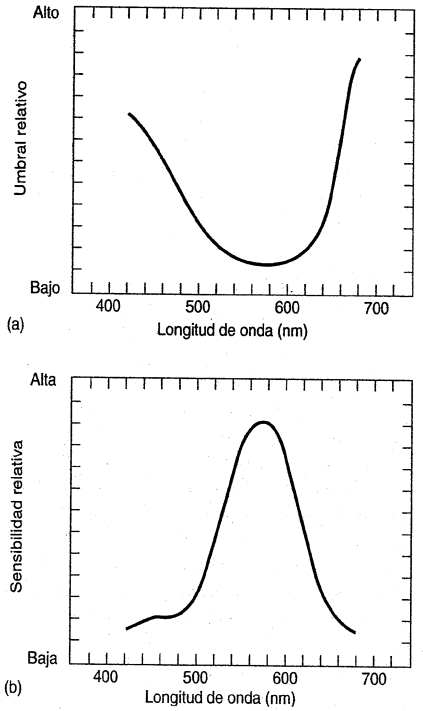


Figura 2.23
(a)Relación del umbral para ver una luz y la longitud de onda. (b) Si tomamos el recíproco de los umbrales de la curva como (a) (recíproco = 1/umbral), la curva se voltea y se convierte en una gráfica que relaciona la sensibilidad con la longitud de onda, conocida comúnmente como curva de sensibilidad espectral. (Adaptado de Wald, 1964.)

modo que los bastones sean los receptores más sensibles) y de la presentación de destellos de prueba al lado del punto de fijación.

Las curvas de sensibilidad espectral de los conos y bastones de la figura 2.24, revelan que estos últimos son más sensibles que los conos a las longitudes de onda corta y que además son más sensibles a la luz de 500 nm, mientras que los conos lo son a la de 560. Esta diferencia en la sensibilidad de los bastones y los conos a las diversas longitudes de onda significa que, a medida que nuestra visión cambia de los conos a los bastones durante la adaptación a la oscuridad, nos

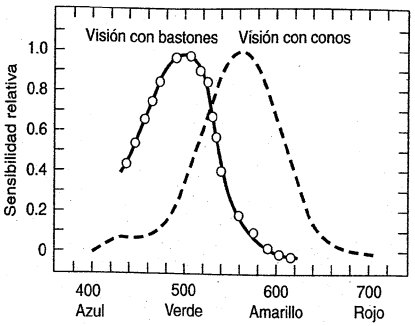


Figura 2.24
Curvas de sensibilidad espectral para la visión con bastones y con conos. Se han igualado a 1.0 las sensibilidades máximas de ambas curvas. Sin embargo, como vimos en la figura 2.22, las sensibilida des relativas de los conos y los bastones dependende las condiciones de adaptación: los conos son más sensibles en la luz y los bastones en la oscuridad. Los círculos trazados en la curva de los bastones representan el espectro de absorción de sus pigmentos visuales. (Tomado de Wald, 1964; Wald y Brown, 1958.)

volvemos relativamente más sensibles a la luz de onda corta, es decir, a la luz cerca del extremo azul y verde del espectro.

De seguro habrá notado el efecto de este cambio a la sensibilidad de longitud de onda corta si observó que el verde del follaje parece destacar más en el crepúsculo. Este cambio de la visión con conos a la visión con bastones que mejora la percepción de las ondas cortas durante la adaptación a la oscuridad se denomina **efecto de Purkinje**, por Johann Purkinje, quien lo describió en 1825. Para experimentar este cambio en la sensibilidad al color durante la adaptación a la oscuridad, cierre uno de sus ojos durante 10 minutos (con el fin de adaptarlo a ella) y observe la lámina a color 1.5 con un ojo y luego con el otro: compruebe cómo, con el ojo adaptado a la oscuridad, la flor azul es más brillante en comparación con la roja.

Espectros de absorción de los pigmentos. La diferencia entre la curva de sensibilidad espectral de los conos y la de los bastones es causada por las diferencias de los espectros de absorción de los pigmentos visuales de ambos receptores. Los espectros de absorción son gráficas que relacionan la cantidad de luz absorbida por una sustancia con la longitud de onda

de la luz. En la figura 2.25 se muestran los espectros de absorción de los pigmentos de los bastones y los conos. El pigmento de los bastones absorbe mejor en los 500 nm (el área azul-verde del espectro).

Existen tres espectros de absorción para los conos porque éstos poseen tres diferentes pigmentos, cada uno en su propio receptor. El **pigmento de longitud de onda corta** absorbe mejor la luz a unos 419 nm; el **pigmento de longitud de onda media** a unos 531 nm y el **pigmento de longitud de onda larga**, a unos 558 nm.

La absorción del pigmento visual de los bastones coincide con su curva de sensibilidad espectral (figura 2.24) y los pigmentos de los conos de longitudes de ondas corta, media y larga, que absorben mejor la luz a 419, 531 y 558 nm respectivamente, se unen para producir una curva psicofísica de sensibilidad espectral cuyo pico se encuentra a 560 nm. Dado que hay menos receptores de longitud de onda corta y, por ende, mucho menos pigmento, la curva de sensibilidad espectral es determinada principalmente por los pigmentos de las longitudes de onda media y larga (Bowmaker y Dartnall, 1980; Stiles, 1953). (Véase la lámina a color 1.4b.)

Es claro que las tasas de adaptación a la oscuridad de los bastones y los conos, así como las formas de las curvas de sensibilidad espectral de estos receptores, están determinadas por las propiedades de sus pigmentos visuales. La idea de que nuestras percepciones están determinadas por propiedades fisiológicas, tales como las características de los pigmentos visuales, es un tema que continuará a lo largo de este libro. Mientras tanto, describiremos lo que sucede cuando las señales eléctricas generadas por los bastones y los conos se transmiten a las otras neuronas de la retina. En la tabla sinóptica 2.1 encontrará un panorama general del material que hemos cubierto hasta ahora.

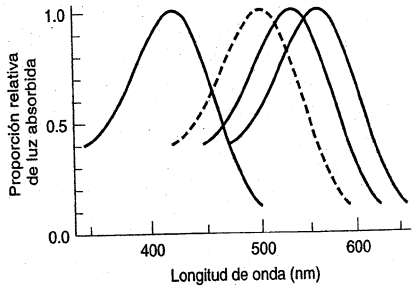


Figura 2.25
Espectros de absorción del pigmento de los bastones (curva punteada) y de los tres pigmentos de los conos en el ser humano. Todas las curvas se escalaron de forma que su absorción máxima sea igual a 1.0. (Tomado de Wald y Brown, 1958; Dartnall, Bowmaker y Mollon, 1983).

Procesamiento neuronal por convergencia

La transformación de las señales eléctricas a medida que las señales generadas por los bastones y los conos viajan por la retina se logra mediante el procesamiento neuronal presentado en el capítulo 1 (véase la página 5). Una de las formas en que ocurre el procesamiento neuronal es por medio de arreglos en las conexiones neuronales. Describiremos cómo difieren esas conexiones en los bastones y en los conos y la forma en que esas diferencias afectan la percepción.

La convergencia de las señales de bastones y conos

Cuando miramos cómo se conectan los bastones y los conos con otras neuronas en la retina, vemos que difieren en la cantidad de convergencia. La **convergencia** ocurre cuando dos o más neuronas establecen una sinapsis con una sola neurona. La figura 2.26 ilustra diferentes cantidades de convergencia. En 2.26a no hay convergencia, ya que nuestra neurona objetivo recibe señales de una sola neurona. En 2.26b hay cierta convergencia, ya que dos neuronas convergen en una, y en 2.26c hay una mayor convergencia debido a que seis neuronas convergen en una sola.

Existe mayor convergencia de señales de los bastones que de los conos. Podemos apreciar esta diferencia si consideramos que los 126 millones de receptores en cada retina convergen en un millón de células ganglionares. Como hay 120 millones de bastones en la retina y sólo seis millones de conos, los bastones deben converger mucho más que los conos. En promedio cerca de 120 bastones reúnen sus señales en una célula ganglionar (figura 2.27), pero sólo cerca de seis conos envían señales a una de ellas.

TABLA SINÓPTICA 2.1

La percepción y el sistema nervioso

No percibimos simplemente lo que se encuentra en el ambiente. Lo percibimos tal y como es filtrado por las propiedades de nuestro sistema nervioso.

La luz y el sistema visual

La luz visible, la banda estrecha de energía electromagnética que podemos ver, es el estímulo para la visión. Las tres divisiones principales del sistema visual son: el ojo, el núcleo geniculado lateral en el tálamo y el área receptora visual en la corteza occipital. Existen también áreas corticales fuera del área receptora visual, conocidas bajo el término de corteza extraestriada, que son responsables del procesamiento a nivel superior.

El inicio del proceso visual

El proceso visual inicia cuando la luz reflejada de los objetos entra al ojo y es enfocada por la córnea y el cristalino para formar una imagen definida en la retina. El proceso de acomodación, en que el cristalino cambia de forma, permite que el ojo ajuste el enfoque a diferentes distancias.

Los receptores visuales

Existen dos tipos diferentes de receptores, los bastones y los conos, los cuales presentan propiedades distintas. Su distribución es diferente en la retina: donde una pequeña área llamada fóvea contiene solamente conos. Cuando miramos directamente un objeto, su imagen se forma en la fóvea. El lugar donde el nervio óptico abandona el ojo no contiene receptores y, por tanto, se denomina punto ciego.

Transducción

Cuando, en un receptor, una molécula de pigmento visual sensible a la luz la absorbe, se isomeriza y se genera una reacción en cadena que conduce a la activación del receptor. Los experimentos psicofísicos han demostrado que un bastón puede ser activado por la isomerización de una molécula, y que la activación de siete bastones produce la percepción.

Pigmentos visuales y percepción

Los experimentos de adaptación de una persona a la oscuridad indican que la sensibilidad en la oscuridad se incrementa en dos fases: una fase rápida, la cual es controlada por los conos; y una lenta, controlada por los bastones. La diferencia en la tasa de adaptación de los conos y los bastones es causada principalmente por diferencias en las tasas con que se regeneran los pigmentos visuales de estos receptores después de la decoloración. Los bastones y los conos también difieren en su sensibilidad espectral, es decir, la sensibilidad a la luz de diferentes longitudes de onda a lo largo del espectro. Estas diferencias se han vinculado a las diferentes propiedades de absorción de los pigmentos visuales de los bastones y los conos.

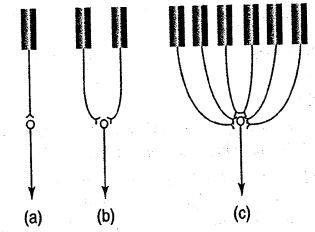


Figura 2.26
Diferentes grados de convergencia. (a) No hay convergencia; (b) pequeña convergencia, ya que dos receptores hacen sinapsis en la otra neurona; (c) mayor convergenciapues seis receptores hacen sinapsis en la otra neurona.

Esta diferencia en la convergencia de bastones y conos se vuelve mayor aún si consideramos que muchos de los conos de la fóvea tienen "líneas privadas" hacia células ganglionares. Por tanto, no hay convergencia cuando cada célula ganglionar recibe señales de un único cono. La convergencia mayor de los bastones en comparación con la de los conos se traduce en dos diferencias en la percepción: (1) los bastones son más sensibles en la oscuridad que los conos y (2) los conos producen una mejor visión de los detalles que los bastones.

Los bastones son más sensibles que los conos en la oscuridad

La visión con los bastones es más sensible que con la de los conos en parte porque se requiere menos luz para generar la respuesta de un bastón que de un

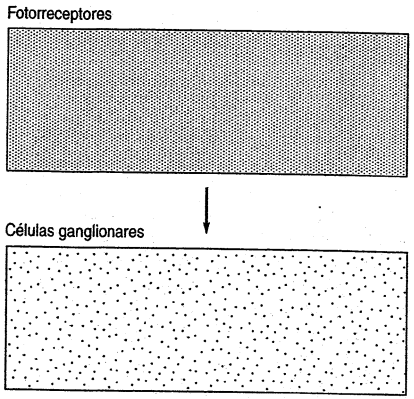


Figura 2.27
Convergencia de los receptores en las células ganglionares del área periférica de la retina de un conejo. Cada punto del recuadro superior representa tres receptores, mientras que cada punto del inferior simboliza una célula ganglionar. La gran diferencia entre el número de receptores y el de células ganglionares es que en cada célula ganglionar convergen las señales de muchos receptores. (Tomado de Masland, 1988.)

cono (Barlow y Mollon, 1982; Baylor, 1992). Pero existe además otra razón: los bastones tienen mayor convergencia que los conos.

¿Cómo es que esta diferencia en la convergencia de bastones y conos se traduce en diferencias entre las sensibilidades máximas de ambos receptores? Podemos responder esta pregunta con ayuda de los dos circuitos de la figura 2.28 .Observe que cinco bastones convergen en una célula ganglionar y cinco conos establecen una sinapsis con sus propias células ganglionares. En aras de la simplicidad, hemos dejado de lado a las células bipolares, horizontales y amacrinas. Sin embargo, tal omisión no afectará nuestras conclusiones.

Para propósitos de nuestro análisis, supongamos que podemos presentar pequeños puntos de luz a los bastones y a los conos de manera individual. Asimismo, realicemos las siguientes premisas:

1. Una unidad de intensidad luminosa origina una unidad de respuesta en el receptor.
2. Cada célula ganglionar debe recibir 10 "unidades de respuesta" para disparar.
3. La célula ganglionar debe disparar para que ocurra la percepción de la luz.

Cuando presentamos a cada receptor puntos luminosos con una intensidad de 1.0, la célula ganglionar de los bastones recibe cinco unidades de respuesta, una por cada uno de los cinco receptores; por su parte, las células ganglionares de los conos reciben unidades de respuesta de 1.0, una por cada receptor. Así, cuando la intensidad es igual a 1.0, las células ganglionares de los bastones y las de los conos no disparan. Sin embargo, si aumentamos la intensidad a 2.0, la célula ganglionar de los bastones recibe 2.0 unidades de respuesta de cada uno de los cinco receptores, lo que suma 10 unidades. Este total alcanza el umbral de la célula ganglionar, la cual dispara (de modo que podemos ver la luz). Entre tanto, con la misma intensidad, las células ganglionares de los conos se encuentran todavía por abajo del umbral, ya que reciben 2.0 unidades de respuesta. Para que disparen, debemos aumentar la intensidad de la luz a 10.0.

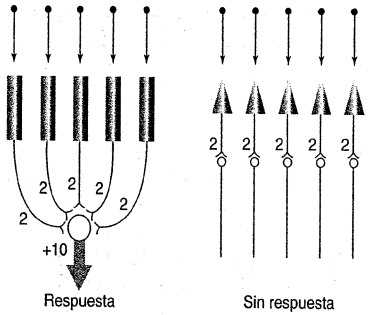


Figura 2.28
Conexiones de bastones (izquierda) y de conos (derecha). El punto y la flecha sobre cada receptor representan un "punto" luminoso que lo estimula. Los números son las unidades de respuesta que generan los conos y los bastones ante una intensidad luminosa de 2.0. En esta intensidad, la célula ganglionar de los bastones recibe 10 unidades de excitación y dispara,mientras que cada célula ganglionar de los conos recibe solamente dos unidades y, por tanto, no dispara. Así, la mayor suma espacial de los bastones les permite activar la célula ganglionar con menores intensidades del estímulo.

Estos resultados demuestran que una de las razones de que la sensibilidad de los bastones sea mayor que la de los conos es su mayor convergencia, lo que hace que la suma espacial sea más grande en los bastones que en los conos. Es decir, muchos bastones suman sus respuestas alimentando a la misma célula ganglionar, pero la suma de los conos es menor porque uno o sólo unos cuantos llegan a cada célula ganglionar.

Los conos producen una mejor visión de los detalles que los bastones

¿Alguna vez le ha resultado difícil localizar el rostro de un amigo entre una multitud? A menos que su amigo atrajera su atención con un vestuario de color llamativo o que gritara su nombre, es probable que necesite escudriñar a la multitud, mirando un rostro tras otro, hasta encontrar el rostro de su amigo.

La razón de que necesite escudriñar a la multitud es que, para reconocer una cara con suficiente detalle, debe enfocar la imagen del rostro en su fóvea, la cual contiene conos. Sólo la fóvea goza de buena agudeza visual o capacidad para ver detalles. La elevada agudeza de la visión de la fóvea permite que el rostro que busca en ese momento se vea con suficiente detalle para ser reconocido. En contraste, no puede reconocer todos los demás rostros de la multitud pues éstos caen en la periferia de la retina, la cual está llena de bastones.

DEMOSTRACIÓN

Agudeza de la fóvea o agudeza periférica

DIHCNRLAZIFWNSMQPZKDX

Para probar la superioridad de la visión de la fóvea sobre la periférica, mire la X de la serie de letras y, sin mover los ojos, averigüe cuántas letras puede leer hacia la izquierda. Si no hace trampa (¡nada de mover los ojos!), descubrirá que, aunque puede leer las letras contiguas a la X, apenas distingue unas cuantas que están más lejos y que caen, por consiguiente, en la retina periférica. ●

La agudeza visual se mide de varias formas, una de las cuales consiste en determinar la separación de dos puntos, de manera que se vea el espacio entre ellos. En esta medición, presentamos un par de puntos muy cercanos y preguntamos si son uno o dos. También medimos la agudeza determinando qué tan grandes deben ser los elementos de un tablero de ajedrez o de uno de franjas blancas y negras para poder detectarlo. Las letras de la tabla de Snellen (izquierda) y los anillos de Landolt (derecha) de la figura 2.29 representan quizá las formas más populares de medir la agudeza. La tarea del observador consiste en identificar las letras de Snellen o indicar la localización de los espacios en los anillos de Landolt.

En la demostración anterior, vimos que la agudeza es mayor en la fóvea que en la periferia. Puesto que usted estaba adaptado a la luz, comparamos conos de la fóvea, los cuales estaban muy juntos entre sí, con conos de la periferia, que estaban más espaciados. Si comparáramos los conos de la fóvea con los bastones, la diferencia de agudeza sería mayor aún. Podemos efectuar esta comparación midiendo el cambio de agudeza durante la adaptación a la oscuridad. Al hacerlo, descubrimos que la agudeza visual cae (esto es, que los detalles deben ser más grandes para que los observemos) a medida que la visión pasa de la función de los conos a la de los bastones en el proceso de adaptación a la oscuridad. Esta agudeza pobre de los bastones fue la causa de que los detalles finos se hayan desvanecido al apagar las luces en el

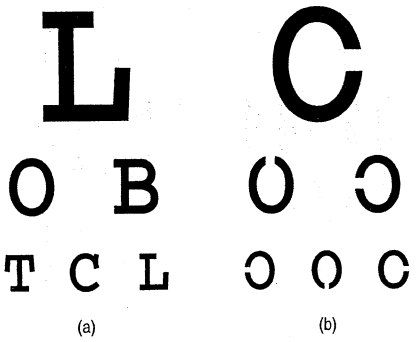


Figura 2.29
Letras de Snellen (a) y anillos de Landolt (b) utilizados para probar la agudeza visual. (Tomado de Riggs, 1965.)

ejemplo presentado al inicio del capítulo, por lo que es también la razón de que sea tan difícil leer con iluminación tenue.

Para entender cómo las diferencias en las conexiones de los bastones y los conos originan la mayor agudeza de estos últimos, regresemos a los circuitos neuronales. A medida que estimulemos los receptores de los circuitos de la figura 2.30 con dos puntos luminosos, cada uno con una intensidad de 10, planteemos la siguiente pregunta: ¿en qué condiciones podemos decir que vemos dos puntos separados de luz? Comencemos por presentar los dos puntos juntos, como en la figura 2.30a. Al hacerlo, la célula ganglionar de los bastones y las células ganglionares de dos conos adyacentes disparan. El disparo de la célula de los bastones no proporciona ningún indicio de que se presentaron dos puntos separados, mientras que el disparo de las dos células de los conos bien pudo deberse a un solo punto grande. Ahora bien, cuando separamos los puntos, como en la figura 2.30b, las señales que generan los conos indican dos puntos separados debido a que hay una célula ganglionar en silencio entre las dos que disparan. Sin embargo, las señales de los bastones aún no ofrecen información alguna que nos permita decir que se trata de dos puntos. Así, la convergencia de los bastones mengua su capacidad de definir los detalles (Teller, 1990).

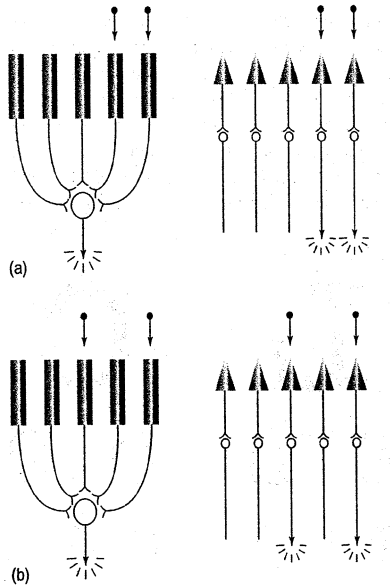


Figura 2.30
Circuitos neuronales de los bastones (izquierda) y de los conos (derecha). Dos puntos luminosos estimulan los receptores.

Hemos visto que las neuronas procesan la información mediante la convergencia. Ahora mostraremos cómo lo hacen mediante la excitación y la inhibición.

Procesamiento neuronal por excitación e inhibición

Todos los sistemas sensoriales constan de redes de neuronas llamadas **circuitos neuronales**. Un circuito neuronal no es otra cosa que una serie de neuronas interconectadas. Los circuitos neuronales pueden ser muy simples, de unas cuantas neuronas conectadas por sinapsis excitatorias como las que usamos para ilustrar la convergencia en la figura 2.30, o bien, extremadamente complejos, de cientos o miles de neuronas interconectadas de manera intrincada que contienen sinapsis excitatorias e inhibitorias. Para ilustrar cómo los circuitos neuronales pueden procesar las señales eléctricas, compararemos la influencia de tres circuitos neuronales en la respuesta de las neuronas a un estímulo luminoso en forma de barras y con diferentes longitudes.

Introducción a los circuitos neuronales

Comencemos con un circuito neuronal simple para luego aumentar su complejidad en dos etapas. Observaremos que este aumento influye en la respuesta del circuito al estímulo. Representaremos los receptores con elipses (⬭), los cuerpos celulares con círculos (o), las fibras nerviosas con líneas rectas (—), las sinapsis excitatorias con letras Y (≺) y las sinapsis inhibitorias con letras T (⊣). Aunque los principios que estableceremos son válidos para cualquier forma de estimulación, para este ejemplo vamos a suponer que los receptores responden a la luz.

Primero, consideremos el circuito de la figura 2.31, al que llamamos **circuito lineal** porque no hay convergencia: la señal que genera cada receptor viaja directamente a la neurona siguiente sin que participen otras neuronas. Además, las seis sinapsis del circuito son excitatorias. Para estimular el circuito iluminamos el receptor 4 con un punto luminoso. Luego sumamos luces al punto para convertirlo en una barra que ilumine los receptores 3, 4 y 5 (del 3 al 5), después los receptores del 2 al 6 y por último los del 1 al 7. Cuando medimos la respuesta de la neurona B y la anotamos en la gráfica a la derecha del circuito, descubrimos que la neurona B dispara cuando estimulamos el receptor 4, pero que la estimulación de los otros receptores no ejerce en ella ningún efecto, puesto que sigue recibiendo exactamente la misma entrada del receptor 4. Por tanto, en los circuitos lineales el disparo de la neurona B únicamente indica que su receptor ha sido estimulado y, por tanto, no ofrece ninguna información sobre la longitud de la barra luminosa.

Ahora incrementemos la complejidad del circuito añadiendo convergencia, como se muestra en la figura 2.32. En este circuito, los receptores 1 y 2 convergen en la neurona A; el 6 y 7 en la C; el 3, 4 y 5, así como A y C convergen en la B. Como en elcircuito anterior, todas las sinapsis son excitatorias, pero con la adición de convergencias, la célula B reúne la información de todos los receptores. Cuando vigilamos la tasa de disparo de esta neurona, descubrimos que se incrementa cada vez que aumentamos la longitud del estímulo, como se aprecia en la gráfica de la figura 2.32. Esto se debe a que la estimulación de un mayor número de receptores aumenta la cantidad del transmisor excitatorio que se libera en la neurona B. Así, en este circuito, la respuesta de la neurona B ofrece información acerca de la longitud del estímulo.

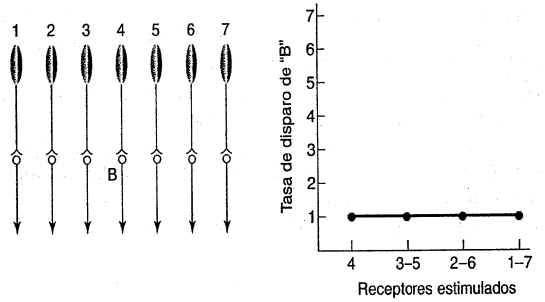


Figura 2.31
Circuito lineal (izquierda) y las respuestas de la neurona B generadas a medida que aumentamos los receptores estimulados (derecha). La estimulación del receptor 4 activa la neurona B, pero la estimulación de otras neuronas no tiene ningún efecto, puesto que no están conectadas a B.

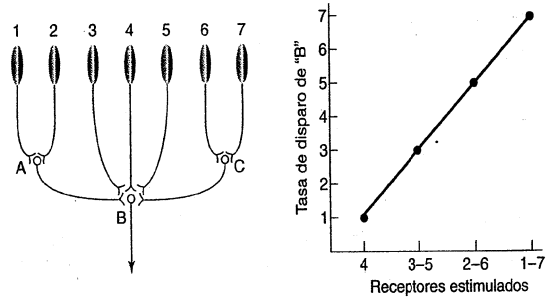


Figura 2.32
Cuando añadimos convergencia al circuito, de modo que B reciba las señales de todos los receptores, el aumento del tamaño del estímulo incrementa la respuesta de la neurona B.

A continuación aumentamos todavía más la complejidad del circuito con la adición de dos sinapsis inhibitorias, con lo que creamos el circuito de la figura 2.33, en el que las neuronas A y C pueden inhibir la B (si es necesario, revise la figura 1.23 sobre inhibición). Veamos que pasa a medida que aumentamos el número de receptores estimulados. El punto de luz estimula el receptor 4 que, a su vez y por medio de su conexión excitatoria, incrementa la tasa de disparo de la neurona B. Si extendemos la iluminación para que comprenda los receptores del 3 al 5, añadimos la salida de otras dos sinapsis excitatorias a la neurona B y acrecentamos su disparo. Hasta aquí, el circuito se comporta como el de la figura 2.32; pero cuando ampliamos aún más la iluminación para que abarque los receptores del 2 al 6, sucede algo distinto: los receptores 2 y 6 estimulan las neuronas A y C, que entonces inhiben a la neurona B y disminuyen su tasa de disparo. Al aumentar de nuevo el tamaño del estímulo para que ilumine los receptores del 1 al 7, acentuamos la inhibición y hacemos que decrezca más la respuesta de la neurona B.

En este circuito, la neurona B dispara débilmente a los estímulos pequeños (un punto que ilumina sólo al receptor 4) o a los grandes (que iluminan a los receptores del 1 al 7); mientras que dispara mejor a los estímulos de longitud media (que iluminan a los receptores del 3 al 5). Por tanto, la combinación de convergencia e inhibición ocasiona que la neurona B responda mejor a los estímulos luminosos de cierto tamaño. Por tanto, las neuronas que establecen una sinapsis con la neurona B hacen mucho más que transmitir señales eléctricas: fungen como partes de un circuito neuronal que procesa las señales de forma tal que permiten el disparo de la neurona B para indicar el tamaño del estímulo presentado a los receptores. En seguida veremos cómo ocurre en la retina el procesamiento neuronal que se muestra en la figura 2.33.

Introducción a los campos receptivos

En la figura 2.7 vimos que las señales que generan los receptores se desplazan por las células bipolares, horizontales y amacrinas para llegar finalmente a las ganglionares, que entonces las transmiten fuera del fondo del ojo por el nervio óptico. Una propiedad importante de esta red neuronal de la retina es que las señales de muchos receptores convergen en cada célula ganglionar (figura 2.27). Esta convergencia, aunada a la inhibición que las células horizontales y amacrinas mayormente transmiten, confiere a la retina propiedades como las del circuito de la figura 2.33.

Para medir los resultados de la convergencia y la inhibición en la retina, medimos el axón de una célula ganglionar y determinamos cómo responde éste a la estimulación de los receptores. Se han realizado muchos experimentos de esta clase en gatos y monos con arreglo similar al de la figura 2.34, en el que al animal (en este caso un gato) se le presentan estímulos en una pantalla. Puesto que el ojo del gato se mantiene fijo, la presentación de estímulos en una pantalla equivale a destellar luces en diferentes partes de la retina, ya que a cada punto de la pantalla corresponde un punto en la retina del gato (figura 2.35).

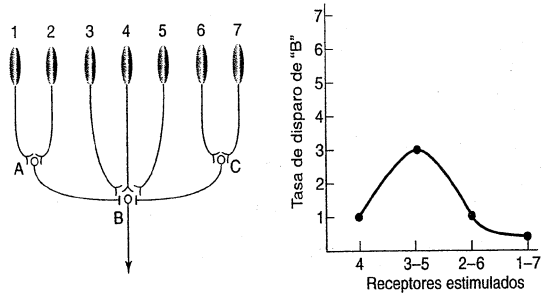


Figura 2.33
Cuando añadimos la inhibición al circuito, de modo que la estimulación de los receptores 1, 2, 6 y 7 inhiba la neurona B, esta última responde mejor a la estimulación de los receptores del 3 al 5.

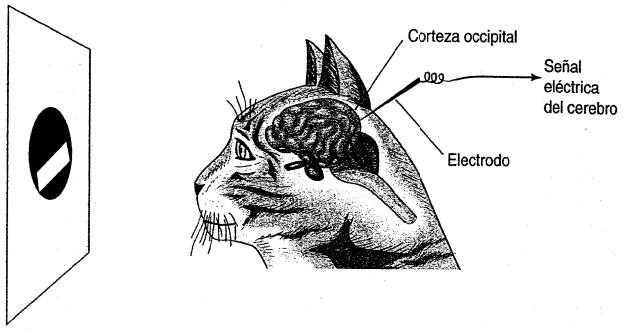


Figura 2.34
Registro de las señales eléctricas de la corteza visual de un gato anestesiado. El estímulo en forma de franja sobre la pantalla hace que las células nerviosas de la corteza disparen, mientras que un electrodo registrador capta las señales que generan. En un experimento real, el gato estaría anestesiado y con la cabeza sostenida para mantenerla en posición correcta.

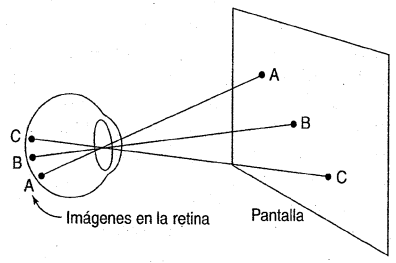


Figura 2.35
Por cada punto de la pantalla en que se presentan los estímulos, existe un punto correspondiente en la retina.

En la figura 2.36 presentamos el punto de luz en diferentes sitios de la pantalla. Observe cómo responde la célula ganglionar. Nuestra meta es determinar el **campo receptivo** de esta célula, *es decir, el área de la retina que, cuando es estimulada, influye en la tasa de disparo de la célula.*

Descubrimos que la estimulación de cualquier parte de la zona A no origina ningún cambio en la actividad de nuestra neurona (figura 2.36a). Sin embargo, notamos de manera paulatina que la estimulación de la zona B produce una **respuesta excitatoria** o respuesta de encendido, en otras palabras, un aumento en la tasa de disparo de la neurona cuando la luz se enciende (figura 2.36b). Marcamos esta zona con un signo + para indicar que la respuesta a la es-

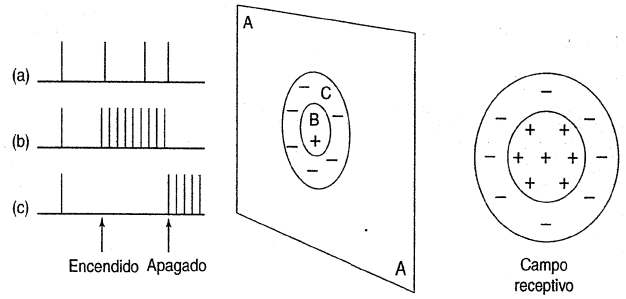


Figura 2.36
Respuesta de una célula ganglionar en la retina de un gato a la estimulación (a) fuera del campo receptivo de la célula (área A en la pantalla); (b) dentro del área excitatoria del campo receptivo (área B); y (c) dentro del área inhibitoria del campo receptivo (área C). El campo receptivo centro excitatorio periferia inhibitoria se muestra del lado derecho sin la pantalla.

timulación de esta zona es excitatoria. También descubrimos que la estimulación de la zona C genera una **respuesta inhibitoria**, o sea, una disminución en el disparo neuronal cuando el estímulo aparece, más una **respuesta de apagado**, es decir, una ráfaga de disparos cuando el estímulo desaparece (figura 2.36c) (Kuffler, 1953; Schiller, 1992). Marcamos esta zona con el siguiente signo — para indicar que las respuestas a los estímulos que recibe son inhibitorias. Las zonas B y C forman en conjunto el campo receptivo de la neurona.

El campo de la figura 2.36 se denomina **campo receptivo centro periferia** porque las áreas excitatoria e inhibitoria se encuentran dispuestas en una región central que responde de una manera y que está rodeada, a su vez, por otra región que responde de manera opuesta. Éste, en particular, conforma un campo receptivo **centro excitatorio periferia inhibitoria.** Asimismo, hay campos receptivos **centro inhibitorio periferia excitatoria.**

El hecho de que el centro y la periferia del campo receptivo respondan de maneras opuestas origina un efecto llamado **antagonismo centro periferia.** Dicho efecto se ilustra en la figura 2.37, en la cual se muestra lo que ocurre a medida que aumentamos las dimensiones del punto de luz que se presenta al campo receptivo de la célula ganglionar. Si en el centro excitatorio del campo receptivo se presenta un punto pequeño, se produce un aumento menor en la tasa de disparo neuronal (a), en tanto que aumentar la luz de modo que cubra todo el centro del campo incrementa la respuesta de la célula, como se aprecia en (b). (Observe que empleamos el término célula y no neurona. Debido a que son lo mismo, la palabra célula a veces sustituye a neurona en la bibliografía científica. En este libro, usamos los términos indistintamente.)

El antagonismo centro periferia surge cuando el tamaño del punto de luz aumenta lo suficiente como para cubrir el área inhibitoria, como en (c) y (d). La estimulación de la periferia inhibitoria contrarresta la respuesta excitatoria del centro y disminuye la tasa de disparo de la neurona. Así, esta última responde mejor a los puntos de luz cuyo tamaño corresponde al centro excitatorio del campo receptivo.

El circuito en la figura 2.38 es una imagen simplificada de cómo las neuronas en la retina están conectadas para crear los efectos mostrados en la figura 2.37. En este circuito podemos ver que la estimulación de las neuronas en la periferia envía señales a través de la retina que inhiben nuestra neurona. Esta emisión de señales inhibitorias a través de la re-

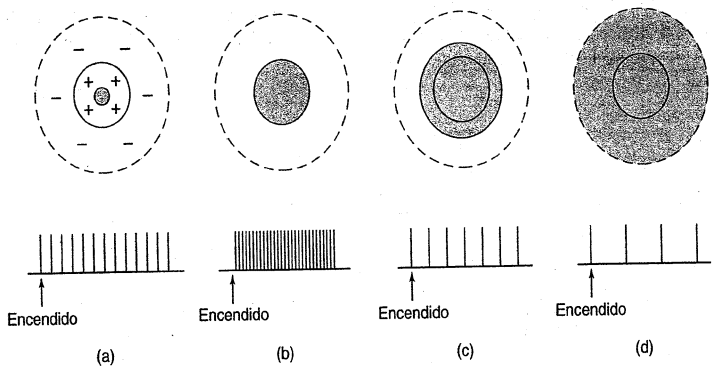


Figura 2.37
Respuesta de un campo receptivo centro excitatorio periferia inhibitoria. El sombreado indica el área que estimula la luz; la respuesta se anota en los registros debajo de cada campo. A medida que aumenta el tamaño del estímulo en la región excitatoria del campo en (a) y en (b), la respuesta se incrementa. Si el estímulo aumenta hasta comprender la región inhibitoria en (c) y en (d), la respuesta decrece. Esta célula responde mejor a la estimulación que es del tamaño del centro del campo receptivo. (Adaptado de Hubel y Wiesel, 1961.)

ENSAYO A COLOR 1

El proceso visual

El estímulo para la visión es la luz visible, una pequeña banda de energía del espectro electromagnético. El espectro abarca desde los rayos X, que tienen longitudes de onda tan cortas como de 10^{-12} metros, hasta las ondas de radio, cuya longitud llega a alcanzar los 10^{+4} metros (lámina 1.1). La luz visible se encuentra entre esos extremos con longitudes de onda del orden de los 10^{-6} metros. La ampliación de la parte visible del espectro electromagnético revela el conjunto de colores familiar para los seres humanos con visión cromática normal (vea la explicación en el texto, pág. 39 y 187).

El proceso visual comienza cuando la luz visible incide en el ojo y forma imágenes en la retina, una delgada capa de neuronas que cubre el fondo del ojo (lámina 1.2). La vista amplificada de la retina que se aprecia a la derecha en la lámina 1.2 revela que consta de varias clases de neuronas (entre ellas los receptores conos y bastones) que transforman la energía luminosa en eléctrica y de fibras que transmiten esta energía eléctrica fuera de la retina por el nervio óptico (vea la figura 2.7 en la página 41 para una imagen detallada de las neuronas de la retina).

El corte transversal de la retina del mono rhesus, que se aprecia en la lámina 1.3 ilustra su conformación en capas. En esta fotografía la luz viene de arriba y los receptores están orientados hacia el epitelio pigmentado oscuro (en la esquina inferior derecha) que se alinea en la parte trasera de la retina. Los cuerpos celulares de las neuronas de la retina permiten ver claramente la disposición en capas. Los círculos rojos cerca de la base de la fotografía son los cuerpos celulares de los receptores (señalados con una R en la figura 2.7 de la página 41), los círculos de la capa siguiente son los cuerpos de las células bipolares (marcadas con una B en la figura 2.7) y los que se encuentran en la capa superior azulada son los cuerpos de las células ganglionares (indicadas con una G en la figura 2.7)

Al observar los receptores se aprecia el "mosaico" de conos y bastones que muestra la lámina 1.4a y la zona más extensa de la lámina 1.4b. En esta fotografía de la periferia de la retina de un mono, los bastones son los círculos pequeños y los conos los grandes (DeMonasterio, et al., 1981). La razón de que los conos aparezcan más grandes es que la retina ha sido cortada a través de los segmentos

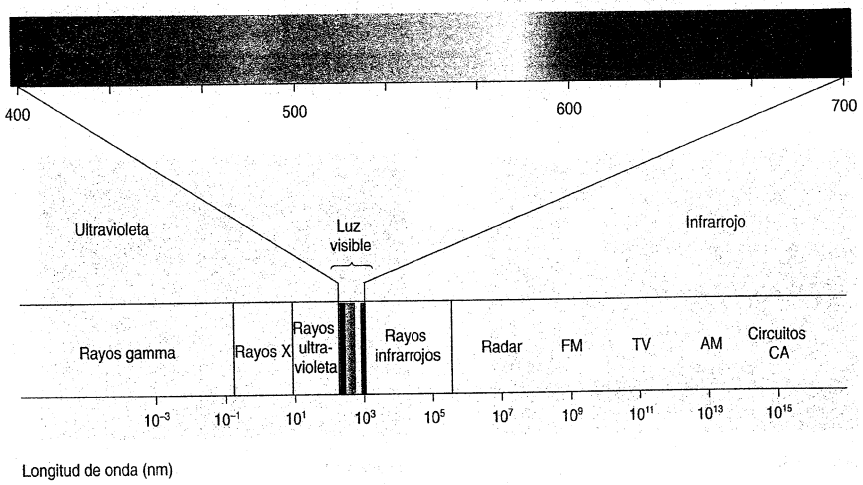


Lámina 1.1

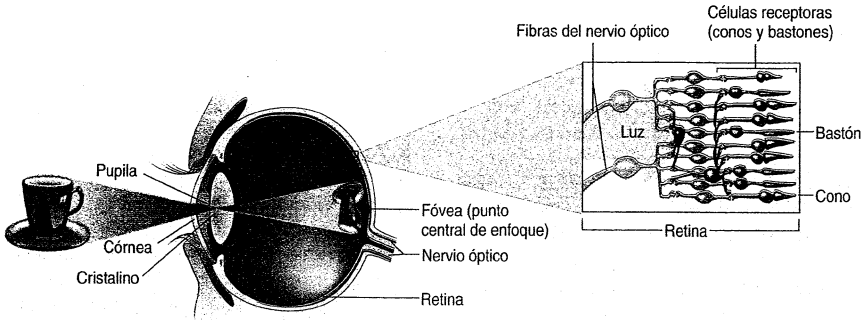


Lámina 1.2

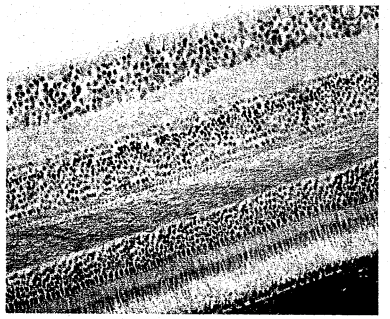


Lámina 1.3

interiores de los receptores, los cuales son más gruesos en los conos que en los bastones. Puesto que se trata de la retina periférica, hay más bastones que conos (vea la página 41). Un colorante especial, que afecta sólo los conos que absorben la luz del extremo de la longitud de onda corta del espectro, los ha teñido de amarillo.

La lámina 1.4b muestra una representación de conos humanos medidos en un área cerca de la fóvea (Roorda & Williams, 1999). El poder obtener esta clase de imágenes representa un avance científico extraordinario que se ha logrado gracias a la aplicación de una técnica denominada óptica de adaptación, la cual compensa las distorsiones provocadas por la luz cuando ésta atraviesa el sistema óptico. Esta técnica se desarrolló originalmente para eliminar las distorsiones en los telescopios. Para que aprecie mejor la

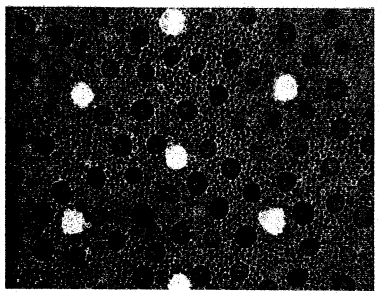


Lámina 1.4a

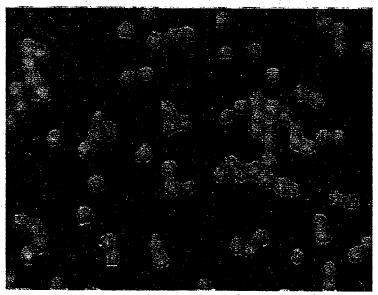


Lámina 1.4b

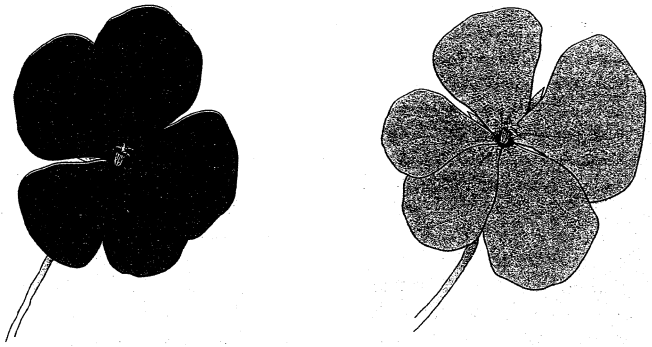


Lámina 1.5

ilustración hemos asignado un color diferente a cada tipo de cono para diferenciarlos: azul, conos de longitud de onda corta; verde, conos de longitud de onda media y rojo, conos de longitud de onda larga. Observe que hay más conos de longitud de onda larga que de onda corta; además, es claro que su distribución difiere considerablemente de la periferia de la retina del mono.

Los conos y los bastones tienen propiedades diferentes (el sistema de bastones es más sensible a las longitudes de onda corta que el sistema de conos). Usted puede comprobar este hecho si cierra un ojo durante 10 minutos y después, en la oscuridad de un clóset (vea la página 49), observa la lámina 1.5 con la puerta entrecerrada de tal manera que apenas pueda distinguir las flores. Después, cambie al ojo que se había adaptado a la oscuridad y observe cómo las flores se hacen más visibles. Incluso la flor azul parece ser más brillante que la roja. Vistas en la luz, con el ojo adaptado a esa condición, las flores parecen tener el mismo brillo. El cambio en la percepción se debe a la mudanza de conos a bastones que sucede en la oscuridad (vea la página 53)

Los conos y bastones contienen pigmentos visuales sensibles a la luz que reaccionan a los estímulos luminosos con un cambio de forma y generando una señal eléctrica. Este cambio está acompañado por una modificación del color del pigmento denominada decoloración. En la lámina 1.6, la fotografía de la izquierda muestra la retina de una rana extraída inmediatamente después de apagar la luz, por lo que se ha decolorado poco y se ve roja. Cuando la retina se coloca en una superficie plana, como se aprecia aquí, los bordes se pliegan, lo que a su vez provoca que tengan una

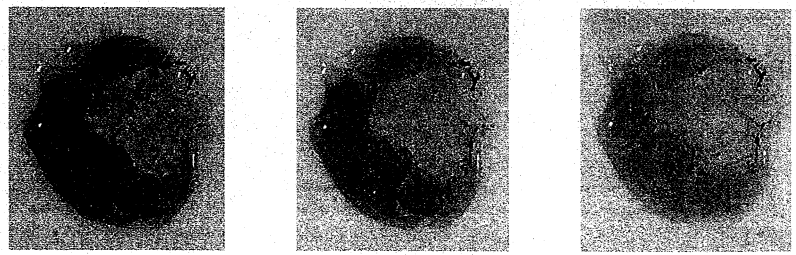


Lámina 1.6

capa doble y un rojo más profundo. Los puntos negros son pedazos del epitelio pigmentado, la capa celular en la que descansa la retina cuando se encuentra en el ojo. La fotografía del centro fue tomada después de una decoloración, por lo que su rojo es ligero; en la fotografía de la derecha, la decoloración ha dado por resultado una apariencia anaranjada clara. Cuando termina la coloración, el anaranjado desaparece y la retina se vuelve transparente. Si esta retina estuviera aún en el ojo de la rana, recuperaría su color rojo a medida que el pigmento se regenerara en la oscuridad; sin embargo, en la retina disecada hay poca regeneración, como en estas fotografías (vea la página 52).

Las señales que se generan en los receptores activan señales eléctricas en la siguiente capa de la retina, las células bipolares, dichas señales se transmiten a través de varias neuronas hasta que salen del ojo en las fibras de las células ganglionares. Éstas parten del fondo del ojo y se convierten en fibras del nervio óptico. La mayor parte de ellas se extiende hasta el núcleo geniculado lateral (NGL), el primer punto importante de paso rumbo al cerebro. El NGL es un núcleo bilateral, lo que significa que hay un NGL en el hemisferio izquierdo y otro en el derecho.

En el corte transversal de la lámina 1.7, el NGL ha sido coloreado para indicar dos formas de organización: 1) *Organización por ojo.* Las capas 2, 3 y 5 (en rojo) reciben las señales del ojo ipsilateral, el que está del mismo lado que el NGL; las capas 1, 4 y 6 (en azul), reciben las señales del ojo contralateral, el que se encuentra del otro lado; 2) *Organización por la clase de célula ganglionar.* Las capas 1 y 2 (punteadas), que se llaman magnocelulares, reciben las señales de las células ganglionares M, que son más grandes; las capas 3, 4, 5 y 6 (colores sólidos), denominadas parvocelulares, reciben las señales de las células ganglionares P, más pequeñas (vea la página 80).

Las fibras del NGL se extienden al área receptora visual primaria, la corteza estriada o V1, en el lóbulo occipital. La lámina 1.8 muestra la ubicación de esta área lo mismo que algunas de las principales áreas extraestriadas que participan en el procesamiento de la información visual. TI significa corteza inferotemporal y P corteza parietal. El área V3 se localiza entre la V2 y la V4 pero no es visible debido a que está cubierta por un pliegue de la corteza. Otra estructura oculta que participa en la visión es el área temporal medial superior (TMS), que contiene las neuronas que intervienen en la visión y en la activación de otros sentidos. Vea la figura 9.1 de la página 317 para identificar otras áreas que intervienen en la visión, en la interacción entre éste proceso y otros sentidos, así como en el control visual de la acción.

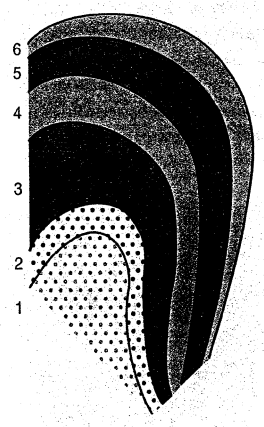


Lámina 1.7

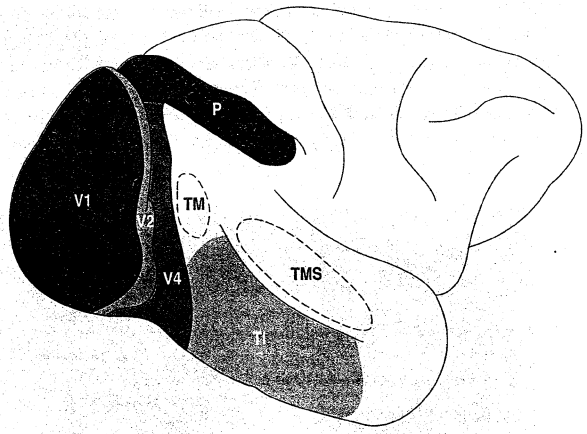


Lámina 1.8

tina se denomina **inhibición lateral**, fenómeno estudiado extensamente en el organismo simple llamado *Limulus* que se muestra en la figura 2.39

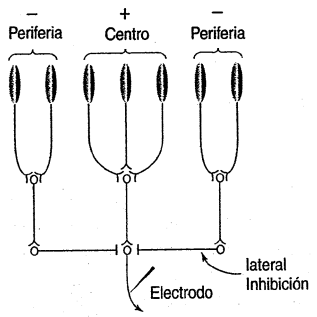


Figura 2.38
Circuito neuronal que produciría un campo receptivo centro periferia. Las señales de los receptores de la periferia llegan a la célula que estamos registrando por medio de las sinapsis inhibitorias, mientras que las señales de los receptores del centro lo hacen por medio de las sinapsis excitatorias. Así, la estimulación de los receptores del centro aumenta la tasa de disparo que nuestro electrodo registra, en tanto que la estimulación de los receptores de la periferia la dismi-nuyen. En la retina, las células horizontales y amacrinas llevan estas señales inhibitorias.

Inhibición lateral

En un experimento que ahora se considera clásico, Keffer Hartline, Henry Wagner y Floyd Ratliff (1956) se valieron del *Limulus* para demostrar la inhibición lateral. Eligieron al *Limulus* debido a la estructura de su ojo, el cual está compuesto de cientos de diminutas estructuras llamadas **omatidios**, cada una con un pequeño cristalino sobre la superficie del ojo localizado encima de un solo receptor. Debido a que cada cristalino con su receptor tiene aproximadamente el diámetro de la punta de un lápiz (muy grandes en comparación con los receptores humanos), es posible iluminar y registrar un solo receptor sin que se ilumine a los receptores vecinos.

Cuando Hartline *et al.* efectuaron registros en la fibra nerviosa del receptor A, como se aprecia en la figura 2.40, descubrieron que la iluminación de un receptor suscitaba una gran respuesta; pero cuando extendieron la iluminación a los tres receptores cercanos en B, la respuesta del receptor A disminuyó (figura 2.40b). También descubrieron que aumentar la iluminación de B disminuye aún más la respuesta de A (figura 2.40c). Así, la iluminación de los receptores cercanos inhibía el disparo del receptor A. Esta inhibición se denomina inhibición lateral porque se transmite lateralmente por la retina. Esta inhibición lateral se transmite en una estructura del ojo del *Limulus* llamada plexo lateral y en las células horizontales y amacrinas de la retina humana (figura 2.7).



Figura 2.39
Limulus (el cangrejo herradura). Sus grandes ojos están compuestos de cientos de omatidios, cada uno de los cuales contiene un solo receptor.

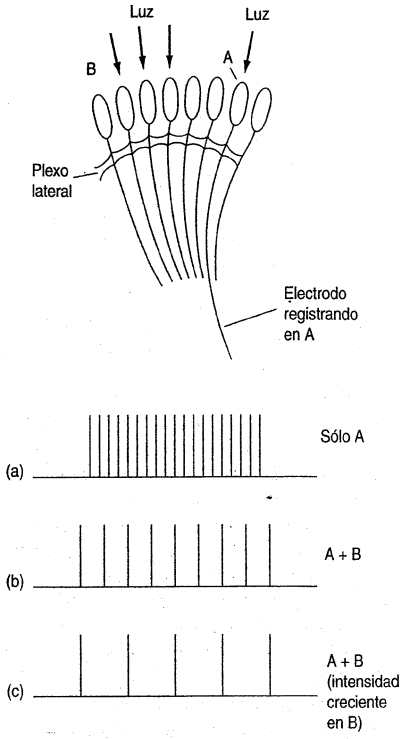


Figura 2.40
Demostración de la inhibición lateral en el *Limulus*. Los registros de la parte inferior muestran la respuesta detectada por un electrodo colocado en la fibra nerviosa del receptor A cuando éste es estimulado y (a) ningún otro receptor se estimula; (b) los receptores en B son estimulados al mismo tiempo, y (c)los receptores en B son estimulados con intensidad creciente. (Adaptado de Ratliff, 1965.)

PROCESAMIENTO NEURONAL Y PERCEPCIÓN

¿Qué tiene que ver el procesamiento neuronal con la percepción? Ya hemos visto cómo la convergencia de las señales de muchos bastones puede incrementar la sensibilidad de los bastones adaptados a la oscuridad, y cómo la pequeña cantidad de convergencia de los conos es responsable de su elevada agudeza. Pero ¿qué hay acerca del tipo de procesamiento neuronal, descrito en la última sección, que involucra a la inhibición lateral? Mediante la llamada **cuadrícula de Hermann** en la figura 2.41, se muestra el ejemplo de un efecto de la inhibición sobre la percepción.

Inhibición lateral y la cuadrícula de Hermann

Observe las imágenes grisáceas en la intersección de los "corredores" blancos en la figura 2.41. Puede demostrar que lo grisáceo no está físicamente presente al notar que se reduce o se desvanece si mira una intersección de manera directa. Al parecer, las imágenes fantasmales en gris son creadas por la inhibición lateral en la retina periférica.

La figura 2.42 muestra cómo funciona lo anterior. En ella se observan los cuatro cuadrados de la cuadrícula y cinco receptores. El receptor A está en la intersección de dos de los corredores blancos, donde se percibe el punto gris, mientras que los receptores periféricos se localizan en los corredores. La figura 2.42b muestra otra imagen de la cuadrícula y los receptores, en la cual se indica que cada receptor envía sus señales a una célula bipolar y que cada una de las células

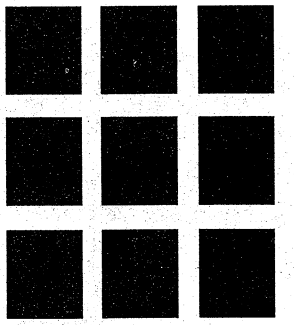


Figura 2.41
La cuadrícula de Hermann. Advierta, en las intersecciones de las áreas blancas, las "imágenes fantasmales" en gris, las cuales disminuyen o se desvanecen si mira directamente la intersección.

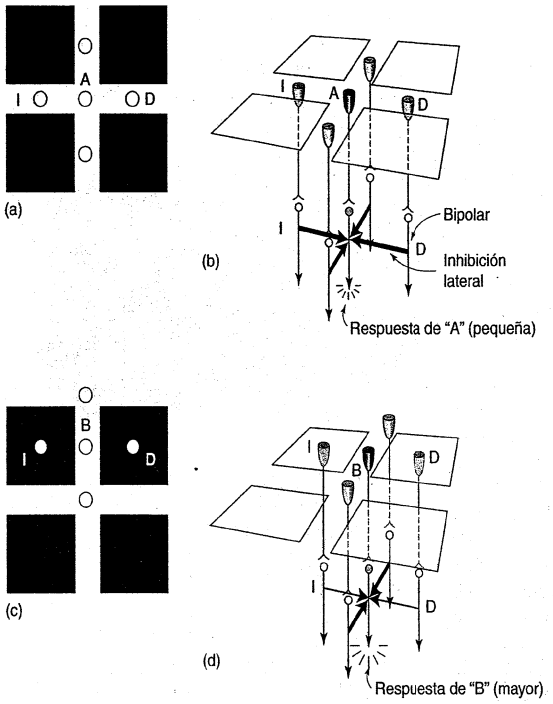


Figura 2.42
Modo en que la inhibición lateral explica los puntos oscuros en las intersecciones de la cuadrícula de Hermann. (a) Vista superior de los cuatro cuadrados de la cuadrícula que muestra la posición del receptor A en la intersección y de los receptores periféricos en los "corredores". (b) Vista en perspectiva de los cuadrados y receptores de (a), que muestra que cada receptor se conecta con una célula bipolar y que todas las células bipolares que rodean a A envían una gran cantidad de inhibición lateral (indicada por flechas gruesas) a la célula bipolar de A. (c) Misma vista que (a), pero ésta se enfoca en el receptor B que se localiza en el corredor de la cuadrícula. En este caso, los receptores I y D se localizan por debajo de los cuadrados negros y, por tanto, reciben menos iluminación. Esto último da como resultado que se envíe menos inhibición lateral a la célula bipolar de B, lo cual se muestra en la imagen (d).

bipolares envía a su vez inhibición lateral (indicada mediante flechas) a la célula bipolar del receptor A. El grosor de las flechas señala la fuerza de la inhibición.

La figura 2.42c muestra otra disposición de cinco receptores. En este ejemplo, el receptor B está en el corredor de dos cuadrados negros y los otros receptores lo rodean. La diferencia principal entre este grupo de receptores y los de la figura 2.42a es que en este último grupo los receptores a la izquierda y a la derecha, I y D, reciben menos iluminación porque están debajo de los cuadrados negros.

Nuestra meta es comparar las respuestas de las células bipolares de los receptores A y B porque asumimos, de acuerdo con la finalidad de este ejemplo, que nuestra percepción de la luminosidad de A y B está determinada por las respuestas de esas células bipolares. (Sería más preciso usar células ganglionares porque son las neuronas que envían señales fuera de la retina, pero para simplificar las cosas nos concentraremos en las células bipolares).

El tamaño de la respuesta de las células bipolares depende de cuánta estimulación reciba cada una de su receptor y de qué tanto se vea disminuida esta respuesta por la inhibición lateral que recibe de las células vecinas. Como los receptores A y B son iluminados por las áreas blancas de la cuadrícula, envían la misma cantidad de estimulación a sus células bipolares. Sin embargo, las células bipolares de A y B reciben diferentes cantidades de inhibición lateral, según lo indica el grosor de las flechas horizontales que provienen de las células bipolares vecinas. La célula bipolar de A recibe una gran cantidad de inhibición lateral por parte de cada una de sus vecinas, ya que los cuatro receptores cercanos son fuertemente iluminados por los corredores blancos. Sin embago, la célula bipolar de B recibe menos inhibi-

ción de las células asociadas con los receptores I y D, porque estos receptores están debajo de los cuadrados negros y, por tanto, su iluminación es débil.

Como la célula bipolar de A recibe más inhibición lateral que la célula bipolar de B, disparará menos que esta última. Esta tasa menor de disparo se traduce en los puntos grises que vemos en las intersecciones. Estos puntos grises proporcionan un buen ejemplo del principio que planteamos al inicio del capítulo: *No sólo percibimos lo que está afuera. Percibimos lo que está afuera tal y como es filtrado por las propiedades de nuestro sistema visual.*

Inhibición lateral y las bandas de Mach

La inhibición lateral crea otra ilusión, llamada **bandas de Mach** (un efecto investigado en la década de 1880 por Ernst Mach, quien estudió representaciones como la de la figura 2.43a). Si con un exposímetro medimos la intensidad de la luz en las franjas de esa figura, partiendo de A y calculando la cantidad de luz reflejada conforme nos desplazamos por la línea entre A y D, llegamos al resultado que se muestra en la figura 2.43b. Esto demuestra que la distribución de la intensidad entre cada franja es plana, es decir, que se refleja la misma cantidad de luz en toda la distancia que separa A de B. Luego, la intensidad decrece súbitamente a un nivel inferior en C y permanece igual entre C y D.

Aunque el exposímetro nos dice que la intensidad se mantiene constante entre ambas franjas, percibimos algo muy diferente: una pequeña banda clara en B y una pequeña banda oscura en C, es decir, las bandas de Mach. Éstas se representan en la figura 2.43c, la cual muestra lo que en realidad percibimos a través de las dos franjas. Es importante recordar que las bandas que ve en la figura 2.43a, las cuales se indican gráficamente en la figura 2.43c, son ilusiones que, al igual que los "fantasmas" de la cuadrícula de Hermann, la inhibición lateral crea.

DEMOSTRACIÓN

Creación de bandas de Mach por medio de sombras

En la figura 2.43 creamos bandas de Mach con franjas grises. Usted también puede generar bandas de Mach proyectando una sombra, como se observa en la figura 2.44. Al hacerlo, verá una banda de Mach oscura cerca del borde de la sombra y una clara al otro lado del borde. Con frecuencia, es más difícil ver la banda clara que la oscura. ●

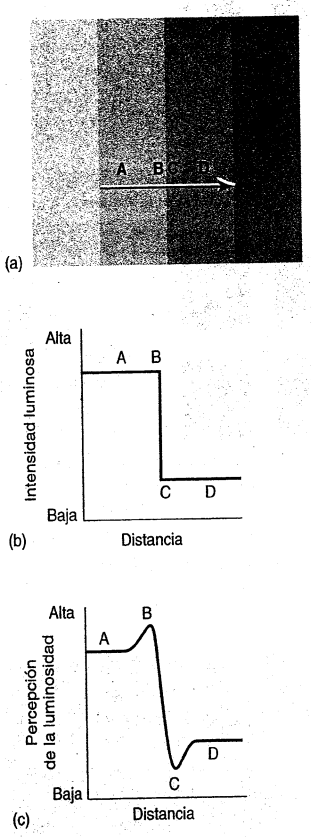


Figura 2.43
(a)Bandas de Mach en un contorno. Apenas a la izquierda del contorno, cerca de B, es posible percibir una tenue banda clara, y justo a la derecha, en C, se aprecia una oscura. (b) Gráfica que muestra la distribución física de la intensidad de la luz medida con un exposímetro. (c) Gráfica que muestra el efecto perceptual descrito en (a). El pico B de la curva señala la banda de Mach clara, mientras que el valle C indica la banda oscura. Observe que estas irregularidades no se encuentran en la distribución física de la intensidad de (b).

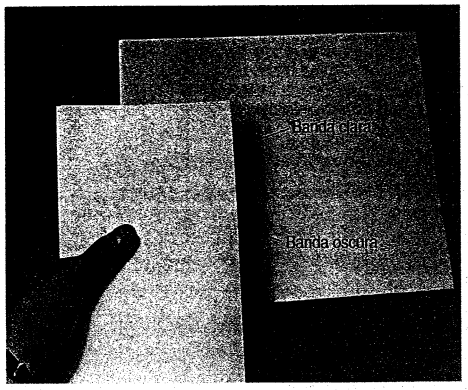


Figura 2.44
Técnica de la proyección de sombras para observar las bandas de Mach. Ilumine una hoja blanca con su lámpara de escritorio y proyecte una sombra con otra hoja.

El circuito hipotético de la figura 2.45 muestra cómo la inhibición lateral genera las bandas ilusorias de Mach. En él usamos el mismo razonamiento que para la cuadrícula de Hermann. Cada uno de los seis receptores del circuito envía señales a las células bipolares, y cada célula bipolar envía inhibición lateral a sus vecinas de ambos lados. Los receptores A, B y C reciben una iluminación intensa, en tanto que de D, E y F reciben una tenue. Esto es lo que ocurriría si iluminásemos por igual los seis receptores y luego proyectaramos una sombra sobre D, E y F.

Supongamos que los receptores A, B y C generan respuestas de 100 y de D, E y F de 20, como se muestra en la figura 2.45. Sin inhibición, tanto A, B y C, como D, E y F envían las mismas respuestas a sus células bipolares. Si la percepción estuviera determinada sólo por estas respuestas, veríamos una barra brillante de igual intensidad a lo largo del área cubierta por los receptores A, B y C y una barra tenue, también uniforme, en el área que comprenden D, E y F. Ahora bien, podemos mostrar, mediante el cálculo siguiente, que la inhibición lateral modifica las respuestas iniciales para producir un efecto fisiológico que tiene como resultado la percepción de las bandas de Mach:

1. Comience con la respuesta inicial de cada célula bipolar: 100 para A, B y C y 20 para D, E y F.

2. Determine la cantidad de inhibición que recibe cada célula bipolar de su vecina de cada lado. Ahora bien, supongamos que cada célula envía a

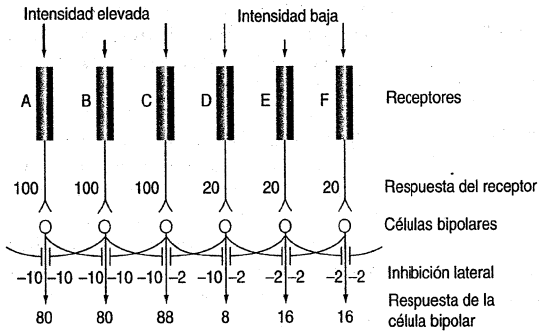


Figura 2.45
Circuito para explicar el efecto de la banda de Mach que tiene como base a la inhibición lateral. El circuito opera como el que se empleó para la cuadrícula de Hermann de la figura 2.42, en el que cada célula bipolar envía inhibición a sus vecinas. Si sabemos la salida inicial de cada receptor y la cantidad de inhibición lateral, podemos calcular la salida final de los receptores. (Véase el texto para una descripción del cálculo.)

su vecina una inhibición igual a un décimo de su respuesta inicial. De acuerdo con esto, las células A, B y C enviarían 100 × 0.1 = 10 unidades de inhibición a sus vecinas, en tanto que las células D, E y F enviarían 20 × 0.1 = 2 unidades.

3. Encuentre la respuesta final de cada célula restando la cantidad de inhibición de la respuesta inicial. Recuerde que cada célula recibe la inhibición de sus vecinas de cada lado (en este caso suponemos que la célula A recibe 10 unidades de inhibición de un receptor invisible a su izquierda y que F recibe dos unidades del receptor a su derecha, que tampoco se ve). A continuación tenemos los cálculos para cada célula:

   Célula A: respuesta final = 100 – 10 – 10 = 80

   Célula B: respuesta final = 100 – 10 – 10 = 80

   Célula C: respuesta final = 100 – 10 – 2 = 88

   Célula D: respuesta final = 20 – 10 – 2 = 8

   Célula E: respuesta final = 20 – 2 – 2 = 16

   Célula F: respuesta final = 20 – 2 – 2 = 16

La gráfica de estas respuestas neuronales en la figura 2.46 se parece a la de la figura 2.43c, en la cual hay un aumento de brillantez en el lado claro del borde de C y una disminución en el lado oscuro de D. La inhibición lateral de nuestro circuito ha creado un patrón neuronal parecido a las "bandas de Mach" que percibimos. Probablemente un circuito como éste, pero mucho más complejo, genera las bandas de Mach que vemos.

Hemos demostrado cómo la inhibición lateral puede participar en la determinación de nuestra percepción de los fantasmas grises en la cuadrícula de Hermann y de las bandas de Mach claras y oscuras. Sin embargo, la inhibición lateral no puede explicar todas nuestras percepciones de luminosidad y oscuridad. Es posible apreciar la dificultad de usar la inhibición lateral para explicar algunas percepciones que involucran luz y oscuridad, por medio de un fenómeno llamado contraste simultáneo, el cual se explicó en alguna ocasión como inhibición lateral.

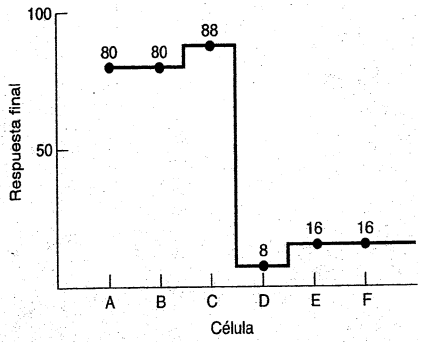


Figura 2.46
Gráfica de la respuesta final de receptor calculada para el circuito de la figura 2.45. El pico C y el valle D corresponden a las bandas clara y oscura de Mach.

Inhibición lateral y contraste simultáneo

El **contraste simultáneo** ocurre cuando nuestra percepción de la brillantez o color de un área es afectada por la presencia de un área adyacente o periférica.

DEMOSTRACIÓN

Contraste simultáneo

Al observar los dos cuadrados centrales de la figura 2.47, el de la izquierda parece mucho más oscuro que el de la derecha. En una tarjeta o en un papel, perfore dos orificios a cinco centímetros de distancia; colóquelos sobre los cuadrados y compare lo que ve a través de ellos. ●

Quizá en esta demostración se haya sorprendido al ver que ambos cuadrados, aunque se ven diferentes cuando se aprecia todo el conjunto, parecen iguales cuando los ve a través de los orificios. Este efecto se denomina **contraste simultáneo de brillantez** rodear una zona con otra más clara o más oscura cambia su apariencia. Con base en los resultados de la demostración anterior, podemos decir que el contraste simultáneo de brillantez se debe al fondo que rodea a los cuadrados centrales, pero ¿cuál es el mecanismo fisiológico detrás de este efecto?

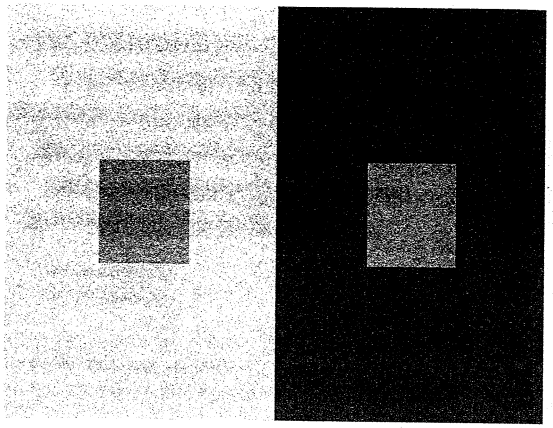


Figura 2.47
Contraste simultáneo. Los dos cuadrados del centro reflejan la misma cantidad de luz en sus ojos, pero se ven diferentes a causa del contraste simultáneo.

En el diagrama de la figura 2.48 se explica el contraste simultáneo basado en la inhibición lateral. El tamaño de las flechas indican la cantidad de inhibición lateral que la células bajo las áreas periféricas enviarían a las células bajo los cuadrados centrales. Debido a que las células que reciben las señales de los receptores bajo el contorno de la izquierda reciben una estimulación intensa, envían una gran cantidad de inhibición hacia las células en el centro (flechas grandes). Como las células que reciben señales de los receptores bajo el contorno derecho reciben una estimulación menos intensa, envían sólo una pequeña cantidad de inhibición a las células en el centro (flechas pequeñas). Y dado que las células bajo el cuadrado izquierdo reciben más inhibición que las células bajo el cuadrado derecho, su respuesta decrece más, disparan menos que las células bajo el cuadrado derecho, y el cuadrado izquierdo parece en consecuencia más oscuro. Esta explicación basada en la inhibición lateral es coherente y algunos investigadores la aceptan todavía. Sin embargo, presenta algunos problemas (Albright, 1994).

Un problema con la explicación del contraste simultáneo en términos de la inhibición lateral es que esperaríamos que la inhibición fuese más fuerte en los bordes de los cuadrados centrales y que se hiciera más débil hacia los centros de los cuadrados; pero los cuadrados centrales parecen iguales del borde hacia centro.

Sin embargo, el mayor problema lo plantean demostraciones como las de las figuras 2.49 y 2.50. La primera de ellas se denomina la **cruz de Benary** (Benary, 1924). El triángulo B parece ligeramente más claro que el triángulo A, aunque ambos reflejan la misma cantidad de luz y están rodeados por la misma cantidad de oscuridad y de luz. Ambos triángulos deberían recibir la misma cantidad de inhibición lateral, pero lucen diferentes.

La figura 2.50 ilustra un efecto aún más fuerte, llamado **ilusión de White** (White, 1981). Este efecto

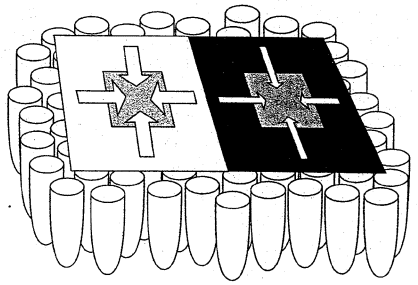


Figura 2.48
Modo en que se ha utilizado a la inhibición lateral para explicar el efecto de contraste simultáneo. Véase la explicación en el texto.

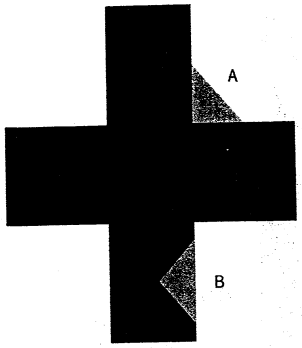


Figura 2.49
La cruz de Benary. Véase la explicación en el texto.

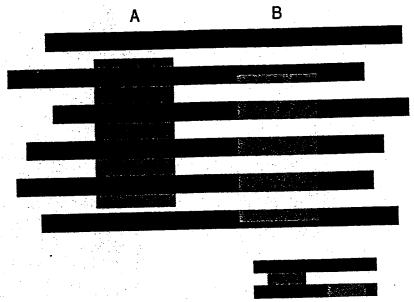


Figura 2.50
Ilusión de White. Véase la explicación en el texto. (Tomado de White, 1981).

se presenta como un rectángulo gris claro (rectángulo B) y un rectángulo gris oscuro (rectángulo A), pero en realidad las barras que crean cada rectángulo reflejan exactamente la misma cantidad de luz. Usted puede hacer la prueba cubriendo todas las barras horizontales, salvo una, en cada rectángulo. Cuando lo haga, verá que lucen igual.

Veamos esta demostración en términos de lo que la inhibición lateral predeciría. Las células estimuladas por las barras del rectángulo B reciben mucha inhibición lateral de las áreas blancas en los bordes, que las hace parecer más oscuras. Las células estimuladas por la barras del rectángulo A reciben menos inhibición debido a las áreas negras de los bordes, por lo que deberían aparecer más claras. Sin embargo, como puede ver, sucede lo contrario. Las áreas que reciben mayor inhibición lucen más claras. Es evidente, por tanto, que la inhibición lateral no puede explicar la ilusión de White.

Lo que sucede en este caso, de acuerdo con Alan Gilchrist y sus colegas (1999), es que nuestra percepción de la luminosidad opera de acuerdo con el principio de pertenencia, el cual afirma que la apariencia de un área es influida por la parte del contorno a la cual dicha área parezca pertenecer. Por ejemplo, en la cruz de Benary el triángulo B "pertenece" a la cruz oscura porque se localiza dentro de ella, pero el triángulo A "pertenece" al área blanca fuera de la cruz. Por ende, la cruz oscura hace que el triángulo B parezca más claro y el fondo claro hace que el triángulo A parezca más oscuro. La ilusión de White trabaja de la misma manera ya que el rectángulo B "pertenece" a las barras oscuras y el rectángulo A "pertenece" al fondo blanco.

Sea que esta idea de pertenencia se mantenga o no para otros tipos de demostraciones, no hay duda de que algún mecanismo diferente a la inhibición lateral está involucrado en la cruz de Benary, la ilusión de White y muchas otras demostraciones (véase Adelson, 1993; Knill y Kersten, 1991; Williams, McCoy y Purues, 1998). Contrario a lo que alguna vez pensaron los investigadores de la percepción, el mecanismo detrás de muchos efectos de contraste parece basarse, no en la retina, sino corriente arriba, probablemente en la corteza, aunque en este punto no sabemos de qué mecanismo fisiológico se trata.

Parece entonces que el procesamiento neuronal en la retina ayuda a determinar, tanto algunas de las propiedades de la visión con bastones y conos, como probablemente la percepción de la luminosidad de los bordes (como en el efecto de la banda de Mach). Aunque la inhibición desempeña una función muy importante en la percepción, no es sorprendente que haya percepciones que no puedan explicarse únicamente a partir de lo que sucede en la retina. Debe realizarse un mayor procesamiento antes que la percepción ocurra y, como veremos en los capítulos 3 y 4, dicho procesamiento tiene lugar más adelante en el sistema visual, en el área receptora visual de la corteza y más allá.

EXPLORACIÓN CEREBRAL

Más allá de la información en la retina

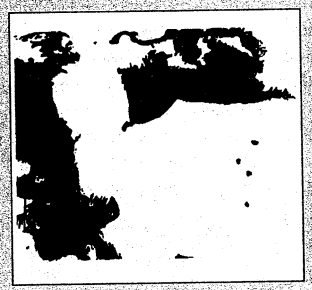
¿Qué son los dibujos en las figuras A y B? Después que haya considerado esta pregunta por un momento, vaya a la figura en la página 73 para encontrar algunos indicios.

¿Encuentra que su percepción cambió a partir de la información proporcionada en la figura de la página 73? A muchos les resulta difícil percibir la figura A como una vaca o ver la B como un objeto tridimensional. Sin embargo, la información adicional proporcionada por los dibujos en la figura de la página 73 no sólo hace que la gente cambie sus percepciones, sino que les hace más difícil regresar a sus percepciones originales.

El efecto que usted observó de la conversión del objeto en blanco y negro de la figura B a un objeto tridimensional, después de ver la segunda versión, ha sido estudiado de manera fisiológica mediante la imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf) de C. Moore y S. A. Engel (1999). Estos autores estudiaron dos áreas en el lóbulo occipital de la corteza que sabían que respondían bien a las formas tridimensionales. Primero midieron en esas áreas la respuesta de la IRMf hacia las formas en blanco y negro, como la que aparece con formas planas en la figura B. Luego mostraron a sus sujetos las versiones sombreadas de esas formas (ver página 73), las cuales cambiaron su interpretación de las formas en blanco y negro, pues las vieron después como volúmenes tridimensionales.

Al medir de nuevo la respuesta de la IRMf a las formas en las figuras A y B, la respuesta del cerebro fue mayor que cuando se interpretó que las formas eran planas. Por tanto, aunque la imagen retiniana permaneció exactamente igual, las respuestas a esos patrones cambiaron porque el procesamiento generado por la experiencia del observador cambió la manera en que se interpretaron las formas. Este experimento demuestra que el patrón de estimulación en la retina es apenas el punto de partida para la percepción y que el procesamiento posterior puede influir tanto en las percepciones como en las respuestas fisiológicas.

Otra forma de describir este resultado es a partir de la función del "conocimiento" en el proceso perceptual (figura 1.2). El conocimiento que se obtuvo al ver las representaciones tridimensionales de la página 73 proporciona información para el procesamiento descendente que modifica, tanto nuestra percepción de las formas de las figuras A y B, como el modo en que el cerebro responde a ellas.



A



B

¿Qué son estas dos figuras?

Lo Indirecto de la Percepción

Recuerde la interrogante que planteamos al inicio del capítulo 1 sobre cómo cree que sería su experiencia si perdiera todos sus sentidos. Nuestra respuesta fue que no tendría experiencia alguna porque la percepción es lo que nos vincula con el entorno. Pero la percepción no sólo nos vincula con el entorno, sino que nos da la sensación de que estamos en contacto directo con él. Retiro la mirada del texto y visualizo una taza de café, hecha de cartón, en la mesa justo enfrente de mí. Sé dónde está la taza, por lo que puedo alcanzarla con facilidad, y mientras la tomo siento la textura del cartón en mis dedos. Cuando bebo el café puedo sentir el calor, el sabor, el olor y el líquido en mi lengua.

Pero, por mucho que sienta que todas esas experiencias se deben a mi contacto directo con la taza de café y el líquido en ella, sé que esta sensación de experiencia directa es en buena medida una ilusión. La percepción, como veremos a lo largo de este texto, es un proceso indirecto.

Ya hemos visto este último aspecto al estudiar la visión. Veo la taza a causa, no de algún contacto directo con ella, sino de la luz que refleja en mis ojos. Cuando esta luz se transforma en electricidad, mi experiencia visual de la taza depende de la forma en que las neuronas en el sistema visual procesan dicha electricidad.

Usted puede decir, "De acuerdo, la visión puede ser indirecta" pero, "¿qué hay acerca de las percepciones de calor y textura que ocurrieron al tomar la taza? ¿No estaban sus dedos en contacto directo con ella?" La respuesta a esta pregunta es, sí, es cierto que mis dedos estaban en contacto físico directo con la taza, pero mi percepción del calor del café y la textura del cartón se debió a la estimulación de los receptores sensibles a la temperatura y a la presión que se encuentran en mis dedos. Estos receptores tradujeron la temperatura y la presión en impulsos eléctricos, de manera similar a como la energía luminosa que causa la visión se traduce en impulsos eléctricos.

El olfato y el gusto también implican mayor contacto físico que la visión, porque esas experiencias se disparan cuando las sustancias químicas del café hacen contacto directo con los sitios receptores en la nariz y la lengua. Pero, dejando a un lado el contacto físico de las moléculas con los sitios receptores, podemos afirmar que la experiencia del gusto y del olfato es aún resultado del procesamiento de las señales eléctricas en el sistema nervioso.

Lo mismo sucede con la audición. La presión de las ondas de aire que se transmiten a través de éste causan vibraciones en los receptores dentro del oído. Esas vibraciones generan las señales eléctricas que nuestro sistema auditivo usa para crear la experiencia del sonido.

Lo sorprendente de la percepción es que, a pesar de su carácter indirecto, parece muy real. Y es real en el sentido de que nuestras percepciones por lo regular nos proporcionan información exacta acerca de lo que está a la distancia o de lo que pasa bajo nuestra nariz o nuestros dedos. Pero en todos estos casos, la información es generada por las acciones de los receptores que cambian la estimulación ambiental en señales eléctricas que, a la larga, en algún lugar del cerebro, crean nuestras impresiones sensoriales del ambiente.

TABLA SINÓPTICA 2.2

Procesamiento neuronal por convergencia

La convergencia ocurre cuando una serie de neuronas hace sinapsis en una sola neurona. En general, los bastones convergen mucho más que los conos, y esta diferencia en la convergencia conlleva consecuencias perceptuales. La elevada convergencia de los bastones da por resultado una mayor suma espacial, la cual conduce a una mayor sensibilidad, en la oscuridad, de la visión con bastones en comparación con la de conos. La baja convergencia de los conos es en parte responsable de la mayor agudeza visual de éstos en comparación con los bastones.

Procesamiento neuronal por excitación e inhibición

Los circuitos neuronales están formados por una serie de neuronas interconectadas. Cuando la convergencia, la excitación y la inhibición se combinan, los circuitos procesan la información de tal manera que hacen que las neuronas individuales respondan mejor a las propiedades específicas de un estímulo, como la línea de una longitud particular.

Campos receptivos

El campo receptivo de una neurona del sistema visual es el área de la retina que, cuando es estimulada, influye en la tasa de disparo de la neurona. Las células ganglionares tienen campos receptivos centro-periferia, lo que ocasiona una respuesta excitatoria cuando se estimula el centro y una respuesta inhibitoria cuando se estimula la periferia. En otras células, el centro puede ser inhibitorio y la periferia puede ser excitatoria.

Inhibición lateral

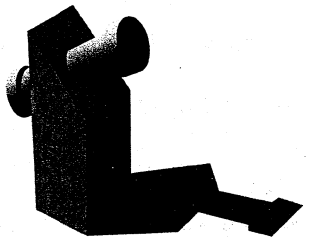
Se ha estudiado la inhibición lateral (la emisión de inhibición de señales a través de la retina) por medio de experimentos clásicos en el *Limulus*. En ellos se muestra la forma en que la estimulación de los receptores en un lugar de la retina puede influir en la respuesta de las neuronas en otro lugar. La inhibición lateral puede explicar efectos perceptuales como el oscurecimiento en las intersecciones de la cuadrícula de Hermann y las bandas ilusorias de Mach en los bordes entre las áreas claras y oscuras. Sin embargo, la inhibición lateral no puede explicar otros fenómenos perceptuales como el contraste simultáneo, el cual involucra la percepción de la luz y la oscuridad. Estas propiedades implican un procesamiento de orden superior.

Lo indirecto de la percepción

Aunque tenemos la sensación de estar en contacto directo con el ambiente, este sentimiento es una ilusión puesto que todo lo que percibimos está determinado, de manera indirecta, por la transformación de los estímulos ambientales en señales eléctricas y por la transformación de estas señales en una experiencia consciente.



A



B

Estas figuras acompañan a las del recuadro de "Exploración del cerebro".

Preguntas de Estudio

1. ¿Cuáles son las dos respuestas al problema de que en condiciones de iluminación tenue no podemos ver el color y los detalles aparecen con menor claridad? (36)
2. ¿Por qué decimos que la percepción es el resultado de transformaciones? (36)

El estímulo para la visión y la estructura del sistema visual

La luz: el estímulo para la visión

3. ¿Qué es el espectro electromagnético? (37)
4. ¿Qué parte del espectro electromagnético es el estímulo para la visión? (37)
5. ¿Cuáles son las dos maneras diferentes en que podemos describir la luz? (39)

El sistema visual

6. ¿Cuáles son las principales divisiones del sistema visual? (39)
7. ¿Dónde se encuentra el área receptora visual primaria y cómo se llama? (39)
8. ¿Cómo se denominan las áreas corticales visuales fuera del área receptora visual primaria? (39)
9. ¿Cuáles son los dos tipos de receptores visuales? (40)
10. ¿Cuáles son los cuatro tipos de células en la retina, además de los receptores? (40)
11. ¿Los axones de qué tipo de neuronas abandonan el ojo? ¿Qué nervio forman? (40)

Las primeras transformaciones: luz, receptores y electricidad

La luz es reflejada en el ojo y enfocada en la retina

12. ¿Cuáles son los dos elementos de enfoque del ojo? (40)
13. ¿Qué elemento de enfoque explica la mayor parte del poder de enfoque del ojo? (40)
14. ¿Cuál elemento de enfoque puede cambiar su forma? (42)
15. ¿Cómo se enfoca en la retina la luz que se refleja de un objeto lejano? ¿Qué sucede cuando acercamos el objeto? (42)
16. ¿Cómo hace el ojo para poner en foco la imagen de un objeto cercano? (42)
17. ¿Qué es el poder de enfoque? ¿Qué es la acomodación? Al darse la acomodación, ¿qué sucede con la forma del cristalino? ¿Qué es el punto cercano? ¿Qué es la presbiopía? (42)

La luz estimula los bastones y los conos

18. En forma y distribución, ¿cómo difieren los bastones y los conos en la retina? (44)
19. ¿Qué es la fóvea? ¿Qué es la retina periférica? ¿Cuál es el área de la retina que sólo contiene conos? ¿Qué porcentaje de los conos de la retina se encuentra en esta área? ¿Dónde se hallan la mayoría de los conos? (44)
20. ¿Por qué los bastones y los conos se orientan en contra de la luz? ¿Qué "problema" crean los receptores que se orientan hacia atrás y cómo lo resuelve el ojo? (45)
21. ¿Qué es el punto ciego? (45)
22. Mencione tres razones de que no estemos habitualmente conscientes del punto ciego. (45)
23. ¿Dónde se localizan los pigmentos visuales en los receptores? (46)
24. Describa la estructura de la molécula de los pigmentos visuales. ¿Qué parte es sensible a la luz? ¿Qué pasa cuando esta parte absorbe la luz? (46)
25. Describa el experimento psicofísico de Hecht, Shlaer y Pirenne. ¿Qué demostraron acerca de la sensibilidad del ojo a la luz? Con base en estos descubrimientos, ¿qué podemos concluir sobre el efecto de la isomerización de una molécula de pigmento visual? (46)
26. Describa la cascada de enzimas y su función en la transducción. (48)

Pigmentos visuales y percepción

27. ¿Qué es la adaptación a la oscuridad? (49)

Adaptación a la oscuridad de bastones y conos

28. Describa la curva de adaptación a la oscuridad. ¿Cuántas etapas presenta? (49)

29. Explique cómo se mide la curva de adaptación a la oscuridad y cómo se emplea este procedimiento para demostrar (a) que la curva tiene dos fases, (b) que la primera parte de la curva se debe a la adaptación de los conos y (c) que la segunda parte se debe a la adaptación de los bastones. (49)
30. Durante el proceso de adaptación a la oscuridad, ¿cuándo comienzan a adaptarse los bastones? ¿Cuándo los conos? (51)
31. ¿Cuándo sobrepasa la sensibilidad de los bastones a la de los conos? ¿Qué es la ruptura de bastones y conos? (51)
32. ¿Qué es la decoloración del pigmento visual? ¿Qué es la regeneración del pigmento visual? ¿Qué estructura del ojo se necesita para la regeneración del pigmento visual? (52)
33. Compare las tasas de regeneración del pigmento visual de los conos y de los bastones. ¿Cuál es su relación con la curva de adaptación a la oscuridad? (52)

Sensibilidad espectral de los bastones y conos

34. ¿Qué es la sensibilidad espectral? (52)
35. ¿Cómo se determina la sensibilidad espectral por medio de luces monocromáticas? (52)
36. ¿Cuál es la relación entre la sensibilidad y el umbral? (52)
37. ¿Cómo medimos la curva de sensibilidad espectral de los conos? ¿Cómo se mide la de los bastones? (52)
38. Explique el efecto de Purkinje. ¿Qué longitudes de onda se vuelven más sensibles en relación con otras cuando, al acercarse el crepúsculo, tiene lugar el efecto de Purkinje? (53)
39. ¿Qué muestra la gráfica del espectro de absorción? (53)
40. ¿Qué resulta de comparar el espectro de absorción del pigmento visual de los bastones con su curva de sensibilidad espectral? (53)
41. ¿Cuáles son los tres tipos de pigmentos de los conos? (54)

Procesamiento neuronal por convergencia

42. Mencione una de las formas en que ocurre el procesamiento neuronal (54)

La convergencia de las señales de bastones y conos

43. ¿Qué es la convergencia? (54)
44. Compare la convergencia en los bastones y los conos. (54)
45. ¿Cuáles son dos diferencias en la percepción que se asocian con las diferencias en la convergencia de los bastones y los conos? (55)

Los bastones son más sensibles que los conos en la oscuridad

46. Describa cómo las diferencias en la convergencia de los conos y los bastones de la figura 2.28 explican la gran sensibilidad de estos últimos . (55)
47. ¿Qué es la suma espacial? ¿Cómo se compara la suma espacial de los bastones y los conos? (57)

Los conos producen una mejor visión de los detalles que los bastones

48. ¿Por qué es necesario escudriñar los rostros en una multitud para reconocer un rostro en particular? (57)
49. ¿Qué es la agudeza visual? ¿Qué sistema de receptores presenta la mejor agudeza, el de los bastones o el de los conos? (57)
50. Describa cómo se explican las diferencias en la agudeza visual de los bastones y los conos con base en las diferencias en sus conexiones. (58)

Procesamiento neuronal por excitación e inhibición

51. ¿Qué es un circuito neuronal?

Introducción a los circuitos neuronales

52. Compare la respuesta de tres circuitos a un punto luminoso cuya longitud aumenta hasta convertirse en una franja de luz: (a) circuito lineal; (b) circuito con convergencia; (c) circuito con convergencia e inhibición. (59)
53. ¿Qué información proporciona el circuito (c), con convergencia e inhibición, acerca de las propiedades del estímulo? (60)

Introducción a los campos receptivos

54. Presentar estímulos en una pantalla a un gato o un mono equivale a presentarlos a _____ (60)
55. ¿Qué es el campo receptivo de una neurona? ¿Dónde se localiza el campo receptivo de las células ganglionares de la retina y cómo están dispuestas las áreas excitatoria e inhibitoria? (61)
56. ¿Qué es el campo receptivo centro-periferia? (62)

57. Explique el antagonismo centro-periferia y el modo en que influye en la activación de las células ganglionares del gato. (62)
58. Realice el dibujo de un circuito neuronal que tenga como resultado un campo receptivo centroperiferia. (62)

Inhibición lateral

59. ¿Por qué Hartline y sus colegas eligieron al Limulus para sus experimentos? (63)
60. Describa el experimento de Hartline. ¿Cómo afecta la inhibición lateral al disparo neuronal? (63)

Procesamiento neuronal y percepción

Inhibición lateral y la cuadrícula de Hermann

61. ¿Qué ilusión ocurre en la cuadrícula de Hermann? (64)
62. ¿De qué forma la inhibición lateral explica esta ilusión? (64)

Inhibición lateral y las bandas de Mach

63. ¿Cuál es el efecto de las bandas de Mach? ¿Por qué decimos que es una ilusión? (Asegúrese de que entiende la diferencia entre la distribución de la intensidad en la representación de las bandas y la percepción que el observador tiene de ella.) (66)
64. Si cuenta con la respuesta inicial de los receptores y la cantidad de inhibición que cada uno envía a sus vecinos, calcule la respuesta final del circuito de la figura 2.45. (67)

Inhibición lateral y contraste simultáneo

65. ¿Qué es el contraste simultáneo? ¿Qué es el contraste simultáneo de brillantez? (68)
66. ¿De qué manera se ha empleado a la inhibición lateral para explicar el contraste simultáneo? (69)
67. ¿Cuáles son dos de los problemas de la explicación que hace la inhibición lateral del contraste simultáneo? (69)
68. ¿Qué es la cruz de Benary? ¿Por qué resulta difícil explicar la brillantez de los triángulos con base en la inhibición lateral? (69)
69. ¿Qué es la ilusión de White? ¿Por qué resulta difícil explicar la brillantez de los rectángulos con base en la inhibición lateral? (69)
70. ¿Qué es el principio de pertenencia y cómo se ha aplicado a las ilusiones de Benary y White? (70)
71. ¿Qué podemos concluir acerca de la función de la inhibición lateral en la determinación del contraste? (70)

Exploración cerebral: más allá de la información de la retina

72. ¿En qué condiciones la IRMf cambia para ilustraciones como las de la página 71? (71)
73. ¿Qué nos revelan los resultados de la IRMf sobre las funciones de la imagen retiniana y los procesos de orden superior en la percepción? (73)

Entre sentidos: lo indirecto de la percepción

74. La percepción nos da la sensación de que estamos en contacto _____ con el ambiente. (72)
75. ¿Por qué decimos que la percepción es sobre todo un proceso indirecto? (72)
76. ¿Por qué la percepción es indirecta incluso en sentidos como el tacto en el que hacemos contacto físico directo con el estímulo? (72)

3

EL NÚCLEO GENICULADO LATERAL Y LA CORTEZA ESTRIADA

ESQUEMA TEMÁTICO

Flujo de información y organización en el núcleo geniculado lateral

Procesamiento de información en la corteza estriada (V1)

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO: El efecto oblicuo en la corteza estriada

Organización de la corteza estriada

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN
Crianza selectiva para la orientación

ENTRE SENTIDOS: Mapas y columnas

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿De qué manera los objetos del entorno representan las señales eléctricas de las neuronas? (78)
- ¿Existe en el cerebro un "cuadro" eléctrico de los objetos parecidos a la imagen de éstos en la retina? (99)
- ¿Qué le sucede al sistema visual de un animal si se le cría en un ambiente anormal en el que sólo se le expone a horizontales o verticales? (100)

En el capítulo 2 describimos el inicio del proceso perceptual en la retina. Podemos resumir este proceso de la siguiente forma: se forma una imagen en la retina; la luz, en un patrón que ilumina a algunos receptores de manera intensa y a otros tenue, es absorbida por las moléculas del pigmento visual que se agrupan en los segmentos externos de los conos y bastones. Las reacciones químicas de los segmentos externos transducen la luz en señales eléctricas que, a medida que se desplazan por la retina, interactúan, se excitan, se inhiben y llegan, a la larga, a las células ganglionares, las cuales, debido a este procesamiento, tienen campos receptivos centro-periferia en la retina. Los axones de las células ganglionares abandonan la parte posterior del ojo, convirtiéndose cada uno en una fibra del nervio óptico.

Nuestro objetivo en este capítulo consiste en estudiar qué sucede con las señales en estas fibras mientras viajan al núcleo geniculado lateral (NGL) en el tálamo y luego al área receptora visual en la corteza (véanse las figuras 2.3 y 2.4). Antes de que reco-

rramos las trayectorias visuales hacia el NGL, consideremos la figura 3.1, la cual muestra un árbol que se ha transformado en señales eléctricas en las fibras de las células ganglionares del nervio óptico.

En este capítulo empezaremos por responder a la pregunta: "¿De qué manera las señales neuronales representan al árbol o a cualquier otro objeto?" Aunque sabemos que en el nervio óptico existe información que representa al árbol, esta información se encuentra en estado bruto, pues hay que recordar que las fibras del nervio óptico tienen campos receptivos centro-periferia, por lo que responden mejor a pequeños puntos de luz. Resulta difícil decir cómo el árbol es representado por esta actividad; sin embargo, la información tiene que estar en algún lado, de otra forma no podríamos percibirlo.

Para resolver el problema de encontrar al árbol en las señales eléctricas del nervio óptico, el sistema visual procesa dichas señales en el núcleo geniculado lateral, la corteza visual y en otras áreas de la corteza. Conforme avancemos hacia el NGL y la corteza visual, apreciaremos la forma en que el sistema visual realiza este procesamiento. Empezaremos con el momento en que las señales del nervio óptico llegan al NGL.

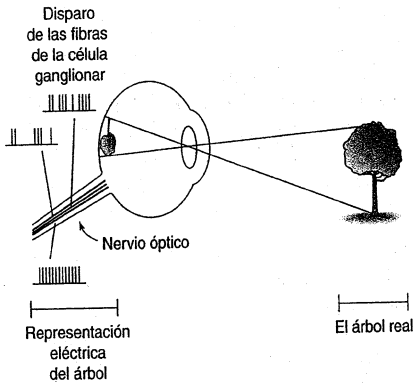


Figura 3.1
Los receptores transforman este árbol en señales eléctricas que luego son transmitidas fuera del ojo en las fibras del nervio óptico. En alguna parte de las señales del nervio óptico se encuentra la información que representa al árbol.

Flujo de información y organización en el núcleo geniculado lateral

¿Qué sucede con la información que llega al núcleo geniculado lateral? Una forma de responder esta pregunta es mediante un registro de las neuronas del NGL y la determinación de cómo lucen sus campos receptivos. Al hacerlo, encontramos que las neuronas del NGL tienen la misma configuración centro-periferia que las células ganglionares de la retina (véase la figura 2.36). Al parecer la función principal del NGL no es crear nuevas propiedades del campo receptivo, sino regular la información neuronal conforme ésta fluye de la retina a la corteza visual (Casagrande y Norton, 1991; Humphrey y Saul, 1994).

Flujo de información en el núcleo geniculado lateral

El NGL no sólo recibe señales de la retina y luego las transmite a la corteza. La figura 3.2 muestra lo complejo de este proceso. Noventa por ciento de las fibras

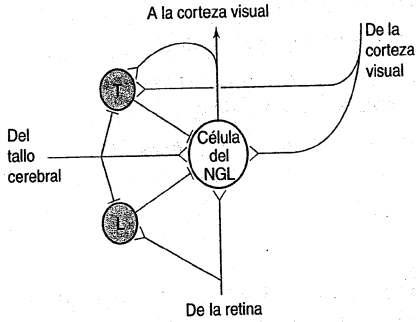


Figura 3.2
Entrada y salida de información de una neurona del NGL. Además de las señales que vienen de la retina por medio del nervio óptico, esta neurona también recibe señales de la corteza, de un núcleo en otra parte del tálamo (T), de otra neurona del NGL (L) y del tallo cerebral. Las sinapsis excitatorias se indican con Y y las inhibitorias con T. (Adaptado de Kaplan, Mukherjee y Shapley, 1993.)

del nervio óptico llega al NGL. (El otro 10 por ciento viaja al colículo superior, una estructura involucrada en el control de los movimientos oculares). No obstante, estas señales no son las únicas que llegan al NGL. El NGL también recibe señales de la corteza, del tallo cerebral, de otras neuronas en el tálamo (T) y de otras neuronas en el NGL (L). En consecuencia, el NGL recibe información de muchas fuentes, incluso de la que proviene de la corteza y luego envía su salida a la misma.

La figura 3.3 indica la cantidad de flujo entre la retina, el NGL y la corteza. Note que 1) el NGL recibe más entradas de la corteza que de la retina (Sherman y Koch, 1986; Sitito, 1994; Wilson, Friendlander y Sherman, 1984) y 2) la señal más pequeña es la que va del NGL a la corteza. Por cada 10 impulsos nerviosos que recibe el NGL de la retina, envía sólo cuatro a la corteza. Esta disminución en los disparos del NGL sugiere que uno de sus propósito ses regular la información neuronal que fluye de la retina a la corteza.

Sin embargo, el NGL no sólo regula la información que fluye a través de él, también la organiza. La organización de la información es importante porque constituye la base para encontrar un documento en un sistema de archivo, para localizar un libro en la biblioteca y, como veremos en este capítulo, para archivar información en diferentes estructuras del sistema visual. El NGL es un buen lugar para iniciar el análisis de la idea de organización, ya que, si bien la organización empieza en la retina, se hace más evidente en el NGL. Veremos que las señales que llegan

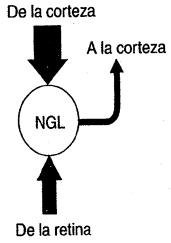


Figura 3.3
Flujo de información dentro y fuera del NGL. El tamaño de la flecha indica el tamaño de las señales.

al NGL son clasificadas y organizadas con base en el ojo del que provienen, los receptores que las generaron y el tipo de información ambiental que está representada en ellas.

Organización del ojo izquierdo y derecho

El núcleo geniculado lateral (NGL) es una estructura bilateral, lo que significa que hay un núcleo en el hemisferio izquierdo y otro en el derecho. La vista transversal de estos núcleos revela seis capas (figura 3.4 y lámina a color 1.7), cada una de las cuales recibe señales de un solo ojo. El ojo **ipsilateral** (el del mismo lado del cuerpo que el NGL) extiende sus neuronas a las capas 2, 3 y 5 del NGL, en tanto que el **ojo contralateral** (el del lado opuesto del núcleo) lo hace a las capas 1, 4 y 6. Así, cada ojo envía la mitad de sus neuronas al NGL del hemisferio izquierdo y la otra mitad al NGL del hemisferio derecho. Las señales de



Figura 3.4
Corte transversal del núcleo geniculado lateral. Así se ve el NGL cuando se le trata con un tinte que oscurece los cuerpos celulares de sus neuronas. Las zonas oscuras muestran seis capas de cuerpos celulares separadas por una franja clara. Las capas 1, 4 y 6, marcadas con la letra C, reciben la información del ojo contralateral, en tanto que las capas 2, 3 y 5, señaladas con la letra I, la reciben del ojo ipsila-teral. Véase el texto para más detalles. (Tomado de Livingstone y Hubel, 1988.)

cada ojo se clasifican en diferentes capas, por lo que la información de los ojos izquierdo y derecho se mantiene separada.

Organización como mapa retinotópico

Las fibras que llegan al NGL están organizadas de tal modo que las fibras que traen señales provenientes de una misma zona de la retina terminan en una misma zona del NGL, lo que crea un mapa de la retina en el NGL: el **mapa retinotópico**. El término retinotópico significa que a cada localización en el NGL le corresponde una ubicación en la retina. Y a localizaciones cercanas en el NGL les corresponden ubicaciones cercanas en la retina. Así, los campos receptivos de neuronas contiguas en el NGL, como las neuronas A, B, C y D de la capa 6 (figura 3.5), son adyacentes a A′, B′, C′ y D′ en la retina.

Los mapas retinotópicos no se encuentran solamente en la capa 6, sino también en las otras capas. Además se encuentran alineados unos con otros. Por ende, todas las neuronas que se hallan en la trayectoria del electrodo, la cual se indica con una línea punteada en la figura 3.5, tienen campos receptivos en el mismo sitio de la retina. La alineación de los mapas retinotópicos llevó al anatomista Gordon Walls (1953) a comparar el NGL con un sándwich y a señalar que el palillo que penetra las capas del "sándwich" del NGL toparía con neuronas que reciben, información del mismo lugar de la retina (Mollon, 1990). Se trata de una proeza de organización sorprendente: del millón de fibras ganglionares que se extiende a cada NGL, cada fibra va a la capa correcta (recuerde que las fibras de cada ojo van a capas distintas) y encuentra su camino para ubicarse junto a otras que proceden de la misma parte de la retina. Al mismo tiempo, todas las demás fibras hacen lo mismo en las otras capas del sándwich.

Organización según los tipos de células ganglionares que llegan al NGL

Tres clases de células ganglionares transmiten señales de la retina al NGL. Las **células P** (del término *parvocelular*) tienen cuerpos pequeños o medianos, responden a los estímulos sostenidos con disparos sostenidos y hacen sinapsis en las capas 3, 4, 5 y 6. Las **células M** (de *magnocelular*) tienen cuerpos más grandes, responden con ráfagas breves de disparos y

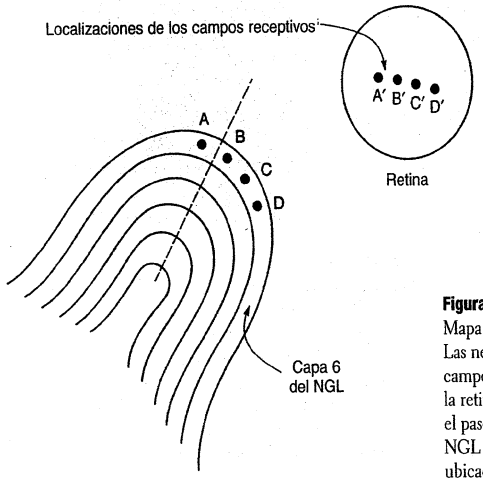


Figura 3.5
Mapa retinotópico de neuronas en el NGL.
Las neuronas en A, B, C y D de la capa 6 del NGL tienen campos receptivos localizados en A′, B′, C′ y D′ en la retina. Los campos receptivos de las neuronas que tocan el paso perpendicular de un electrodo en la superficie del NGL (línea punteada), tienen aproximadamente la misma ubicación en la retina.

hacen sinapsis en las capas 1 y 2 (tabla 3.1 y lámina a color 1.7). Hay un tercer tipo de células ganglionares, las **células K** (de *kinocelular*), pero su función no está aún bien definida (véase Casagrande, 1994).

Las capas 1 y 2, que reciben entradas de las células M, se denominan capas **magnocelulares** (o **magnas**), en tanto que las capas 3, 4, 5 y 6, que reciben entradas de las células P, se denominan capas **parvocelulares** (o **parvo**) (lámina a color 1.7). Es importante distinguir entre estas capas porque procesan diferentes tipos de información del ambiente, lo cual fue demostrado por Peter Schiller y sus colaboradores (1990), quienes determinaron los efectos conductuales de destruir las capas magnocelulares y las parvocelulares. Schiller y sus colaboradores evaluaron la conducta de monos rhesus para determinar su capacidad de percibir movimiento, patrones, formas, colores y profundidad. Luego, los anestesiaron y les inyectaron una neurotoxina llamada ácido iboténico para destruir partes de las capas magnocelulares en unos animales y partes de las parvocelulares en otros (figura 3.6). Después de recuperarse de la operación, los monos con lesiones en las capas magnocelulares habían perdido la capacidad de detectar el movimiento, mientras que aquellos con lesiones en las parvocelulares no podían percibir colores, texturas y patrones finos, así como la profundidad de objetos pequeños o muy detallados. Por lo tanto, Schiller y sus colaboradores concluyeron que las neuronas de las capas magno y parvocelulares forman dos canales: el canal de las magnocelulares envía a la corteza información acerca del movimiento, mientras que el de las parvocelulares le transmite datos sobre color, textura, forma y profundidad (tabla 3.2). En la sección siguiente veremos que, una vez que la información llega a la corteza, su procesamiento continúa por vías distintas.

Tabla 3.1
Dos tipos de células ganglionares retinianas

Tipo de célula ganglionar	Características	Destino en el NGL
Célula ganglionar M	Cuerpo celular grande, dispara en ráfagas	Capas magnocelulares (1 y 2)
Célula ganglionar P	Cuerpo celular pequeño, disparo sostenido	Capas parvocelulares (3, 4, 5 y 6)

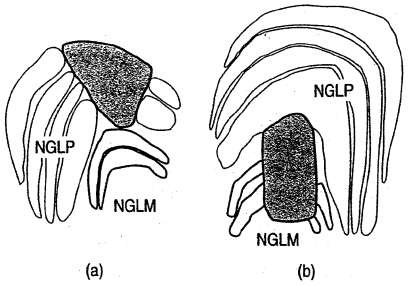


Figura 3.6
Las zonas del NGL que Schiller y sus colaboradores destruyeron aparecen sombreadas: (a) destrucción de neuronas en las capas parvocelulares (NGLP); (b) destrucción de neuronas en las capas magnocelulares (NGLM). (Tomado de Schiller, Logothetis y Charles, 1990.)

Tabla 3.2
Capas del NGL

Capa del NGL	Función
Magnocelular (1 y 2)	Movimiento
Parvocelular (3, 4, 5 y 6)	Color Textura y patrón finos Profundidad

PROCESAMIENTO DE INFORMACIÓN EN LA CORTEZA ESTRIADA (V1)

Un millón y medio de axones viajan de cada NGL al área receptora visual del cerebro denominada corteza estriada debido a la presencia de franjas blancas (estrías = rayadas), creadas por las fibras nerviosas que la recorren (Glickstein, 1988). La corteza estriada (área V1) es mucho más compleja que el NGL, pues contiene más de 250 millones de neuronas en comparación con el millón del NGL (Connolly y

Van Essen, 1984; Spear *et al.*, 1996). Al igual que el NGL, la corteza estriada está organizada en capas (figura 3.7).

Las señales en las fibras del NGL contienen información que representa características de la escena visual que van de simples cambios en la intensidad de la luz a patrones más complejos, como los rostros de las personas o la confusión visual que se presenta ante una calle urbana. La tarea de la corteza estriada es procesar esta información para que los diversos aspectos de la imagen se representen con más claridad en el disparo de neuronas individuales o de grupos de ellas. Este proceso comienza en la corteza estriada y continúa en la extraestriada, la cual describiremos en el capítulo siguiente.

La historia que hemos contado sobre la corteza estriada resulta importante porque asienta varios principios fundamentales en cuanto a la organización del sistema nervioso y su respuesta a los estímulos. Lo que verá en las secciones que siguen es que: 1) las neuronas de la corteza estriada están especializadas para responder mejor a aspectos específicos de los estímulos, como la orientación, el movimiento y el tamaño y 2) podemos demostrar esta especialización de manera fisiológica (por medio del registros de neuronas) y psicofísica (por medio de una técnica llamada adaptación selectiva). Describiremos primero cómo el registro de neuronas ha demostrado que las neuronas corticales están sintonizadas para responder mejor a orientaciones específicas, al movimiento y a la longitud.

La fisiología de las neuronas que responden a la orientación, la longitud y el movimiento

David Hubel y Torsten Wiesel iniciaron la investigación del sistema visual a finales de la década de los cincuenta. Su investigación, que se enfocó en describir la respuesta y organización de las neuronas en el núcleo geniculado lateral y en la corteza visual, culminó con el premio Nobel de fisiología y medicina en 1981.

Cuando Hubel y Wiesel comenzaron su investigación sobre la corteza, se sabía que las células ganglionares de la retina poseían campos receptivos

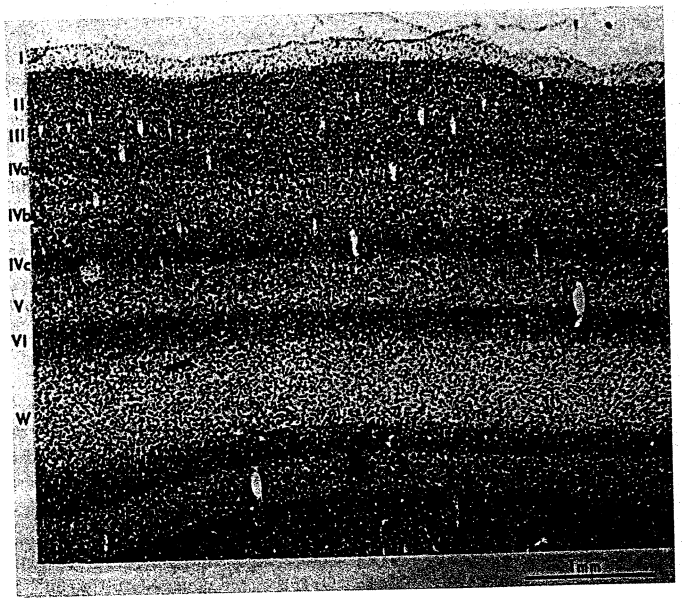


Figura 3.7
Las capas de la corteza visual. Las fibras del NGL entran por el fondo, a través de la materia blanca (W), debajo de la capa VI, y hacen sinapsis en la capa IV. (Tomado de Hubel y Wiesel, 1977.)

centro-periferia y respondían bien a los puntos luminosos. Sin embargo, cuando realizaron registros de neuronas corticales y estimularon diversas zonas del campo visual de un gato con puntos de luz que habrían causado respuestas mayores en las células ganglionares, se toparon con un gran silencio: las neuronas corticales se negaron a responder.

Después de tratar durante varias horas de suscitar respuestas corticales, Hubel y Wiesel presenciaron algo asombroso: cuando insertaban la diapositiva de un punto luminoso en el proyector, una neurona cortical "disparó como ametralladora" (Hubel, 1982). Resultó que la neurona no había respondido al punto en el centro de la diapositiva, sino a la imagen del borde de ésta que descendía por la pantalla conforme pasaba por el proyector (figura 3.8). Al darse cuenta de esto, Hubel y Wiesel cambiaron sus estímulos de puntos pequeños a líneas en movimiento y entonces pudieron suscitar las respuestas de la corteza.

Una vez que Hubel y Wiesel comenzaron a estimular la retina con líneas en movimiento al tiempo que registraban la actividad de las neuronas de la corteza, descubrieron que la mayor parte de éstas respondía mejor a los estímulos en forma de barras con determinadas orientaciones. Distinguieron tres clases de neuronas de acuerdo con el tipo de estímulo al que mejor respondían (Hubel, 1982).

Células corticales simples Las **células simples** cuentan con campos receptivos que, como los campos centro periferia, tienen zonas excitatorias e inhibitorias. Ahora bien, estas zonas están dispuestas de lado a lado, y no en la configuración centro-periferia (figura 3.9). Este ordenamiento de lado a lado significa que una célula simple responde mejor a una barra de luz con una orientación particular. La célula responde mejor cuando la barra está orientada a lo largo de la longitud del campo receptivo, como en la figura 3.9a, y responde cada vez menos a medida que la barra se aparta de la orientación óptima (figuras 3.9b y c) (Hubel y Wiesel, 1959).

Esta preferencia de las células corticales simples por las barras con orientaciones particulares se aprecia en la **curva de sintonización a la orientación** de la figura 3.10. La curva, que se determina al medir las respuestas de una célula cortical simple a barras con diversas orientaciones, muestra que ésta responde con 25 impulsos nerviosos por segundo a una barra vertical y que la respuesta disminuye conforme la barra se inclina; cuando se inclina 20 grados de la vertical, suscita apenas una respuesta pequeña (se puede apreciar la finura de esta sintonización si observa que cuando el reloj marca las 12:04, el ángulo que forman las manecillas es de 24 grados). Esta célula simple responde a las barras verticales, pero

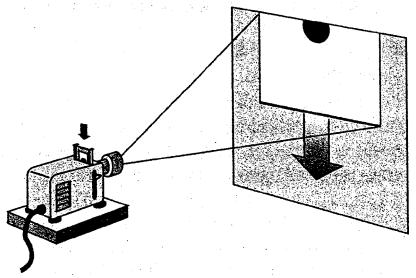


Figura 3.8
Cuando Hubel y Wiesel dejaron caer una diapositiva en su proyector, al descender, la imagen del borde de ésta disparó inesperadamente la actividad de una neurona cortical.

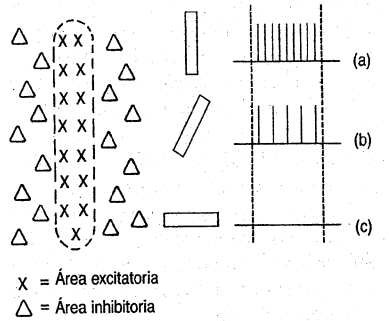


Figura 3.9
Campo receptivo de una célula cortical simple. La célula responde mejor a una franja luminosa vertical que cubre el área excitatoria del campo receptivo (a) y deja de responder bien a medida que la franja se inclina y cubre el área inhibitoria (b y c). (Adaptado de Hubel y Wiesel, 1959.)

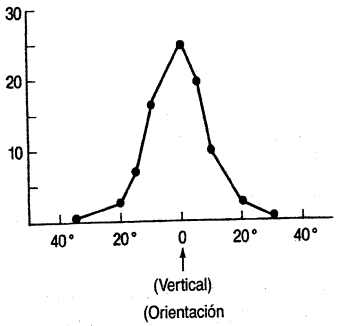


Figura 3.10
Curva de sintonización a la orientación de una célula cortical simple. La célula responde mejor a una barra vertical (orientación = 0) y deja de hacerlo bien a medida que la barra se inclina en cualquier dirección.

otras células simples responden a otras orientaciones, por lo que existen neuronas que responden a todas las orientaciones que existen en el ambiente.

Células corticales complejas Al igual que las simples, las **células complejas** responden mejor a las barras que tienen cierta orientación; sin embargo, mientras que las simples responden a pequeños puntos luminosos o a estímulos fijos, la mayor parte de las complejas responde cuando una barra de orientación adecuada se mueve por todo el campo receptivo. Más aún, muchas células complejas responden mejor a cierta dirección del movimiento (figura 3.11).

Células corticales hipercomplejas Las células que disparan ante líneas en movimiento de determinada longitud o ante esquinas o ángulos en movimiento se conocen como **células corticales hipercomplejas**. La célula de la figura 3.12 responde mejor a las esquinas que se mueven hacia arriba en el campo receptivo, como se aprecia en la figura 3.12c. Las células hipercomplejas no dispararán si el estímulo es demasiado grande, de modo que si prolongamos sus dimensiones, como en la figura 3.12e, nuestra célula deja de disparar (Hubel y Wiesel, 1965a).

Desde nuestro punto de observación en la corteza estriada, vemos que el procesamiento que en ella ocurre crea neuronas corticales que disparan en respuesta a características peculiares del estímulo, como la orientación o la dirección del movimiento. Por esta razón, a estas neuronas se les conoce a veces como **detectores de características**. La tabla 3.3, en la que se resumen las propiedades de los cuatro tipos de neuronas que hemos descrito hasta el momento, aclara un dato importante sobre las neuronas del sistema visual: a medida que, desde la retina, avanzamos más, las neuronas disparan a estímulos más complejos. Las células ganglionares de la retina responden mejor a puntos luminosos, mientras que las hipercomplejas responden mejor a barras de cierta longitud que se mueven en una dirección particular. Más adelante,

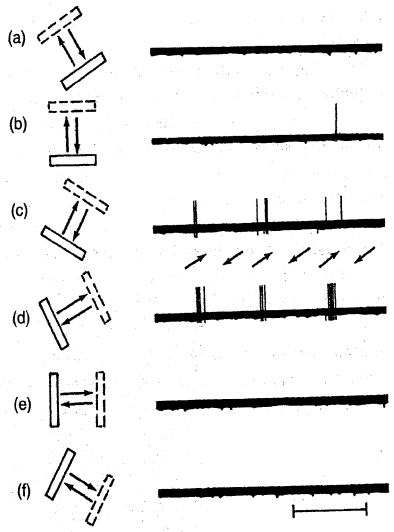


Figura 3.11
Respuesta de una célula compleja registrada en la corteza visual de un gato. La barra (el estímulo) se mueve por el campo receptivo. Los registros de la derecha indican que la célula dispara sólo cuando la barra se desplaza en cierto ángulo y que no responde cuando ésta se orienta como en (a), (b), (e) y (f). Hay una ligera respuesta en (c), mientras que la mejor respuesta se presenta en (d). Pero, incluso cuando la barra se encuentra en su orientación óptima, suscita una respuesta sólo si se mueve de izquierda a derecha, como indican las flechas en los registros. No hay respuesta cuando la barra se mueve de derecha a izquierda. El segmento horizontal en el extremo inferior derecho representa un segundo. (Tomado de Hubel y Wiesel, 1959.)

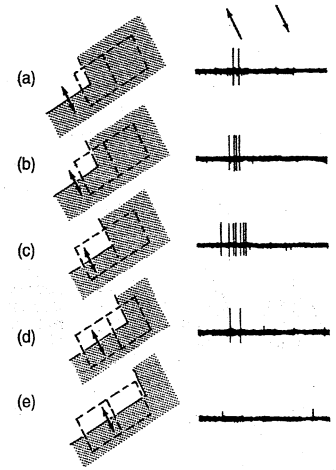


Figura 3.12
Respuesta de una célula hipercompleja registrada en la corteza visual de un gato. El estímulo está indicado por el área clara a la izquierda. Esta célula responde mejor a una esquina clara que se mueve hacia arriba (véanse las flechas sobre los registros). En cambio, no responde cuando la esquina se mueve hacia abajo. Observe que, conforme la esquina se alarga a medida que avanzamos de (a) a (b) y a (c), aumenta la tasa de disparo de la célula, pero decrece si la longitud aumenta más, como en (d) y (e). (Tomado de Hubel y Wiesel, 1965a.)

veremos que esta respuesta a estímulos más complejos se incrementa aún más conforme nos adentramos en otras áreas visuales de la corteza.

La demostración de Hubel y Wiesel de la existencia de neuronas especializadas de orientación selectiva representó un gran adelanto en la fisiología de la visión, porque ofreció una forma de vincular los estímulos visuales con la actividad neuronal. El hecho de que un objeto, como una mesa o una silla, ocasione que numerosos detectores con orientaciones diferentes se disparen, proporciona lo que tal vez sea la primera etapa de la representación neuronal de las cosas.

Pero, ¿existen pruebas de que estos detectores de la orientación tienen algún efecto en nuestra percepción? Para contestar, revisemos los resultados de algunos experimentos psicofísicos que utilizaron una técnica llamada adaptación selectiva.

Tabla 3.3
Propiedades de las neuronas en el nervio óptico, el NGL y la corteza

Tipo de célula	Características del campo receptivo
Fibra del nervio óptico (célula ganglionar)	Campo receptivo centro-periferia. Responde mejor a puntos pequeños, pero también a otros estímulos.
Geniculado lateral	Campos receptivos centro-periferia muy semejantes a los de las células ganglionares.
Cortical simple	Zonas excitatorias e inhibitorias dispuestas de lado a lado. Responde mejor a barras de cierta orientación.
Cortical compleja	Responde mejor al movimiento de una barra bien orientada en el campo receptivo. Muchas responden mejor a determinada dirección de movimiento.
Cortical hipercompleja	Responde a esquinas, ángulos o barras de cierta longitud que se mueven en cierta dirección.

La psicofísica de los detectores de orientación

Adaptación selectiva es una técnica psicofísica que ha sido empleada para demostrar las conexiones que existen entre la actividad neuronal y la percepción.

Lógica de la adaptación selectiva La idea que subyace a la adaptación selectiva es que cuando vemos un estímulo con una propiedad específica, las neuronas sintonizadas con esa propiedad se disparan y si seguimos viéndolas por un tiempo suficiente, esas neuronas se adaptan. Esta adaptación significa que: 1) la tasa de disparo de las neuronas disminuye y 2) dispararán menos cuando el estímulo se presente de nuevo. De acuerdo con esta idea, la presentación de una línea vertical provocará la respuesta de las neuronas que responden a las líneas verticales lo que, a la larga, logrará que disparen menos ante estas líneas.

La suposición básica detrás de un experimento psicofísico de adaptación selectiva es que si esas neuronas adaptadas tienen relación con la percepción, entonces la adaptación de las neuronas que responden a las verticales debería ocasionar que nos

volviéramos menos sensibles a las verticales. El siguiente procedimiento general para los experimentos psicofísicos de adaptación selectiva se utiliza para determinar si en efecto ocurre esta disminución en la sensibilidad. Usaremos la orientación como ejemplo, pero también se emplea el mismo procedimiento para otras propiedades del estímulo.

1. Medir la sensibilidad a una gama de orientaciones.
2. Adaptarse a una orientación.
3. Volver a medir la sensibilidad a la gama de orientaciones.

Ahora que conocemos el procedimiento general para un experimento de adaptación selectiva, entremos en detalle. Con respecto a la orientación, empezaremos con la determinación del estímulo que usamos para presentar diferentes orientaciones a nuestro observador.

Estímulo para medir la adaptación selectiva a la orientación. ¿Cómo podemos adaptar a nuestro sujeto a una orientación particular? Una forma es usar un estímulo de adaptación con barras alternadas, como las de la figura 3.13. Este tipo de estímulo se conoce como **enrejado**. Los enrejados tienen varias propiedades que incluyen el grosor y la orientación de las barras, así como la nitidez de los bordes y el contraste entre ellas. En nuestro experimento de orienta-

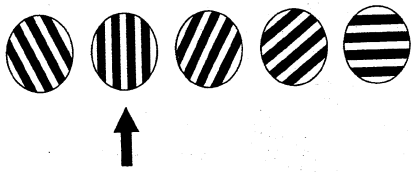


Figura 3.13
Enrejados que muestran diferentes orientaciones.

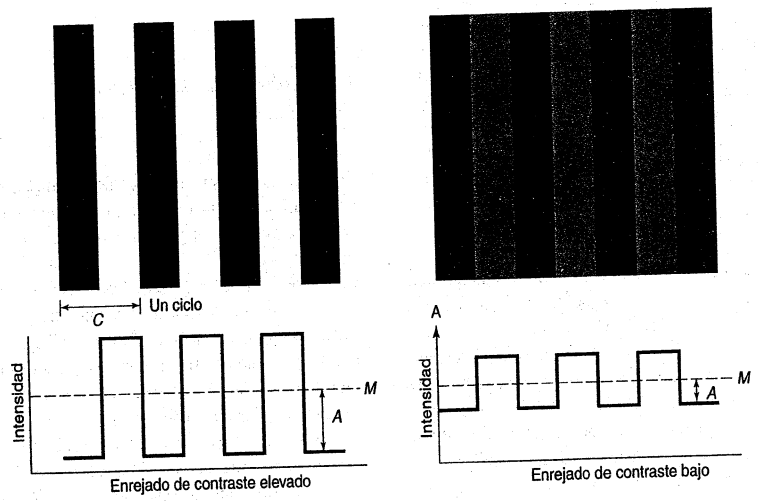


Figura 3.14
Enrejado de mucho contraste (izquierda) y enrejado de poco contraste (derecha). Debajo de cada enrejado se indican las distribuciones de intensidad de las barras. Ambos enrejados tienen la misma intensidad media (M), indicada con la línea punteada en las distribuciones de intensidad, pero la amplitud (A) del enrejado de la izquierda es mayor. Para calcular el contraste, se divide la amplitud entre la intensidad media. La distancia (C) en el enrejado de la izquierda indica el tamaño de un ciclo. Los dos enrejados tienen 3 1/2 ciclos. Estos enrejados se denominan enrejados de onda cuadrada debido a los abruptos cambios de intensidad en los bordes de las barras. Los enrejados de onda sinusoidal, con cambios de intensidad más graduales, se describen en el apéndice B.

ción, nos concentraremos en las propiedades de la orientación y el contraste.

- *Orientación:* La **orientación** de los enrejados es su ángulo con respecto a la vertical. Los enrejados se orientan lo mismo en forma vertical que en diversos ángulos (figura 3.13).
- *Contraste:* El **contraste** de los enrejados es igual a su amplitud, A, dividida entre su intensidad media, M, que en la figura 3.14 se indica con líneas punteadas. Esta figura muestra dos enrejados con contrastes diferentes. En la figura 3.14a, el contraste es elevado, mientras que en la figura 3.14b es bajo.

Recuerde que la idea básica que subyace a la adaptación es presentar el estímulo para luego determinar cómo afecta la adaptación a la percepción. La medida de percepción que usamos para nuestros enrejados se llama sensibilidad al contraste. **La sensibilidad al contraste** de los enrejados sirve para medir el grado de sensibilidad de las personas ante las diferencias entre las barras claras y las oscuras. Para medir la **sensibilidad al contraste**, primero medimos el umbral del contraste disminuyendo la diferencia entre la intensidad de las barras claras y las oscuras hasta llegar al grado mínimo en que el observador puede detectar la diferencia entre ambas. Esta diferencia, apenas detectable, de intensidad entre las barras es el umbral del contraste. Podemos calcular la sensibilidad al contraste mediante la fórmula: sensibilidad = 1/umbral. Así, un umbral del contraste da por resultado una elevada sensibilidad al contraste, lo que significa que el sujeto puede detectar un enrejado en el que sólo haya una diferencia pequeña en la intensidad de las barras claras y las oscuras.

Un experimento de adaptación selectiva Ahora estamos preparados para describir el experimento de adaptación selectiva. El primer paso es medir la sensibilidad del observador al contraste de enrejados con diferentes orientaciones como los de la figura 3.13. Luego se adapta al observador a un enrejado contrastado con una orientación particular. En nuestro ejemplo, hacemos que nuestro sujeto vea durante aproximadamente un minuto un enrejado vertical como el que se indica con la flecha en la figura 3.13.

Una vez que el observador se ha adaptado a este enrejado, se mide de nuevo su sensibilidad al contraste con las mismas orientaciones que medimos antes de la adaptación. La figura 3.15 muestra el cambio en la sensibilidad al contraste debido a la adaptación. La sensibilidad al contraste de nuestro sujeto ha disminuido para los enrejados verticales y para algunas orientaciones cercanas a la vertical, pero no para las orientaciones alejadas de ella. Predeciríamos lo anterior si la adaptación con el enrejado vertical disminuyera la respuesta de las neuronas que responden mejor a las verticales y también la de algunas que responden mejor a orientaciones cercanas a la vertical.

El resultado más importante de este experimento es que nuestra curva psicofísica muestra que la adaptación afecta de manera selectiva sólo a ciertas orientaciones, del mismo modo en que las neuronas responden selectivamente sólo a ciertas orientaciones. Los resultados de este experimento apoyan, por ende, la idea de que los detectores de la orientación participan en la percepción. A continuación estudiaremos cómo responde el sistema visual a un aspecto del ambiente llamado frecuencia espacial. Para ello, describiremos en primer lugar a las neuronas que responden a esta propiedad y después tomaremos en cuenta los resultados de otro experimento de adaptación selectiva.

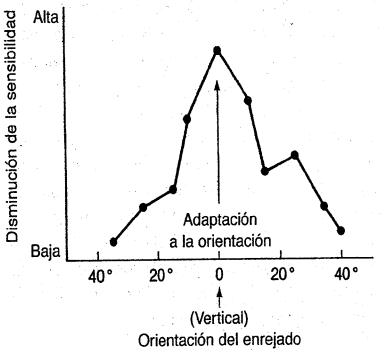


Figura 3.15
Resultados de un experimento de adaptación selectiva. Esta gráfica muestra que la adaptación del sujeto al enrejado vertical produce una gran disminución en su capacidad de detectarlo cuando se presenta de nuevo. Sin embargo, la adaptación tiene un efecto menor en los enrejados que se inclinan a uno y otro lados de la vertical. En cambio, en los enrejados que se alejan a más de 35 grados de la vertical, la adaptación no tiene prácticamente ningún efecto.

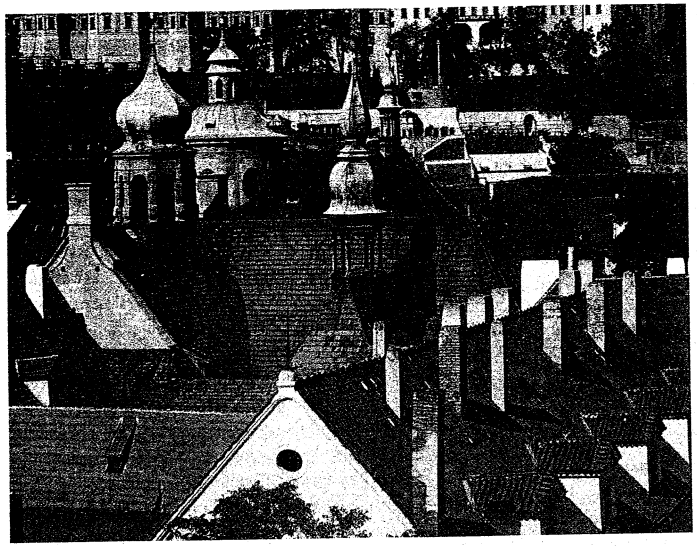


Figura 3.16
Escena con muchas frecuencias espaciales. Véase el texto para mayor detalle.

La fisiología de las neuronas que responden a la frecuencia espacial

Uno de los aspectos más obvios del ambiente es que a menudo contiene cosas que van de pequeñas a grandes. Por ejemplo, los techos de la figura 3.16. constituyen detalles tan pequeños que resulta difícil verlos. Las chimeneas individuales y las ventanas en las torrecillas son claramente visibles, pero son detalles pequeños en comparación con las formas de los edificios. Una manera de describir la gama de tamaños de los objetos es decir que la escena presenta varios niveles de "grano", que van del extremadamente pequeño (las tejas en el techo) al muy grueso (la forma general de los edificios). Una técnica para describir este grano es una medida llamada frecuencia espacial.

¿Qué es la frecuencia espacial? La **frecuencia espacial** se refiere a la rapidez con que el estímulo cambia en el espacio. Por ejemplo, el enrejado a la derecha de la figura 3.17 tiene una frecuencia espacial mayor que el de la izquierda porque tiene más barras por unidad de distancia. Como veremos, existen neuronas en la corteza que están sintonizadas para responder mejor a ciertas frecuencias espaciales. Pero antes de describirlas, explicaremos cómo medir la frecuencia espacial.

A partir del ejemplo del enrejado, podemos ver que la frecuencia espacial está relacionada con el tamaño, de modo que las barras más pequeñas están asociadas con frecuencias espaciales mayores. Por ende, una forma de especificar la frecuencia espacial sería en términos del tamaño. No obstante, en lugar de medir el tamaño real de un objeto, los investigadores de la percepción especifican la frecuencia espacial en términos del tamaño en la retina mediante una medida llamada ángulo visual.

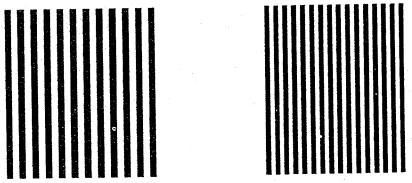


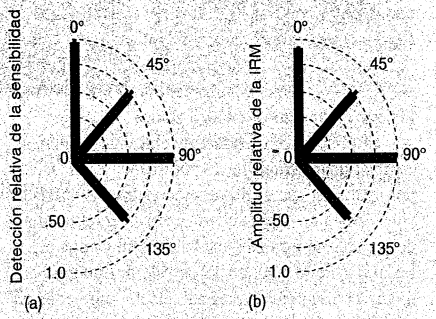
Figura 3.17
Dos enrejados. El de la derecha tiene una frecuencia espacial mayor que el de la izquierda. (Tomado de Blakemore y Sutton, 1969.)

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

El efecto oblicuo en la corteza estriada

Los seres humanos son más sensibles a enrejados con orientaciones horizontales o verticales que a otras orientaciones oblicuas. Esta mayor sensibilidad hacia los enrejados verticales y horizontales se denomina **efecto oblicuo** (Campbell *et al.*, 1966; Orban *et al.*, 1984). El efecto oblicuo parece estar vinculado a la actividad de las neuronas selectivas a la orientación, ya que el registro de estas neuronas en animales revela que existen más neuronas que responden a horizontales y verticales (DeValois *et al.*, 1982) y que tienen un espacio proporcionalmente mayor en la corteza visual (Coppola *et al.*, 1998).

Christopher Furmanski y Stephen Engel (2000) demostraron un efecto oblicuo en la corteza estriada del ser humano midiendo la sensibilidad conductual y la respuesta de la IRMf a enrejados con diferentes orientaciones. La figura a la derecha muestra sus resultados. La gráfica (a), que presenta los resultados conductuales, muestra que los sujetos fueron más sensibles al enrejado vertical (0 grados) y al horizontal (90 grados). La gráfica (b) indica el tamaño de la respuesta de la IRMf a los mismos enrejados. La correspondencia significativa entre el resultado conductual y el fisiológico y la imposibilidad de ver este efecto en áreas corticales fuera de la V1 apoyan la idea de que la respuesta de las neuronas en la corteza estriada es responsable del efecto oblicuo.



Resultados del experimento de Furmanski y Engel. (a) Medición conductual de la sensibilidad a enrejados orientados a 0, 45, 90 y 135 grados; las barras más grandes indican mayor sensibilidad; (b) respuesta de la IRMf del área V1 de la corteza a las mismas orientaciones. (Tomado de Furmanski y Engel, 2000).

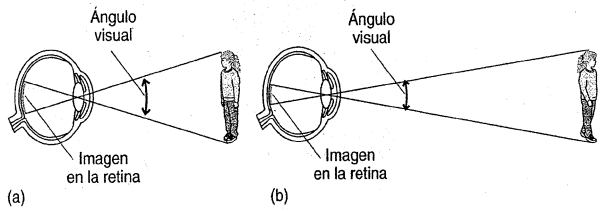


Figura 3.18
Cuando la persona se aleja del ojo del observador, disminuye el ángulo visual.

Ángulo visual y frecuencia espacial El ángulo visual es el ángulo de un objeto en relación al ojo del observador. Por ejemplo, la figura 3.18a muestra cómo determinamos el ángulo visual de un estímulo (en este ejemplo, una persona) mediante líneas que van de la persona al cristalino del ojo del observador. El ángulo entre las líneas es el ángulo visual. Advierta que éste depende tanto del tamaño del estímulo como de la distancia del observador, de modo que cuando la persona se mueve a una mayor distancia, como en la figura 3.18b, su ángulo visual disminuye.

En esencia, el ángulo visual revela qué tan grande será el objeto en el fondo del ojo. Como hay 360 grados alrededor de la circunferencia del globo ocular, un objeto con un ángulo visual de 1 grado ocuparía 1/360 de esta circunferencia, lo que equivale aproximadamente a 0.3 milímetros de un ojo adulto de tamaño promedio. Una manera fácil de conocer el ángulo visual es extender por completo el brazo y mirar el pulgar, como lo hace la mujer en la figura 3.19. El ángulo visual aproximado del pulgar a la longitud del brazo es de dos grados (O'Shea, 1991). Por ende, cualquier objeto que el pulgar cubra de manera exacta tiene un ángulo visual de 2 grados.

El método usual para especificar la frecuencia espacial de los enrejados es por medio de los "ciclos por grado", o sea, el número de ciclos del enrejado que cabe en un ángulo de un grado en la retina, donde un ciclo comprende una barra oscura y una clara. La mujer de la figura 3.19 se vale del pulgar para medir la frecuencia espacial de un enrejado. El ancho de su dedo abarca dos ciclos del enrejado (dos pares de barras oscuras y claras), lo que significa que dos ciclos cubren dos grados en la retina; por lo tanto, el ángulo de un ciclo comprende un grado y la frecuencia espacial del enrejado es de un ciclo por grado.

Frecuencia espacial y análisis de Fourier La frecuencia espacial constituye una forma útil de medir el grano de los estímulos visuales, ya que podemos determinar las frecuencias espaciales, no sólo de enrejados, sino también de los objetos en escenas como la de la figura 3.16. Esto se logra analizando las intensidades de la escena por medio de una técnica matemática llamada **análisis de Fourier**, la cual toma en consideración el tamaño de los objetos y otros aspectos como los cambios de intensidad en los bordes, entre las tejas oscuras del techo y el extremo blanco de la casa o entre las tejas y las chimeneas de colores claros. (Recuerde que la frecuencia espacial mide la rapidez con que el estímulo cambia en el espacio. En consecuencia, las frecuencias espaciales elevadas se asocian con objetos pequeños y con cambios rápidos que a menudo tienen lugar en los bordes.) Para una explicación más detallada de cómo se determinan las frecuencias espaciales por medio del análisis de Fourier, consulte el apéndice B.

La figura 3.20 muestra una fotografía analizada en sus componentes de frecuencia espacial baja y elevada. La figura 3.20b, que muestra los componentes de la frecuencia espacial baja, indica que las frecuencias espaciales bajas son lo que uno vería al contemplar un objeto o escena a través de un vidrio escarchado,

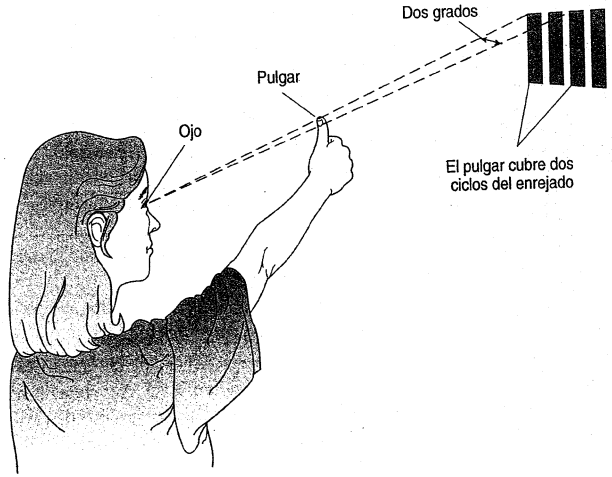


Figura 3.19
Método del pulgar para medir el ángulo visual. Busque la explicación en el texto.

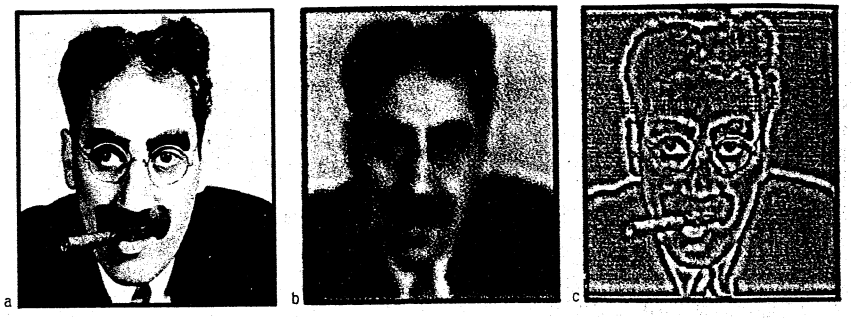


Figura 3.20
(a) Fotografía de Groucho Marx. (b) Las frecuencias espaciales bajas en la fotografía. Los detalles se pierden y se enfatizan los componentes mayores, como el pelo y la forma general de la cara, como ocurriría al ver la imagen a través de un vidrio escarchado. (c) Las frecuencias espaciales altas en la fotografía. Se enfatizan detalles como los ojos y los anteojos y los lugares donde hay cambios abruptos de contraste. (Tomado de Frisby, 1979.)

por lo que apenas pueden verse formas largas y generales. La figura 3.20c, que muestra el componente de la frecuencia espacial elevada, indica que las frecuencias espaciales altas proporcionan información acerca de detalles pequeños y de lugares en la imagen donde se presentan cambios abruptos de contraste.

La fisiología de los analizadores de frecuencia espacial Los diferentes componentes de frecuencia espacial de los objetos o escenas son importantes porque existen neuronas en la corteza estriada que están sintonizadas para responder mejor a ciertas frecuencias espaciales. Estas neuronas, denominadas **analizadores de frecuencia espacial**, han sido determinadas de manera fisiológica y psicofísica. En la primera se determina la respuesta de las neuronas corticales a enrejados con diferentes frecuencias espaciales y en la segunda se determinan los efectos de la adaptación selectiva a frecuencias específicas.

La figura 3.21 muestra los resultados de los experimentos fisiológicos: curvas de sintonización de tres células corticales simples, cada una de las cuales responde a una gama estrecha de frecuencias (Maffei y Fiorentini, 1973; cf. Albrecht, DeValois y Thorell, 1980; DeValois, DeValois y Yund, 1979; Robson *et al.*, 1988). La célula A responde mejor a frecuencias espaciales bajas y la C a frecuencias espaciales altas.

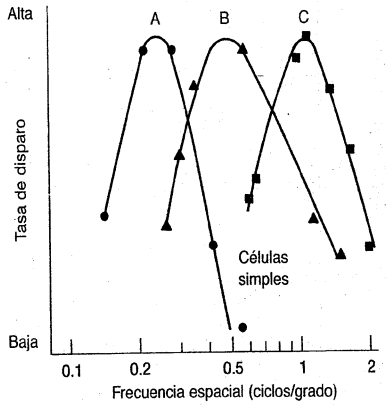


Figura 3.21
Curvas de sintonización de tres células corticales simples a enrejados que se mueven a través del campo receptivo. Cada célula requiere enrejados con una gama estrecha de frecuencias. (Adaptado de Maffei y Fiorentini, 1973.)

La psicofísica de los analizadores de frecuencia espacial

Las pruebas psicofísicas de los analizadores de frecuencia espacial provienen del uso de un procedimiento de adaptación selectiva como el que usamos para los detectores de orientación. Primero medimos la sensibilidad al contraste de enrejados con una gama de frecuencias espaciales como las de la figura 3.17. Estas mediciones producen una gráfica que relaciona la sensibilidad al contraste con la frecuencia espacial, la cual se denomina función de sensibilidad al contraste (FSC) (figura 3.22) (Campbell y Robson, 1968).

Esta FSC en la figura 3.22 revela que el sistema visual es más sensible a los enrejados con frecuencias entre unos cuatro y seis ciclos por grado (los sujetos las perciben aun cuando haya muy poco contraste entre las barras) y que la sensibilidad cae a frecuencias mayores y menores. Así, en las frecuencias espaciales muy bajas y muy altas el contraste debe ser mucho mayor para que el sujeto puede ver los enrejados.

Una vez que hemos determinado la función de sensibilidad al contraste, adaptamos al observador durante uno o dos minutos a un enrejado con una frecuencia espacial particular (en este ejemplo, 7.1 ciclos por grado) y luego volvemos a medir la FSC. La FSC que se mide después de la adaptación muestra una disminución en la sensibilidad al contraste en el rango alrededor de la frecuencia de adaptación de 7.1 ciclos/grado, como lo indica la línea punteada de la figura 3.22. Este decremento indica que las neuronas sensibles se han adaptado a frecuencias espaciales de alrededor de 7.1 ciclos por grado. Resultados como éste, aunados a los fisiológicos de la figura 3.21, han llevado a los investigadores a concluir que la FSC es en realidad la suma de una serie de canales separados, cada uno de los cuales es sensible a un rango reducido de frecuencias espaciales (figura 3.23). Usted puede experimentar el efecto de adaptar los canales de las frecuencias espaciales mediante la siguiente demostración.

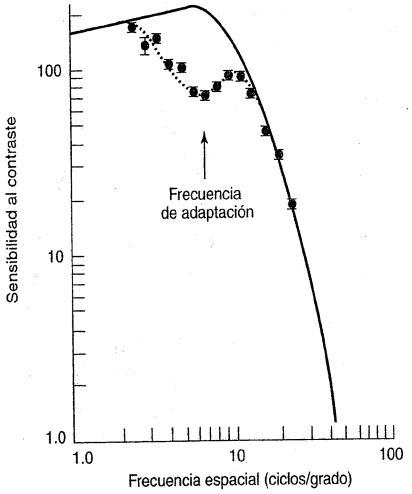


Figura 3.22
Cuadrados y curva continua: función de sensibilidad al contraste de un enrejado de onda sinusoidal. (Tomado de Campbell y Robinson, 1968.) Curva punteada: sensibilidad al contraste que se mide después de la adaptación a un enrejado de 7.1 grados por ciclo.

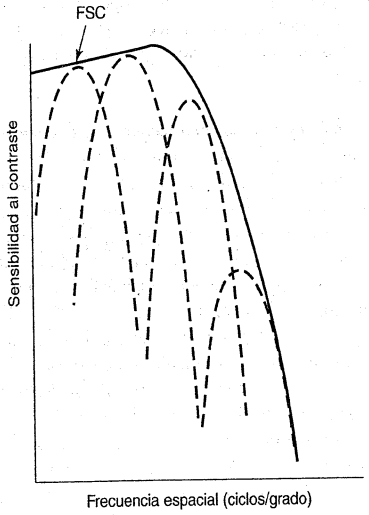


Figura 3.23
Función de sensibilidad al contraste (línea continua) y algunos de sus canales (líneas punteadas). Los canales, cada uno sensible a un rango reducido de frecuencias, se suman para crear la FSC.

DEMOSTRACIÓN

Adaptación a la frecuencia espacial

Durante 60 segundos, mire la figura 3.24 y mueva los ojos por la línea horizontal que está entre los dos enrejados de la izquierda. Con esto, usted se adapta a las barras anchas (frecuencia baja) que se encuentran sobre la línea y a las barras estrechas (frecuencia alta) que están abajo. Después de la adaptación, dirija su mirada al punto entre los dos enrejados de la derecha y compare el espacio entre las líneas de los enrejados superior e inferior. ●

Después de adaptarse a los enrejados de la izquierda, las líneas del enrejado superior derecho aparecerán más espaciadas que las del enrejado inferior, aun cuando el tamaño de las barras sea igual en ambos enrejados. Podemos relacionar esta percepción con la adaptación de las neuronas que responden a frecuencias espaciales si consideramos la respuesta neuronal que los dos enrejados de la derecha generan antes de la adaptación. Ambos enrejados generan una respuesta mayor en las neuronas sensibles a su frecuencia, la cual se indica con la barra M en las figuras 3.25a y b. Los enrejados generan también cierta respuesta en las neuronas que responden mejor a las frecuencias bajas (B) y altas (A) que los enrejados.

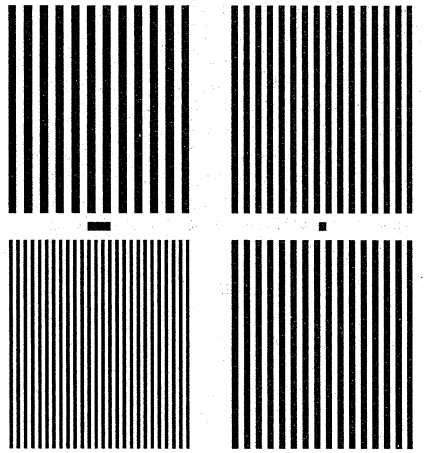


Figura 3.24
Estímulos para la adaptación selectiva a las frecuencias espaciales. Véanse las instrucciones en el texto.

En las figuras 3.25c y 3.25d podemos apreciar lo que sucede cuando nos adaptamos al enrejado de la izquierda. La adaptación al enrejado de baja frecuencia disminuye la respuesta de las neuronas que responden mejor a las frecuencias bajas. Por ende, cuando observamos el enrejado de la parte superior derecha, obtenemos la respuesta que se indica en la figura 3.25c, donde las neuronas sintonizadas a las frecuencias

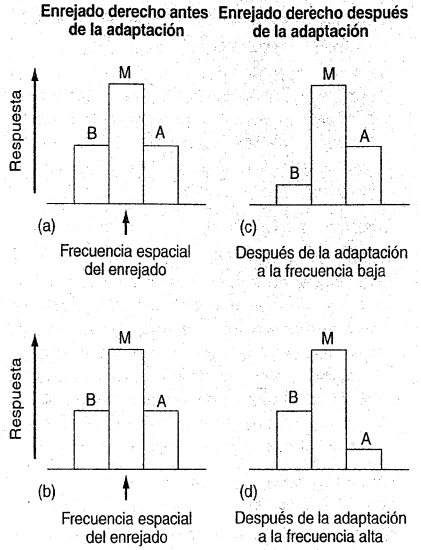


Figura 3.25
Respuesta de las neuronas que disparan mejor a frecuencias espaciales bajas (B), medias (M) y altas (A) de los enrejados de la derecha en la figura 3.24: (a) y (b) antes de la adaptación; (c) después de la adaptación al enrejado de frecuencia baja en la parte superior izquierda y (d) después de la adaptación al enrejado de frecuencia alta en la parte inferior izquierda. Estos cambios en el patrón de disparo causados por la adaptación se acompañan de cambios en nuestra percepción de los enrejados.

bajas responden menos que antes de que se adaptaran. Este patrón de disparo, ponderado hacia las frecuencias espaciales altas, explica la razón de que percibamos las barras de la parte superior derecha con una forma tan angosta. En contraste, la adaptación al enrejado de alta frecuencia disminuye la respuesta de las neuronas que responden mejor a las frecuencias elevadas. Por tanto, si observamos el enrejado de la parte inferior derecha, obtenemos la respuesta que se muestra en la figura 3.25d., en la cual las neuronas sintonizadas a las frecuencias elevadas responden antes que se adaptaran. Este patrón de disparo, ponderado hacia las frecuencias bajas, explica por qué percibimos las barras de la parte inferior derecha con una forma más ancha.

Hemos visto que existen neuronas corticales que están sintonizadas para responder a la orientación, el movimiento, la longitud y la frecuencia espacial.

TABLA SINÓPTICA 3.1

Flujo de información en el núcleo geniculado lateral

El núcleo geniculado lateral (NGL) en el tálamo es el primer lugar al que llega la mayor parte de las señales del nervio óptico después de que dejan el ojo. Las neuronas del NGL tienen campos receptivos centro periferia similares a los de las células ganglionares. El NGL recibe información de muchas fuentes, incluso la que regresa de la corteza, lo cual parece significativo en la regulación del flujo de información entre la retina y la corteza.

Organización en el núcleo geniculado lateral

La información que proviene de la retina que llega al NGL se organiza con base en los ojos derecho e izquierdo y llega a las capas 2, 3 y 5, y a las capas 1, 4 y 6, respectivamente. Se organiza también como un mapa retinotópico, por lo que cada localización en el NGL corresponde a una ubicación en la retina, en tanto que las ubicaciones vecinas en el NGL corresponden a ubicaciones vecinas en la retina. El NGL está organizado también de acuerdo a los tipos de células ganglionares que provienen de la retina. Las células M llegan a las capas 1 y 2 y las células P a las capas 3, 4, 5 y 6.

Campos receptivos de las neuronas en la corteza estriada

Hubel y Wiesel realizaron una serie de experimentos en los que identificaron tres tipos de neuronas: las células corticales simples, que responden mejor a las líneas con orientaciones específicas; las células corticales complejas, que responden mejor a las líneas orientadas que se mueven en una dirección específica y las células hipercomplejas, que responden mejor a las líneas orientadas de una longitud específica y con movimiento en una dirección particular. Debido a que estas neuronas responden a características específicas de los estímulos, se les conoce como detectores de características.

Adaptación selectiva a la orientación

La adaptación selectiva es una técnica que se emplea de manera psicofísica para demostrar conexiones entre la actividad neuronal y la percepción. La base de esta técnica es que la exposición prolongada a una propiedad específica de un estímulo, como la orientación, reduce la actividad de las neuronas que responden a esta propiedad y que esta reducción en la actividad fisiológica se pondrá de manifiesto en reducciones en la sensibilidad a esta propiedad medida psicofísicamente. Los experimentos en que se adapta a seres humanos a enrejados con una orientación específica proporcionan evidencia de que los detectores de la orientación se encuentran involucrados en la percepción.

El efecto oblicuo

El efecto oblicuo se refiere al hecho de que la gente tiende a ser más sensible a las orientaciones verticales y horizontales. Estudios recientes realizados en seres humanos con la IRMf muestran que existe una buena correspondencia entre este efecto, medido de manera psicofísica, y la respuesta de las neuronas en el área V1.

Neuronas que responden a la frecuencia espacial

La frecuencia espacial es la rapidez con que un estímulo cambia a través del espacio. Las frecuencias espaciales altas corresponden a pequeños detalles en el ambiente y las frecuencias espaciales bajas a formas mayores. La frecuencia espacial se mide en términos de ciclos por grado del ángulo visual. Una técnica matemática llamada análisis de Fourier permite analizar las frecuencias espaciales contenidas en escenas ambientales. Estudios electrofisiológicos indican que algunas neuronas de la corteza estriada responden mejor a rangos específicos de la frecuencia espacial.

Psicofísica de la frecuencia espacial

Los experimentos psicofísicos de adaptación selectiva indican que la adaptación a una frecuencia espacial específica ocasiona decrementos en la sensibilidad a las bandas angostas de las frecuencias espaciales. Estos experimentos proporcionan evidencia a favor de la existencia de canales de frecuencia espacial en el sistema visual. Esto último indica que la función de sensibilidad al contraste, es decir, una gráfica que relaciona la sensibilidad al contraste con la frecuencia espacial, puede representar la suma de algunos de estos canales.

Veremos ahora la organización en la corteza de las neuronas corticales que reciben señales de diferentes lugares de la retina y que responden a diferentes propiedades. En la tabla sinóptica 3.1 encontrará un panorama general del material que hemos abarcado hasta el momento.

ORGANIZACIÓN DE LA CORTEZA ESTRIADA

El primer paso en la descripción de la organización de la corteza es la descripción del mapa de la retina en la corteza.

El mapa retinotópico en la corteza

Al igual que en el NGL, existe un mapa retinotópico en la corteza visual: cada punto de la corteza corresponde a un punto de la retina. Una característica importante de este mapa es que el área de la corteza que representa a la fóvea es mucho mayor de lo que sería si nos basáramos únicamente en el tamaño pequeño de la fóvea. Aunque la fóvea es sólo un pequeño punto en la retina, que explica sólo 0.01 por ciento del área de la retina, sus señales llegan de 8 a 10 por ciento de la corteza visual (Van Essen y Anderson, 1995). A la pequeña fóvea se le asigna un área grande en la corteza, lo cual se denomina **factor de magnificación cortical.**

Para entender la magnificación del área asignada a la fóvea, consideremos la disposición de las neuronas en la retina y en la corteza. En la retina, los receptores de la fóvea están muy unidos, mientras que los de la periferia están mucho más espaciados (figura 3.26a). Esta disposición de los receptores se repite en las células ganglionares que reciben sus señales: cerca de la fóvea hay alrededor de 50 000 células ganglionares por milímetro cuadrado, pero en la periferia hay menos de 1000 (figura 3.26b) (Stone, 1965; Wassle *et al.*, 1990).

Ahora bien, en la corteza visual encontramos que las neuronas que reciben señales de la fóvea están dispuestas con la misma densidad que las neuronas que reciben señales de la retina periférica (figura 3.26c). Esto significa que las señales de las 50 000 células ganglionares que provienen de 1 mm de la retina cerca de la fóvea necesitarán más espacio en la corteza que las señales de las 1000 células ganglionares que provienen de 1 mm de retina en la periferia.

El resultado es el factor de magnificación cortical: en la corteza se concede más espacio a las partes de la retina cuyas células ganglionares envían más señales. Las investigaciones recientes demuestran que el factor de magnificación se debe, por un lado, a que la fóvea envía a la corteza más señales ganglionares por unidad de superficie que la retina de la periferia y, por otro, a que cada entrada de la fóvea cuenta con más neuronas corticales, de modo que una célula ganglionar situada cerca de la fóvea tie-

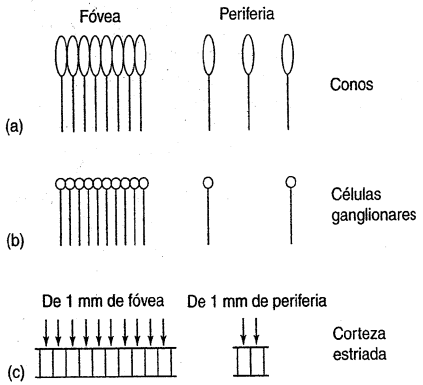


Figura 3.26
Densidad de la disposición en: (a) la retina, donde los conos de la fóvea están dispuestos de manera mucho más cercana en la fóvea que en la periferia; (b) las células ganglionares, donde las que reciben señales de los conos de la fóvea están dispuestas de manera más densa que las células ganglionares que reciben señales de la periferia, y (c) la corteza, donde las células están distribuidas de manera uniforme sin importar de dónde provengan, por lo que el número mayor de señales de la fóvea, indicado por las flechas, ocupa más espacio en la corteza que el número menor de señales de la retina periférica.

ne de tres a seis veces más tejido cortical que una de la periferia (Azzopardi y Cowey, 1993).

Esta representación magnificada de la fóvea en la corteza se relaciona con la alta agudeza de los conos de la fóvea. Sabemos que éstos tienen una alta agudeza debido a la forma en que están conectados dentro de la retina; muchos de ellos tienen "líneas privadas" con las células ganglionares y cuentan también con más espacio en la corteza. Este espacio cortical adicional se destina al procesamiento neuronal adicional que se necesita para cumplir tareas que requieren mucha agudeza, como leer o identificar en la muchedumbre el rostro de un amigo (Azzopardi y Cowey, 1993).

Columnas de localización

El mapa retinotópico en la superficie de la corteza se extiende también por debajo de la superficie en columnas llamadas **columnas de localización**, las cuales contienen neuronas con campos receptivos cerca del mismo lugar de la retina. Hubel y Wiesel demostraron esto último penetrando la corteza con un electrodo orientado en sentido perpendicular a la superficie de la corteza, como en la figura 3.27a. Conforme movían el electrodo por la corteza, se detenían a intervalos estrechos y registraban las neuronas en la trayectoria del electrodo. Al hacerlo, encontraron que todas las neuronas tenían campos receptivos que estaban encima unos de otros, o bien, muy cercanos en la retina (figura 3.27b). A partir de este resultado, concluyeron que la corteza está organizada en columnas de localización perpendiculares a la superficie de la corteza y que los campos receptivos de las neuronas de cada columna se encuentran en la misma localización de la retina.

Cuando Hubel y Wiesel penetraron la corteza en sentido oblicuo (angulado en relación con la superficie), como en la figura 3.27c, y registraron neuronas separadas por un milímetro, descubrieron que los campos receptivos estaban sistemáticamente desplazados y que, en la trayectoria del electrodo, a las neuronas cercanas les correspondían campos receptivos cercanos en la retina (figura 3.27d). Este resultado no debería sorprendernos, ya que refleja el mapa retinotópico en la corteza que describíamos antes. Los resultados de la figura 3.27 indican que los estímulos que caen en un área particular de la retina son procesados por las neuronas de las columnas de localización de esa área de la retina.

Columnas de orientación

Hubel y Wiesel observaron que cuando insertaban el electrodo de manera que su paso fuera perpendicular

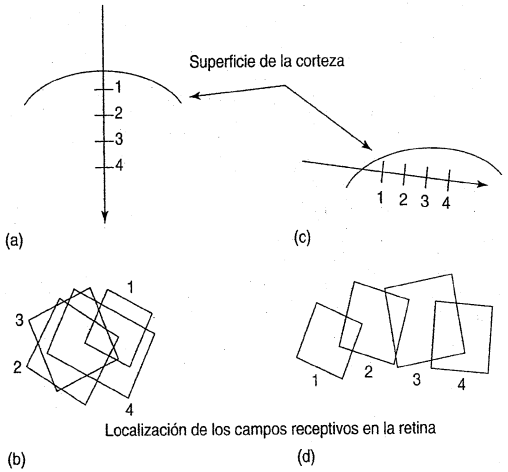


Figura 3.27
(a) Cuando en la corteza se introduce un electrodo en sentido perpendicular; (b) los campos receptivos de las neuronas que encuentra a su paso se superponen. El campo receptivo registrado en cada posición numerada a lo largo de la trayectoria está indicado por el cuadrado numerado correspondiente; (c) cuando el electrodo se introduce en sentido oblicuo, (d) los campos receptivos de las neuronas que se encuentran registrados en las posiciones numeradas a lo largo de la trayectoria, están desplazados como lo indican los campos receptivos numerados. Las neuronas contiguas en la corteza tienen campos receptivos contiguos en la retina.

a la superficie de la corteza, las neuronas con que topaban no sólo tenían campos receptivos con la misma localización en la retina, sino que también preferían estímulos con la misma orientación. Así, todas las células en el paso A del electrodo (figura 3.28) responden mejor a líneas horizontales, mientras que las del paso B responden mejor a las líneas inclinadas a aproximadamente 45 grados. Con base en este resultado, Hubel y Wiesel concluyeron que la corteza se organiza en **columnas de orientación**, en las que cada una comprende células que responden mejor a orientaciones determinadas.

El descubrimiento de Hubel y Wiesel de las columnas de orientación se fundaba solamente en respuestas electrofisiológicas. La observación de la corteza no proporciona indicio alguno de la existencia de tales columnas, pues no son visibles. La aparición de la **técnica de la 2-desoxiglucosa** (2-DG) remedió el problema, ya que permitió visualizarlas. Esta técnica se basa en lo siguiente:

1. Las células cerebrales dependen de la energía de la glucosa para su metabolismo.

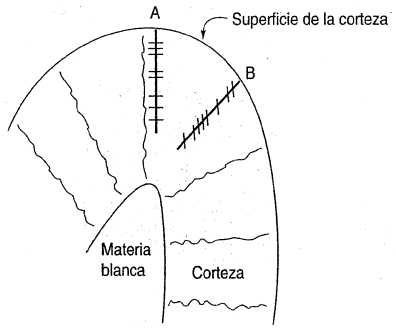


Figura 3.28
Pruebas electrofisiológicas de las columnas de orientación en la corteza visual. Las trayectorias de los microelectrodos (A y B), ambos perpendiculares a la superficie de la corteza, topan con células simples, complejas e hipercomplejas, pero todas estas células prefieren la misma orientación del estímulo (indicado mediante las líneas que cruzan la trayectoria de cada electrodo).

2. Las células más activas consumen más glucosa.
3. La 2-desoxiglucosa (2-DG) puede pasar por glucosa (de la que es una forma especializada) y, como tal, las células activas la asimilan.
4. Una vez que las células asimilan la 2-DG, comienzan a metabolizarla, pero como el metabolito que producen no alcanza a cruzar la membrana celular, éste se acumula en el interior.

Estas propiedades de la 2-DG permitieron a Hubel, Wiesel y Stryker (1978) realizar el siguiente experimento: luego de inyectar a un mono con 2-DG marcada radiactivamente, estimularon su sistema visual moviendo un enrejado vertical blanco y negro frente a él durante 45 minutos. Este movimiento de las franjas verticales del enrejado incrementó la actividad de las células que prefieren las orientaciones verticales, lo que hizo que aumentara su asimilación de la 2-DG radiactiva. Después de la estimulación, el mono fue sacrificado y, cuando un corte de su corteza visual se puso en contacto con una emulsión fotográfica especial, las zonas radiactivas se revelaron en las bandas oscuras de la figura 3.29. Estas bandas corresponden a las columnas de orientación que Hubel y Wiesel midieron al registrar las neuronas. En consecuencia, se demostró la existencia de las columnas de orientación mediante la observación de la respuesta eléctrica y la asimilación de glucosa de las neuronas ante orientaciones diferentes.

Además de demostrar que la corteza visual se organiza en columnas de células que prefieren la misma orientación, Hubel y Wiesel probaron que las columnas adyacentes están formadas por células que prefieren orientaciones ligeramente diferentes. Para ello, desplazaron por la corteza un electrodo en sentido oblicuo, como se aprecia en la figura 3.27c, de modo que el dispositivo atravesara las columnas de orientación. Al hacerlo, descubrieron que las orientaciones preferidas por las neuronas cambian de manera ordenada, de modo que una columna de células que responde mejor a los 45 grados está justo al lado de la columna de células que responde mejor a los 40 grados. Hubel y Wiesel encontraron también que cuando movían el electrodo un milímetro en la corteza, éste pasaba por columnas de orientación que representaban el rango completo de orientaciones.



Figura 3.29
Imagen amplificada de un corte de la corteza visual que ha asimilado 2-DG radiactiva, como se explica en el texto. Las bandas oscuras verticales (producidas por la 2-DG radiactiva) son columnas de orientación. La banda oscura horizontal es la capa 4 de la corteza. Las neuronas de esta capa reciben señales del NGL y responden a todas las orientaciones. (Tomado de Hubel, Wiesel y Stryker, 1978.)

Columnas de dominancia ocular

Las neuronas corticales también se organizan de acuerdo con el ojo al que mejor responden. Aproximadamente 80 por ciento de las neuronas de la corteza responde por igual a la estimulación de los ojos izquierdo y derecho; sin embargo, la mayoría de las células responden mejor a un ojo que al otro. Esta preferencia se denomina **dominancia ocular.** Las células con la misma dominancia ocular están organizadas en **columnas de dominancia ocular** en la corteza.

Hubel y Wiesel observaron dichas columnas en sus penetraciones oblicuas de la corteza. Descubrieron que una zona dada contiene por lo general células que responden mejor a uno de los ojos pero, al mover el electrodo entre 0.25 y 0.50 milímetros, el patrón de dominancia cambia al otro ojo. Así, la corteza consta de columnas que alternan la dominancia ocular en un patrón izquierda-derecha-izquierda-derecha.

Hipercolumnas

Hubel y Wiesel propusieron que los tres tipos de columnas podían combinarse en una unidad mayor llamada hipercolumna. La figura 3.30 es un esquema de dos hipercolumnas adyacentes. Cada una comprende una sola columna de localización (puesto que representa un lugar particular de la retina), columnas de dominancia ocular izquierda y derecha y un conjunto de columnas de orientación que abarcan toda la gama de orientaciones de los estímulos, de 0 a 180 grados.

Lo más importante de una hipercolumna es que todas sus neuronas disparan a la estimulación de una localización específica en la retina (recuerde que existe una columna de localización en la hipercolumna). Esto significa que podemos considerar a la hipercolumna como un módulo que procesa información acerca de cualquier estímulo que cae dentro

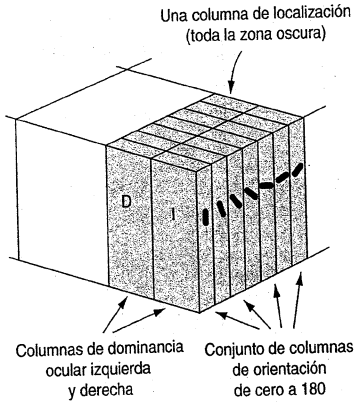


Figura 3.30
Esquema de una hipercolumna. Una hipercolumna es el área clara a la izquierda y otra el área sombreada a la derecha. En el área sombreada se muestra que la hipercolumna consta de una columna de localización, columnas de dominancia ocular izquierda y derecha y un conjunto de columnas de orientación.

del área cubierta por la columna de localización. Con esta propiedad de las hipercolumnas en mente, estamos ahora listos para considerar la forma en que un objeto del ambiente es representado por el disparo de neuronas en la corteza.

Representación de un objeto en la columna estriada

A fin de describir la representación de los objetos en la corteza estriada, consideremos a un observador ante un árbol. Las figuras 3.31a y b muestra que al ver el árbol se crea una imagen de éste en la retina. Para mantener la simplicidad, sólo nos concentraremos en el tronco del árbol. La figura 3.32 indica la conexión entre tres áreas de la retina que corresponden a las partes del tronco del árbol y a las hipercolumnas en la corteza. La imagen del árbol es lo suficientemente grande para estimular las áreas abarcadas por tres hipercolumnas; por tanto, el árbol hará que disparen las neuronas dentro de cada una de las hipercolumnas.

No obstante, el tronco del árbol no provoca que las neuronas de cada una de las hipercolumnas disparen. Las únicas neuronas que disparan son las que están sintonizadas para responder a la orientación del árbol en la retina, que en nuestro ejemplo es de 0 grados debido a que es vertical. Como las neuronas están organizadas en columnas de orientación, el árbol hará que disparen las neuronas en la columna de orientación de 0 grados de cada hipercolumna, como

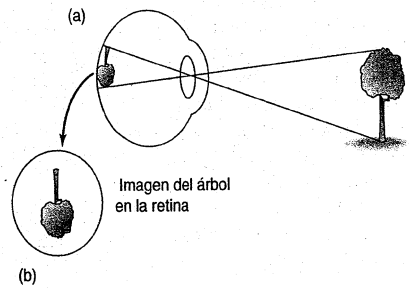


Figura 3.31
(a) Al ver un árbol se crea una imagen de éste que (b) cubre un área de la retina

lo indican las líneas oscuras de la figura 3.32. En otras palabras, el tronco del árbol se traduce en un patrón de estimulación cortical de tres hipercolumnas separadas. Dicha estimulación tiene poco parecido con la forma real del árbol.

Si bien puede resultar sorprendente que el árbol esté representado en un número de columnas separadas en la corteza, este hecho simplemente confirma una propiedad básica de nuestro sistema perceptual: la representación cortical de un estímulo no tiene que parecerse al estímulo, sólo tiene que contener información que lo represente. La representación de un árbol en la corteza visual está contenida en los disparos de neuronas de diferentes columnas corticales. Por supuesto, es posible que nuestra percepción del árbol no se base en esta representación particular, ya que, como veremos en el siguiente capítulo, las señales del área V1 viajan a otros lugares en la corteza para un mayor procesamiento.

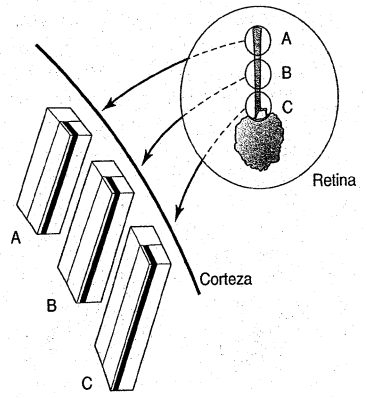


Figura 3.32
La imagen del tronco del árbol se extiende a través de un área de la retina cubierta por un número de hipercolumnas. Aquí se muestran los lugares de la retina cubiertos por tres hipercolumnas junto con las hipercolumnas correspondientes en la corteza. Las áreas oscuras en cada hipercolumna indican las columnas de orientación que corresponden a la orientación del árbol. El árbol ocasiona por tanto el disparo de neuronas en esas columnas de orientación.

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

Crianza selectiva para la orientación

En este capítulo iniciaremos la presentación de una sección llamada La plasticidad de la percepción, la cual aparecerá al final de la mayoría de los capítulos de esta obra. La **plasticidad** se refiere a la forma en que la estimulación moldea y cambia a nuestro sistema perceptual. En otras palabras, la plasticidad se sustenta en la idea de que la estructura y el funcionamiento del sistema visual, o de cualquier otro sistema sensorial, pueden ser moldeados por la experiencia perceptual del animal o de la persona.

Donald Hebb (1949) propuso el principio fisiológico básico que subyace a los cambios en el sistema nervioso causados por la experiencia. Hebb propuso que experiencias repetidas, como las que ocurren durante el proceso de aprendizaje, ocasionan que los mismos grupos de neuronas disparen y que este disparo repetido fortalece las conexiones sinápticas entre las neuronas. El aprendizaje crea grupos de neuronas llamados **reuniones de células**, las cuales tienen mayor probabilidad de disparar ante un estímulo aprendido o un recuerdo. De acuerdo con esta idea, ver un rostro familiar activa un grupo particular de neuronas asociado con dicho rostro, y este disparo nos hace reconocerlo. Aunque la propuesta de Hebb fue teórica, la investigación posterior en general la ha confirmado.

La investigación sobre la plasticidad del sistema visual se ha concentrado en la manera en que la experiencia perceptual de un animal afecta al disparo neuronal. La investigación inicial sobre la plasticidad utilizó una técnica llamada crianza selectiva en la que gatos o monos eran criados en ambientes que sólo contenían un tipo de estímulo.

Crianza selectiva para la orientación en gatitos

El sistema visual de los gatitos se desarrolla pronto. Las neuronas que responden mejor a orientaciones específicas están presentes dentro de las seis primeras semanas (Hubel y Wiesel, 1963; Mitchell y Timney, 1984; Sherk y Stryker, 1976). Pero, si bien los gatitos tienen neuronas de orientación selectiva que responden a todo el rango de orientaciones, las propiedades de éstas pueden cambiar si son expuestos a un ambiente especial durante su desarrollo.

En un experimento de crianza selectiva, Colin Blakemore y Grahame Cooper (1970) colocaron a los gatitos en tubos con franjas como el de la figura 3.33, por lo que cada animal fue expuesto a una sola orientación, ya sea vertical u horizontal. Se mantuvo a los gatitos en la oscuridad desde su nacimiento hasta las dos semanas de edad, tiempo en el que eran colocados en el tubo durante cinco horas al día, el resto del tiempo permanecían en la oscuridad. Como los gatitos eran colocados en una plataforma de acrílico y el tubo se extendía por encima y por debajo de ellos, no había esquinas o bordes visibles en su ambiente fuera de las franjas a los lados del tubo. Los gatitos llevaban gorgueras al cuello para impedir que al girar la cabeza convirtieran las franjas verticales en franjas oblicuas u horizontales; sin embargo, de acuerdo con Blakemore y Cooper, "Los gatitos no parecían molestos por la monotonía de su entorno y se sentaban por largos periodos a examinar las paredes del tubo" (pág. 477).

Cuando se probó la conducta de los gatitos después de cinco meses de crianza selectiva, parecían estar ciegos a las orientaciones que no habían visto en el tubo. Por ejemplo, un gatito que fue criado en un ambiente de franjas verticales prestaba atención a una barra vertical pero ignoraba una horizontal. Después de la prueba conductual, Blakemore y Cooper registraron las células en la corteza visual y determinaron la orientación del estímulo que causaba la mayor respuesta en cada célula. Sus resultados indican

(continuación)

La plasticidad de la percepción *(continuación)*

que muchas de las células de los gatos criados con estímulos horizontales respondían mejor a los estímulos horizontales, pero ninguna respondía a los estímulos verticales (figura 3.34).

Crianza selectiva para la orientación en humanos

La plasticidad perceptual que cambia las características de las neuronas en los experimentos de crianza con gatitos también puede afectar las características de las neuronas en los seres humanos. Esto parece haber ocurrido en algunas personas con una condición llamada astigmatismo, la cual es causada por una distorsión en la forma de la córnea que da por resultado una imagen fuera de foco, ya sea en lo horizontal o lo vertical (figura 3.35). Así, una persona que adquiere astigmatismo a una edad temprana se expone básicamente a un ambiente en que las líneas de una orientación se representan nítidamente en la retina, pero las líneas a 90 grados de esta orientación están fuera de foco.

Ralph Freeman y John Pettigrew (1973) demostraron que los gatos criados con astigmatismo artificial, el cual se les provocó al hacerlos llevar una máscara que contenía lentes astigmáticas, desarrollaron células corticales que favorecían cualquier orientación que estuviera enfocada nítidamente durante la crianza. Este resultado en los gatos se parece a una condición en los seres humanos conocida como **ambliopía meridional**. A

(continuación)

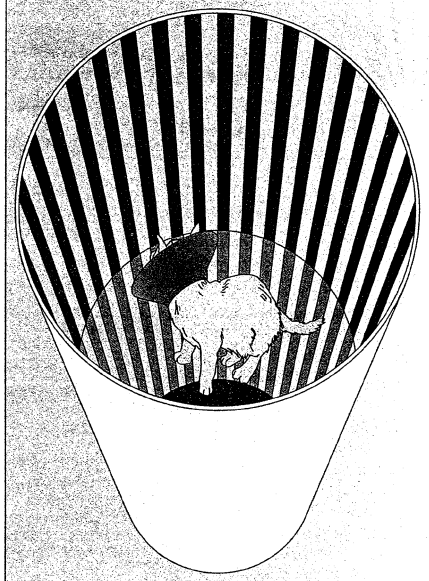


Figura 3.33
Tubo con franjas de Blakemore y Cooper (1970). El gatito llevaba una gorguera negra para que no viera su cuerpo y permaneciera en una plataforma de cristal situada a la mitad del cilindro. Un reflector (que no se muestra) iluminaba las paredes desde arriba.

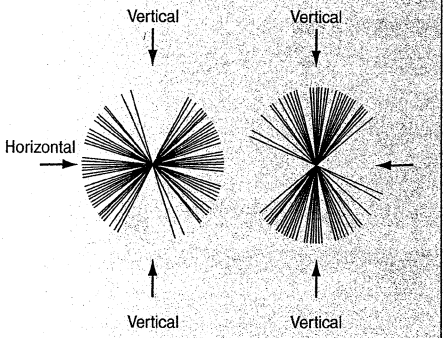


Figura 3.34
Distribución, a la izquierda, de orientaciones óptimas para 52 células de un gato con experiencia horizontal y, a la derecha, para 72 células de un gato con experiencia vertical (Blakemore y Cooper, 1970.)

La plasticidad de la percepción (*continuación*)

menudo las personas con esta condición padecieron astigmatismo a una edad temprana. Éste no fue corregido con anteojos y ahora, de adultos, sufren de un astigmatismo que no está sujeto a corrección óptica. Es decir, aunque esas personas usan lentes que compensan sus córneas distorsionadas de modo que todas las orientaciones se representen de manera nítida en la retina, su agudeza es mala para los objetos con orientaciones que originalmente veían borrosas debido a su astigmatismo (véase Mitchell y Wilkinson, 1974).

Aparentemente, así como las neuronas corticales de los gatos con astigmatismo de Freeman y Pettigrew no respondían bien a orientaciones que el astigmatismo hacía borrosas, las neuronas corticales de las personas con ambliopía meridional no pueden responder bien a las orientaciones que veían borrosas cuando eran niños. La menor respuesta hace que su visión se deteriore para estas orientaciones, aun si la imagen sobre la retina es nítida.

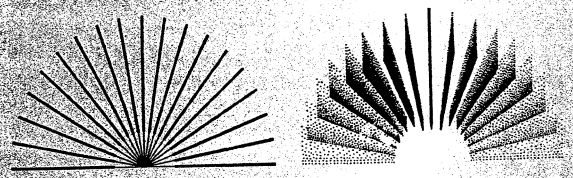


Figura 3.35
Izquierda: Se usa un abanico astigmático para probar el astigmatismo. Derecha: un paciente con astigmatismo percibirá las líneas en una orientación (en este caso la vertical) como nítidas y las líneas en otra orientación como borrosas. (Tomado de Trevor-Roper, 1970).

MAPAS Y COLUMNAS

Los mapas retinotópicos del NGL y la corteza estriada organizan la información neuronal en estas estructuras de acuerdo con un parámetro importante: la localización de la imagen en la retina. Hay mapas similares para otros sentidos. Para el sentido del tacto, existe en el cerebro un mapa del cuerpo, de manera que tocar algún sitio de él activa el lugar correspondiente en la corteza somatosensorial del lóbulo parietal (figura 3.36). El mapa dispuesto de modo que las partes adyacentes del cuerpo se localicen en lugares adyacentes en el cerebro se denomina **mapa somatotópico**.

Tanto el mapa de la visión como el del tacto están distorsionados. Así como en la visión hay un factor de magnificación en el que la fóvea está representada por una zona grande de la corteza, existe también un factor de magnificación en el tacto. De este modo, las partes del cuerpo, como las yemas de los dedos que son muy sensibles a los detalles y las texturas finas, ocupan en la corteza un área desproporcionada en relación con el área que ocupan en la piel.

También hay un mapa del sistema auditivo que ordena las frecuencias sonoras que corresponden a las diversas alturas en la corteza auditiva; las frecuencias bajas están representadas por las neuronas de un extremo y las altas por las neuronas del otro. Se trata del **mapa tonotópico**.

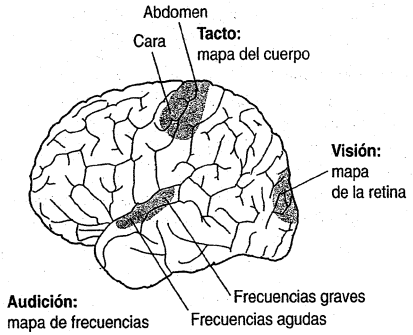


Figura 3.36
Las áreas corticales receptoras del oído, la vista y el tacto (áreas sombreadas) contienen mapas, es decir, neuronas dispuestas en un modo ordenado que representan la frecuencia de sonido, la localización en la retina y las partes del cuerpo.

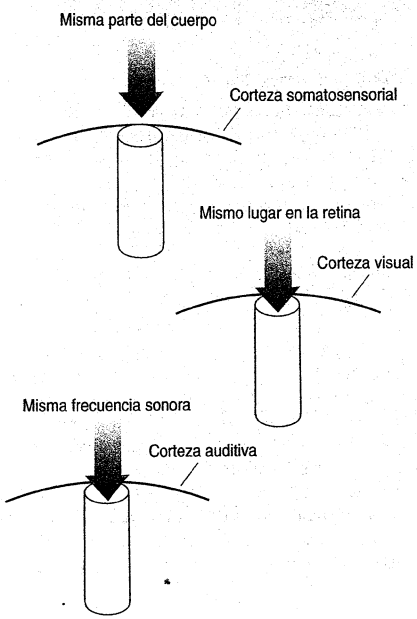


Figura 3.37
Las áreas corticales para el tacto, la vista y el oído tienen columnas que procesan la información sobre la localización o alguna propiedad del estímulo.

Además de tener en común a los mapas, los sistemas visual, auditivo y somatosensorial (tacto) están organizados en columnas (figura 3.37). Un electrodo introducido en sentido perpendicular en la superficie cortical toparía con las neuronas que responden a la misma localización u orientación en la corteza visual, al mismo sitio del cuerpo en la corteza somatosensorial y a la misma frecuencia de sonido en la corteza auditiva.

Quizá la organización de estos sentidos en mapas y columnas favorece el procesamiento neuronal posterior. Por ejemplo, el hecho de que las neuronas visuales con la misma preferencia de orientación estén dispuestas en columnas podría facilitar la formación de células complejas a partir de la información de varias células simples con la misma preferencia de orientación, y de células hipercomplejas a partir de un número de células complejas también con la misma preferencia. No resulta descabellado suponer que la organización en columnas tenga funciones semejantes en los sistemas somatosensorial y auditivo.

TABLA SINÓPTICA 3.2

Organización retinotópica de la corteza estriada

La corteza estriada está organizada de diversas maneras. Existe un mapa retinotópico en la corteza. Este mapa indica que las señales que llegan a la corteza provenientes de la fóvea ocupan un área más grande en la corteza que lo que pudiera suponerse, sobre todo si se toma en cuenta que la fóvea ocupa una pequeña área en la retina. A esto se le denomina factor de magnificación cortical.

Organización en columnas de la corteza estriada

La corteza está organizada en columnas de localización en las cuales todas las neuronas de una columna perpendicular a la superficie de la corteza cuentan con campos receptivos aproximadamente en el mismo lugar de la retina. La corteza estriada está organizada también en columnas de orientación, en las cuales todas las neuronas de una columna están sintonizadas para responder mejor a la misma orientación, así como en columnas de dominancia ocular, donde todas las neuronas de una columna responden mejor a la estimulación de uno de los ojos. Por último, hay que considerar que todas estas columnas se organizan en hipercolumnas, las cuales forman un módulo que procesa la información representada en un lugar particular de la retina.

Representación de un objeto en la corteza estriada

Un objeto que tiene una imagen en la retina lo suficientemente grande para estimular una serie de diferentes columnas de localización estará representado en la corteza por el disparo de neuronas en un conjunto de hipercolumnas separadas sintonizadas con la orientación del objeto. De esta forma, la actividad en diversas áreas separadas de la corteza estriada puede representar a un solo objeto, como el tronco de un árbol.

Plasticidad: crianza selectiva para la orientación

La plasticidad se refiere al hecho de que nuestra experiencia con estímulos específicos puede moldear el funcionamiento del sistema visual. Los experimentos de crianza selectiva en los que se cría a gatos en ambientes que consisten de una sola orientación apoyan la idea de la plasticidad, ya que la corteza de los gatos queda dominada por las neuronas sintonizadas a tal orientación. También existe evidencia de que en el cerebro de personas con astigmatismo, condición en la que ciertas orientaciones aparecen borrosas, ocurren efectos similares.

Entre sentidos: mapas y columnas

Asimismo, los mapas y las columnas observados en el sistema visual pueden demostrarse en otros sentidos. Existen mapas somatotópicos del cuerpo en la corteza somatosensorial, la cual sirve al sentido del tacto; y mapas tonotópicos de frecuencias en la corteza auditiva. También existe evidencia de que las neuronas de los sistemas somatosensorial y auditivo están organizadas en columnas.

Preguntas de Estudio

1. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que un árbol es "transformado" por el sistema visual? (78)
2. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que un árbol es "representado" por señales eléctricas? (78)

Flujo de información y organización en el núcleo geniculado lateral

3. ¿En qué se parecen los campos receptivos de las neuronas del NGL y los campos de las células ganglionares de la retina? (78)
4. ¿Cuál es la función principal del NGL? (78)

Flujo de información en el núcleo geniculado lateral

5. ¿Qué estructuras envían señales al NGL? (78)
6. ¿Cuáles son más numerosas, las señales que viajan de la corteza al NGL o las que viajan de la retina al NGL? ¿Las señales que viajan de la corteza o las que viajan del NGL a la corteza? (79)
7. Por cada 10 impulsos nerviosos que el NGL recibe de la retina, envía _____ de regreso a la corteza. (79)

Organización del ojo izquierdo y derecho

8. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que el NGL es una estructura bilateral? ¿Cuál es el ojo ipsilateral? ¿Cuál es el contralateral? (79)
9. Describa la forma en que cada ojo envía señales a las seis capas del NGL. (79)

Organización como mapa retinotópico

10. ¿Qué es el mapa retinotópico? ¿Qué revela la existencia de tal mapa acerca de la correspondencia entre las neuronas del NGL y las de la retina? (80)
11. ¿Por qué se compara el NGL con un sándwich? (80)

Organización según los tipos de células ganglionares que llegan al NGL

12. Describa las células ganglionares M y P de la retina y las capas magnocelulares y parvocelulares que extienden sus fibras al NGL. (80)
13. Describa el experimento de Schiller en el que las capas magno y parvocelulares del NGL fueron destruidas selectivamente. ¿Qué concluyó Schiller de los resultados de su experimento acerca de las funciones de estas capas? (81)

Procesamiento de información en la corteza estriada (V1)

14. ¿Cuántas neuronas llegan a la corteza estriada del NGL y cuántas neuronas contiene esa corteza? (81)
15. ¿Qué tarea desempeña la corteza estriada? (82)

La fisiología de las neuronas que responden a la orientación, la longitud y el movimiento

16. ¿Cómo descubrieron Hubel y Wiesel que las neuronas de la corteza estriada disparan ante líneas en movimiento? (82)
17. Describa las propiedades de una célula cortical simple. ¿Qué es la curva de sintonización a la orientación y qué nos indica sobre la respuesta de la neurona? (83)
18. Describa las propiedades de las células complejas e hipercomplejas. ¿Por qué se llaman a veces detectores de características? (84)
19. A medida que nos alejamos de la retina, ¿las neuronas requieren estímulos más o menos complejos para disparar? (84)

La psicofísica de los detectores de orientación

20. ¿Qué es la adaptación selectiva? ¿Cuál es la suposición básica que subyace a la adaptación selectiva? (85)
21. ¿Cuál es la suposición básica que subyace a un experimento de adaptación selectiva? (85)
22. ¿Cuál es el procedimiento de un experimento de adaptación selectiva? (86)
23. ¿Qué son los enrejados? ¿Qué son la orientación y el contraste de un enrejado? (86)
24. ¿Qué es la sensibilidad al contraste y cómo se mide? (87)

25. ¿Cuál es el resultado común después de la adaptación selectiva a la orientación? ¿Cuál es la explicación neuronal de este resultado y cuáles son sus conclusiones? (87)

Exploración del cerebro: el efecto oblicuo en la corteza estriada

26. ¿Qué es el efecto oblicuo? (89)
27. ¿Qué evidencia vincula el efecto oblicuo con la actividad de las neuronas selectivas a la orientación? (89)
28. ¿De qué manera se emplearon las mediciones psicofísicas y la IRMf en el estudio del efecto oblicuo? ¿Qué indican esos experimentos acerca del posible sitio en la corteza para determinar el efecto oblicuo? (89)

La fisiología de las neuronas que responden a la frecuencia espacial

29. ¿Qué es la frecuencia espacial? ¿Cómo se relaciona con el "grano" del ambiente? (88)
30. ¿Qué es el ángulo visual? ¿Qué nos revela acerca del tamaño de la imagen retiniana? (88)
31. ¿Cuál es el "método del pulgar" para determinar el ángulo visual? (90)
32. ¿Cómo se aplica el método del pulgar para determinar la frecuencia espacial de un enrejado en ciclos por grado? (90)
33. ¿Qué es el análisis de Fourier y qué nos explica acerca de las frecuencias espaciales de una escena? (90)
34. En una escena, describa los objetos con frecuencias espaciales bajas y los objetos con frecuencias espaciales altas. (90)
35. ¿Cuál es la evidencia fisiológica a favor de los analizadores de frecuencia espacial? (90)

La psicofísica de los analizadores de frecuencia espacial

36. ¿Qué es la función de sensibilidad al contraste (FSC)? ¿Qué nos dice acerca de la sensibilidad de las personas a diferentes frecuencias espaciales? (92)
37. ¿Cuáles son los pasos en el procedimiento de adaptación selectiva a la frecuencia espacial? (92)
38. ¿Cuáles son los resultados de la adaptación selectiva a la frecuencia espacial? ¿Qué revelan esos resultados acerca de los analizadores de la frecuencia espacial neuronal? (92)
39. ¿Qué concluyeron los investigadores sobre la FSC con base en los resultados de la adaptación selectiva a la frecuencia espacial? (92)
40. Describa el resultado de la demostración con enrejados de la figura 3.24 y explique cómo podría ocurrir ese resultado con base en la adaptación de las neuronas que responden a rangos específicos de frecuencias espaciales. (93)

Organización de la corteza estriada

El mapa retinotópico de la corteza

41. ¿Por qué decimos que hay un mapa retinotópico de la retina en la corteza? (95)
42. ¿Qué es el factor de magnificación cortical? (95)
43. Con base en las densidades relativas de las células ganglionares en la fóvea y la periferia y la forma en que las neuronas que reciben señales de la fóvea y de la periferia están dispuestas en la corteza estriada, explique cómo tiene lugar el factor de magnificación (95).
44. Cite otra razón del factor de magnificación cortical. (96)
45. ¿Cómo se relaciona la representación magnificada de la fóvea en la corteza con la percepción? (96)

Columnas de localización

46. ¿Cómo mostraron Hubel y Wiesel la organización de la corteza en columnas de localización? (96)
47. ¿Qué son las columnas de localización? ¿Qué significa que dos neuronas estén en la misma columna de localización? (96)

Columnas de orientación

48. ¿Cómo determinaron Hubel y Wiesel la existencia de columnas de orientación en la corteza estriada? ¿Qué significa que dos neuronas estén en la misma columna de orientación? (96)
49. ¿Cuál es la técnica de la 2-desoxiglucosa y qué demuestra? (97)

Columnas de dominancia ocular

50. ¿Qué es la dominancia ocular? ¿Qué son las columnas de dominancia ocular? (98)

Hipercolumnas

51. ¿Qué son las hipercolumnas y a qué nos referimos cuando afirmamos que son módulos de procesamiento? (98)
52. Describa cómo responden las neuronas de una hipercolumna a la imagen del tronco de un árbol en la retina. (98)
53. ¿A qué nos referimos cuando decimos que el patrón de estimulación cortical no se parece al estímulo sino que contiene información que lo representa? (99)

La plasticidad de la percepción: crianza selectiva para la orientación

54. ¿A qué se refiere la "plasticidad"? (100)
55. ¿Cuál es el principio fisiológico propuesto por Hebb que subyace a la plasticidad? (100)

Crianza selectiva para la orientación en gatitos

56. ¿Qué tan desarrollado está el sistema visual de los gatitos? ¿ Las neuronas selectivas a la orientación están presentes a una edad temprana? (100)
57. Describa el experimento de crianza selectiva de Blakemore y Cooper en el que usaron un tubo con franjas. (100)
58. ¿Cuáles fueron los resultados conductual y neuronal del experimento de Blakemore y Cooper? (100)

Crianza selectiva para la orientación en humanos

59. ¿Qué es el astigmatismo? (101)
60. ¿Qué sucede con las células corticales de los gatitos criados con astigmatismo artificial? (101)
61. ¿Qué es la ambliopía meridional? (101)
62. ¿Cómo es la agudeza de una persona con ambliopía meridional después que la imagen retiniana es corregida para hacerla nítida? ¿Qué significa este resultado? (102)

Entre sentidos: mapas y columnas

63. Describa los mapas de las cortezas somatosensorial y auditiva. ¿En qué se parecen a los mapas de la corteza visual? (103)
64. Describa la disposición en columnas de las neuronas de las cortezas somatosensorial y auditiva. (103)
65. ¿Cómo favorecería la organización de los sentidos en mapas y columnas al procesamiento neuronal? (104)

4

PROCESAMIENTO VISUAL DE ORDEN SUPERIOR

ESQUEMA TEMÁTICO

Procesamiento de orden superior en la corteza estriada

Corrientes de procesamiento en la corteza extraestriada

Modularidad en la corteza extraestriada

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO: El área del rostro humano

Código sensorial: cómo se representan los objetos en el sistema visual

¿Cómo se especializan las neuronas?

Conexión entre fisiología y percepción

Atención visual: selectividad visual y neuronal

El problema de la conjunción: reunir información de áreas diferentes

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN: Una mejor respuesta neuronal conduce a una mejor percepción

ENTRE SENTIDOS: Neuronas que responden a la visión y al tacto

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Qué ocurre con las percepciones de quienes padecen lesiones cerebrales? (115)
- ¿Hay áreas cerebrales independientes que determinan nuestra percepción de cualidades como la forma y el movimiento? (117)
- ¿De qué manera la evolución y nuestras experiencias cotidianas moldean la operación de nuestro sistema visual? (127)
- ¿Cómo combina el cerebro la información de todas las cualidades de un objeto en nuestra percepción completa del mismo? (134)

En la descripción del sistema visual, al final del capítulo 3, decíamos que las señales habían llegado a la corteza estriada (V1) y habían sido procesadas, por lo que las neuronas del área V1 —las neuronas simples, complejas e hipercomplejas de Hubel y Wiesel— respondían a líneas orientadas en movimiento.

La investigación de Hubel y Wiesel sobre la respuesta y organización de las neuronas del área V1 les permitió ganar el premio Nobel en 1981. A pesar de lo importante de su contribución en nuestra comprensión de la visión, la descripción que hicieron de las neuronas simples, complejas e hipercomplejas

representó apenas un primer paso en la explicación de la percepción, ya que estas neuronas proporcionan una explicación burda, sin procesamiento alguno, de cómo están representados los objetos en el sistema visual.

En la figura 4.1 se muestra un ejemplo de cómo se usaron los detectores de características de Hubel y Wiesel para explicar la percepción. De acuerdo con la información que teníamos de los detectores de características en los años sesenta, la mesa estaba representada por el disparo de detectores de orientación que se activaban ante varias de sus características. Sin embargo, resulta difícil explicar muchos aspectos de la percepción con base en los simples detectores de características, aspectos tales como el modo en que la respuesta de los diferentes detectores de orientación se combina en la percepción de una mesa, así como el modo en que podemos reconocerla cuando se localiza en diferentes lugares de nuestro campo visual y cuando la vemos desde diferentes ángulos (figura 4.2).

Sin embargo, mientras Hubel y Wiesel describían las propiedades de las neuronas simples, complejas e hipercomplejas de V1, empezaba a ser evidente la existencia de células en el sistema visual que responden a estímulos mucho más complejos que las líneas orientadas (Gross *et al.*, 1969, 1972). A finales de los

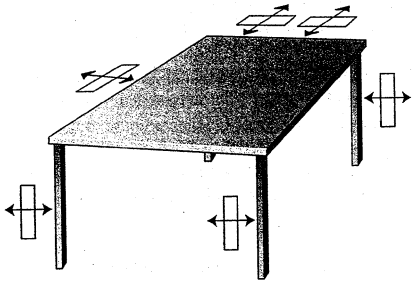


Figura 4.1
Modo en que una mesa puede estar representada por el disparo de los detectores de orientación en la corteza. Cada una de las barras con flechas representa el disparo de un detector de orientación. Las patas de la mesa estimulan los detectores de orientación sensibles a las verticales mientras que los bordes estimulan los detectores de orientación sensibles a las horizontales. Aunque la mesa está fija, sus características se desplazan en la retina debido a que los ojos siempre se están moviendo.

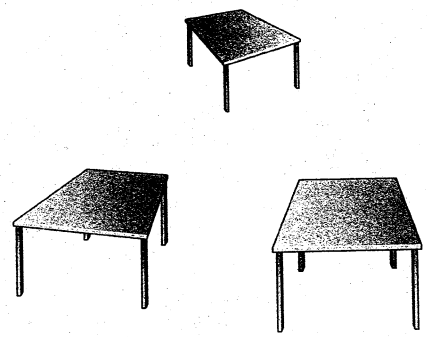


Figura 4.2
Cualquier explicación fisiológica de la percepción de un objeto tiene que contemplar el hecho de que vemos objetos como la mesa desde diferentes puntos de vista y desde diversas distancias.

setenta una nueva era en el estudio de la fisiología de la percepción estaba por comenzar, una era en la que la investigación demostraba que el procesamiento de la información visual se extendía a la **corteza extraestriada**. En este sentido, extraestriada significa, literalmente, toda la corteza cerebral que *no* es la corteza estriada (figura 2.5 y lámina a color 1.8). Veremos que grandes áreas de los lóbulos temporal y parietal, así como partes del lóbulo frontal, se hallan involucradas en la percepción visual. Hoy sabemos que más de la mitad de la corteza cerebral puede ser activada por estímulos visuales (Mishkin, 1986).

Este capítulo trata principalmente sobre la relación entre el procesamiento neuronal en la corteza extraestriada y la percepción. Pero antes de avanzar a la corteza extraestriada, detengámonos un poco más en el área V1 para describir algunas investigaciones recientes que demuestran que ciertas neuronas de V1 responden a estímulos más complejos que las líneas orientadas de Hubel y Wiesel.

Procesamiento de orden superior en la corteza estriada

De acuerdo con la imagen que hemos desarrollado hasta el momento, el área V1 contiene algunas neuronas sintonizadas a las orientaciones, otras a las frecuencias espaciales y otras más a la longitud, y cuando los estímulos con esas propiedades caen dentro del campo receptivo de una neurona, ésta dispara.

Con todo, la investigación reciente ha demostrado que el área V1 del mono contiene neuronas que poseen una propiedad llamada **modulación contextual**, lo que significa que su respuesta a un estímulo puede ser modulada, o influida, por el contexto que rodea al estímulo. Por ejemplo, la figura 4.3a muestra una barra vertical en medio del campo receptivo de una neurona (indicado por el cuadrado). Como se indica en la figura 4.3d, la neurona responde bien a la barra, pero cuando la barra vertical es rodeada por barras de orientación aleatoria, como en la figura 4.3b, la respuesta de la neurona disminuye. Esto no es lo mismo que el antagonismo centro-periferia que describimos en el capítulo 2 (figura 2.37), donde la estimulación de la periferia inhibitoria de un campo receptivo

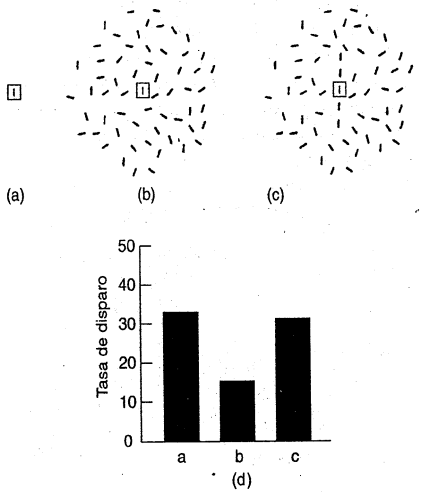


Figura 4.3
Modo en que el contexto influye en la respuesta de una célula en V1: (a) una barra vertical presentada sola en el campo receptivo (indicado por el cuadrado); (b) la misma barra rodeada por barras con varias orientaciones; (c) la misma barra acompañada de otras barras que se encuentran alineadas para crear un grupo; (d) respuestas a las condiciones a, b y c. (Adaptado de Zapadia *et al.*, 1995).

puede disminuir la respuesta causada por la estimulación del centro excitatorio. En el presente ejemplo, la diferencia es que las barras adicionales caen fuera del campo receptivo de la neurona y no tienen efecto sobre la respuesta cuando se presentan solas (véase también Lamme y Spekreijse, 2000).

La figura 4.3c muestra la manera en que podemos restablecer la respuesta de la neurona agregando barras verticales que estén en una posición tal que creen un grupo que incluya a la barra central. A partir de resultados como éste, se ha sugerido que la respuesta de la neurona a la barra depende de su prominencia, es decir, el grado en que la línea se destaca. Así, cuando el contexto oculta la barra, como en la figura 4.3b, la prominencia de la barra es baja y disminuye el disparo. Cuando un contexto diferente incluye a la barra, como en la figura 4.3c, la prominencia de la barra se hace mayor y el disparo se incrementa.

¿A qué se debe que tenga lugar esta modulación contextual? La figura 4.4, de un experimento de Karl Zipser y sus colaboradores (1996), sugiere una respuesta mediante la demostración de que el efecto de la modulación contextual en las neuronas del área V1 requiere cierto tiempo para desarrollarse. La figura 4.4a muestra la forma en que la neurona V1 de un mono responde cuando su campo receptivo y las áreas del contorno son cubiertas por un patrón de líneas inclinadas. El registro de la derecha sigue la tasa de disparo durante 300 milisegundos después del inicio de este estímulo. Advierta que al principio hay un estallido de disparos, luego éstos disminuyen a un nivel inferior y después continúan.

Sin embargo, observe lo que sucede cuando cambiamos parte del fondo de modo que el cuadrado del centro se destaque, como en la figura 4.4b. El estallido inicial de disparos es el mismo que antes, pero los disparos después de este estallido permanecen a un nivel más alto que antes, como lo indica el sombreado en el registro. Así, el incremento de la prominencia del estímulo (ahora el cuadrado destaca, mientras que antes no lo hacía) aumenta la respuesta de la neurona, la cual empieza aproximadamente a los 80 milisegundos del inicio de los disparos. Esta demora significa que la consideración del contexto probablemente implica un procesamiento adicional mediante algunas otras sinapsis. Este procesamiento podría ocurrir dentro del área V1 o quizá en áreas fuera de ésta, las cuales envían luego señales de regreso a ella (Shapley y Ringach, 2000).

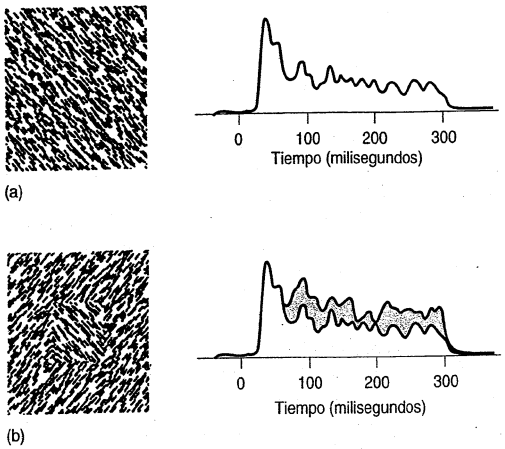


Figura 4.4
Efecto del contexto en la respuesta de la neurona VI de un mono. El estímulo se muestra a la izquierda y la respuesta a la derecha. (a) Los elementos que forman el "fondo" y el centro del estímulo tienen la misma orientación; (b) se cambió la orientación de los elementos que forman el fondo para lograr que el cuadrado del centro destaque. Esto último incrementa la respuesta, según lo indica el sombreado. (Tomado de Zipser *et al.*, 1996).

Ahora que hemos visto que áreas más allá de VI pueden enviar señales para indicar los efectos del contexto, estamos listos para avanzar a dichas áreas para ver lo que sucede "corriente arriba" en la corteza extraestriada. La historia de la investigación sobre la corteza extraestriada comienza a principios de los años ochenta, cuando se descubrió la existencia de vías, o "corrientes", que se extienden de VI en el lóbulo occipital a las áreas extraestriadas en los lóbulos temporal y parietal.

Corrientes de procesamiento en la corteza extraestriada

La idea de que existen vías o "corrientes" que transmiten información de la corteza estriada a otras áreas se presentó en un trabajo publicado por Leslie Ungerleider y Mortimer Mishkin en 1982. En este trabajo, Ungerleider y Mishkin distinguieron dos corrientes de procesamiento y demostraron que cumplen funciones diferentes.

Corrientes para percibir el qué y el dónde

La figura 4.5 muestra las dos corrientes descritas por Ungerleider y Mishkin: la corriente que llega al lóbulo parietal se llama **vía dorsal** y la que llega al lóbulo temporal **vía ventral**. (El término Dorsal corresponde a la superficie posterior, o superior, de un organismo. Así, la aleta dorsal de tiburones y delfines es la que está en la espalda y sobresale del agua. La figura 4.6 muestra que en los animales erectos, como los seres humanos, la parte dorsal del cerebro es la superior. Ventral, en este caso la parte inferior del cerebro, es lo opuesto a dorsal).

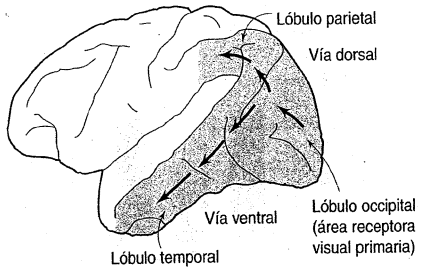


Figura 4.5
La corteza del mono, con las vías que van del área receptora visual primaria en el lóbulo occipital a los lóbulos prietal y temporal. La que va al lóbulo parietal es la vía dorsal, porque su destino es la superficie dorsal (superior) del cerebro. La vía ventral va al lóbulo temporal porque su destino es la superficie ventral (inferior) del cerebro (véase la figura 4.6). Las secuencias de las flechas indican que hay varias sinapsis a lo largo de las vías.

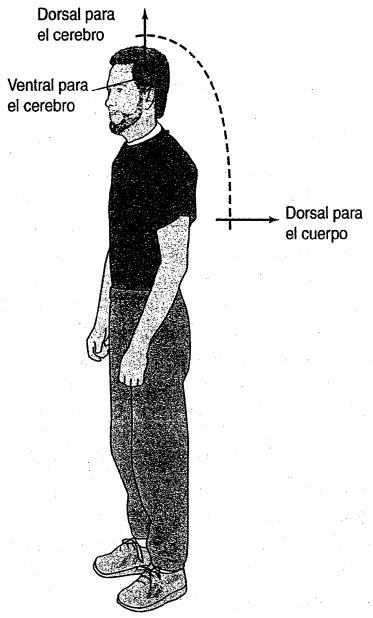


Figura 4.6
Según la explicación del texto, el término dorsal se refiere a la superficie posterior de los organismos. En el caso de los animales erectos, como los seres humanos, se refiere a la parte posterior del cuerpo y a la parte superior de la cabeza, como lo indican las flechas y la curva punteada. Ventral es lo opuesto a dorsal.

Ungerleider y Mishkin (1982) determinaron que estas dos corrientes tienen funciones diferentes con base en los resultados de experimentos con monos en los que les presentaron dos tareas : 1) un problema de discriminación de objetos y 2) un problema de discriminación de señalamientos. En el problema de discriminación de objetos, se le presentaba al mono un objeto, como un sólido rectangular, y luego se le presentaba una tarea de elección entre dos opciones, como se muestra en la figura 4.7a, la cual incluía el objeto "blanco" (el sólido rectangular) y otro estímulo (la forma triangular). Si el mono presionaba al lado del objeto blanco, recibía la recompensa alimenticia oculta debajo del objeto. Monos normales y monos con los lóbulos parietales extirpados lo hacían con facilidad, pero a los monos sin lóbulos temporales les resultaba muy difícil. Este resultado indica que la vía ventral, la cual llega a los lóbulos temporales, determina la identidad de los objetos. Ungerleider y Mishkin denominaron a la vía ventral la **vía del qué**.

El problema de discriminación de señalamientos se muestra en la figura 4.7b. En este caso, se recom-

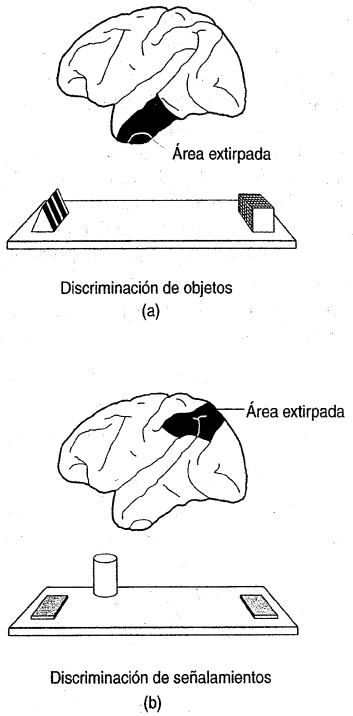


Figura 4.7
Las dos tareas de discriminación preparadas por Ungerleider y Mishkin. (a) En la tarea de discriminación de objetos, el mono debía tomar el objeto correcto. A los monos con una zona del lóbulo temporal extirpada (área sombreada del cerebro) se le dificultaba la tarea. (b) En la discriminación de señalamientos, los monos tenían que escoger el alimento cercano al cilindro. Los animales con cierta parte del lóbulo parietal extirpado les resultaba difícil realizar la tarea. (Tomado de Mishkin, Ungerleider y Macko, 1983.)

pensaba a los monos por elegir la comida tapada, la cual se indica con el cilindro alto. Los monos normales o los que tenían los lóbulos temporales extirpados realizaban la tarea, pero a los monos que carecían de una parte del lóbulo parietal les resultaba difícil. Este resultado indica que la vía dorsal, que conduce al lóbulo parietal, determina la localización de los objetos. Ungerleider y Mishkin llamaron a la vía dorsal la vía del dónde.

La investigación sobre las vías dorsal y ventral, así como sobre las estructuras asociadas a ellas, por lo regular confirma la noción de las vías paralelas que cumplen funciones diferentes. La figura 4.8 es un diagrama simplificado que muestra algunas de las principales estructuras de las vías (véase también la lámina a color 1.8). Advierta que la vía ventral (del qué) comienza en las células ganglionares P de la retina y las capas parvocelulares del NGL, en tanto que la vía dorsal (del dónde) comienza en las células ganglionares M de la retina y las capas magnocelulares del NGL. Casi todas las investigaciones que sustentan la noción de las vías paralelas se llevaron a cabo con monos, pero las investigaciones con la IRMf confirman la idea de que existen también vías paralelas en los seres humanos (Hax-by *et al.*, 1995).

Aunque se cuenta con evidencia de que las vías dorsal y ventral cumplen funciones distintas, observe en la figura 4.8 que no están tan separadas como pareciera. Varias conexiones anatómicas establecen "diálogos" entre ambas (Boussourd, Ungerleider y Desimone, 1990; Nakamura *et al.*, 1993; Ungerleider y Haxby, 1994). Por ejemplo, se ha demostrado que las señales de las capas magno y parvocelulares del NGL llegan al área V4 en la vía ventral (Maunsell, Nealey y DePriest, 1990; Merigan y Maunsell, 1993). Así, el cuadro de canales con funciones específicas es correcto en general, pero la noción de canales completamente separados e independientes para cada cualidad resulta una simplificación excesiva. Asimismo, debemos notar que estas vías no viajan en una sola dirección. Vimos que el área V1 puede recibir señales de áreas superiores, lo que, por lo general, es cierto en el caso de todas las estructuras de la figura 4.8. A medida que la información fluye de la corteza estriada hacia los lóbulos parietal y temporal, fluye también información de regreso en la otra dirección.

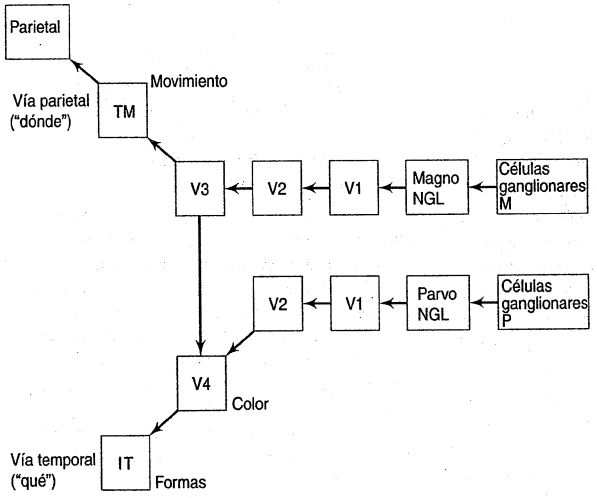


Figura 4.8
Diagrama simplificado de las vías visuales. Las señales fluyen de derecha a izquierda, a partir de las células ganglionares M y P en el extremo derecho, que se introducen en las vías parietal y temporal, respectivamente. V1 es la corteza estriada y V2, V3 y V4 son áreas visuales extraestriadas; otras áreas extraestriadas son la corteza inferotemporal (IT), la corteza temporal medial (TM) y la parietal, que comprende otras áreas del lóbulo parietal. Se indican las cualidades visuales más asociadas con las áreas TM, V4 e IT. Note que la información también fluye de regreso en la otra dirección.

Corrientes para obtener información sobre el qué y el cómo

Mientras que la noción de corrientes ventral y dorsal ha sido aceptada, David Milner y Melvyn Goodale (1995; véase también Goodale y Humphrey, 2001) han propuesto que, en lugar de denominarlas vías del *qué* y el *dónde*, deberían llamarse corrientes del *qué* y el *cómo*. Argumentan que la corriente ventral que conduce a la corteza temporal sirve para percibir objetos, una idea que corresponde a la noción del qué; sin embargo, postulan que la corriente dorsal que conduce al lóbulo parietal sirve para emprender acciones como, por ejemplo, recoger un objeto. Emprender una acción requiere conocer la ubicación de los objetos, lo que coincide con la noción del dónde, pero también exige una interacción física con ellos. Así, estirarse para alcanzar la taza de café precisa tanto la información acerca del lugar donde se encuentra, como el movimiento de la mano hacia ella. Por lo tanto, la corriente dorsal ofrece información sobre cómo dirigir una acción en relación con un estímulo.

La evidencia que respalda la idea de que la corriente dorsal se ocupa del modo de dirigir las acciones es proporcionada por neuronas de la corteza parietal que responden 1) cuando un mono mira un objeto y 2) cuando se inclina hacia éste (Sakata *et al.*, 1992; véase también Taira *et al.*, 1990). No obstante, las pruebas más impactantes de la noción de "acción" dorsal o corriente del "cómo" proceden de la conducta de pacientes humanos con daño cortical.

Introducción a la neuropsicología Entender el comportamiento de pacientes con daño cortical es la meta de la **neuropsicología**, la cual nos ha enseñado mucho acerca de los mecanismos de la memoria, el pensamiento, el lenguaje y la percepción. El fundamento de la neuropsicología es que podemos entender el funcionamiento de un sistema estudiando las **disociaciones**, situaciones en las que una función está presente y otra no.

Para que entendamos lo que nos indican las disociaciones, tomemos como ejemplo un televisor descompuesto (Parkin, 1996). Si observamos un televisor descompuesto notamos que a veces pierde el color pero no la imagen. Esta situación en la que una función (el color) está ausente y la otra presente (la imagen) se denomina **disociación simple**. La existencia de una disociación simple indica que las dos funciones tienen mecanismos diferentes, aun cuando no operen con total independencia una de la otra.

La demostración de una disociación simple involucra a un solo televisor, como el que acabamos de describir con imagen pero sin color. Consideremos ahora una situación en la que tenemos dos televisores: el televisor A no tiene sonido pero tiene imagen y el *B* tiene sonido pero no tiene imagen. Una **disociación doble** ocurre cuando podemos demostrar que una función está ausente y que la otra está presente en un televisor (televisor A: no tiene sonido pero la imagen está bien) y que en el otro televisor puede ocurrir lo contrario (televisor *B*: el sonido está bien pero no tiene imagen) (parte superior de la tabla 4.1). La aparición de una disociación doble significa que las dos funciones, en nuestro ejemplo el sonido y la imagen, tienen mecanismos distintos e independientes. En nuestro ejemplo del televisor, esto último se explica si tomamos en consideración que la imagen se forma en el tubo de rayos catódicos y el sonido procede de los amplificadores.

La conducta de la paciente D. F. Las investigaciones neuropsicológicas se valen de razonamientos como el que aplicamos en el ejemplo del televisor para llevar a cabo sus observaciones de lo que ocurre con las capacidades de la gente que padece daño cerebral. Un ejemplo de la aplicación de este planteamiento al estudio del procesamiento visual es el de D. F., una mujer de 34 años estudiada por Milner y Goo-dale, quien sufrió un daño en la corriente ventral por intoxicación con monóxido de carbono causada por una fuga de gas en su casa.

El accidente le dejó una buena visión de los colores y los detalles, pero al igual que el Dr. P., el músico que describimos en el capítulo 1, tenía una **agnosia visual de las formas**. No era capaz de reconocer figuras geométricas simples ni de identificar dibujos de objetos. Por ejemplo, aunque sabía cómo era un desatornillador, identificaba la fotografía de uno como "largo, negro y delgado", lo que revelaba que podía identificarlo fácilmente si lo tocaba con las manos.

Otro ejemplo de la incapacidad de D. F. de reconocer los objetos se muestra en su respuesta a los dibujos de la figura 4.9. No podía reconocer ni la manzana ni el libro y era incapaz de copiar los dibu-

Dos televisores descompuestos

	Función 1 Sonido	Función 2 Imagen
Televisor descompuesto #1	SÍ	No
Televisor descompuesto #2	No	SÍ

Dos personas

	Función 1 Orientación visual motriz	Función 2 Juicio de la orientación visual
Daño en la corriente ventral	SÍ	No
Daño en la corriente dorsal	No	SÍ

Tabla 4.1
Disociaciones dobles en los televisores (arriba) y en personas con daño cerebral (abajo). En ambos casos, la función 1 se presenta, mientras que la función 2 falta en un ejemplo y en el otro sí está presente.

jos. Los dibujos de la derecha, que trazó cuando se le pidió que dibujara de memoria una manzana y un libro abierto, indican que su incapacidad de reconocer o copiar los dibujos no se debía a un problema de falta de conocimientos generales sobre manzanas y libros o de su incapacidad para dibujar. Es interesante apuntar que cuando se le mostraron más tarde los dibujos que había hecho, no tenía la menor idea de lo que eran (Milner y Goodale, 1995). D. F. también tenía dificultades para percibir las orientaciones, por lo que no podía hacer coincidir la orientación de una tarjeta que sostenía en la mano con las orientaciones diferentes de una ranura (figura 4.10a).

Como D. F. tenía dificultades para orientar la tarjeta de forma que coincidiera con la orientación

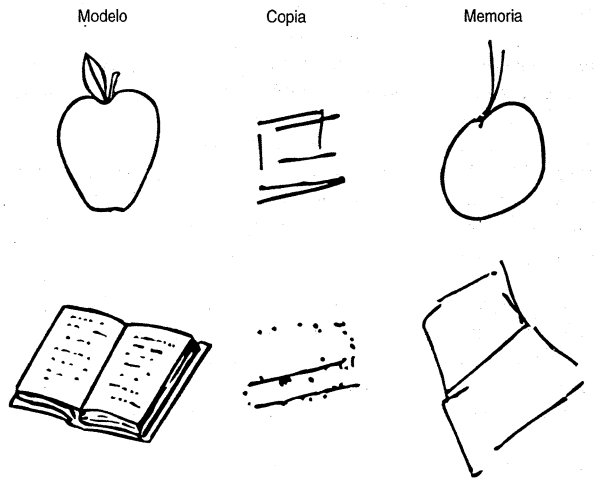


Figura 4.9
La paciente D. F. no podía reconocer los dibujos de la manzana y del libro mostrados a la izquierda, ni podía copiarlos, como se muestra en sus ensayos en la columna central. Los dibujos de la derecha son los que trazó de memoria. (Tomado de Milner y Goodale, 1995.)

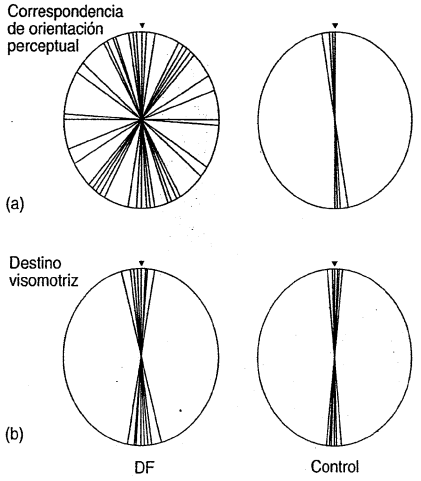


Figura 4.10
Estos diagramas muestran la orientación de una tarjeta sostenida con la mano en dos tareas de orientación. El diagrama de arriba a la izquierda muestra los intentos de la paciente D. F. por hacer coincidir la orientación de la tarjeta con las orientaciones de una ranura colocada frente a ella. Puesto que el desempeño correcto está indicado con una línea vertical, el esquema muestra que D. F. era incapaz de hacer que correspondiera la orientación de la tarjeta con la de la ranura. El diagrama de abajo a la izquierda muestra el desempeño de D. F. cuando se le pidió que introdujera la tarjeta en la ranura como si fuera un buzón. Las líneas casi verticales indican que podía realizar la tarea. Los diagramas de la derecha son para un control normal. (Adaptado de Goodale *et al.*, 1991.)

de la ranura, es razonable entonces que tuviera también problemas para insertarla en ella, ya que para hacerlo tendría que haber girado la tarjeta de modo que estuviera alineada con la ranura. Sin embargo, cuando se le pidió que deslizara la tarjeta en la ranura como cuando se echa una carta a un buzón, ¡pudo hacerlo! Aunque D. F. no podía girar la tarjeta para igualar la orientación de la ranura, cuando comenzó a moverla hacia ésta, la giró para hacerla coincidir con su orientación (figura 4.10b). Así, D. F. tuvo un desempeño pobre en la tarea estática de igualación de la orientación, pero se desempeñó bien cuando se requirió una acción (Murphy, Racicot y Goodale, 1996). Milner y Goodale interpretaron que la conducta de D. F. demostraba la existencia de un mecanismo para juzgar la orientación y otro para coordinar la visión y la acción.

Los resultados de D. F. demuestran una disociación simple, la cual indica que juzgar la orientación y la coordinación de la visión y la acción involucran mecanismos diferentes. Para probar que estas funciones no sólo tienen mecanismos diferentes, sino que también son independientes, debemos demostrar una disociación doble. Como vimos en el ejemplo de los televisores, esto supone encontrar a una persona cuyos síntomas sean opuestos a los de D. F. De hecho, existen pacientes que pueden juzgar la orientación visual, pero no pueden realizar la tarea que combina la visión y la acción. Como era de esperarse, mientras D. F. presentaba daño en la corriente ventral, los otros pacientes lo presentaban en la corriente dorsal.

Estos resultados, junto con los de D. F., establecen una disociación doble y sugieren que la percepción y la acción operan de manera independiente en el cerebro (parte inferior de la tabla 4.1). Con base en ellos, Milner y Goodale sugirieron que la corriente ventral debía continuar llamándose la vía del qué, como Ungerleider y Mishkin habían propuesto, pero que los términos **vía del cómo** o **vía de la acción** describirían mejor la corriente dorsal, puesto que ésta determina la manera en que una persona realiza una acción.

Aunque existe cierto desacuerdo respecto a las funciones que se deben enfatizar en la corriente dorsal, los investigadores coinciden en que existen estructuras a lo largo de las vías dorsal y ventral especializadas en diferentes funciones. Consideraremos ahora la evidencia de estas estructuras especializadas mediante la descripción de una propiedad llamada modularidad en la corteza extraestriada.

Modularidad en la corteza extraestriada

Uno de los principales resultados de las investigaciones de la corteza extraestriada es la demostración de que ciertas áreas corticales procesan información acerca de cualidades visuales específicas. Lla-

mamos a esta especialización **modularidad**. Si determinada estructura tiene una gran cantidad de neuronas que responden selectivamente a una cualidad particular, decimos que esta estructura es un **módulo** de tal cualidad.[1]

La comparación de la forma en que las neuronas de la corteza temporal medial (TM) y del área V4 responden al movimiento proporciona un ejemplo de módulos especializados. La figura 4.11 muestra que alrededor del 90 por ciento de las neuronas del área TM responden de forma selectiva al sentido del movimiento de los objetos, mientras que menos del cinco por ciento de las neuronas del área V4 responden selectivamente a la dirección (Merigan y Maunsell, 1993). A continuación, analizaremos más de cerca las investigaciones del área TM en la corriente dorsal y describiremos la investigación sobre la corteza inferotemporal (IT) en la corriente ventral, la cual contiene neuronas que responden a formas complejas.

Corteza temporal medial (TM): módulo para el movimiento

William Newsome y Edward Paré (1988) concibieron una ingeniosa técnica para determinar el umbral de los monos para detectar la dirección del movimiento. Se valieron de un estímulo que consistía de un conjunto aleatorio de puntos en movimiento creados por computadora que variaba el grado en que los puntos se movían en la misma dirección. Por ejemplo, la figura 4.12a representa una correlación nula en la dirección del movimiento de los puntos, de manera que éstos se mueven al azar como la "lluvia" que se ve en la televisión cuando está mal sintonizada. La figura 4.12b representa una correlación del 50 por ciento, por lo que, en cualquier instante, la mitad de los puntos se mueve en el mismo sentido. La figura 4.12c representa una correlación del 100 por ciento, es decir, que todos los puntos se mueven en la misma dirección.

[1] En el libro de Fodor (1984), *The Modularity of Mind*, encontrará una disertación detallada sobre la modularidad, las propiedades de los módulos y los criterios para determinar lo que es un módulo. Nuestra definición de módulo, diferente en cierto sentido a la de Fodor, es que éste es una estructura especializada para procesar información acerca de una cualidad perceptual específica.

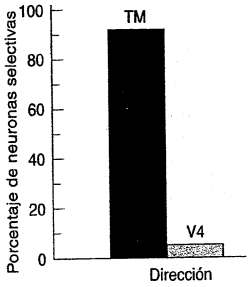


Figura 4.11
Casi todas las neuronas del área TM (barra negra) son selectivas de la dirección, mientras que apenas unas cuantas del área V4 lo son (barra sombreada). (Adaptado de Felleman y Van Essen, 1987.)

En cada ensayo, los puntos correlacionados se movían en una dirección particular . Monos entrenados para indicar dicha dirección pudieron detectarla en esquemas con correlaciones tan bajas, del uno o dos por ciento. Sin embargo, si se lesionaba el área TM, los monos sólo podían detectar la dirección del movimiento en esquemas cuya correlación fuera del 10 al 20 por ciento, es decir, cuando había más puntos moviéndose en la misma dirección. Así, las lesiones de la TM reducen la capacidad de los monos de detectar el sentido del movimiento (véase también Movshon y Newsome, 1992; Pasternak y Merigan, 1994). Este estudio y otras investigaciones de Newsome que describiremos al estudiar la percepción del movimiento en el capítulo 8 y en la sección sobre plasticidad perceptual al final de éste, son importantes, no sólo porque las neuronas del área TM responden al movimiento, sino porque vinculan la respuesta de éstas con la percepción de movimiento de los monos. Por ende, este resultado constituye un ejemplo de investigación sobre la relación entre fisiología y percepción (la relación C en la figura 1.7)

Corteza inferotemporal (IT): módulo para la forma

En el capítulo 3 vimos que las neuronas de la corteza estriada responden a formas simples, como las barras

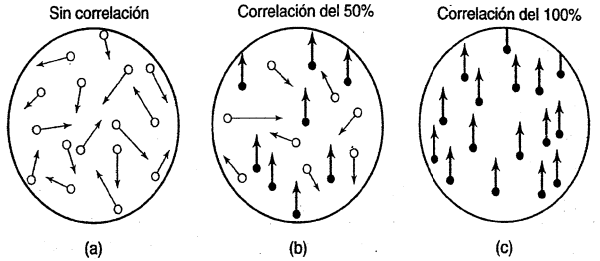


Figura 4.12
Estímulos empleados por Newsome y Paré. Los puntos de la izquierda (a) se movían al azar, sin ninguna relación entre ellos. Los del centro (b) estaban parcialmente correlacionados, pues la mitad (los negros) siempre se movía en la misma dirección. Los de la derecha (c) estaban totalmente correlacionados y se movían en la misma dirección. (Tomado de Newsome y Paré, 1988.)

o las esquinas. Ahora veremos que existen neuronas en la corteza extraestriada que responden mejor a estímulos más complejos. Nos concentraremos de manera específica en la corteza inferotemporal (IT) y en la corriente ventral porque en ella encontramos neuronas que responden a formas complejas y a rostros.

Neuronas que responden a las formas complejas Keiji Tanaka y sus colaboradores (Ito *et al.*, 1995; Kobatake y Tanaka, 1994; Tanaka, 1993; Tanaka *et al.*, 1991) registraron células en la corteza IT que respondían mejor a estímulos muy simples, como hendiduras, puntos, elipses y cuadrados. Las llamaron **células primarias**. De igual forma, registraron neuronas que respondían a estímulos más complejos, como ciertas siluetas o formas combinadas con un color o una textura. A estas células las denominaron **células elaboradas**.

La figura 4.13 muestra un ejemplo de la respuesta de una célula elaborada a varios estímulos similares. Cuando empezaron a probar esta célula, Tanaka y sus colaboradores observaron que respondía mejor al modelo de una manzana, y que si le quitaban el rabo, dejaba de responder. El modo en que la célula respondió a otras formas coincidió con esta observación. En efecto, la célula respondía mejor a discos con una barra delgada (A), pero lo hacía poco a la barra sola (B), el disco solo (C), el disco

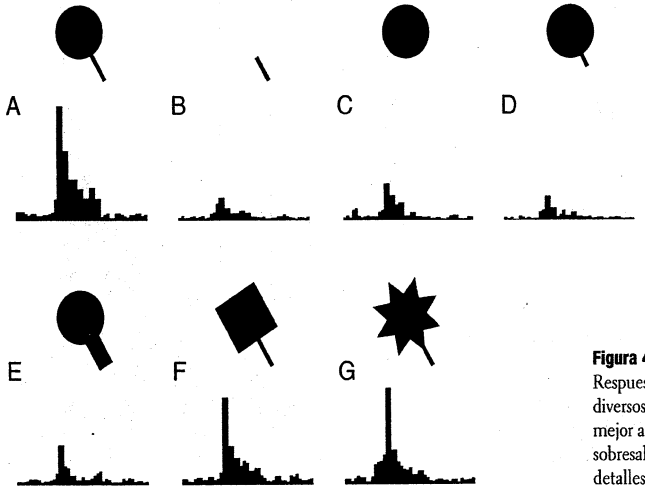


Figura 4.13
Respuestas de una célula elaborada a diversos estímulos. La célula responde mejor a un disco con una barra pequeña sobresaliente. En el texto encontrará los detalles. (Tanaka *et al.*, 1991.)

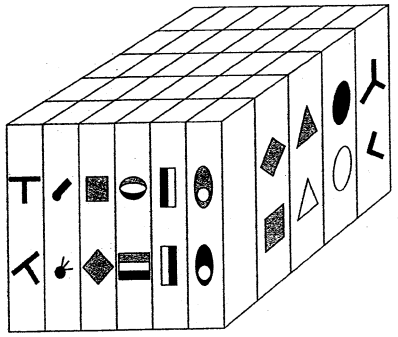


Figura 4.14
Las neuronas de la misma columna en la corteza IT tienden a responder a estímulos similares. Este diagrama muestra varias columnas de la corteza IT y el tipo de formas que logra que las neuronas de cada una de ellas respondan. (Young, 1995.)

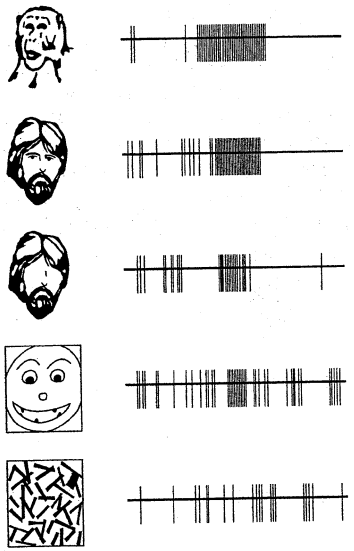


Figura 4.15
Respuestas de una neurona en el área IT de un mono a varios estímulos. La neurona responde mejor a una cara completa, como se aprecia en los dos registros superiores (rostros completos de un mono y un ser humano). Quitar los ojos a un rostro o presentar una caricatura reduce la respuesta. La neurona no responde a una disposición aleatoria de líneas. (Tomado de Bruce, Desimone y Gross, 1981.)

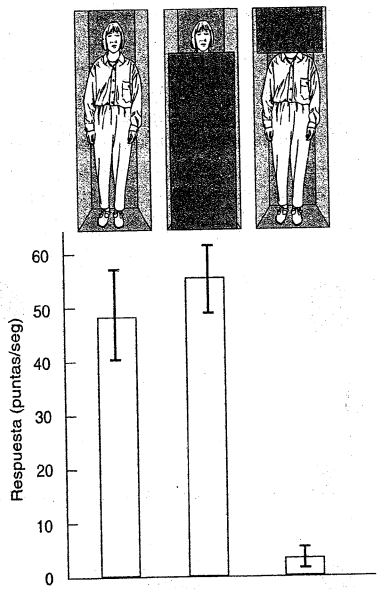


Figura 4.16
Respuesta de una neurona de la corteza IT para la cual la cabeza de la persona es la parte importante del estímulo, ya que el disparo se detiene cuando la cabeza es cubierta. Busque la explicación en el texto. (Tomado de Wachmuth, Oram y Perrett, 1994.)

y una barra corta (D) o el disco y una barra gruesa (E). La célula respondió también a un cuadrado con barra (F) o a una estrella con barra (G), pero sin duda el mejor estímulo fue el disco con la barra.

La figura 4.14 muestra algunas de las otras formas que generaban buenas respuestas por parte de las neuronas IT. Muestra además que están ordenadas en columnas, cuyas células responden a formas semejantes (véase también Fujita *et al.*, 1992). Tanaka postuló que una forma compleja estimula varias neuronas y que percibimos las formas concretas cuando la información de todas estas neuronas se combina.

Neuronas que responden a rostros Las células IT, como la que se muestra en la figura 4.15, responden mejor a las imágenes de rostros (Gross, 1992, 1994; Rolls, 1992). En la figura 4.16 se aprecian los disparos de una neurona que responde sólo a la cabeza. Observe que responde bien a una fotografía de cuerpo completo y a una que muestra una sola cabeza, pero que deja de hacerlo cuando la cabeza es cubierta (Wachsmuth, Oram y Perrett, 1994).

A fin de determinar el grado en que algunas neuronas IT se especializan en los rostros, Edmund Rolls y Martin Tovee (1995) midieron la respuesta de las neuronas a una serie de estímulos que contenían o no rostros. La figura 4.17 muestra la respuesta de una de estas neuronas a estímulos como los mostrados en la figura 4.18. Rolls y Martin usaron un total de 68 estímulos diferentes, 23 imágenes de rostros y 45 ilustraciones de otros estímulos, principalmente de paisajes y comida.

La altura de cada barra en la figura 4.17 representa la respuesta de la neurona a un estímulo diferente. Los rostros, indicados con la letra F, generaron respuestas grandes. Las barras altas de la izquierda indican los rostros que produjeron las mayores respuestas. Esta neurona respondió también a muchos otros rostros, pero respondió muy poco a los estímulos que no los contenían.

La investigación descrita sobre neuronas que responden mejor a los rostros requirió el registro de neuronas únicas en la corteza de los monos. Pero, recientemente, la investigación con la IRMf en humanos identificó un área en la corteza IT humana, el área **fusiforme del rostro (AFR)**, que se especializa en responder a los rostros (*véase la sección Exploración del cerebro*).

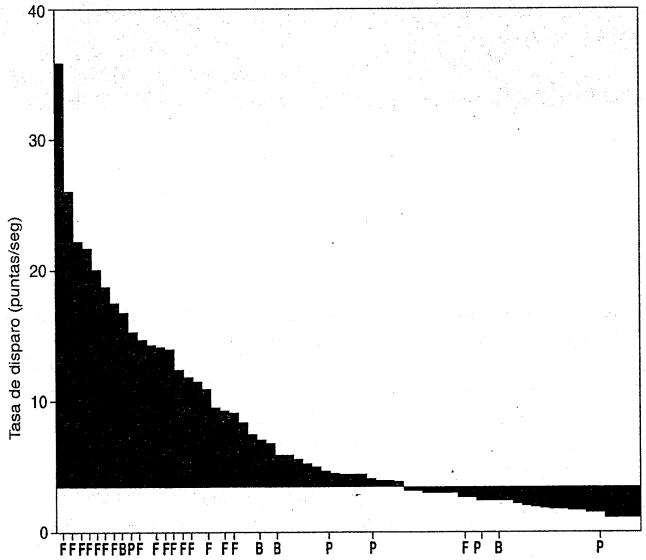


Figura 4.17
Tasas de disparo de una sola neurona a los 68 estímulos presentados por Rolls y Tovee (1995). Las barras marcadas con F son las tasas para imágenes de rostros. Las barras marcadas con P son las tasas para imágenes de rostros de perfil. Las barras marcadas con B son de ilustraciones de escenas que también contenían un rostro y las barras sin marcar son las respuestas a los estímulos que no eran rostros. Las barras debajo de la línea representan tasas de disparo que están por debajo del nivel de actividad espontánea.



Figura 4.18
Algunos de los estímulos usados por Rolls y Tovee (1995).

¿Qué revela el hecho de que la corteza IT contenga neuronas especializadas en responder a formas específicas sobre cómo están representados en el cerebro los objetos del ambiente?, ¿la existencia de neuronas que disparan específicamente ante formas complejas y ante rostros significa que usted puede identificar su automóvil en el estacionamiento o el rostro de su mejor amigo debido a neuronas especializadas en responder a la forma de su carro o del rostro de su amigo?

Los resultados en la figura 4.17 proporcionan un indicio para responder a esta última pregunta. Dichos resultados demuestran que esta neurona responde bien a los rostros y mal a otro tipo de objetos, es decir, podría responder bien al rostro del mono en la esquina superior izquierda de la figura 4.18, y mal a las ilustraciones de otro tipo de objetos, como los de la parte inferior de la figura 4.18. Sin embargo, además de disparar ante el rostro amenazante del mono de la esquina superior izquierda, esta neurona responde ante los rostros pacíficos de los monos de la segunda fila, y quizá incluso ante los rostros humanos. En consecuencia, el hecho de que una neurona se especialice en responder a los rostros no significa necesariamente que su disparo señale la presencia de un rostro específico. En la siguiente sección, después de la tabla sinóptica 4.1, consideraremos la forma en que neuronas como la de la figura 4.17 pueden ayudarlo a reconocer a su amigo. En esta tabla encontrará una perspectiva general del material que hemos abarcado hasta el momento.

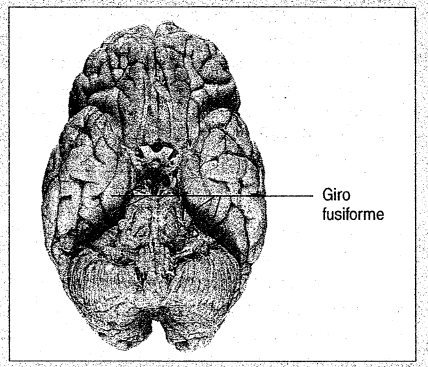
EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

El área del rostro humano

La investigación neurofisiológica y neuropsicológica indica que en el cerebro existe un área especializada en responder a los rostros. La evidencia neurofisiológica proviene sobre todo de resultados como los ilustrados en las figuras 4.15 a la 4.17, las cuales demuestran la existencia de neuronas en la corteza IT del mono que brindan una respuesta selectiva ante los rostros.

La evidencia neuropsicológica proviene de estudios con personas con daño cerebral. Éstos muestran que el daño en el lóbulo temporal puede provocar una condición llamada **prosopagnosia**, en la cual la persona tiene dificultades para reconocer los rostros de gente que podría resultarle familiar. Esta condición afecta incluso a los rostros más allegados, de modo que una persona con prosopagnosia puede ser incapaz de reconocer a sus amigos más cercanos, a los miembros de su familia e inclusive el reflejo de su propia cara en el espejo (Burton *et al.*, 1991; Hecaen y Angelerques, 1962; Parkin, 1996).

Estudios recientes con la IRMf han demostrado que las imágenes de rostros activan el giro fusiforme en el lóbulo temporal (Clark *et al.*, 1996; Puce *et al.*, 1995, 1996). Un experimento de Nancy Kanwisher y sus colaboradores (1997) ilustra el procedimiento básico utilizado para determinar que las neuronas de esta área responden selectivamente a los rostros. Primero determinaron que las imágenes de los rostros provocaban actividad cerebral en el giro fusiforme y en algunas otras estructuras. Luego determinaron las áreas activadas por otros objetos, como imágenes de rostros mezclados, objetos domésticos, casas y manos. Cuando restaron la respuesta a los otros objetos de la respuesta a los rostros, Kanwisher encontró que la actividad permanecía en un área del giro fusiforme. Por medio de este resultado, interpretó que esta área, que en los humanos se conoce como el área fusiforme del rostro, se especializa en responder a los rostros.



El área fusiforme del rostro (AFR) se localiza en el giro fusiforme.

CÓDIGO SENSORIAL: REPRESENTACIÓN DE LOS OBJETOS EN EL SISTEMA VISUAL

Una de las preguntas que nos propusimos responder en el capítulo 3 fue: *¿De qué manera las señales neuronales representan un árbol u otro objeto?* A continuación veremos cómo ocurre en realidad esta representación mediante el **código sensorial**, que es la

TABLA SINÓPTICA 4.1

Procesamiento de orden superior en la corteza estriada

La investigación reciente ha demostrado que la respuesta de algunas neuronas en la corteza estriada (VI) es influida por el contexto que rodea al estímulo. Este efecto, denominado modulación contextual, se desarrolla en cierto tiempo y podría deberse a las señales que son enviadas de regreso a VI provenientes de niveles superiores de la corteza.

Corrientes de procesamiento en la corteza extraestriada

Existen dos corrientes de procesamiento que conducen información de la corteza estriada a la corteza extraestriada. La vía dorsal viaja al lóbulo parietal, y la vía ventral viaja al lóbulo temporal. La corriente dorsal ha sido llamada la vía del "dónde" por algunos investigadores y la vía del "cómo" o de la "acción" por otros, mientras que la corriente ventral ha sido llamada la vía del "qué".

Neuropsicología

La investigación que estudia las disociaciones en pacientes con daño cerebral ha arrojado información acerca de las funciones del cerebro normal. Los estudios con la paciente D. F., quien sufrió daño en la corriente de procesamiento ventral, demostraron que dos funciones separadas, juzgar la orientación y coordinar la visión y la acción, involucran mecanismos diferentes que probablemente operan de manera independiente.

Módulos para el movimiento y la forma

La investigación electrofisiológica con monos ha proporcionado evidencia de que el área temporal medial (TM) es un módulo que se especializa en procesar información sobre el movimiento, y que el área inferior temporal (IT) se especializa en procesar información acerca de la forma. Existen neuronas en la corteza IT que responden mejor ante los rostros. Esta área, demostrada también en los humanos, se denomina área fusiforme del rostro (AFR).

información contenida en el disparo de neuronas que representa lo que percibimos.

¿Cómo trabaja el código sensorial? Para responder a esta pregunta consideraremos dos ideas acerca de la codificación sensorial, la codificación específica, que afirma que las percepciones específicas son señaladas por la actividad de neuronas específicas, y la codificación distribuida, que plantea que las percepciones específicas son señaladas por el patrón de actividad que se distribuye entre muchas neuronas.

Codificación específica

La representación de estímulos específicos por el disparo de neuronas especializadas en responder a estos estímulos se conoce como **codificación específica**. De acuerdo con la idea de la codificación específica, nuestra percepción de los rostros en la figura 4.19 sería señalada por el disparo de una neurona sintonizada para responder a cada rostro específico. La neurona 1 responde a Beto, la neurona 2 a Samantha y la neurona 3 a Rogelio. Note que las respuestas de estas neuronas son específicas: la neurona 1 sólo dispara ante Beto, mientras que las neuronas 2 y 3 no disparan en absoluto ante él. Sin embargo, es poco probable que esta forma extrema de codificación específica funcione, ya que, aunque existen neuronas especializadas en responder a los rostros, éstas responden a más de uno.

Otra razón por la que la codificación específica no funciona es que en el ambiente hay demasiados rostros diferentes, así como otros objetos para poder asignar una neurona específica a cada uno de ellos. Por tanto, si sólo tres neuronas están específicamente sintonizadas, no será posible codificar los otros dos rostros de la figura 4.19. Existen también otros problemas, por ejemplo ¿cómo percibimos objetos que nunca vimos antes?, ¿cómo percibimos objetos cuando los vemos desde diferentes ángulos o cuando se mueven a lugares distintos de nuestro campo visual? Veremos que estos problemas pueden manejarse por medio de la codificación distribuida.

Codificación distribuida

La representación de estímulos específicos por el patrón de disparo de muchas neuronas se define como **codificación distribuida**. Podemos apreciar cómo funciona en el caso de los rostros si pensamos en el modo en que los cinco rostros de la figura 4.19 podrían ser representados por el patrón de disparo de sólo tres neuronas. En este caso, las tres neuronas disparan ante cada rostro, pero el patrón de disparo es diferente para cada uno. De esta forma, el rostro de Beto genera una tasa alta de disparo en la neurona 1, menor en la neurona 2 y menor aún en la neurona 3, mientras que el rostro de Samantha genera un mayor disparo en la neurona 2 y poco en la 1 y la 3. Note que los rostros de Samantha y Graciela tienen patrones similares pero difieren ligeramente, pues no son idénticos.

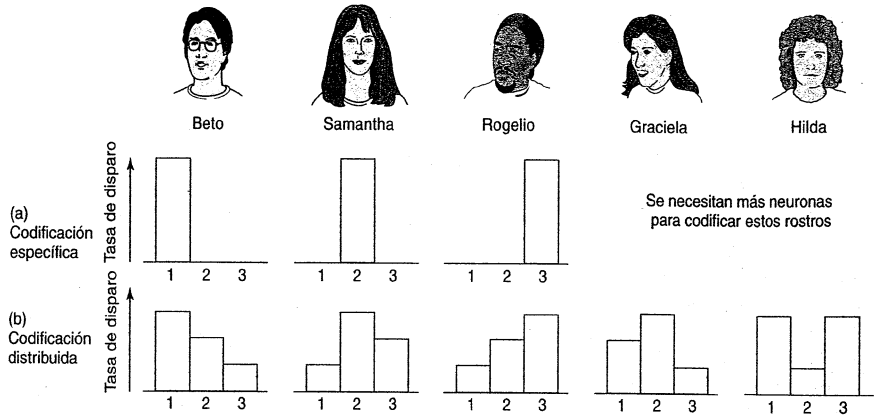


Figura 4.19
Modo en que los rostros podrían codificarse de acuerdo con (a) la codificación específica y (b) la codificación distribuida. La altura de las barras indica la respuesta de las neuronas 1, 2 y 3 ante cada rostro. Busque la explicación en el texto.

Una de las ventajas de la codificación distribuida es que un gran número de estímulos puede ser señalado por unas cuantas neuronas. En nuestro ejemplo, el disparo de tres neuronas señala cinco rostros, pero estas tres neuronas podrían señalar a más de cinco, ya que a partir de ellas pueden crearse muchos patrones diferentes. En realidad, ¿cuántas neuronas están involucradas en la codificación de un objeto como un rostro o una cualidad perceptual como la dirección del movimiento? La respuesta a esta pregunta parece depender del objeto o propiedad específica. Por ejemplo, en el capítulo 8 veremos que en la corteza TM existen neuronas con una sintonización tan precisa para la dirección del movimiento que el disparo de unas cuantas neuronas contiene información suficiente para señalar con precisión la dirección en que un objeto se mueve (Newsome *et al.*, 1989). En contraste, se requieren más neuronas para proporcionar información suficiente que permita identificar estímulos complejos como los rostros y otros objetos ambientales (Abbot, Rolls y Tovee, 1996; Rolls y Tovee, 1995).

Otro aspecto que necesitamos considerar al preguntarnos sobre el modo en que los objetos se representan en el disparo neuronal es el hecho de que somos capaces de identificar objetos aún cuando los vemos a diferentes distancias, en diferentes lugares de nuestro campo visual, o desde ángulos distintos. Los siguientes tres tipos de neuronas que se encuentran en la corteza IT nos permiten lograr estas proezas.

- **Neuronas invariantes al tamaño:** neuronas que responden a un objeto sin importar cuál sea su tamaño en la retina. Las neuronas invariantes al tamaño continúan disparando ante un objeto aunque éste se encuentre a diferentes distancias, lo que podría ocasionar que el tamaño de la imagen del objeto cambiara en la retina.
- **Neuronas invariantes a la localización:** neuronas que responden a un objeto sin importar dónde se encuentre en el campo visual. Las neuronas invariantes a la localización siguen disparando aun cuando el objeto se mueva de un lugar a otro.
- **Neuronas invariantes a la vista:** neuronas que responden a un objeto sin importar el punto de

vista desde el que lo veamos. Las neuronas invariantes a la vista responden incluso cuando el objeto es visto desde diferentes ángulos, como se muestra en la figura 4.20.

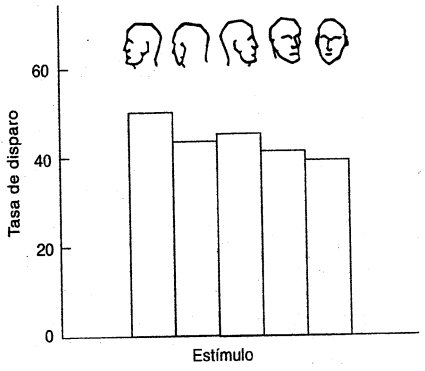


Figura 4.20
Respuesta de una neurona invariante a la vista que se activa con aproximadamente la misma tasa de disparo ante diferentes perspectivas de un rostro. (Tomado de Perrett y Oram, 1993.)

Tabla 4.2
Tipos de neuronas en la corteza IT que responden a los rostros

Tipo de neurona cortical	Dispara ante...
Específica ante el tamaño	un número pequeño de rostros de un tamaño particular
Específica ante la localización	un número pequeño de rostros en una localización particular
Específica ante la vista	un número pequeño de rostros mostrados en una vista particular (véase figura 4.21)
Invariante ante el tamaño	muchos tamaños diferentes de un grupo pequeño de rostros
Invariantes ante la localización	un grupo pequeño de rostros localizados en muchos lugares diferentes en el campo visual. Estas neuronas pueden tener campos receptivos muy grandes
Invariantes ante la vista	un número pequeño de rostros vistos en varias perspectivas diferentes (véase figura 4.20)

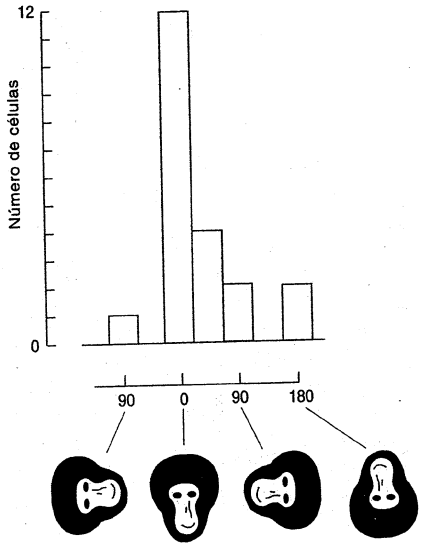


Figura 4.21
En la corteza IT hay neuronas que responden mejor a la vista específica de una cara. La gráfica muestra el número de células de un grupo de 21 que respondió mejor a cada una de las cuatro orientaciones de las caras de mono. (Tomado de Tanaka *et al.*, 1991.)

Podemos contrastar estas neuronas invariantes con neuronas **específicas** ante el **tamaño**, la **localización** y la **vista**, las cuales sólo responden a tamaños, localizaciones o vistas específicas de un objeto. La figura 4.21 muestra que existen neuronas en la corteza IT del mono que responden mejor a diferentes vistas de un rostro. Las propiedades de estos diferentes tipos de neuronas se resumen en la tabla 4.2.

Esto significa que nuestra habilidad para identificar y reconocer el inmenso número de objetos diferentes en nuestro ambiente es el resultado final de la cooperación distribuida entre muchas neuronas. Esto ocurre incluso para estímulos como rostros, los cuales son atendidos por neuronas especializadas en responder solamente a ellos. Quizá no se requieran muchas neuronas para que usted sepa que está viendo un rostro, pero un grupo de neuronas trabajan en conjunto para señalar la presencia de un rostro particular.

¿Cómo se especializan las neuronas?

El hecho de que existan neuronas especializadas en responder ante estímulos específicos como los rostros plantea una pregunta interesante y significativa: ¿Cómo llegan los rostros a tener sus propias neuronas localizadas en su propio módulo en la corteza? Consideremos dos posibles respuestas a esta pregunta: 1) la evolución moldea la selectividad neurona, por lo que la gente nace con neuronas para los rostros; 2) la experiencia moldea la selectividad neuronal, por lo que las neuronas que responden a los rostros son moldeadas por todas las experiencias que la gente tiene al mirar e identificar rostros.

¿La evolución moldea la selectividad neuronal?

Una respuesta a la pregunta de por qué las neuronas se vuelven selectivas es que el sistema nervioso pudo haber evolucionado para responder mejor a situaciones y estímulos que suelen encontrarse en el ambiente. De acuerdo con la teoría de la selección natural, las características con base genética que mejoran la capacidad de un animal para sobrevivir y, por ende, para reproducirse, se transmitirán a las futuras generaciones. Así, una persona cuyo sistema visual contiene neuronas que disparan ante cosas importantes en el ambiente (como los rostros) tendrá mayor probabilidad de sobrevivir y transmitir sus características que una persona cuyo sistema visual no contenga dichas neuronas especializadas. A través de este proceso evolutivo, el sistema visual pudo haber sido moldeado para contener neuronas que respondan ante los rostros y otra información perceptual importante. De hecho, existen neuronas en la corteza visual del mono recién nacido que señalan información sobre la dirección en que los objetos se mueven y sobre su profundidad relativa, dos cualidades importantes para la supervivencia de este animal (Chino *et al.*, 1997).

El problema con la explicación evolutiva es que, aunque no hay duda de que el diseño y funcionamiento básico de todos los sentidos son resultado de la evolución, resulta difícil probar si una capacidad particular está, en efecto, "planificada" por la evolución o si es originada por el aprendizaje. En el caso de las neuronas del rostro, existe evidencia reciente de la participación del aprendizaje. Describiremos primero algunos experimentos en los que, a partir de los registros de una sola neurona, se demuestra que las neuronas de la corteza IT del mono pueden ser sintonizadas por la experiencia con objetos complejos o formas geométricas. Después, describiremos un estudio que considera de manera específica la actividad neuronal en la corteza humana.

Evidencia de que la experiencia moldea la selectividad neuronal

Experimentos recientes realizados con monos y seres humanos sugieren que la experiencia puede moldear la selectividad neuronal. Los experimentos con monos muestran que cuando se les entrena para reconocer imágenes de objetos tridimensionales complejos, las neuronas de su corteza IT disparan de manera selectiva ante estos objetos particulares.

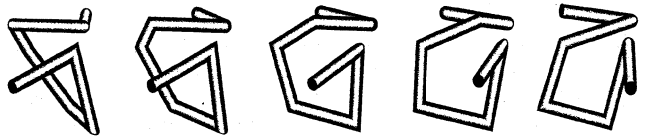


Figura 4.22
Diferentes vistas de uno de los estímulos de Logothetis y Pauls (1995). Los monos fueron entrenados para reconocer una de ellas. Luego se les evaluó para saber si reconocían bien la vista para la que fueron entrenados, así como otras.

El efecto de la experiencia en la respuesta neuronal de los monos Nikos Logothetis y Jon Pauls (1995; véase también Logothetis, Pauls y Poggio, 1995; Logothetis *et al.*, 1994) entrenaron monos para que reconocieran cierta vista de un objeto poco familiar, como el de la figura 4.22. Después del entrenamiento, evaluaron a un mono con métodos psicofísicos para averiguar si reconocía bien esta vista, además de otras del mismo objeto con giros en orientaciones diferentes, así como objetos completamente distintos. Los resultados de la figura 4.23a indican que el mono reconocía la vista para la que había sido entrenado y que el reconocimiento disminuía gradualmente a medida que el objeto rotaba a partir de este ángulo preferido.

Cuando Logothetis y Pauls repitieron el procedimiento, tomaron registros de las neuronas de la corteza IT en lugar de realizar pruebas psicofísicas y descubrieron neuronas que respondían a los objetos

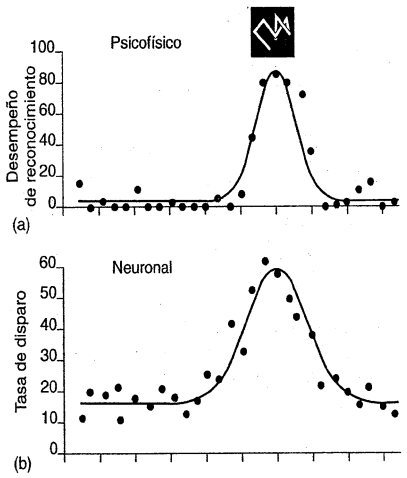


Figura 4.23
(a) Capacidad de un mono para reconocer diferentes vistas de un objeto. El mono fue entrenado con la vista que se muestra (orientación de 0 grados) y luego se le evaluó para comprobar si reconocía bien el objeto cuando se le mostraba con vistas diferentes. (b) Respuesta de una neurona en la corteza IT de un mono a diferentes vistas del mismo objeto. El resultado clave del experimento es que la curva neuronal se parece a la curva del desempeño de reconocimiento. (Tomado de Logothetis y Pauls, 1995.)

para los que el mono había sido entrenado para reconocer, pero no encontraron ninguna que respondiera a otros objetos que el mono no hubiera aprendido a identificar. La curva de sintonización de una neurona que respondía a uno de los estímulos entrenados, la cual se muestra en la figura 4.23b, es muy parecida a la curva de reconocimiento determinada por medios psicofísicos.

El experimento de Logothetis y Pauls es un ejemplo de la medición en el mismo animal tanto de la relación estímulo-percepción (relación A en la figura 1.7) (figura 4.23a), como de la relación estímulo-fisiología (relación B en la figura 1.7) (figura 4.23b). Experimentos como éste son de particular utilidad en el estudio de la relación entre fisiología y percepción. Con base en sus resultados, Logothetis y Pauls concluyeron que estas neuronas están involucradas en la percepción de las formas y que debieron haberse "sintonizado" a la forma que vieron durante el entrenamiento.De modo que, parece que algunas células de la corteza IT pueden "aprender por experiencia" a disparar ante objetos inusuales como los estímulos de Logothetis y Pauls (Véase también Kobatake *et al.*, 1998, para otro ejemplo de aprendizaje de las neuronas).

El efecto de la experiencia en la respuesta neuronal de los humanos Por medio de la IRMf, Isabel Gauthier y sus colaboradores (1999) pudieron demostrar que la práctica en el reconocimiento de un tipo específico de objeto puede incrementar la actividad de las neuronas en el área fusiforme del rostro (AFR) de los seres humanos, la cual, como hemos visto, es un área que se especializa en los rostros. Gauthier determinó primero el nivel de actividad en el AFR en respuesta a rostros y a objetos llamados Greebles, es decir, familias de "seres" generados por computadora que tienen la misma configuración básica pero que difieren en las formas de las partes que los constituyen (figura 4.24). Los resultados de esta parte del experimento, mostrados en la figura 4.25a, indican que las neuronas del AFR responden pobremente ante los Greebles pero bien ante los rostros.

Luego se entrenó a los sujetos para reconocer los Greebles durante siete horas por un periodo de cuatro días. Después de las sesiones de entrenamiento, los sujetos se volvieron "expertos en Greebles", según lo indicó su habilidad para identificar con rapidez a muchos Greebles diferentes a través de los nombres que aprendieron durante el entrenamiento.

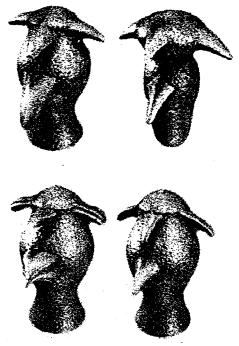


Figura 4.24
Estímulos Greebles usados por Gauthier. Los sujetos fueron entrenados para poder nombrar a cada imagen diferente.

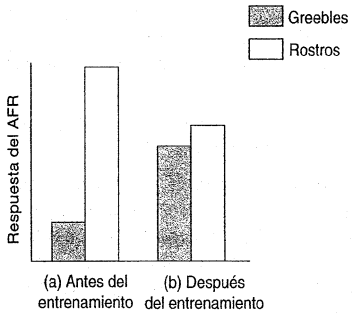


Figura 4.25
(a) Respuesta ante los Greebles y los rostros antes del entrenamiento con los Greebles; (b) respuesta después del entrenamiento con los Greebles.

La figura 4.25b muestra que el hecho de convertirse en expertos en Greebles afectó la respuesta de las neuronas del AFR de los sujetos. Después del entrenamiento, las neuronas del AFR respondieron casi tan bien ante los Greebles como ante los rostros. Al parecer, el AFR de la corteza es un área que responde no sólo a los rostros, sino también a otros objetos complejos. Los objetos a los que las neuronas responden son establecidos por la experiencia con el objeto. En efecto, Gauthier demostró además que las neuronas del AFR de personas expertas en reconocer automóviles y aves responden bien, no sólo ante los rostros humanos, sino también ante los automóviles (para los especialistas en automóviles) y las aves (para los expertos en aves) (Gauthier *et al.*, 2000).

De modo que la respuesta a la pregunta "¿Cómo se especializan las neuronas?" parece ser la siguiente: la sintonización especializada es, al menos en parte, el resultado de la plasticidad neuronal, la cual hace posible que las neuronas adapten su sintonización a objetos que se ven a menudo y que son conductualmente importantes. La evolución parece haber logrado entonces exactamente lo que se supone que debe lograr: ha creado un área que es capaz de adaptarse al ambiente específico en el que un animal o un ser humano vive. De acuerdo con esta idea, si nos mudaramos a un nuevo planeta habitado por Greebles u otras criaturas de aspecto extraño y que contiene paisajes y objetos muy diferentes a los de la Tierra, nuestras neuronas, que con anterioridad respondían bien a las criaturas y objetos terrestres, cambiarían con el tiempo para responder mejor a las criaturas y al ambiente de este nuevo y antes extraño entorno (Gauthier, 1999).

Conexión entre fisiología y percepción

Hemos visto que la respuesta neuronal se relaciona con varias clases de estímulos: un rostro activa las neuronas de la corteza IT, mientras que los puntos que se mueven en cierta dirección hacen disparar a las neuronas de la corteza TM. Sin embargo, el hecho de que una neurona dispare ante cierto estímulo no prueba que tal respuesta esté relacionada con la percepción del estímulo. Una manera de probar esta conexión entre la actividad neuronal y la percepción consiste en mostrar que la destrucción de las neuronas de determinada estructura afecta la percepción, como cuando al lesionar las neuronas de la corteza TM de un mono su capacidad de percibir la dirección del movimiento disminuye (figura 4.12). Otra forma de demostrar la conexión entre la actividad neuronal y la percepción es medir simultáneamente una y otra (relación C en la figura 1.7)

D. L. Sheinberg y Nikos Logothetis (1997) realizaron un experimento para lograr lo anterior. Utilizaron estímulos como el de la figura 4.26 en los que el patrón solar se le presentó al ojo izquierdo de un

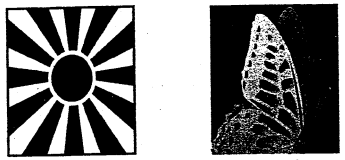


Figura 4.26
Estímulos empleados por Sheinberg y Logothetis. El estímulo "solar" se presentó al ojo izquierdo del mono y la mariposa al ojo derecho. Debido a que dos diferentes estímulos se presentaron a los ojos izquierdo y derecho, se produce una rivalidad binocular, en la que el mono ve el patrón solar o la mariposa, pero no ambos al mismo tiempo.

mono y una imagen como el de la mariposa u otro animal u objeto, al ojo derecho. Cuando dos imágenes muy diferentes se presentan en los mismos sitios de los ojos izquierdo y derecho, se produce una **rivalidad binocular**, en la cual la percepción del mono alterna entre ambas imágenes, de modo que primero ve el patrón solar y luego, unos segundos más tarde, la mariposa.

Sheinberg y Logothetis entrenaron monos para que jalaran la palanca izquierda cuando percibieran al patrón solar y la derecha cuando percibieran la mariposa. Conforme el mono reportaba de esta manera lo que estaba percibiendo, registraban la actividad de una neurona en el área IT que previamente había demostrado responder a la mariposa (de modo que llamaron a ésta el estímulo efectivo), pero no al patrón solar (por lo que llamaron a éste el estímulo inefectivo). El resultado de este experimento fue claro: la célula disparaba con vigor cuando el mono percibía al estímulo efectivo y dejaba de hacerlo cuado percibía el inefectivo.

Esta demostración de la conexión entre la activación neuronal y la percepción resulta particularmente interesante porque, aunque la percepción del mono cambiaba, el estímulo en la retina no cambió. La imagen del patrón solar se mantuvo fija en la retina izquierda y la de la mariposa, o la de otro objeto, permaneció fija en la derecha. Sin embargo, cuando la percepción del mono cambiaba, el disparo de las neuronas también lo hacía.

Esta demostración de la relación estrecha entre la activación neuronal y la percepción respalda la idea de una conexión entre el disparo de estas neuronas IT y la percepción del mono. Recientemente se han obtenido resultados similares en seres humanos mediante el empleo de la IRMf (Lumer, Friston y Rees, 1998; Lumer y Rees, 1999).

Atención visual: selectividad visual y neuronal

Hasta el momento, la premisa de nuestro estudio mantiene que, cuando se proyecta la imagen de un estímulo en la retina, las neuronas lo procesan en una serie de estructuras y, si el sistema visual está intacto, percibimos el estímulo al final del procesamiento. No obstante, esta forma de concebir el procesamiento neuronal y la percepción no revela todo lo que necesitamos saber, ya que las personas no desempeñan una función pasiva ante los estímulos, sino que participan de manera activa en la percepción al buscar los estímulos que les interesan. Este proceso de búsqueda de estímulos y, posteriormente, de concentración en ellos se llama atención.

Selectividad de la atención

La atención es importante porque dirige nuestros receptores a los estímulos que queremos percibir y también porque influye en el procesamiento de la información una vez que ésta estimula a los receptores (Wallace, 1994). La atención puede fortalecer la percepción de los estímulos que atendamos y disminuir nuestra conciencia de los estímulos que ignoramos. Así, cuando concentramos nuestra atención en algo que nos interesa, nos volvemos más conscientes de lo que estamos mirando y menos conscientes de otros objetos o partes de la escena. A esta propiedad selectiva de la atención se refería William James (1890/1981) cuando afirmó que:

> Millones de objetos [...] que se presentan a mis sentidos nunca entrarán en mi experiencia. ¿Por qué? Porque no me interesan. Mi experiencia consiste en aquello que deseo atender [...] Todos saben lo que es la atención. Es cuando la mente toma posesión, en una forma clara y vívida, de uno entre varios objetos posibles y simultáneos del pensamiento. [...] Consiste en apartarse de algunas cosas para ocuparse de otras de manera efectiva.

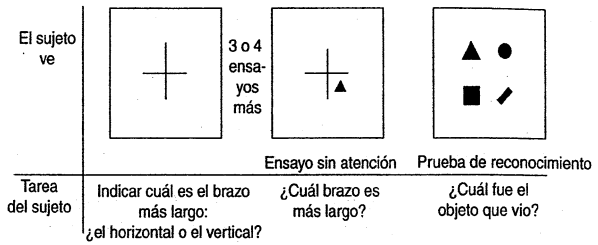


Figura 4.27
Experimento de ceguera por falta de atención. (a) Los sujetos juzgan en cada ensayo si el brazo horizontal o el vertical es más largo; (b) después de unos cuantos ensayos se proyecta brevemente un objeto geométrico junto con los brazos; luego, (c) se pide al sujeto que elija el estímulo geométrico que se presentó.

Por consiguiente, la atención normal, de acuerdo con James, hace que las cosas a las que prestamos atención se vuelvan más claras y vívidas, mientras que las demás no entran nunca en nuestra experiencia. Esta idea de que las cosas que no atendemos no forman nunca parte de nuestra experiencia puede parecer una afirmación muy seria; sin embargo, existe mucha evidencia que la apoya. Consideraremos tres ejemplos en que la falta de atención ocasiona una falta de conciencia.

¿Podemos ver sin atención?

Existen varias demostraciones que apoyan la idea de que debemos prestar atención a algo para poder verlo.

Ceguera por falta de atención La situación en la cual no se percibe un estímulo que no es atendido, aunque la persona lo mire directamente se conoce como **ceguera por falta de atención**. Arien Mack e Irvin Rock (1998) demostraron este efecto usando el procedimiento mostrado en la figura 4.27. En los primeros ensayos, los sujetos tenían que indicar cuál brazo de la cruz era más largo, el horizontal o el vertical. Luego, en el ensayo sin atención, se agregaba un pequeño objeto de prueba al muestreo. Cuando a los sujetos se les daba una prueba de reconocimiento en la que se les pedía que eligieran el objeto presentado, no lo podían elegir porque no le habían prestado atención.

El parpadeo de la atención La incapacidad para ver un segundo estímulo objetivo que se presenta como parte de una serie de estímulos presentados brevemente en aproximadamente medio segundo después del primer estímulo objetivo se denomina **parpadeo de la atención**. Éste se demuestra por medio de un procedimiento llamado **presentación visual serial rápida (PVSR)** (Shapiro, Arnell y Raymond, 1997). En el procedimiento de PVSR se presenta una serie de 10 a 20 estímulos, los cuales pueden ser letras, números, palabras o imágenes, dependiendo del experimento, por alrededor de 100 milisegundos (1/10 segundo) cada uno. En un experimento típico con este procedimiento, todos los estímulos son letras, salvo dos estímulos objetivo que son números (figura 4.28). Cuando los sujetos intentan identificar los números objetivo, lo logran fácilmente con el primer número de la serie, pero no son capaces de identificar el segundo número si éste sigue al primero en aproximadamente 500 milisegundos.

¿Por qué es difícil o hasta imposible identificar el segundo número? Una razón es que concentrar

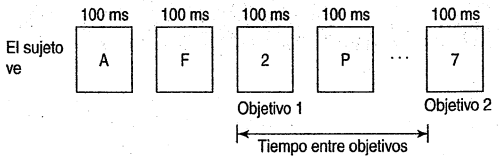


Figura 4.28
Experimento del parpadeo de la atención. Se presenta una serie de letras durante 100 milisegundos cada una. El primer objetivo es el número. Se presenta una serie de letras adicionales entre el primer objetivo y el segundo. Si el tiempo entre los dos objetivos es menor a 500 milisegundos, el sujeto no puede detectar el segundo.

la atención en el primer número objetivo consume la atención del sujeto durante cerca de 500 milisegundos. Debido a su falta de atención, no puede ver el segundo número objetivo. Este fenómeno se conoce como el parpadeo de la atención, porque es similar a la breve pérdida de visión que ocurre cuando parpadeamos.

Ceguera al cambio En la ceguera por falta de atención y por parpadeo de la atención, los estímulos se presentan muy rápidamente, por lo regular en una fracción de segundo. Pero, ¿qué pasa con la atención en escenarios más realistas en los cuales tenemos más tiempo para mirar varios objetos? Existe evidencia de que la gente no es muy buena para ver objetos no atendidos, incluso cuando se les presentan escenas lentamente de manera que puedan percibir con facilidad todo lo que hay en ellas.

Esta incapacidad para detectar cambios no atendidos que ocurren en ambientes cambiantes se denomina **ceguera al cambio**, y fue demostrada por Daniel Levin y Daniel Simons (1997), quienes hicieron que sus sujetos vieran el video de una breve conversación entre dos mujeres. Cuatro cuadros de este video, presentados en la figura 4.29, muestran los cambios que tienen lugar cuando el ángulo de la cámara cambia. En la toma B, la bufanda de la mujer desaparece; en la toma C, la otra mujer tiene la mano en la barbilla, aunque momentos después, en la toma D, sus brazos están sobre la mesa. Además, los platos cambian de color, de rojo en las primeras vistas a blanco en la toma D.



Figura 4.29
Fotogramas del video mostrado en el experimento de Levin y Simons (1997). Note que la mujer de la derecha lleva una bufanda alrededor del cuello en las tomas A, C y D, pero no en la toma B. Además, el color de los platos cambia de rojo en los primeros tres cuadros a blanco en el cuadro D, y la posición de la mano de la mujer de la izquierda cambia en las tomas C y D.

Aunque se les pidió a los sujetos que "prestaran mucha atención" a la película, sólo uno de 10 afirmó haber advertido cambios. Si bien se mostró el video a los sujetos una vez más y se les advirtió que habría cambios en los "objetos, la posición corporal o la ropa", notaron menos de una cuarta parte de los cambios ocurridos.

A pesar de que pueda parecer un resultado contraintuitivo, éste se ha duplicado en otros experimentos (Grimes, 1996; Rensink, O'Regan y Clark, 1996; Wolfe, 1997). Al parecer, tenemos una conciencia general de nuestro entorno y de los objetos en él, pero somos menos conscientes de muchos de los detalles de lo que podríamos pensar.

Los ejemplos de ceguera por falta de atención, el parpadeo de la atención y la ceguera al cambio ilustran lo importante que es la atención para ver. De acuerdo con esto, podemos adquirir cierta información sobre el mundo sin atención (por ejemplo, en el experimento de ceguera por falta de atención de la figura 4.27, aunque no pueden identificar su forma, los sujetos pueden detectar el color o la ubicación del estímulo de prueba). Sin embargo, es justo decir que nuestra conciencia de buena parte del mundo depende de la atención. Se ha estudiado esta conclusión perceptual fisiológicamente en experimentos que muestran la relación que existe entre el acto de prestar atención y la respuesta neuronal.

La atención afecta la respuesta neuronal

En uno de los primeros experimentos que demostraron el efecto de la atención en la respuesta neuronal, Jeffry Moran y Robert Desimone (1985) entrenaron a monos para que mantuvieran la vista fija en un punto como el de la figura 4.30 y, mientras registraban la respuesta de una neurona del área V4 de la corriente ventral (véase figura 4.8), presentaron dos estímulos que incidían en el campo receptivo de la neurona. Uno de ellos, el estímulo preferido, era un color que hacía que la neurona V4 disparara fuertemente; el otro, el estímulo no preferido, era un color que suscitaba poca o ninguna respuesta por parte de la neurona.

Mientras tomaban el registro dela neurona, Moran y Desimone le indicaban al mono que prestara atención al estímulo preferido o al no preferido en diversas pruebas. Los resultados demuestran que el estímulo que el mono atendía tenía un gran efecto en la respuesta de la neurona (figura 4.30): la atención al estímulo preferido causaba una respuesta más fuerte; la atención al otro estímulo, una débil. Lo destacable de este experimento es que el mono nunca movió los ojos, de modo que el estímulo siempre permaneció en el mismo lugar de la retina. Por lo tanto, la respuesta más grande en el registro de la izquierda se debió únicamente al estado de atención del mono. Moran y Desimone obtuvieron resultados similares con neuronas de la corteza IT.

Otro experimento de atención de Carol Colby y sus colaboradores (1995) demuestra que la atención influye también en el disparo de las neuronas de la corriente dorsal. El mono no despega los ojos del punto marcado como "fijo" en el recuadro de la figura 4.31a y una luz se presenta desplazada a la derecha del campo receptivo de una neurona de la corteza parietal. En la condición de "fijación", el mono no tiene que prestar atención a la luz, pero en la condición de

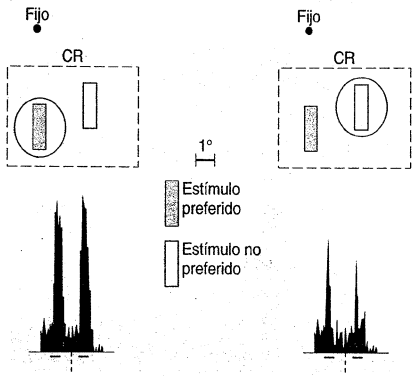


Figura 4.30
Efecto de la atención selectiva en la respuesta de una neurona del área V4; el campo receptivo (CR) está indicado por la línea punteada. El mono tenía los ojos fijos en el punto. Cuando prestaba atención al estímulo preferido por la neurona, como indica el "punto luminoso" del recuadro de la izquierda, la neurona disparaba (véanse los registros en la parte inferior izquierda). Cuando el mono prestaba atención al estímulo no preferido, como se ve en el recuadro de la derecha, la neurona disparaba con menos energía (véase el registro en la parte inferior derecha). (Adaptado de Moran y Desimone, 1985.)

"fijación y atención" tiene que hacerlo, pues debe indicar cada vez que disminuye su intensidad, situación que ocurre a menudo mientras la luz está prendida.

La respuesta de la neurona de la corteza parietal se muestra, para ambas condiciones, en la figura 4.31a y b. La diferencia es sorprendente: aunque el mono ve siempre el punto de fijación y el estímulo que destella en el campo receptivo a la derecha es exactamente el mismo en las dos condiciones, la respuesta de la neurona es mayor cuando el animal presta atención (véase también Maunsell y McAdams, 2000).

Los resultados de estos experimentos y de muchos otros más demuestran que la atención influye en el procesamiento de los estímulos al producir una respuesta neuronal mayor en los estímulos atendidos que en los desatendidos.

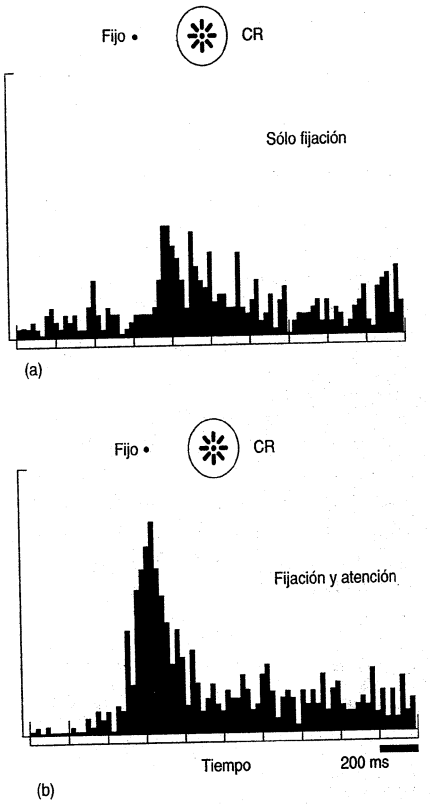


Figura 4.31
Resultados del experimento de Colby y sus colaboradores (1995) que muestran el efecto de la atención en la respuesta de una neurona de la corteza parietal de un mono. En (a), el mono mira el punto de fijación (FIJO) mientras una luz, desplazada a la derecha, destella en el campo receptivo (CR) de la neurona. En (b), el mono observa el punto de fijación y, al mismo tiempo, presta atención a la luz en el campo receptivo. Los registros de abajo indican que la neurona dispara más cuando el mono presta atención.

El problema de la conjunción: combinar información de áreas diferentes

Hemos visto que la percepción de algo ocasiona actividad en muchas áreas diferentes del cerebro (Lamme y Roelfesma, 2000). Considere, por ejemplo, lo que sucede en su corteza cuando ve pasar un Corvette azul: las células sensibles a las formas complejas disparan en la corteza IT; las células sensibles al movimiento disparan en la corteza TM; y las células sensibles al color disparan también en otras áreas. Pero, aun cuando la forma, el movimiento y el color del Corvette ocasionan disparos en áreas diferentes de la corteza, usted no percibe el automóvil como percepciones separadas de la forma, el movimiento y el color. Experimenta en realidad la percepción íntegra de un automóvil en la que todos estos componentes aparecen juntos.

Lo anterior suscita una pregunta importante: ¿cómo se combinan las cualidades del Corvette para que usted tenga una percepción unificada de él y no de cualidades separadas e independientes? A este problema de reunir información señalada en áreas del sistema visual físicamente separadas se denomina **problema de la conjunción**.

Para enfrentar el problema, volvamos a nuestro análisis del capítulo 3 sobre la manera en que las neuronas de la corteza estriada responden al tronco de un árbol. Vimos que la imagen del árbol en la retina genera actividad en las columnas de localización, por lo que la imagen eléctrica de un tronco con orientación vertical puede verse como la figura 3.32. Se activan tres columnas diferentes de localización y dentro de cada una de ellas hay actividad en las columnas con orientación de 0 grados.

La forma en que la representación del tronco se divide en la actividad eléctrica de lugares separados de la corteza plantea una pregunta importante: ¿cómo se combina la información de cada área para dar como resultado la percepción de todo el árbol? Éste es el problema de la conjunción del árbol, pues en él se plantea la cuestión de cómo las áreas separadas de las señales eléctricas generadas por el árbol se relacionan y se combinan (o reúnen) para generar una señal que represente al árbol.

A fin de solucionar el problema de la conjunción, habría que considerar el hecho de que las columnas de la corteza están conectadas unas con otras en una red de neuronas (Gilbert y Wiesel, 1989). La comunicación entre columnas constituye el primer paso para resolver el problema porque les permite compartir información. Sin embargo, para avanzar aún más, necesitamos preguntarnos qué clase de información comparten..

Varios investigadores alemanes proponen una hipótesis sobre la posible índole de los mensajes entre columnas (Engel *et al.*, 1991; Engel, Konig y Singer, 1991; Engel *et al.*, 1992; Gray y Singer, 1989; Singer *et al.*, 1993). La hipótesis sostiene que cuando un objeto está representado por la actividad de diferentes lugares de la corteza, los disparos de las neuronas en dichos lugares se encuentran sincronizados. Los resultados de un experimento descrito por Andreas Engel y sus colaboradores (1992) proporcionan evidencia a favor de esta idea.

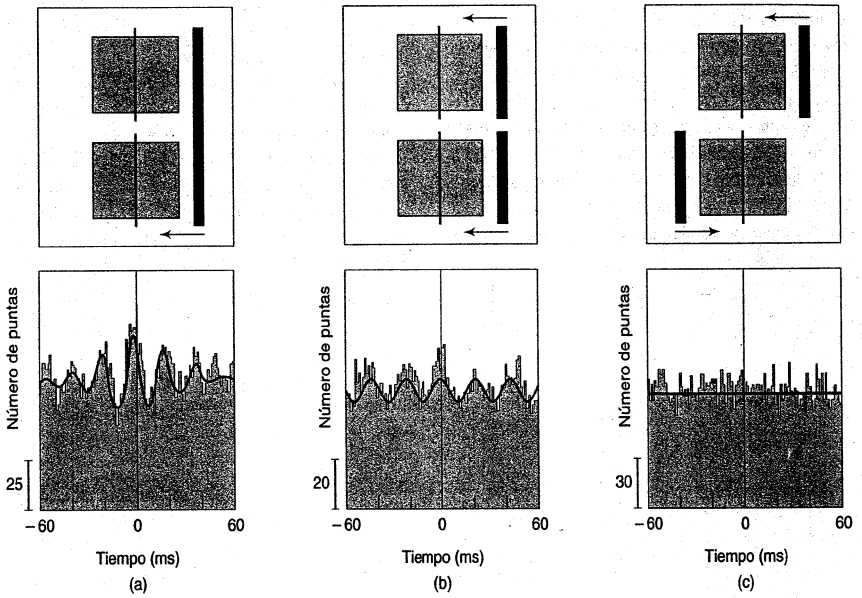


Figura 4.32
Los diagramas de arriba muestran las tres formas sucesivas en las que una barra se desplazaba por el campo receptivo de dos neuronas de la corteza estriada de un gato: (a) barra completa, (b) barra dividida en dos, y (c) la barra se divide y las mitades se desplazan en direcciones opuestas. Cada neurona proporcionó una respuesta oscilatoria (que alternaba ráfagas de activación elevada y baja). Los diagramas de abajo presentan las correlaciones cruzadas de cada condición del estímulo. Los picos y valles acusados, como en (a), indican que las pautas de disparo generadas por las dos neuronas estaban sincronizadas. (Adaptado de Engel *et al.*, 1992.)

Engel usó dos electrodos para registrar simultáneamente la actividad de dos neuronas separadas por siete milímetros en la corteza estriada y que respondían mejor a las barras de orientación vertical. La figura 4.32 muestra las tres formas en las que los estímulos fueron presentados a los campos receptivos de las neuronas (registros superiores), así como unas gráficas denominadas diagramas de **correlaciones cruzadas** (abajo) que indican si las neuronas disparaban de manera sincronizada.

La figura 4.32a muestra el diagrama de correlaciones cruzadas cuando una sola barra se pasó en los dos campos receptivos. El registro ondulado significa que ambas neuronas disparaban en ráfagas espaciadas por lapsos más apacibles y que esas ráfagas estaban sincronizadas. Cuando dos barras cortas se pasaron en los campos receptivos, como en la figura 4.32b, la sincronización de la respuesta de ambas neuronas se debilitó. Cuando las dos barras se movieron en sentidos opuestos, como en la figura 4.32c, el aspecto aplanado del diagrama de correlaciones cruzadas indica que la sincronización se perdió. En otras palabras, el patrón de disparos de las neuronas mostró sincronización cuando la barra completa se movió a través de los campos receptivos, pero su respuesta fue menos sincronizada cuando la barra se dividió y cesó por completo cuando las dos mitades se movieron en sentidos opuestos.

Los resultados del experimento de Engel respaldan la idea de que las respuestas sincronizadas en dos o más neuronas señalan la presencia de un objeto completo. Otra forma de explicar este resultado consiste en decir que esta sincronía es el pegamento que une las respuestas que el mismo objeto genera en diferentes partes de la corteza. De hecho, se ha propuesto que la sincronía se puede establecer entre neuronas que representan cualidades diferentes del mismo objeto. De acuerdo con esta idea, el paso del Corvette azul ocasionaría que las neuronas de diferentes partes de la corteza que responden al color, el movimiento y la forma dispararan de forma sincronizada, y este disparo sincronizado indicaría que estas tres cualidades pertenecen al Corvette (Stryker, 1989).

La idea de la sincronía como agente "unificador" es un tema que suscita polémica y no la aceptan todos los investigadores. Si bien la respaldan varios experimentos (véase también Brosch, Bauer y Eckhorn, 1997; Neuenschwander y Singer, 1996; Roskies, 1999; Treisman, 1999), la explicación última del problema de la conjunción bien puede ser muy diferente. El punto importante es que cualquier objeto genera actividad en muchas partes del cerebro, por lo que, antes de que podamos sostener que entendemos la relación entre las respuestas neuronales y la percepción, tenemos que descubrir cómo es que tantas señales separadas combinan su información para originar nuestra percepción de objetos significativos.

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

Una mejor respuesta neuronal conduce a una mejor percepción

Hemos visto que existe una conexión entre la experiencia con formas, rostros y Greebles, y la sintonización de las neuronas. Asimismo, se ha demostrado que la plasticidad ayuda a mejorar la habilidad perceptual para juzgar la dirección de movimiento en patrones de puntos. Ehud Zohary y sus colaboradores (1994) usaron monos que habían sido entrenados para discriminar la dirección del movimiento en patrones como los de la figura 4.12.

En estas muestras sólo un pequeño porcentaje de los puntos se mueve en la misma dirección, mientras que el resto se mueve al azar. La tarea del mono en cada ensayo era indicar en cuál de las dos direcciones se estaban moviendo los puntos. En cada ensayo se presentó un valor diferente de la coherencia de los puntos (el porcentaje de éstos que se movían en la misma dirección), y a partir de los datos obtenidos en alrededor de 200 ensayos, fue posible calcular el umbral para la percepción de la dirección del movimiento. Los umbrales se basaron en la coherencia necesaria para lograr 75 por ciento de aciertos (50 por ciento sería aleatorio, ya que el mono elegía entre dos direcciones).

Las barras a la izquierda de la figura 4.33 muestran el umbral psicofísico calculado a partir de los resultados del primer y segundo bloques de 200 ensayos. A partir de estos datos, es claro que el desempeño del mono mejoró en el segundo bloque de ensayos.

Lo especial de este experimento es que en los mismos ensayos en que los monos realizaban sus juicios psicofísicos, Zohary medía simultáneamen-te la respuesta de las neuronas direccionalmente selectivas en las áreas TM y TMS (las cuales contienen grandes proporciones de neuronas selectivas a la dirección). Las barras a la derecha de la figura 4.33 muestran que los umbrales calculados a partir de estos datos fisiológicos también mejoran en el segundo bloque de ensayos. Esta es una demostración impresionante de la coincidencia entre la psicofísica y el disparo neuronal. Por consiguiente, este experimento es otro ejemplo en el que se miden, en el mismo animal, las relaciones estímulo-percepción y estímulo-fisiología. (Recuerde que esto también se hizo en el experimento de Logothetis y Pauls; véase la figura 4.24.)

La semejanza de los resultados psicofísicos y neuronales llevaron a Zohary a sugerir que el mejoramiento en el umbral psicofísico puede estar determinado por el mejoramiento en la sensibilidad neuronal. Ésta es, por ende, una demostración de la forma en que un cambio a corto plazo en la respuesta neuronal causado por el aprendizaje se traduce en un cambio en la percepción.

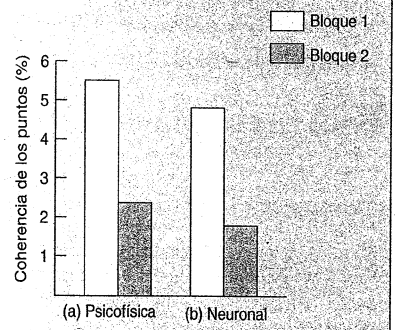


Figura 4.33
Resultados del experimento de Zohary (1994). (a) El umbral psicofísico del mono para detectar movimiento en el primer y segundo bloques de ensayos. El umbral es más pequeño en el segundo bloque. (b) Umbrales para detectar movimiento calculados a partir de los resultados fisiológicos.

Neuronas que Responden a la Visión y al Tacto

En este capítulo nos hemos ocupado de las neuronas que responden a los estímulos visuales. Y se han descubierto neuronas que responden tanto a los estímulos visuales como a la energía que estimula otros sentidos. Estas **neuronas** se llaman **bimodales** (de dos sentidos) y **multimodales** (de varios sentidos).

Un ejemplo de neuronas bimodales que responden a estímulos visuales y táctiles procede de un experimento en el que Michael Graziano y Charles Gross (1995) tomaron registros de neuronas en una área del lóbulo parietal de un mono, la cual responde a la estimulación táctil. Estos expertos descubrieron una neurona que respondía cuando cubrían los ojos del animal y tocaban ligeramente su cara con un trozo de algodón (figura 4.34). Sin embargo, esta misma neurona respondía a la estimulación visual. Graziano y Gross observaron esto último cuando le descubrieron los ojos y encontraron que la neurona comenzaba a disparar en respuesta a que acercaban el algodón a la cara del animal desde unos 10 centímetros de distancia. Estudios posteriores mostraron que esta neurona respondía cuando el algodón se movía en cualquier sentido dentro de un área vinculada a su campo receptivo táctil.

Graziano y Gross también encontraron neuronas bimodales que respondían al tocar la mano (área sombreada en la figura 4.35) y ante estímulos visuales presentados cerca de ésta (círculo de la figura 4.35). El hecho de que esta neurona responda cada vez que un estímulo visual aparece en el círculo alrededor de la mano desafía la definición del campo receptivo de la neurona que presentamos en el capítulo 2. Recuerde que definimos el campo receptivo visual de las neuronas como el "área de la retina que, al ser estimulada, influye en la activación de la neurona." Pero esta definición no funciona en el caso de la célula bimodal porque cuando el mono mueve la mano, el círculo que está alrededor se mueve con ella y, por lo tanto, el estímulo visual que origina una respuesta cae en un área diferente de la retina (figura 4.36). Tiene más sentido entonces definir el campo receptivo visual de esta neurona, no en términos del área de la retina que causa una respuesta en la neurona, sino en términos de la parte del cuerpo con la que los estímulos visuales se asocian. Puesto que definimos el campo receptivo visual de esta neurona en relación con el cuerpo (el área que rodea la mano), llamamos a esta célula **neurona centrada en el cuerpo**.

¿Qué hacen las neuronas centradas en el cuerpo? Graziano y Gross proponen que, como los campos receptivos visuales se mueven a la par que el cuerpo, estas células podrían indicar la localización de los estímulos en relación con la superficie corporal. Por lo tanto, estas neuronas proveen al mono de información útil para que pueda relacionarse con el medio. En este sentido, neuronas como la de la mano resultan particularmente útiles para coordinar la visión y el tacto cuando el animal trata de alcanzar un objeto. Más adelante, en el capítulo 9 sobre Visión y acción, describiremos otras neuronas que participan en la acción de alcanzar los objetos.

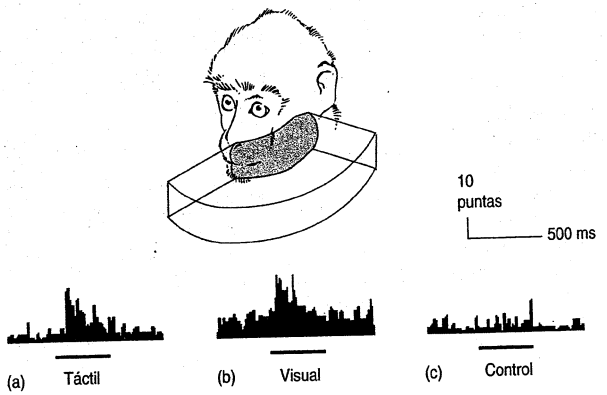


Figura 4.34
Respuestas de una neurona en la corteza parietal de un mono a: (a) un golpe en el área sombreada de la cara, (b) al movimiento de un objeto hacia la cara en el área mostrada, y (c) al movimiento de un objeto como en (b), pero con los ojos del mono cubiertos. (Tomado de Graziano y Gross, 1995.)

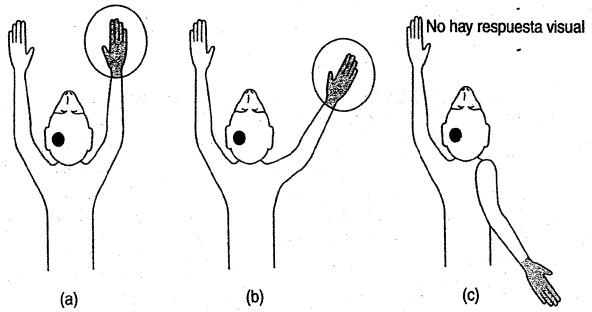


Figura 4.35
Graziano y Gross (1995) descubrieron una célula bimodal que respondía tanto a la estimulación táctil de la mano como a la estimulación visual del área que la rodea (indicada por el círculo). Si la mano era visible en (a) y (b), la neurona respondía a la estimulación táctil y visual. Sin embargo, cuando la mano no era visible, la célula sólo respondía a la estimulación táctil.

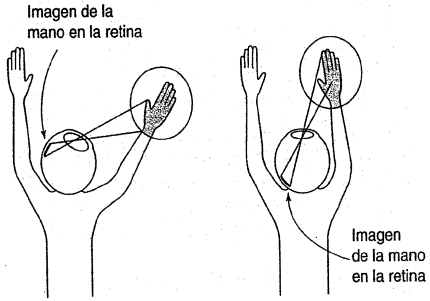


Figura 4.36
Cuando el mono mueve la mano, el estímulo visual que causa una respuesta se mueve a diferentes lugares de la retina. Por ende, no definimos el campo receptivo de esta neurona con respecto al área de la retina que influye en el disparo de la célula.

TABLA SINÓPTICA 4.2

El código sensorial

El código sensorial es la información contenida en el disparo de las neuronas que representa lo que percibimos. Existen dos ideas importantes acerca del código sensorial: la codificación específica es la representación de estímulos específicos debido al disparo de neuronas especializadas en responder a dichos estímulos; y la codificación distribuida es la representación de estímulos específicos debido al patrón de disparo de muchas neuronas.

Codificación específica frente a codificación distribuida

Es probable que la mayor parte de la codificación sensorial en el sistema visual sea una codificación distribuida, ya que incluso las "neuronas del rostro" especializadas en responder a una categoría específica de estímulos (rostros) responden a varios estímulos dentro de esta categoría. Además, la codificación distribuida es más eficiente que la codificación específica, ya que la actividad de un pequeño número de neuronas puede representar un gran número de objetos diferentes.

¿Cómo se especializan las neuronas?

Aunque es evidente que la evolución desempeña una función importante en la determinación de las propiedades del sistema visual, existe estudios con animales y humanos que indican que la experiencia puede moldear la sintonización de las neuronas para responder a estímulos específicos. Es decir, las neuronas pueden "aprender" a partir de los estímulos a los que son expuestas.

Conexión entre la fisiología y la percepción

Los experimentos de rivalidad binocular, en los cuales se mide la percepción de un animal mientras se registra la actividad eléctrica de su corteza, han demostrado una conexión estrecha entre el disparo neuronal y la percepción.

Atención visual

La atención es el proceso de búsqueda de estímulos para luego concentrarse en ellos. Los experimentos psicofísicos que estudian fenómenos como la ceguera por falta de atención, el parpadeo de la atención y la ceguera al cambio demuestran que, sin atención, no logramos a menudo asimilar la información, aun cuando ésta se proyecta en nuestros receptores. La investigación fisiológica demuestra una mayor respuesta neuronal a los estímulos atendidos que a los no atendidos.

El problema de la conjunción

El problema de la conjunción se refiere a la dificultad para combinar información en áreas separadas de la corteza con el fin de obtener la percepción coherente de un objeto. Se ha propuesto que la conjunción podría basarse en la sincronización de respuestas neuronales en diferentes áreas de la corteza en respuesta a un objeto particular.

Plasticidad: mejoría en la respuesta neuronal y en la percepción

Experimentos que comparan la respuesta neuronal y la psicofísica en una tarea de detección de movimiento indican que la mejoría en la respuesta neuronal que tiene lugar con la práctica está determinada por una mejoría similar en la respuesta psicofísica.

Entre sentidos: neuronas que responden a la visión y al tacto

Existen neuronas en el sistema visual del mono que responden, tanto al tacto en un área particular del cuerpo, como a los estímulos visuales que se presentan cerca de dicha área . Estas neuronas se denominan bimodales porque responden a más de un sentido. Se les llama neuronas centradas en el cuerpo porque su respuesta a los estímulos visuales se describe mejor si se hace referencia al área del cuerpo que causa una respuesta, en lugar del área estimulada en la retina.

PREGUNTAS DE ESTUDIO

1. ¿Qué es la corteza extraestriada? (110)
2. ¿Qué porcentaje de la corteza puede ser activada por estímulos visuales? (110)

Procesamiento de orden superior en la corteza estriada

3. ¿Qué es la modulación contextual? (111)
4. Describa el experimento de Kapadia que demostró la forma en que el contexto influye en la respuesta a una barra. (111)
5. ¿Qué concluyó Kapadia acerca de la relación entre el disparo nervioso y la prominencia de la barra? (111)
6. Describa el experimento de Zipser que demuestra la modulación contextual. ¿Qué aspecto del experimento sugiere que la respuesta al contexto es el resultado de un procesamiento adicional en VI o en áreas superiores? (111)

Corrientes de procesamiento en la corteza extraestriada

Corrientes para percibir el qué y el dónde

7. ¿Cuáles son las dos corrientes descritas por Ungerleider y Mishkin? (112)
8. ¿Qué partes del cuerpo y del cerebro se designan como "dorsal" y "ventral"? (112)
9. Describa los dos tipos de tareas conductuales que Ungerleider y Mishkin usaron para identificar las dos corrientes. ¿Cuál de estas corrientes es ventral y cuál dorsal? (113)
10. ¿Cuáles son las principales estructuras de las vías dorsal y ventral, empezando por la retina? (114)
11. ¿Existe evidencia de las vías ventral y dorsal en los seres humanos? (114)
12. ¿Existe alguna conexión entre las vías dorsal y ventral? (114)

Corrientes para obtener información sobre el qué y el cómo

13. Describa la propuesta de Milner y Goodale con respecto a que las dos corrientes de la corteza extraestriada deberían llamarse corrientes del qué y el cómo. (115)
14. ¿Qué es la neuropsicología? (115)
15. ¿Qué es la disociación simple y la disociación doble? ¿Qué nos revela la existencia de cada una acerca de la relación entre dos funciones? (115)
16. Describa el caso de la paciente D. F. ¿Qué nombre recibe su condición? ¿Qué puede realizar esta paciente en términos de percepción? ¿Qué es incapaz de hacer? (115)
17. Describa la disociación doble que involucra el juicio de la orientación visual y la coordinación entre visión y acción. (117)
18. ¿Qué concluyeron Milner y Goodale acerca de esta disociación doble? (117)
19. ¿Qué son las vías del "qué" y el "cómo"? (117)

Modularidad en la corteza extraestriada

20. ¿Qué es la modularidad? (118)
21. ¿Qué pruebas hay de que el área TM es un módulo para el movimiento? (118)

Corteza temporal medial (TM): módulo para el movimiento

22. Describa las investigaciones de Newsome y Paré sobre la percepción del movimiento en los monos. ¿Qué procedimiento siguieron y qué concluyeron a partir de sus resultados? (118)

Corteza inferotemporal (IT): módulo para la forma

23. Describa las pruebas que sugieren que en la corteza IT exiten neuronas que responden a las formas complejas. ¿Cuáles son las células primarias? ¿Cuáles las elaboradas? (119)
24. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que las neuronas de la corteza IT están organizadas en columnas? (121)
25. Describa las neuronas de los monos que responden a los rostros. (121)

26. ¿Cuál es el área en la corteza IT humana que se especializa en responder a los rostros? (122)

Exploración del cerebro: el área humana para el rostro

27. ¿Qué evidencia neurofisiológica está a favor de la existencia de un área especial para los rostros? (123)
28. ¿Qué evidencia neuropsicológica está a favor de la existencia de un área especial para los rostros? (123)
29. ¿Qué es la prosopagnosia? (123)
30. Describa la evidencia de la IRMf que llevó a Kanwisher a concluir que hay un área para los rostros en el giro fusiforme. (123)

Código sensorial: representación de los objetos en el sistema visual

31. ¿Qué es el código sensorial? (123)

Codificación específica

32. ¿Qué es la codificación específica? (124)
33. ¿Por qué resulta improbable que la codificación específica pudiera funcionar? (124)

Codificación distribuida

34. ¿Qué es la codificación distribuida? (124)
35. ¿Cuántas neuronas se necesitan para codificar un objeto como un rostro o una cualidad perceptual como la dirección del movimiento? (125)
36. ¿Qué son las neuronas invariantes al tamaño, la localización y la vista? ¿Qué función cumplen en la percepción? (125)
37. ¿Qué son las neuronas específicas al tamaño, la localización y la vista? (126)

¿Cómo se especializan las neuronas?

38. Mencione las dos posibles respuestas a la pregunta, ¿Cómo es que los rostros tienen sus propias neuronas? (127)

¿La evolución moldea la selectividad neuronal?

39. ¿De qué manera la teoría de la selección natural explica la selectividad de las neuronas del rostro? (127)

Evidencia de que la experiéncia moldea la selectividad neuronal

40. Describa el experimento de Logothetis y Pauls que proporcionó pruebas de que las células pueden adquirir por medio de la experiencia la capacidad de responder a ciertos estímulos. ¿Cuáles fueron las dos relaciones que midieron? (127)
41. Describa los experimentos de Gauthier con los Greebles. (128)
42. Describa los experimentos en que Gauthier probó a expertos en automóviles y en aves. (129)
43. ¿Cuál es la conclusión que se desprende de los resultados de las preguntas de la 40 a la 42 acerca de considerar la función de la experiencia en la especialización de una neurona? (129)
44. ¿Qué le sucedería a las neuronas de su AFR si usted se cambiara a un ambiente visualmente muy distinto al que vive ahora? (129)

Conexión entre fisiología y percepción

45. Si una neurona responde mejor a cierto estímulo, como un rostro, ¿significa que el disparo de esta neurona se relaciona con la percepción que el animal tiene del estímulo? (129)
46. ¿Qué es la rivalidad binocular? ¿Cómo la aprovecharon Sheinberg y Logothetis para demostrar la conexión entre la respuesta neuronal y la percepción? (129)

Atención visual: selectividad visual y neuronal

47. ¿Qué es la atención? (130)

Selectividad de la atención

48. ¿Cuáles son las funciones de la atención? (130)
49. De acuerdo con William James, ¿qué sucede con las cosas que atendemos? (130)

¿Podemos ver sin atención?

50. ¿Qué es la ceguera por falta de atención? Describa el experimento de Mack y Rock que ilustra este efecto. (131)

51. ¿Qué es el parpadeo de la atención? Describa el procedimiento PVSR que ilustra este efecto. (131)
52. ¿Qué es la ceguera al cambio? (132)
53. Describa el experimento de Levin y Simons que demuestra la ceguera al cambio. (132)

La atención afecta la respuesta neuronal

54. Describa los experimentos de Moran y Desimone y de Colby y sus colaboradores sobre los efectos de la atención en la activación neuronal. Entienda sus procedimientos y el significado de sus resultados. (133)

El problema de la conjunción: combinar información de áreas diferentes

55. ¿Cuál es el problema de la conjunción? (134)
56. Describa la solución que Engel y sus colaboradores propusieron al problema de la conjunción que involucra el disparo sincronizado de las neuronas. (135)
57. ¿Cuáles son las pruebas de la propuesta de Engel? (136)

La plasticidad de la percepción: una mejor respuesta neuronal conduce a una mejor percepción

58. Describa el experimento en el que Zohary demostró que la práctica mejoraba la percepción que un mono tenía de la dirección del movimiento. (137)
59. ¿Qué concluyó Zohary acerca de la conexión entre la percepción y la respuesta neuronal? ¿Cómo se relaciona esto con la plasticidad? (137)

Entre sentidos: neuronas que responden a la visión y al tacto

60. ¿Qué son las neuronas bimodales? (138)
61. Describa las propiedades de las neuronas que responden a la visión y al tacto y que Graziano y Gross estudiaron. (138)
62. ¿Qué sucede con los campos visuales receptivos de las neuronas bimodales de Graziano y Gross cuando el mono mueve diferentes partes del cuerpo? (138)
63. ¿Qué propiedad de estas células les dio el nombre de neuronas centradas en el cuerpo? (139)
64. ¿Qué función podrían tener las neuronas centradas en el cuerpo del mono? (139)

5

PERCEPCIÓN DE OBJETOS

ESQUEMA TÉMATICO

El enfoque de la Gestalt sobre la organización perceptual: Modo en el que los elementos se agrupan

Segregación perceptual:
Modo en el que los objetos están separados

Modo en el que los objetos están construidos

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
Representación de la estructura tridimensional global

La inteligencia de la percepción de objetos

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN:
El efecto de co-ocurrencia

ENTRE SENTIDOS:
Percepción de objetos a través de los sentidos

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Por qué algunos psicólogos perceptuales sostienen que "el todo es diferente de la suma de sus partes"? (148)
- ¿Cómo usamos las "reglas generales" para lograr una percepción del ambiente? (153)
- ¿Qué hace posible que distingamos un objeto de su fondo? (156)
- ¿Por qué no hemos sido capaces de programar una computadora para que vea los objetos como lo hacemos nosotros? 172)

En el capítulo 1 planteamos algunas metas. Una de ellas consistió en entender la forma en que sentimos las cosas del ambiente e interactuamos con ellas. Otra meta fue explicar los procesos perceptuales ocultos que ocurren tras bambalinas y que crean nuestras percepciones. De los capítulos 2 a 4, analizamos los procesos tras bambalinas desde una perspectiva fisiológica, considerando los impulsos nerviosos y los módulos en el cerebro. En el capítulo 4 concentramos nuestra atención especialmente en la fisiología detrás de nuestra percepción de los rostros y de otros objetos.

En este capítulo seguiremos estudiando los procesos tras bambalinas, pero a un nivel de análisis psicofísico. Esto significa que describiremos la investigación que estudia la relación entre los estímulos y la percepción. Veremos que podemos aprender mucho acerca de la percepción sin usar electrodos o exámenes cere-

brales y que existen diferentes tipos de información sobre la percepción que podemos obtener trabajando a nivel psicofísico.

El análisis de la figura 5.1 nos permite entender la idea de que existen diferentes tipos de información en un nivel particular de análisis. La figura 5.1a revisa los tipos de información que considerábamos cuando trabajamos en el nivel de análisis fisiológico de los capítulos 2 a 4. Empezamos a nivel molecular cuando consideramos la manera en que los iones que fluyen a través de las membranas crean impulsos nerviosos y la manera en que la acción de los fotones de luz sobre las moléculas de pigmento visual desencadena la percepción. Luego vimos cómo se representa la información del sistema nervioso en el disparo de neuronas únicas y cómo pueden representarse objetos específicos en el disparo de grupos de neuronas. Luego estudiamos la forma en que grupos más grandes de neuronas se convierten en áreas cerebrales o módulos que se especializan en la percepción de cualidades perceptuales específicas y confirmamos además que la percepción depende de la coordinación de la información entre módulos a través del cerebro como un todo. De esta forma, investigamos la percepción a nivel fisiológico considerando escalas que van desde las moléculas hasta el cerebro completo.

La figura 5.1b muestra que una situación similar ocurre cuando estudiamos la percepción a nivel psicofísico. En la menor escala es posible observar las características elementales de la percepción, como líneas, colores y orientaciones. Luego podemos apreciar cómo se combinan estas características y cómo percibimos objetos individuales y grupos de objetos, y por último, podemos considerar características de escenas que presentan muchos objetos.

En este capítulo describiremos la forma en que los investigadores de la percepción que trabajan a nivel psicofísico han estudiado la percepción de objetos con escalas diferentes. Empezaremos por considerar, en el extremo de la escala de la figura 5.1b, el enfoque sobre el modo en que percibimos los objetos denominado psicología de la Gestalt, el cual fue propuesto a principios del siglo XX. Iniciaremos con algunos aspectos de la historia psicológica que nos remontan al laboratorio de psicología de Wilhelm Wundt a finales del siglo XIX

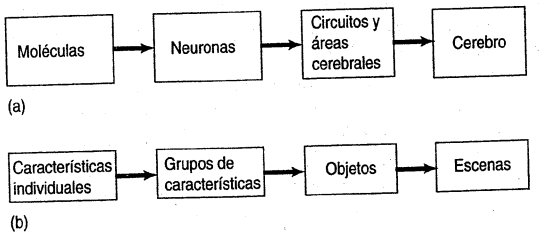


Figura 5.1
(a) La percepción puede estudiarse a nivel fisiológico en escalas que van desde las moléculas hasta el cerebro o todo el sistema nervioso. (b) La percepción puede estudiarse a nivel psicofísico con escalas que van desde las características individuales que componen a los objetos hasta escenas enteras.

El enfoque de la Gestalt sobre la organización perceptual: modo en el que los elementos se agrupan

A Wilhelm Wundt se le atribuye la fundación del primer laboratorio de psicología científica de la Universidad de Leipzig en 1879. Wundt, y algunos de sus seguidores, establecieron una corriente de la psicología llamada estructuralismo. Este enfoque, que dominó la psicología hasta la década de los veinte, resulta importante porque contribuyó al inicio de la psicología de la Gestalt, la cual hizo contribuciones relevantes en cuanto a la comprensión de la percepción de objetos.

Los comienzos de la psicología de la Gestalt

La idea fundamental del **estructuralismo** era que la conducta se crea mediante la suma de elementos básicos. En relación con la percepción, el estructuralismo aseguraba que las percepciones se creaban debido a la combinación de elementos llamados **sensaciones**, tal y como los puntos de la figura 5.2 se suman para crear nuestra percepción de un rostro.



Figura 5.2
De acuerdo con el estructuralismo, varias sensaciones (representadas por los puntos) se suman para crear nuestra percepción del rostro.

El dominio del estructuralismo como explicación de la percepción estableció las condiciones para la fundación de la psicología de la Gestalt. En 1911, el psicólogo Max Wertheimer viajaba en tren por Alemania, bajó en Frankfurt y compró un estroboscopio de juguete en la estación (Boring, 1942). El estroboscopio, un dispositivo mecánico que crea una ilusión de movimiento alternando con rapidez dos imágenes ligeramente diferentes, hizo que Wertheimer se preguntara cómo se podía explicar dicha ilusión mediante la idea de Wundt de que la experiencia se crea a partir de sensaciones. Podemos entender el origen de esta pregunta si observamos la figura 5.3, en la cual se muestra el diagrama del principio que subyace a la ilusión de movimiento creada por el estroboscopio.

Si dos estímulos en posiciones ligeramente diferentes destellan uno después del otro en el tiempo correcto, se percibe movimiento entre ambos. Ésta es una ilusión llamada **movimiento aparente** porque en realidad no hay movimiento en la exhibición, sino dos estímulos inmóviles que se encienden y se apagan. ¿Cómo es posible, se preguntaba Wertheimer, explicar, en términos de sensaciones, el movimiento que parece ocurrir entre dos estímulos destellantes? Después de todo, no hay ninguna estimulación en el espacio entre los dos estímulos y, por ende, no hay sensaciones que expliquen el movimiento.



Figura 5.3
El principio que subyace a la ilusión de movimiento creada por la rápida presentación de dos estímulos

Con esta pregunta como inspiración, Wertheimer y dos colegas, Kurt Koffka e Ivo Kohler, quienes se denominaban psicólogos de la Gestalt, establecieron un laboratorio en la Universidad de Frankfurt y procedieron a realizar investigacions y a publicar trabajos donde cuestionaban la noción de los estructuralistas de que las percepciones se componen de sensaciones (Wertheimer, 1912). La siguiente demostración ilustra otro fenómeno difícil de explicar con base en las sensaciones.

DEMOSTRACIÓN

Desvanecimiento de los contornos ilusorios

Observe la imagen de la figura 5.4. Si la ve como un cubo que flota en el espacio frente a círculos negros, probablemente perciba contornos ilusorios vagos que representan los bordes del cubo (Bradley y Petry, 1977). Estos contornos se denominan ilusorios porque en realidad no están presentes en el estímulo físico. Usted puede probarlo de la siguiente

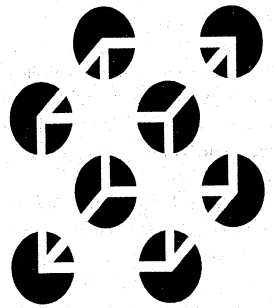


Figura 5.4
Es posible ver esta figura como un cubo que flota frente a ocho discos o como un cubo visto a través de ocho orificios. En el primer caso, los lados del cubo aparecen como contornos ilusorios. (Tomado de Bradley y Petry, 1977.)

manera: 1. coloque un dedo sobre cualquier círculo negro o 2. imagine que los círculos son orificios y que usted ve el cubo a través de ellos. Observe que los contornos ilusorios se desvanecen en ambas situaciones. ●

Cuando colocó el dedo en el círculo negro y se desvanecieron los contornos, demostró que éstos eran ilusorios y que nuestra percepción de una parte de la representación visual (el círculo negro) influye en otra (los contornos). A los estructuralistas se les dificultaría explicar los contornos ilusorios porque, al igual que en el ejemplo del movimiento aparente, no pueden identificar las sensaciones a lo largo de los contornos que crean nuestra percepción de ellos.

Desvanecer los contornos imaginando que se mira a través de orificios negros plantea un problema semejante a los estructuralistas. Es difícil explicar, con base en las sensaciones, una percepción que está presente sólo por momentos, en particular si el estímulo de la página y la imagen que crea en la retina son exactamente los mismos cuando los contornos son visibles que cuando no lo son.

Estos ejemplos sustentan la noción de los psicólogos de la Gestalt de que *el todo es diferente a la suma de sus partes*. Este principio es ilustrado por el movimiento aparente y los contornos ilusorios, y por ilustraciones como la de la figura 5.5. Nuestra interpretación de si el caballo se para en dos patas o de si avanza depende de toda la ilustración, no sólo del caballo. Así, parece que el caballo de la figura 5.5a se para en dos patas, mientras que el mismo caballo en la figura 5.5b parece avanzar. La silueta de la amazona en un caso y de otro caballo situado más adelante en el otro altera nuestra interpretación del movimiento del animal.

Este énfasis en el "todo" llevó a los psicólogos de la Gestalt a concentrarse en la determinación de principios que expliquen la **organización perceptual**, es decir, la forma en que elementos pequeños se agrupan en objetos mayores, del mismo modo en que algunas áreas oscuras de la figura 5.6 se agrupan para formar un dálmata y algunas otras aparecen como sombras del fondo. El enfoque de la Gestalt sobre la organización perceptual propuso reglas llamadas "leyes de la organización perceptual".

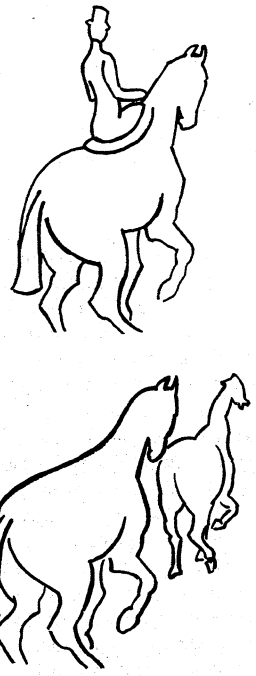


Figura 5.5
(a) Caballo que se para en dos patas. (b) Un caballo que sigue a otro. (Tomado de Arnheim, 1974.)

Las leyes de la Gestalt de la organización perceptual

Las **leyes de la organización perceptual** son un grupo de reglas que especifican el modo en que organizamos partes pequeñas en un todo. Veamos seis leyes de la Gestalt.

Pragnanz En una traducción aproximada, el término alemán *Pragnanz* significa "concisión", "bien delineado". La **ley de Pragnanz**, la principal de la psicología de la Gestalt y que también se conoce como **ley de la buena figura** o **ley de la simplicidad**, afirma que *todo conjunto de estímulos se percibe de forma tal que la estructura que genera es la más simple*. En la figura 5.7a se aprecia el conocido emblema de las Olimpíadas, un ejemplo de la ley de simplicidad. En esta representación visual observamos cinco círculos, y no formas más complicadascomo las de la figura 5.7b.



Figura 5.6
Formas negras y blancas que nuestra percepción organiza como la imagen de un dálmata (busque la cabeza del dálmata en el centro de la ilustración). (Fotografía de R. C. James.)

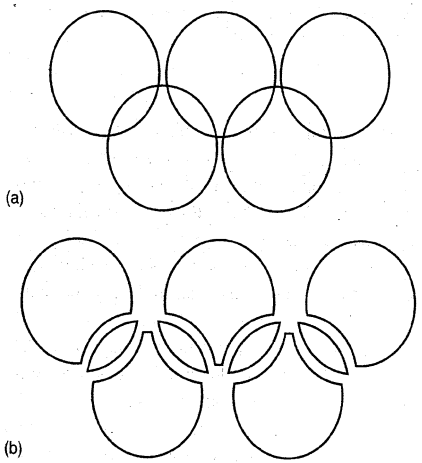


Figura 5.7
(a) Por lo general, esta figura se percibe como cinco círculos y no como las nueve formas de (b).

Semejanza Casi todos perciben la figura 5.8a como filas horizontales de círculos, columnas verticales de

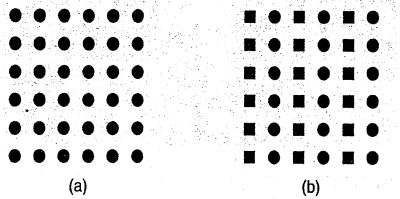


Figura 5.8
(a) Percibida como filas horizontales o columnas verticales o ambas. (b) Percibida como columnas verticales.

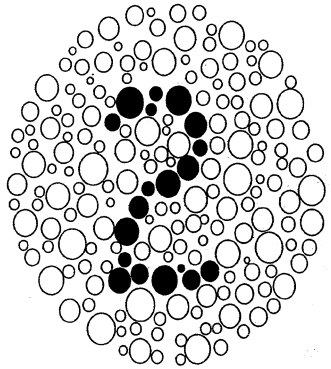


Figura 5.9
Agrupamiento de acuerdo con la semejanza en la luminosidad. Los objetos claros forman un grupo y los oscuros otro.

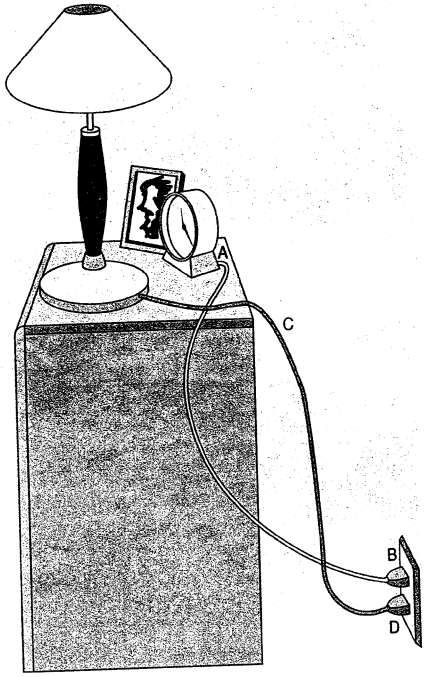


Figura 5.11
Buena continuación. Los dos cables siguen un plano uniforme hasta los contactos.



Figura 5.10
Agrupamiento debido a la similitud de orientaciones. En esta escena del Lago de los Cisnes, la unidad perceptual de los bailarines aumenta en buena medida a causa de la posición de sus brazos y cuerpos.

círculos o ambas, pero si cambiamos algunos de éstos por cuadrados, como en la figura 5.8b, la mayoría percibe columnas verticales de cuadrados y círculos. Esta percepción ilustra la **ley de la semejanza**: *las cosas similares parecen estar agrupadas*. La ley hace que reunamos círculos con círculos y cuadrados con cuadrados. Asimismo, agrupamos de acuerdo con la semejanza de aspectos como la claridad (figura 5.9), el matiz, el tamaño o la orientación (figuras 5.10).

También los estímulos auditivos tienden a agruparse. Por ejemplo, las notas con altura parecida y las que se suceden cercanamente en el tiempo se unen perceptualmente y forman una melodía. Veremos estos y otros efectos de agrupamiento auditivo en el capítulo 11 cuando describamos los procesos organizacionales de la audición.

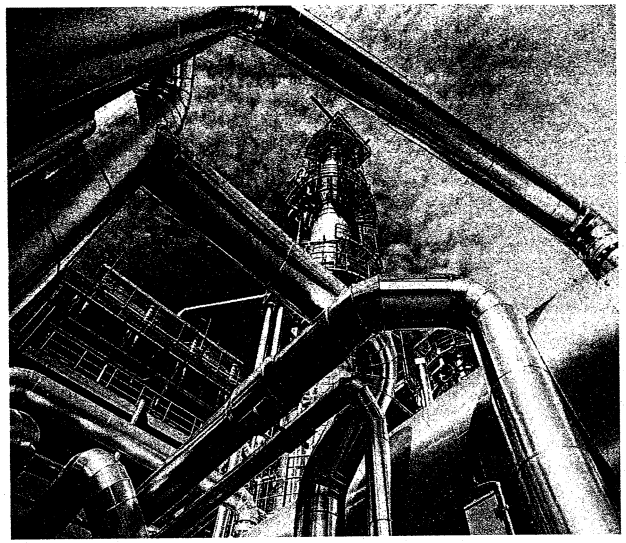


Figura 5.12
Tubería en una refinería de petróleo. La buena continuación nos permite percibir que los tubos continúan unos detrás de otros.

Buena continuación Vemos en la figura 5.11 que el cable que comienza en A se prolonga uniformemente hasta B. No va a C ni a D, porque exigiría hacer giros agudos que violarían la **ley de la buena continuación**, la cual asienta que: *los puntos que al unirse dan por resultado rectas o curvas suaves parecen pertenecer al mismo conjunto y las líneas tienden a verse de manera tal que parecen seguir el camino más homogéneo*. Así, aunque los tubos de la figura 5.12 cruzan unos frente a otros, no tenemos la impresión de que algunos de ellos estén rotos en varias piezas. Debido a la buena continuación vemos que cada tubo de esta refinería continúa de manera uniforme detrás de los tubos delanteros. La buena continuación también nos ayudó a percibir los círculos uniformes de la figura 5.7a.

Proximidad o cercanía Nuestra percepción de la figura 5.13a como filas horizontales de círculos ilustra la **ley de la proximidad o la cercanía** (*las cosas que se encuentran próximas parecen agrupadas*). Y aunque en la figura 5.13b cambiamos cada tercer círculo por un cuadrado, aún percibimos filas horizontales; en este caso, la ley de la proximidad supera a la de la semejanza.

Destino común Los bailarines de la figura 5.14 forman un grupo en virtud de su cercanía y orientación similar, pero quizá lo más importante sea su destino común: el hecho de que se mueven en la misma dirección. La **ley del destino común** afirma que *las cosas que se mueven en el mismo sentido parecen estar agrupadas*. Si bien es posible que los coreógrafos no estén familiarizados con las leyes de la Gestalt, están conscientes de que una forma de crear agrupamientos perceptuales consiste en reunir grupos de bailarines que se muevan en la misma dirección.

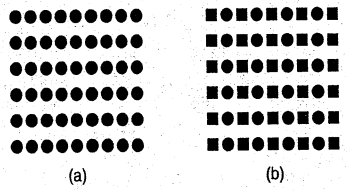


Figura 5.13
Dos ejemplos de la ley de la proximidad. (a) Percibida como filas horizontales de círculos. (b) Continúa siendo percibida como filas horizontales, aunque la mitad de los círculos cambiaron por cuadrados.



Figura 5.14
Agrupamiento por destino común. El agrupamiento perceptual de estos bailarines aumenta tanto por la similitud de la orientación como por el destino común, es decir, por el hecho de que ambos se mueven en la misma dirección a la misma velocidad.

Significación o familiaridad La **ley de la familiaridad** asienta que *las cosas tienden más a formar grupos si éstos parecen familiares o significativos* (Helson, 1933; Hochberg, 1971). Realice la demostración siguiente con el objetivo de comprender que la significación determina la organización perceptual.

DEMOSTRACIÓN

Búsqueda de rostros en un paisaje

Observe el cuadro de la figura 5.15. A primera vista, parece un paisaje conformado básicamente de árboles, rocas y agua, pero si lo examina con más atención, verá algunos rostros en los árboles del fondo y, si continúa examinándolo, descubrirá varias caras en algunas formaciones rocosas. De hecho, hay 12 rostros ocultos en el cuadro. ●



Figura 5.15
El bosque tiene ojos, de Bev Doolittle (1985). ¿Puede encontrar 12 rostros en el cuadro?

En esta demostración, a muchos les cuesta trabajo ver los rostros al principio, pero luego lo logran de repente. El cambio en la percepción de "rocas en un arroyo" o "árboles en el bosque" a "caras" representa un cambio en la organización perceptual de las rocas y los árboles. Dos formas que al principio usted percibía como dos rocas separadas en el arroyo, se agrupan perceptualmente cuando se convierten en los ojos izquierdo y derecho de un rostro. Más aún, en cuanto uno percibe cualquier grupo de rocas como una cara, suele ser difícil dejar de percibirlas de esa manera, se organizan como un rostro de forma permanente.

La significación también hace que separemos los caballos del fondo en la figura 5.16; pero, en este caso, operan otras leyes de la Gestalt. La buena continuación (los perfiles de los lomos y las patas de los animales) y la semejanza (el sombreado parecido en las patas y los cuerpos) también nos permiten percibir a los caballos como si estuvieran separados del fondo. (Mire de nuevo la ilustración de la figura 5.6., ¿qué leyes de organización le permiten agrupar las formas negras en un dálmata?)

Las "leyes" de la Gestalt son en realidad heurísticos

Aunque los psicólogos de la Gestalt llamaron "leyes" a los principios que acabamos de describir, la mayoría de los psicólogos perceptuales los denominan "principios" de la Gestalt. La razón para rechazar el término de *leyes* es que las reglas propuestas por los psicólogos de la Gestalt no hacen predicciones lo bastante sólidas

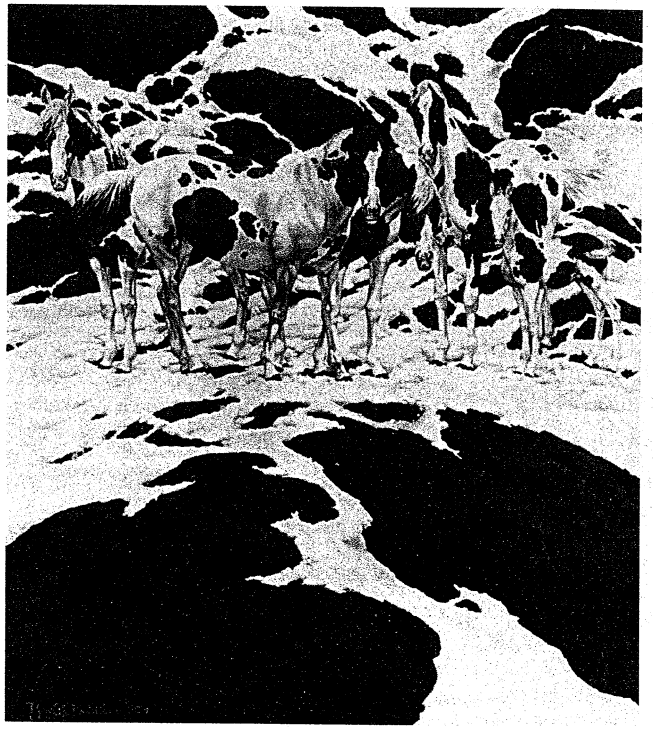


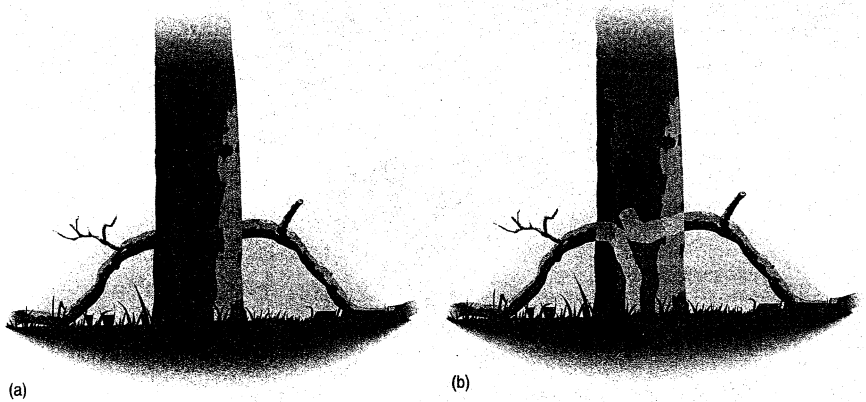
Figura 5.16
Pintos, de Bev Doolittle (1979).

como para denominarlas leyes. De hecho, los principios de la Gestalt se describen con mayor precisión como "*heurísticos*". Los **heurísticos** son reglas generales que proporcionan la mejor solución posible a un problema. Podemos entender el concepto de heurísticos si lo comparamos con otra forma de solución de problemas denominada algoritmos.

Comparación entre heurísticos y algoritmos Un **algoritmo** es un procedimiento que garantiza la solución de un problema. Los procedimientos que aprendimos para las sumas, restas y divisiones son ejemplos de algoritmos. Si aplicamos estos procedimientos de manera apropiada, obtenemos siempre la respuesta correcta. En contraste, un heurístico no siempre proporciona la solución correcta. Por ejemplo, suponga que desea encontrar un gato oculto en algún lado de la casa. Un algoritmo para hacerlo sería buscar sistemáticamente en cada habitación de la casa (teniendo cuidado de no dejar que el gato se oculte sin que usted se dé cuenta). Si hace esto, a la larga encontrará al gato, aunque puede tomarse un rato. Un heurístico para encontrarlo consistiría en buscar primero en los lugares donde le gusta esconderse, como en el armario y debajo de la cama. Tal vez este procedimiento no lo lleve siempre a encontrar al gato, pero si lo hace, tiene la ventaja de ser más rápido que el algoritmo.

Los principios de la Gestalt como heurísticos Decimos que los principios de la Gestalt son heurísticos porque, al igual que éstos, son reglas que no funcionan en cada ocasión. Por ejemplo, considere la situación descrita en la figura 5.17a. Si la encontramos en el bosque, lo más probable es que la percibamos como una sola rama oculta parcialmente por un árbol. Esta percepción seguiría el principio de la buena continuación porque la rama parece continuar suavemente de un lado del árbol al otro. Sin embargo, en este caso, la buena continuación no funciona porque la situación real, mostrada en la figura 5.17b, es que hay dos ramas. Aunque en este caso la buena continuación no funciona, lo hace en la mayoría de las situaciones porque, como veremos a continuación, las leyes de la Gestalt se basan en la forma en que las cosas suelen ocurrir en el ambiente.

El algoritmo para resolver este problema perceptual implicaría mirar las ramas desde diferentes ángulos que no sean oscurecidos por el árbol, lo que proporcionaría una solución más precisa, aunque lenta, a nuestro problema. A menudo necesitamos saber con rapidez lo que sucede en el ambiente, por lo que la percepción necesita ser rápida y, los heurísticos como los principios de la Gestalt, proporcionan esta rapidez.



(a) (b)

Figura 5.17
(a) ¿Es una sola rama detrás del árbol? Lo más probable es que así sea, y esto es lo que la ley de la buena continuación predeciría. Sin embargo, también es posible que dos ramas formen esta percepción, como en (b).

¿De dónde vienen los heurísticos? En el capítulo anterior nos preguntamos a qué se debe que algunas neuronas respondan selectivamente ante los rostros. Comentábamos dos posibilidades: que las propiedades de las neuronas para los rostros hayan sido determinadas por la evolución o por nuestra experiencia de percibir caras. Podemos plantear las mismas dos posibilidades en la pregunta: "¿De dónde provienen los principios de la Gestalt?". Ciertamente la evolución parece desempeñar una función, pero también es probable que el aprendizaje sea importante. Después de todo, practicamos desde la infancia la "solución de problemas perceptuales" y hemos encontrado muchas situaciones perceptuales diferentes. Es probable que en estos encuentros perceptuales hayamos aprendido que existen ciertas regularidades en el ambiente, como la forma en que las ramas de los árboles suelen aparecer en los bosques (figura 5.17).

Ya sea que los principios de la Gestalt sean forjados por la evolución, o que estén determinados por el aprendizaje a lo largo de nuestro desarrollo o por alguna combinación de ambos, es claro que éstos reflejan regularidades comunes que vemos con frecuencia en nuestro ambiente. Por lo general, las cosas tienen a seguir trayectorias regulares y no cambian de manera abrupta, mientras que las cosas similares suelen formar parte del mismo objeto. Estas regularidades del ambiente sientan la base de algunos principios de organización perceptual propuestos recientemente.

Más principios de organización perceptual

Stephen Palmer (1992, 1999) y Palmer e Irvin Rock (1994) propusieron tres nuevos principios de agrupamiento: el principio de la región común, el principio de la conexión de elementos y el principio de sincronía.

Región común La figura 5.18a ilustra el **principio de la región común**, el cual establece que *los elementos que están dentro de la misma región de espacio se agrupan*. Aunque los puntos que están dentro de las elipses están más alejados que los puntos contiguos entre las elipses vecinas, consideramos los puntos dentro de ellas como parte de un grupo. Esto ocurre debido a que cada elipse se ve como una región separada de espacio.

Conexión de elementos En la figura 5.18b percibimos una serie de mancuernas en lugar de pares de puntos, aunque los puntos separados por los espacios están más próximos que los conectados por las líneas. Éste es el **principio de conexión de elementos, que dicen que** *las cosas que están físicamente conectadas se perciben como una unidad.*

Sincronía El **principio de sincronía** afirma que los eventos visuales que ocurren al mismo tiempo se perciben juntos. Por ejemplo, en la ilustración de la figura 5.18c, percibimos juntas a las luces que parpadean al mismo tiempo. Note que la sincronía es como el destino común porque ambos elementos son dinámicos. Sin embargo, la sincronía puede ocurrir sin movimiento y sin que los elementos tengan que cambiar en la misma dirección. De esta forma, una luz puede encenderse y otra apagarse, pero si cambian al mismo tiempo, se percibirá que pertenecen a un mismo grupo.

Medición cuantitativa de los efectos de agrupamiento

El método principal de los psicólogos de la Gestalt para estudiar la percepción fue el fenomenológico. Crearon demostraciones y describieron la manera en que los elementos parecen agruparse. Recientemente, Palmer y Jacob Beck (2000) desarrollaron una forma

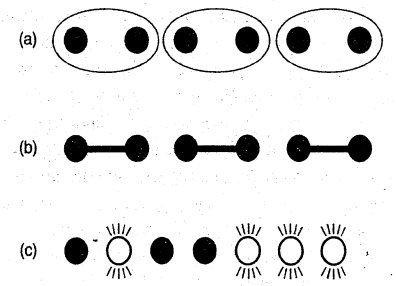


Figura 5.18
Agrupamiento por (a) región común; (b) conexión, y (c) sincronía. Las luces, indicadas por círculos abiertos, se encienden y se apagan al mismo tiempo.

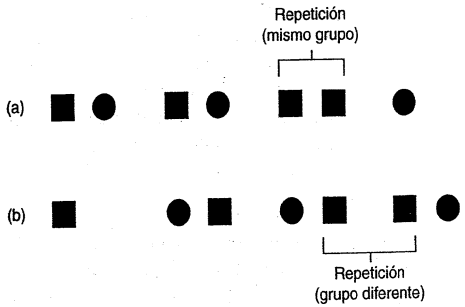


Figura 5.19
Tarea de discriminación de la repetición. Los cuadrados que se repiten están (a) en el mismo grupo y (b) en grupos diferentes. Los sujetos identifican más rápido la repetición en (a).

de medir cuantitativamente la fuerza del agrupamiento. Su técnica, denominada **tarea de discriminación de la repetición**, hace que los sujetos miren una serie de objetos como los de la figura 5.19a.

La tarea del sujeto consiste en encontrar dos formas idénticas que estén cercanas en la serie y luego presionar una tecla si son cuadrados y otra si son círculos. Por ejemplo, los cuadrados son los objetos repetidos en (a) y en (b). Sin embargo, en (a) los cuadrados están en el mismo grupo, por el principio de proximidad, y en (b) están en grupos diferentes. Palmer y Beck encontraron que el agrupamiento en (a) tenía lugar en un tiempo de reacción de 719 milisegundos (msg) en comparación con los 1144 msg del agrupamiento en (b). Por ende, el agrupamiento no sólo influye en la forma en que una demostración luce, sino que también tiene impacto en nuestra habilidad para extraer información de ella.

En nuestro análisis de la organización perceptual nos hemos concentrado en la forma en que elementos pequeños se agrupan perceptualmente para formar objetos más grandes. No obstante, cuando percibimos las cosas en el ambiente, por lo regular no percibimos un solo objeto, sino muchos objetos diferentes. Se llama **segregación perceptual** a nuestra capacidad para separar los objetos. Por consiguiente, en la figura 5.6 organizamos, perceptualmente, una serie de elementos negros en la percepción de un dálmata (organización perceptual), pero también observamos al dálmata separado del fondo (segregación perceptual). Tanto los psicólogos de la Gestalt como los investigadores modernos se han interesado en la forma en que dicha segregación ocurre.

SEGREGACIÓN PERCEPTUAL: MODO EN EL QUE LOS OBJETOS ESTÁN SEPARADOS

El problema sobre lo que origina la segregación perceptual se conoce a menudo como el problema de la **segregación figura-fondo**. Se le llama así para indicar que cuando vemos un objeto separado, por lo regular se le ve como una **figura** que sobresale de un segundo plano al que se le denomina **fondo**. Por ejemplo, es probable que vea el libro o los papeles sobre su escritorio como la figura y a la superficie del escritorio como el fondo. Consideraremos el tema de la segregación perceptual de la misma manera en que abordamos la organización perceptual. Revisaremos primero el trabajo pionero de los psicólogos de la Gestalt y luego algunas ideas modernas.

El enfoque de la Gestalt sobre la segregación figura-fondo

Los psicólogos de la Gestalt se interesaban en determinar las propiedades de la figura y del fondo, así como la causa de que un área se perciba como la figura y otra como el fondo.

¿Cuáles son las propiedades de la figura y el fondo? Una de las formas en que los psicólogos de la Gestalt estudiaron las propiedades de las figuras y los fondos fue mediante diseños como el de la figura 5.20, presentado en 1915 por el psicólogo danés Edgar Rubin. Este patrón es un ejemplo de **figura y fondo reversibles** porque es posible percibirlo, ya sea como dos rostros negros que se miran sobre un fondo blanco o como un jarrón blanco sobre un fondo negro. Algunas de las propiedades de las figuras y los fondos son 1) que la figura es más reconocible y se recuerda mejor que el fondo; 2) que la figura parece estar delante del fondo; 3) que el fondo se ve como una materia sin forma y parece extenderse tras la figura, y 4) que los contornos que separan a la figura del fondo parecen pertenecer a la figura.

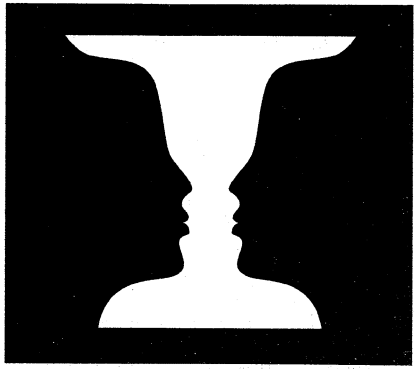


Figura 5.20
Versión de la figura reversible del jarrón y los rostros de Rubin.

Puede demostrar estas cuatro propiedades de las figuras y los fondos si observa que, cuando el jarrón se ve como la figura, parece estar delante del fondo negro (figura 5.21a), en tanto que, cuando la figura son los rostros, se ven encima de un fondo blanco (figura 5.21b). Advierta también que, cuando percibe una silueta como la figura, es difícil o hasta imposible percibir al mismo tiempo la otra. Recuerde que los fondos se ven como "materia sin forma", por lo que en cuanto usted percibe la parte clara como la figura, el jarrón se ve al frente y la parte negra no pueden ser dos rostros, puesto que ésta se convierte en una "materia sin forma" que se extiende detrás del jarrón. Del mismo modo, cuando usted ve la parte negra como la figura, los rostros se muestran al frente y la parte clara se percibe como materia informe.

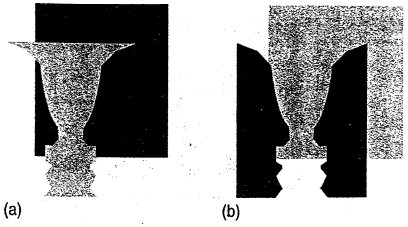


Figura 5.21
(a) Cuando el jarrón se ve como figura, se percibe frente a un fondo negro homogéneo. (b) Cuando los rostros se ven como figuras , aparecen frente a un fondo blanco homogéneo.

¿Qué factores determinan el área de la figura y del fondo? Además de describir las propiedades de la figura y del fondo, los psicólogos de la Gestalt propusieron una serie de factores que determinan la parte de un diseño que será visto como figura. A fin de comprender mejor estos factores, realice la siguiente demostración.

DEMOSTRACIÓN

Factores determinantes de la figura y el fondo

Mire las representaciones que se indican y decida tan rápido como pueda cuáles áreas ve como la figura y cuáles como el fondo.

- **Figura 5.22. ¿Las áreas blancas o las negras? (vea a izquierda y derecha).**
- **Figura 5.23. ¿La hélice de aspas grandes de la "figura de cruz" o la de aspas delgadas de la "figura del signo más"?**
- **Figura 5.24. ¿La forma de hélice derecha o la inclinada?**
- **Figura 5.25. ¿Las áreas negras o las blancas?** ●

No hay percepciones "correctas" de estas representaciones, pero los experimentos demuestran que ciertas propiedades de los estímulos influyen en nuestra percepción sobre cuáles áreas vemos como figuras y cuáles como fondos. Tendemos a ver las áreas simé-

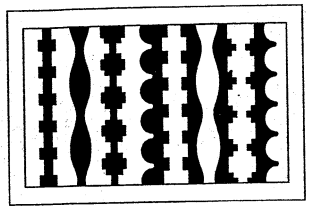


Figura 5.22
Simetría y figura-fondo. Mire de izquierda a derecha y observe cuáles colores aparecen como figuras y cuáles como fondos. (Adaptado de Hochberg, 1971.)

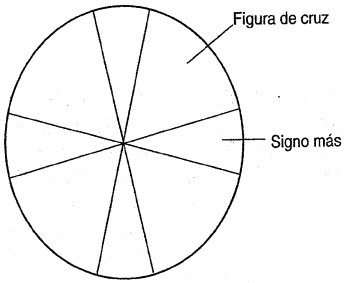


Figura 5.23
Efecto del área en la percepción de figuras y fondos. ¿Qué es más probable que se vea como figura, la hélice de aspas anchas de la forma de cruz o la hélice de aspas estrechas de la forma del signo más?

tricas como las figuras, por lo que en la figura 5.22 vemos a las áreas simétricas negras de la izquierda y a las blancas simétricas de la derecha como figuras.

Los psicólogos de la Gestalt descubrieron que es más probable que los estímulos con áreas comparativamente menores se vean como figuras, así que el signo de más de la figura 5.23 tiene más probabilidades de pasar como tal que la cruz (Kunnapas, 1957; véase también Oyama, 1960). Es más factible ver como figuras las orientaciones verticales u horizontales que otras orientaciones, así que la forma de hélice con dichas orientaciones en la figura 5.24 se presta más a ser vista como figura que la hélice inclinada. Por último, como vimos en las figuras 5.15 y 5.16, es común que percibamos los objetos significativos como figuras, por lo que las áreas negras de la figura

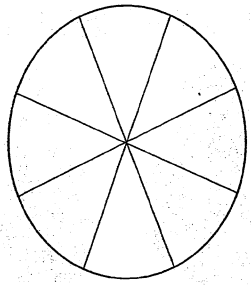


Figura 5.24
Efecto de la orientación en la percepción de figuras y fondos. ¿Qué es más fácil de ver como figura, la forma de hélice horizontal y vertical o la forma de hélice inclinada?, ¿cuál fue su primera percepción? Deje que ésta vaya de una a otra alternativa. ¿Qué percepción es más duradera?

5.25, la cual incluye tres flechas, tienden a aparecer como figuras (su tamaño menor en comparación con el de las áreas blancas contribuye a tal percepción). Sin embargo, cuando añadimos dos áreas negras en cada lado, como se observa en la figura 5.27, vemos fácilmente que las áreas blancas componen la palabra "win", que en inglés significa "ganar", de modo que estas últimas áreas dominan en nuestra percepción. Más adelante regresaremos a la idea de que es probable ver como figuras a los objetos significativos, ya que se ha empleado esta propiedad de la figura-fondo para investigar los mecanismos que subyacen a la percepción de las figuras y los fondos.

Ideas modernas acerca de la segregación figura-fondo

Los psicólogos modernos han ampliado el trabajo de los psicólogos de la Gestalt con un estudio más profundo de los mecanismos que subyacen a la percepción figura-fondo. Dos de los intereses más importantes son 1) la función de los contornos en la percepción de figura-fondo y 2) el lugar en el que la segregación figura-fondo tiene lugar en el proceso perceptual.

Contornos y segregación figura-fondo Una aproximación al estudio de la segregación figura-fondo consiste en concentrarse en el contorno que divide a las

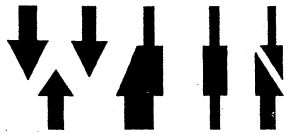


Figura 5.25
¿Qué ve como figura, el área negra o la blanca?
Una vez que decida, pase a la figura 5.27 de la página 160.

dos áreas en ilustraciones reversibles figura-fondo. Por ejemplo, podemos entender la razón de que tendamos a ver sólo un área a la vez como figura en una ilustración reversible figura-fondo si pensamos en, ¿cuál sería la probabilidad de que un jarrón y dos rostros tengan exactamente la misma silueta, como en la figura 5.26a y de que los veamos de modo que sus contornos coincidan a la perfección, como en la figura 5.26b? La respuesta es que, si bien no es imposible, esta situación es muy improbable.

La improbabilidad de que dos contornos sean idénticos y luego se alineen a la perfección nos lleva de regreso a nuestro análisis sobre los principios de la Gestalt. Recuerde que éstos proporcionan la mejor conjetura sobre la naturaleza de un estímulo particular. Dado que es muy improbable que dos contornos significativos coincidan con exactitud, lo cual tendría que ocurrir si la figura 5.26b representara un jarrón y dos rostros, el sistema visual asume el hecho más probable: que el contorno que separa las dos regiones pertenece solamente a un objeto. El área que pertenece a este contorno se convierte entonces en la figura y la otra en el fondo (Bayliss y Driver, 1995).

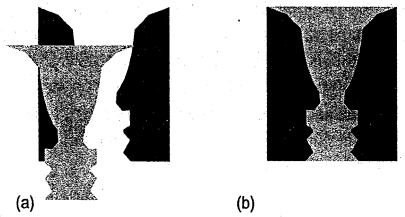


Figura 5.26
(a) No es probable que dos objetos reales, como se muestra aquí, tengan contornos idénticos o (b) que ambos se vean de modo que sus contornos coincidan exactamente. (Adaptado de Bayliss y Driver, 1995.)

¿En qué momento del proceso perceptual ocurre la segregación figura-fondo? Hemos visto que el significado puede ayudar a determinar el área que vemos como figura. Pero, ¿exactamente en qué momento del proceso perceptual participa el significado? Una idea muy popular entre los investigadores de la percepción es que el proceso avanza en el siguiente orden: primero se separa la figura del fondo y luego se reconoce el significado de la figura. Sin embargo, un experimento de Mary Peterson (1994) indica que la identificación del significado puede ocurrir antes, o al mismo tiempo, que la segregación figura-fondo.

Peterson presentó una ilustración como la de la figura 5.28, la cual puede percibirse de dos formas: 1) una mujer de pie (el área negra de la ilustración) o 2) una forma menos significativa (el área blanca). Cuando Peterson presentó estímulos como éste por una fracción de segundo y preguntó después a los sujetos qué área era la figura, encontró que tendían a señalar el área significativa de la ilustración (en este ejemplo, la mujer).

¿Por qué era más probable que los sujetos percibieran a la mujer? Una posibilidad es que reconocieran el área negra como un objeto familiar. En efecto, cuando Peterson puso al revés la ilustración, de forma que resultara más difícil reconocer el área negra como una mujer, fue menos probable que los sujetos vieran esa área como la figura. Por ende, la segregación figura-fondo no siempre ocurre antes del reconocimiento. Es posible que parte del reconocimiento ocurra antes que se perciba la figura, o quizá la percepción de la figura y el reconocimiento de su significado ocurran aproximadamente al mismo tiempo (en Vecera y O'Reilly, 2000 encontrará otra idea acerca de cómo podría funcionar esto).

Esta idea de que la percepción no es un proceso simple, como el mostrado en el diagrama del proceso perceptual de la figura 1.2, cobra sentido si recordamos lo siguiente acerca de la fisiología en los capítulos 3 y 4: 1) existe mucha retroalimentación de información de los centros superiores a los inferiores (figura 3.2) y 2) existe un diálogo entre diferentes áreas de la corteza extraestriada (figura 4.8). Aunque

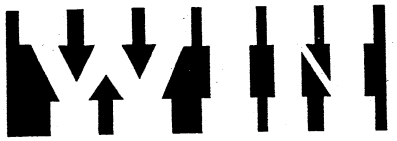


Figura 5.27
En esta versión de la figura 5.25, ¿qué área es la figura, la negra o la blanca? Busque la palabra inglesa de tres letras que empieza con W.

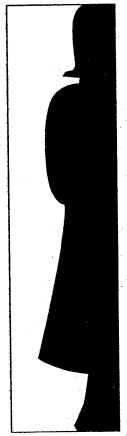


Figura 5.28
Estímulo del experimento de Peterson (1994).

el experimento de Peterson buscaba la relación entre el estímulo y la percepción, los resultados nos revelan también información acerca de la fisiología subyacente. En la tabla sinóptica 5.1 encontrará una perspectiva general del material que hemos expuesto hasta el momento.

Modo en el que los objetos están construidos

Hasta ahora hemos visto la manera en que los psicólogos de la Gestalt y los psicólogos modernos estudian el medio en que los elementos pequeños se agrupan para formar objetos mayores y la forma en que la figura se separa del fondo. Otros investigadores abordan desde otra perspectiva la percepción de objetos y em-prenden su estudio por el inicio del diagrama en la figura 5.1b.

A continuación veremos una serie de aproximaciones a la percepción de los objetos que se basan en la idea de que al inicio del proceso de la percepción de objetos el objeto se descompone, o se analiza, en sus características elementales. Consideraremos tres variaciones diferentes sobre este tema: empezaremos con el enfoque de David Marr, investigador de la visión que a los 32 años supo que tenía leucemia y pasó sus dos últimos años de vida escribiendo su *Vision* (1982). Este libro, junto con otros artículos (Marr, 1976; Marr y Hildreth, 1980; Marr y Nishihara, 1978), ejerció una gran influencia en la mayoría de la investigación y teoría subsecuente sobre la percepción de objetos.

Enfoque computacional de Marr sobre la percepción de objetos

La postura de David Marr sobre la percepción de objetos se denomina **enfoque computacional** porque trata al sistema visual como si fuera una computadora programada para percibir objetos. Describiremos la forma en que esta "computadora" humana está programada haciendo referencia a las etapas del enfoque computacional mostradas en la figura 5.29.

El punto de partida para la percepción del objeto, de acuerdo con la propuesta de Marr, es la imagen del objeto o la escena en la retina. La imagen es

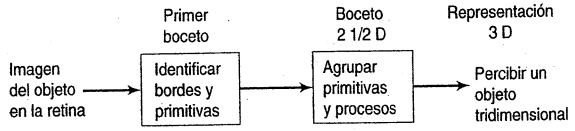


Figura 5.29
Diagrama de flujo de las etapas del enfoque computacional de Marr.

TABLA SINÓPTICA 5.1

Los inicios del enfoque de la Gestalt

Una aproximación inicial a la percepción, denominada estructuralismo, propuso que la percepción es determinada por una suma de elementos minúsculos llamados sensaciones. Con base en un principio en las observaciones del movimiento aparente, Wertheimer cuestionó este enfoque y afirmó que el todo es diferente de la suma de sus partes. Éste fue el inicio de la psicología de la Gestalt.

Las "leyes" de la Gestalt de la organización perceptual

Estas leyes son una serie de reglas que especifican el modo en que organizamos pequeños estímulos en un todo. Seis de las leyes más importantes son las de la buena figura, la semejanza, la buena continuación, la proximidad, el destino común y el significado. Como las leyes de la Gestalt no establecen predicciones lo suficientemente contundentes como para poder calificarlas de leyes, es más común llamarlas "principios". Los principios de la Gestalt son heurísticos que proporcionan reglas que funcionan la mayor parte del tiempo, pero no siempre. Esta propiedad de los principios de la Gestalt les permite funcionar con rapidez. La evolución, el aprendizaje o una combinación de ambos pudo haber determinado dichos principios. Como sea que estén determinados, reflejan regularidades en el ambiente.

Más principios de organización perceptual

Los psicólogos modernos proponen otros principios de organización que incluyen la región común, la conexión de elementos y la sincronía. Los resultados de experimentos que usan una medida cuantitativa de la fuerza del agrupamiento, llamada tarea de discriminación de la repetición, indican que el agrupamiento perceptual no sólo determina cómo se ve una ilustración sino también cómo podemos extraer información de ella.

La aproximación de la Gestalt a la segregación figura-fondo

La segregación perceptual es nuestra capacidad para separar perceptualmente los objetos. Los psicólogos de la Gestalt estudiaron la segregación perceptual determinando los factores del estímulo responsables de la segregación figura-fondo, es decir, del hecho de que un área se convierta en la figura y otra en el fondo. Entre los factores que los psicólogos de la Gestalt identificaron como asociados con las figuras se encuentran la simetría, las áreas pequeñas, la orientación y el significado.

Ideas modernas acerca de la segregación figura-fondo

El trabajo moderno sobre la segregación figura-fondo propone que la razón de que no veamos al mismo tiempo dos áreas adyacentes como figuras se debe a que es muy improbable que los objetos tengan contornos idénticos que se alineen. Esta idea reflexiona en la forma en que la percepción refleja regularidades en el ambiente. Otra investigación proporciona evidencia de que el reconocimiento del significado de un área puede ocurrir antes de la segregación figura-fondo.

analizada para determinar las áreas de luz y oscuridad y las partes en las que cambia de intensidad. Este análisis determina una serie de características básicas llamada **primer boceto**, que incluye áreas cerradas como círculos y elipses, segmentos de líneas, los extremos de las líneas y líneas que definen los bordes del objeto.

De acuerdo con Marr, en esta etapa una de las principales tareas del sistema visual es identificar los bordes y las características de los objetos. Podemos apreciar la dificultad de hacerlo si vemos la figura 5.30, en la que los cambios de intensidad se deben a los bordes del objeto y a cambios de iluminación originados por las condiciones de la luz. Para decidir la forma de los objetos, el sistema visual debe pasar por alto las sombras, así como otros cambios de iluminación y localizar los bordes verdaderos.

De acuerdo con Marr, el sistema visual logra lo anterior 1) llevando a cabo un análisis matemático de los cambios de intensidad de la imagen y 2) tomando en cuenta lo que él llama las restricciones naturales del mundo, es decir, las propiedades básicas del ambiente, como las "regularidades" que analizamos al describir el enfoque de la Gestalt. Un ejemplo de restricciones naturales que Marr consideraba importante es el hecho de que la intensidad cambia gradualmente en los bordes que crean sombras y luces, en tanto que se modifica en forma abrupta en los límites que señalan los bordes de los objetos. Según Marr, el sistema visual tiene presente este hecho del mundo y clasifica los bordes graduales como sombras y los cambios rápidos de intensidad como los bordes entre los objetos.

Aunque no lo vemos, el primer boceto es el resultado de la etapa inicial de cálculos. Antes que ocurra



Figura 5.30
Cambios de intensidad tanto en los bordes del objeto como en los límites creados por sus partes sombreadas y luminosas. Para reconocer la forma del objeto, el sistema visual debe identificar sus bordes verdaderos.

la percepción consciente, debe procesarse la información contenida en el primer boceto. Primero, se agrupan las características de tamaño y orientación similares siguiendo los principios de la Gestalt. Luego se vuelven a procesar estos grupos, por medios que no explicaremos aquí (para mayores detalles, véase Marr, 1982), para producir una representación de las superficies de los objetos y de su disposición que Marr llamaba **boceto 2½-D**. La información de este boceto se transforma en una representación tridimensional, que es lo que en realidad vemos.

A fin de entender mejor el sistema de Marr, pensemos en él como una computadora programada para tener en cuenta ciertas propiedades físicas del mundo (por ejemplo, el hecho de que las sombras tienen los bordes borrosos). Los datos que alimentan a la computadora son las características de la imagen en la retina, en particular la distribución de la luz y la oscuridad. La computadora calcula la existencia de bordes y otras características de los objetos con base en estos datos y en su conocimiento sobre las propiedades de las imágenes del mundo. Nuestra descripción de la forma en que estos cálculos se realizan es vaga debido a la complejidad de éstos y a que Marr no alcanzó a resolver muchos de los detalles de su sistema.

La teoría de Marr es significativa puesto que ilustra un enfoque teórico del problema de la percepción de objetos. Es decir, el enfoque de Marr es una propuesta sobre el posible modo de funcionamiento del sistema. Se basa además en algunos datos experimentales, como el conocimiento que Marr tenía de los detectores fisiológicos como las neuronas simples, complejas e hipercomplejas de Hubel y Wiesel que responden a las características elementales de una imagen. No obstante, las ideas sobre la forma en que el sistema realiza un análisis matemático de la imagen o sobre la forma en que considera las restricciones naturales tuvieron que esperar para ser probadas por la investigación futura.

Debemos recordar que, cuando Marr propuso su teoría, su trabajo era todavía incompleto, lo que sin lugar a dudas hubiera sido diferente hoy en día de haberlo continuado. Sin embargo, sus ideas influyeron en otros investigadores, muchos de los cuales trabajaban en los mismos problemas que a Marrle interesaban. Una teoría particularmente importante sobre la percepción de objetos que se estaba desarrollando casi al mismo tiempo que la de Marr es la teoría de integración de características. Ésta difiere en varios aspectos de la teoría de Marr, pero comparte con ella una característica notable: propone que percibimos un objeto descomponiéndolo en sus características básicas y luego volvemos a combinar éstas en nuestra percepción del objeto.

Teoría de la integración de características

La teoría de la integración de características (que abreviaremos como **TIC**), propone que la percepción de los objetos sigue las etapas que se muestran en la figura 5.31 (Treisman, 1987, 1993, 1998). En la primera, la llamada **etapa preatentiva**, el sistema visual analiza las imágenes y determina la presencia de características que conforman las unidades básicas de la percepción. Entre los ejemplos de dichas características se encuentran la curvatura, la orientación, los extremos de las líneas, el color y el movimiento (figura 5.32).

En la **etapa de la atención concentrada**, que es la segunda, las características se combinan para dar lugar a la percepción de un objeto. Una vez que se percibe el objeto, se compara esta percepción con la información almacenada en la memoria para reconocerlo. Primero veremos cómo identificó Treisman las características básicas y en seguida describiremos con más detalle las etapas preatentiva y de atención concentrada.

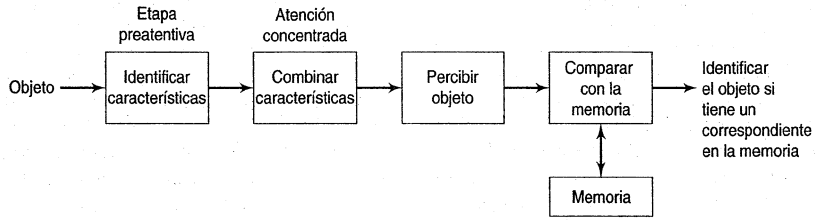


Figura 5.31
Diagrama de flujo con las etapas de la teoría de la integración de características en la percepción de los objetos de Treisman (1986, 1987, 1993).

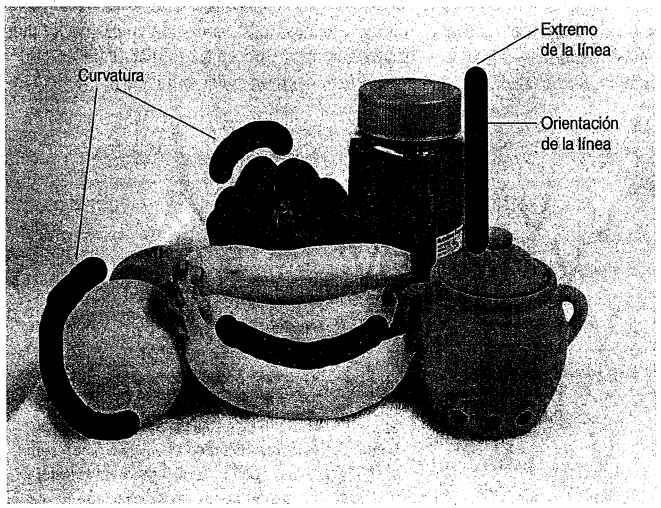


Figura 5.32
Algunas de las características de esta imagen, indicadas por las líneas, son la curvatura, la orientación de las líneas y los extremos de éstas. Además, los colores de los objetos constituyen también un grupo de características. De acuerdo con la teoría de la integración de características, lo primero que hace el sistema visual ante la exposición de esta imagen es descomponerla en sus características.

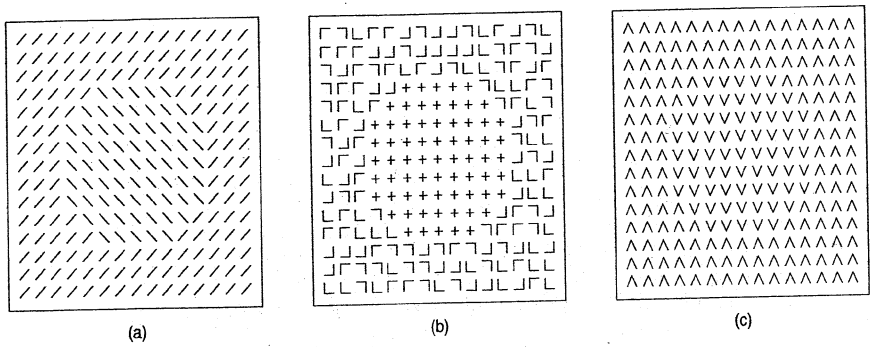


Figura 5.33
Segmentación de la textura con base en las diferencias de las características. (a) Diferencia de orientaciones. (b) Diferencia en la intersección de líneas. En (c) no hay diferencias de las características, por lo que no hay segregación de textura. (Tomado de Nothdurft, 1990.)

Determinación de las características básicas Se han definido de dos formas a las características de la TIC: 1) mediante la determinación de límites destacados entre zonas compuestas por elementos diferentes y 2) por un procedimiento de búsqueda visual (Julesz, 1981; Treisman, 1987).

En el método de los **límites destacados** se muestran juntos dos juegos de elementos para crear campos con texturas, como en la figura 5.33. Si las dos áreas contienen características diferentes o bien valores distintos de la misma característica, se "destaca" de inmediato el límite entre ambas. Por ejemplo, en la figura 5.33a surgen los límites porque los componentes tienen orientaciones distintas (diferentes valores de la misma característica). En la figura 5.33b aparece un límite porque uno de los componentes (los signos +) tiene "cruzamientos de líneas", es decir, líneas que se cruzan, mientras que el otro (las L) no las presenta, es decir que hay una característica en un campo pero en el otro no. En cambio, no se destaca ningún límite en la figura 5.33c, así que no se pueden identificar características.

En el procedimiento de **búsqueda visual** para determinar las características, se muestra a los sujetos una representación de varios elementos y se les pide que encuentren uno en particular. Para entender cómo funciona, haga la demostración siguiente.

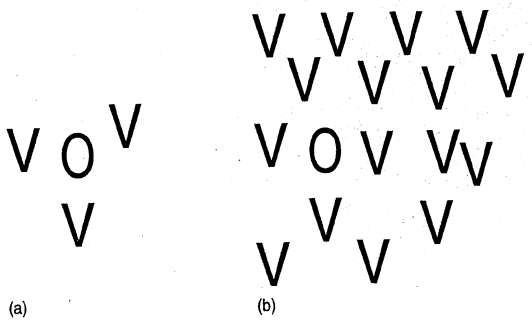


Figura 5.34
Estímulo de búsqueda visual. Los sujetos tienden a encontrar el objetivo (la O) con rapidez cuando (a) hay pocos distractores y (b) cuando hay muchos distractores.

DEMOSTRACIÓN

Búsqueda visual

- **En la figura 5.34 de la página anterior, encuentre la letra O en la ilustración de la izquierda y luego en la de la derecha.**
- **Cuando mire la figura en la parte inferior de esta página (figura 5.35), encuentre la letra R en la ilustración de la izquierda y luego en la de la derecha.** ●

Por lo común, el resultado de estas tareas de búsqueda visual es que las "O" a la izquierda y a la derecha de la figura 5.34 **destacan**, por lo que las vemos casi de inmediato. Esto sucede para las ilustraciones de la izquierda y la derecha, así, aunque hay más elementos distractores (las V) en la ilustración de la derecha, vemos las O con igual rapidez en ambas ilustraciones. Sin embargo, por lo común el resultado para las R de la figura 5.35 es diferente. Las R no se destacan y el sujeto suele tardarse más para encontrar la R en la derecha que en la izquierda.

Cuando Treisman realizó experimentos similares a estas demostraciones, encontró que para los objetivos que se destacan (como los de la figura 5.34), el tiempo de reacción era más rápido sin importar cuántos distractores estuvieran presentes en la ilustración. Este resultado se representa en la figura 5.36 con la línea a. Sin embargo, en los objetivos que no se destacan (como los de la figura 5.35), el incremento en el número de distractores aumenta el tiempo de reacción. Este resultado se representa con la línea (b) en la gráfica de la figura 5.36b.

¿Por qué son diferentes los resultados para la O y la R? Podemos responder esta pregunta comparando las características de la letra objetivo y de los distractores. En la figura 5.34, la característica de *curvatura* de las O difiere de la característica de *líneas rectas* de las V. Si las características del objetivo son diferentes de las de los distractores, el objetivo se destaca y el número de distractores no influye en el tiempo necesario para encontrarlo.

Sin embargo, en la figura 5.35, la R tiene características en común con los distractores. La R tiene líneas rectas como la P, líneas inclinadas como la Q y una línea curva como la P y la Q. Estas características compartidas impiden que destaque, por lo que es necesario escudriñar cada letra para encontrar el objetivo, tal y como hay que escudriñar los rostros en una multitud para encontrar a una persona en particular. Como el escudriñamiento es necesario, agregar más distractores incrementa el tiempo para encontrar el objetivo.

Al determinar las características que conducen al efecto destacado en las tareas de búsqueda, Treisman y otros investigadores identifican como características básicas la curvatura, la inclinación, los extremos de las líneas, el movimiento, el color, la brillantez y la dirección de la iluminación (Beck, 1982; Julesz, 1984; Treisman, 1986, 1998). Estas características son detectadas al inicio del procesamiento, durante la etapa preatentiva, y de acuerdo con la teoría de integración de las características, en esta etapa temprana del procesamiento todavía no se combinan para formar objetos. Podemos entender lo anterior mediante

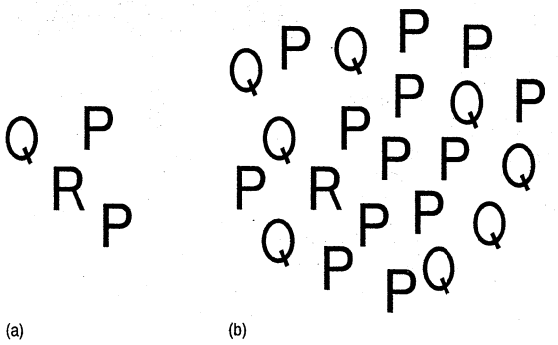


Figura 5.35
Estímulos de búsqueda visual.
Los sujetos tienden a encontrar el objetivo (R) más rápido en (a), cuando hay pocos distractores, que en (b) cuando hay muchos distractores.

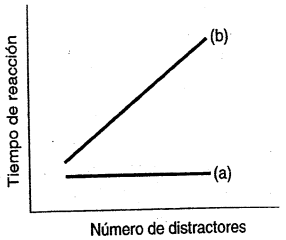


Figura 5.36
Resultados típicos de un experimento de búsqueda visual: (a) el resultado cuando las características se destacan, como en la figura 5.34; (b) los resultados cuando no se destacan, como en la figura 5.35.

el siguiente experimento, el cual demuestra que al inicio del proceso perceptual las características existen de manera independiente.

Etapa preatentiva: características independientes El siguiente ejemplo ilustra el experimento de Treisman (figura 5.37): en una pantalla se hace destellar por un quinto de segundo la representación de una X roja, una S azul y una T verde, seguidas por un patrón de puntos aleatorios destinados a eliminar cualquier imagen que llegara a quedar después que los estímulos hayan desaparecido. Cuando los sujetos dijeron lo que habían visto, informaron de conjunciones ilusorias, es decir, la combinación incorrecta de dos características. Un ejemplo de conjunción ilusoria en la ilustración de la figura 5.37 sería una "S roja" o una "X verde". Esto sucede en aproximadamente la tercera parte de los ensayos y ocurre aun cuando los estímulos presenten diferencias considerables de forma y tamaño. Por ejemplo, se podría ver a un círculo azul pequeño y a un cuadrado verde grande como un cuadrado azul grande y como un círculo verde pequeño.

De acuerdo con Treisman, el hecho de que las características se puedan combinar incorrectamente en el laboratorio, cuando los estímulos destellados brevemente son seguidos por un campo enmascarador, demuestra que al inicio del proceso perceptual cada característica existe independientemente de las otras. Es decir, características como lo "rojo", la "curvatura" o la "línea inclinada" todavía no se han combinado para crear nuestra percepción de un objeto.

Quizá lo sorprenda el hecho de que estas características sean independientes unas de otras en la etapa inicial del procesamiento, pero tal situación es la que cabría esperar dado lo que sabemos de la fisiología de la visión. Recuerde que propiedades como la forma y el movimiento se procesan en distintas estructuras fisiológicas, o módulos, y que las neuronas que responden a orientaciones y formas diferentes se encuentran en columnas distintas de la corteza. Al final, todas las propiedades se combinan para generar una percepción unificada de los objetos pero, antes que esto ocurra, son independientes. Es posible que el resultado psicofísico de Treisman refleje este aspecto del procesamiento fisiológico (Tarr, 1994).

A fin de entender mejor las características de Treisman, hay que considerarlas como componentes de un *alfabeto* de la visión. Al inicio del proceso de percepción, estos componentes son independientes, como las fichas del *Scrabble*. Ahora bien, así como las fichas del juego se combinan para formar palabras, las características individuales de la visión se

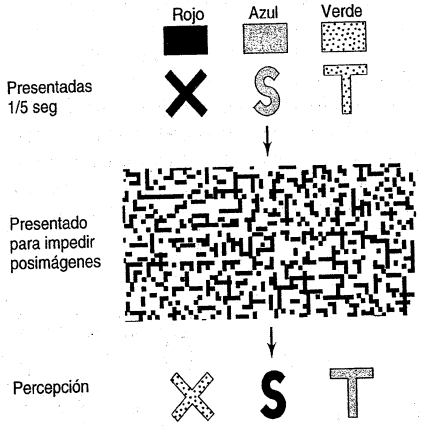


Figura 5.37
Experimento de Treisman que ilustra las conjunciones ilusorias. Las X, S y T se presentan un momento, seguidas por un diseño de puntos aleatorios que se presentan en el mismo lugar que las letras. En algunas pruebas, los observadores señalaron letras con colores diferentes a los que originalmente se les presentaron. Estos cambios de color constituyen conjunciones ilusorias.

reúnen al final y crean percepciones de objetos completos. Esta combinación ocurre durante la etapa de atención concentrada de la percepción.

Etapa de la atención concentrada: combinación de las características Antes que podamos ver los objetos, hay que combinar las características que los componen, lo que sucede en la etapa de la atención concentrada. De acuerdo con Treisman, la atención cumple una función importante en la combinación de estas características. Veamos un experimento que sustenta que la atención es fundamental en esta etapa "combinatoria".

Se presenta por un instante una representación que consiste en varias O rojas, muchas X azules y, en algunos de los ensayos, una X verde como sólo objetivo, seguidas de inmediato por un patrón de puntos aleatorios para eliminar las posimágenes que pudieran quedar luego de que el estímulo cese (figura 5.38a). La tarea del sujeto es indicar si el objetivo (la X verde) aparece en la exhibición, en cuyo caso debe especificar su localización. Los sujetos detectan con facilidad la X verde porque es el único objeto de ese color, pero tienen problemas para señalar su ubicación. De acuerdo con Treisman, la razón de ello es que sólo se trata de una característica (el color verde), por lo que la X se destaca y la atención concentrada no es necesaria. Por tal motivo, los sujetos no requieren prestar atención a la localización del objeto.

Sin embargo, considere lo que sucede cuando se cambia el objetivo a una O azul (figura 5.38b). Esta tarea requiere atención concentrada porque la O azul no se destaca debido a que comparte el color azul con las X y la forma con las O. El sujeto debe entonces escudriñar la representación para encontrarla, lo que requiere atención y permite al sujeto indicar la ubicación del objetivo. De acuerdo con Treisman, un proceso semejante tiene lugar cuando percibimos los objetos cotidianos. Antes que los percibamos, los descomponemos en características y, después, con ayuda de la atención combinamos los rasgos que se encuentran en una ubicación particular.

Por lo general no estamos conscientes de que se requiere nuestra atención para percibir los objetos, ya que por lo regular dirigimos ésta de manera automática cuando nos concentramos en los elementos del ambiente que nos interesan. Sin embargo, recuerde nuestro análisis en el capítulo 4 sobre la ceguera por falta de atención, el parpadeo de la atención y la ceguera al cambio (páginas 131 y 132), en el cual existen pruebas suficientes que apoyan la idea de que la atención es un componente esencial del proceso perceptual.

Podemos contestar a la pregunta de por qué la atención es una parte fisiológica necesaria del proceso de percepción si recordamos que la información visual se procesa en dos corrientes distintas: la ventral, que fluye hacia la corteza temporal y procesa la información acerca de "qué" son los objetos, y la dorsal, que fluye hacia la corteza parietal y se encarga de la información acerca de "dónde" están los objetos o "cómo" nos relacionamos con ellos. La información de las dos vías finalmente se combina y, según Treisman (1993), la atención es el mecanismo que lleva a cabo este pro-

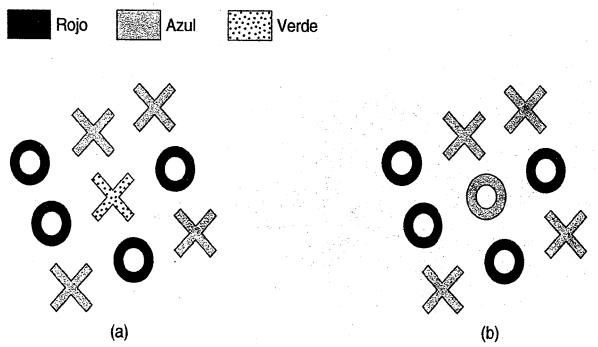


Figura 5.38
Dos de los diseños de búsqueda de Treisman. En (a), la tarea es encontrar una X verde; en (b), encontrar una O azul. Busque los detalles en el texto.

ceso y es el "pegamento" que une las características en un lugar determinado. (Véase Treisman, 1992, para una descripción más detallada de cómo opera la atención en la teoría de integración de las características).

Enfoque de reconocimiento por componentes

Otro enfoque de la percepción de objetos que propone un "alfabeto" de características básicas es el enfoque del reconocimiento por componentes, **RPC**, de Irving Biederman. Una diferencia entre las características de Biederman y las de Treisman y Marr, es que las primeras son **primitivas volumétricas**, o sea, formas tridimensionales que corresponden a las partes de los objetos. Biederman llama **geones** a estas primitivas volumétricas (iones geométricos).

La figura 5.39a muestra algunos geones. De acuerdo con la teoría del RPC, los objetos o escenas se analizan bajo estas características, las cuales son formas tridimensionales como cilindros, sólidos rectangulares y pirámides. Existen 36 geones diferentes en el sistema de Biederman y al combinarlos es posible construir cientos de objetos. Algunos de ellos se muestran en la figura 5.39b. De acuerdo con Biederman, los geones tienen las siguientes propiedades básicas:

- Son invariantes a la vista, lo que significa que los geones pueden ser identificados aun cuando se vean desde ángulos diferentes. Esta invarianza a la vista ocurre porque los geones contienen propiedades invariantes a la vista, como los tres bordes paralelos del sólido rectangular de la figura 5.39a que permanecen visibles desde una amplia gama de puntos de vista.

  Usted puede probar las propiedades invariantes a la vista de un sólido rectangular tomando un libro y moviéndolo de forma que pueda verlo desde varios ángulos diferentes. Al hacerlo, advierta el porcentaje de tiempo en el que puede ver los tres bordes paralelos. Note también que en ocasiones ve el libro desde un ángulo en el que no puede ver los tres bordes. Esto sucede, por ejemplo, cuando mira el libro al revés. Sin embargo, estas situaciones ocurren rara vez y, cuando ocurren, se vuelve más difícil reconocer el objeto. Por ejemplo, cuando vemos el objeto de la figura 5.40a desde la perspectiva poco común de la figura 5.40b, no podemos ver sus geones básicos y, por lo tanto, nos resulta difícil identificarlo.

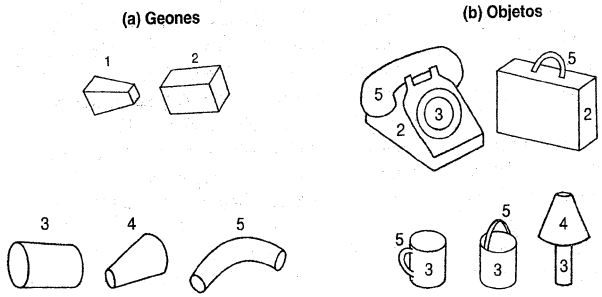


Figura 5.39
Izquierda: algunos geones. Derecha: objetos creados con los geones de la izquierda. Los números en los objetos indican qué geones están presentes. Observe que es posible formar objetos reconocibles por medio de la combinación de apenas dos o tres geones. Advierta también la importancia de las relaciones entre los geones, como lo ilustran la taza y la cubeta. (Tomado de Biederman, 1987.)

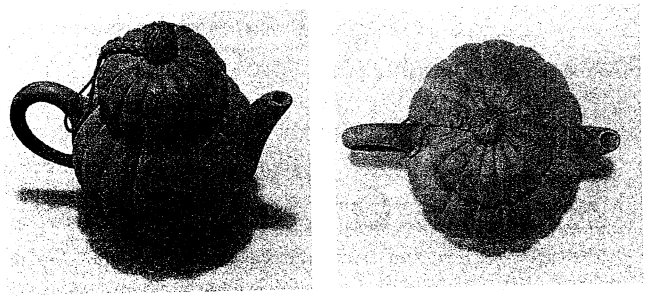


Figura 5.40
(a) Tetera. (b) La misma tetera vista desde un ángulo que oscurece casi todos sus geones y por lo tanto dificulta su reconocimiento.

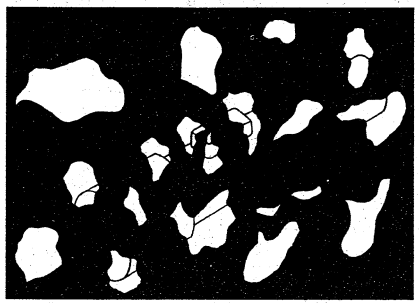


Figura 5.41
¿Qué objeto hay detrás de la máscara? Vea la respuesta al pie de la figura 5.42. (Tomado de Biederman, 1987.)

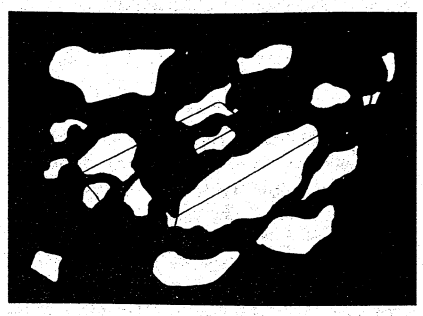


Figura 5.42
El mismo objeto de la figura 5.41 (una linterna de mano), con los geones oscurecidos. (Tomado de Biederman, 1987.)

- **Son discriminables**. Cada geón se distingue de los demás desde todos los puntos de vista.
- **Son resistentes al ruido visual**. Percibimos geones incluso en condiciones "ruidosas". Por ejemplo, mire la figura 5.41. La razón de que podamos identificar el objeto (¿qué es?) aunque se oculte más de la mitad de su silueta es que identificamos sus geones de todos modos.

Nuestra capacidad de reconocer los objetos si identificamos sus geones es el principio de la recuperación por componentes. Este principio subyace en nuestra habilidad para identificar objetos del ambiente natural aunque algunas de sus partes estén ocultadas por otros objetos. La figura 5.42 muestra una situación en la que la recuperación por componentes no puede ocurrir debido a que el ruido visual

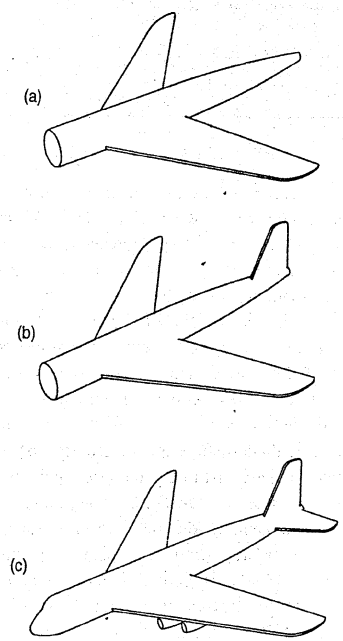
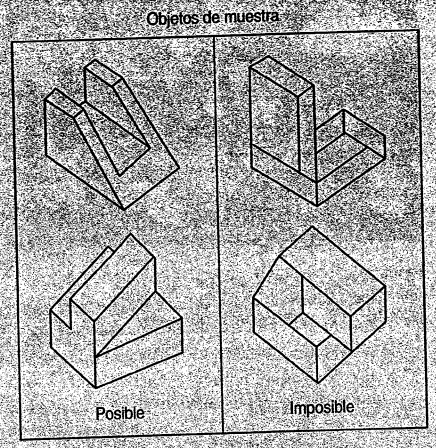


Figura 5.43
Aeroplano representado (a) con tres geones, (b) con cuatro geones, y (c) con nueve geones. (Tomado de Biederman, 1987.)

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

Representación de la estructura tridimensional global

¿En qué parte del cerebro se representa la estructura tridimensional de los objetos? Daniel Schacter y sus colaboradores (1995) trataron de responder a esta pregunta a través de la medición de las respuestas a la TEP que se originan cuando los sujetos deciden si un dibujo representa un objeto tridimensional posible (véase la figura de la izquierda) o uno imposible (figura de la derecha). La medición de la TEP demostró que la actividad en la corteza IT aumentaba para los objetos posibles, pero no para los imposibles. Por lo tanto, Schacter y sus colaboradores concluyeron que esta área de la corteza está involucrada en la construcción de representaciones de la estructura tridimensional. Si bien los dibujos imposibles no causaron actividad en la corteza IT, sí provocaron un incremento en la actividad del hipocampo (una estructura subcortical que demuestra responder a estímulos novedosos o inesperados).



Objetos posibles (izquierda) y objetos imposibles (derecha) usados por Schacter y sus colaboradores (1995) en sus experimentos de imagenología cerebral.

está dispuesto de tal forma que no es posible identificar los geones. Por suerte, en el medio natural las partes de los objetos rara vez se oscurecen de esta forma, así que generalmente podemos identificar los geones, y por consiguiente, el objeto.

El meollo de la teoría RPC es que, si hay información suficiente para que identifiquemos los geones básicos de los objetos, seremos capaces de reconocer estos últimos (véase también Biederman y Cooper, 1991; Biederman *et al.*, 1993). Una de las ventajas de la teoría de Biederman es que muestra que podemos reconocer objetos a partir de un número más bien pequeño de formas básicas. Por ejemplo, aunque sólo contiene tres geones, no es difícil reconocer la figura 5.43a como un aeroplano. Sin embargo, algunos investigadores objetan la teoría RPC bajo el argumento de que, aunque los geones nos permiten distinguir clases de objetos (entre aeroplanos y tostadores, por ejemplo), no siempre nos proporcionan suficiente información como para diferenciar objetos con los mismos componentes básicos.

Por ejemplo, muchos pájaros tienen picos afilados, los cuales serían descritos por el mismo geón, pero el estrechamiento de los picos cambia en cada pájaro. Así, con base en los geones, tal vez no podríamos diferenciar dos pinzones con picos ligeramente distintos (Perrett y Oram, 1993).

Además, si tomamos en cuenta la fisiología de ciertas neuronas como las células elaboradas (figura 4.13), vemos que éstas están preparadas para responder a diferencias mucho menores que se presentan entre las formas que las que existen entre los geones de Biederman. Así, el modelo del RPC describe la manera en la que podemos reconocer clases generales de objetos, pero hay que perfeccionarlo para que pueda explicar también cómo distinguimos objetos

que varían en los detalles, como los pájaros, los rostros humanos o los automóviles, los cuales están formados por los mismos componentes básicos.

¿Por qué hay tantos enfoques sobre la percepción de objetos?

Hemos visto que la pregunta de cómo percibimos los objetos puede responderse de diferentes maneras, que van de los principios de la Gestalt a enfoques como el de Marr, la TIC y la RPC, los cuales involucran características elementales. Asimismo, los mecanismos neuronales de la percepción de objetos en el capítulo 4 son relevantes. La tabla 5.1, que resume estos enfoques, demuestra que existen similitudes entre algunos de ellos (la TIC, computacional, RPC y el enfoque neuronal involucran unidades o características básicas) y demuestra que los diferentes enfoques describen facetas distintas en la percepción de objetos. Por lo tanto, cada uno aporta algo distinto a nuestro conocimiento de la percepción de objetos.

Por ejemplo, la TIC y el enfoque computacional describen procesos iniciales rápidos que implican características, mientras que la corriente de la Gestalt describe el agrupamiento y la segmentación perceptual que ocurren después que este proceso rápido concluye. La teoría de RPC también propone características, pero se interesa más en explicar cómo reconocemos objetos tridimensionales desde diferentes ángulos que en el procesamiento rápido que combina las características.

De igual forma, podemos comparar el enfoque tratado en este capítulo, que estudia la percepción de objetos a nivel psicofísico, con el enfoque del capítulo 4 que estudia la percepción de objetos a nivel fi-

Tabla 5.1
Resumen de enfoques sobre la percepción de objetos

Enfoque	Exponentes principales	Intereses principales	Principios básicos
Gestalt	Max Wertheimer	Organización perceptual, segregación figura-fondo	• Leyes de la organización • La parte y el todo • Figura-fondo
Computacional	David Marr	Percepción de objetos en escenarios del mundo real	• Características básicas • Tomar en cuenta las restricciones naturales en el ambiente • Primer boceto • Boceto $2^1/_2$-D
Teoría de integración de las características	Anne Treisman	Extracción y procesamiento inicial de las características	• Características básicas • Procesamiento preatentivo • Atención concentrada
Reconocimiento por componentes	Irving Biederman	Reconocimiento de objetos 3D	• Geones • Propiedades invariantes • Principio de recuperación por componentes
Detectores neuronales de características (véanse los capítulos 3 y 4)	David Hubel, Torsten Wiesel y muchos otros	Fisiología de la percepción del objeto	• Detectores de características • Organización en columnas • Codificación distribuida • Especificidad neuronal • Sintonización neuronal determinada por la experiencia • Modulación contextual de las neuronas V1

siológico. Hemos mencionado una serie de mecanismos fisiológicos que pueden estar involucrados en algunos de los fenómenos descritos en el presente capítulo. Por ejemplo, cuando analizamos el modo en que las características se combinan en la etapa de atención concentrada de la teoría TIC, sugerimos que quizá esto implique la combinación de información de las corrientes dorsal y ventral en la corteza extraestriada.

Cuando analizamos los principios de la Gestalt no mencionamos la fisiología, pero al inicio del capítulo 4 describimos la estructura de algunas neuronas que podrían proporcionar una forma fisiológica de considerar los principios de la Gestalt. Por ejemplo, vimos que existe una neurona en V1 que responde bien a la ilustración de la figura 5.44 a, en la cual cinco barras se agrupan debido a la semejanza de la orientación y a la buena continuación. Sin embargo, esta neurona responde poco cuando este agrupamiento perceptual se encuentra ausente, como en la figura 5.44b. El enfoque de este capítulo describe algunas de las propiedades de los estímulos que se asocian con el agrupamiento perceptual y el enfoque del capítulo 4 describe lo que podría suceder a nivel fisiológico. Ambos proporcionan una comprensión más completa de cómo percibimos objetos.

Aunque la tabla 5.1 describe varios enfoques, le falta un dato esencial sobre la percepción de objetos, es decir, le falta mencionar la forma en que el conocimiento y las experiencias previas de una persona afectan la percepción. Como veremos en la siguiente sección, estos factores pueden tener un efecto decisivo en nuestra capacidad para percibir objetos.

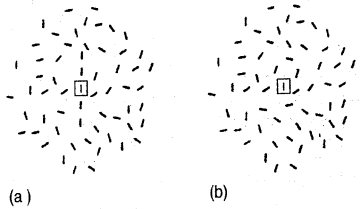


Figura 5.44
En el área V1 existen neuronas que responden bien cuando una barra que se localiza en el campo receptivo de la neurona (el cuadrado) (a) forma parte de un grupo de líneas. Sin embargo, estas neuronas no responden bien (b) cuando la barra no forma parte de un grupo debido a que ésta se halla rodeada por barras con muchas orientaciones. Véase la figura 4.3, página 111, para más detalles sobre estas neuronas. (Adaptado de Zapadia *et al.*, 1995).

La inteligencia de la percepción de objetos

Cuando presentamos nuestro diagrama del proceso perceptual en la figura 1.2, incluimos el "conocimiento" para indicar que la percepción involucra algo más que el análisis del patrón de la luz y la oscuridad en la retina. También implica tomar en consideración factores cognoscitivos tales como los significados de los objetos y nuestro conocimiento de las características del ambiente.

Dado que consideramos las características del ambiente y proporcionamos en las situaciones perceptuales información adicional en la forma de conocimiento, recuerdos y expectativas, es correcto afirmar que la percepción es "inteligente". El hecho de que esta inteligencia sea necesaria para la percepción se confirma con la observación que realizamos al principio del capítulo 1 acerca de que, si bien una computadora venció al campeón mundial de ajedrez, ha resultado difícil programar ésta para percibir incluso escenas simples. Esta dificultad radica en una falta de inteligencia perceptual que los seres humanos dan por sentado. En seguida, algunos aspectos sobre la percepción que hacen que ésta resulte particularmente difícil para las computadoras.

Del porqué las computadoras tienen dificultades para percibir objetos

Entenderemos la razón de que sea difícil programar las computadoras para que puedan percibir si tomamos en cuenta algunos de los problemas que éstas deberían resolver para percibir con precisión una escena.

El estímulo en los receptores es ambiguo. Los objetos vistos desde un solo punto de vista traen como resultado información ambigua en los receptores. Por ejemplo, usted tal vez crea que la imagen de la figura 5.45a es un círculo de piedra, pero al observarlo desde otro ángulo se revelará su configuración verdadera (figura 5.45b). Esta ambigüedad surge debido a que una imagen particular en la retina puede ser originada por un número infinito de objetos diferentes. Este hecho, llamado el **problema de la proyección inversa**, se ilustra en la figura 5.46, la cual muestra un cuadrado (líneas sólidas) que crea una imagen cuadrada en la retina. No obstante, muestra también que existen otros estímulos (líneas punteadas) que pueden crear exactamente la misma imagen en la retina. Un cuadrado más grande y alejado, un trapezoide inclinado, así como un número infinito de otros objetos, pueden crear la misma imagen retiniana que el cuadra-

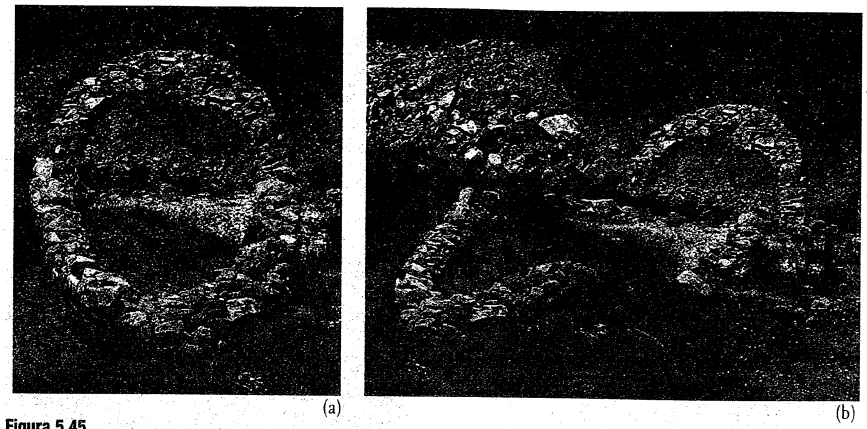


Figura 5.45
Escultura ambiental de Thomas Macaulay. (a) Cuando se le ve desde el punto correcto (el balcón del segundo piso de la Escuela de Artes Blackhawk Mountain, en Black Hawk, Colorado), las piedras parecen dispuestas en círculo. (b) La vista de las piedras desde el suelo revela una imagen más real de su configuración.

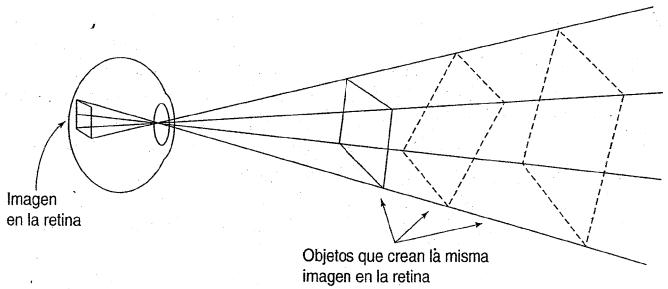


Figura 5.46
El principio que subyace al problema de proyección inversa. El cuadrado pequeño (líneas sólidas) crea una imagen cuadrada en la retina. Sin embargo, esta imagen también podría ser creada por el cuadrado más grande y alejado (un trapezoide inclinado señalado por líneas punteadas) y por muchos otros estímulos. Por tal motivo, decimos que la imagen en la retina es ambigua.

do. Por ende, cualquier imagen en la retina puede ser creada por un número infinito de objetos, lo cual, en una computadora, origina serios problemas. Sin embargo, los seres humanos por lo regular perciben el objeto correcto y no los otros objetos potenciales que podrían generar la misma imagen en la retina.

Se necesita separar los objetos. A menudo es difícil determinar dónde termina un objeto y donde empieza el otro, lo cual forma parte del problema de segregación del objeto que vimos antes. Por ejemplo, en la figura 5.47, ¿cómo sabemos que la intersección en (a) es la esquina del objeto 1 mientras que la intersección en (b) está formada por los objetos 1 y 2? Aunque se ha logrado programar computadoras para que respondan bien a preguntas sobre problemas que incluyen bloques, sigue siendo difícil que respondan a los objetos naturales más complicados.

Las partes de los objetos pueden estar ocultas. Es difícil determinar las formas de objetos que están parcialmente ocultos. Por ejemplo, imagine la dificultad de programar una computadora para que identifique el objeto oculto en la figura 5.48. Nosotros, en cambio, llevamos a cabo esto último sin grandes esfuerzos.

Las razones del origen de los cambios en la iluminación y la oscuridad pueden ser confusas. En las imágenes como la figura 5.49 es necesario decidir qué cambios en la luminosidad y en la oscuridad obedecen a las propiedades de los objetos en la escena y cuáles a los cambios de iluminación. Los cambios de luminosidad y oscuridad se originan a causa de la cantidad de luz que los objetos reflejan (por ejemplo, el tronco del árbol y las tejas reflejan menos luz que las paredes blancas). Estos cambios se deben también a la luz solar y a las sombras. A las computadoras se les dificulta determinar los cambios que provienen de las diferencias en los objetos y los que provienen de las variaciones de la iluminación.

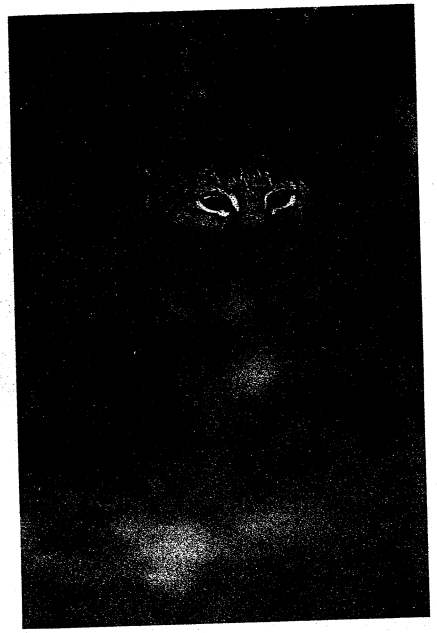


Figura 5.48
A una computadora le resultaría difícil determinar qué es este objeto. A los seres humanos les resulta fácil decir que se trata de un animal oculto, posiblemente un miembro de la familia de los felinos.

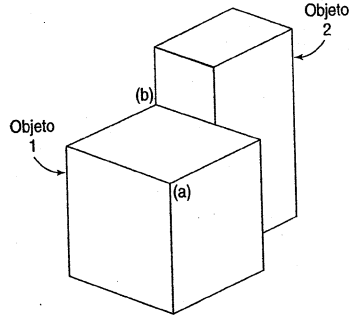


Figura 5.47

Éstos son sólo algunos de los problemas que la visión de las computadoras enfrenta. Las cosas se complican si reflexionamos en tantas otras formas que vemos en la realidad (para un estudio más detallado de los problemas de la visión de las computadoras, véase Barrow y Tannenbaum, 1986; Beck, Hope y

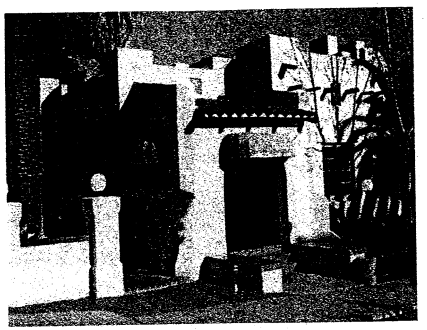


Figura 5.49
Resultaría complicado que una computadora determinara qué cambios de esta imagen se deben a las propiedades de los objetos y cuáles a modificaciones de la iluminación. En esta imagen, sería particularmente difícil que la computadora decidiera lo que sucede en la zona sombreada justo encima del tejado.

Resenfeld, 1983; Brown, 1984; McArthur, 1982; Poggio, 1984, y Srinivasan y Ventatesh, 1997.)

El motivo de este breve paréntesis sobre la visión de las computadoras es resaltar el hecho de que, como a éstas, a los seres humanos se les presenta la misma información en la forma de una imagen bidimensional de la escena en la retina. Con todo, los humanos somos capaces de resolver los problemas anteriores y traducir la imagen en una percepción correcta de la escena de una manera mucho más fácil que la más poderosa de las computadoras. Aunque a veces nos engañemos (tal vez el objeto 1 de la figura 5.47 no es en realidad un sólido rectangular), casi siempre solucionamos sin mayor esfuerzo el carácter complejo de la percepción de los objetos y logramos una percepción correcta de éstos y de las escenas en que se encuentran.

Lo que nos ayuda a percibir los objetos con mucha mayor facilidad que a las computadoras es nuestra habilidad para usar lo que aprendemos del ambiente por medio de la experiencia previa. Los heurísticos que usan el sistema visual para interpretar lo que sucede en el ambiente constituyen un ejemplo de dicho aprendizaje. Los principios gestálticos de la organización y la regla de que sólo un lado de un contorno puede formar parte de una figura son ejemplos de heurísticos ya considerados. Veamos otros ejemplos de cómo éstos moldean nuestras percepciones.

Heurísticos: Mejores conjeturas para la percepción

¿Qué observa en la figura 5.50 a? La mayoría de la gente ve una serie de fragmentos sin significado. Sin embargo, al observar la figura 5.50b es posible que vea cinco letras B, aunque los fragmentos sean idénticos a los de (a). La adición de la mancha de tinta en (b) activa un heurístico perceptual llamado el **heurístico de oclusión**, el cual asienta que cuando un objeto grande es ocluido por uno menor, el mayor continúa detrás del oclusor. Esta regla, como el principio gestáltico de la buena continuación, nos impide

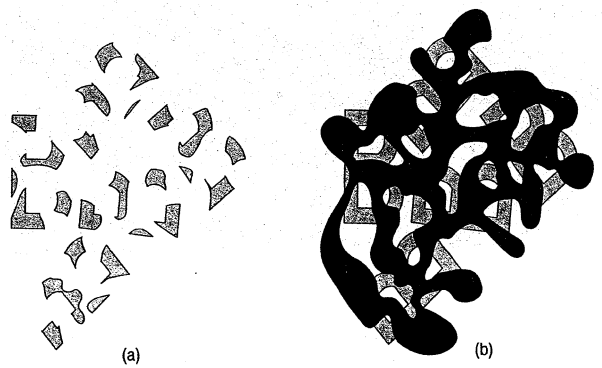


Figura 5.50
Las áreas grises son las mismas en (a) y (b), pero se organizan perceptualmente en cinco letras B cuando una mancha oclusora llena las partes faltantes. (Tomado de Bregman, 1981.)

ver que las cosas en el ambiente se cortan en pedazos cuando otros objetos las oscurecen parcialmente.

La siguiente demostración ilustra otro heurístico perceptual.

DEMOSTRACIÓN

Forma del sombreado

Observe la figura 5.51. Note que los nueve discos lucen como esferas y forman un patrón cuadrado, y los otros discos, como el que está por debajo del punto, parecen hendiduras. Ahora voltee el libro de forma que el punto se encuentre en la parte inferior de la ilustración y advierta lo que sucede con su percepción de los discos. ●

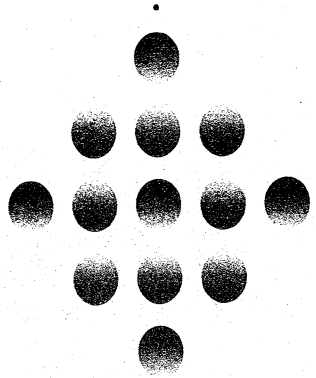
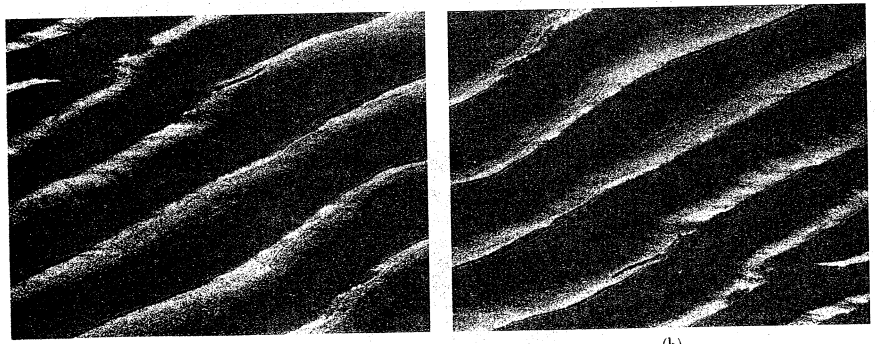


Figura 5.51
Su percepción de algunos de estos discos como esferas y de otros como hendiduras se rige por la suposición de que la luz proviene de arriba. Busque las instrucciones en el texto.

Si los discos que forman el patrón cuadrado cambiaron de esferas a hendiduras cuando vio la figura 5.51 al revés, su percepción está siendo influida por el **heurístico de la luz proveniente de arriba**, es decir, la suposición de que la luz viene de arriba (Kleffner y Ramachandran, 1992). Esto influye tanto en la forma en que percibe el patrón de la figura 5.51 como en la forma en que percibe las dos fotografías de la figura 5.52.

Usted puede percibir la fotografía 5.52a como una serie de protuberancias redondeadas en la arena, separadas por "valles" planos, y la fotografía 5.52b como "escalones" con el sol brillando en la parte en la que usted pisaría si fuera a subir por ellos. [Note que también la fotografía (b), al igual que la (a), se percibe en ocasiones como protuberancias en la arena separadas por valles, pero, si coloca el libro al revés, su percepción de (a) y (b) cambiará de acuerdo con la suposición de que la luz proviene de arriba, ya que (b) es simplemente la impresión al revés de (a).



(a) (b)

Figura 5.52
Éstas pueden parecer dos fotografías diferentes, pero (b) es la impresión al revés de (a). Si la (a) parece como protuberancias en la arena y la (b) como escaloneses porque el heurístico de la luz proveniente de arriba influye en su percepción.

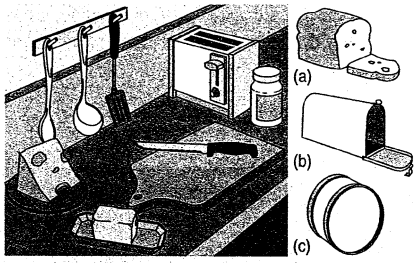


Figura 5.53
Estímulos usados en el experimento de Palmer (1975). Primero se presenta la escena de la izquierda y luego se pide al observador que identifique uno de los objetos de la derecha.

Los heurísticos que hemos descrito están estrechamente relacionados con el procesamiento descendente, analizado en el capítulo 1. A continuación consideraremos algunos ejemplos de cómo puede influir el procesamiento descendente en la percepción de los objetos.

Procesamiento descendente y percepción de objetos

Un experimento que ilustra el procesamiento descendente es el de Steven Palmer (1975), quien empleó los estímulos de la figura 5.53. Palmer presentó primero una escena de contexto como la de la izquierda y luego proyectó brevemente una de las ilustraciones objetivo de la derecha. Cuando pidió a los sujetos que identificaran el objeto en la ilustración objetivo, éstos lo identificaron correctamente como una hogaza de pan (apropiada para la escena de la cocina) en 80 por ciento de las veces, mientras que el buzón o el tambor (dos objetos que no encajan en la escena) los identificaron correctamente en sólo 40 por ciento de las veces. Este experimento demuestra el modo en que el procesamiento descendente que depende del conocimiento de una persona sobre el contexto proporcionado por una escena particular, influye en la percepción.

Figura 5.54
Un triángulo naranja, una elipse azul y una O negra utilizadas para demostrar el efecto del procesamiento descendente en un experimento de conjunción ilusoria.

El procesamiento descendente forma parte de algunas de las teorías de la percepción de los objetos que hemos descrito. Cuando Treisman (TIC) presentó los elementos de la figura 5.54 y pidió a los sujetos que identificaran los objetos del centro, las conjunciones ilusorias usuales tuvieron lugar, de modo que en ocasiones se percibía el triángulo naranja de color negro. Sin embargo, cuando los sujetos se enteraron de que se les estaba mostrando una zanahoria, un lago y una llanta, fue menos probable que surgieran conjunciones ilusorias, en tanto que la probabilidad de que percibieran de color naranja a la "zanahoria" triangular aumentó. De esta forma, el conocimiento de los sujetos sobre los colores usuales de las cosas influyó en su percepción.

El procesamiento descendente entra de nuevo en acción en la TIC, una vez que percibimos un estímulo y queremos nombrarlo. De acuerdo con el diagrama de flujo de la TIC en la figura 5.31, nuestra

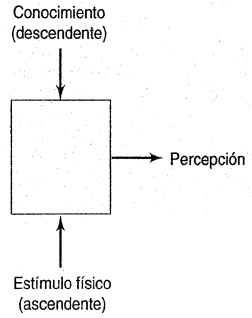


Figura 5.55
El procesamiento descendente, basado en el conocimiento y las expectativas que el observador trae consigo a la situación, y el procesamiento ascendente, basado en el estímulo físico de los receptores, se combinan para crear la percepción.

habilidad para nombrar al objeto requiere la comparación de nuestra percepción del mismo con el conocimiento almacenado en nuestra memoria. De ahí que, en muchas situaciones, los procesamientos ascendente y descendente operen juntos para determinar la percepción (figura 5.55).

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

El efecto de co-ocurrencia

En el capítulo 4 vimos cómo la experiencia puede moldear el disparo de las neuronas de forma que se vuelvan selectivas para los objetos que son comunes y que reconocemos a menudo. Aunque en este capítulo no mostramos un interés particular en la respuesta neuronal, hemos mencionado algunas situaciones en las que es probable que nuestras experiencias en la percepción de "regularidades" en el ambiente moldeen los mecanismos neuronales.

Esta idea de que el disparo neuronal puede ser moldeado por las experiencias frecuentes se apoya en un experimento de Thad Polk y Martha Farah (1998), quienes midieron la IRMf de ciertos individuos mientras leían letras (A, B, C) y dígitos (1, 2, 3). Encontraron que la visión de las letras causaba más activación en la corteza IT que la visión de los dígitos.

¿Por qué las letras causarían una respuesta mayor a la de los dígitos? Una posible explicación es que al leer vemos letras juntas, pero tenemos menos práctica en ver números juntos (¡a menos que sea contador o matemático!). Con base en esto, Polk y Farah interpretaron el resultado de acuerdo con la **hipótesis de co-ocurrencia**, la cual afirma que los estímulos que ocurren juntos tenderán a ser representados por la actividad en las mismas áreas, o áreas vecinas, de la corteza. Por consiguiente, debido a que a menudo percibimos letras juntas, éstas activan en conjunto un área específica de la corteza.

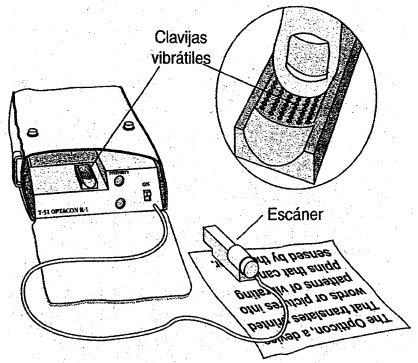
Esta diferencia entre la forma en que procesamos las letras y los dígitos ha sido demostrada de manera psicofísica mediante el **efecto de categoría alfanumérica**, donde las letras se destacan si aparecen con dígitos, por lo que es posible identificarlas con mayor rapidez cuando están rodeadas por números que cuando están rodeadas por otras letras. Se puede sustentar la idea de que nuestra experiencia de ver letras juntas las separa de los dígitos si comparamos el desempeño de los trabajadores postales estadounidenses y canadienses al realizar esta tarea. Como los trabajadores postales canadienses tienen mucha experiencia manejando códigos postales en los que se mezclan letras y dígitos (como VA5 1S6), es de esperarse que muestren un menor efecto de categoría alfanumérica, lo que en efecto sucede. Aunque el experimento no se ha realizado todavía, es de esperarse también que los canadienses no muestren los diferentes patrones de respuesta cerebral ante las letras y los dígitos que Polk y Farah observaron en los estadounidenses.

PERCEPCIÓN DE OBJETOS A TRAVÉS DE LOS SENTIDOS

Cuando pensamos en la percepción de objetos, por lo regular asumimos que la visión está involucrada. Para identificar algo, lo miramos, pero si recordamos que la gente ciega puede identificar los objetos por el tacto, nos damos cuenta de que existen, más allá de la vista, otras formas de identificar los objetos. Cuando estudiemos los sentidos cutáneos en el capítulo 13 veremos de qué manera la gente ciega utiliza los puntos resaltados del braille para leer. Asimismo, veremos cómo el biólogo Geerat Vermeij identifica diferentes tipos de conchas por medio del tacto, sobrepasando a menudo a sus colegas videntes en su habilidad para detectar los rasgos sutiles de las conchas.

Usted puede experimentar la identificación de objetos mediante el tacto si pide a alguien que elija varios objetos para que usted los identifique. Cierre los ojos y pídale a esa persona que ponga en sus manos uno de los objetos. Identifíquelo por medio del tacto y luego abra los ojos y mírelo. Aunque los objetos desconocidos pueden llegar a requerir más tiempo, quizá le sorprenda la facilidad con la que puede identificar los familiares. De acuerdo con esta experiencia, ¿qué concluye de comparar la percepción de los objetos con los dos sentidos? Un aspecto sobresaliente de percibir los objetos mediante el tacto es la calidad de la percepción derivada del contacto directo con los objetos, en lugar de sentirlos a la distancia, como ocurre con la visión.

Paul Bach-y-Rita (1972; Bach-y-Rita *et al.*, 1969, 1970) desarrolló un sistema que experimentaba con la posibilidad de usar el tacto para sentir a distancia las propiedades de los objetos. Este sistema de sustitución sensorial consistía en un conjunto de 400 vibradores diminutos que generaban pautas vibratorias en la espalda del individuo que correspondían a la disposición de luces y sombras de las imágenes tomadas por una cámara de televisión. Las vibraciones eran más intensas en las áreas claras y menores en las oscuras. Algunos individuos muy bien entrenados pudieron valerse de estas vibraciones para "ver" detalles sobresalientes. Veamos la descripción de uno de ellos: "Es Betty. Hoy lleva el pelo suelto y no trae sus len-



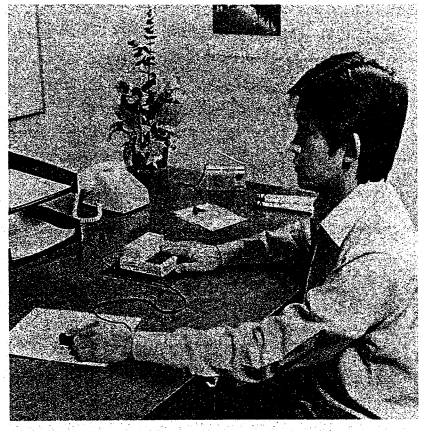


Figura 5.56
El optacón, un aparato que traduce palabras impresas o imágenes en patrones de clavijas vibrátiles que pueden sentirse con los dedos. El usuario mueve el escáner sobre el texto y siente las vibraciones colocando el dedo en las clavijas.

tes. Tiene la boca abierta y está moviendo la mano derecha desde su lado izquierdo hasta la nuca".

Se construyó un sistema de sustitución sensorial portátil, basado en algunos de los principios estudiados por Bach-y-Rita, para permitir que los ciegos lean o perciban representaciones gráficas. El aparato, llamado optacón, convierte las letras impresas o las imágenes en pautas de vibración que se sienten con los dedos (figura 5.56). (Con el desarrollo de la tecnología computarizada, el optacón ha sido reemplazado por sistemas de cómputo que pueden traducir el texto impreso en voz.)

Aunque la visión y el tacto son las formas más obvias de percibir los objetos, la audición y los sentidos químicos también pueden proporcionar información acerca de los objetos. Por ejemplo, podemos ver una escultura que parece haber sido tallada en piedra, pero al sentirla podemos darnos cuenta que en realidad es de plástico. Si no está seguro, escuche el so nido que se produce al recorrer con los dedos su superficie o de un pequeño que le y descubrirá a menudo de qué está hecha. Otro ejemplo de cómo usar el sonido en la percepción de los objetos le puede resultar familiar a cualquiera que haya intentado localizar un taco de madera detrás de una pared mediante pequeños golpes. Aunque el taquete no sea visible, su presencia puede detectarse con base en el sonido.

El olfato también es útil para identificar objetos, pero sólo aquellos que son volátiles pues de esta manera liberan moléculas en el aire. Considérelo de esta manera: si no pudiera ver, ¿cuál sería la mejor manera de detectar una rosa, por el tacto o por el olfato?

Obviamente, percibir los objetos por medio de la vista es de gran importancia, en especial cuando lo debemos hacer con rapidez y a distancia y necesitamos saber la forma en que están dispuestos en una escena. Sin embargo, existen también otras formas de percibir los objetos, algunas de las cuales pueden revelar información que se agrega a la que es visible.

TABLA SINÓPTICA 5.2

Enfoque de Marr sobre la percepción de los objetos

David Marr propuso un enfoque computacional sobre la percepción de los objetos que trata al sistema visual como si estuviera programado para analizar las características del estímulo. Esto lo realiza mediante la determinación de una serie de características llamadas primer boceto, el cual toma en cuenta tanto el patrón de luz y oscuridad en el estímulo, como las restricciones naturales del ambiente. Después del primer boceto, el sistema visual determina el boceto 2½-D y, por último, la representación tridimensional que en realidad vemos.

Teoría de integración de las características (TIC)

Anne Treisman propuso la teoría de integración de las características, la cual propone que la primera etapa de la percepción de los objetos es la etapa preatentiva, en la que el sistema visual descompone un estímulo en características individuales. La siguiente etapa es la de atención concentrada, en la cual las características se combinan por medio de un proceso que concentra la atención en localizaciones específicas.

Determinación de las características de la TIC

Las características de la TIC se determinaron mediante el método de los límites destacados y el método de búsqueda visual. Los límites destacados ocurren cuando diferentes áreas contienen características distintas. En el procedimiento de búsqueda visual, se determinan los tiempos de reacción para identificar los estímulos. Cuando los límites se destacan (lo que indica la presencia de una característica específica), entonces el tiempo de reacción no se incrementa con el aumento del número de distractores.

Etapas preatentiva y de atención concentrada

La evidencia de que las características existen de manera independiente en la etapa preatentiva es señalada por la presencia de conjunciones ilusorias. Se indica la necesidad de atención en la percepción por medio de experimentos de búsqueda que demuestran que el sujeto no puede determinar la localización de un estímulo si no se le requiere atención concentrada para encontrarlo.

La teoría de reconocimiento por componentes (RPC)

Irving Biederman propuso la teoría RPC, la cual se basa en la idea de que los objetos están perceptualmente construidos de primitivas volumétricas llamadas geones. Éstos tienen la propiedad de ser invariantes a la vista, discriminables y resistentes al ruido visual. El principio de recuperación computacional afirma que podemos identificar un objeto si identificamos sus geones.

Exploración del cerebro: representación de una estructura tridimensional global

Los estudios de imagenología cerebral indican que los objetos tridimensionales activan un área de la corteza IT. Los objetos imposibles, en cambio, no la activan, pero sí activan el hipocampo, el cual forma parte del procesamiento de estímulos novedosos.

¿Por qué tantos enfoques?

La razón de que existan varios enfoques sobre la percepción de los objetos es que describen diferentes facetas de la percepción.

¿Por qué las computadoras tienen dificultades para percibir los objetos?

Resulta difícil programar una computadora para percibir los objetos porque (1) el estímulo en los receptores es ambiguo, según lo indica el problema de la proyección inversa; (2) es necesario separar los objetos; (3) es posible que algunas partes de los objetos estén ocultas; y (4) las razones del origen de los cambios en la luminosidad y la oscuridad pueden ser confusas. Sin embargo, los seres humanos resuelven estos problemas con relativa facilidad.

Heurísticos y procesamiento descendente

El sistema visual usa heurísticos como el de la oclusión y el de la luz proveniente de arriba para determinar la percepción de los objetos en ciertas situaciones. El procesamiento descendente, que implica el conocimiento del sujeto, contribuye también a la percepción de los objetos.

Plasticidad: el efecto de co-ocurrencia

Estudios de imagenología cerebral indican que las letras activan un área específica de la corteza, pero que el efecto no es tan contundente con los dígitos. Esto puede relacionarse con la hipótesis de co-ocurrencia y el efecto de categoría alfanumérica.

Percepción de los objetos entre los sentidos

La percepción de objetos puede lograrse no sólo mediante la visión, sino también mediante el tacto, la audición y el olfato. Un sistema llamado sustitución sensorial demuestra que los sujetos pueden percibir los objetos por medio del tacto.

Preguntas de Estudio

1. ¿A qué nivel de análisis se aboca este capítulo? (145)
2. ¿A qué nos referimos cuando decimos que diferentes tipos de información se encuentran disponibles en un nivel particular de análisis? (146)

El enfoque de la Gestalt sobre la organización perceptual: Modo en que los elementos se agrupan

Los inicios de la psicología de la Gestalt

3. ¿Qué es el estructuralismo?, ¿quién está asociado a él? (146)
4. ¿Cómo se aplica el estructuralismo a la percepción? (147)
5. ¿De qué manera usó Max Wertheimer el fenómeno del movimiento aparente para cuestionar la idea que subyace al estructuralismo? (147)
6. ¿Qué son los contornos ilusorios? ¿por qué los contornos ilusorios de la figura 5.4 constituyen un argumento en contra del estructuralismo? (147)
7. ¿Qué dijeron los psicólogos de la Gestalt acerca de la relación entre "el todo" y "la parte"? (148)
8. ¿Qué es la organización perceptual? (148)

Las leyes de la Gestalt de la organización perceptual

9. ¿Qué especifican las leyes de la organización perceptual? (148)
10. Describa las siguientes leyes: Pragnanz, semejanza, buena continuación, proximidad, destino común, significado. (148)
11. Proporcione un ejemplo de cómo un cambio en el significado de un objeto altera la organización perceptual. (152)

Las "leyes" de la Gestalt son en realidad heurísticos

12. ¿Cómo denominan los investigadores modernos a las leyes de la Gestalt? (153)
13. ¿Qué es un heurístico?, ¿un algoritmo? Mencione un ejemplo del uso de cada una de estas estrategias en la búsqueda de un gato. (154)
14. ¿Por qué llamamos heurísticos a los principios de la Gestalt? (154)
15. ¿Cuáles son los dos posibles mecanismos que podrían haber establecido los heurísticos para la percepción? (155)
16. ¿Qué aspectos del ambiente son reflejados por los principios de la Gestalt? (155)

Más principios de organización perceptual

17. Describa los principios de región común, conexión de elementos y sincronía. ¿En qué difiere la sincronía del destino común? (155)

Medición cuantitativa de los efectos de agrupamiento

18. Describa la tarea de discriminación de la repetición. ¿Qué demuestra acerca del agrupamiento? (155)

Segregación perceptual: Modo en que los objetos están separados

19. ¿Qué es la segregación figura-fondo? (156)

El enfoque de la Gestalt sobre la segregación figura-fondo

20. ¿Qué es la figura-fondo reversible? (156)
21. ¿Cuáles son las cuatro propiedades de la figura-fondo? (157)
22. ¿Cuáles son los cuatro factores que ayudan a determinar el área que vemos como figura? (157)

Ideas modernas acerca de la segregación figura-fondo

23. ¿De qué manera las consideraciones acerca de la forma en que los contornos y el alineamiento tienen lugar en el mundo real conduce a la conclusión de que sólo un área en una ilustración de figura-fondo reversible puede verse como figura a la vez? (158)
24. Describa el experimento de Peterson. ¿Qué revela acerca del momento en que la segregación figura-fondo y el reconocimiento ocurren en el proceso perceptual? (159)

Modo en que los objetos están construidos

Enfoque computacional de Marr sobre la percepción de objetos

25. ¿Cómo concibe el enfoque computacional al sistema visual?, ¿qué personaje se asocia más a este planteamiento? (160)
26. ¿Cuáles son las etapas del enfoque computacional? (160)
27. De acuerdo con Marr, ¿cuál es el punto de partida para la percepción de los objetos?
28. ¿Qué es el primer boceto? (161)
29. ¿De qué forma el sistema visual traza el primer boceto? (161)
30. ¿Cuáles son las restricciones naturales y cuál es su función en la determinación del primer boceto? (161)
31. De acuerdo con el enfoque computacional de la percepción, ¿qué debe ocurrir antes de la percepción consciente? ¿Qué es el boceto $2^1/_2$? (162)
32. ¿Qué tipo de aproximación a la percepción de los objetos ilustra el enfoque de Marr? (162)

Teoría de integración de características

33. ¿Qué secuencia de etapas propone la teoría de la integración de las características? (163)
34. ¿Cuáles son los dos métodos empleados para determinar las características de la TIC? (164)
35. Describa los procedimientos de los límites destacados y de la búsqueda visual para determinar las características. (164)
36. ¿En qué etapa del procesamiento se detectan las características? (166)
37. Describa el experimento que demostró la existencia de las conjunciones ilusorias. ¿Cuál es el significado de su existencia? (166)
38. ¿Cómo se ajusta la idea de que las características son independientes unas de otras en la primera etapa del procesamiento a nuestro conocimiento de la fisiología visual? (166)
39. ¿Durante qué etapa del procesamiento se combinan las características individuales de la visión para formar percepciones? (167)
40. ¿Qué tareas de búsqueda requieren la atención concentrada? (167)
41. ¿Cuál es la relevancia de la ceguera por falta de atención, el parpadeo de la atención y la ceguera al cambio, estudiados en el capítulo 4, para la etapa de atención concentrada de la percepción de los objetos? (167)
42. Mencione una posible razón fisiológica de que la atención sea necesaria en el proceso de percepción. (167)

Enfoque de reconocimiento por componentes

43. ¿Quién es la persona más asociada a esta corriente del reconocimiento de objetos? (168)
44. ¿Qué son las primitivas volumétricas?, ¿cuáles son las tres propiedades básicas de los geones? (168)
45. ¿Cuál es el principio de la recuperación por componentes? (169)
46. ¿Cuál es la ventaja de la teoría de Biederman?, ¿qué críticas se han levantado en su contra? (170)

Exploración del cerebro: Representación de la estructura tridimensional global

47. Describa el experimento de Schacter con la TEP. ¿Cuál es la función del área del cerebro que localizó? (170)
48. ¿Qué es un objeto imposible?, ¿qué área de la corteza activa la percepción de objetos imposibles? (170)

¿Por qué hay tantos enfoques sobre la percepción de los objetos?

49. ¿Qué tienen en común los enfoques sobre la percepción de los objetos que hemos estudiado (incluyendo el enfoque neuronal del capítulo 4)? (171)
50. ¿Qué aspectos del proceso de la percepción de los objetos describe cada uno de los enfoques? (171)

La inteligencia de la percepción de objetos

51. ¿Porqué resulta correcto afirmar que la percepción es inteligente? (172)

Del porqué las computadoras tienen dificultades para percibir objetos

52. Señale cuatro problemas que las computadoras enfrentan para percibir una escena. (172)

53. ¿Cuál es el problema de proyección inversa? (173)
54. ¿Qué información que no tienen las computadoras les permite a los humanos solventar los problemas que les causan tanta dificultad a éstas? (175)

Heurísticos: Mejores conjeturas para la percepción

55. ¿Qué es el heurístico de la oclusión? Describa el ejemplo que se presentó sobre la operación de este heurístico. (175)
56. ¿Cuál es el heurístico de la luz proveniente de arriba? Describa el ejemplo que se presentó sobre la operación de este heurístico. (176)

Procesamiento descendente y la percepción de objetos

57. Describa el experimento de la cocina de Palmer. ¿Qué indica su resultado acerca de la función del procesamiento descendente en la percepción? (177)
58. ¿Cuál es la relevancia del procesamiento descendente en la teoría TIC de la percepción de los objetos? (177)

La plasticidad de la percepción: El efecto de co-ocurrencia

59. Describa el experimento de Polk y Farah en el cual emplearon la IRMf mientras la gente leía letras y dígitos. (178)
60. ¿Qué propone la hipótesis de co-ocurrencia y cuál es su relevancia en el resultado de Polk y Farah? (178)
61. ¿Qué es el efecto de la categoría alfanumérica? (178)
62. ¿En qué difiere el efecto de categoría alfanumérica en los trabajadores postales de Estados Unidos y de Canadá? ¿Por qué estos grupos producen resultados diferentes? ¿Qué señalan estos resultados acerca de su posible organización cerebral? (178)

Entre sentidos: Percepción de objetos através de los sentidos

63. Proporcione ejemplos de cómo es posible lograr la percepción de los objetos mediante el tacto, la audición y el olfato. (179)
64. ¿Qué es la sustitución sensorial? ¿Cómo la utilizó Bach-y-Rita? ¿Cómo se aplicó en el sistema optacón? (179)

6

PERCEPCIÓN DEL COLOR

ESQUEMA TEMÁTICO

Cuatro preguntas acerca del color

Teoría tricromática de la visión del color

Teoría del proceso oponente de la visión del color

Lo que no sabemos todavía acerca del código del color

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
Naturaleza distribuida de la representación del color en la corteza humana

Deficiencias en la visión cromática

Creación de la experiencia del color

Constancia del color

Constancia de la luminosidad

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN:
la visión cromática como una adaptación al ambiente

ENTRE SENTIDOS:
cómo influye el color en el gusto y el olfato

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS:

- ¿Por qué se ven puntos azules después del destello del flash? (195)
- ¿Qué es lo que ven quienes padecen ceguera al color? (203)
- ¿Qué colores percibe una abeja? (206)

El color es una de las cualidades más evidentes y comunes del entorno. Tratamos con colores cada vez que vemos las luces de los semáforos, cuando escogemos ropa que combine o cuando miramos las pinceladas de un cuadro. Tenemos colores favoritos (el azul es el más socorrido; Terwogt y Hoeksma, 1994). Nos relacionamos emocionalmente con los colores (por eso no es coincidencia que sean parte de nuestro discurso emocional las frases "rojo de ira", "verde de envidia", "negro de coraje"; Terwogt y Hoeksma, 1994; Valdez y Mehribian, 1994) y los dotamos de sentidos especiales (por ejemplo, el rojo significa peligro; el púrpura, majestuosidad; el verde, naturaleza). Pero, a pesar de nuestra familiaridad con los colores, a veces los damos por hecho y, al igual que sucede con nuestras otras capacidades perceptuales: no siempre los valo-

ramos del todo hasta que perdemos la capacidad de experimentarlos. Las graves implicaciones de esta pérdida las ilustra el caso del señor Yo, un pintor que a los 65 años quedó ciego al color tras sufrir una conmoción cerebral en un accidente automovilístico:

> En marzo de 1986, el neurólogo Oliver Sacks[1] recibió una carta del señor Yo, quien, identificándose como un "artista más o menos exitoso", explicaba que a partir de un accidente automovilístico había perdido la capacidad de percibir los colores. Con desconsuelo, exclamaba "mi perro es gris; el jugo de tomate es negro; la televisión a color es un amasijo".
>
> En los días que siguieron al accidente, el señor Yo se sintió cada vez más deprimido. Su estudio, de ordinario inundado con los colores brillantes de sus cuadros abstractos, se le aparecía con tonos monótonos y sus pinturas, carecían de sentido. Cuando comía, le costaba trabajo ver su plato, ahora gris, y los ocasos, que otrora veía como rayos rojos, se habían convertido en vetas negras en el cielo.

La ceguera al color del señor Yo se debió al daño cortical sufrido luego de toda una vida de experimentar los colores, en tanto que la mayor parte de los casos de ceguera total o deficiencia (ceguera parcial) son innatos por la falta genética de una o más clases de conos. La mayoría de las personas que nacen con ceguera al color no se siente mal por esta falta de percepción, puesto que desconocen la experiencia, pero lo que refieren, como el oscurecimiento de los rojos, se parece a lo que el señor Yo comenta. La gente con ceguera total al color se queja al igual que señor Yo de que a veces les es difícil distinguir un objeto de otro. Por ejemplo, el señor Yo explica que le resulta difícil percibir a su perro de color castaño entre el follaje irregular, mientras que antes veía fácilmente su silueta cuando se recortaba contra un camino claro.

Finalmente, el señor Yo superó su fuerte reacción psicológica y comenzó a realizar llamativos cuadros en blanco y negro. No obstante, el recuento de sus experiencias luego de perder la capacidad de percibir los colores representa un testimonio impresionante de la enorme función de los colores en su vida (para otras descripciones de casos de ceguera total al color, véase Heywood, Cowey y Newcombe, 1991; Nordby, 1990; Young, Fishman y Chen, 1980; Zeki, 1990).

[1] El doctor Sacks, reconocido por la finura de sus obras en las que describe casos neurológicos interesantes, llamó la atención del público al ser personificado por Robin Williams en la película *Despertares* de 1995.

Cuatro preguntas acerca del color

¿Qué queremos saber acerca de la visión cromática? Empezaremos planteando las siguientes cuatro preguntas:

- ¿Cuáles son algunas de las funciones de la visión cromática?
- ¿Qué atributos físicos están asociados con el color?
- ¿Cómo podemos describir la experiencia del color?
- ¿Qué es el código neuronal del color?

¿Cuáles son algunas de las funciones de la visión cromática?

El color embellece nuestra vida, pero además de eso, cumple funciones esenciales de señalización, tanto natural como artificial. El mundo natural proporciona varias señales que nos ayudan a identificar y clasificar las cosas. Sé que la piedra sobre mi escritorio contiene cobre por la rica veta de azul que la recorre; sé que el plátano está maduro cuando se pone amarillo y sé que debo detenerme cuando la luz del semáforo está en rojo.

Además de su función de señalización, el color ayuda a facilitar la organización perceptual, es decir, el proceso analizado en el capítulo 5 por medio del cual el mundo se organiza en áreas separadas. La capacidad de distinguir un objeto de otro y en particular de detectarlos en diversos fondos, como las flores en los campos o los individuos en las multitudes, se vuelve mucho más sencilla porque vemosa colores. De hecho, esta capacidad es crucial para la supervivencia de muchas especies. Por ejemplo, pensemos en un mono que hurga el follaje en busca de frutas. Si tiene una buena visión cromática, detecta sin problemas las frutas rojas en el fondo verde (lámina a color 2.1a), pero si no percibe los colores tendrá dificultades para hallarlas (lámina a color 2.1b).

Algunos investigadores han llegado a postular que la visión cromática de los monos y los seres humanos evolucionó debido a la necesidad de detectar la fruta entre el follaje (Mollon, 1989, 2000; Walls, 1942). La propuesta parece razonable si consideramos las dificultades que tienen quienes padecen ceguera al color cuando se enfrentan a la tarea en apariencia simple de recolectar moras. Knut Nordby (1990), un científico ciego por completo al color, ve el mundo en sombras grises y describe su experiencia de esta manera: "Recoger moras es siempre un gran problema. Con frecuencia tengo que palpar las hojas con los dedos para distinguir por medio del tacto la forma de las moras" (p. 308). Si tomamos en cuenta la experiencia de Nordby, parecida a las dificultades del señor Yo para ver a su perro en el follaje, resulta claro entonces que los monos ciegos al color tengan problemas para encontrar moras o frutas y que sea menos probable que pudieran sobrevivir en comparación con los monos con visión cromática.

¿Qué atributos físicos están asociados con el color?

¿Qué aspecto de los objetos les otorga su color? Una forma de responder a esta pregunta es considerar un objeto que cambia de color, como las hojas que en el otoño cambian del verde al amarillo o al rojo. Sabemos que este cambio ocurre cuando la clorofila que da a las hojas su color verde se degrada o es reemplazada por otras sustancias.

Para entender por qué estos diferentes compuestos ocasionan colores distintos, es necesario recordar que vemos los objetos debido a la luz que se refleja de ellos y que la luz del espectro visible tiene longitudes de onda que se asocian con diferentes colores. Las longitudes de onda de entre 400 y 450 nm lucen violetas; las de 450 a 490 nm, azules; las de 500 a 575 nm, verdes; las de 575 a 590 nm, amarillas; las de 590 a 620, anaranjadas, y las de 620 a 700, rojas (lámina a color 1.1).

Con este conocimiento a la mano, podemos medir cómo cambian en otoño las longitudes de onda que se reflejan de la hoja si determinamos su **curva o gráfica de reflectancia**, es decir, el porcentaje de la luz que los cuerpos reflejan contra la longitud de onda. La curva (a) de la figura 6.1 muestra la curva de reflectancia de la hoja verde. Note que la hoja refleja luz de la parte media del espectro. La curva (b) muestra la curva de reflectancia para el mismo tipo de hoja después de que ha cambiado de color. Nuevos compuestos formados en la hoja reflejan longitudes de onda más largas, por lo que ésta parece ahora amarilla.

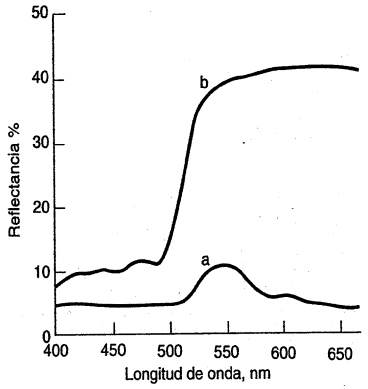


Figura 6.1
Reflectancia de una hoja de arce antes y después de cambiar de color en el otoño. La curva (a) corresponde a la hoja verde oscuro antes del cambio. Note que refleja mejor la luz alrededor de los 550 nm. La curva (b) corresponde a la hoja después de que cambió a amarillo. Note el gran incremento en la reflectancia en las longitudes de onda largas. El cambio a longitudes de onda largas hace que percibamos la hoja como amarilla, mientras que la alta reflectancia la hace ver brillante. (Adaptado de Merzylak *et al.*, 1999).

La figura 6.2 muestra curvas de reflectancia para algunos otros objetos. Note que tanto el papel negro como el blanco reflejan por igual todas las longitudes de onda a través del espectro, pero el pigmento azul, los pigmentos verdes y el tomate reflejan algunas longitudes de onda y no otras. Cuando la reflexión de la luz es plana a lo largo del espectro, como sucede con el blanco, el negro o el gris, llamamos a estos colores, **colores acromáticos**. Cuando algunas longitudes de onda se reflejan más que otras, como en el caso de la hoja y los alimentos, llamamos a los colores, **colores cromáticos**.[2] Esta propiedad de reflejar algunas lon-

[2] Otro término para los colores cromáticos es **matiz**, pero rara vez se usa en el lenguaje cotidiano. Por lo regular decimos "el color del carro de bomberos es rojo" y no "el matiz (o el color cromático) del carro de bomberos es rojo". Así, en el resto del libro emplearemos la palabra color para indicar "color cromático" o "matiz" y nos referiremos con la expresión color acromático al blanco, el gris o el negro.

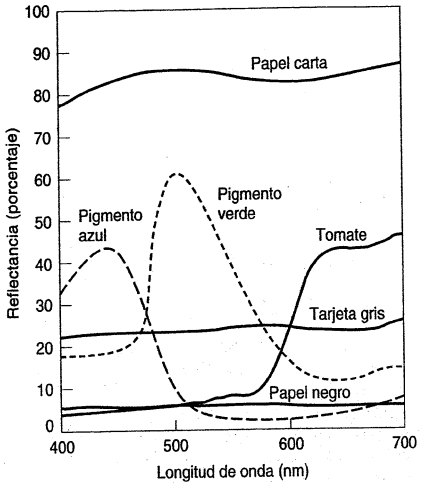


Figura 6.2
Curvas de reflectancia de superficies que se ven blancas, grises y negras, de los pigmentos del azul y el verde, y de un tomate. (Adaptado de Clulow, 1972.)

gitudes de onda más que otras, característica de los colores cromáticos, se llama **reflexión selectiva**. La tabla 6.1 indica la relación entre las longitudes de onda reflejadas y el color percibido.

Un ejemplo excelente de la diferencia entre los colores acromáticos y los cromáticos está en los colores de algunos glaciares (lámina a color 3.3). La nieve de los glaciares refleja por igual todas las longitudes de onda, por lo que se ve blanca; pero dentro del glaciar, donde el hielo ha sido sometido a una presión extrema, se forma una estructura cristalina que no refleja por igual todas las longitudes de onda. El hielo refleja selectivamente las longitudes de onda corta, lo que hace que éste parezca de un color azul profundo (figura 6.3).

Hasta ahora hemos descrito cómo los colores se crean debido a la forma en que los objetos reflejan selectivamente algunas longitudes de onda. Sin embargo, el color es creado también por la forma en que algunos objetos *transmiten* ciertas longitudes de onda en forma selectiva. Ejemplo de ello son los líquidos, los plásticos y los cristales que aparecen a color si transmiten selectivamente algunas de las longitudes de onda del espectro. Por ejemplo, el jugo de arándano transmite selectivamente la longitud de onda larga de luz y se ve rojo, en tanto que el jugo de lima transmite la longitud de onda media y se ve verde.

Tabla 6.1
Relación entre las longitudes de onda reflejadas que predominan y el color percibido.

Longitudes de onda reflejadas	Color percibido
Cortas	Azul
Medias	Verde
Largas	Rojo
Largas y medias	Amarillo
Largas y algunas medias	Anaranjado
Largas y cortas	Morado
Largas, medias y cortas	Blanco

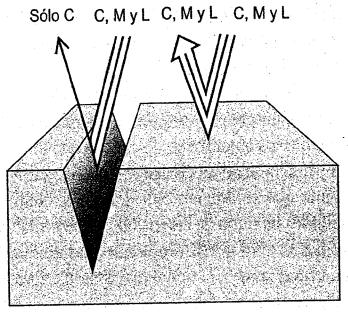


Figura 6.3
Modo en que la luz de dos partes de un glaciar se refleja. A la derecha, la luz solar de longitudes de onda cortas, medias y largas llega al glaciar y, dado que todas se reflejan por igual, la zona aparece blanca. A la izquierda, en la grieta, la estructura cristalina del hielo compactado absorbe las longitudes de onda medias y largas y refleja sólo las cortas. Por eso, la zona se ve azul (véase la lámina a color 3.3).

Como veremos más adelante, otros aspectos influyen en la percepción del color además de la longitud de onda. Por ejemplo, nuestra percepción del color de un objeto puede ser influida por su fondo. Consideraremos este efecto más adelante. Por el momento, nos concentraremos en la forma en que las longitudes de onda reflejadas por los objetos influyen en la experiencia del color.

¿Cómo podemos describir la experiencia del color?

Podemos describir todos los colores que distinguimos mediante los términos *rojo*, *amarillo*, *verde*, *azul* y sus combinaciones (Abramov y Gordon, 1994; Hurvich, 1981). Cuando se les presentan a los sujetos muchos colores y se les pide que los describan, son capaces de hacerlo si se les permite que empleen los cuatro términos, pero no si se omite alguno. Más aún, no se necesitan otros colores, tales como el anaranjado, el violeta, el morado o el café para realizar estas descripciones (Fuld, Wooten y Whalen, 1981; Quinn, Rosano y Wooten, 1988). Por tanto, para los investigadores los colores básicos son el rojo, el amarillo, el verde y el azul (Buckhaus, 1998).

La figura 6.4 y la lámina a color 2.3 muestran los cuatro colores básicos dispuestos en círculo según sus semejanzas perceptuales. El orden de los cuatro colores básicos en el círculo de color —azul, verde, amarillo y rojo— corresponde al orden de los colores en el espectro visible, en el cual el extremo de la longitud de onda corta es azul, verde en la mitad y amarillo y rojo en el extremo de la longitud de onda larga.

Aunque el círculo de color se basa en cuatro colores, contiene aún más. De hecho, la gente puede discriminar alrededor de 200 colores diferentes a lo largo del espectro visible (lámina a color 1.1) (Gouras, 1991a). Además, podemos crear otros colores cambiando la intensidad de modo que sean más brillantes o tenues, o agregando blanco, el cual contiene cantidades iguales de todas las longitudes de onda del espectro para cambiar la saturación del color. Al agregar más blanco la **saturación** de un color disminuye. Por ejemplo, agregar blanco al rojo profundo que se halla en la parte superior del círculo de color, lo vuelve rosa, una forma menos saturada de rojo.

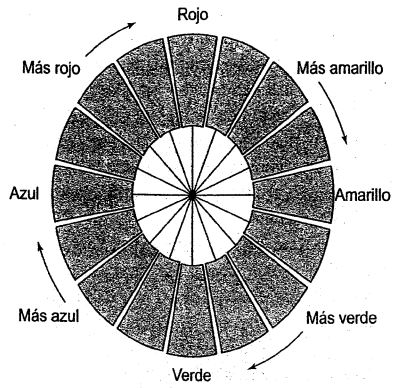


Figura 6.4
La rueda cromática. En esta rueda, que también aparece en la lámina a color 2.3, ordenamos los colores colocando juntos a los perceptualmente similares. Con ello, es posible disponerlos en círculo. Los colores básicos se encuentran en los lugares correspondientes a las doce, tres, seis y nueve horas del reloj. (Tomado de Hurvich, 1981).

Si se cambian la longitud de onda, la intensidad y la saturación, podemos crear alrededor de un millón de colores diferentes discriminables (Backhaus, 1998; Gouras, 1991a). Por supuesto, las diferencias entre algunos de estos colores son extremadamente pequeñas, como lo demuestran los cambios de la paleta de color de su computadora, la cual puede pasar de "cientos de colores" a "miles de colores" y a "millones de colores". Al hacerlo, notará que en la pantalla no se presenta un cambio muy perceptible entre el paso de los "cientos" a los "millones de colores". Aunque podamos discriminar millones de éstos, en la experiencia cotidiana la gama de colores de un catálogo de pinturas incluye menos de un millar. Asimismo, el **Libro de los colores de Munsell**, que alguna vez fue la "Biblia" del color de los diseñadores, contiene 1225 muestras de color (Wysecki y Stiles, 1965). El sistema de igualación Pantone, de uso actual entre los artistas gráficos, tiene alrededor de 1200 opciones de color.

¿Qué es el código neuronal del color?

¿De qué manera las señales en el sistema nervioso representan la experiencia del color que acabamos de describir? Ésta es la pregunta de la codificación neu-

ronal. Los investigadores que trabajan en ella han empleado la conexión entre la experiencia del color y la longitud de onda para replantearla. "¿Qué es el código neuronal del color" y "¿qué es el código neuronal de la longitud de onda?" En otras palabras, para determinar el código neuronal del color los investigadores se han propuesto determinar la manera en que las señales en el sistema visual representan diferentes longitudes de onda.

Históricamente, este problema se abordó de dos maneras que condujeron a dos diferentes teorías de la visión del color. Ambas fueron propuestas en el siglo XIX con base en datos psicofísicos, mucho antes de que supiéramos lo suficiente de fisiología como para poder determinar cómo responden las neuronas a diferentes longitudes de onda. Por ende, nuestra comprensión de la visión cromática se encontraba al inicio en un nivel de análisis estrictamente psicofísico.En este sentido, resulta notable que las dos teorías propuestas se hayan sustentado en observaciones psicofísicas básicamente correctas (aunque no fue sino más de 70 años después de que se propusieran que se dispuso de evidencia fisiológica que las apoyara).

A fin de estudiar cada una de las teorías, describiremos en primer lugar la evidencia psicofísica en las que están basadas y después la evidencia fisiológica de la que se dispuso más tarde.

Teoría tricromática de la visión del color

La **teoría tricromática de la visión del color** que plantea que la visión cromática depende de la actividad de tres diferentes mecanismos receptores, fue propuesta por dos eminentes investigadores del siglo XIX, Thomas Young (1773-1829) y Hermann von Helmholtz (1821-1894; figura 6.5), quienes se basaron en los resultados de un procedimiento psicofísico llamado *igualación de colores*.

Experimentos de igualación de colores

En los **experimentos de igualación de colores** de Helmholtz, se pedía a los observadores que ajustaran las proporciones de tres longitudes de onda de luz mezcladas en un "campo de comparación" hasta que el color de la mezcla fuera idéntico al color de una longitud de onda única en el "campo de prueba". Por ejemplo, se pedía a un observador que mezclara luces de 420, 560 y 640 nm en un campo de comparación hasta que correspondieran al color de una luz de 500 nm presentada en el campo de prueba (figura 6.6). Los hallazgos clave de estos experimentos de igualación de colores fueron que:

1. Al ajustar correctamente las proporciones de las tres longitudes de onda, fue posible hacer coincidir los campos de comparación y de prueba.
2. Una persona con visión cromática normal necesita mezclar por lo menos tres longitudes de onda para igualar todas las longitudes de onda del espectro. (Se pueden emplear tres longitudes de onda cualquiera en el campo de comparación, siempre que una de ellas no sea igualada con la mezcla de las otras dos). Ahora bien, la mayoría de los sujetos con visión cromática normal no pudo equiparar las longitudes de onda del espectro con sólo dos longitudes de onda. Por ejemplo, si tenían que mezclar luces de 420 y 640 nm, eran incapaces de igualar ciertos colores. Como veremos más adelante, la gente con deficiencias en la visión cromática y que, por lo tanto, no pueden percibir todos los colores del espectro, pueden igualar los colores de todas las longitudes de onda del espectro con la mezcla de sólo dos longitudes de onda.

Teoría tricromática

Con base en el descubrimiento de que se necesitan al menos tres longitudes de onda para que la gente con

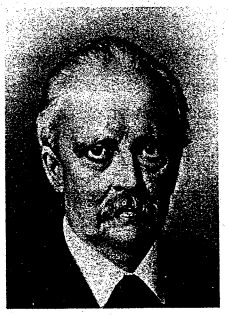


Figura 6.5
Hermann von Helmholtz (1821-1894), defensor de la teoría tricromática de la visión a color.

ENSAYO A COLOR 2

Percepción y mecanismos del color

El mundo del color es un mundo de Miatas amarillas, postigos en tonos brillantes, ocasos rojos y anaranjados, y camisetas de futbol multicolores. Pero, además de brindar experiencias estéticas, crear estados de ánimo y facilitar la identificación de los equipos contrarios, ¿qué hace el color por nosotros? Para los monos que buscan comida en la selva o en el bosque, la visión cromática les permite ver las frutas amarillas o anaranjadas contra el follaje verde (lámina 2.1a). En blanco y negro, la fruta se vuelve más difícil de detectar (lámina 1.2b), de modo que sin la visión cromática, los monos tendrían problemas para recolectar su alimento, resultado que podría tener consecuencias negativas para su supervivencia (vea la página 187).

La lámina 2.2 ejemplifica la alteración de la percepción del color que ocurre cuando la iluminación cambia del amanecer a la luz del medio día. La vista en (a) se muestra como sería percibida con la tenue iluminación del alba. La vista carece de color pues los bastones se encargan de la visión con luces tenues. A medida que la escena se ilumina y los conos se activan, como se muestra en (b), los colores



Lámina 2.1a



Lámina 2.1b



Lámina 2.2a



Lámina 2.2a

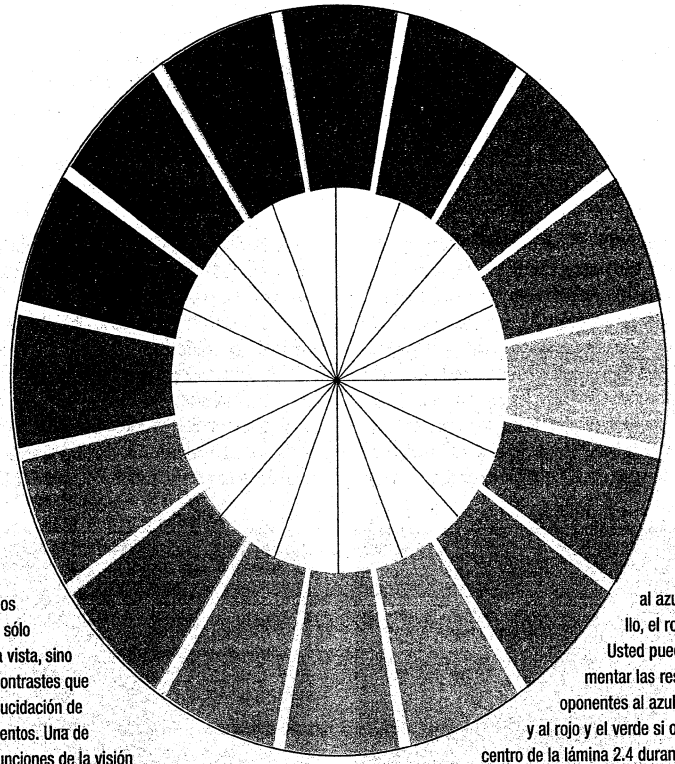


Lámina 2.3

surgen y ambos elementos no sólo embellecen la vista, sino que añaden contrastes que facilitan la dilucidación de algunos elementos. Una de las muchas funciones de la visión cromática es acentuar el contraste entre los objetos (vea la página 189)

La experiencia que llamamos color está muy vinculada a las características espectrales de la luz, como lo ilustra el espectro visible del ensayo a color 1 (lámina 1.1). Otra forma de organizar la experiencia perceptual del color consiste en formar la rueda cromática, que alinea los colores en el orden en que aparecen en el espectro, pero dispuestos en círculo (lámina 2.3). Este ordenamiento ayuda a mostrar que todos los colores constan de varias proporciones de rojo, amarillo, verde y azul, los colores que aparecen en las posiciones de las 12, 3, 6 y 9 horas (vea la página 189).

Podemos estudiar algunos mecanismos de la visión cromática atendiendo el cambio de la percepción del color en diferentes condiciones de observación. Por ejemplo, los conos hacen sinapsis con otras neuronas de la retina para formar células oponentes que se activan en sentido contrario al azul y el amarillo, el rojo y el verde. Usted puede experimentar las respuestas oponentes al azul y el amarillo, y al rojo y el verde si observa el centro de la lámina 2.4 durante 30 segundos y luego dirige la mirada a un fondo blanco. Verá que los recuadros azul y amarillo, y rojo y verde cambian puestos en la posimagen que se forma (vea la demostración Posimágenes opuestas de la página 195).

Otra forma de demostrar la índole oponente del sistema visual es colocar un cuadrado pequeño de papel blanco dentro de uno de los cuadrados de la lámina 2.4 y seguir las instrucciones de observación de la demostración Posimágenes y contraste simultáneo, de la página 195. Observará un efecto llamado contraste simultáneo, en el que un contorno induce un color en el área central más reducida. El efecto del contraste simultáneo también se ilustra en la lámina 2.5, que es una composición de Josef Albers, un artista que acostumbra valerse del efecto en sus obras (cortesía de la Yale University Press). Una de las X se ve amarilla y la otra gris, pero en realidad son la misma físicamente, como advertirá si se fija en el lugar donde se juntan.

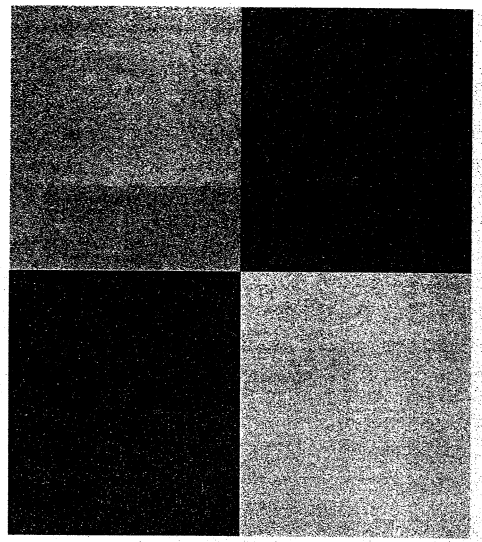


Lámina 2.4

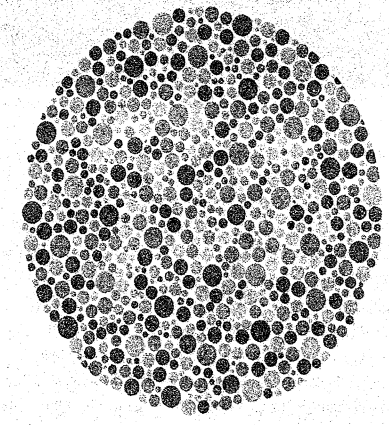


Lámina 2.6

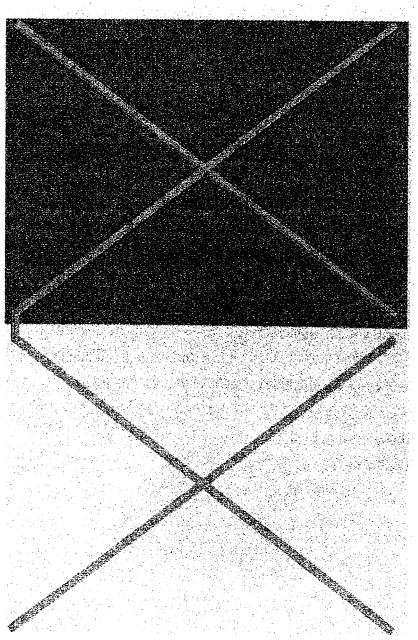


Lámina 2.5

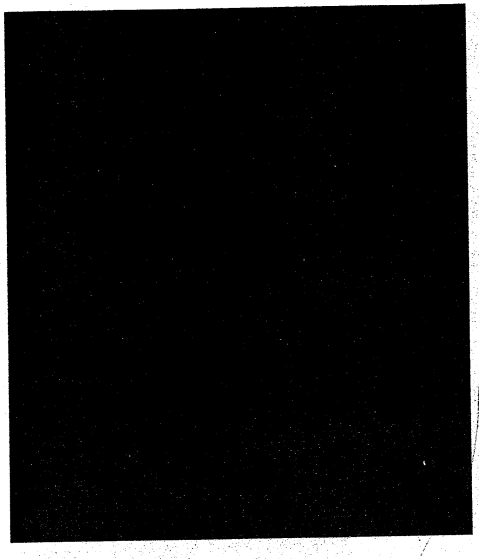


Lámina 2.7

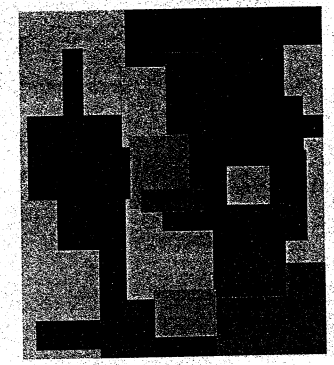


Lámina 2.8

El color no es una experiencia universal. Muchos animales no perciben colores y otros detectan menos que los humanos. La visión cromática de gatos, perros y ardillas es similar a la de nuestros deficientes crómatas (vea la página 200). Entre los seres humanos, alrededor del 4% de los hombres y una proporción menos de mujeres padecen esta deficiencia y, por lo tanto, perciben una paleta de colores aminorada. Una forma de diagnosticar la deficiencia en la visión cromática se vale de las representaciones llamadas láminas de Ishihara, como la lámina 2.6. La gente con visión cromática normal percibe un 74, grado que es imposible alcanzar por quienes tienen una deficiencia en la percepción del color rojo. Usted puede causarse una leve (y temporal) forma de deficiencia en la visión cromática si realiza esta demostración: ilumine la lámina 2.7 con una luz diurna brillante o con su lámpara de escritorio y durante un minuto véala con un ojo mientras cierra el otro. Después, parpadee y notará que los colores rojos que veía con el ojo abierto aparecen más deslavados que vistos con el ojo que tenía cerrado. La razón es que ver selectivamente el campo rojo decolora los pigmentos de los conos sensibles a las ondas largas y los hace menos sensibles. La gente con deficiencias para detectar el rojo y el verde carece del pigmento para las ondas medias o bien para las largas.

Adaptar el ojo a un color, como hizo usted cuando miró el campo rojo, se denomina adaptación cromática. Para un análisis de la explicación parcial que da esta adaptación de la constancia del color, lea la demostración Adaptación al rojo, de la página 207. Las investigaciones también han demostrado que la constancia del color opera mejor si el objeto o campo coloreado se rodea de muchos colores. Estas investigaciones, que han examinado la influencia de las representaciones visuales complicadas en la percepción del color, se valen a modo de estímulos de imágenes a lo Mondrian, como en la lámina 2.8 (página 209).

ENSAYO A COLOR 3

CREACIÓN DE COLORES POR SUSTRACCIÓN Y ADICIÓN

En su habitación dentro del campus de la Universidad de Cambridge, Isaac Newton colocó un prisma de manera que la luz del día penetrara por un pequeño hueco de su ventana y así iluminara el interior del prisma. Newton observó que el prisma desplegaba la luz en un espectro de colores similar a la ilustración de la lámina 1.1. Cuando posteriormente este genio recombinó los colores del espectro con un lente, recreó la luz blanca con la que había comenzado su experimento. Este asombroso resultado comunica un importante mensaje que tiene que ver con nuestra percepción de los colores cromáticos: vemos el blanco cuando nos estimulan intensidades iguales de todas las longitudes de onda y vemos colores cromáticos cuando el estímulo proviene de sólo una región del espectro.

Color cromático creado por sustracción del blanco

Una forma de interpretar los resultados de Newton es decir que la percepción de los colores cromáticos ocurre cuando se restan algunas longitudes de onda de la luz blanca. Hay varios medios para realizar esta sustracción. Uno, que observamos en el ambiente, es la difusión de la luz en la atmósfera. Esto se comprueba por el modo en que la luz del Sol es descompuesta (o difundida) por partículas en el aire para crear las percepciones del cielo azul y el Sol amarillo durante el día y rojo en los atardeceres.

Cuando la luz del Sol ingresa en la atmósfera topa con muchas partículas diminutas que la dispersan. Cuando las partículas son pequeñas en relación con las longitudes de onda de luz, se produce una condición llamada dispersión de Rayleigh, en la que se dispersan más las ondas cortas que las largas. Como se muestra en la parte izquierda de la lámina 3.1, esto ocasiona que las ondas cortas se separen de la luz que penetra en la atmósfera y nos hagan ver el cielo azul. La dispersión de la luz también azulea los objetos distantes, pues los vemos a través de las ondas luminosas cortas difundidas (lámina 3.2)

Con las ondas cortas dispersadas por el cielo, la luz restante, que cruza directamente la atmósfera, contiene muchas ondas largas y por eso el Sol se ve amarillo. El efecto se acentúa al atardecer (lámina 3.1, derecha), cuando la luz del Sol poniente recorre una distancia mayor en la atmósfera que al mediodía, lo que aumenta la dispersión de ondas cortas y medias y deja sólo las más largas, que le dan al Sol su color rojo.

Otra forma de crear colores cromáticos por sustracción está ilustrada por los objetos que aparecen coloreados porque las sustancias que los componen restan algunas longitudes de onda por absorción y devuelven otras por reflexión selectiva

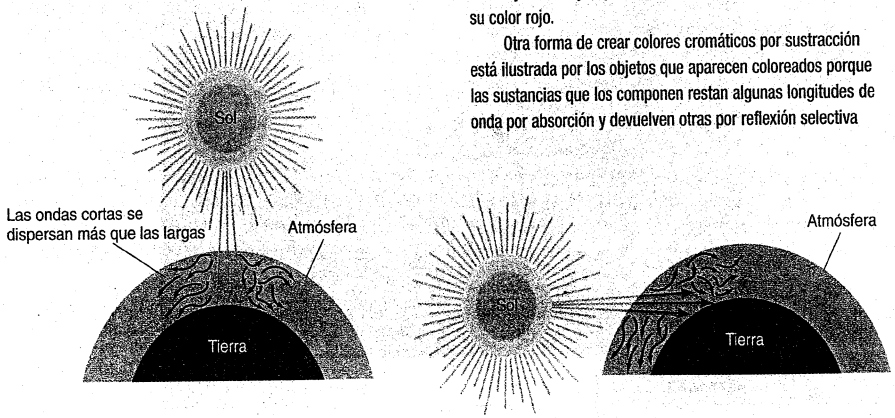


Lámina 3.1

(lo que describimos en la página 188). Así, los tomates maduros se ven rojos porque absorben las ondas cortas y medias y reflejan las largas.

La lámina 3.3 ilustra una situación en la que coexisten la reflexión completa y la selectiva. El hielo y la nieve de este acercamiento a un glaciar en Alaska se ven blancos porque

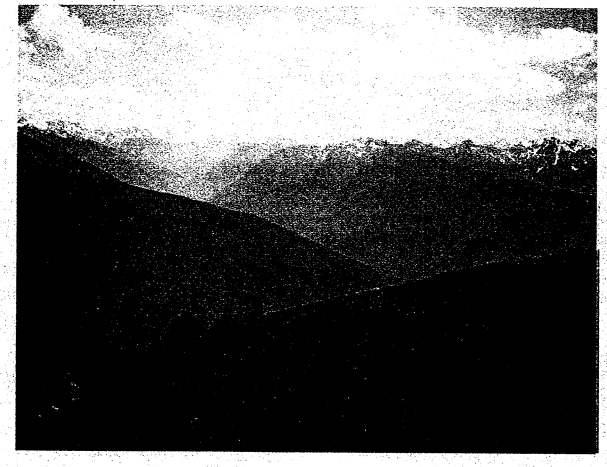


Lámina 3.2



Lámina 3.3

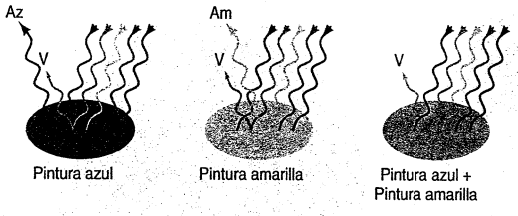


Lámina 3.4

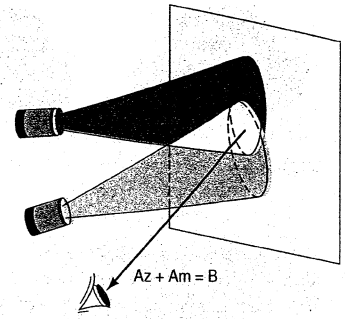


Lámina 3.5

reflejan por igual todas las longitudes de onda. Pero más adentro del glaciar la enorme presión sobre el hielo ha modificados su propiedades. Este hielo compactado absorbe las ondas medias y largas y refleja selectivamente las cortas, por lo que aparece azul (véase la figura 6.3 en la página 188).

El proceso de absorción también explica los colores que vemos en las pinturas mezcladas, un proceso llamado mezcla sustractiva de colores. Por ejemplo, mucha gente ha tenido la experiencia de mezclar pintura azul y amarilla para crear verde (vea la página 192). Podemos entender por qué la sustracción hace que reunir azul y amarillo produzca verde, si empezamos considerando por separado las longitudes que sustraen del blanco las pinturas azul y amarilla (lámina 3.4 y tabla 1).

La pintura azul absorbe las longitudes asociadas con el amarillo, el anaranjado, el rojo y algunas del verde, y refleja el azul y un poco de verde. La pintura amarilla absorbe el azul, el anaranjado, el rojo y algo de verde, y refleja el amarillo y algo de verde. Cuando mezclamos las pinturas, no dejan de absorber los mismos colores. Por lo tanto, en la tabla 1 vemos que la mezcla de azul y amarillo absorberá por completo el azul, el amarillo, el anaranjado y el rojo. Lo que percibimos es el color que ambas pinturas reflejan. En la tabla 1 vemos que el verde es el único color que reflejan las dos pinturas. Por eso, la mezcla de pintura azul y amarilla se ve verde.

La razón de que nuestra mezcla de azul y amarillo diera verde es que ambas pinturas reflejan un poco de verde. Si la pintura azul reflejara sólo azul y la amarilla nada más que amarillo, no reflejarían ningún color común, así que la mezcla no produciría ninguna o casi ninguna reflexión del espectro y se vería casi negra. Sin embargo, es raro que las pinturas reflejen la luz de apenas una región del espectro, y la mayor parte refleja una banda amplia de longitudes de onda. Si las pinturas no reflejaran un rango de longitudes de onda, no se producirían muchos de los efectos de mezclar colores que los pintores consideran algo ya seguro.

Color Cromático Creado por Adicion de Colores Cromáticos

Es posible crear colores cromáticos por la adición de dos o más de ellos. Este proceso ocurre cuando superponemos dos o más luces de colores, lo que llamamos mezcla aditiva de

Tabla 1

Partes del espectro que absorben y reflejan las pinturas azul y amarilla. Los colores que se absorben por completo están en los recuadros sombreados. La luz que se ve como verde es la única que reflejan ambas pinturas.

Longitudes asociadas con . . .	Azul	Verde	Amarillo	Anaranjado	Rojo
PINTURA AZUL	Refleja todo	Refleja algo Absorbe algo	Absorbe todo	Absorbe todo	Absorbe todo
PINTURA AMARILLA	Absorbe todo	Refleja algo Absorbe algo	Refleja todo	Absorbe todo	Absorbe todo

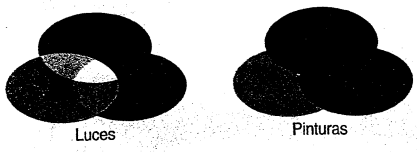


Lámina 3.6

colores porque todas las longitudes de onda de las luces llegan aún al ojo cuando se suman. Tomemos como ejemplo lo que ocurre cuando vemos una luz azul y una amarilla que se superpone en una pantalla de proyección blanca. Las ondas cortas de la luz se reflejan de la pantalla a nuestros ojos, y lo mismo hacen las ondas medias y largas de la luz amarilla. El resultado es que llegan a la retina ondas cortas, medias y largas, y percibimos blanco.

Podemos apreciar la diferencia entre formar colores cromáticos por adición (mezcla de luces) y por sustracción (mezcla de pinturas) si observamos que cada vez que aplicamos una luz sobre otra, aumentamos la cantidad de luz que se refleja de la pantalla a los ojos. Ahora bien, cada vez que agregamos una gota de pintura en una mezcla, reducimos la cantidad de luz reflejada. El carácter opuesto de las mezclas sustractiva y aditiva se ilustra mejor al comparar el color que resulta de mezclar luces azul, verde y roja con el de mezclar pinturas azul, verde y roja. La mezcla de luces de blanco, en tanto que la de pinturas produce negro o café (lámina 3.6)

Por último, hay otra forma de generar colores cromáticos por adición. Se trata de la mezcla óptica de colores, en la que puntos de colores se suman en el ojo cuando se ven desde cierta distancia. Para experimentar el efecto, levante su libro y retroceda lentamente frente a la lámina 3.7. Al aumentar su distancia, se volverá incapaz de discernir los puntos rojos y verdes, que se suman en sus ojos como si fueran luces proyectadas una sobre otra y crean la percepción de amarillo. Esta técnica, que en el campo de la pintura profesional se conoce como puntillismo, era empleada por artistas franceses como George Seurat y Paul Signac para crear efectos de mezclas ópticas y de los resplandores que asociamos con la luz natural. Como ejemplo del puntillismo tenemos el cuadro de Signac de la lámina 3.8, en el que el fondo está compuesto de pequeños puntos azules y anaranjados. Aléjese de la pintura y observará que la apariencia del fondo cambia a medida que se dificulta ver los puntos individuales.

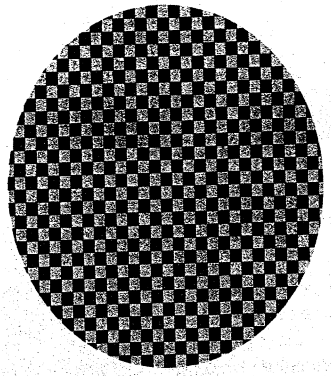


Lámina 3.7



Lámina 3.8

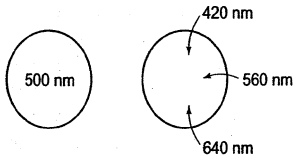


Figura 6.6
La idea básica que subyace a un experimento de igualación de colores es que el observador ajusta la cantidad de tres longitudes de onda en el campo de comparación de la derecha de forma que el campo iguale el color de la única longitud de onda en el campo de prueba de la izquierda.

visión cromática normal iguale otra en el campo de prueba, Thomas Young (1802) postuló la teoría tricromática de la visión del color. Esta teoría, más tarde defendida por Helmholtz (1852) y que por tanto se conoce también como **teoría de la visión cromática de Young y Helmholtz**, afirma que la visión cromática depende de tres mecanismos receptores, cada uno con su propia sensibilidad espectral (recuerde que en el capítulo 2 mencionamos que la sensibilidad espectral indica la sensibilidad del espectro visible a las longitudes de onda, según se muestra en las curvas de la figura 2.24).

De acuerdo con esta teoría, la luz de cierta longitud de onda estimula en grados diversos los tres mecanismos receptores, cuya pauta de actividad da por resultado la percepción de un color. Así, cada longitud de onda se codifica en el sistema nervioso por la pauta de actividad que suscita en los tres mecanismos receptores.

Fisiología de la teoría tricromática

Más de 70 años después de que surgiera la teoría tricromática, la investigación fisiológica identificó los tres mecanismos receptores que ésta proponía.

Pigmentos de los conos Los fisiólogos que identificaron los mecanismos receptores propuestos por la teoría tricromática se planteaban la siguiente pregunta: Si es que existen tres mecanismos, ¿cuáles son sus propiedades fisiológicas? La respuesta se dio en los años sesenta, cuando los investigadores pudieron medir los espectros de absorción de tres diferentes pigmentos visuales de conos. El resultado fue que había máxima absorción en las regiones de longitud de onda corta (419 nm), media (531 nm) y larga (558) del espectro (C, M y L en la figura 6.7). (Brown y Wald, 1964; Dartnall *et al.*, 1983; Schnapf, Kraft y Baylor, 1987.)

En la década de los ochenta se produjo otro avance importante en la comprensión de la fisiología de la visión del color, cuando Nathans, Thomas y Hogness (1986) aislaron y secuenciaron los genes que codifican las partes de la proteína de tres diferentes pigmentos de conos (llamados opsinas, véase figura 2.17). Esto permitió a Nathans y sus colaboradores demostrar que diferentes tipos de pigmentos cuentan con diferentes secuencias de los pequeños grupos moleculares llamados aminoácidos, los cuales componen la molécula de opsina (véase Mollon, 1989; 1993).

Estas diferencias en los aminoácidos de la opsina son la causa de que los diferentes pigmentos tengan espectros de absorción distintos. Así, los conos de longitudes de onda cortas y medias, que sólo tienen el 44 por ciento de las secuencias de aminoácidos en común, tienen picos de absorción separados por 112 nm. En cambio, los conos de longitudes de onda medias y largas, que poseen alrededor del 96 por ciento de secuencias idénticas de aminoácidos, cuentan con picos de absorción distanciados por apenas 27 nm.

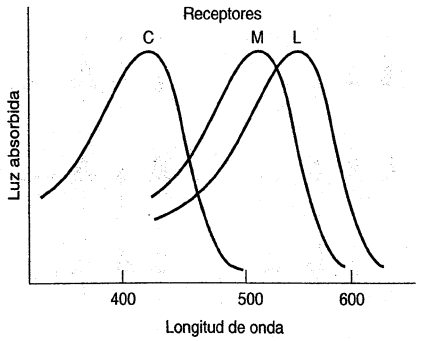


Figura 6.7
Espectros de absorción de tres pigmentos de conos. (Tomado de Dartnall *et al.*, 1983.)

Respuesta de los conos y percepción del color Si la percepción del color se basa en la pauta de actividad de estos tres mecanismos receptores, debemos ser capaces de determinar qué colores percibiremos si conocemos la respuesta de cada mecanismo. En la figura 6.8 se aprecia la relación entre las respuestas de tres clases de receptores y nuestra percepción del color. En la figura, las respuestas de los receptores C, M y L están indicadas por el tamaño de éstos. Por ejemplo, el azul está marcado con una respuesta grande del receptor C, una respuesta pequeña del receptor M y una todavía menor del receptor L. El amarillo está señalado por una respuesta muy pequeña del receptor C y respuestas grandes y más o menos iguales de los receptores M y L.

Pensar en las longitudes de onda como la causa de ciertas pautas de respuesta de los receptores nos ayuda a predecir qué colores resultarán con la combinación de luces de colores distintos. Por ejemplo, ¿qué color obtendremos si proyectamos una fuente de luz azul en una amarilla? En la figura 6.8, las pautas de respuesta muestran que la luz azul suscita una gran actividad en los receptores C y que la amarilla lo hace en los M y L. Así, al combinar ambas luces debemos estimular por igual los tres receptores y percibiremos el color blanco, ya que la luz blanca contiene una distribución igual de longitudes de onda a lo largo del espectro. Esto es exactamente lo que ocurre si mezclamos luces de color azul y amarillo. (Este resultado sorprende a algunas personas, porque si mezclamos

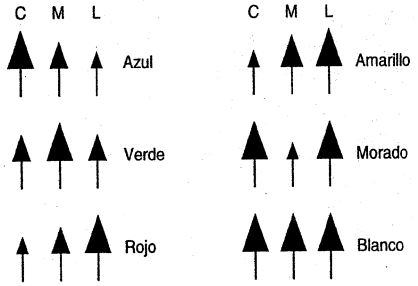


Figura 6.8
Pautas de disparo de tres clases de conos ante diferentes colores. El tamaño del cono simboliza la magnitud de la respuesta del receptor.

pinturas de color azul y amarillo el resultado es verde. Explicaremos en el ensayo a color 3 la razón de estos resultados diferentes en las luces y las pinturas.)

Ahora que sabemos que nuestra percepción de los colores está determinada por la pauta de actividad de diferentes clases de receptores, podemos explicar la base fisiológica que subyace a los experimentos de igualación de colores que llevaron a proponer la teoría tricromática. Recuerde que en un experimento de igualación de colores, es posible igualar una longitud de onda de un campo ajustando las proporciones de tres diferentes longitudes de onda de otro campo (figura 6.6). Este hecho resulta interesante porque los dos campos son físicamente diferentes (contienen longitudes de onda distintas) pero son perceptualmente idénticos (es decir que coinciden). Esta situación, en la cual dos estímulos físicamente diferentes son perceptualmente idénticos, se denomina **metamerismo**, mientras que los dos campos idénticos en un experimento de igualación de colores se conocen como **metámeros**.

La razón por la cual los metámeros lucen iguales es que ambos producen el mismo patrón de respuesta en los tres receptores de los conos. Por ejemplo, cuando las proporciones de una luz roja de 620 nm y una

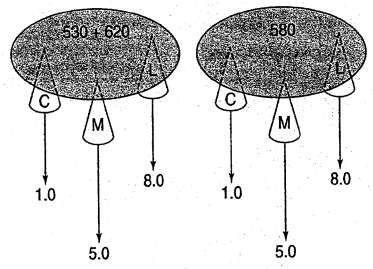


Figura 6.9
Las proporciones de las luces de 530 y 620 nm del campo de la izquierda han sido ajustadas de modo que las luces mezcladas parezcan idénticas a la luz de 580 nm del campo de la derecha. Los números, que indican las respuestas de los receptores de longitud de onda corta, media y larga, muestran que no existe diferencia alguna en las respuestas de los dos conjuntos de receptores. La respuesta neuronal idéntica ocasiona que los dos campos sean perceptualmente indistintos.

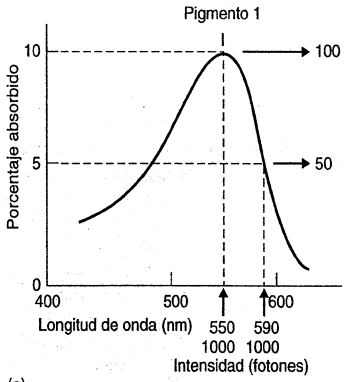
luz verde de 530 nm se ajustan para que la mezcla iguale el color de una luz de 580 nm, que luce amarilla, las dos longitudes de onda mezcladas crean el mismo patrón de actividad en los receptores de los conos que la luz de 580 nm (figura 6.9). La luz verde de 530 nm causa una respuesta mayor en el receptor M y la luz roja de 620 nm una mayor en el receptor L. Juntas, producen una respuesta mayor en los receptores M y L y una mucho menor en el receptor C. Éste es el patrón para el color amarillo y es el mismo que el generado por la luz de 580 nm. Por ende, en lo concerniente al sistema visual, las luces son idénticas.

¿Son necesarios tres mecanismos receptores para la visión del color? De acuerdo con la teoría tricromática, la longitud de onda de una luz es señalada por el patrón de actividad de tres mecanismos receptores. Pero, ¿necesitamos tres mecanismos diferentes para ver los colores? La respuesta a esta pregunta es que la visión cromática es posible con dos tipos de receptores, pero no con uno. Consideremos primero por qué no puede existir la visión del color con un solo tipo de receptor.

La clave para comprenderlo es que la absorción de un quántum (o fotón) de luz por una molécula de pigmento siempre isomeriza a una molécula de pigmento sin importar cuál sea la longitud de onda de la luz. El hecho de que la absorción de un fotón cause el mismo efecto sin importar cuál sea la longitud de onda se conoce como **principio de univarianza**.

La figura 6.10 a indica el significado del principio de univarianza cuando una persona tiene sólo un pigmento visual, al que llamaremos pigmento 1. La presentación de 1000 fotones de una luz de 550 nm al ojo de esta persona isomerizará 100 moléculas del pigmento 1, ya que éste absorbe 10 por ciento de la luz de 550 nm. La presentación de 1000 fotones de una luz de 590 nm isomeriza 50 moléculas del pigmento porque éste absorbe 5 por ciento de la luz de 590 nm. La respuesta a la luz de 590 nm será por ende más pequeña que la respuesta a la luz de 550 nm.

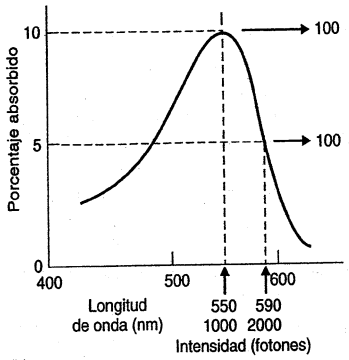
Tal vez piense que esta diferencia en la respuesta a los 550 y los 590 nm señala dos diferentes longitudes de onda y, por consiguiente, dos colores distintos. Sin embargo, esta diferencia en la respuesta no nos permite identificar la diferencia entre las dos longitudes de onda, ya que podemos ajustar la intensidad de la luz de 590 nm para que cause exactamente la misma respuesta que la luz de 550 nm. Como puede ver en la figura 6.10b, duplicar la intensidad de la luz de 590 nm a 2000 fotones ocasiona que esta longitud de onda isomerice 100 moléculas del pigmento, justo como lo hace la luz de 550 nm. Por lo tanto, si existe un solo pigmento visual, podemos hacer que dos longitudes de onda ocasionen la misma respuesta ajustando la intensidad de una de ellas.



(a)

Fotones	Longitud de onda	Isomerizadas
1000	550	100
1000	590	50

Figura 6.10
(a) Espectro de absorción para el pigmento 1, en el que se muestra de qué manera determinar el número de moléculas isomerizadas por 1000 fotones de luz de 550 y 590 nm. El número en el eje izquierdo representa el porcentaje de luz absorbida. Los números indicados por las flechas a la derecha se refieren a este porcentaje aplicado a la intensidad de cada longitud de onda. El resultado, mostrado en la tabla, es el número de moléculas del pigmento isomerizadas por cada longitud de onda.



(b)

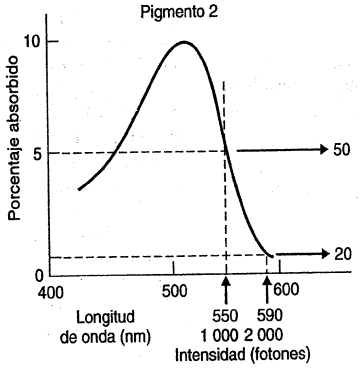
Fotones	Longitud de onda	Isomerizadas
1000	550	100
2000	590	100

Figura 6.10 ***(continuación)***
(b) Igual que en (a), pero la intensidad de la luz de 590 nm ha sido incrementada a 2 000 fotones. El resultado es que ambas longitudes de onda isomerizan 100 moléculas de pigmento.

Dado que podemos hacer que dos longitudes de onda parezcan idénticas al ajustar sus intensidades, un pigmento no proporciona la información necesaria para distinguir una longitud de onda de otra y no sirve como base para la visión del color. Ésta es la razón de que veamos en tonos grises cuando el único pigmento de los bastones controla nuestra visión en condiciones de iluminación tenue (véase la página 36).

Agregar un segundo pigmento resuelve el problema originado por el principio de univarianza porque, si bien todavía podemos ajustar la intensidad de dos longitudes de onda para provocar la misma respuesta en uno de los pigmentos, no es posible ajustarlos para producir la misma respuesta en ambos pigmentos al mismo tiempo. En la figura 6.11 se muestra un ejemplo de ello. Vimos en la figura 6.10b que 1000 fotones de una luz de 550 nm y 2000 fotones de una luz de 590 nm isomerizan 100 moléculas del pigmento 1. Sin embargo, en la figura 6.11 podemos ver que los 1000 fotones de la luz de 550 nm isomerizan 50 moléculas del pigmento 2 y los 2000 fotones de la luz de 590 nm isomerizan 20 moléculas del pigmento 2.

Podemos presentar otras intensidades de estas longitudes de onda, pero siempre encontraríamos que, cuando hay dos pigmentos, las respuestas a las diferentes longitudes de onda son siempre distintas. Como



Fotones	Longitud de onda	Isomerizadas
1 000	550	50
2 000	590	20

Figura 6.11
Igual que la figura 6.10b, pero en este caso se trata del pigmento 2. La tabla muestra que las mismas intensidades y longitudes de onda que tuvieron efectos idénticos para el pigmento 1 tienen efectos diferentes para el pigmento 2.

esto proporciona al sistema visual una manera de identificar la diferencia entre longitudes de onda distintas, sin importar cuáles sean las intensidades, la visión del color se vuelve posible. Cuando más adelante en este capítulo consideremos la deficiencia en la visión del color, veremos que existen personas con sólo dos tipos de pigmentos de conos. Tal y como nuestros cálculos predicen, estas personas, llamadas dicrómatas, ven colores, pero, a diferencia de las personas con tres pigmentos visuales, llamadas tricrómatas, ven menos colores. La adición de un tercer pigmento, aunque no es necesaria para crear la visión del color, incrementa el número de colores que pueden verse a lo largo del espectro visual.

Teoría del proceso oponente de la visión cromática

La teoría tricromática explica varios fenómenos de la visión a colores, entre ellos su igualación y mezcla de color; pero no puede dar cuenta de algunas percepciones demostradas por Ewald Hering (1834-1918; figura 6.12), otro notable fisiólogo que llevó a cabo su obra más o menos en los mismos años que Helmholtz. Hering utilizó los resultados de observaciones fenomenológicas en las que se le presenta un estímulo a un sujeto y se le pregunta qué es lo que ve, para proponer la **teoría del proceso oponente de la visión del color**, la cual afirma que la visión del color es causada por respuestas opuestas generadas por el azul y el amarillo, y por el rojo y el verde.

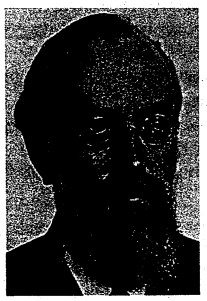


Figura 6.12
Ewald Hering (1834-1918) postuló la teoría del proceso oponente de la visión cromática.

Observaciones fenomenológicas

Usted puede realizar algunas observaciones fenomenológicas similares a las hechas por Hering mediante las siguientes demostraciones.

DEMOSTRACIÓN

"Oposición" de posimágenes

Con una hoja blanca de papel cubra los cuadrados azul y amarillo de la lámina a color 2.4 e ilumine el rojo y el verde con su lámpara de escritorio. Escoja un punto entre ambos cuadrados y véalo durante unos 30 segundos. Si observa la hoja de papel y parpadea, verá una imagen a color llamada *posimagen*. Advierta la posición de las áreas verde y roja de la posimagen. Luego, repita el procedimiento con los cuadrados azul y amarillo. ●

Hering observó que al ver un campo rojo se genera una posimagen verde y que al ver un campo verde se genera una posimagen roja. Un resultado similar ocurre con el azul y el amarillo. Estas observaciones lo llevaron a proponer que, al igual que el rojo y el verde, el azul y el amarillo están asociados.

DEMOSTRACIÓN

Posimágenes y contraste simultáneo

Recorte un cuadrado de centímetro y medio de una hoja de papel blanca y colóquelo en el centro del cuadrado verde de la lámina a color 2.4. Cubra los otros cuadrados con papel blanco y mire fijamente el centro del cuadrado blanco que recortó durante unos 30 segundos. Luego, vea un fondo blanco y parpadee para observar la posimagen. ¿De qué color es el contorno de la posimagen?, ¿de qué color es el cuadrado pequeño en el centro? Repita sus observaciones con los cuadrados rojo, azul y amarillo de la lámina 2.4. ●

Cuando realizó sus observaciones en el cuadrado verde, seguramente confirmó su observación anterior de que este color está vinculado con el rojo, puesto que la posimagen correspondiente al área verde original se ve roja. Sin embargo, el color del cuadrado pequeño del centro muestra también que el verde y el rojo están asociados: la mayoría ve un cuadrado verde dentro de la posimagen roja. Esta posimagen verde se debe al **contraste simultáneo del color**, efecto que ocurre cuando el color del entorno cambia la apariencia del área central. En este caso, la posimagen roja rodea un área blanca y la vuelve verde (para otra demostración del contraste simultáneo, véase la lámina a color 2.5). La tabla 6.2 indica tanto este resultado como los que se producen si repetimos la demostración con los otros cuadrados. Todos los resultados revelan la vinculación del rojo con el verde y del azul con el amarillo.

Otra forma de demostrar la vinculación de los colores consiste en tratar de visualizar ciertos colores. Comience con el rojo. Refiéralo a un objeto concreto, digamos un carro de bomberos, si es que con esto consigue que la visualización sea más fácil. Ahora visualice un amarillo rojizo y después un verde rojizo. ¿Qué combinación es más fácil de visualizar? En seguida haga lo mismo con el azul: visualice un azul puro, luego un verde azuloso y finalmente un amarillo azuloso. De nuevo, ¿qué combinación fue más fácil de visualizar?

Tabla 6.2
Resultados de la demostración de posimágenes y del contraste simultáneo.

Cuadrado original	Color de la posimagen exterior	Color de la posimagen interior
Verde	Rojo	Verde
Rojo	Verde	Rojo
Azul	Amarillo	Azul
Amarillo	Azul	Amarillo

Casi toda la gente puede visualizar con facilidad el verde azuloso o el amarillo rojizo, pero les resulta difícil (o hasta imposible) percibir el verde rojizo o el amarillo azuloso. Esta incapacidad de imaginar el azul y el amarillo o el rojo y el verde juntos fue demostrada con métodos más cuantitativos. Cuando se les pidió a los sujetos que señalaran el porcentaje de azul, verde, amarillo y rojo que percibían en una serie de longitudes de onda a lo largo del espectro. Rara vez reportaron que veían el azul y el amarillo o el rojo y el verde al mismo tiempo (figura 6.13; Abramov y Gordon, 1994; Gordon y Abramov, 1988). Observe que las curvas del azul y el amarillo, así como las del rojo y el verde se traslapan muy poco (esto es justo lo que nuestros experimentos de visualización[3] predecirían).

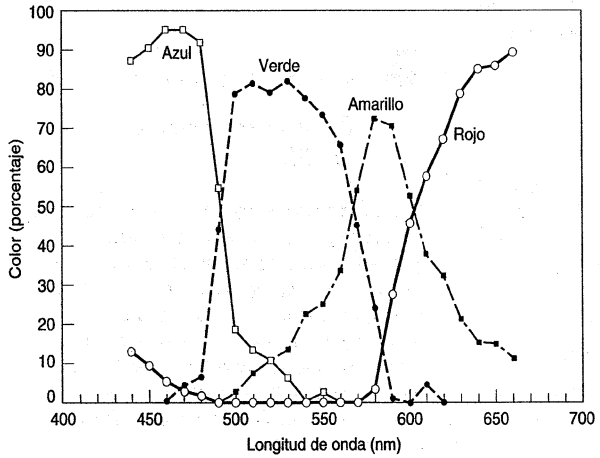


Figura 6.13
Resultados de un experimento de escalamiento de colores. Después de ver cada estímulo luminoso, el sujeto califica su sensación cromática asignando porcentajes al azul, al verde, al amarillo o el rojo de modo que sumen el 100 por ciento. Estos datos, que conforman los promedios de varios sujetos, indican muy poca superposición entre el azul y el amarillo, y entre el rojo y el verde. Sin embargo, esta ligera superposición disminuye si tomamos los resultados de los sujetos por separado. (Adaptado de Gordon y Abramov, 1988; véase también Abramov y Gordon, 1994).

Estas observaciones, junto con la de Hering, acerca de que aquellos que no ven el rojo tampoco perciben el verde y que los que no ven el azul tampoco ven el amarillo, llevaron a la conclusión de que el rojo y el verde están vinculados, lo mismo que el azul y el amarillo. Con base en estas conclusiones, Hering propuso la teoría del proceso oponente de la visión cromática (Hering, 1878, 1905, 1964).

Teoría del proceso oponente

El concepto básico de la teoría de Hering se muestra en la figura 6.14. Hering postuló tres mecanismos que responden de manera opuesta a diferentes intensidades o longitudes de onda de la luz. El mecanismo del negro (−) y el blanco (+) responde en forma positiva a la luz blanca y negativa a la ausencia de luz. El del rojo (+) y el verde (−) lo hace de modo positivo al rojo y negativo al verde y el del azul (−) y el amarillo (+) lo hace de manera negativa al azul y positiva al amarillo. Hering pensaba que estas respuestas positivas y negativas se debían a la acumulación y descomposición de sustancias químicas en la retina; que el blanco, el amarillo y el rojo causaban una reacción de acumulación, en tanto que el negro, el azul y el verde, una de descomposición. Aunque esta parte de la teoría de Hering es incorrecta, las investigaciones fisiológicas modernas revelaron que, en efecto, estos colores producen respuestas fisiológicas opuestas.

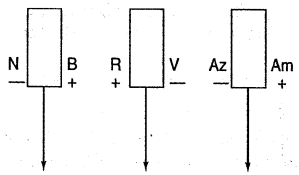


Figura 6.14
Los tres mecanismos oponentes propuestos por Hering.

[3] La ligera superposición entre estas curvas se debe a que representan los juicios de muchos observadores. Cuando consideramos las percepciones de cada uno, no hay superposición entre el rojo y el verde ni entre el azul y el amarillo.

La fisiología de la teoría del proceso oponente

Aunque numerosas observaciones fenomenológicas respaldan la teoría del proceso oponente de Hering, no fue sino hasta hace poco que empezó a ser considerada tan en serio como la teoría tricromática. Una de las razones de su lenta aceptación es que la gente no imaginaba un proceso fisiológico que diera por resultado respuestas opuestas a diferentes longitudes de onda. Sin embargo, con el advenimiento de técnicas fisiológicas que permitieron medir la respuesta de neuronas en la retina y el núcleo geniculado lateral (NGL), los investigadores pudieron confirmar la idea de Hering de respuestas opuestas al azul y al amarillo, y al rojo y al verde.

Neuronas oponentes La evidencia de señales eléctricas opuestas surgió en las décadas de los cincuenta y los sesenta cuando los investigadores encontraron **neuronas oponentes** en la retina y en el núcleo geniculado lateral que emitían una respuesta excitatoria a la luz de un extremo del espectro y una inhibitoria a la luz del otro extremo (DeValois, 1960; Svaetichin, 1956). Por ejemplo, en la figura 6.15 se muestran los registros de cuatro neuronas del núcleo geniculado lateral que responden a la luz de un extremo del espectro con un incremento en el disparo nervioso y a la luz del otro extremo con una inhibición de la actividad espontánea. La actividad espontánea de cada célula se indica en el registro superior y en los otros aparecen las respuestas a luces de 450 nm (azul), 510 nm (verde), 580 nm (amarilla) y 660 nm (roja).

La célula Az+Am− responde a la luz de 450 nm con un aumento en la activación y a la de 580 nm con la inhibición de la actividad espontánea. La célula V+R− aumenta su tasa de disparo ante la luz de 510 nm y la disminuye ante la de 660 nm. Las células Am+Az− y R+V− también muestran respuestas oponentes, pero son inhibidas por las longitudes de onda cortas y excitadas por las longitudes de onda largas (véase también DeValois *et al.*, 1966).

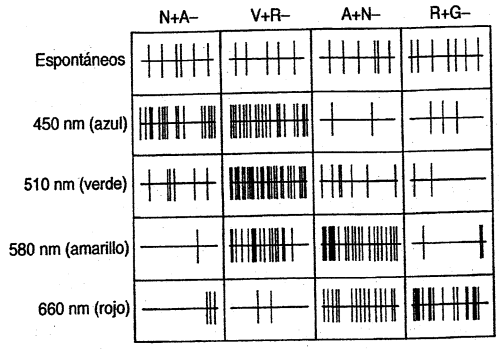


Figura 6.15
Respuestas de células oponentes en el núcleo geniculado lateral del mono. Las células responden en forma opuesta al azul y al amarillo (Az+Am– o bien Am+Az–) y al rojo y al verde (V+R– o bien R+V–). (Tomado de DeValois y Jacobs, 1968.)

Modo en el que tres receptores crean respuestas oponentes El descubrimiento de neuronas oponentes proporcionó la evidencia fisiológica que permitió que la teoría del proceso oponente fuera compatible con los tres diferentes pigmentos de conos de la teoría tricromática. Cuando estas dos teorías se propusieron en el siglo XIX, se les consideraba rivales. En ese tiempo se creía que una u otra era correcta, pero no ambas. No obstante, el descubrimiento de la evidencia fisiológica en la que se sustentaban implicó su correspondiente validez. ¿Cómo fue esto posible? La respuesta es que los hallazgos psicofísicos en los que se basaban reflejaban actividad fisiológica en diferentes lugares del sistema visual, lo cual se muestra en el diagrama de la figura 6.16. Los resultados de la igualación de colores que indican que se necesitan tres longitudes de onda para igualar el resto de las longitudes de onda, vienen de los conos que se encuentran justo al inicio del sistema visual, mientras que la vinculación perceptual entre el azul y el amarillo, y el rojo y el verde que vemos en efectos como las posimágenes y el contraste simultáneo es creada por las neuronas oponentes que aparecen más adelante en el sistema visual.

El circuito de la figura 6.17 muestra el funcionamiento de lo anterior. El cono L envía una señal excitatoria a una célula bipolar y el cono M le envía una señal inhibitoria. Esto crea una célula R+V– que responde con excitación a las longitudes de onda largas que hacen que el cono L dispare con inhibición a las longitudes de onda cortas que provocan el disparo del cono M. La célula Az+Am– recibe también señales de los conos. Recibe una señal excitatoria del cono C y una inhibitoria de la célula A, la cual suma las señales de los conos M y L. Esta disposición cobra sentido si recordamos que percibimos el amarillo cuando se estimulan los receptores M y L. Así, la

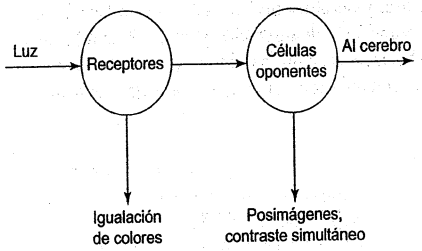


Figura 6.16
Nuestra experiencia de la visión cromática está delineada por mecanismos fisiológicos tanto en los receptores como en las neuronas oponentes. La presencia de tres clases de conos receptores denota la necesidad de por lo menos tres longitudes de onda para igualar cualquier otra longitud de onda del espectro. Las células oponentes originan experiencias perceptuales tales como las posimágenes y el contraste simultáneo. Observe que, si bien la actividad de los receptores y otras neuronas al principio del sistema visual conforman nuestra percepción del color, en realidad ésta no ocurre sino hasta más tarde, cuando las señales de estas neuronas del inicio llegan al cerebro.

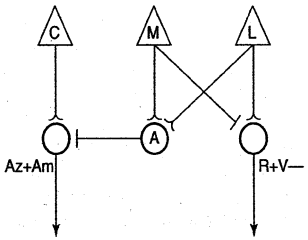


Figura 6.17
Circuito neuronal que muestra la creación de los mecanismos azul–amarillo y rojo–verde mediante señales excitatorias e inhibitorias por parte de las tres clases de conos receptores.

célula A, que recibe señales de estos dos receptores, produce una respuesta "amarilla" por parte del mecanismo Az+Am–.

Aunque el diagrama se encuentra muy simplificado, ilustra los principios básicos de los circuitos neuronales que codifican el color en la retina (para ejemplos de circuitos más complejos propuestos como explicación del proceso oponente, véase DeValois y DeValois, 1993). Lo destacable de este circuito es que su respuesta está determinada por las longitudes de onda a las que los receptores responden mejor y por la disposición de sinapsis inhibitorias y excitatorias. Por lo tanto, en este circuito el procesamiento ocurre en dos etapas: en la primera, los receptores responden con pautas diferentes a longitudes de onda distintas (teoría tricromática), y en la segunda, otras neuronas integran las señales inhibitorias y excitatorias de los receptores (teoría del proceso oponente).

¿Cuál es el logro de la respuesta oponente? Nuestro circuito neuronal muestra que es posible señalar a las longitudes de onda de dos maneras: 1) por señales tricromáticas de los receptores y 2) por señales oponentes de las neuronas posteriores. Pero, ¿por qué se necesitan dos formas diferentes para señalar la longitud de onda? Para ser más específicos, debido a que el patrón de disparo de los tres tipos de conos receptores contiene información suficiente para señalar la longitud de onda que ha sido presentada, ¿por qué esta información se transforma en respuestas oponentes? La razón es que la respuesta oponente proporciona una forma de especificar las longitudes de onda más clara y eficiente que la proporción de las respuestas del cono receptor.

Para entender este funcionamiento, hay que considerar la forma en que los dos receptores de la figura 6.18a responden a dos longitudes de onda llamadas 1 y 2. La figura 6.18b muestra que, cuando se presenta la longitud de onda 1, el receptor M responde más que el L; y cuando se presenta la longitud de onda 2, el receptor L responde más que el M. Aunque podemos identificar la diferencia entre las respuestas a estas dos longitudes de onda, los dos pares de barras

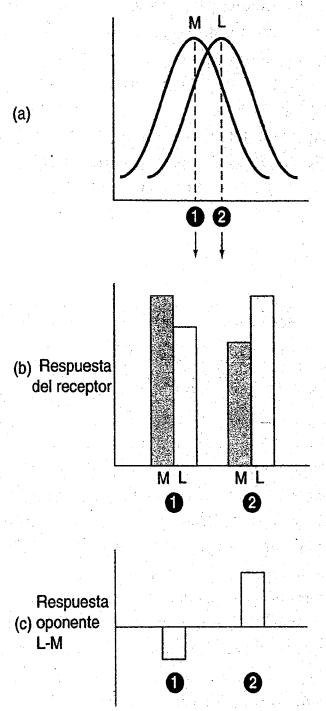


Figura 6.18
(a) Curvas de respuesta de los receptores M y L. (b) Gráfica de barras que indica el tamaño de las respuestas generadas en los receptores por las longitudes de onda 1 (par izquierdo de barras) y 2 (par derecho). (c) Gráfica de barras que muestra la respuesta oponente de la célula R+V– a las longitudes de onda 1 y 2. La respuesta a 1 es inhibitoria y la respuesta a 2 es excitatoria.

de la figura 6.18b parecen muy similares. Sin embargo, la diferencia entre la respuesta del cono L y la del M crea una señal oponente que nos permite identificar con mayor facilidad la diferencia entre las longitudes de onda 1 y 2 (figura 6.18c). De esta forma, la información contenida en el disparo de las células oponentes transmite con mayor eficiencia la información sobre la longitud de onda que la contenida en la respuesta del receptor (Buchsbaum y Gootschalk, 1983), por lo que el código del color que inició con tres conos es enviado al cerebro por neuronas oponentes.

La confirmación fisiológica de las teorías de Young, Helmholtz y Hering sobre la visión cromática representó un triunfo en el empleo, como estrategia, de observaciones psicofísicas para predecir la fisiología. Una vez que establecieron la correspondencia entre la percepción y la fisiología, los investigadores empezaron a buscar células oponentes al color en la corteza. Sin embargo, la historia en el caso de la corteza no fue tan sencilla como en el de la retina y el NGL.

Lo que no sabemos todavía acerca del código del color

¿Cómo se representa el color en la corteza? En la década de los ochenta se propuso que la corteza contiene un área específica, la cual constituye un "centro del color" especializado que procesa información sobre el color (Livingstone y Hubel, 1983; Zeki, 1983 a y b).

El fenómeno de ceguera cortical al color, como la del señor Yo, el pintor ciego al color que describimos al inicio de este capítulo, representa una evidencia en apoyo a la idea de la existencia de un centro del color. La ceguera al color del señor Yo se debió a una lesión cerebral producida a causa de un accidente automovilístico. Aunque este accidente le privó de su visión cromática, conservaba una excelente agudeza visual y podía ver formas y movimientos. Esta ausencia de la percepción del color, mientras otras funciones visuales mantenían una relativa normalidad, apoya la idea de que un área especializada en la percepción del color había resultado lesionada.

Sin embargo, cuando los investigadores registran neuronas de la corteza, una imagen diferente surge. En muchas áreas de la corteza, incluyendo la corteza estriada (VI) y las áreas V2 y V4 de la corriente ventral de procesamiento (véase figura 4.8), se han encontrado neuronas corticales que responden sólo a algunas longitudes de onda en el espectro o que tienen respuestas oponentes. Sin embargo, estas neuronas que responden al color también suelen hacerlo a formas y orientaciones específicas (Lennie *et al.*, 1990; Leventhal *et al.*, 1995; Shein y Desimone, 1990). Además, la mayoría de las neuronas selectivas a la longitud de onda del área V4, la cual muchos investigadores señalan como el centro para el procesamiento del color, responde también al blanco, lo que hace improbable que estas neuronas determinen nuestra percepción del color (Gordon y Abramov, 2001). Es claro que es necesaria una mayor investigación para resolver el acertijo de cómo se codifica el color en la corteza. Pero, por ahora, es posible afirmar que la percepción del color involucra, al parecer, una serie de áreas corticales diferentes. Esta conclusión ha sido apoyada por estudios recientes de IRMf con seres humanos (véase la sección *Exploración del cerebro*). En la tabla sinóptica 6.1 encontrará una perspectiva general del material que hemos revisado hasta el momento.

Deficiencias en la visión cromática

Desde hace mucho tiempo se sabe que algunas personas tienen dificultad para percibir ciertos colores. Entre los primeros informes sobre **deficiencias en la visión cromática** (la incapacidad de percibir ciertos colores que la gente con visión cromática normal distingue), quizá el más famoso sea el de John Dalton (1798-1948), conocido químico del siglo XIX, quien describió sus percepciones del color de la siguiente manera: "Me parece que todos los colores carmesí constan sobre todo de azules oscuros, pero muchos aparecen con un toque de marrón. He encontrado ejemplos muy parecidos de carmesí, burdeos y barro" (p. 102).

Las descripciones de Dalton de sus percepciones anormales del color llevaron entonces al uso del témino daltonismo para describir esta deficiencia cromática. Ahora sabemos que hay varias clases de deficiencia, según se ha determinado en pruebas de visión cromática con las llamadas **láminas de Ishihara**, como la que se

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

Naturaleza distribuida de la representación del color en la corteza humana

Los estudios sobre la visión cromática mediante imagenología cerebral por lo regular miden la actividad del cerebro mientras una persona ve de manera pasiva estímulos a color. Estos estudios localizaron actividad en un área de la corriente ventral de procesamiento que puede corresponder al área V4 del mono, así como otras áreas, como la V1 y V2, que aparecen primero en la corriente de procesamiento visual (Engel, Zhang y Wandell, 1997; McKeefy y Zeki, 1997; Zeki *et al.*, 1991).

Michael Beauchamp y sus colaboradores (1999) repitieron algunos de los primeros experimentos, pero fueron un paso más allá: además de la tarea de visión pasiva, agregaron una tarea en la cual se les pidió a los sujetos que clasificaran un conjunto de fichas de colores en una secuencia de modo que los colores similares estuvieran contiguos. Beauchamp y sus colaboradores encontraron que gran parte de la corteza se activaba más del triple durante esta tarea de secuencia del color que cuando los colores se veían pasivamente. Al parecer, actividades cognoscitivas, como la atención, que están involucradas en la clasificación de los colores provocan esta mayor activación cortical.

De acuerdo con Beauchamp, este resultado indica que posiblemente el procesamiento del color está distribuido en un área extensa de la corriente ventral en lugar de un solo centro de color. Esta conclusión se apoya en los resultados de experimentos que demuestran que las lesiones del área V4 en los monos originan pequeños deterioros en la percepción del color, pero que las lesiones mayores causan perturbaciones más graves. (deWeerd *et al.*, 1996; Heywood *et al.*, 1992, 1995).

TABLA SINÓPTICA 6.1

Funciones del color

El color cumple la función vital de señalar y ayuda a facilitar la organización perceptual. La percepción del color pudo haber evolucionado para ayudar a detectar la comida entre el follaje.

Atributos físicos del color

El color está estrechamente vinculado a la longitud de onda. Las curvas de reflectancia de los colores acromáticos son planas (es decir, indican una reflexión igual a lo largo del espectro). Las curvas de reflectancia para los colores cromáticos demuestran una reflexión selectiva (algunas longitudes de onda se reflejan más que otras).

La experiencia del color y el código neuronal

Todos los colores discriminables pueden ser descritos con los términos rojo, amarillo, verde, azul y sus combinaciones. Si variamos la intensidad y la saturación podemos crear más de un millón de colores distintos. La búsqueda del código neuronal para estos colores se ha enfocado en determinar el código para la longitud de onda.

Teoría tricromática

La teoría tricromática, asociada con Young y Helmholtz, afirma que la visión del color depende de la actividad de tres mecanismos receptores. Esta teoría fue propuesta con base en los resultados de experimentos psicofísicos de igualación de colores, los cuales demostraron que es posible igualar cualquier longitud de onda del espectro mezclando, en diferentes proporciones, tres longitudes de onda.

Fisiología de la visión tricromática

La visión tricromática se basa en tres pigmentos de conos que absorben mejor en diferentes regiones del espectro. El código para un color particular es la pauta de disparo de los tres receptores que contienen estos tres pigmentos. Dos estímulos físicamente diferentes pueden parecer iguales. Estos estímulos, llamados metámeros, pueden crear el mismo patrón de disparo en los tres receptores. La visión del color se puede basar en dos pigmentos, pero no en uno solo. La adición del tercer pigmento crea más colores.

(continúa)

Tabla sinóptica 6.1 *(continuación)*

Teoría del proceso oponente	La fisiología de la teoría del proceso oponente
La teoría del proceso oponente, asociada con Hering, plantea que la visión del color es causada por respuestas oponentes generadas por el azul y el amarillo, y por el rojo y el verde. Esta teoría se basó en observaciones fenomenológicas que involucraban posimágenes, el contraste simultáneo, la visualización del color y observaciones del efecto de la ceguera al color.	La existencia de neuronas oponentes proporciona evidencia fisiológica a favor de la teoría del proceso oponente. Estas neuronas se crean a partir de señales excitatorias e inhibitorias de los tres tipos de conos receptores. La conversión de una respuesta tricromática a una oponente crea información más eficiente sobre la longitud de onda que la información contenida en la respuesta del receptor. Todavía no está claro cómo se representa el color en la corteza. Existe evidencia de que la percepción del color implica una serie de áreas diferentes.

muestra en la lámina a color 2.6. Quienes padecen deficiencia cromática perciben números diferentes a los que ven las personas con visión tricromática, o bien, no detectan ninguno, como explicamos en el ensayo a color 2. Otra forma de diagnosticar la deficiencia cromática consiste en aplicar el procedimiento de igualación de colores para determinar el número mínimo de longitudes de onda que se necesita para equiparar cualquier otra longitud de onda del espectro. Este procedimiento ha revelado tres formas de deficiencia cromática:

1. Los **monocrómatas** pueden igualar cualquier longitud de onda del espectro si ajustan la intensidad de otra longitud de onda. Así, sólo necesitan una longitud de onda para equiparar cualquier color del espectro (véase figura 6.10).
2. Los **dicrómatas** requieren dos longitudes de onda para equiparar las demás longitudes de onda del espectro.
3. Los **tricrómatas anómalos** precisan tres longitudes de onda para igualar cualquier otra, como hacen los tricrómatas normales. Sin embargo, mezclan estas longitudes de onda en proporciones distintas, además de que no pueden discriminar bien las que están muy cercanas.

Una vez que hemos determinado si una persona sufre o no de deficiencia en la visión cromática, nos queda por responder la siguiente pregunta: ¿qué colores ve esta persona? Cuando la planteo en clase, nunca falta el alumno que diga que para responderla hay que señalar objetos de colores distintos y preguntar a nuestro sujeto qué es lo que ve. (La mayoría de las personas con deficiencias en la visión cromática son hombres; véase la página 203.) Ahora bien, este método no aclara lo que el deficiente cromático ve, pues bien puede decir "roja" cuando señalamos una fresa, simplemente porque aprendió que la gente se refiere a las fresas como "rojas". Sin embargo, es muy probable que la experiencia de la persona con deficiencia cromática con el "rojo" sea muy diferente a la de una persona normal con este mismo color. Por lo que sabemos, es factible que tenga una experiencia semejante a lo que una persona con visión cromática normal llamaría "amarillo".

Para determinar lo que los dicrómatas perciben, necesitamos localizar a un **dicrómata unilateral**, es decir, una persona con visión tricromática en un ojo y dicromática en el otro. Como los ojos del dicrómata unilateral están conectados a un mismo cerebro, puede ver un color con el ojo dicromático y luego determinar a cuál color corresponde con el ojo tricromático. Los casos de dicrómatas unilaterales son muy raros, pero los pocos que se han examinado nos ayudan a dilucidar el carácter de la experiencia que los dicrómatas tienen de los colores (Alpern, Kitahara y Krantz, 1983; Graham *et al.*, 1961; Sloan y Wollach, 1948). A continuación, veamos la naturaleza de la experiencia del color tanto de monocrómatas como de tricrómatas.

Monocromatismo

El monocromatismo es una forma rara de ceguera al color que se debe por lo general a factores hereditarios y que afecta sólo a unas 10 personas entre un millón (LeGrand, 1957). Los monocrómatas no tienen conos funcionales; por lo tanto, su vista muestra las características de la visión con bastones ante luces suaves y brillantes. Los monocrómatas ven todo en sombras brillantes (blanco, gris y negro). Por tal motivo, se les denomina **ciegos al color** (a diferencia de los dicrómatas, que ven algunos colores cromáticos y que, por consiguiente, decimos que presentan *deficiencias en la visión cromática*). (Véase la lámina a color 2.1b).

Además de la falta de visión cromática, las personas con monocromatismo innato tienen poca agudeza visual y son tan sensibles a las luces brillantes que deben protegerse con lentes oscuros durante el día. La razón de esta sensibilidad es que el sistema de los bastones no está destinado a funcionar a plena luz; por ende, queda abrumado por la iluminación intensa y crea una percepción de deslumbramiento.

Dicromatismo

Los dicrómatas experimentan algunos colores, pero la gama es menor que la de los tricrómatas. Hay tres formas principales de dicromatismo: *protanopia*, *deuteranopia* y *tritanopia*. Las dos clases más comunes, la protanopia y la deuteranopia, se heredan en un gen localizado en el cromosoma X (Nathans *et al.*, 1986). Puesto que los hombres (XY) sólo tienen un cromosoma X, un defecto en el gen del pigmento visual de este cromosoma produce deficiencia cromática. Por su parte, las mujeres (XX), con dos cromosomas X, tienen menos probabilidades de presentar una deficiencia en la visión cromática, dado que basta un gen normal para gozar de una visión cromática normal. Por lo tanto, estas formas de visión cromática se dice que están *ligadas al sexo*, pues las mujeres pueden portar el gen de la deficiencia cromática sin padecerla y, con todo, transmitirlo a sus hijos varones. Así, los dicrómatas son más hombres que mujeres.

- La **protanopia** afecta al uno por ciento de los hombres y al 0.02 por ciento de las mujeres. Además, tiene como resultado la percepción de los colores del espectro indicada en la figura 6.19. Los protanopes perciben las luces de onda corta de color azul, pero a medida que la longitud de las ondas aumenta, el azul se satura cada vez menos hasta que, a los 492 nm, se percibe como gris. Esta longitud de onda que los protanopes ven gris se denomina **punto neutral**. Asimismo, perciben las longitudes que se encuentran por arriba del punto neutral de color amarillo, el cual se satura a medida que aquéllas se incrementan hasta que lo perciben como un amarillo saturado en el extremo de la longitud de onda larga del espectro.

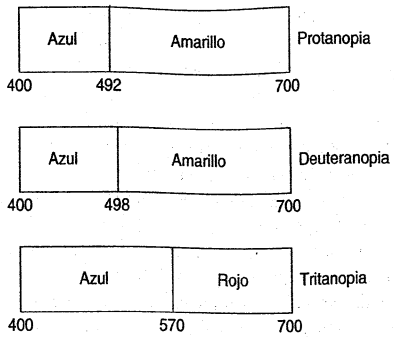


Figura 6.19
Percepciones del color de tres clases de dicrómatas. El número debajo de la línea divisoria indica la longitud de onda del punto neutral, la cual se percibe gris.

- La **deuteranopia** afecta al uno por ciento de los hombres y al 0.01 por ciento de las mujeres y da lugar a la percepción de los colores del espectro que se aprecia en la figura 6.19. Los deuteranopes perciben de color azul las longitudes de onda cortas, de amarillo las largas y tienen un punto neutral a los 498 nm, aproximadamente (Boynton, 1979).
- La **tritanopia** es muy rara, pues sólo aparece en el 0.002 por ciento de los hombres y el 0.001 por ciento de las mujeres. Como se indica en la figura 6.19, los tritanopes ven de color azul las longitudes de onda cortas, de rojo las largas y tienen un punto neutral hacia los 570 nm (Alpern *et al.*, 1983).

Mecanismos fisiológicos de la deficiencia en la visión cromática basada en los receptores

¿Cuáles son los mecanismos fisiológicos de la deficiencia en la visión cromática? La mayoría de los monocrómatas no tiene visión cromática puesto que cuentan con una o ninguna clase de conos (revise la figura 6.10 y trate de comprender por qué no ocurre la visión cromática si hay un solo pigmento). Los dicrómatas carecen de un pigmento visual; a los prota-

nopes les falta el pigmento de la longitud de onda larga y a los deuteranopes el de la longitud de onda media (Rushton, 1964). Dado que los casos de tritanopes son muy raros y que los conos de longitud de onda corta con escasos —incluso en la retina normal—, es difícil saber qué pigmento les falta, pero es probable que se trate del de longitud de onda corta.

Las investigaciones más recientes han identificado diferencias en los genes que determinan la estructura de los pigmentos visuales de tricrómatas y dicrómatas (Nathans *et al.*, 1986). De acuerdo con estos estudios genéticos, se ha propuesto que quizá los tricrómatas anómalos igualan los colores de forma distinta a los tricrómatas normales y que tienen más dificultades para discernir entre algunas longitudes de onda porque los espectros de sus pigmentos M y L se han desplazado y se encuentran más próximos (Neitz, Neitz y Jacobs, 1991).

Ceguera cortical al color

Hemos descrito deficiencias en la visión cromática causadas por problemas en los receptores. Pero la deficiencia cromática también puede ser provocada por problemas en la corteza, causados por lo regular por lesiones o apoplejías. Esta condición, donde la función de los conos es normal pero se pierde la visión cromática debido a una lesión cerebral, se conoce como **acromatopsia cerebral**. Las personas con esta condición ven por lo general un mundo carente de color (recuerde el caso del señor Yo, quien después de su accidente automovilístico percibía al mundo gris y sin color).

Hemos advertido que la ceguera cortical al color sustenta la noción de que existe un área de color en la corteza, ya que la lesión suele eliminar la visión cromática mientras deja relativamente intactas otras funciones visuales (McKeefry y Zeki, 1997; Zeki, 1983 a y b). Pero, quizá lo más interesante acerca de la acromatopsia cerebral es que pone de relieve un principio importante: el procesamiento de información sobre la longitud de onda no significa lo mismo que la percepción del color.

Podemos diferenciar entre el procesamiento de la información de la longitud de onda y la percepción del color gracias a pacientes como M.S., quien sufría de acromatopsia debido a una enfermedad que dejó los pigmentos de sus conos intactos pero dañó su corteza (Stoerig, 1998). Aunque no podía ver el color, era capaz de usar la información sobre la longitud de onda que los conos enviaban al cerebro. Por ejemplo, podía detectar el borde entre dos campos adyacentes con diferentes longitudes de onda aunque parecían ser del mismo tono de gris. Éste y otros resultados muestran que la información sobre la longitud de onda es procesada por el área no dañada del cerebro; sin embargo, la información no se transforma en la experiencia del color debido al daño en otra área. Por ende, la visión del color implica la determinación de las longitudes de onda de un estímulo y el procesamiento posterior de esta información para crear la experiencia del color.

Creación de la experiencia del color

Sabemos que nuestra experiencia del color, como todas nuestras experiencias sensoriales, es creada por el sistema nervioso. La información sobre las longitudes de onda que son reflejadas por los objetos se codifica en impulsos neuronales, que luego se transforman en la experiencia del color en algún lugar de la corteza.

Pero hay algo especial acerca de la creación de la experiencia del color, porque a diferencia de algunas cualidades visuales como la forma, profundidad, localización y movimiento, la conexión entre la característica central del estímulo físico (la longitud de onda de la luz) y la experiencia del color es arbitraria. A fin de comprenderlo, consideremos la figura 6.20a, la cual muestra a un observador que afirma que ve un cuadrado azul que se encuentra aproximadamente a 1.20 metros. Podemos comprobar la percepción del observador de lo "cuadrado" si medimos los lados del objeto con una regla; al hacerlo confirmaremos que este objeto es, en efecto, un cuadrado. También podemos comprobar la percepción que tiene el observador de la distancia si la medimos con una cinta. Así, encontraremos que el objeto en realidad se encuentra a 1.05 metros, por lo que la estimación del observador no corresponde con precisión a la distancia del objeto.

Aunque podemos comprobar si las experiencias del observador en cuanto a la forma y la distancia son correctas con un dispositivo físico de medición como una regla o una cinta para medir, ¿qué hay respecto a la afirmación de que el objeto es "azul"? Podemos medir la curva de reflectancia del objeto y encontrar

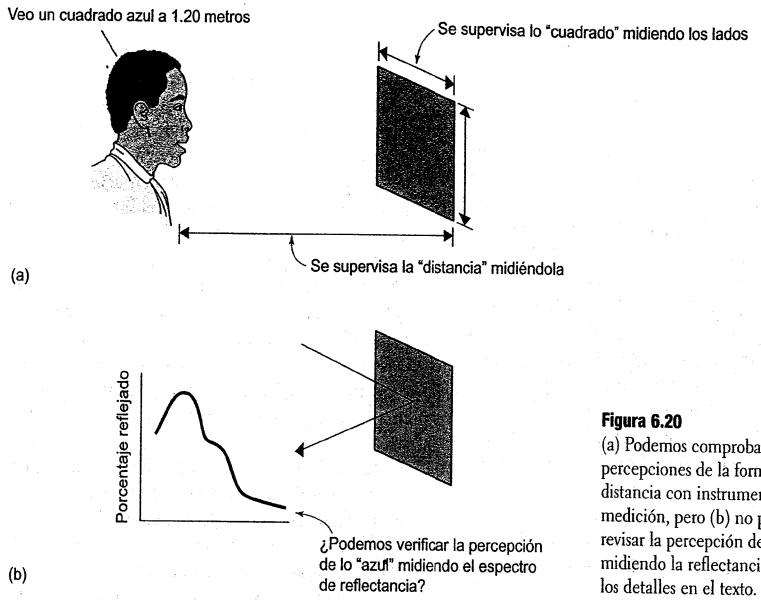


Figura 6.20
(a) Podemos comprobar las percepciones de la forma y la distancia con instrumentos de medición, pero (b) no podemos revisar la percepción del color midiendo la reflectancia. Busque los detalles en el texto.

que refleja una banda de luz de longitud de onda corta (figura 6.20b). Pero, además de lo que hemos aprendido acerca de que las longitudes de onda corta se asocian por lo regular con el "azul", ¿hay alguna otra razón de que podamos pensar que estas longitudes en particular tienen como resultado este color? En su libro *Óptica* (1704), Isaac Newton no lo creía así:

> Para hablar con propiedad, los Rayos no son de colores. Nada hay en ellos más que cierta Fuerza y Disposición para generar una Sensación de este o aquel Color [...] Así que, los Colores en los Objetos no son otra cosa que la Disposición de reflejar ésta o aquella clase de Rayos de manera más copiosa que el resto...

La idea de Newton era que los colores que vemos en respuesta a las diferentes longitudes de onda no están *contenidos* en los rayos luminosos, sino que nuestro sistema perceptual los *crea*, y aunque cada color está relacionado con ciertas longitudes de onda, la relación entre éstas y la experiencia que llamamos "color" es arbitraria. No hay nada intrínsecamente "azul" en las longitudes de onda cortas o "rojo" en las longitudes de onda largas. Los rayos "azules" no son más que energía y carecen por completo de color. Visto de esta forma, el color no es una propiedad de la longitud de onda, sino la forma en que el cerebro nos deja saber qué longitudes de onda están presentes.

Encontramos ejemplos parecidos en otros sentidos. En el capítulo 10 veremos que nuestra experiencia de la audición es causada por cambios de presión en el aire. Pero, ¿por qué percibimos los cambios rápidos como agudos y los lentos como graves?, ¿hay algo intrínsecamente "agudo" en los cambios rápidos de presión? Tomemos el sentido del olfato. Percibimos algunas sustancias "dulces" y otras "rancias" pero, ¿dónde está la "dulzura" o lo "rancio" en la estructura molecular de las sustancias que entran en la nariz? En este caso también la respuesta es que las percepciones no se encuentran en esta estructura, sino que son creadas por la acción de ésta en nuestro sistema nervioso.

Podemos entender mejor la idea de que algunas cualidades perceptuales (como el color, la altura o el

olfato) son literalmente creadas por nuestro sistema nervioso si consideramos a los animales que pueden percibir la energía que los seres humanos no detectan en lo absoluto. Por ejemplo, las abejas son sensibles a la luz de la región ultravioleta del espectro (longitudes de onda muy cortas) que nosotros no podemos ver, porque uno de sus receptores absorbe sobre todo a los 335 nm (Menzel y Backhaus, 1989; Menzel *et al.*, 1986) (figura 6.21). ¿Qué color cree que las abejas perciben en esas longitudes de onda cortas? Siéntase libre para conjeturar, pero en realidad no hay modo de saberlo. Dado que, como afirmó Newton, "los rayos no son de colores", no hay color en las longitudes de onda y es el sistema nervioso de las abejas el que crea la experiencia del color. Hasta donde sabemos, la experiencia del color de las abejas es muy diferente a la nuestra, incluso en las longitudes de onda en el centro del espectro que tanto ellas como nosotros percibimos.

La idea de que la experiencia del color es una creación del sistema nervioso añade otra dimensión al concepto de que nuestra experiencia está delineada por la fisiología. En efecto, la experiencia no sólo es delineada por la fisiología, sino que, en casos como la visión cromática, la audición, el gusto y el olfato, la fisiología crea la propia naturaleza de nuestra experiencia.

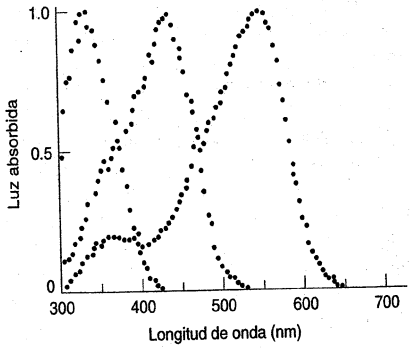


Figura 6.21
Curvas de absorción de los tres pigmentos de los conos de la abeja. A partir de estas curvas podemos inferir que la visión de la abeja se extiende a la región ultravioleta (longitud de onda muy corta) del espectro.

Constancia del color

Hasta el momento, todo nuestro análisis se ha basado en la idea de que nuestra percepción del color está ligada a la longitud de onda de la luz que estimula nuestros receptores. Pero, ¿qué hay acerca de las situaciones en que primero vemos un objeto en el exterior, bajo la luz solar, y luego lo vemos en el interior, iluminado por un foco?

Podemos apreciar el problema que lo anterior plantea mediante las dos curvas de la figura 6.22, las cuales muestran las longitudes de onda contenidas en la luz solar y las contenidas en la luz de un foco. La luz solar contiene aproximadamente cantidades iguales de energía de todas las longitudes de onda, lo cual es una característica de la luz blanca. El foco contiene mucha más energía de longitudes de onda largas. A esta distribución de la longitud de onda se le llama en ocasiones luz de "tungsteno" porque es producida por el filamento de tungsteno dentro del foco.

Cuando se mira un foco de tungsteno, es posible advertir que parece ligeramente amarillo. Esto se debe a una mayor cantidad de luz de longitud de onda larga en comparación con la luz de longitud de onda corta producida por el foco. Pero, aunque existe una gran diferencia entre las distribuciones de la longitud de onda del foco y de la luz solar, quizá no haya advertido un gran cambio en la forma en que percibe los colores de los objetos bajo estas dos diferentes fuentes

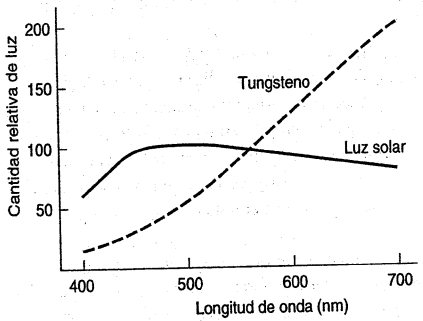


Figura 6.22
Distribución de la longitud de onda de la luz solar y de la de una luz de un foco de tungsteno. (Basado en Judd, MacAdam y Wyszecki, 1964).

de luz. Si bien la luz solar tiene en igual proporción todas las longitudes de onda y la luz interior (de tungsteno) es rica en longitudes de onda largas, su camisa blanca no se torna amarilla cuando pasa del exterior al interior (figura 6.23). Esta relativa estabilidad de la percepción del color bajo una iluminación cambiante se denomina **constancia del color**. A pesar de que en ocasiones ocurren pequeños cambios en la percepción del color con el cambio de iluminación (Helson *et al.*, 1956; Hurvich, 1981), nuestra experiencia más recurrente es que los colores permanecen casi siempre constantes ante la mayoría de las condiciones naturales.[4] Usted puede experimentar los efectos de la constancia del color por medio de la siguiente demostración.

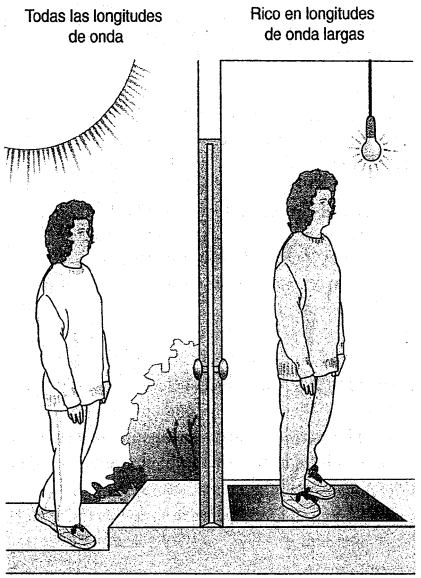


Figura 6.23
Si la percepción del color se basara sólo en las longitudes de onda que alcanzan la retina, las prendas que se ven blancas a la luz del sol (izquierda) se verían de color rojo amarillento si fueran iluminadas por los focos del interior (derecha).

[4] En algunas condiciones artificiales, como ante las lámparas de vapor de sodio que a veces iluminan los caminos y los estacionamientos, los colores verdaderos de los objetos se oscurecen por completo. Esto se debe a que la luz de sodio contiene sólo una banda estrecha de longitudes de onda.

DEMOSTRACIÓN

Percepción del color en las iluminaciones cambiantes

Saque al exterior las láminas a color 2.3 y 2.4 a fin de pueda verlas bajo la luz diurna o bien acérquelas a una ventana. En seguida, ilumínelas con el foco de tungsteno de su lámpara de escritorio. Observe si los colores se alteran y, si éste es el caso, qué tanto cambian. ●

En esta demostración, quizá haya advertido algún cambio en los colores cuando se modificó la iluminación, pero, en todo caso, éste fue mucho menor del que hubiéramos pronosticado con base en la variación de la distribución de las longitudes de onda de la luz. Aun cuando las longitudes de onda que refleja un objeto azul iluminado por una luz de tungsteno rica en longitudes de onda largas correspondan a las longitudes que refleja un objeto amarillo visto a la luz del Sol (Jameson, 1985), nuestra percepción del color se mantiene relativamente constante con el cambio de iluminación. Como dice Dorthea Jameson, estudiosa de la visión cromática, "nadie confundiría a un azulejo con un jilguero si los viéramos a ambos en el interior de un cuarto" (1985, p. 84).

¿A qué se debe la constancia del color? Podemos señalar varias causas posibles.

Adaptación cromática

En los resultados de la siguiente demostración, puede hallar una razón del origen de la constancia del color.

DEMOSTRACIÓN

Adaptación al rojo

Ilumine el campo rojo de la lámina 2.7 con la luz brillante de su lámpara de escritorio; entonces, con el ojo izquierdo cerca de la página y el otro cerrado, vea el campo durante

30 o 45 segundos. Al cabo de ese tiempo, mire a su alrededor diversos objetos de colores, primero con el ojo izquierdo y luego con el derecho. ●

Esta demostración nos indica que la percepción del color cambia por **adaptación cromática**, es decir, por la exposición prolongada a un color cromático. La adaptación a la luz roja decolora selectivamente el pigmento de los conos de longitud de onda larga, el cual disminuye la sensibilidad que usted tiene a esta luz y hace que vea los rojos y los anaranjados con el ojo izquierdo (el adaptado) de manera menos saturada y brillante que los que ve con el derecho.

A fin de entender la función de la adaptación cromática en la constancia del color, pensemos en lo que ocurre cuando se entra a una habitación iluminada con luz de tungsteno. El ojo se adapta a las longitudes de onda largas predominantes en esta luz y disminuye su sensibilidad a ellas. Esta disminución hace que la luz de longitud de onda larga que los objetos reflejan tenga un efecto menor que antes de la adaptación, lo que compensa la gran cantidad de longitudes de onda largas de luz de "tungsteno" que se refleja en toda la habitación. El resultado es un cambio insignificante en la percepción del color.

La idea de que la adaptación cromática es la causa de la constancia del color fue probada en un experimento de Keiji Uchikawa y sus colaboradores (1989), quienes pidieron a sus sujetos que vieran trozos aislados de papel de colores, como se muestra en la figura 6.24 en tres condiciones diferentes: condición 1: el papel y el observador son iluminados por una luz blanca; condición 2: el papel es iluminado por una luz roja y el observador por una luz blanca (se cambia la iluminación del objeto pero el observador no se adapta cromáticamente), y condición 3: el papel y el observador son iluminados por una luz roja (se cambia la iluminación del objeto y el observador se adapta cromáticamente).

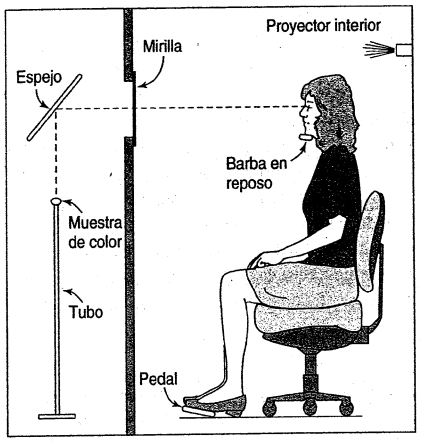


Figura 6.24
Disposición del experimento de Uchikawa y colaboradores (1989). El sujeto veía un trozo de papel de color (muestra de color) localizado del otro lado de la mampara. La iluminación de la muestra de color cambiaba según la luz de un proyector de diapositivas situado al lado izquierdo (no se muestra). El proyector del espacio de la derecha (proyector interior) modificaba la iluminación del ambiente del sujeto.

Condición	Iluminación del papel	Iluminación del observador	Percepción del papel verde
1: Línea base	Blanca	Blanca	Verde
2: Sin adaptación cromática	Roja	Blanca	Desplazada hacia el rojo
3: Adaptación cromática	Roja	Roja	Apenas desplazada hacia el rojo

Tabla 6.3
Resultados del experimento de Uchikawa y colaboradores (1989).

En la tabla 6.3 se muestran los resultados de las tres condiciones. En la condición 1, la de línea base, el papel verde se veía de ese mismo color. En la condición 2, en la que la iluminación del objeto cambiaba sin que el observador experimentara ninguna adaptación cromática, éste percibía el color del papel desplazado hacia el rojo. En este caso no había constancia del color. Sin embargo, en la condición 3, en la que el observador presentaba una adaptación cromática, la percepción se desplazaba apenas ligeramente hacia el rojo. Así, la adaptación cromática creó una constancia parcial del color: la percepción del objeto se desplazó ligeramente pero no tanto como cuando no hubo adaptación cromática. Lo que sucede es que el ojo ajusta su sensibilidad a diferentes longitudes de onda para mantener la percepción del color lo más constante posible ante diferentes iluminaciones.

Efecto del entorno

No sólo el estado de adaptación del observador influye en el color de los objetos que percibe, sino también en el entorno, como se muestra en la demostración siguiente.

DEMOSTRACIÓN

El color y el entorno

Ilumine el cuadrante verde de la lámina a color 2.4 con luz de tungsteno. Luego, obsérvelo a través de un hoyo perforado en una hoja de papel, de modo que lo único que vea sea la zona verde. Repita después la observación pero ahora ilumine el área con luz natural. ●

Cuando se oculta el entorno, la mayoría de la gente percibe la zona verde ligeramente más amarilla bajo la luz de tungsteno que a la luz diurna. Varios investigadores han estudiado las posibles razones de que la constancia del color no funcione tan bien cuando se oculta el entorno. Estos investigadores han mostrado que la constancia del color opera mejor cuando los objetos están rodeados por otros de varios colores, como ocurre en la ilustración de la lámina a color 2.8, llamada *lámina de Mondrian* por su parecido con las pinturas del holandés Piet Mondrian (Land, 1983, 1986; Land y McCann, 1971). Para algunas teorías sobre la manera precisa en que el entorno fomenta la constancia del color, véase Brainard y Wandell (1986), Land (1983, 1986) y Pokorny, Shevall y Smith (1991).

Memoria y color

Un pequeño detalle, que sin embargo vale la pena mencionar, es que nuestro conocimiento previo influye en nuestra percepción debido a un fenómeno llamado memoria de los colores, en el que el color característico de ciertos objetos influye en nuestra percepción de su color. La investigación demuestra que, dado que las personas conocen los colores de los objetos familiares, como la señal roja de un semáforo o el color verde de un árbol, consideran que estos objetos familiares poseen colores más ricos y más saturados que los objetos no familiares que reflejan la misma longitud de onda (Jin y Shevell, 1996; Ratner y McCarthy, 1990). Por ende, nuestra habilidad para recordar los colores de los objetos familiares puede ayudarnos a percibir estos colores bajo iluminaciones diferentes.

Otro efecto de la memoria del color en la percepción se origina, no porque recordemos los colores de los objetos familiares, sino porque con frecuencia no recordamos con precisión los colores que hemos visto en el pasado. Por ende, cuando vemos la señal roja del alto iluminada por la luz de la calle en la noche, quizá no notemos que parece de un tono de rojo ligeramente distinto del que tenía más temprano cuando la vimos iluminada por la luz del Sol. Recordar que las señales de alto son rojas nos ayuda a percibirlas de este color, pero como no recordamos el tono preciso de rojo, no advertimos los ligeros cambios en nuestra percepción que ocurren bajo iluminaciones diferentes (Jin y Shevell, 1996).

CONSTANCIA DE LA LUMINOSIDAD

Hemos visto que la constancia del color nos ayuda a mantener constante nuestra percepción del color cromático, aunque cambiemos de una iluminación a otra. Esto es importante porque significa que podemos percibir las propiedades reales de los objetos sin mucha interferencia de las diferentes condiciones de ilumina-

ción. Asimismo, es fundamental percibir con precisión los colores acromáticos de los objetos, de forma que veamos de color negro a un perro labrador tanto cuando está en el interior como cuando está en el exterior, bajo la luz brillante del Sol.

Considere el problema que enfrenta el sistema visual. El labrador acostado sobre la alfombra de la sala es iluminado por un foco de 100 watts. Parte de la luz que incide en el pelaje negro del labrador es reflejada y vemos el pelaje de color negro. Cuando el perro sale al exterior, de modo que la luz brillante del Sol lo ilumine, mucha más luz incide en su pelaje, en comparación con el interior, y por ende se refleja una mayor cantidad de luz. Sin embargo, el perro sigue pareciendo de color negro. Por tanto, se refleja más luz, pero la percepción del tono del color acromático (blanco, gris y negro), llamado **luminosidad**, permanece igual. Esta constancia del color acromático ante los cambios en la cantidad de luz que se refleja en los ojos se denomina **constancia de la luminosidad**.

El problema que debe resolver el sistema visual es que la cantidad de luz que proviene de un objeto y que llega al ojo depende de dos cosas: 1) la iluminación (la cantidad de que golpee la superficie del objeto; y 2) la reflectancia del objeto (la proporción de esta luz que el objeto refleja en nuestros ojos). En la mayoría de las condiciones en que ocurre la constancia de la luminosidad, nuestra percepción de esta última no está determinada por la iluminación sino por la reflectancia. Los objetos que parecen negros reflejan alrededor de 5 por ciento de la luz; los objetos que parecen grises reflejan entre 10 y 70 por ciento de la luz (dependiendo del tono de gris); y los objetos que parecen blancos, como el papel de este libro, reflejan de 80 a 90 por ciento de la luz. Por ende, nuestra percepción de la luminosidad de un objeto se relaciona, no con la *cantidad* de luz que se refleja del objeto, la cual puede cambiar dependiendo de la iluminación, sino del *porcentaje* de luz que el objeto refleja y que permanece igual sin importar la iluminación.

Puede apreciar la constancia de la luminosidad si imagina un tablero iluminado por la luz de la habitación, como se muestra en la figura 6.25. En este tablero, los cuadros blancos tienen una reflectancia de 90 por ciento y los negros una reflectancia de 5 por ciento. Dado que la intensidad dentro del cuarto es de 100 unidades, los cuadros blancos reflejan 90 unidades y los cuadros negros 5 unidades. A continuación, saquemos el tablero a la luz brillante del Sol, donde la intensidad es de 10 000. En la luz solar, los cuadros blancos reflejan 9 000 unidades de luz y los negros 500 unidades. Pero aun cuando los cuadros negros reflejan mucha más luz de la que reflejaban los cuadros blancos cuando el tablero estaba dentro, éstos siguen pareciendo negros. Su percepción está determinada por la reflectancia, no por la cantidad de luz reflejada.

¿Qué origina la constancia de la luminosidad? Al igual que con la constancia del color, cabe señalar varias explicaciones plausibles.

Relaciones de intensidad: El principio de la proporción

Con relación a la constancia de la luminosidad, es posible observar que dos áreas que reflejan diferentes cantidades de luz lucen igual si se mantienen constantes las proporciones entre sus intensidades y la intensidad del área circundante (Jacobson y Gilchrist, 1988; Wallach, 1963). De esta forma, aunque la cantidad de luz reflejada de nuestro tablero se incrementa en un factor de 100 cuando lo sacamos al exterior, las proporciones de la cantidad de luz reflejada de los cuadros blancos y negros permanece constante en 90 a 5, por lo que nuestra percepción de ellos se mantiene igual. Este efecto, llamado el **principio de la proporción**, funciona bien en el caso de los objetos bidimensionales como nuestro tablero, pero no en el de los objetos de escenas tridimensionales.

Percepción de la luminosidad en escenas tridimensionales

Si mira alrededor, dondequiera que esté, probablemente notará que la iluminación no es uniforme en toda la escena, como sucedía en el caso de nuestro tablero bidimensional. La iluminación en las escenas tridimensionales por lo regular es desigual debido a las sombras arrojadas por un objeto sobre otro o porque una parte del objeto se orienta hacia la luz y otro contra ella. (En la figura 5.49 encontrará otro ejemplo de una escena tridimensional con iluminación desigual).

El sistema perceptual tiene que tomar en consideración de alguna manera la iluminación desigual. Una

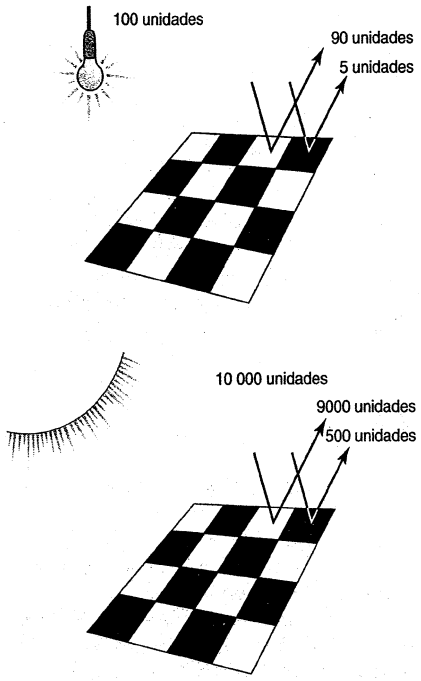


Figura 6.25
Un tablero negro y blanco iluminado por una luz de tungsteno y por la luz solar. Busque los detalles en el texto.

forma de plantear este problema es que el sistema perceptual necesita distinguir entre los bordes de reflectancia y los bordes de iluminación. Un **borde de reflectancia** es un borde donde la reflectancia de dos superficies cambia. Así, los bordes entre los cuadros negros y los blancos del tablero son bordes de reflectancia. Un **borde de iluminación** es un borde donde la iluminación cambia. Podemos crear un borde de iluminación en nuestro tablero bloqueando parte de la luz con la mano (figura 6.26). El borde entre la sombra oscura y el tablero iluminado conforma un borde de iluminación. Se han propuesto algunas explicaciones de la forma en que el sistema visual distingue entre estos dos tipos de bordes, pero son demasiado complejas para describirlas aquí (véase Adelson, 1999; Gilchrist, 1994, y Gilchrist *et al.*, 1999, para más detalles). La idea básica que subyace a estas explicaciones es que el sistema perceptual emplea diferentes fuentes de información para tomar en cuenta la iluminación. Veamos algunas de estas fuentes.

La información en las sombras. Para que la constancia de la luminosidad funcione, el sistema visual necesita tomar en cuenta la iluminación desigual creada por las sombras. Además, necesita determinar que este cambio en la iluminación causado por una sombra se debe a un borde de iluminación y no a un borde de reflectancia. Obviamente, el sistema visual por lo regular logra hacerlo, porque, aunque la intensidad de la luz es reducida por las sombras, por lo general no vemos las áreas ensombrecidas como grises o negras. Por ejemplo, en el caso del tablero de la figura 6.26, asumimos que las áreas con y sin sombra constituyen el mismo patrón del tablero, pero que en algunas áreas cae menos luz que en otras.

¿Cómo sabe el sistema visual que el cambio de intensidad causado por la sombra es un borde de iluminación y no uno de reflectancia? Lo que el sistema visual puede tomar en cuenta es la forma significativa de la sombra. En este ejemplo en particular, sabemos que la sombra fue proyectada por una mano, así que sabemos que lo que cambia es la iluminación y no el color de los cuadros del tablero. El efecto del significado también se ilustra en la figura 6.27, donde es

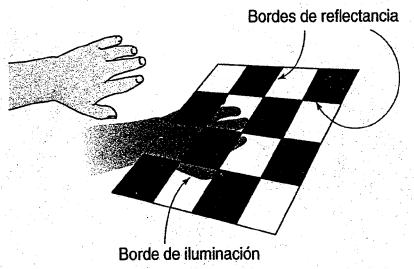


Figura 6.26
Mano que proyecta una sombra sobre un tablero. Los bordes de la sombra son bordes de iluminación; los bordes de los cuadros en el tablero son bordes de reflectancia.

evidente que el área oscura sobre la pared es la sombra proyectada por un árbol. La naturaleza del contorno de una sombra proporciona otro indicio de que el cambio de iluminación se debe a una sombra, y como lo ilustra la siguiente demostración.

DEMOSTRACIÓN

Penumbra y percepción de la luminosidad

Sobre una hoja de papel en su escritorio, coloque un objeto (digamos, un vaso). Luego, ilumínelo desde un ángulo con su lámpara y ajuste la posición de ésta para que produzca una sombra con bordes ligeramente borrosos, como en la figura 6.28a (en general, si acerca la lámpara al vaso los bordes se hacen más borrosos). Se dice que los bordes borrosos de las sombras son su penumbra. Ahora tome su marcador y trace una línea gruesa como se aprecia en la figura 6.28b, de forma que deje de ver la penumbra. ¿Qué ocurre con su percepción del área sombreada dentro de la línea negra? ●

Cubrir la penumbra hace que la mayoría de la gente perciba un cambio en la apariencia del área sombreada. En lugar de ver una sombra sobre una hoja blanca de papel, ven una mancha oscura. En otras palabras, la sombra y su penumbra al principio se perciben como un borde de iluminación, pero cuando se oculta la penumbra se perciben como un borde de reflectancia.

Tome en cuenta la iluminación La siguiente demostración proporciona otro ejemplo de la diferencia entre percibir bordes de iluminación y bordes de reflectancia cuando un objeto se ilumina de manera desigual debido a que una de sus partes se encuentra en la luz y otra en la sombra.

DEMOSTRACIÓN

Luminosidad en una esquina

Sostenga una tarjeta doblada de modo que parezca la esquina externa de su habitación e ilumínela para que un lado se vea en la luz y el otro en la sombra. Cuando usted mira la esquina, puede decir con facilidad que ambos lados están hechos del mismo material blanco, pero que el lado no iluminado se encuentra sombreado (figura 6.29a). En otras palabras, está percibiendo el borde entre las "paredes", la iluminada y la sombreada, como un borde de iluminación.

Ahora, perfore otra tarjeta y colóquela de manera que la perforación se encuentre a unos cuantos centímetros de la tarjeta doblada. A una distancia de 30 centímetros vea con un ojo a través de la perforación (figura 6.29b). Si al ver la esquina la percibe como una superficie plana, su percepción de los lados izquierdo y derecho cambiará. ●



Figura 6.27
El patrón creado por las sombras en las superficies se interpreta como un cambio en la pauta de iluminación, no como un cambio del material que las compone. El hecho de que veamos todos los ladrillos de esta pared como hechos del mismo material, a pesar de los cambios de iluminación, es un ejemplo de constancia de la luminosidad.



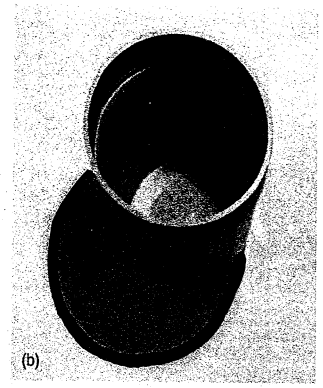


Figura 6.28
(a) Un vaso y su sombra. (b) El mismo vaso con su sombra, pero con la penumbra oculta por un borde negro.

Al eliminar la percepción de profundidad en la esquina, se suprime la información acerca de las condiciones de iluminación, por lo que es posible percibir el lado izquierdo de color gris oscuro o negro y el lado derecho de color blanco. Si percibe de esta manera, está percibiendo entonces el borde entre las superficies clara y oscura como un borde de reflectancia.

Tanto en el tablero como en la esquina que están sombreados, la percepción que tiene como resultado una constancia de la luminosidad ocurre cuando se dispone de información para indicar con precisión las condiciones de iluminación. En el caso del tablero, la forma de la sombra y la presencia de la penumbra proporcionan información sobre la presencia de una sombra, mientras que nuestra percepción del carácter tridimensional de la esquina proporciona información que indica que probablemente la iluminación es diferente en ambas superficies.

En las dos situaciones, el sistema visual está haciendo la mejor conjetura, dada la información disponible, sobre la naturaleza del estímulo. La figura 6.30 brinda otro ejemplo de cómo la percepción de la luminosidad depende de suposiciones sobre la iluminación. Si compara la luminosidad de los dos cuadrados indicados por flechas en la figura 6.30a, podrá advertir que el cuadrado de arriba parece ligeramente más oscuro que el de abajo. Compare ahora los dos cuadrados indicados por las flechas en la figura 6.30b. Aun cuando las reflectancias de estos cuadrados son idénticas (los dos rectángulos de la figura 6.30b reflejan la misma cantidad de luz que los cuadrados de la

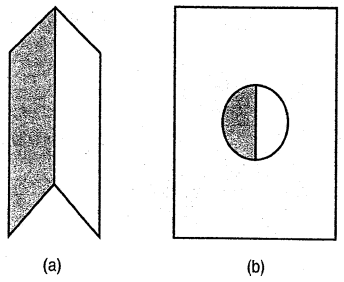


Figura 6.29
Percepción de una esquina sombreada. (a) Ilumine la tarjeta de modo que un lado esté iluminado y el otro sombreado. (b) Vea la tarjeta a través de un orificio de forma que pueda distinguir los dos lados, como aquí se muestra.

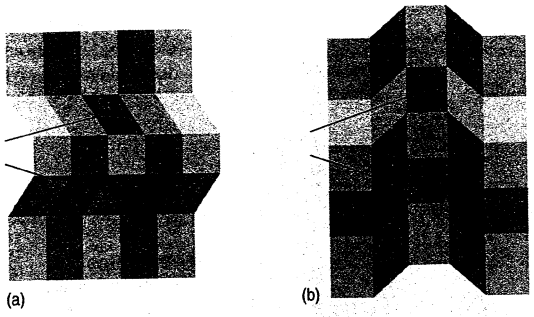


Figura 6.30
Las dos áreas indicadas por flechas en (a) reflejan la misma cantidad de luz que las dos áreas indicadas en (b). Observe que el área inferior en (a) parece más clara. (Tomado de Adelson, 1993).

figura 6.30a), la diferencia en la luminosidad de las dos áreas es menor en (b) que en (a).

Una explicación de este efecto es que en el patrón (b), los dos cuadrados parecen estar iluminados por igual, pero en el patrón (a), el rectángulo inferior parece estar en la sombra y el superior en la luz. En este caso, el sistema visual podría estar utilizando un heurístico como el siguiente: "Si dos objetos reflejan la misma cantidad de luz y uno se encuentra en la sombra, entonces este último debe ser más claro" (figura 6.31). Como el cuadrado inferior está en la sombra, parece más claro. (Recuerde que en el capítulo 5, página 154, vimos que un heurístico es una regla que nos ayuda a predecir lo que sucederá en una situación particular).

Por último, considere la siguiente demostración.

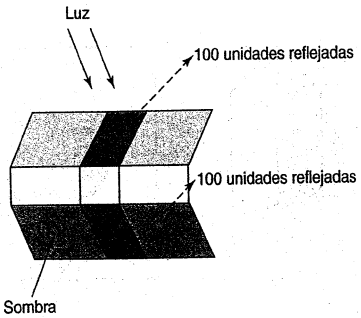


Figura 6.31
Heurístico para la situación de la figura 6.30a: "Si el área superior y la inferior reflejan la misma cantidad de luz, pero el área inferior está en la sombra, entonces ésta debe estar reflejando un mayor porcentaje de luz y por ende, aparece más clara".

DEMOSTRACIÓN

Curvatura de la superficie y percepción de la luminosidad

Compare las dos ilustraciones de la figura 6.32. La (a) parece una superficie plana mientras que la (b) parece dos superficies curvas. Además de la diferencia en la curvatura de sus superficies, también parecen estar sombreadas de manera diferente. La superficie plana de (a) parece más oscura a la izquierda que a la derecha, mientras que las superficies curvas de (b) parecen estar sombreadas de manera más uniforme. A continuación, tome dos piezas de papel y cubra los bordes superior e inferior de (b) de modo que tenga bordes rectos como en (a). ¿Qué es lo que ve? ●

Quizá le sorprendió ver que cuando cambió los bordes curvos de (b) en líneas rectas, los lados izquierdo y derecho se tornaron muy parecidos a los de (a). En realidad no resulta sorprendente puesto que las distribuciones de intensidad de (a) y (b) son, de hecho, idénticas. Al parecer el sistema visual interpreta el límite de (a) como un borde de reflectancia debido a que no existe evidencia de iluminación desigual; sin embargo, interpreta que la misma distribución de intensidad en las superficies redondeadas se debe a

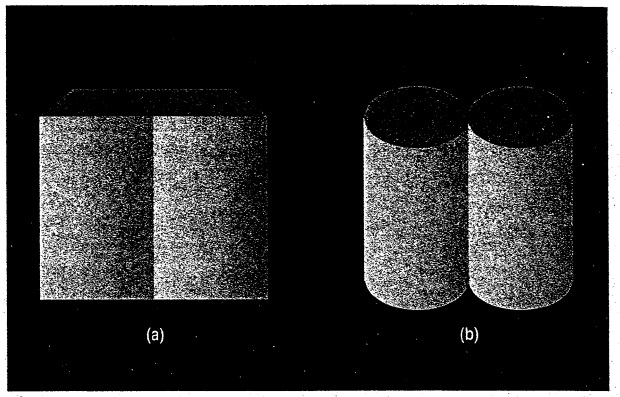


Figura 6.32
La distribución de la luz es idéntica en (a) y (b), pero parece diferente. Véase el texto para más detalles. (Figura cortesía de David Knill y Daniel Kersten).

las sombras y luces normalmente características de una superficie redondeada.

El mensaje global es que la percepción de la luminosidad no está determinada por la cantidad absoluta de luz o por su distribución en la retina, sino por una combinación de la información en la retina y la información acerca de la configuración tridimensional y de la iluminación probable.

PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

Visión cromática como una adaptación al ambiente

En los ejemplos de plasticidad neuronal que analizamos en otros capítulos, describimos situaciones en las que el ambiente del animal puede cambiar la sintonización de las neuronas (en el capítulo 3 fue la orientación; en el 5 los rostros o Greebles). Este cambio en la sintonización ocurre durante la vida del animal conforme éste es expuesto a los estímulos del ambiente.

Asimismo, podemos estudiar la manera en que el ambiente origina cambios en nuestro sistema sensorial si consideramos cómo la evolución ha convertido ciertas propiedades de una especie en características inherentes porque éstas han demostrado ser útiles para su supervivencia. La visión del color proporciona cierta evidencia de la influencia de la evolución. En este caso, lo que ha evolucionado es el tipo de pigmentos visuales en los receptores, los cuales determinan los rangos de la longitud de onda a los que son más sensibles los animales.

Al inicio de este capítulo advertimos que la visión tricromática pudo haber evolucionado en los seres humanos y los monos para permitirles distinguir con más facilidad las frutas rojas y amarillas entre el follaje verde (Mollon, 1989, 2000). Pero la idea de que la visión cromática evolucionó para satisfacer las demandas del ambiente puede demostrarse también en otras especies como, por ejemplo, en las aves y los insectos. Las flores, de gran importancia el mundo visual de estos animales, reflejan una gran proporción de luz entre 360 y 520 nm y, en el caso de las flores anaranjadas y rojas, reflejan también luz de longitud de onda larga.

El estudio del sistema visual de las aves y los insectos revela un sistema tetracromático, es decir, con cuatro diferentes pigmentos visuales, uno de los cuales les brinda a estos animales una elevada sensibilidad en el rango ultravioleta de longitud de onda corta. Esta sensibilidad y el hecho de que cuenten con cuatro pigmentos hace que los pájaros y los insectos, a diferencia de los seres humanos, distingan más fácilmente los colores de las flores, tan importantes para su supervivencia (Kevan y Backhaus, 1998).

Además de estos ejemplos de pigmentos visuales, podemos encontrar evidencia de adaptaciones evolutivas en el diseño de los ojos de los animales. Por ejemplo, la fóvea es el área más aguda de la visión, debido a la elevada densidad de los conos y a la falta de convergencia neuronal. El águila y el halcón proporcionan ejemplos de animales con fóveas con mayor densidad de conos que las de los humanos. Esta mayor densidad de conos duplica o triplica la agudeza de los humanos, la cual representa una ventaja en la detección de presas pequeñas desde una posición elevada en el cielo (Fox, Lehmukuhle y Westendorf, 1976; Reymond, 1985).

Los seres humanos, las águilas y los halcones tienen pequeñas fóveas en forma de fosa, pero otros animales tienen áreas para la visión con gran detalle que se diseminan en un área mayor. La tortuga de ojos rojos proporciona un ejemplo de lo anterior, pues tiene un área horizontal con alta densidad de receptores llamada **área centralis** (Brown, 1969) (figura 6.33). El área centralis lineal tiene una propiedad adecuada para la visión que la tortuga tiene del mundo porque está alineada con el horizonte. Esta disposición le funciona bien a la tortuga, porque la mayor parte de los estímulos visuales importantes para ella, como los posibles depredadores, aparecen en el horizonte, donde su visión es más aguda. Muchos otros animales que viven cerca del suelo tienen un área centralis lineal, al igual que algunas aves que dependen del horizonte para orientar su vuelo.

Otra adaptación es la ubicación de los ojos. Algunos animales, como los gatos y los seres humanos, tienen ojos frontales con campos de visión traslapados que proporcionan una buena percepción de la profundidad; otros, como los conejos, los pájaros, las lagartijas y los roedores, tienen ojos

(continúa)

La plasticidad de la percepción *(continuación)*

laterales (a los lados de la cabeza) que proporcionan una visión más panorámica del mundo, adaptación de especial importancia para detectar en el ambiente la presencia de depredadores (véase figura 7.30). Cuando los ojos ven diferentes áreas del ambiente, como en los animales con ojos laterales, los ojos a veces se mueven de manera independiente, como en el caso de algunos pájaros y lagartijas, de modo que pueden ver al mismo tiempo objetos importantes a la izquierda y a la derecha. En contraste, la mayor parte de los animales con ojos frontales usan movimientos oculares "acoplados" o coordinados para poder enfocarse en una cosa a la vez.

Lo que resulta claro de todos estos ejemplos es que, si bien los ojos de la mayoría de los animales tienen en común los pigmentos sensibles a la luz y alguna especie de dispositivo para enfocar la luz, la evolución ha proporcionado variaciones que hacen corresponder los pigmentos con los ojos de los animales para que éstos puedan cubrir necesidades específicas (Fernald, 2000).

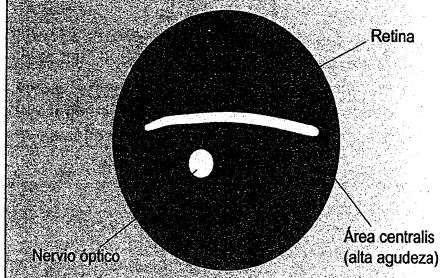


Figura 6.33
Visión de la retina de la tortuga de ojos rojos. El área centralis, la cual se extiende a través de la retina para formar una línea horizontal, es el área de mayor agudeza.

Cómo influye el color en el gusto y en el olfato

Si en la infancia descubrió la magia de los colorantes de alimentos de su madre, tal vez habrá creado, como yo, platillos tan exóticos como puré de papas verde o puré de manzanas azul. Pero si después trató de persuadir a alguien para que degustara su menjurje, habrá notado que la gente no se entusiasmaba por probar una comida de color extraño. La apariencia de los alimentos cumple una función vital en las actitudes de la gente hacia ellos, como lo prueban las grandes sumas que se invierten en la realización de imágenes de aspecto apetitoso para la publicidad de las latas, frascos y cajas que sirven para empacarlos.

No hay duda de que la apariencia de la comida influye en su carácter apetecible y las investigaciones revelan que la capacidad de la gente de identificar sabores y olores depende en cierto sentido del color. Por ejemplo, cuando Arnold Hyman (1983) pidió a un grupo de sujetos que identificaran el sabor de varias muestras de cerveza de raíz (de abedul blanco), descubrió que acertaron el 70 por ciento de las veces cuando las muestras eran incoloras. Sin embargo, cuando les puso colorante rojo, la precisión fue del 25 por ciento pues varios sujetos dijeron que sabía a jarabe para la tos, refresco de cereza, saborizante de menta o enjuague bucal.

En el experimento de Hyman, la presencia de un color extraño obstaculizó la identificación del sabor, pero otros experimentos han demostrado que, cuando el color corresponde al sabor (por ejemplo, el rojo para el sabor cereza o el amarillo para el de limón), los sujetos lo identifican mucho mejor que cuando no coincide. Así, C. N. DuBose y sus colaboradores (1980) descubrieron que los sabores de bebidas de cereza, naranja y lima eran juzgados correctamente en un promedio de 67 por ciento si los colores correspondían a los sabores, pero sólo en un 37 por ciento si las soluciones eran incoloras y un 28 por ciento si los colores no coincidían con el sabor.

Las investigaciones sobre la influencia del color en la identificación de los olores tienen los mismos resultados: cuando los colores y los olores coinciden, los sujetos identifican mejor los aromas (Davis, 1981; Zellner, Bartoli y Eckard, 1991). Una posible explicación del efecto del color en la identificación de los olores involucra dos procesos: primero, el sujeto percibe el olor y luego debe extraer el nombre de éste de su memoria, lo que para algunos es muy difícil. Así, William Cain (1979, 1980) descubrió que si el sujeto le asigna un nombre correcto a un olor la primera vez que lo percibe (por ejemplo, que diga que la naranja huele a "naranja"), por lo regular lo identificará correctamente la próxima vez que se le presente. Pero si se equivoca la primera vez que lo percibe (por ejemplo, que piense que el aceite lubricante huele a "queso"), por lo regular lo identificará de manera incorrecta en una siguiente ocasión. Cain concluye que la dificultad de la gente para identificar olores se debe ante todo a su incapacidad de recuperar el nombre del olor de su memoria.

Así, el color que coincide con el olor de la sustancia puede ayudar a identificarla, pues puede ofrecer información sobre la naturaleza del olor. Percibir el color de una naranja nos induce a pensar en el olor que asociamos con las naranjas, y, cuando en efecto se nos presenta este olor, lo identificamos con facilidad. Así, el color proporciona información descendente que nos ayuda a identificar con mayor precisión las sustancias con base en su olor.

TABLA SINÓPTICA 6.2

Deficiencias en la visión cromática

Las personas con deficiencias en la visión cromática (dicromatas) y los que parecen ceguera al color (monocromatas) necesitan menos longitudes de onda que los tricromatas para igualar cualquier longitud de onda del espectro. Los tricromatas anómalos mezclan las longitudes de onda en proporciones diferentes a los tricromatas. Se determinó la percepción del color de los dicromatas por medio de la evaluación de un dicromata unilateral. Hay más hombres que mujeres con deficiencias en la visión cromática, lo cual constituye una característica vinculada con el sexo.

Mecanismos fisiológicos de la deficiencia en la visión cromática

La deficiencia cromática con base en los receptores es originada por la ausencia de uno o más pigmentos de los conos. La ceguera cortical al color se debe al daño de la corteza. Algunos pacientes con ceguera cortical al color pueden utilizar la información de las longitudes de onda del estímulo, pero no pueden experimentar el color.

Experiencia del color

El sistema nervioso crea nuestra experiencia del color. El color es la forma en que el cerebro nos permite saber qué longitudes de onda están presentes. Sin embargo, no hay nada intrínsecamente "azul" en las longitudes de onda cortas o "rojo" en las de onda largas.

Constancia del color

La constancia del color se refiere a la forma en que nuestra percepción del color se mantiene relativamente constante aún cuando los objetos son vistos bajo iluminaciones diferentes. Esta constancia se debe a una serie de factores que incluyen la adaptación cromática, el efecto del entorno y la memoria del color.

Constancia de la luminosidad

La constancia de la luminosidad se refiere a la forma en que nuestra percepción de la luminosidad permanece relativamente constante aun cuando los objetos son vistos en condiciones diferentes de luz. Nuestra percepción de la luminosidad depende del porcentaje de luz que un objeto refleja más que de la cantidad de luz reflejada. La constancia de la luminosidad se debe a diferentes factores que incluyen: 1) la forma en que las proporciones de intensidades de luz que diferentes áreas reflejan permanecen constantes bajo iluminaciones distintas y 2) la información acerca de las condiciones de iluminación que nos ayuda a distinguir entre los bordes de reflectancia y los bordes de iluminación.

Plasticidad: La visión cromática como una adaptación al ambiente

La evolución adapta la percepción de diferentes animales a su ambiente. La evidencia de dicha adaptación se encuentra en los pigmentos visuales, en las características de las áreas de visión más aguda en la retina, como la fóvea y el área centralis, y en la ubicación de los ojos.

Entre sentidos: Cómo influye el color en el gusto y en el olfato

Los colores de los alimentos y los líquidos pueden influir en nuestros juicios sobre el sabor. Los colores extraños, por ejemplo, dificultan la identificación del sabor. Sin embargo, cuando el color coincide con éste, la gente lo identifica mejor. Se han obtenido resultados similares para los olores, por lo que se ha sugerido que el color proporciona información descendente que nos ayuda a identificar con mayor precisión sustancias a partir de su olor.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué sucedió con el señor Yo después de su accidente? (186)

Cuatro preguntas acerca del color

¿Cuáles son algunas de las funciones de la visión cromática?

2. Proporcione un ejemplo de la función de señalización del color. (186)
3. ¿Qué es la organización perceptual y de qué manera la percepción del color la facilita? (186)
4. ¿Por qué algunos investigadores postularon que la visión a color de los monos y los seres humanos evolucionó con el objeto de detectar frutas entre el follaje? (187)

¿Qué atributos físicos están asociados con el color?

5. ¿Cuál es la relación entre la longitud de onda y la percepción de color? (187)
6. ¿Qué es la reflectancia?, ¿qué es la curva de reflectancia? (187)
7. ¿Cómo cambia la curva de reflectancia de una hoja conforme ésta cambia de color?, ¿qué nos revela esto acerca de la relación entre la longitud de onda y el color? (187)
8. ¿Qué son los colores cromáticos y acromáticos? (187)
9. ¿Qué otro término designa al color cromático? (187)
10. ¿Cómo cambia la reflectancia a lo largo del espectro de los colores acromáticos? (188)
11. ¿Qué es la reflexión selectiva?, ¿qué tipos de colores se asocian con dicha reflexión? (188)
12. ¿Por qué algunos glaciares tienen partes azules? (188)

¿Cómo podemos describir la experiencia del color?

13. ¿Qué términos resultan adecuados para describir todos los colores que se pueden discriminar? (189)
14. ¿Qué demuestra la rueda cromática?, ¿cómo están ordenados los colores? (189)
15. ¿Cuántos pasos se pueden discriminar en el espectro visible? (189)
16. Además de la longitud de onda, ¿cuáles son dos características del color que podemos cambiarpara crear más colores? (189)
17. ¿Qué es la saturación? (189)
18. ¿Cuántas muestras de color están incluidas en el *Libro de los colores de Munsell*? (189)

¿Qué es el código neuronal del color?

19. ¿Cómo se replanteó la pregunta sobre qué es el código neuronal del color para que los investigadores pudieran abordarla? (190)
20. ¿Qué enfoque de la percepción se empleó en el siglo XIX para determinar el código neuronal del color? (190)

Teoría tricromática de la visión del color

21. ¿Quiénes fueron los dos científicos que utilizaron los resultados de igualación de colores para proponer una teoría de la visión cromática? (190)

Experimentos de igualación de colores

22. ¿Qué son los experimentos de igualación de colores? (190)
23. ¿Cuáles son dos de los resultados de los experimentos de igualación de colores? (190)

Teoría tricromática

24. ¿Qué otro nombre recibe la teoría tricromática? (191)
25. ¿Qué propone dicha teoría? (191)

Fisiología de la teoría tricromática

26. ¿Qué investigación fisiológica con los pigmentos de los conos respalda la teoría tricromática de la visión del color? (191)
27. ¿Qué característica estructural distingue a las clases de pigmentos visuales? (191)
28. ¿Cuál es la relación entre el espectro de absorción de los pigmentos visuales y la secuencia de aminoácidos de la proteína opsina? (191)
29. ¿Cuál es la relación entre la pauta de respuesta de los conos y la percepción del color? (192)

30. Con base en su comprensión de la información de la pregunta 29, explique qué colores se podrían producir a partir de la superposición de luces de colores. (192)
31. ¿Qué es el metamerismo?, ¿qué son los metámeros? (192)
32. ¿Cuál es la base fisiológica de los metámeros? (192)
33. Explique cómo es que una mezcla de longitudes de onda de 530 nm y 620 nm puede dar por resultado el mismo patrón de respuesta de los receptores que una luz de 580 nm. (192)
34. ¿Son necesarios tres mecanismos receptores diferentes para la visión del color? (193)
35. ¿Qué es el principio de univarianza? (193)
36. ¿Las respuestas generadas por un solo pigmento pueden proporcionar la información necesaria para distinguir una longitud de onda de otra? (193).
37. ¿Por qué una persona con un solo pigmento no puede percibir los colores? (193)
38. ¿Por qué la discriminación de la longitud de onda y la visión de los colores son posibles cuando se cuenta con dos pigmentos? Se llama _____ a las personas cuya visión cromática se basa en dos pigmentos. (194)
39. ¿Qué se logra con la adición de un tercer pigmento? (195)

Teoría del proceso oponente de la visión del color

40. ¿Quién realizó observaciones fenomenológicas cuya explicación resultaba difícil para la teoría tricromática? (195)
41. ¿Qué propone la teoría del proceso oponente? (195)

Observaciones fenomenológicas

42. ¿Qué concluyó Hering acerca de la vinculación de los colores a partir de sus observaciones de posimágenes? (195)
43. Describa los resultados de la demostración de las posimágenes y el contraste simultáneo. ¿Cómo demuestran estos resultados que el rojo está asociado con el verde y el azul con el amarillo? (195)
44. ¿Cómo puede demostrarse la vinculación de los colores mediante la visualización? (196)
45. ¿Qué demuestran los resultados de la figura 6.13 acerca de la vinculación azul-amarillo y rojo-verde? (196)

Teoría del proceso oponente

46. ¿Cuál es la idea básica que subyace a la teoría de Hering? (197)

La fisiología de la teoría del proceso oponente

47. Describa la respuesta de las neuronas oponentes. (197)
48. ¿Cómo el circuito neuronal de la figura 6.15 crea células oponentes a partir de las señales que generan las tres clases de conos? (197)
49. ¿Cuál es la ventaja de las neuronas oponentes? (explique la figura 6.18). (199)

Lo que no sabemos todavía acerca del código del color

50. ¿Qué idea se propuso en la década de los ochenta acerca de la representación del color en la corteza? (200)
51. ¿De qué manera la ceguera cortical al color apoya la idea de un centro de color en la corteza? (200)
52. ¿Qué encontraron los investigadores cuando tomaron registros de neuronas en la corteza? (200)
53. ¿Cuáles son algunas de las razones por las que no es válido llamar a V4 "área del color"? (200)
54. ¿La percepción del color involucra principalmente un área central o varias? (200)

Exploración del cerebro: Naturaleza distribuida de la representación del color en la corteza humana

55. ¿Qué áreas de la corteza son activadas por estímulos de colores? Describa el experimento de Beauchamp en el cual utilizó una prueba de clasificación de los colores. ¿Cuál es el significado del resultado? (201)

Deficiencias en la visión cromática

56. ¿Qué es la deficiencia en la visión cromática? (200)
57. ¿Cuáles son las dos formas en que se determina la deficiencia en la visión cromática? (200)
58. ¿Cuáles son las tres clases de deficiencia en la visión cromática? (202)

59. ¿Qué se requiere para determinar los colores que perciben los individuos que presentan deficiencias en la visión cromática? (202)

Monocromatismo y dicromatismo

60. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que la deficiencia en la visión cromática observada en dos clases de dicrómatas está vinculada con el sexo? (203)
61. ¿Qué colores perciben los monocrómatas y los dicrómatas?, ¿cuáles son las tres clases de dicrómatas?, ¿qué es el punto neutral? (203)

Mecanismos fisiológicos de la deficiencia en la visión cromática basada en los receptores

62. ¿Qué mecanismos fisiológicos con base en los receptores son responsables de las deficiencias en la visión cromática? (203)

Ceguera cortical al color

63. ¿Qué es la acromatopsia cerebral?, ¿qué puede ver la gente con esta condición? (204)
64. ¿De qué manera el caso de acromatopsia cerebral descrito en el texto muestra que el procesamiento de la información sobre la longitud de onda y la percepción del color no son lo mismo? (204)

Creación de la experiencia del color

65. ¿Cómo difiere la experiencia del color de la percepción de la forma o la distancia en relación con nuestra capacidad para contrastar la experiencia con una medida física? (204)
66. ¿Existe alguna razón para pensar que las longitudes de onda corta son "azules"? (204)
67. ¿A qué se refería Newton cuando decía que "Los rayos no son de colores"? (205)
68. ¿En qué se asemejan la audición y el olfato a la percepción del color? (205)
69. ¿Qué muestra la visión de la abeja acerca de la relación entre la longitud de onda y la experiencia? (206)
70. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que el color es una creación del sistema nervioso? (206)

Constancia del color

71. ¿Cómo se comparan las longitudes de onda contenidas en la luz del Sol con las contenidas en la luz de un foco de tungsteno? (206)
72. ¿Qué es la constancia del color? Relacione la idea de la constancia del color con la forma en que percibe el color de su camisa en el exterior y el interior. (207)
73. Analice las siguientes explicaciones sobre la constancia del color: la adaptación cromática (estudie el experimento de Uchikawa *et al.*) y el efecto del entorno. (207)
74. ¿Cuáles son dos de las maneras en que la memoria influye en nuestra percepción del color? (209)

Constancia de la luminosidad

75. ¿Qué problema debe resolver el sistema visual para poder percibir de color negro a un perro labrador tanto dentro como fuera de una habitación? (210)
76. ¿Qué es la luminosidad y qué es la constancia de la luminosidad? (210)
77. ¿Cuáles son los dos aspectos que determinan la cantidad de luz proveniente un objeto que llega al ojo? (210)
78. ¿Cuál es la relación entre la constancia de la luminosidad y la reflectancia? (210)

Relaciones de intensidad: El principio de proporción

79. ¿Qué es el principio de proporción? (210)

Percepción de la luminosidad en escenas tridimensionales

80. ¿Por qué las escenas tridimensionales plantean un problema a nuestra percepción de la luminosidad?, ¿qué debe tener en cuenta el sistema perceptual? (210)
81. ¿Qué es un borde de reflectancia y qué es un borde de iluminación? (211)
82. El borde de una sombra, ¿es un borde de iluminación o de reflectancia? (211)
83. ¿Cuáles son los dos indicios que nos ayudan a identificar las sombras? (211)
84. ¿Qué es la penumbra?, ¿qué sucede con nuestra percepción de las luces cuando eliminamos la penumbra? (212)

85. ¿Qué ilustra la demostración sobre la "luminosidad en una esquina"? (212)
86. ¿Qué ilustran las figuras 6.30 y 6.32 acerca de la percepción de la luminosidad? (214)
87. ¿A qué se debe que los lados izquierdo y derecho de la figura 6.32a parezcan tener diferentes luminosidades? (214)

La plasticidad de la percepción: La visión cromática como una adaptación al ambiente

88. ¿Qué evidencia apoya la idea de que la visión del color de los pájaros y los insectos evolucionó para adecuarse al ambiente? (216)
89. Describa las siguientes adaptaciones del ojo: la fóvea en el águila y el halcón, el área centralis en las tortugas y la ubicación de los ojos en los animales con ojos frontales y laterales. (216)

Entre sentidos: Cómo influye el color en el gusto y el olfato

90. ¿De qué manera añadir un color extraño a una sustancia influye en la capacidad de un individuo para identificar su sabor? (218)
91. ¿Cuál es el efecto del color en el sabor cuando ambos concuerdan (por ejemplo, el rojo para el sabor cereza)?, ¿cuál es el efecto cuando no concuerdan? (218)
92. ¿Cuáles son los dos procesos que al parecer participan en la identificación de los olores? (218)
93. ¿Por qué se nos dificulta identificar los olores? (218)
94. ¿Qué tipo de información proporciona el color en la identificación del olor? (218)

7

PERCEPCIÓN DE LA PROFUNDIDAD Y DEL TAMAÑO

ESQUEMA TÉMATICO

Claves oculomotrices

Claves monoculares

Claves binoculares de profundidad

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO: estereopsia en el cerebro

La profundidad en diferentes especies

Percepción del tamaño

Ilusiones visuales

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN: Periodos sensibles en el desarrollo de la visión binocular

ENTRE SENTIDOS: Espacio visual y auditivo

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Por qué es posible que veamos a la distancia con base en las imágenes planas de la retina? (226)
- ¿Por qué percibimos mejor la profundidad con dos ojos que con uno? (233)
- ¿Por qué la gente no parece achicarse cuando se aleja? (250)

Puede decir con facilidad que este libro se encuentra a unos 45 centímetros de distancia de usted y que, cuando mira la escena circundante, otros objetos se localizan a diferentes distancias que van de la punta de su nariz (o sea, ¡muy cercanos!), a algún otro lugar del cuarto, de la calle o incluso tan lejos como el horizonte mismo, dependiendo de dónde se encuentre. Lo sorprendente de esta habilidad para apreciar las distancias de los objetos es que éstos, y la escena en su conjunto, proyectan una imagen bidimensional en la retina.

En este capítulo describiremos la investigación sobre la percepción de la profundidad y del tamaño de los objetos. Ésta plantea la siguiente pregunta: ¿qué información nos permite percibir la profundidad y el tamaño de los objetos en el ambiente? Empezamos con el análisis sobre la percepción de la profundidad y más adelante consideraremos la percepción y las ilusiones del tamaño.

Podemos apreciar el problema de percibir la profundidad con base en información bidimensional en

la retina si nos enfocamos en dos puntos C y L en la retina, mostrados en la figura 7.1. Estos puntos representan las áreas de la retina donde se reflejan los rayos de luz del árbol cercano (C) y de la casa que está a lo lejos (L). Si miramos estos lugares en la retina, no podemos saber la distancia que la luz ha viajado para llegar a los puntos C y L. Hasta donde sabemos, la luz que estimula cualquier punto de la retina podría provenir de una distancia de 30 centímetros o de una estrella distante. Es claro que necesitamos ampliar nuestra visión más allá de los puntos aislados en la retina para determinar la localización de los objetos en el espacio.

Cuando ampliamos nuestra visión de los dos puntos aislados en la imagen retiniana completa, aumentamos la cantidad de información de la que disponemos ya que ahora podemos ver las imágenes de la casa y del árbol. Sin embargo, dado que esta imagen es bidimensional, necesitamos todavía explicar cómo obtenemos la percepción tridimensional de la escena a partir de la imagen plana en la retina. Los investigadores han abordado este problema tratando de descubrir el tipo de información contenida en la imagen bidimensional que nos permite percibir la profundidad de la escena. Esto se conoce como la *teoría de las claves* de la percepción de la profundidad.

La **teoría de las claves** de la percepción de la profundidad se ocupa de identificar la información de la imagen en la retina que corresponde a la profundidad de las escenas. Por ejemplo, si un objeto cubre parte de otro, como el árbol del primer plano en la figura 7.1 cubre parte de la casa, el objeto semicubierto debe estar a mayor distancia que el que lo cubre. Esta situación, llamada oclusión, es una señal o clave de que un objeto está frente a otro. De acuerdo con la **teoría de las claves**, aprendemos la relación entre esta clave y la profundidad por medio de nuestra experiencia con el entorno. Una vez aprendida, la asociación entre las claves particulares y la profundidad se vuelve automática y, cada vez que encontramos estas claves de profundidad, experimentamos el mundo en tres dimensiones. Se han identificado varias claves que indican la profundidad de la escena, las cuales se dividen en los siguientes grupos:

1. Las *claves oculomotrices* se basan en nuestra capacidad de sentir la posición de nuestros ojos y la tensión de los músculos oculares.
2. Las *claves monoculares* son las que pueden funcionar con un ojo.
3. Las *claves binoculares*, son las que dependen de los dos ojos.

Claves oculomotrices

Las **claves oculomotrices** son creadas por 1) la **convergencia**, es decir, el movimiento hacia adentro de los ojos que ocurre cuando vemos un objeto cercano, y 2) la **acomodación**, el cambio en la forma del cristalino que ocurre cuando enfocamos los objetos a

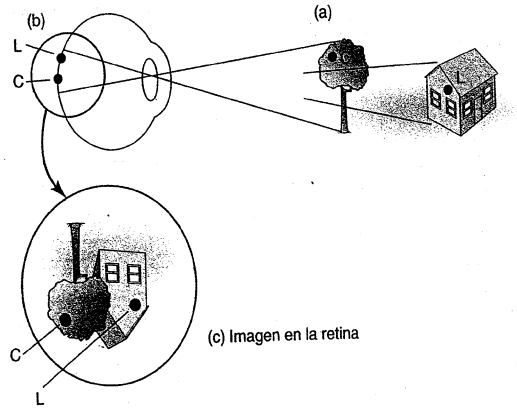


Figura 7.1
(a) La casa está más lejos que el árbol, pero (b) las imágenes de los puntos L sobre la casa y C sobre el árbol caen en la superficie bidimensional de la retina, por lo que (c) estos dos puntos, considerados por sí mismos, no nos revelan las distancias de la casa y del árbol.

diferentes distancias. La idea que subyace a estas claves es que podemos sentir el movimiento hacia adentro de los ojos que ocurre cuando convergen para mirar un objeto cercano, así como la tensión de los músculos del ojo, los cuales cambian la forma del cristalino para que pueda enfocarse en un objeto cercano. Usted puede apreciar las sensaciones en sus ojos asociadas con la convergencia y la acomodación mediante la siguiente demostración

DEMOSTRACIÓN

Sensaciones en los ojos

Con el brazo extendido, mire su dedo índice. Luego, acérquelo lentamente a su nariz y advierta las sensaciones en sus ojos conforme éstos se mueven hacia adentro, así como el aumento de tensión en ellos. ●

Las sensaciones que experimentó al acercar el dedo se deben a 1) el cambio en el **ángulo de convergencia** que se produce cuando los músculos oculares hacen que los ojos miren hacia adentro, como en la figura 7.2a, y 2) el cambio en la forma del cristalino, que se produce cuando el ojo se acomoda para ver los objetos cercanos (véase figura 2.9). Si aleja el dedo, el cristalino se aplana y los ojos se separan de la nariz hasta que miran en línea recta, como en la figura 7.2b. La convergencia y la acomodación indican cuando un objeto se encuentra cercano y son útiles hasta la distancia aproximada de un brazo. La convergencia es la más efectiva de las dos (Cutting y Vishton, 1995; Mon-Williams y Tresilian, 1999; Tresilian *et al.*, 1999).

Claves monoculares

Las claves monoculares trabajan con un solo ojo. Incluyen la acomodación, que describimos bajo el rubro de las claves oculomotrices; las claves pictóricas, es decir, la información sobre la profundidad que puede representarse en una imagen bidimensional; y las claves basadas en el movimiento, las cuales toman en cuenta la información sobre la profundidad creada por el movimiento.

Claves pictóricas

Las **claves pictóricas** son las fuentes de información sobre la profundidad que es posible plasmar en una imagen, como las ilustraciones de este libro o las imágenes que se forman en la retina.

Oclusión Ya explicamos la clave de profundidad de la **oclusión**. Cuando un objeto oculta completa o parcialmente a otro, este último se ve más lejano. Observe que la oclusión no ofrece información acerca de la

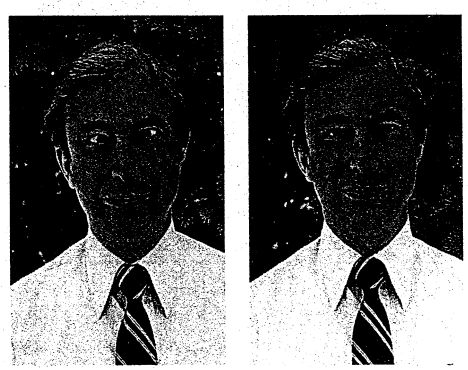


Figura 7.2
(a) La convergencia de los ojos ocurre cuando miramos algo a una distancia muy cercana. (b) Los ojos miran hacia el frente cuando vemos algo a la distancia.

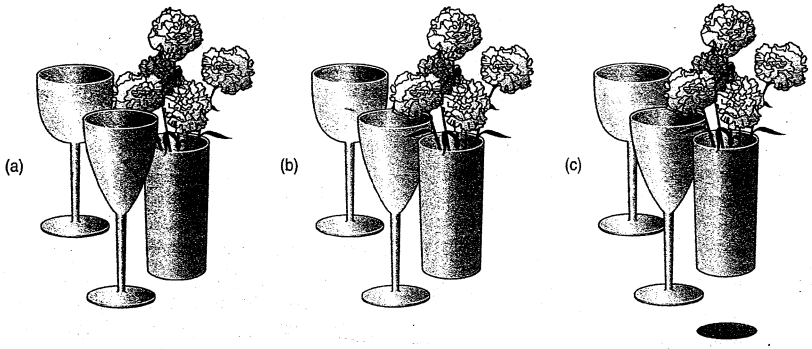


Figura 7.3
(a) La oclusión indica que la copa afilada está enfrente de la copa redonda y del florero. (b) En este caso, la oclusión indica que el florero está enfrente de la copa afilada. Sin embargo, la altura relativa indica lo contrario. (c) La sombra bajo el florero proporciona información adicional sobre su posición en el espacio, lo cual contribuye a aclarar la confusión.

distancia absoluta del objeto, sino que indica la distancia relativa: sabemos que el objeto que está semioculto se encuentra más lejos que el otro, pero ignoramos a qué distancia se halla.

La ilustración de la figura 7.3a muestra la oclusión. En ella podemos ver que la copa afilada está enfrente de la copa redonda y del florero. Sin embargo, a partir únicamente de la información de la oclusión es difícil saber con exactitud qué tan alejados están estos objetos.

Altura relativa Además de notar la superposición de los objetos en la figura 7.3a, también es posible observar que los que tienen las bases más altas se ven más alejados. Ésta es la clave de la **altura relativa**. Los objetos cuyas bases aparecen más arriba en el campo visual parecen estar más lejos. Con base en la altura relativa podemos juzgar que la copa redonda está más lejos que el florero. De manera similar, de los tres hombres en la figura 7.4, aquellos cuyos pies están más altos parecen estar más lejos. Pero observe que las nubes que se encuentran más abajo parecen más distantes. Así, los objetos que están por encima del horizonte parecen más lejanos si se encuentran más abajo en el campo de visión.

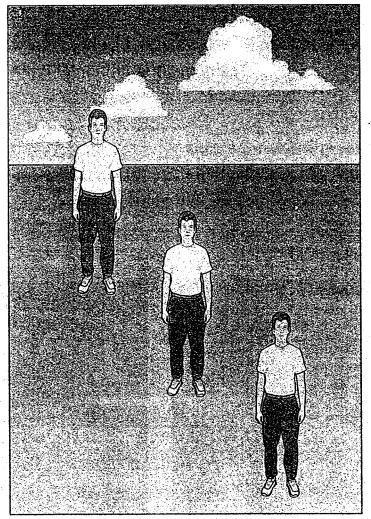


Figura 7.4
Altura relativa. En igualdad de circunstancias, los objetos bajo el horizonte que están más arriba en el campo visual se ven más alejados. Los objetos por encima del horizonte que se muestran en las partes bajas del campo visual se ven más distantes.

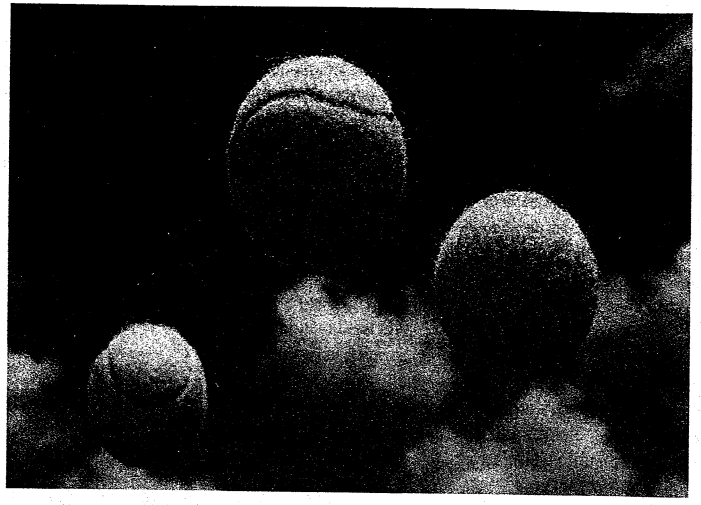


Figura 7.5
Percibimos las distancias relativas de estas tres pelotas de tenis con base en su tamaño relativo en el campo visual.

Sombras Las sombras proyectadas por los objetos proporcionan información concerniente a su localización. Por ejemplo, considere la figura 7.3b. Al cambiar la oclusión de forma que ahora el florero oculte a la copa afilada, creamos una imagen confusa. En la figura 7.3 a, tanto la oclusión como la altura relativa indican que el florero está más lejos que la copa afilada, pero ahora la oclusión indica que éste está más cerca y la altura relativa que está más lejos. Quizá el florero está enfrente de la copa, pero está flotando en el aire. La adición de la sombra en la figura 7.3c indica que éste es, en efecto, el caso. La sombra indica en qué parte del espacio flota el florero y esto ayuda a localizar el objeto en la profundidad (Mamassian, Knill y Kersten, 1998).

Tamaño relativo Si dos objetos tienen el mismo tamaño, el más alejado cubrirá menos espacio del campo visual que el más cercano. Usamos la clave del **tamaño relativo** para decir que la pelota de tenis en la parte inferior izquierda de la figura 7.5 está más lejos que las otras dos y que la que está en el centro está ligeramente más proxima que la de la derecha. Esta percepción se basa en nuestra suposición de que las tres pelotas de tenis son del mismo tamaño.

Tamaño familiar Mire las monedas de la figura 7.6. Si fueran monedas reales de 10, 25 y 50 centavos de dólar respectivamente, ¿cuál diría que está más cerca? Si su conocimiento sobre el tamaño relativo de estas denominaciones influye en su decisión, lo más probable es que conteste que la moneda de 10 centavos. En tal caso, la clave del **tamaño familiar** incide en su evaluación de la profundidad. Un experimento de William Epstein (1965) muestra que, en ciertas condiciones, nuestros conocimientos sobre el tamaño de los objetos influyen en nuestra percepción de su distancia. Los estímulos del experimento de Epstein



Figura 7.6
Dibujos de los estímulos del experimento sobre el tamaño familiar de Epstein (1965). Los estímulos eran en realidad fotografías del mismo tamaño de una moneda de 25 centavos de dólar.

eran fotografías del mismo tamaño de monedas de 10, 25 y 50 centavos de dólar, colocadas a una misma distancia del observador. Para crear la ilusión de que se trataba de monedas reales, Epstein dispuso las fotografías en un cuarto en penumbra, las iluminó con un proyector y pidió a los sujetos que las vieran con un ojo.

Cuando los observadores juzgaron la distancia de las fotografías de las monedas, calcularon que la de 10 estaba más cerca, la de 25 más alejada y que la de 50 era la más lejana. El conocimiento de los observadores sobre los tamaños reales de las monedas de 10, 25 y 50 centavos influyó en sus cálculos. Sin embargo, el resultado no era el mismo cuando veían las fotografías con los dos ojos, porque esto les proporcionaba información acerca de que las monedas estaban a la misma distancia. Por lo tanto, la clave del tamaño familiar es más eficaz cuando falta otra información acerca de la profundidad (véase también Coltheart, 1970; Schiffman, 1967).

Perspectiva atmosférica La **perspectiva atmosférica** hace que veamos los objetos distantes menos definidos porque los observamos a través del aire, el cual contiene partículas diminutas de polvo, gotitas de agua y varias formas de contaminación. Entre más lejanos estén los objetos, es necesario verlos a través de más aire y partículas, por lo que los objetos más distantes aparecen menos definidos que los cercanos. La figura 7.7 ilustra la perspectiva atmosférica. Las montañas en el primer plano parecen mucho más definidas que las montañas brumosas del fondo.

Si en lugar de ver estas montañas estuviéramos en la Luna, donde no hay atmósfera y, por ende, tampoco perspectiva atmosférica, los cráteres lejanos se verían tan nítidos como los cercanos. No obstante, en la Tierra hay perspectiva atmosférica, cuyo cantidad precisa depende del estado de la atmósfera (véase también la lámina a color 3.2).

Perspectiva lineal El término de *perspectiva lineal* se utiliza para referirse tanto a una **técnica de dibujo** como a una clave de profundidad. La técnica de dibujo denominada **perspectiva lineal** fue descrita inicialmente en 1435 por Leon Battista Alberti en su libro *De Pictura*. El libro de Alberti explica un método geométrico para dibujar una obra con perspectiva lineal (véase Hagen, 1979, 1986; Kemp, 1989; Kubovy, 1986; White, 1968).



Figura 7.7
Esta fotografía de las montañas de China es un ejemplo excelente de perspectiva atmosférica. Las montañas se ven menos definidas conforme aumenta la distancia.

Otra técnica para crear pinturas en perspectiva, llamada **ventana de Alberti**, permite que cualquier persona pueda dibujar en perspectiva. Para crear su propia ventana de Alberti, basta conseguir una superficie transparente, como un vidrio o un plástico rígido; entonces, teniendo cuidado de no mover la cabeza, trace los contornos de la escena en la superficie. Es el método que emplea el pintor de la figura 7.8, pero en lugar de dibujar sobre la ventana, le colocó a ésta una retícula para poder transferir la vista al lienzo. El resultado es una pintura en perspectiva lineal que duplica las claves pictóricas de profundidad en la escena y, por ende, crea la impresión de profundidad en la tela. Otra manera de hacer una pintura en perspectiva consiste en tomar una fotografía. El sistema óptico de la cámara realiza básicamente lo mismo que la ventana de Alberti e imprime sobre una película la imagen en perspectiva.



Figura 7.8
Este pintor hace un cuadro en perspectiva con el método de la ventana de Alberti.

La clave de profundidad de la perspectiva lineal es la convergencia perceptual de las líneas paralelas en la escena a medida que se incrementa la distancia (figura 7.9). A mayor distancia, mayor es la convergencia, hasta que las líneas se unen en el punto de fuga en el infinito (¡mucho muy lejos!). La convergencia que vemos en las pinturas en perspectiva ocurre también en nuestro medio, pues todos hemos observado alguna vez cómo las vías del ferrocarril parecen convergir en la distancia.

Gradiente de textura Otra fuente de información acerca de la profundidad es el **gradiente de textura**: los elementos igualmente separados en una escena parecen cada vez más cercanos conforme la distancia aumenta, como las baldosas en el piso de la figura 7.9. (recuerde que en concordancia con la clave del tamaño relativo, los objetos distantes se ven más pequeños, que es justo lo que ocurre con los elementos lejanos en el gradiente de textura.) Los gradientes de textura son un ejemplo de información de la profundidad localizada en el "suelo", o sea, en la superficie sobre la que descansan los objetos. Las investigaciones han demostrado que la eliminación del suelo disminuye nuestra capacidad para percibir la profundidad. Así, los observadores sobreestiman la distancia de un objeto si lo observan a través de un hueco, pero realizan una estimación precisa de la distancia si el suelo está presente (figura 7.10; Sinai, Ooi y He, 1998).

Claves producidas por el movimiento

Todas las claves que hemos visto hasta aquí operan si el observador está inmóvil. Sin embargo, cuando decidimos dar un paseo surgen claves nuevas que acentúan nuestra percepción de la profundidad. Hermann von Helmholtz (1866/1911) refirió la siguiente situación en la que el movimiento refuerza la percepción de la profundidad:

> Digamos que una persona está parada en medio de un bosque de árboles tupidos, donde es imposible



Figura 7.9
La anunciación (atribuida a Romano). Éste es un ejemplo de una pintura trazada en perspectiva de forma que las líneas paralelas de la escena convergerían en un punto de fuga si se extendieran en la distancia.

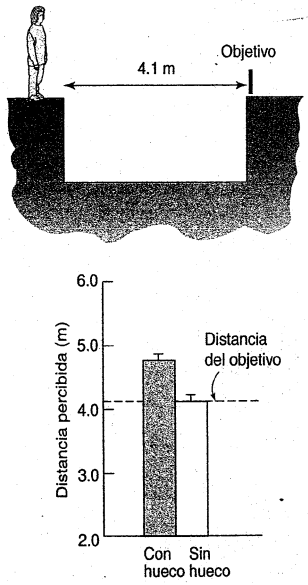


Figura 7.10
Los observadores subestiman las distancias vistas a través de un hueco, en comparación con la misma distancia vista a través del suelo. Esto podría deberse en parte a la pérdida de información que el suelo proporciona. (Adaptado de Sinai *et al.*, 1998).

> que distinga, sino de forma vaga y aproximada, entre el follaje y las ramas que lo rodean, aquello que forma parte de un árbol y de otro [...] Sin embargo, en cuanto empieza a avanzar, todo se va desenmarañando y de inmediato percibe las partes que conforman el bosque y las relaciones recíprocas que mantienen en el espacio. [p. 296]

Vamos a describir dos **claves producidas por el movimiento:** 1) el paralaje del movimiento y 2) la supresión y el acrecentamiento.

Paralaje del movimiento Al profundizar en el efecto del movimiento en la percepción de la profundidad, Helmholtz (1866/ 1911) describió cómo los objetos cercanos parecen quedarse atrás rápidamente cuando avanzamos, en tanto que los distantes parecen moverse con mayor lentitud. Este efecto es aún más notable cuando miramos por las ventanas laterales de un auto o de un tren en marcha. Los objetos próximos se aceleran al grado de volverse borrosos, mientras que el movimiento de los que están en el horizonte apenas se advierte. Esta diferencia en la velocidad de movimiento de los objetos cercanos y los lejanos se llama **paralaje del movimiento** y nos sirve como clave para percibir su profundidad con base en la velocidad a la que se desplazan cuando nos movemos. Los objetos lejanos se mueven con lentitud y los cercanos con rapidez.

Podemos entender el origen del paralaje del movimiento si observamos el ojo de la figura 7.11. En ella

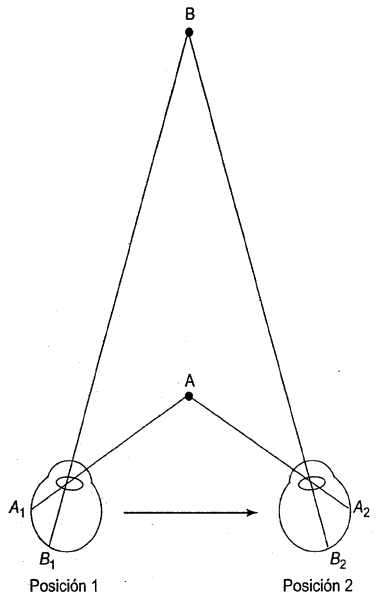


Figura 7.11
Un ojo que se mueve de izquierda a derecha muestra el cambio de posición de las imágenes en la retina de dos objetos (A y B) a causa de este desplazamiento. Observe que la imagen del objeto cercano *A* se mueve más en la retina que la imagen del objeto distante *B*.

se muestra lo que sucede con las imágenes de dos objetos, uno cercano A y otro distante *B* cuando el ojo se mueve del punto 1 al punto 2. Cuando el ojo está en el punto 1, la imagen del objeto *A* está en A_1 en la retina; cuando el ojo se mueve al punto 2, la imagen se traslada por toda la retina hasta A_2. Por su parte, la imagen del objeto *B* apenas se desliza en la retina de B_1 a B_2. En relación a la percepción, esto último significa que, conforme un observador se mueve de izquierda a derecha, los objetos cercanos recorren una gran distancia en la retina y por tal motivo se mueven rápidamente a través del campo visual del observador; pero la distancia que cubre el objeto lejano es mucho menor y, por tanto, su movimiento es mucho más lento en el campo visual.

Más adelante, cuando consideremos la manera en que diferentes especies perciben la profundidad, veremos que, para muchos animales, el paralaje del movimiento constituye una de las fuentes de información más importantes sobre la profundidad. La información proporcionada por el paralaje del movimiento ha sido empleada también para permitir que los robots mecánicos determinen la distancia a la que están de los obstáculos cuando se desplazan por el ambiente (Srivinisan *et al.*, 1997). Asimismo, se usa frecuentemente para crear impresiones de profundidad en las caricaturas y los juegos de video.

Supresión y acrecentamiento Cuando dos superficies se encuentran a diferentes distancias, como en la figura 7.12a, cualquier desplazamiento lateral del observador hace que parezcan moverse una en relación con la otra. Cuando el observador se desplaza en una dirección, la superficie posterior es cubierta, o **suprimida**, por la anterior (figura 7.12b); cuando se mueve en la dirección contraria, la superficie posterior es descubierta, o **acrecentada** (figura 7.12c). Estas claves, relacionadas con el paralaje del movimiento y la superposición, puesto que se presentan cuando extensiones superpuestas parecen moverse unas en relación con las otras, son muy eficaces para detectar la profundidad de los bordes (Kaplan, 1969).

Claves binoculares de profundidad

Las **claves binoculares** de profundidad dependen de ambos ojos. La convergencia de los ojos, la cual estudiamos como una clave oculomotriz, también puede clasificarse como una clave binocular debido a que el ángulo de convergencia entre los ojos especifica la profundidad. En este caso nos concentraremos en la clave de profundidad de la disparidad binocular, la cual se basa en el hecho de que vemos dos escenas ligeramente diferentes del mundo porque los ojos del adulto promedio se encuentran separados por 6 cm y, por ende, ven el mundo desde posiciones diferentes.

Disparidad binocular y estereopsia

La creación de la percepción de la profundidad basada en la disparidad binocular implica dos etapas. Primero se determina la **disparidad binocular,** o sea, la diferencia en las imágenes de los dos ojos, y luego

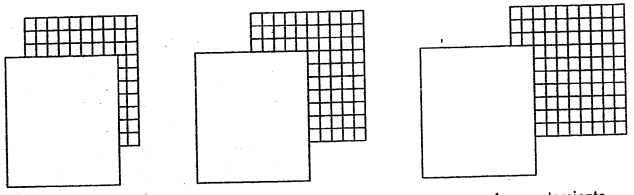


Figura 7.12
La supresión y el acrecentamiento ocurren cuando el observador se mueve en una dirección que no es perpendicular a dos superficies que se encuentran a profundidades distintas. Si, por ejemplo, el observador percibe las dos superficies de (a) y se desplaza entonces a la izquierda, tiene lugar una supresión, pues el objeto que está al frente cubre más al objeto que se encuentra atrás, como se muestra en (b). Si el observador comienza en (a) y se mueve a la derecha, hay un acrecentamiento debido a que el objeto de enfrente cubre menos al que está detrás, como se muestra en (c). Haga la prueba con dos objetos.

esta diferencia se transforma en la percepción de la profundidad. Esta percepción derivada de la información proporcionada por la disparidad binocular se denomina **estereopsia** (figura 7.13). Empecemos por la primera etapa de este proceso, es decir, la especificación de las diferencias en las imágenes de los ojos izquierdo y derecho que crean disparidad. Puede apreciar esta diferencia mediante la siguiente demostración.

DEMOSTRACIÓN

Dos ojos, dos puntos de vista

Sostenga sus dedos índices frente a usted, en sentido vertical, a unos 15 centímetros de su rostro y separados por unos dos centímetros y medio. Cierre el ojo derecho y posicione sus dedos de forma que pueda ver entre ellos algún objeto que esté a 30 centímetros de distancia o más de usted (figura 7.14a). Luego, cierre el ojo izquierdo, abra el derecho y observe que sus dedos parecen haberse movido a la izquierda, de modo que ya no puede ver el objeto entre ellos (figura 7.14b). Estas dos percepciones reflejan las escenas diferentes que se proyectan en su retina izquierda y derecha (figuras 7.14c y 7.14d). ●

El hecho de que cada ojo tenga una visión distinta del mundo sirvió al físico Charles Wheatstone (1802-1875) para inventar el **estereoscopio**, un aparato que produce una ilusión convincente de profundidad con dos imágenes ligeramente diferentes. El instrumento, que fue muy popular en el siglo XIX y que reapareció con la forma moderna del View Master, exhibe dos fotografías tomadas con una cámara que cuenta con dos lentes separadas por la misma distancia a la que se encuentran separados los ojos. El resultado son dos escenas apenas diferentes, como las que se muestran en la figura 7.15. El estereoscopio presenta la imagen de la izquierda al ojo izquierdo y la otra al derecho; así se combinan y crean una percepción tridimensional convincente de la escena.

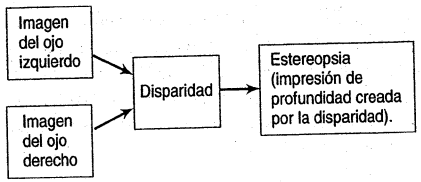


Figura 7.13
Las imágenes del ojo izquierdo y del derecho crean la disparidad, mientras que la estereopsia ocurre cuando la disparidad crea una impresión de profundidad.

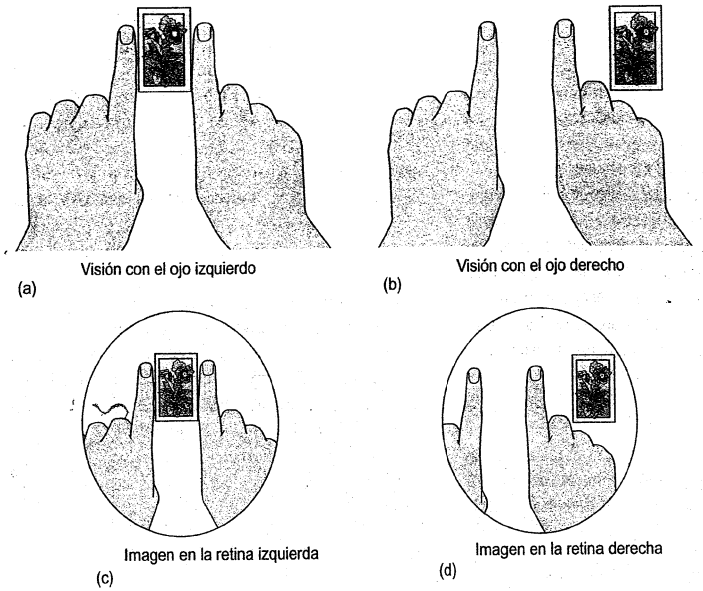


Figura 7.14
Escenas (a y b) que percibe el observador e imágenes en la retina (c y d) para la demostración. Note que las imágenes deberían estar invertidas en la retina, pero aquí se muestran derechas en aras de la claridad. Vea las instrucciones en el texto.



Figura 7.15
Fotografía estereoscópica que muestra al ganador de la Tour de France, Greg LeMond, en una carrera ciclista en Ohio en 1989. La imagen de la izquierda es la visión del ojo izquierdo, mientras que la derecha corresponde al otro ojo. En principio, ambas imágenes parecen idénticas, pero una revisión más cuidadosa revela diferencias en las dos escenas. Por ejemplo, compare la distancia entre el casco de LeMond y el hombre que se ve sobre su hombro. Estos desplazamientos originan la disparidad binocular cuando un estereoscopio presenta ambas escenas a cada ojo por separado, por lo que experimentamos una atractiva percepción de profundidad. (Estereograma de Mike Chikiris, Pittsburgh Stereogram Company, Pittsburgh, 1990.)

DEMOSTRACIÓN

Profundidad binocular en una imagen sin estereoscopio

Coloque verticalmente (es decir, a lo largo) una tarjeta de 10 por 15 centímetros entre las gradas de la figura 7.16 y coloque la nariz contra la tarjeta de modo que vea el dibujo de la izquierda sólo con el ojo izquierdo y el de la derecha sólo con el derecho (parpadee para confirmar la separación). En seguida, relájese y espere a que los dibujos se fundan. Cuando compongan una sola imagen, deberá ver las gradas en profundidad, justo como las vería a través de un estereoscopio. ●

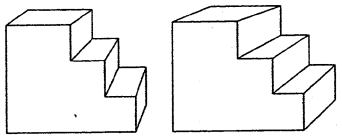


Figura 7.16
Busque en el texto las instrucciones para mirar las gradas.

El principio del estereoscopio es el mismo de las películas en tercera dimensión. Para presentar imágenes distintas al ojo izquierdo y al derecho, el filme contiene dos tomas ligeramente diferentes que mediante unas gafas especiales se separan en las imágenes del ojo izquierdo y derecho (figura 7.17). La separación de imágenes se basa en las diferencias de color, en cuyo caso las gafas tienen un aro verde y otro rojo, o bien en las diferencias en relación a una propiedad llamada polarización, en cuyo caso las gafas admiten la luz que se polariza en direcciones diversas.



Figura 7.17
Fotografía de un cine en los años cincuenta, época en que se introdujeron las películas tridimensionales. Las gafas crean imágenes diferentes en los ojos izquierdo y derecho, y la disparidad que originan produce una impresión convincente de profundidad.

Mirar por el estereoscopio muestra que, cuando los ojos reciben imágenes ligeramente diferentes de la misma escena, experimentamos una impresión de profundidad. Wheatstone se dio cuenta de ello y acuñó el término *estereopsia* para referirse a dicha impresión provocada por el ligero desplazamiento de las dos imágenes en la retina. Pero, ¿por qué las diferencias entre estas imágenes en las dos retinas causa la estereopsia? Para poder contestar, tenemos que presentar el concepto de puntos retinianos correspondientes.

Puntos retinianos correspondientes

A cada punto en una retina le corresponde un punto en la otra. Los **puntos retinianos correspondientes** son los sitios de cada retina que se conectan a los mismos lugares de la corteza visual. Para ubicar estos puntos de manera aproximada, localizamos el sitio donde se podrían superponer si pudiéramos deslizar una retina sobre la otra. En la figura 7.18, vemos que las dos fóveas, F y F', caen en puntos correspondientes y que lo mismo ocurre con los puntos A y A' y B y B'.

Para aplicar nuestros conocimientos sobre los puntos correspondientes a la percepción de la profundidad, imaginemos que la salvavidas de la figura 7.19 mira directamente a Rafael, por lo que la imagen de éste cae en sus fóveas (F y F'), que son puntos correspondientes. Ahora bien, Rafael no es la única persona cuya imagen incide en puntos correspondientes.

Hay un círculo imaginario llamado **horóptero** que pasa por el punto de fijación (figura 7.20). La imagen de cualquier objeto que se encuentre en el círculo

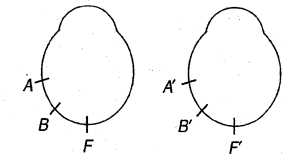


Figura 7.18
Puntos correspondientes en las dos retinas. Para determinarlos, imagine que un ojo se desliza sobre el otro.

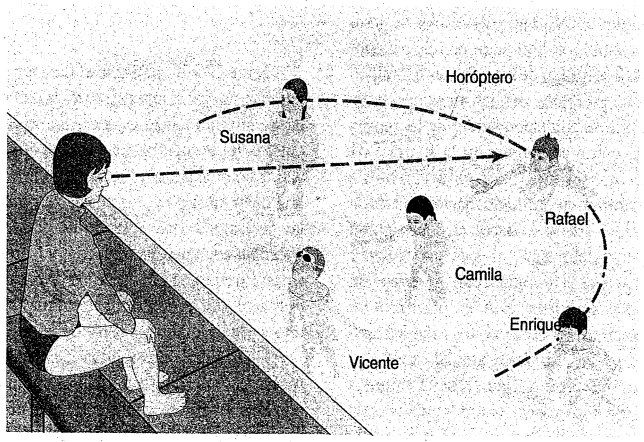


Figura 7.19
Cuando la salvavidas mira a Rafael, las imágenes de éste, de Susana y de Enrique quedan situadas en el horóptero señalado por la curva punteada. Así, las imágenes de Rafael, Susana y Enrique caen en puntos correspondientes en las retinas de la salvavidas. Las imágenes de los otros nadadores caen en puntos no correspondientes.

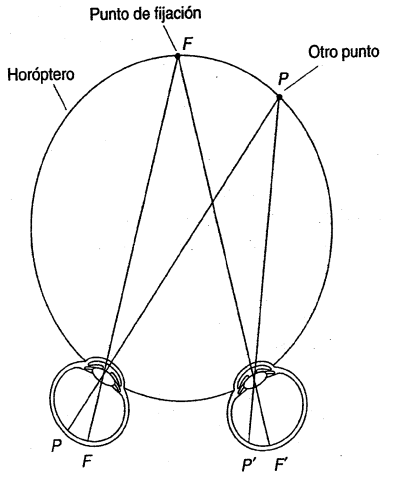


Figura 7.20
Horóptero que muestra el lugar en que dos de sus puntos, *F* y *P*, caen en los puntos correspondientes de la retina *F* y *F′* y *P* y *P′*. (Tomado de Gillam, 1995.)

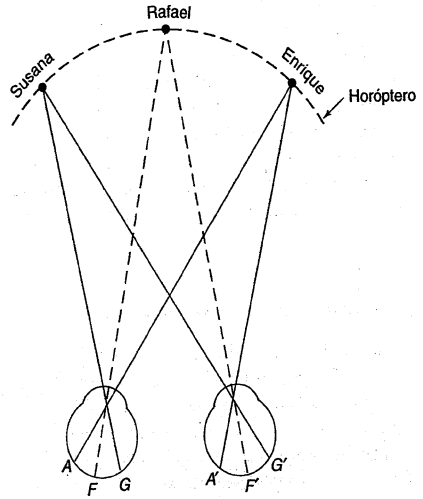


Figura 7.21
¿Qué sucede con las imágenes de Susana, Rafael y Enrique en los ojos de la salvavidas? La imagen de Susana cae en los puntos correspondientes G y G′; la de Rafael cae en las fóveas *F* y *F′* (que son puntos correspondientes), y la imagen de Enrique cae en los puntos correspondientes *A* y *A′*.

incide en los puntos correspondientes de las dos retinas. En nuestro ejemplo, el horóptero no sólo pasa por la cabeza de Rafael (el punto de fijación), sino también por las de Enrique y Susana. Así, las imágenes de estos dos caen en puntos correspondientes de las retinas de la salvavidas, como se aprecia en la figura 7.21 (esta situación ocurre solamente si la salvavidas mira a Rafael, pues al cambiar su punto de fijación se crearía un nuevo horóptero que pasaría por el nuevo punto de fijación).

¿Qué tiene que ver el horóptero con la percepción de la profundidad? A fin de responder, pensemos en qué parte de las retinas de la salvavidas caen las imágenes de Camila y Vicente. Como sus cabezas no están dentro del horóptero, sus imágenes caen en **puntos no correspondientes (dispares)**, como se indica en la figura 7.22. Por ejemplo, la imagen de Camila incide en los puntos dispares *B* y *G′* (advierta que si deslizáramos las retinas una sobre otra, estos puntos no se superpondrían). El punto correspondiente de *B* se localiza, en efecto, en *B′* y lejos de *G′*.

Entre *G′* y *B′* se genera el llamado **ángulo de disparidad**, así que el argumento de la percepción binocular de la profundidad es que entre más lejos estén los objetos del horóptero, mayor es el ángulo de disparidad. Esto se aclara al observar las imágenes de Vicente que caen en *A* y *H′*, las cuales son más dispares que las de Camila. Así, el grado de disparidad indica la distancia a la que están Vicente y Camila de la salvavidas. Puesto que el ángulo de disparidad de Vicente es mayor que el de Camila, está más lejos del horóptero y por lo tanto más cerca de la salvavidas.

Cuando los objetos están localizados frente al horóptero, como Camila y Vicente, sus imágenes se desplazan a los lados de ambas retinas, de lo que resulta una **disparidad cruzada**. Cuando los objetos están detrás del horóptero, como en la figura 7.23, sus imágenes se mueven hacia adentro en las retinas y crean una condición llamada **disparidad no cruzada**. Entre más atrás del horóptero se encuentre un objeto, más se

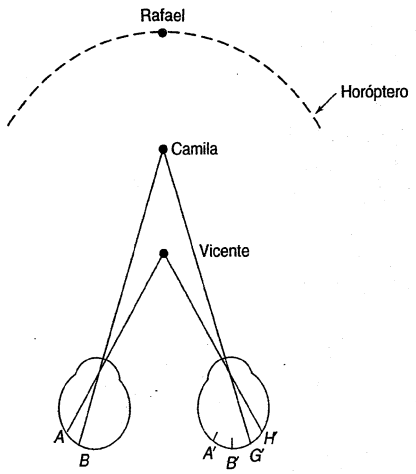


Figura 7.22
¿Qué ocurre con las imágenes de Camila y Vicente en los ojos de la salvavidas? Puesto que ellos no están dentro del horóptero, sus imágenes caen en puntos no correspondientes.

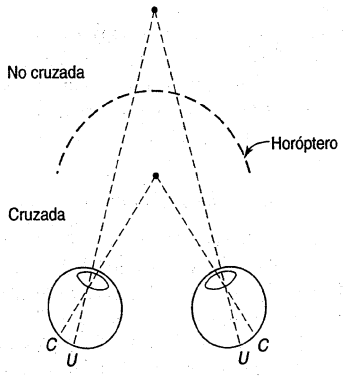


Figura 7.23
La disparidad cruzada ocurre en los objetos que están frente al horóptero; la no cruzada, en los que se encuentran detrás. Observe que cuando los objetos se alejan, sus imágenes se mueven hacia adentro, es decir, hacia la nariz.

desplaza su imagen hacia adentro en la retina y mayor es la disparidad. Así, la disparidad cruzada señala que un objeto está más cerca que el horóptero, en tanto que la disparidad no cruzada revela que está más lejos (a fin de reconocer qué disparidad es cruzada y cuál no cruzada, recuerde que tiene que cruzar los ojos para ver los objetos conforme se acercan y que los objetos cercanos generan la disparidad cruzada).

Hemos visto que la información de disparidad contenida en las imágenes de las retinas indica la distancia de los objetos desde donde los vemos. Cuando miramos por un estereoscopio u observamos una escena del mundo, las visiones que tenemos con el ojo izquierdo y con el derecho crean una disparidad de la que procede la impresión de profundidad que llamamos estereopsia (figura 7.13).

Aunque nuestra conclusión de que la disparidad genera la estereopsia parece razonable, nuestra demostración de que percibimos la profundidad cuando se presentan dos escenas ligeramente desplazadas en el ojo izquierdo y el derecho no prueba que la profundidad que vemos se deba a la disparidad. Para entenderlo hay que advertir que las imágenes, como la de la figura 7.15, suelen tener otras claves de profundidad, como por ejemplo la oclusión o el tamaño relativo, que también contribuyen a nuestra percepción de la profundidad. ¿Cómo descubrir si esta percepción se debe a la disparidad, a las claves pictóricas o a una combinación de ambas? Para responder, Bela Julesz concibió un estímulo sin claves pictóricas, el *estereograma de puntos aleatorios*.

Estereograma de puntos aleatorios

Con la creación de imágenes estereoscópicas de diseños de puntos aleatorios, Julesz (1971) mostró que es posible percibir la profundidad en representaciones visuales que no tienen otra información más que la disparidad. En la figura 7.24 se aprecian dos de estos diseños que conforman un **estereograma de puntos aleatorios**. Para realizarlos, primero se generaron por computadora dos diseños idénticos y luego, en el diseño de la derecha, se desplazó una sección cuadrangular a ese mismo lado. El desplazamiento es demasiado sutil para que se aprecie, pero podemos entender cómo se realiza si mediante los diagramas de la parte inferior. Ahí, los puntos negros se indican con el número cero y con las letras A y X, mientras que los

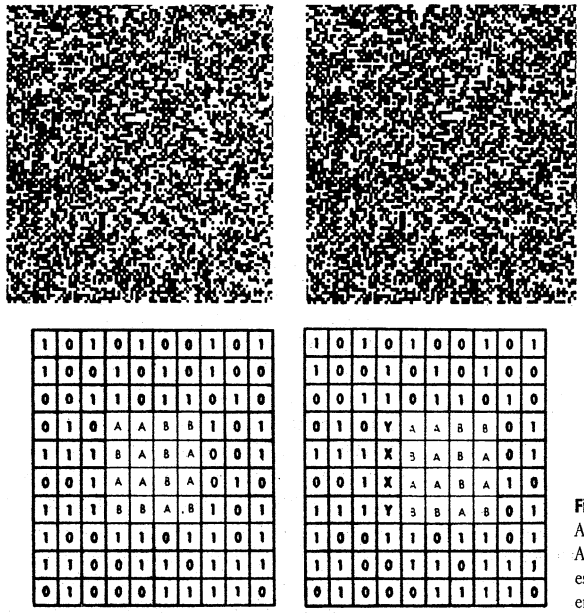


Figura 7.24
Arriba: estereograma de puntos aleatorios. Abajo: el principio de elaboración del estereograma. Véase la explicación en el texto.

puntos blancos están señalados con el número uno y las letras *B* y *Y*. Las letras *A* y *B* indican la sección cuadrangular del desplazamiento en el diseño. Observe que estas letras están desplazadas una unidad a la derecha en el recuadro derecho. Las letras *X* y *Y* marcan las partes que el desplazamiento descubrió y que hay que llenar con más puntos negros y blancos para completar el diseño.

El efecto de este tipo de desplazamiento de una sección del diseño genera una disparidad. Cuando se presentan los dos diseños a los ojos izquierdo y derecho en el estereoscopio, percibimos un pequeño cuadro que flota sobre el fondo. Como la disparidad binocular es la única información de los estereogramas sobre la profundidad, la sola disparidad es la causa de la percepción de la profundidad.

Los experimentos psicofísicos, en particular los que emplean los estereogramas de puntos aleatorios de Julesz, han demostrado que la disparidad retiniana da lugar a la percepción de la profundidad. Pero, ¿cómo se traduce esta información de disparidad en la retina en información de profundidad en el cerebro? Varios investigadores han demostrado que las neuronas de la corteza visual del gato y el mono responden a grados específicos de disparidad.

Información de disparidad en el cerebro

En la corteza estriada (V1) existen células denominadas **células binoculares de profundidad** o **detectores de disparidad** porque responden mejor a estímulos que caen en puntos separados por un ángulo de disparidad específico en las dos retinas (Barlow, Blakemore y Pettigrew, 1967; Hubel y Wiesel, 1970). En la figura 7.25 se muestra el principio que subyace a estas células. La figura 7.25a muestra el ojo de una persona cuando mira un objeto en *P*. Como la persona está mirando directamente a *P*, su imagen cae en las fóveas de los dos ojos y, por ende, estimula puntos correspondientes. La imagen del objeto *Q* cae en la fóvea

del ojo izquierdo pero no en la fóvea del derecho. Por consiguiente, la imagen del objeto *Q* cae en puntos no correspondientes.

La figura 7.25b y c muestra dos **células binoculares de profundidad**. La figura 7.25b muestra una neurona que responde a la estimulación simultánea de los puntos *P* y *P'*. Como *P* y *P'* son puntos correspondientes, no hay disparidad entre ellos, por lo que esta

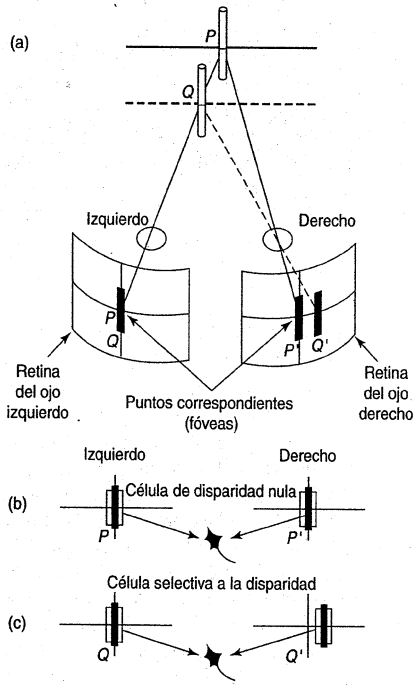


Figura 7.25
(a) La imagen de *P* cae en puntos correspondientes porque la persona la está mirando. La imagen de *Q* cae en puntos no correspondientes. (b) Una neurona de disparidad nula dispara las imágenes de *P*, las cuales caen en los puntos correspondientes. (c) Una neurona selectiva a la disparidad responde a las imágenes de *Q* en los puntos no correspondientes. Esta neurona en particular está sintonizada para responder a la cantidad específica de disparidad de *Q*. (Tomado de Ohzawa *et al.*, 1996.)

neurona responde a la **disparidad nula**. La figura 7.25c muestra una neurona que responde cuando se estimulan los puntos no correspondientes *Q* y *Q'*. Esta célula es una **neurona selectiva a la disparidad**.

La figura 7.26 muestra los resultados de un estudio de 272 neuronas de las áreas V1 y V2 de la corteza del gato, donde se observa que algunas neuronas responden a la disparidad nula o cercana a cero y que muchas otras responden a la disparidad cruzada (cerca) o no cruzada (lejos) (Levay y Voigt, 1988; véase también Poggio, 1995). Los investigadores han encontrado también neuronas selectivas a la disparidad a lo largo de la vía dorsal (del "dónde" o "cómo"), en las áreas V2 y TM (Cumming y Parker, 1999; DeAngelis, Cumming y Newsome, 2000; Ohzawa, 1998; Ohzawa *et al.*, 1996; Van Essen y DeYoe, 1995); Asimismo, en la vía ventral (del "qué") se encuentran neuronas involucradas en la profundidad (Tyler, 1990).

¿Las neuronas selectivas de la disparidad causan la estereopsia? Mostrar la existencia de estas neuronas no prueba que tengan relación alguna con la percepción de la profundidad. Para demostrar que en efecto están relacionadas, hay que realizar un experimento

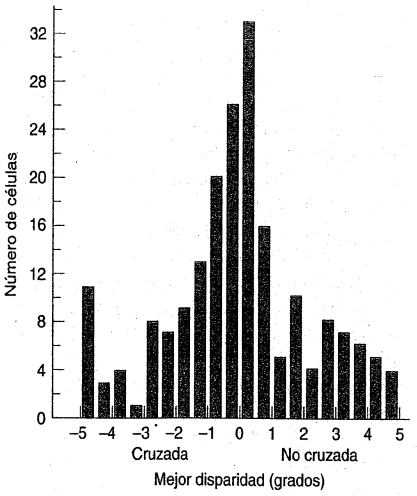


Figura 7.26
Histograma basado en 272 neuronas que muestra el número de células que responden mejor a diferentes ángulos de disparidad. (Tomado de LeVay y Voigt, 1988.)

EXPLORACIÓN EN EL CEREBRO

Estereopsia en el cerebro

¿Qué áreas del cerebro se activan con la estereopsia? Ingrid Kwee y sus colaboradoes (1999) respondieron a esta pregunta mediante el registro, en varios sujetos, de la respuesta IRMf cuando éstos veían pares de imágenes de la circulación cerebral. Los sujetos eran neurocirujanos entrenados en la visión estereoscópica, por lo que podían fusionar estas imágenes para crear una percepción tridimensional de la circulación, justo lo que se le pidió a usted que hiciera con las ilustraciones de las gradas en la demostración *Profundidad binocular en una imagen sin estereoscopio*.

La clave de este experimento es que se utilizaron dos tipos de ilustraciones: 1) un conjunto bidimensional (2-D) que creaba una percepción bidimensional cuando se fusionaban y 2) un conjunto tridimensional (3-D) que creaba una percepción tridimensional cuando se fusionaban. Estas imágenes se veían casi idénticas en condiciones de visión regulares, pero se veían diferentes al fusionarse: el par 2-D parecía bidimensional y el par 3-D, tridimensional. Kwee y sus colaboradores usaron la técnica de sustracción de la IRMf (véase la página 27) para determinar las áreas del cerebro activadas por la estereopsia. Cuando restaron la actividad cerebral causada por la fusión del par 2-D de la actividad producida por la fusión del par 3-D, encontraron activación en la corteza parietal. Esta área se encuentra en la corriente dorsal (del "dónde" o el "cómo"), lo cual tiene sentido, dado que ver a profundidad es importante para localizar en el espacio tanto a los objetos como a nosotros mismos. Además, esta área corresponde a la zona que contiene células binoculares de profundidad en el mono y que a menudo resulta lesionada en el caso de los pacientes que han perdido la visión estereoscópica debido a accidentes o apoplejías (Ptito *et al.*, 1993).

conductual. Randolph Blake y Helmut Hirsch (1975) lo hicieron: criaron gatos para que sólo experimentaran la visión monocular durante sus primeros seis meses de vida. En este lapso, cada tercer día se alternaba su visión de un ojo al otro. Cuando Blake y Hirsch tomaron registros de las neuronas de la corteza, decubrieron que los gatos tenían pocas neuronas binoculares y, cuando los probaron con un método conductual, averiguaron que no podían valerse de la disparidad binocular para percibir la profundidad. Así, Blake y Hirsch mostraron que la estereopsia se elimina al suprimir las neuronas binoculares y confirmaron lo que ya todos sospechaban: las neuronas selectivas de la disparidad la originan. Si se fija la convergencia de algún animal (es decir, que sus ojos miren cierto punto sin moverse), las células que disparan mejor a disparidades diferentes se excitarán con estímulos que se encuentren a diferentes distancias del animal, quien los percibirá de ese modo, es decir, desde diferentes distancias.

Investigaciones recientes han demostrado la conexión entre la disparidad y la percepción de la profundidad de otra manera. Gregory DeAngelis, Bruce Cumming y William Newsome (1998) entrenaron a monos para que indicaran puntos con diferentes profundidades señaladas mediante distintas disparidades. Aprovecharon que las neuronas sensibles a las mismas disparidades tienden a organizarse en racimos en la corteza TM, así que estimularon eléctricamente uno de los racimos. Al hacerlo, encontraron que los monos cambiaban sus juicios de profundidad por la profundidad que resultaba favorecida por las neuronas estimuladas (figura 7.27).

Los resultados del experimento indican que, al parecer, el disparo de estos detectores de disparidad afectaba la percepción de profundidad del mono. Éste es un ejemplo de un experimento en el que se mide la respuesta neuronal y la percepción (relación C en la figura 1.9) al mismo tiempo y en el mismo animal. Como mencionamos en el capítulo 1, es difícil

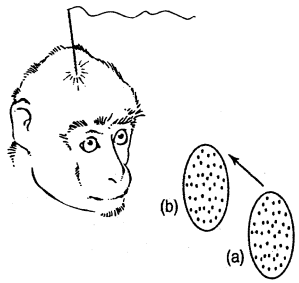


Figura 7.27
Mientras el mono observaba un estereograma de puntos aleatorios, DeAngelis y sus colaboradores (1998) estimularon en la corteza TM las neuronas sensibles a una cantidad particular de disparidad. Esta estimulación cambió la percepción de los puntos de la posición (a) a la posición (b).

lograr mediciones simultáneas como ésta, pero son la manera más efectiva de demostrar conexiones entre la fisiología y la percepción.

Una vez identificada la información de disparidad como una fuente importante de información de profundidad, nuestra comprensión de la percepción binocular de la profundidad podría estar completa. Sin embargo, antes de concluir nuestro análisis de la disparidad, debemos considerar un paso fundamental, que hasta ahora hemos pasado por alto, en la determinación de la estereopsia. Para usar la disparidad, el sistema visual necesita igualar los puntos de una imagen con los puntos similares de otra. A esto se le denomina **problema de la correspondencia**.

Problema de la correspondencia

Para entender el problema de la correspondencia, volvamos a las imágenes estereoscópicas de la figura 7.15. Cuando vemos esta imagen en el estereoscopio, observamos las partes que la componen a diferentes profundidades debido a la disparidad entre las imágenes de las retinas. Así, Greg LeMond y el hombre de la derecha parecen estar a diferentes distancias a través del estereoscopio porque el grado de disparidad que generan no es el mismo. Sin embargo, para que el sistema visual calcule dicha disparidad, debe comparar las dos imágenes de Greg LeMond en la retina izquierda y derecha, así como las dos imágenes del otro hombre.

¿Cómo hace el sistema visual para comparar a los dos Greg LeMond? La respuesta es que quizá el sistema equipara ambas imágenes en la retina izquierda y derecha con base en características específicas (el rostro de la izquierda con el de la derecha, etc). Explicada de esta manera, la solución al problema de la correspondencia parece simple: como casi todas las cosas del mundo pueden discriminarse, es fácil hacer corresponder la imagen de una cosa en la retina izquierda con la imagen de otra en la retina derecha. Sin embargo, como ya hemos visto tantas veces en este libro, las cosas no suelen ser tan sencillas como pensamos. El problema de la correspondencia es un ejemplo perfecto de ello puesto que éste se complica más con los estereogramas de puntos aleatorios de Julesz.

Puede apreciar la dificultad de hacer corresponder las partes semejantes de un estereograma si trata de hacer coincidir los puntos de las imágenes izquierda y derecha de la figura 7.24. A muchos les parece una tarea ardua que exige llevar la mirada de una ilustración a otra de manera continua y compararlas por zonas reducidas. Hacer coincidir las características semejantes de los estereogramas de puntos aleatorios es mucho más difícil y tardado que si se intentara hacer coincidir las características semejantes en el mundo real. No obstante, el sistema visual logra hacer corresponder las partes semejantes de las dos imágenes del estereograma, calcular sus disparidades y crear la percepción de profundidad. Se han enunciado varias propuestas, todas demasiado complejas como para describirlas aquí, para explicar de qué manera el sistema visual resuelve el problema de la correspondencia en el caso de los estereogramas de puntos aleatorios. Sin embargo, aún no se ha dado una respuesta totalmente satisfactoria (Blake y Wilson, 1991; Ohsawa, 1998).

Nuestro estudio de la percepción de la profundidad revela que varias claves contribuyen a ella, como las claves oculomotrices, las claves monoculares y las binoculares. Como se muestra en la figura 7.28, estas claves funcionan a diferentes distancias: algunas sólo en un corto alcance (la convergencia y la acomodación), otras en uno corto y mediano (la altura relativa, el paralaje de movimiento, la disparidad binocular), otras en un rango largo (perspectiva atmosférica) y otras más en todo

Información de profundidad	0 - 2 metros	2 - 30 metros	Más de 30 metros
Oclusión	■	■	■
Tamaño relativo	■	■	■
Acomodación y convergencia	■		
Movimiento	■	■	
Disparidad	■	■	
Altura		■	■
Perspectiva atmosférica			■

Figura 7.28
Rango de eficacia de las claves de profundidad. La oclusión y el tamaño relativo funcionan en todo el alcance de la visión, desde lo más cercano hasta lo más distante. La acomodación es eficaz sólo a distancias menores de dos metros, en tanto que la perspectiva atmosférica proporciona información útil sobre la profundidad a distancias mayores de 30 metros. (Basado en Cutting y Vishton, 1995.)

el rango de la percepción de la profundidad (la oclusión y el tamaño relativo) (Cutting y Vishton, 1995).

Ninguna de las claves es crucial para la percepción de la profundidad. Por ejemplo, podemos eliminar la disparidad binocular cerrando un ojo pero, gracias a las otras claves monoculares, aún vemos cierta profundidad. Por lo tanto, las claves ofrecen información superpuesta y funcionan en conjunto para crear nuestra percepción de la profundidad (Bruno y Cutting, 1988; Landy *et al.*, 1995; Tittle y Braunstein, 1993).

La profundidad en diferentes especies

Hemos visto que los seres humanos utilizamos varias fuentes de información sobre la profundidad en el entorno, ¿pero qué hay de otras especies? Muchos animales tienen una excelente percepción de la profundidad. El gato salta sobre su presa; el mono cuelga de una rama a otra, el macho de la mosca doméstica sigue el vuelo de la hembra manteniendo una distancia constante de alrededor de 10 centímetros y la rana libra la sima (figura 7.29).

No hay duda de que muchos animales son capaces de juzgar las distancias existentes en su hábitat, ¿pero qué información sobre la profundidad toman en cuenta? Una investigación especializada en los mecanismos de varios animales revela que emplean todas las

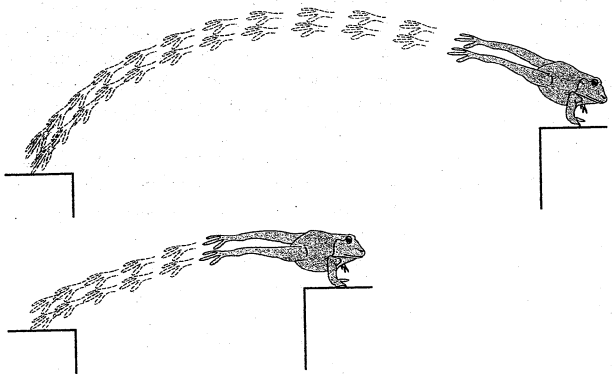


Figura 7.29
Estos dibujos, basados en fotografías de saltos de ranas, muestran que estos animales ajustan el ángulo del salto de acuerdo con su percepción de la distancia de la sima, por lo que se impulsan más ante distancias mayores. (Adaptado de Collett y Harkness, 1982.)

claves que hemos explicado hasta el momento: algunos utilizan varias de ellas, en tanto que otros confían en una o dos.

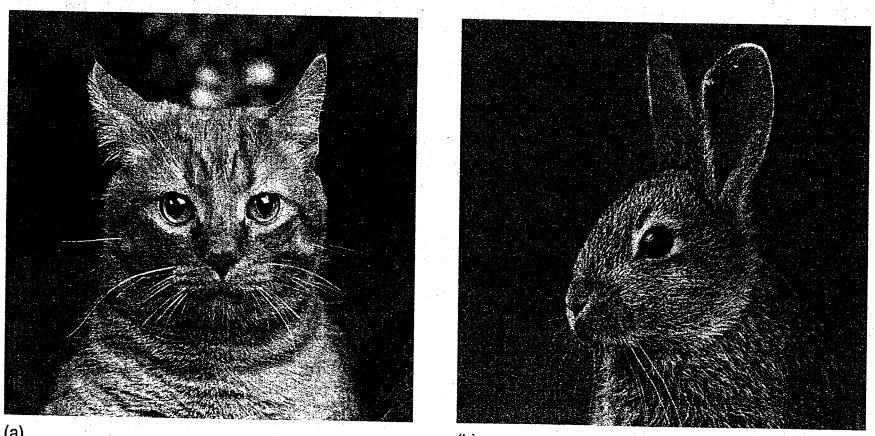
Para utilizar la disparidad binocular, los ojos de los animales deben tener campos visuales que se superpongan. De esta manera los gatos, los monos y los seres humanos, cuyos **ojos frontales** hacen que los campos visuales se superpongan (figura 7.30a), utilizan la disparidad para percibir la profundidad. Los animales con **ojos laterales**, como los conejos, no tienen campos visuales superpuestos (figura 7.30b) y, por ende, son incapaces de emplear la disparidad para percibir la profundidad.

La paloma es un ejemplo de un animal con ojos laterales dispuestos en forma tal que los campos visuales de su ojo izquierdo y derecho apenas se superponen en una zona de 35 grados alrededor del pico. Ahora bien, ocurre que esta zona corresponde justamente al lugar donde se localizan los granos cuando la paloma picotea. Experimentos psicofísicos han demostrado que, en efecto, las palomas tienen una pequeña área de percepción binocular de la profundidad frente al pico (McFadden, 1987; McFadden y Wild, 1986).

Como los seres humanos, muchos animales utilizan más de una clave de profundidad para obtener información más precisa. Por ejemplo, las ranas y los sapos perciben la profundidad por medio de su visión binocular; pero, si sólo tienen un ojo, de todos modos estiman, por acomodación y por otras claves, la distancia que tienen que saltar para atrapar a su presa (Collett y Harkness, 1982).

Muchos animales calculan las distancias con información que no proviene de la disparidad. Por ejemplo, veamos el caso de un extraño bicho acuático que nada de cabeza, la *notonecta*, la cual cuelga con la parte superior justo debajo de la superficie del agua, en espera de una presa que se acerque por encima de ésta (figura 7.31). Para detectar a la presa, la *notonecta* siente primero las vibraciones y luego calcula la distancia de acuerdo con la posición de la imagen de la presa en su retina. La imagen de la presa a la distancia cae en la parte de la retina más cercana a la superficie del agua y, a medida que la presa se aproxima, su imagen se mueve hacia abajo en la retina (Collett y Harkness, 1982; Schwind, 1978).

Quizá el paralaje del movimiento sea el método principal que los insectos aplican de varios modos para determinar la distancia (Collett, 1978; Srinivasan *et al.*, 1997). Por ejemplo, la langosta proporciona una respuesta "de vista corta", mueve el cuerpo de lado a lado para hacer oscilar la cabeza, cuando observa una posible presa. T. S. Collett (1978) midió la "ampli-



(a) (b)

Figura 7.30
(a) Los ojos frontales, como los del gato, tienen campos de visión que se superponen y permiten una buena percepción de la profundidad. (b) Los ojos laterales, como los del conejo, ofrecen una vista panorámica, pero su percepción de la profundidad es mala.

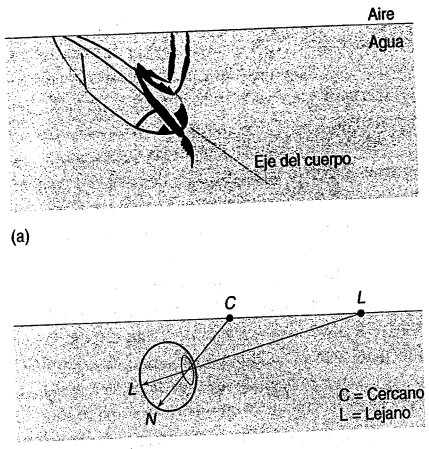


Figura 7.31
La *notonecta*, la cual nada de cabeza, aguarda bajo la superficie del agua. Un objeto lejano localizado en *L* sobre el agua, crea la imagen *L* en la retina. Cuando el objeto se mueve hacia C en el agua, su imagen se desplaza a C en la retina. Así, el insecto puede detectar en qué parte de la superficie está su presa con base en la posición de la imagen de ésta en la retina. (Tomado de Schwind, 1978.)

tud de la vista corta" de la langosta, es decir, la distancia del balanceo lateral, mientras observaba a la presa desde varias distancias y descubrió que se mece más cuando el objetivo está más alejado. Como los objetos distantes se desplazan menos en la retina que los cercanos, debido al movimiento del observador (véase figura 7.11), hace falta una oscilación más acusada para que la imagen del objeto lejano se mueva a la misma distancia en la retina que la imagen de un objeto cercano. Por lo tanto, es probable que la langosta estime la distancia observando cuánto tiene que balancearse para que la imagen se desplace cierto intervalo en la retina (véase también Sobel, 1990).

Otro ejemplo de un animal que detecta la profundidad con el movimiento de la imagen es la abeja que, mientras vuela, utiliza la información del movimiento de la imagen para determinar la distancia que la separan de las flores tanto cercanas como lejanas (Lehrer *et al.*, 1988; Srinivasan *et al.*, 1997).

En los ejemplos anteriores vimos cómo se puede determinar la profundidad a partir de diferentes fuentes de información en la luz. Sin embargo, los murciélagos, que son ciegos a la luz, usan una forma de energía para sentir la profundidad que por lo regular asociamos con el sonido. Los murciélagos perciben los objetos con un método parecido al sistema sonar que sirvió en la Segunda Guerra Mundial para detectar objetos sumergidos, como submarinos y bombas. El sistema sonar (en inglés **sound navigation and ranging**, "navegación y ubicación por sonido") emite pulsos sonoros y determina la localización de los objetos mediante la información proporcionada por los ecos. Griffin (1944) acuñó el término **ecolocalización** para designar el sonar biológico con el que los murciélagos evitan los objetos en la oscuridad.

Los murciélagos emiten pulsos sonoros muy por encima del límite de la audición humana y estiman las distancias de los objetoso observando el intervalo entre la emisión del pulso y la recepción del eco (figura 7.32). Como se valen de los ecos para detectar los objetos, pueden librar obstáculos incluso en la oscuridad total (Suga, 1990). Aunque no hay forma de saber lo que el murciélago experimenta cuando los ecos regresan, sabemos que el tiempo de éstos proporciona la información que el animal necesita para localizar los objetos en su ambiente. (Vea también von der Emde *et al.*, 1998 para una descripción de la manera en que la anguila detecta la profundidad con base en la "electrolocalización").

En los ejemplos anteriores notamos que los animales usan varias fuentes de información para determinar la profundidad. El tipo de información que utilizan depende de las necesidades de cada uno, así como de su constitución anatómica y fisiológica. La *notonecta*, en espera de su presa bajo la línea del agua, sólo requiere una percepción muy rudimentaria de la profundidad y sus capacidades físicas son limitadas. Por lo tanto, este animal cuenta con un sistema simple para detectar a su posible presa a la distancia. Los seres humanos, los monos y las palomas, los cuales deben abrirse paso en ambientes complicados, necesitan una percepción mucho más exacta de la profundidad que funcione a varias distancias. Por ello, utilizan varias claves de profundidad que les permiten decidir con rapidez la ubicación de objetos próximos y distantes. Los murciélagos, los cuales no tienen visión, usan un sistema completamente distinto que involucra pulsos sonoros para localizar los objetos. Todos estos ejemplos muestran las formas diversas de localizar los objetos en el espacio.

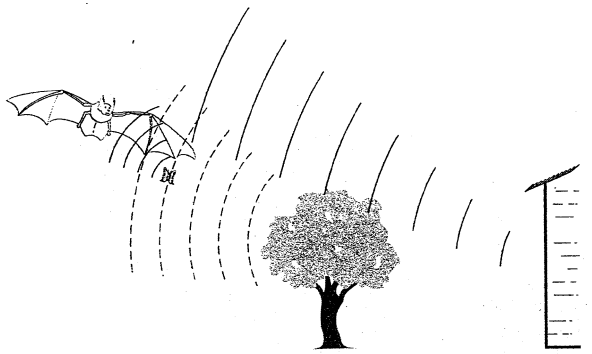


Figura 7.32
Cuando un murciélago emite pulsos, percibe los ecos provenientes de los objetos del entorno. En esta figura se muestran los ecos que el animal percibe de (a) una polilla, localizada a aproximadamente medio metro; (b) de un árbol, ubicado a unos dos metros, y (c) de una casa que está alrededor de cuatro metros de distancia. Los ecos de cada objeto regresan al murciélago en tiempos diferentes; los ecos de los objetos distantes tardan más en llegar. Por lo tanto, para determinar las posiciones de los objetos del entorno, el murciélago estima el tiempo que los ecos tardan en regresar.

TABLA SINÓPTICA 7.1

El problema de la percepción de la profundidad

Uno de los problemas de la percepción de la profundidad es que no hay manera de determinar la localización de una fuente de luz con base sólo en puntos individuales de estimulación en la retina, por lo que se debe considerar la imagen global en esta última. Esto se ha llevado a cabo mediante la teoría de las claves, la cual se enfoca en identificar la información de la imagen retiniana que se correlaciona con la profundidad en la escena.

Claves oculomotrices y monoculares de la profundidad

Las claves oculomotrices de convergencia y acomodación se basan en el movimiento de los ojos hacia adentro y en la tensión de los músculos del ojo durante el enfoque. Estas claves sólo funcionan en el caso de los objetos cercanos. Las claves monoculares, que funcionan con un ojo, incluyen las claves pictóricas (oclusión, altura relativa, sombras, tamaño relativo, tamaño familiar, perspectiva atmosférica, perspectiva lineal y gradientes de textura) y las claves producidas por el movimiento (paralaje del movimiento, la supresión y el acrecentamiento).

Disparidad binocular y estereopsia

La disparidad binocular (la diferencia en la imagen en los dos ojos) puede producir estereopsia, o sea, la percepción de la profundidad. La disparidad, la cual ocurre por lo normal en el ambiente debido a que los ojos ven una escena desde posiciones ligeramente diferentes, tiene lugar cuando algunos objetos están sobre puntos retinianos correspondientes y otros sobre puntos retinianos no correspondientes. El grado de falta de correspondencia, denominado disparidad, proporciona información en la percepción de la profundidad.

Estereogramas de puntos aleatorios, fisiología y el problema de la correspondencia

Mediante el uso de un estereograma de puntos aleatorios es posible determinar que la sola disparidad, sin ninguna otra clave, puede producir una percepción de la profundidad. En la corteza existen células binoculares de profundidad sintonizadas para disparidades específicas y que participan en la percepción de la profundidad. Los experimentos con imagenología cerebral indican que la estereopsia activa un área de la corteza parietal. Para que la información de la disparidad sea útil, es necesario hacer corresponder los puntos de una imagen en la retina con los puntos similares en otra imagen. A esto se le llama el problema de la correspondencia.

Información de la profundidad entre las especies

Las especies se basan en distintos tipos de información para percibir la profundidad. Los animales con ojos frontales usan la disparidad, mientras que los animales con ojos laterales son incapaces de usarla a menos que exista cierto traslape en los campos visuales de los dos ojos, como en el caso de la paloma, la cual presenta un pequeño traslape. El bicho acuático *notonecta* utiliza la posición relativa en la retina para detectar la profundidad, la langosta utiliza el paralaje del movimiento y la abeja emplea también información sobre este último. Los murciélagos sienten la profundidad mediante el sonar.

Percepción del tamaño

A continuación analizaremos la percepción del tamaño ya que ésta puede estar influida por nuestra percepción de la profundidad. En el siguiente ejemplo se ilustra de manera gráfica el vínculo que existe entre la percepción del tamaño y la percepción de la profundidad:

> Las tormentas de nieve, condiciones meteorológicas muy traicioneras durante los vuelos, suelen originarse rápida e inesperadamente. Mientras Francisco pilotea su helicóptero en las tierras inhóspitas de la Antártida, una luz cegadora proveniente de gruesas capas de nubes y de la blanquísima nieve, no le permite ver con claridad el horizonte y los detalles de la superficie. No puede incluso distinguir el arriba del abajo. Francisco sabe del peligro, pues está enterado de pilotos que, en estas condiciones, se precipitaron a toda velocidad contra el hielo. Cree distinguir un vehículo allá abajo sobre la nieve y arroja una granada de humo para calcular su altitud. Con horror, ve que la granada recorre apenas un metro antes de chocar contra el suelo. Al darse cuenta de que, en realidad no se trataba de un vehículo, sino de una simple caja, con el rostro empapado de sudor, Francisco jala los controles y se eleva. Sabe cuán cerca estuvo de convertirse en una víctima más de las tormentas de nieve.

Esta narración ficticia se basa en descripciones reales sobre las condiciones de vuelo en la Antártida. Nos muestra que, en ocasiones, nuestra capacidad de percibir la distancia de los objetos influye en gran medida en nuestra capacidad de calcular su tamaño. En ausencia de información precisa sobre la distancia, es posible confundir una pequeña caja vista de cerca con un vehículo grande visto desde lejos (figura 7.33). La noción de que podemos percibir erróneamente el tamaño si no contamos con información precisa sobre la profundidad fue demostrada por A. H. Holway y Edwin Boring.

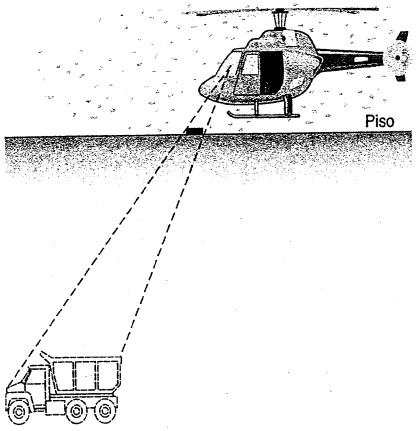


Figura 7.33
Cuando el piloto del helicóptero pierde la capacidad para distinguir la distancia debido a la tormenta, puede llegar a confundir una caja, que en realidad se encuentra muy próxima, con un vehículo que cree que se encuentra a una altitud considerable.

El experimento de Holway y Boring

En las figuras 7.34 y 7.35 se muestra la disposición del experimento de Holway y Boring. El observador se sienta en la intersección de dos pasillos y ve un *círculo de prueba* luminoso en el pasillo derecho y un *círculo de comparación* en el pasillo izquierdo. El círculo de comparación siempre está a tres metros del observador, pero los de prueba se presentan a distancias que van de los 3 a los 36.6 metros. En cada prueba, la tarea del observador consiste en ajustar el diámetro del círculo de comparación a fin de que sea igual al de prueba.

Una característica de los estímulos de prueba es que proyectan en la retina una imagen exactamente del mismo tamaño. Podemos entender la manera en que se logra esto último mediante el concepto de ángulo visual que vimos en el capítulo 3 (véase página 88) y si advertimos que los objetos con el mismo ángulo visual proyectan en la retina una imagen del mismo tamaño. Cada uno de los círculos de prueba tienen el mismo ángulo visual y, por ende, crean imágenes idénticas que se superponen en la retina del observador (figura 7.36).

En la primera parte del experimento de Holway y Boring hay tantas claves de profundidad que el observador juzga con facilidad la distancia de los círculos de prueba. Los resultados, indicados por la línea 1 de la figura 7.37, muestran que aun cuando todas las imágenes en la retina tenían las mismas dimensiones,

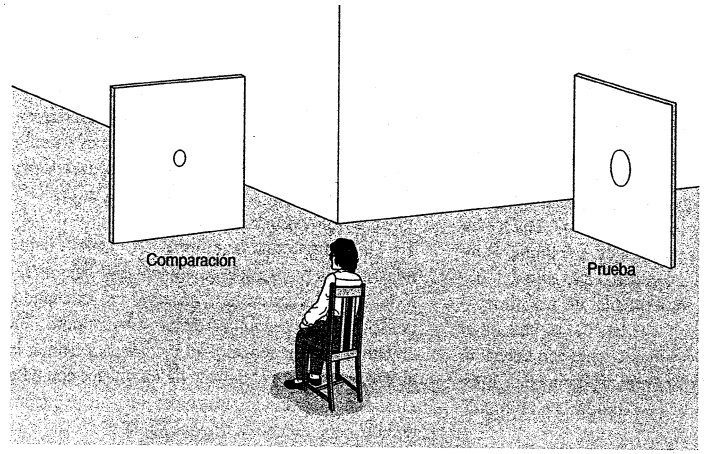


Figura 7.34
Disposición del experimento de Holway y Boring (1941). El observador cambia el diámetro del estímulo de comparación para igualarlo al de prueba.

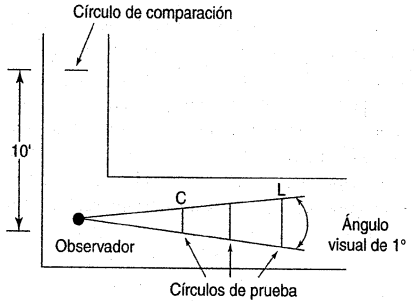


Figura 7.35
Vista superior del experimento de Holway y Boring. La característica clave del experimento es que los círculos de prueba tienen el mismo ángulo visual y por tanto proyectan la misma imagen en la retina del observador. (Adaptado de Holway y Boring, 1941.)

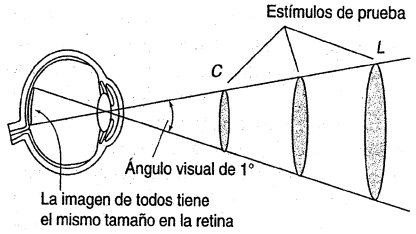


Figura 7.36
Todos los estímulos de prueba del experimento de Holway y Boring tenían el mismo ángulo visual, lo que significa que proyectaban una imagen del mismo tamaño en la retina.

los sujetos basaban sus cálculos en el tamaño de los círculos. Cuando veían un círculo de prueba grande situado a lo lejos (como el L en la figura 7.36), agrandaban el círculo de comparación (el punto L en la figura 7.37). En cambio, cuando veían un círculo de prueba pequeño situado de cerca (como el C en la figura 7.36), reducían el de comparación (C en la figura 7.37). El hecho de que siempre ajustaran el círculo de comparación para que coincidiera con el tamaño físico del círculo de prueba muestra que los sujetos juzgaban con precisión los tamaños reales de los círculos.

A continuación, Holway y Boring se preguntaron qué tan precisos serían los juicios de los sujetos si eliminaban la información de profundidad del pasillo. Para lograrlo, pidieron a los observadores que vieran los círculos de prueba con un ojo (línea 2), luego a través de una mirilla (línea 3) y por último pusieron cortinas en el pasillo para suprimir los reflejos (línea 4). Los resultados de estos experimentos indican que, a medida que fue difícil calcular la distancia de los círculos de

prueba, la percepción de los observadores sobre el tamaño de los círculos se volvió muy inexacta. La eliminación de la información de profundidad hace más difícil juzgar el tamaño real de los objetos y, al haber poca información de profundidad, nuestra percepción del tamaño tiende a determinarse, no por el verdadero tamaño de los objetos, sino por el tamaño de su imagen en la retina. Debido a que en el experimento de Holway y Boring todos los círculos de prueba tenían el mismo tamaño retiniano, cuando se eliminó la información de profundidad se juzgó que eran del mismo tamaño. Por ende, los resultados del experimento indican que la estimación del tamaño se basa en el tamaño real de los objetos si se cuenta con buena información de profundidad y que, si elimina ésta, la estimación del tamaño se ve influida por el ángulo visual del objeto.

Otro ejemplo que demuestra que el ángulo visual determina nuestra percepción del tamaño es nuestra percepción de las dimensiones del Sol y la Luna los cuales tienen el mismo ángulo visual. El que nuestro astro y nuestro satélite tengan ángulos idénticos es más evidente durante los eclipses solares. Podemos ver la corona llameante del Sol alrededor de la Luna, como se aprecia en la figura 7.38, pero el disco de ésta cubre casi de manera exacta el disco de aquél.

Si calculamos los ángulos visuales de estos cuerpos, el resultado para ambos es de 0.5 grados. Como se ve en la figura 7.38, la Luna es más pequeña (3 540 kilómetros de diámetro) pero está más cerca (a 395 000 kilómetros de la Tierra), mientras que el Sol es más grande (1,393,000 kilómetros de diámetro) pero está muy lejos (a 150 millones de kilómetros). La diferencia de tamaño de ambos cuerpos celestes es enorme, pero los vemos iguales porque no somos capaces de percibir sus distancias, así que basamos nuestro cálculo en sus ángulos visuales.

Un ejemplo más de que el ángulo visual determina nuestra percepción del tamaño por falta de información adecuada sobre la profundidad, es cuando, desde un avión, percibimos de tamaño diminuto a los objetos. Como no tenemos los medios para estimar la altitud, percibimos el tamaño de los objetos con base en sus ángulos visuales, los cuales son muy pequeños debido a que estamos a una gran altitud.

Constancia del tamaño

Los ejemplos anteriores demuestran el vínculo que hay entre nuestra percepción del tamaño y nuestra percepción de la profundidad, es decir, una buena percepción de la profundidad favorece una percepción precisa del tamaño. Si bien esta última no siempre es del todo exacta (Gilinsky, 1951), fue lo suficientemente buena como para haber logrado que los psicólogos propusieran el principio de la **constancia del tamaño**. Este argumento plantea que nuestra percepción del tamaño de un objeto permanece relativamente constante aun cuando lo veamos desde diferentes distancias, lo cual cambia el tamaño de su imagen en la retina.

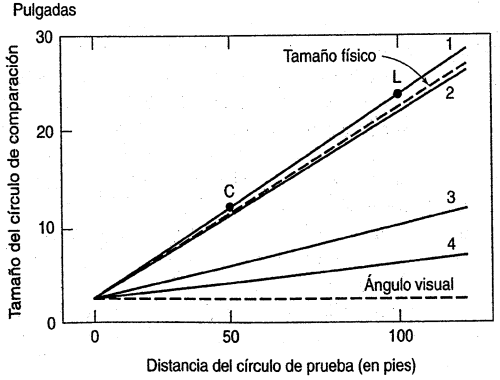


Figura 7.37
Resultados del experimento de Holway y Boring. La línea punteada señalada cómo "tamaño físico" es el resultado que cabría esperar si los observadores ajustaran el diámetro del círculo de comparación para que iguale al diámetro real del círculo de prueba. La línea señalada como "ángulo visual" es el resultado que se podría prever en el caso de que los observadores ajustaran el diámetro del círculo de comparación para que coincida con el ángulo visual del círculo de prueba. Los puntos C y L corresponden a los estímulos de prueba C y L de la figura 7.36 en la cual se incluían numerosas claves de profundidad. (Adaptado de Holway y Boring, 1941.)

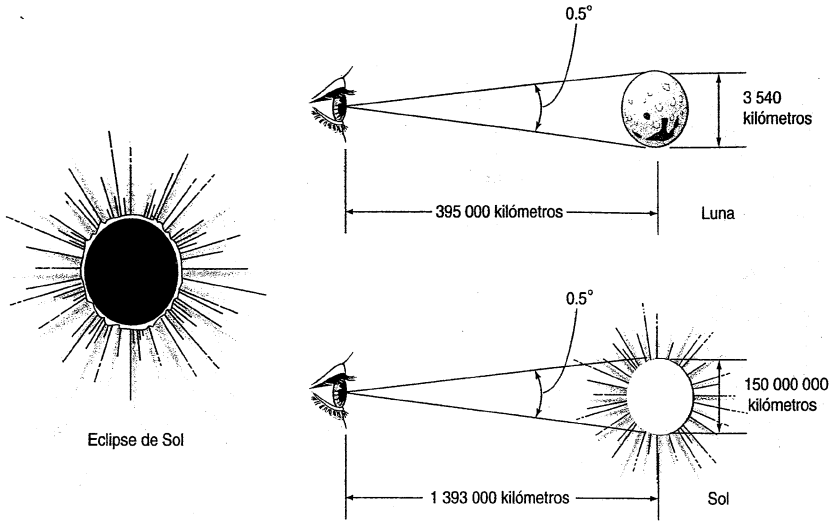


Figura 7.38
Durante los eclipses, el disco de la Luna cubre casi de manera exacta al Sol porque ambos cuerpos tienen los mismos ángulos visuales.

DEMOSTRACIÓN

Percepción del tamaño a la distancia

Sostenga dos monedas iguales con las puntas de los dedos de cada mano de forma que pueda ver su reverso. Sostenga una de ellas a una distancia de 30 centímetros y con el brazo extendido sostenga la otra. Obsérvelas con los ojos abiertos y advierta su tamaño. En estas condiciones, la mayoría de la gente percibe casi del mismo tamaño a ambas monedas Ahora cierre un ojo y acomode las monedas de forma que parezcan estar lado a lado. Observe cómo cambia su percepción del tamaño de la moneda que se encuentra más lejos, pues ahora parece más pequeña que la moneda que está más cerca. Esto demuestra cómo disminuye la constancia del tamaño en condiciones donde no hay buena información de la profundidad. ●

Cuando presento el principio de la constancia del tamaño a mi grupo de Sensación y Percepción, me paro a unos 90 centímetros de distancia de alguno de los alumnos de la fila de adelante y le pido que calcule mi estatura. Por lo regular su cálculo se acerca bastante, pues estima que es de alrededor de 1.78 metros. Posteriormente retrocedo 1.80 metros y le pido al alumno que calcule mi estatura de nuevo. Tal vez no le sorprenda que su cálculo haya sido aproximadamente el mismo aunque yo haya duplicado la distancia. La importancia de esta demostración es que, aunque el tamaño de mi imagen en la retina de mi alumno disminuyó a la mitad cuando retrocedí 1.80 metros (figura 7.39), percibió que mi tamaño se mantenía igual. La siguiente demostración ilustra la constancia del tamaño de otra manera.

El vínculo entre la constancia del tamaño y la percepción de la profundidad ha llevado a la pro-

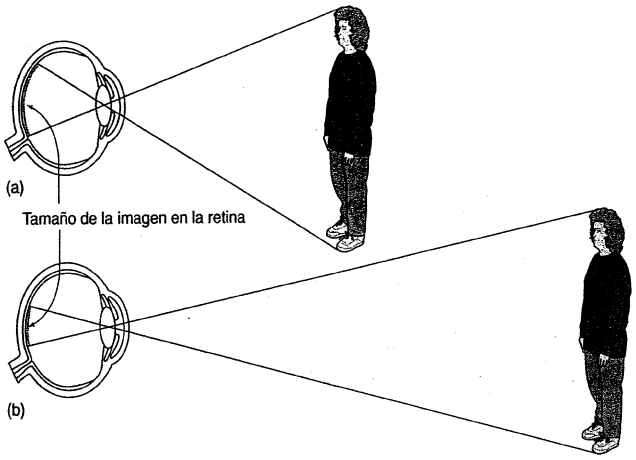


Figura 7.39
Duplicar la distancia desde el ojo reduce a la mitad el tamaño de la imagen en la retina.

puesta de que, si se cuenta con información de la profundidad, nuestra percepción del tamaño se basa en un mecanismo de escalamiento de la constancia que complementa la información de las retinas al considerar la distancia de los objetos (Gregory, 1966). Este mecanismo, que llamaremos **escalamiento de tamaño y distancia**, opera de acuerdo con la ecuación $T = K\,(R \times D)$, en la que T es el tamaño percibido del objeto, K es una constante, R es el tamaño de la imagen en la retina y D es la distancia percibida del objeto. Así, cuando una persona se aleja de nosotros, su imagen en la retina, R, se reduce, pero aumenta la percepción de la distancia, D. Ambos cambios se equilibran y el resultado es la percepción constante del tamaño, T, de esa persona.

DEMOSTRACIÓN

El escalamiento de tamaño y distancia y la ley de Emmert

Para demostrar el escalamiento de tamaño y distancia, mire durante unos 60 segundos el centro del círculo de la figura 7.40. Luego vea la zona blanca al lado y parpadee para ver la posimagen del círculo. Antes de que se desvanezca la posimagen, mire la pared más lejana de la habitación. Advertirá que el tamaño de la posimagen depende de dónde mire. Si voltea a una superficie lejana, como la pared de su habitación, verá una posimagen mayor que parece distante. Si mira una superficie cercana, como la página del libro, apreciará una posimagen pequeña que parece cercana. ●

La figura 7.41 ilustra el principio del efecto que acaba de experimentar y que describió Emmert en 1881. Al mirar el círculo de la figura 7.40, una pequeña área circular en el pigmento visual de la retina se decolora. Esta zona decolorada determina *el tamaño retiniano* de la posimagen y se mantiene constante dondequiera que miremos.

Figura 7.40
Estímulo para la posimagen

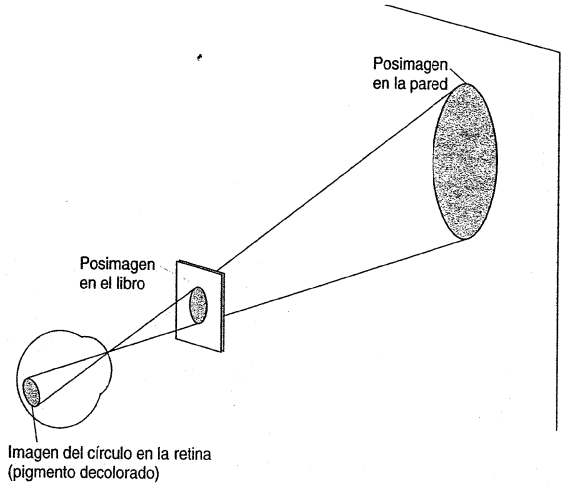


Figura 7.41
Principio de que el tamaño de las posimágenes aumenta si se ve contra superficies más distantes.

El *tamaño percibido* de la posimagen, como se ve en la figura 7.41, está determinado por la distancia de la superficie sobre la que la vemos. Esta relación entre la distancia aparente de la posimagen y su tamaño percibido se conoce como **ley de Emmert**: entre más lejos aparece una posimagen, más grande se ve. Este resultado obedece a nuestra ecuación de escalamiento de tamaño y distancia ($T = R \times D$). Puesto que el tamaño de la zona de pigmento decolorada en la retina, R, es siempre el mismo, al aumentar la distancia, D, de la posimagen, se incrementa la magnitud de $R \times D$ y percibimos mayor el tamaño, T, de la posimagen cuando la vemos contra la pared.

Aunque hemos enfatizado el vínculo entre la constancia de tamaño y la percepción de profundidad, existen otras fuentes de información en el ambiente que también nos ayudan a percibir con precisión el tamaño. Una fuente de información es el tamaño relativo. A menudo usamos los tamaños de objetos familiares en el entorno como patrón para juzgar el tamaño de otros objetos, como en la figura 7.42. Y también podemos usar la relación entre los objetos y la información de profundidad en el suelo para ayudarnos a juzgar los tamaños. Así, la figura 7.43 muestra dos

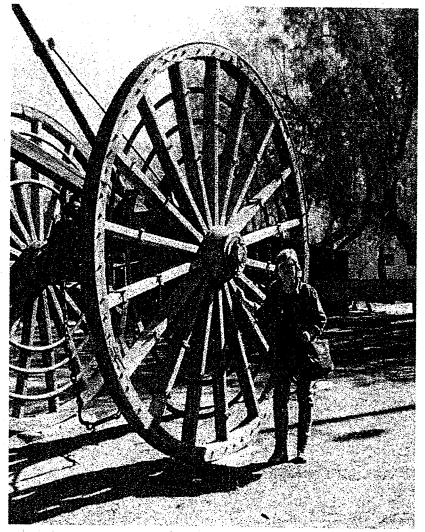


Figura 7.42
El tamaño de la rueda se vuelve evidente cuando la comparamos con algo de tamaño conocido, como una persona. Si viéramos la rueda aislada, sería difícil saber qué tan grande es.

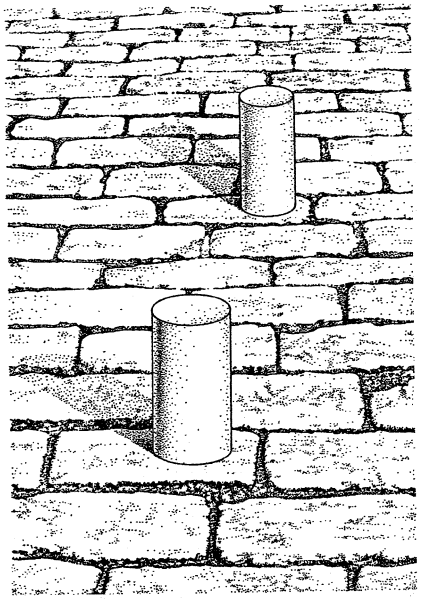


Figura 7.43
Un gradiente de textura con dos cilindros. El que las bases de ambos cilindros cubran el mismo número de unidades en el gradiente proporciona información de que éstas son del mismo tamaño.

cilindros colocados sobre un gradiente de textura formado por un camino de adoquines. Aun si tuviéramos problemas para percibir la profundidad del cilindro cercano y del lejano, podemos decir que son del mismo tamaño porque ambos cubren el área de un adoquín.

Ilusiones visuales

La constancia del tamaño contribuye a nuestra experiencia de la **percepción verídica**, la cual coincide con las dimensiones físicas reales de la situación. La percepción verídica tiene más probabilidades de ocurrir en los medios naturales bien iluminados en los que hay mucha información que percibir. No obstante, si las condiciones son tales que la información que recibimos es insuficiente, como le sucedió a nuestro piloto del helicóptero en las condiciones meteorológicas antes descritas, la percepción verídica se debilita y experimentamos una ilusión, es decir, una percepción no verídica (como, por ejemplo, confundir una caja con un vehículo).

La ilusión del tamaño que sufrió el piloto es un ejemplo de una ilusión en situaciones naturales. Sin embargo, la mayoría de las ilusiones que los psicólogos estudian son concebidas, como la ilusión de **Müller-Lyer**, la cual se muestra en la figura 7.44. El objetivo de preparar estas ilusiones es realizar experimentos que descubran sus mecanismos. Cuando las estudiemos, veremos que los investigadores no siempre concuerdan con sus causas.

La ilusión de Müller-Lyer

En la ilusión de Müller-Lyer la línea vertical de la derecha parece más larga que la de la izquierda, pero ambas tienen exactamente la misma longitud (mídalas usted mismo). Es obvio, con sólo mirarlas, que una línea se ve más alargada, pero puede calcular qué tan larga parece mediante el sencillo método de igualación que se explica en la demostración siguiente.

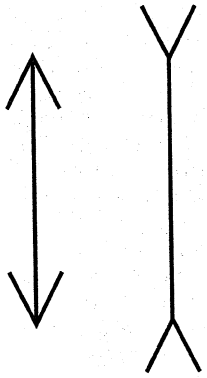


Figura 7.44
Ilusión de Müller-Lyer. En realidad, las dos líneas son del mismo tamaño.

DEMOSTRACIÓN

Medición de la ilusión de Müller-Lyer

El primer paso para medir la ilusión de Müller-Lyer es crear algunos estímulos. Para tener un "estímulo estándar", trace en una tarjeta una línea de 30 milímetros de largo y rémátela con ángulos hacia afuera, como se ve en la línea de la derecha de la figura 7.44. Luego, en tarjetas aparte, trace "estímulos de comparación", esto es, líneas de 28, 30, 32, 34, 36, 38 y 40 milímetros con los ángulos hacia adentro, como se ve en la línea de la izquierda. Entonces, pida a su sujeto que tome la tarjeta que más se acerque a la longitud del estímulo estándar. La diferencia de longitud entre el estímulo estándar y el de comparación que señaló el sujeto (por lo regular de 10 a 30 por ciento) indica el tamaño de la ilusión. Pruebe el procedimiento con varias personas para comprobar cuánto varía. ●

¿A qué se debe esta percepción errónea del tamaño? Richard Gregory (1966) explica la ilusión de Müller-Lyer a partir de una **mala aplicación del escalamiento de la constancia del tamaño**. Gregory señala que por lo común la constancia del tamaño nos permite una percepción estable de los objetos al tomar en cuenta la distancia. Así, el escalamiento de la constancia del tamaño hace que las personas de 1.80 metros se vean de esa estatura a cualquier distancia. Sin embargo, Gregory sostiene que el mismo mecanismo que nos permite tener percepciones constantes en el mundo tridimensional, a veces crea ilusiones cuando se trata de dibujos en superficies bidimensionales. Veamos cómo funciona esto comparando las líneas izquierda y derecha de la figura 7.44 con las fotografías izquierda y derecha de la figura 7.45. Según Gregory, los ángulos de la línea de la derecha en la figura 7.45 hacen que ésta parezca parte de una esquina interior, en tanto que los de la izquierda hacen que ésta se vea como parte de una esquina exterior. Puesto que la es-

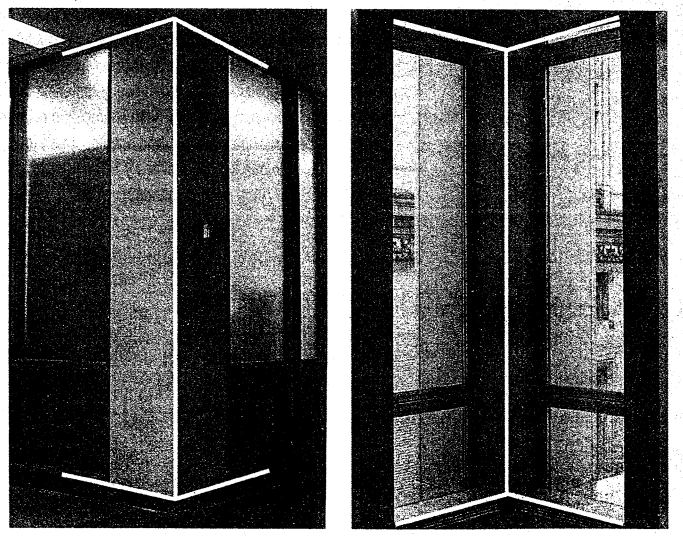


Figura 7.45
De acuerdo con Gregory (1973), la línea de Müller-Lyer de la izquierda corresponde a la esquina exterior de un edificio, en tanto que la de la derecha corresponde a la esquina interior de una habitación.

quina interior suele verse más alejada que la exterior, nos parece que la línea de la derecha está más alejada; además, nuestro mecanismo de escalamiento de tamaño y distancia hace que se vea más grande (recuerde que $T = R \times D$; el tamaño de la imagen en la retina, R, de las dos líneas es el mismo, así que el tamaño percibido, T, está determinado por la distancia percibida, D).

En este momento, usted podría decir que, si bien las figuras de Müller-Lyer tal vez le recuerden a Gregory la esquina interior de una habitación o la exterior de un edificio, a usted no se lo parecen (o al menos no hasta que Gregory sugirió que las viera de ese modo). Pero de acuerdo con él, no es necesario que uno esté consciente de que las líneas de Müller-Lyer pueden representar estructuras tridimensionales; inconscientemente, su sistema perceptual toma en cuenta la información de profundidad contenidas en las figuras de Müller-Lyer y, en consecuencia, el mecanismo de escalamiento de tamaño y distancia adapta las longitudes de las líneas.

La teoría de Gregory sobre las ilusiones visuales no ha estado exenta de críticas. Por ejemplo, figuras como las pesas de la figura 7.46, que no contienen ninguna información evidente de profundidad, producen de todos modos la ilusión. Patricia DeLucia y Julian Hochberg (1985, 1986, 1991; Hochberg, 1987) han demostrado que la ilusión de Müller-Lyer se produce también con las representaciones tridimensionales, como la de la figura 7.47 en la que es obvio que los espacios entre las aletas no están a diferentes profundidades. Usted mismo puede experimentar este efecto mediante la demostración siguiente.

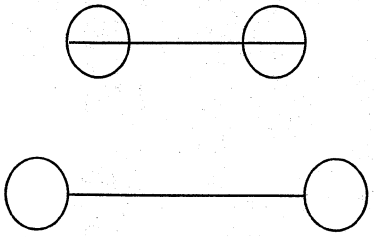


Figura 7.46
Versión de las "pesas" de la ilusión de Müller-Lyer. Como en la versión clásica, las dos líneas tienen el mismo tamaño.

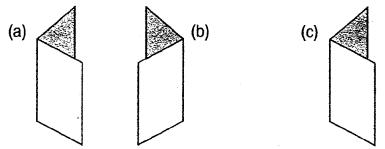


Figura 7.47
Una ilusión de Müller-Lyer tridimensional. Las "aletas" de madera de 60 centímetros de alto se colocan en el suelo. Aunque las distancias entre los bordes (a) y (b) y entre (b) y (c) son las mismas, esta segunda distancia parece mayor, al igual que en la ilusión bidimensional de Müller-Lyer. La explicación de Gregory acerca de la ilusión como una mala aplicación de la constancia del tamaño no funciona en este caso, puesto que es evidente que los espacios entre los grupos de aletas no tienen profundidades distintas.

DEMOSTRACIÓN

La ilusión de Müller-Lyer con libros

Escoja tres libros del mismo tamaño y ponga dos en ángulos de 90 grados en las posiciones *A* y *B*, como se muestra en la figura 7.48. Despues, sin usar la regla, coloque el tercer libro en la posición *C*, de modo que la distancia *b* le parezca igual a la distancia *a*. Compruebe su decisión revisando los libros desde arriba y desde otros ángulos. Cuando esté satisfecho y piense que las distancias *a* y *b* son iguales, mídalas con una regla. ¿Cuál es el resultado? ●

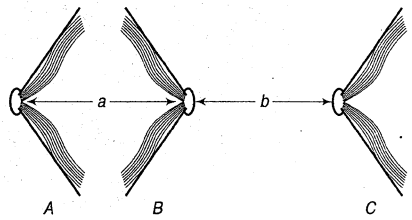


Figura 7.48
Creación de la ilusión de Müller-Lyer con libros (vistos desde arriba).

Si sus percepciones fueron similares a las de los sujetos del experimento de DeLucia y Hochberg (1991), la distancia b que estableció será menor que la distancia a. Éste es justo el resultado que uno esperaría de la ilusión bidimensional de Müller-Lyer, en la que la distancia entre las aletas hacia afuera parece alargada en comparación con la distancia entre las aletas hacia adentro. Asimismo, puede duplicar la ilusión de la figura 7.44 con unos libros si utiliza una regla para hacer que las distancias a y b sean iguales. Advierta entonces la apariencia de los estímulos. La teoría de Gregory no puede explicar el hecho de que podamos crear la ilusión de Müller-Lyer mediante el uso de estímulos tridimensionales o demostraciones como las de las pesas de la figura 7.46.

R. H. Day (1989, 1990) propuso otra explicación de la ilusión de Müller-Lyer. Su **teoría de las claves contradictorias** afirma que nuestra percepción de la longitud de las líneas depende de dos claves de longitud: 1) la longitud real de las líneas verticales y 2) la longitud total de la figura. De acuerdo con Day, las dos claves contradictorias se integran para equilibrar una percepción de la longitud. Puesto que la longitud general del trazo de la derecha en la figura 7.44 es mayor por los ángulos hacia afuera, la línea vertical se ve más larga.

Otra versión de la ilusión de Müller-Lyer, mostrada en la figura 7.49, tiene como resultado la percepción de que el espacio entre los puntos es mayor en la figura de abajo que en la de arriba, aunque la distancia sea la misma. De acuerdo con la teoría de las claves contradictorias de Day, el espacio de la figura inferior se ve más grande porque es mayor su extensión total. Así, en tanto que Gregory opina que la información de la profundidad participa en la formación de ilusiones, Day rechaza la idea y afirma que lo importante son las claves de longitud. Veamos ahora otros ejemplos de ilusiones y los mecanismos propuestos para explicarlas.

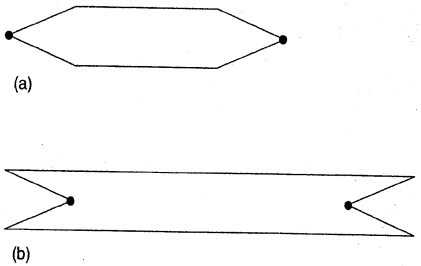


Figura 7.49
Otra versión de la ilusión de Müller-Lyer. Parece que la distancia entre los puntos de la figura (a) es menor que la de (b), pero en realidad es la misma. (Tomado de Day, 1989.)

La ilusión de Ponzo

En la **ilusión de Ponzo** (o de las vías del ferrocarril), que se muestra en la figura 7.50, ambas líneas horizontales tienen la misma longitud y el mismo ángulo

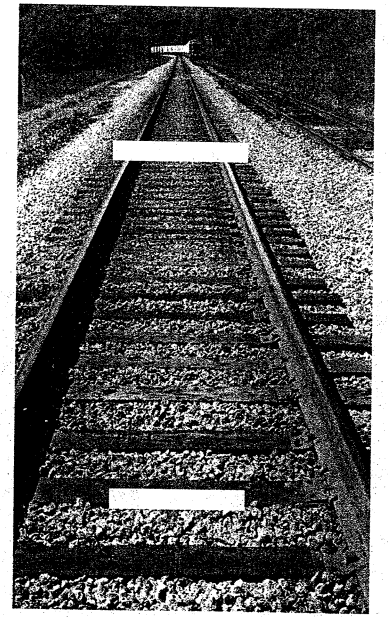


Figura 7.50
La ilusión de Ponzo (o de las vías del ferrocarril). Los dos rectángulos horizontales tienen la misma longitud (mídalos), pero el lejano se ve más grande.

visual, pero la de arriba se ve más grande. De acuerdo con la explicación del escalamiento mal aplicado de Gregory, la línea superior se ve mayor porque la información de la profundidad hace que parezca más lejana. Por lo tanto, tal y como ocurre en la ilusión de Müller-Lyer, el mecanismo de escalamiento corrige esta profundidad mayor aparente (aunque de hecho no existe tal, pues la ilusión ocurre en la página), por lo que percibimos la línea superior como más prolongada.

El cuarto de Ames

El **cuarto de Ames**, construido por Adelbert Ames, hace que dos personas del mismo tamaño se vean muy diferentes (Ittleson, 1952). En la fotografía que se muestra del cuarto de Ames (figura 7.51), observamos que la mujer de la derecha parece mucho más alta que la de la izquierda. La percepción se produce aun cuando en realidad ambas mujeres son aproximadamente de la misma estatura. La razón de esta percepción equivocada del tamaño radica en la construcción del cuarto. Por la forma de la pared y de las ventanas traseras, desde cierto punto de observación parece una habitación rectangular cualquiera; sin embargo, como se aprecia en la figura 7.52, en realidad el cuarto de Ames está trazado de modo que la esquina izquierda está casi al doble de distancia del observador que la de la derecha.

¿Qué sucede en el cuarto de Ames? Por su construcción, el ángulo visual de la mujer de la izquierda es mucho menor que el ángulo de la de la derecha. No obstante, creemos estar viendo una habitación rectangular normal y, puesto que las dos mujeres parecen encontrarse a la misma distancia, tenemos la impresión de que la mujer con menor ángulo visual es de estatura más baja. Para entender la razón de esto, volvamos a nuestra ecuación del escalamiento de tamaño y distancia, $T = R \times D$. Dado que la distancia percibida, D, es la misma para las dos mujeres, pero el tamaño de la imagen retiniana, R, es menor para la mujer de la izquierda, su tamaño percibido, T, también es menor.

Otra explicación del cuarto de Ames se basa, no en el escalamiento de tamaño y distancia, sino en el tamaño relativo. La explicación del tamaño relativo es que nuestra percepción del tamaño de las dos personas se basa en la forma en que cubren la distancia entre el piso y el techo del cuarto. Debido a que la mujer de la derecha cubre todo el espacio y la de la izquierda ocupa sólo una parte de él, percibimos más alta a la primera. (Sedgwick, 2001).

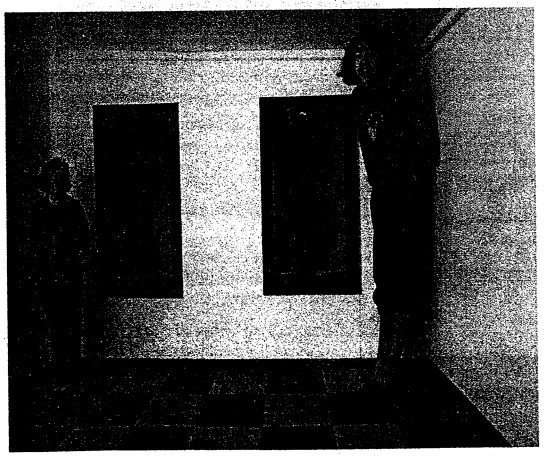


Figura 7.51
El cuarto de Ames. Las mujeres son en realidad de la misma estatura, pero la forma del cuarto, que no es evidente desde este punto de vista, hace que la de la derecha parezca más alta.

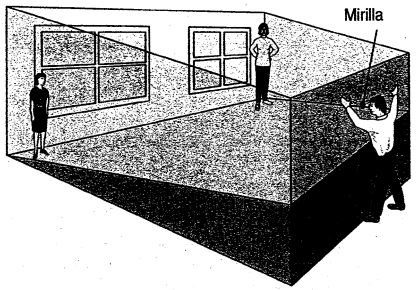


Figura 7.52
Forma real del cuarto de Ames. La mujer de la izquierda se encuentra en realidad casi dos veces más lejos del observador que la de la derecha; sin embargo, cuando el cuarto se ve a través de una mirilla, no se percibe la diferencia de distancias. Para que el cuarto parezca normal a través de la mirilla, es necesario alargar el lado izquierdo.

La ilusión de la Luna

Habrá observado que cuando la Luna está sobre el horizonte, se ve mucho más grande que cuando se encuentra en lo alto del cielo. Este agrandamiento de la Luna (figura 7.53) se conoce como **la ilusión de la Luna**. La **teoría de la distancia aparente**, encargada de explicar esta ilusión, la atribuye a la percepción de la profundidad. La teoría se basa en la noción de que los objetos sobre el horizonte vistos a través del espacio lleno que conforma el terreno, el cual contiene información de la profundidad, deberían aparecer mucho más lejos que los objetos elevados en el cielo vistos a través del espacio vacío, el cual contiene poca información de la profundidad.

La idea de que el horizonte se percibe como más alejado se sustenta en el hecho de que cuando la gente estima la distancia hacia él y la distancia hacia el cielo, señala que el horizonte parece más lejano. Es decir, el cielo parece "aplanado" (figura 7.54). De acuerdo con la teoría de la distancia aparente, la clave de la ilusión de la Luna es que tanto la del horizonte como la que se encuentra elevada tienen el mismo ángulo visual. Dado que la primera parece más lejana, se verá también más grande, como se muestra en la figura 7.54.

La ilusión de la Luna es tan sorprendente que la gente a menudo duda de que la del horizonte y la elevada tengan el mismo ángulo visual. Puesto que las dimensiones físicas de la Luna (3 540 kilómetros de diámetro) y su distancia a la Tierra (395 000 kilómetros) son constantes toda la noche, el ángulo visual también debe ser constante. Si todavía está escéptico, fotografíe la Luna sobre el horizonte y en lo alto del cielo. Verá que los diámetros son idénticos en las dos fotos. O bien, haga un orificio de seis milímetros de diámetro (el tamaño que proporcionan las perforadoras usuales) en una hoja de papel y, con el brazo extendido, vea la Luna a través de él. Para la mayoría de la gente, la Luna quedará justo en el orificio cualquiera que sea la posición de ésta en el cielo.

El principio que subyace a la explicación de la distancia aparente en la ilusión de la Luna es el misma que hace que una posimagen parezca más grande si se ve contra una superficie lejana. Al igual que las posimágenes cercana y lejana que se crean al ver la figura 7.40, la Luna del horizonte y la elevada tienen los mismos ángulos visuales. La posimagen que aparece en la pared de la habitación simula la Luna del horizonte. El círculo parece más lejano, por lo que el mecanismo de escalamiento de tamaño y distancia del observador hace que parezca mayor. La posimagen que aparece en la página del libro simula la Luna



Figura 7.53
Concepción artística de la ilusión de la Luna, en la que ésta se ve al mismo tiempo sobre el horizonte y en lo alto del cielo.

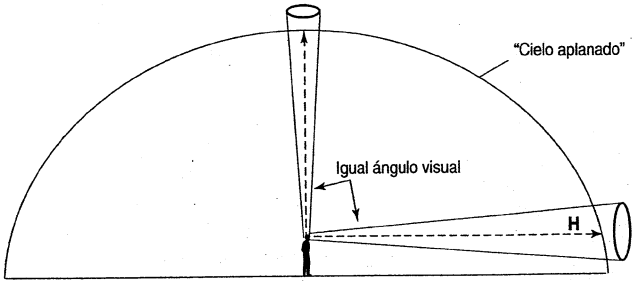


Figura 7.54
Si se pide a los observadores que consideren el cielo como una superficie y que comparen la distancia al horizonte (H) y al cenit en una noche despejada y sin Luna, por lo regular dirán que el horizonte se ve más distante. Esto produce el "cielo aplanado" que se muestra.

elevada. El círculo parece más cercano, por lo que el mecanismo de escalamiento lo hace ver más pequeño (King y Gruber, 1962).

Lloyd Kaufman e Irvin Rock han realizado una serie de experimentos que respaldan la teoría de la distancia aparente. En uno de ellos, demostraron que cuando la Luna sobre el horizonte se veía desde el suelo, lo cual la hacía lucir más lejana, parecía 1.3 veces más grande que cuando estaba elevada; sin embargo, cuando se ocultaba el terreno y se le veía a través de un orificio, la ilusión se desvanecía (Kaufman y Rock, 1962a, 1962b; Rock y Kaufman, 1962).

Sin embargo, algunos investigadores se muestran escépticos ante la teoría de la distancia aparente. Por ejemplo, cuestionan la idea de que la Luna del horizonte parece más lejana, como se muestra en el efecto del cielo aplanado de la figura 7.54, ya que algunos sujetos la ven como si flotara en el espacio frente al cielo (Plug y Ross, 1994).

Otra explicación de la ilusión de la Luna, la **teoría del contraste del tamaño angular**, se enfoca, no en su profundidad aparente, sino en su ángulo visual comparado con los objetos del entorno (Baird, Wagner y Fuld, 1990). De acuerdo con este concepto, la Luna se ve menor cuando se halla rodeada por objetos mayores. Así, cuando está elevada, la vastedad del cielo la hace ver reducida. En cambio, cuando está en el horizonte, la rodea menos el cielo y parece mayor.

Aunque durante cientos de años los científicos han propuesto teorías para explicar la ilusión de la Luna, no se ha llegado todavía a una explicación definitiva (Hershenson, 1989). Al parecer, varios factores, además de los ya vistos, se encuentran involucrados, tales como , la perspectiva atmosférica (mirar a través de la neblina en el horizonte aumenta la percepción del tamaño), el color (el rojo incrementa el tamaño percibido) y factores oculomotrices (la convergencia de los ojos, que suele ocurrir cuando vemos hacia el horizonte, puede aumentar también el tamaño percibido) (Plug y Ross, 1994). De esta forma, muchas fuentes de información se conjugan para crear nuestra impresión de profundidad, así que es posible que varios factores operen en conjunto para dar lugar a la ilusión de la Luna y quizá también a otras ilusiones.

PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

Periodos sensibles en el desarrollo de la visión binocular

Terminamos este capítulo con las neuronas que responden a la disparidad binocular. En nuestro análisis de estas neuronas en la página 240, vimos que se encuentran en abundancia en la corteza estriada y en otras áreas. De igual manera vimos que si los gatitos son criados en un ambiente en el que nunca ven con los dos ojos a la vez, pierden sus células binoculares de profundidad (Blake y Hirsch, 1975; véase la página 242). A continuación describiremos la evidencia de que estos cambios, originados por la crianza en un ambiente de privación, tienen mayor probabilidad de ocurrir si las condiciones anormales se presentan durante un *periodo sensible* al inicio de la vida del animal.

Describiremos las investigaciones en animales y seres humanos que han estudiado la forma en que la estimulación visual anormal al inicio de la vida afecta el funcionamiento del sistema visual. Esta estimulación anormal se ha creado mediante una técnica llamada crianza monocular.

Crianza monocular de gatitos

Una de las formas de privar a un animal de información visual coordinada en ambos ojos es por medio de un procedimiento denominado **crianza monocular**, en el que se sutura un ojo para que el animal solamente pueda usar el otro. Los **histogramas de dominancia ocular**, como el de la figura 7.55, ilustran el efecto de la crianza monocular en la binocularidad. Para trazar los histogramas, se toman registros de numerosas células y luego se califica la capacidad de cada una de responder tanto al ojo contralateral (el que está en el lado opuesto de la cabeza, visto desde la neurona) como al ipsilateral (el del mismo lado). Las células se clasifican en siete categorías, de acuerdo con el grado de dominancia ocular, según se aprecia en la tabla 7.1.

La comparación de los histogramas en las figuras 7.55a y 7.55b muestra el sorprendente efecto de la privación monocular en la respuesta de las células corticales de un gatito a la estimulación de cada ojo. Mientras que casi todas las células del gato normal responden a ambos ojos y, por lo tanto, se ubican en las categorías 2 a 6 del histograma, todas las células del gatito respondieron únicamente a la estimulación del ojo no suturado y se colocan en la categoría 7 (Hubel y Wiesel, 1970).

La investigación en la que esta crianza monocular se ha llevado a cabo en diferentes momentos

Tabla 7.1
Categorías de respuesta binocular

Categoría	Descripción
1	La célula responde sólo a la estimulación del ojo contralateral; por lo tanto, si la célula está en el hemisferio derecho, responde sólo a la estimulación del ojo izquierdo.
2	La célula responde mucho más a la estimulación del ojo contralateral que a la estimulación del ojo ipsilateral.
3	La célula responde ligeramente más a la estimulación del ojo contralateral.
4	La célula responde por igual a la estimulación de cada ojo.
5	La célula responde ligeramente más a la estimulación del ojo ipsilateral.
6	La célula responde mucho más a la estimulación del ojo ipsilateral.
7	La célula responde sólo a la estimulación del ojo ipsilateral.

(continúa)

La plasticidad de la percepción *(continuación)*

del desarrollo temprano de los gatitos encontró que existe un periodo sensible al inicio de la vida del gato, durante el cual la crianza monocular tiene un gran efecto. El período sensible de los gatitos se extiende desde su nacimiento hasta alrededor de los seis meses (Cynader, Timney y Mitchell, 1980; Jones, Spear y Tong, 1984; Olson y Freeman, 1980). Después de este tiempo, la crianza monocular tiene poco efecto.

"Crianza monocular" en los niños

Hemos visto que la crianza monocular deteriora la visión binocular de los gatitos. El estudio de personas que en la infancia llevaron un parche en un ojo a consecuencia de alguna operación indica que los efectos son parecidos en los seres humanos.

Shinobu Awaya y sus colaboradores (1973) investigaron el historial de 19 personas con una condición llamada **ambliopía**, en la que un ojo presenta una agudeza visual pobre cuya causa no es un problema físico. Descubrieron que todas estas personas tuvieron cerrado el ojo ambliópico (el de poca agudeza) en la infancia luego de alguna cirugía ocular y que, en casi todos los casos, esto ocurrió durante el primer año de vida.

Al tener un ojo parchado al inicio de su vida, estos niños experimentaron una privación monocular similar a la experimentada por los gatos que tenían un ojo suturado. Con base en los resultados

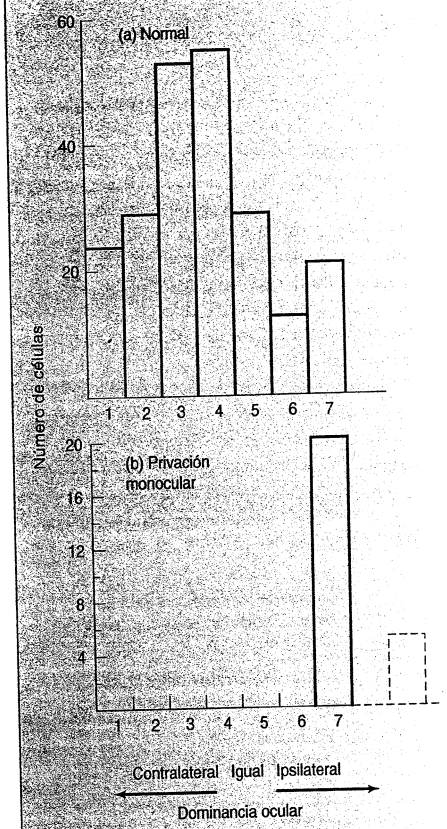


Figura 7.55
(a) Histograma de dominancia ocular de los registros de 223 neuronas de la corteza visual de gatos adultos. Los números aluden a las categorías que se explican en la tabla 7.1. Observe que muchas células responden a la estimulación de ambos ojos. (b) Histograma de dominancia ocular de 25 células registradas en la corteza visual de un gato de dos meses y medio criado con el ojo derecho suturado hasta el momento del experimento. La barra punteada de la derecha indica que cinco células no respondieron a la estimulación de ninguno de los dos ojos. La barra continua muestra que las 20 células que respondieron a la estimulación lo hicieron sólo en el ojo abierto. (Wiesel y Hubel, 1963.) *(continúa)*

La plasticidad de la percepción *(continuación)*

de los experimentos con animales, que demostraron una disminución en la respuesta de las neuronas corticales que responden a la estimulación del ojo suturado, podemos concluir que la agudeza visual escasa experimentada por los humanos en su ojo ambliópico es quizá causada por una pérdida de neuronas corticales que responden a la estimulación de dicho ojo.

Por lo tanto, se ha llamado a este padecimiento **ambliopía por privación de estímulo**, para distinguirla de la ambliopía debida a otras causas (Von Noorden y Maumanee, 1968). (Véase también Aslin y Banks, 1975, para una exposición de cómo otros problemas visuales durante la niñez pueden afectar la respuesta de las neuronas corticales). Lo que todos estos experimentos nos indican es que nuestra capacidad de utilizar la información de la disparidad binocular a fin de percibir la profundidad depende de que nuestras neuronas binoculares reciban la estimulación adecuada durante un periodo sensible al comienzo de la vida.

Espacio visual y auditivo

El espacio auditivo se extiende alrededor de su cabeza en todas direcciones y existe dondequiera que haya un sonido. La mejor manera de experimentar el espacio auditivo es cerrar los ojos y advertir los sonidos que lo rodean, prestando particular atención a su dirección y distancia. A menos que se encuentre en un ambiente extremadamente silencioso, es probable que tenga una sensación de los objetos (por ejemplo, el sonido de una computadora) y eventos (gente que habla, automóviles que transitan) localizados en diversas posiciones en el espacio. Al utilizar el sonido para percibir los objetos localizados en diferentes posiciones, usted experimenta el espacio auditivo.

El espacio auditivo y el visual se parecen en algunos aspectos y difieren en otros. Una de las semejanzas más obvias es el paralelismo entre las claves de la *disparidad binocular*, para la visión; y las claves que se basan en los oídos izquierdo y derecho, para la audición. En el caso de la vista, la clave de la profundidad de la disparidad binocular depende de las diferencias en las imágenes de los ojos izquierdo y derecho. En el caso de la audición, existen claves que dependen de las diferencias en la intensidad y el tiempo de llegada de los sonidos a los oídos izquierdo y derecho (en el capítulo 11 estudiaremos con detalle estas claves auditivas llamadas claves binaurales).

Otra semejanza entre el espacio auditivo y el visual es que ambos se superponen. Por ejemplo, cuando un director de orquesta *escucha* el solo del oboe del lado izquierdo de la orquesta, *ve* también al oboísta sentado a la izquierda. Esta superposición entre los espacios auditivo y visual ocurre incluso cuando los directores emplean una técnica de práctica sin orquesta llamada "audición interna", en la que imaginan la partitura. Cuando hacen esto, no sólo imaginan los sonidos de los instrumentos, sino también los lugares vistos desde el podio. (Véase Andersen *et al.*, 1997, para una mayor discusión sobre las neuronas multimodales que responden cuando los estímulos visuales y auditivos se encuentran en la misma posición en el espacio.)

La superposición entre el lugar de donde parecen proceder los sonidos y donde vemos la fuente sonora es también común en situaciones cotidianas muy alejadas de las salas de concierto. Usted escucha una conversación a sus espaldas, voltea y ve a dos personas platicar más o menos en el punto que usted hubiera pronosticado. Sin embargo, la vista y el oído a veces proporcionan información discrepante, como cuando el sonido se produce en cierto lugar pero uno ve la fuente aparente en otro. Un ejemplo común sucede en los cines, donde los diálogos de los actores proceden del altavoz ubicado a la derecha de la pantalla, pero a ellos los vemos en el centro, a dos o más metros de distancia. Cuando esto ocurre, oímos que el sonido proviene del *lugar que vemos* (la imagen en medio de la pantalla) en lugar del sitio donde realmente se origina (el altavoz a la derecha). Este efecto se denomina **captura visual** o **efecto del ventrílocuo**.

El espacio visual y el auditivo pueden variar en la cantidad de información que ofrecen. En condiciones de buena visibilidad, el espacio visual está más "lleno", pues se prolonga hasta donde se extiende la vista (pero tenemos que girar para ver el espacio visual que está detrás). En los ambientes muy ruidosos, como en los conciertos, los encuentros deportivos o las calles muy transitadas, el espacio auditivo puede estar "lleno", pero, por lo común, consta de sonidos aislados en ciertas ubicaciones y, con espacios intermedios entre ellos. Sin embargo, cuando la visibilidad es mala, como ocurre en la oscuridad, el espacio visual se desvanece y el auditivo se convierte en nuestra principal fuente de percepción espacial. Los ciegos enfrentan esta situación todo el tiempo, y, en consecuencia, prestan mucha atención a lo que ocurre en el espacio auditivo. Así, cuando la gente habla o los automóviles pasan, los ciegos no sólo asimilan el significado de los sonidos, sino también sus ubicaciones en el espacio auditivo.

TABLA SINÓPTICA 7.2

Percepción del tamaño

El experimento de Holway y Boring demostró que la percepción de la profundidad influye en la percepción del tamaño. De este modo que una buena percepción de la profundidad produce juicios precisos del tamaño y una mala produce juicios del tamaño con base en el ángulo visual del objeto. Algunos ejemplos de la percepción del tamaño que dependen del ángulo visual son la percepción del Sol y la Luna y la forma en que percibimos los objetos desde un avión.

Constancia del tamaño

El principio de la constancia del tamaño sostiene que nuestra percepción del tamaño de un objeto permanece relativamente constante, aun cuando éste es visto desde diferentes distancias, lo que ocasiona cambios en el tamaño de la imagen del objeto en la retina. La constancia del tamaño ocurre cuando se dispone de buena información de profundidad. El vínculo entre la constancia del tamaño y la percepción de la profundidad condujo a la idea del escalamiento de tamaño y distancia. La ley de Emmert, que afirma que el tamaño de una posimagen depende de la distancia a la que aparece la posimagen, constituye un ejemplo de escalamiento de tamaño y distancia.

La ilusión de Müller-Lyer

Una de las ilusiones del tamaño más estudiadas es la de Müller-Lyer. Se ha propuesto que esta ilusión se origina debido a una aplicación errónea del escalamiento de la constancia del tamaño, la cual se debe a que las dos líneas de la ilusión parecen encontrarse a diferentes distancias. Existen varias demostraciones que cuestionan lo anterior. La teoría de las claves contradictorias ofrece una explicación alternativa que depende de las claves de longitud más que de la información sobre la profundidad.

Otras ilusiones de tamaño

Otras ilusiones de tamaño incluyen la ilusión de Ponzo, la de las vías del ferrocarril, la del cuarto de Ames y la de la Luna. Las tres han sido explicadas a partir de una mala percepción de la profundidad, la cual, aplicada a la ilusión de la Luna, conforma la teoría de la distancia aparente. Ésta se basa en la idea de que la Luna sobre el horizonte (que parece mayor que la Luna elevada) se ve más lejana porque es vista desde el terreno, el cual tiene mucha información sobre la profundidad. Otra explicación de la ilusión de la Luna es la teoría del contraste del tamaño angular, que no se centra en la profundidad aparente, sino en el ángulo visual de la Luna en comparación con los objetos del entorno. No se ha propuesto una explicación totalmente satisfactoria de esta ilusión.

Plasticidad: periodos sensibles en el desarrollo de la visión binocular

Los experimentos de crianza monocular, en los que se cría a gatitos que sólo pueden ver con un ojo, indican que la experiencia de la visión binocular es necesaria durante un periodo sensible al inicio de la vida del animal para que las neuronas binoculares se desarrollen con normalidad. Este periodo sensible se extiende desde nacimiento hasta los seis meses. La condición llamada ambliopía por privación del estímulo, que ocurre en algunos adultos que llevaron un ojo parchado en la infancia, puede deberse a una falta de neuronas binoculares causada por una privación temprana.

Entre sentidos: espacio visual y auditivo

El espacio puede percibirse de manera visual y con base del sonido. La percepción visual de la profundidad depende, al menos en parte, de las diferencias en la información recibida por los dos ojos; mientras que la percepción auditiva depende de las diferencias en la información recibida por los dos oídos. Además de esta similitud de los mecanismos, existen muchas semejanzas perceptuales entre la percepción del espacio visual y el auditivo, así como algunas diferencias.

Preguntas de estudio

1. ¿Podemos percibir las distancias de los objetos con base en la imagen de los puntos aislados en la retina? (226)
2. ¿Cuál es el principal interés de la teoría de las claves de la percepción de la profundidad? (226)
3. ¿Cuáles son las tres categorías básicas de las claves de profundidad? (226)

Claves oculomotrices

4. Describa la convergencia y la acomodación. ¿A qué distancia estas claves son eficaces para percibir la profundidad? (226)

Claves monoculares

Claves pictóricas

5. ¿Cuáles son las claves pictóricas? (227)
6. Describa las claves pictóricas siguientes: oclusión, altura relativa, sombras, tamaño relativo, tamaño familiar, perspectiva atmosférica, perspectiva lineal y gradiente de textura. (227)
7. Distinga entre la técnica de dibujo de la perspectiva lineal y la clave de profundidad del mismo nombre. ¿Qué logra la técnica de dibujo? (230)

Claves producidas por el movimiento

8. Describa las dos claves producidas por el movimiento: el paralaje de movimiento y la supresión y acrecentamiento. (231)
9. ¿Cuál es la base retiniana del paralaje de movimiento (figura 7.11)? (231)

Claves binoculares de profundidad

Disparidad binocular y estereopsia

10. ¿Cuáles son las dos etapas involucradas en la creación de la percepción de profundidad? (233)
11. ¿Qué es la disparidad binocular?, ¿qué es la estereopsia? (234)
12. ¿Cuál es el principio del funcionamiento de los estereoscopios? (234)

Puntos retinianos correspondientes

13. ¿Qué son los puntos retinianos correspondientes? (237)
14. ¿Qué es el horóptero? (237)
15. ¿Qué son los puntos retinianos no correspondientes? (238)
16. ¿Qué es el ángulo de disparidad y qué información ofrece para percibir la profundidad? (238)
17. Defina la disparidad cruzada y la no cruzada. (238)
18. El hecho de que percibamos profundidad cuando hay disparidad en dos imágenes, ¿prueba que la disparidad crea nuestra percepción de la profundidad? (239)

Estereograma de puntos aleatorios

19. ¿Qué son los estereogramas de puntos aleatorios y qué nos indican sobre la función de la disparidad en la percepción de la profundidad? (239)

Información de disparidad en el cerebro

20. ¿Qué son las células binoculares de la profundidad? ¿qué es una célula de disparidad nula y qué es una célula selectiva a la disparidad? (240)
21. ¿Qué vías extraestriadas contienen neuronas que participan en la percepción de la profundidad? (241)
22. Describa el experimento de Blake y Hirsch en el que criaron gatos para que sólo tuvieran visión monocular. ¿Qué indican los resultados del experimento? (242)
23. Describa el experimento de DeAngelis en el que se estimularon neuronas sensibles a la disparidad en el mono. ¿Qué demuestran los resultados de este experimento? (242)

Exploración del cerebro: Estereopsia en el cerebro

24. Describa cómo manipularon Kwee y sus colaboradores la estereopsia en sus sujetos para medir la respuesta IRMf a la estereopsia. (242).
25. ¿Qué área de la corteza es activada por la estereopsia? ¿En qué corriente se encuentra? (242)

Problema de la correspondencia

26. ¿En qué consiste el problema de la correspondencia en la percepción de la profundidad? ¿Ya fue resuelto? (243)
27. ¿A qué distancias las claves proporcionan información para la percepción de la profundidad? (243)

La profundidad entre especies

28. ¿Cuáles ojos están mejor adaptados para utilizar la disparidad binocular en la percepción de la profundidad, los frontales o los laterales? (245)
29. Describa el uso de la disparidad binocular de las palomas. (245)
30. ¿De qué información se valen la rana y el bicho acuático *notonecta* para percibir la profundidad? (245)
31. Explique de qué manera se determinó que la langosta emplea el paralaje del movimiento para juzgar la profundidad. (245)
32. ¿Qué tipos de información usa la abeja para percibir las distancias mientras vuela? (246)
33. ¿Cómo perciben los murciélagos la profundidad? (246)

Percepción del tamaño

34. ¿Qué ilustra el relato de la tormenta de nieve acerca de la percepción del tamaño? (248)

El experimento de Holway y Boring

35. Describa el experimento de Holway y Boring. Incluya la disposición de los estímulos, los cálculos de los sujetos y los resultados. (248)
36. ¿Qué sucede con la percepción del tamaño cuando se elimina la percepción de la profundidad? (250)
37. ¿En qué condiciones la percepción del tamaño se basa en el tamaño real de los objetos? (250)
38. ¿En qué condiciones la percepción del tamaño se basa en el ángulo visual de los objetos? (250)
39. ¿Qué demuestra nuestra percepción de las dimensiones del Sol y la Luna sobre la percepción del tamaño? (250)
40. ¿Por qué percibimos muy pequeños a los objetos cuando los vemos desde un avión? (250)

Constancia del tamaño

41. ¿Qué es el principio de la constancia del tamaño? (250)
42. ¿Qué principio prueba la demostración en la que el autor pide a un estudiante de la fila delantera que estime su estatura tanto de lejos como de cerca? (251)
43. ¿Qué principio prueba la demostración con las monedas en cuanto a la constancia del tamaño? (251)
44. ¿Qué es el escalamiento de tamaño y distancia? Explique los términos en la ecuación $T = R \times D$ y aplíquela. (252)
45. ¿Qué es la ley de Emmert y cuál es su relación con la ecuación del escalamiento de tamaño y distancia? (252)

Ilusiones visuales

46. ¿Qué es la percepción verídica?, ¿cuándo es más probable que ocurra y cuándo que se debilite? (254)

La ilusión de Müller-Lyer

47. Describa la ilusión de Müller-Lyer y su explicación con base en una mala aplicación de la constancia del tamaño. (254)
48. ¿Por qué la representación de las pesas de la figura 7.46 y la imagen tridimensional de la figura 7.47 ponen en tela de juicio la mala aplicación del escalamiento de la constancia del tamaño como explicación de la ilusión de Müller-Lyer? (256)
49. Describa la teoría de las claves contradictorias en la ilusión de Müller-Lyer. (257)

La ilusión de Ponzo

50. Describa la ilusión de Ponzo y la manera en que se ha explicado con base en la mala aplicación del escalamiento de la constancia (257)

El cuarto de Ames

51. Explique cómo percibimos a la gente en el cuarto de Ames y cómo se ha explicado esta percepción a partir del (a) escalamiento de tamaño y profundidad y (b) del tamaño relativo (258)

La ilusión de la Luna

52. Describa la ilusión de la Luna. (259)
53. ¿Cuál es la explicación de la distancia aparente en la ilusión de la Luna? ¿Qué es el "cielo aplanado"? ¿Cómo se compara el ángulo visual de la Luna sobre el horizonte y en lo alto del cielo? (259)
54. Describa el paralelismo entre la explicación de la distancia aparente en la ilusión de la Luna y la ley de Emmert. (259)
55. ¿Qué experimento realizado por Kaufman y Rock apoya la explicación de la distancia aparente? (260)
56. ¿Por qué algunos investigadores se muestran escépticos ante la teoría de la distancia aparente? (260)
57. Describa la teoría del contraste del tamaño angular en la ilusión de la Luna. (260)
58. ¿A qué combinación de factores es probable que se deba la ilusión de la Luna? (260)

La plasticidad de la percepción: periodos sensibles en el desarrollo de la visión binocular

Crianza monocular en gatitos

59. ¿Qué es un histograma de dominancia ocular? (261)
60. ¿Cuál es el efecto de la crianza monocular en la respuesta binocular de las neuronas corticales, según revelan los histogramas de dominancia ocular? (262)
61. ¿Cuál es el periodo sensible en la crianza monocular de los gatos? (262)
62. ¿Cuál es el efecto de la crianza monocular en los gatos adultos? (262)

"Crianza monocular" en los niños

63. ¿Qué es la ambliopía? (262)
64. ¿Qué encontró Awaya respecto a la relación entre el uso temprano de un parche en el ojo y la ambliopía? (262)
65. ¿Cómo se relacionan los resultados del experimento de Awaya con los experimentos de crianza monocular en los gatos ? (262)
66. ¿Qué es la ambliopía por privación de estímulo y qué la origina ? (263)

Entre sentidos: espacio visual y auditivo

67. ¿Cuáles son las semejanzas y las diferencias entre el espacio visual y el auditivo? (264)
68. ¿Qué ocurre cuando hay una discrepancia entre el espacio visual y el auditivo? (264)
69. ¿En qué momento los estímulos visuales proporcionan más información sobre el espacio que los auditivos? ¿En qué momento los estímulos auditivos proporcionan más información? (264)

8

PERCEPCIÓN DEL MOVIMIENTO

ESQUEMA TEMÁTICO

Cuatro maneras de crear la percepción del movimiento

Detectores neuronales de características y percepción del movimiento

Teoría de la descarga corolaria: tomar en cuenta los movimientos oculares

Información del movimiento en el orden óptico

Organización perceptual y percepción del movimiento

La inteligencia de la percepción del movimiento

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
Actividad cerebral durante el movimiento aparente del cuerpo humano

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN:
Crianza selectiva y percepción del movimiento

ENTRE SENTIDOS:
percepción del movimiento a través de los sentidos

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Por qué se quedan inmóviles algunos animales cuando presienten el peligro? (269)
- ¿Cómo crean las películas el movimiento a partir de fotos fijas? (273)
- Al escudriñar una habitación, la imagen de ésta se desplaza por la retina. Entonces, ¿por qué nos parece que la habitación y los objetos en ella están inmóviles? (279, 283)

Muchos animales se quedan totalmente inmóviles cuando se sienten en peligro. Lo hacen para salvar su vida, porque en la medida en que permanezcan quietos pueden llegar a pasar inadvertidos por el depredador que los acecha, pero en cuanto se mueven se tornan visibles. Para el depredador y para la presa potencial que intenta evitarlo, la percepción del movimiento es crucial para sobrevivir. Así, algunos animales perciben mal la profundidad o su visión cromática es rudimentaria, pero todos son capaces de percibir el movimiento.

La universalidad de la percepción del movimiento no se debe únicamente a las relaciones entre depredador y presa. La capacidad para percibir el movimiento es un mecanismo tan básico para la interacción con

el mundo que su pérdida puede convertirse en una discapacidad atroz. Por ejemplo, una mujer de 43 años perdió la capacidad para percibir el movimiento cuando sufrió una apoplejía que lesionó un área de la corteza que corresponde al área TM del mono (la cual, según vimos en el capítulo 4, es importante para la percepción del movimiento). Su condición, llamada **agnosia del movimiento**, le dificultaba servir té o café en una taza porque, para ella, el líquido parecía congelarse. Por lo tanto, no podía percibir el ascenso del líquido en la taza, así que tenía dificultades para saber cuándo dejar de verterlo (figura 8.1).

Además, la paciente se quejaba de que no podía seguir una conversación, pues no podía ver los movimientos del rostro ni de la boca del interlocutor. Quizá lo más perturbador de su caso era que en ocasiones la gente aparecía o desaparecía de repente en las habitaciones porque no podía percibirla mientras iban caminando; y cruzar la calle representaba graves problemas porque al principio un carro parecía alejado, pero luego, súbitamente y sin advertencia, aparecía muy cerca (Zihl *et al.*, 1983, 1991). Este caso ilustra lo importante que es la percepción del movimiento en las actividades cotidianas.

Una de las metas de este capítulo es describir algunos de los mecanismos responsables de la percepción del movimiento. Sin embargo, el propósito del capítulo trasciende la descripción de la percepción del movimiento, ya que su estudio tiene mucho que enseñarnos acerca de la percepción en general. Conforme estudiemos los detalles de la percepción del movimiento, estaremos interesados también en las siguientes ideas básicas que son válidas para la percepción del movimiento y para otras cualidades de la percepción.

1. La percepción es una creación del sistema nervioso. Percibimos movimiento incluso cuando éste no existe, como cuando nuestro sistema nervioso hace que lo percibamos cuando las luces fijas se encienden y se apagan alternadamente (figura 8.2).

2. La percepción visual a menudo depende de algo más que la sola imagen en la retina. Percibimos movimiento cuando seguimos a un objeto móvil, aunque su imagen permanezca en el mismo lugar en nuestras retinas (figura 8.3).

3. La percepción a menudo involucra una interacción entre diferentes cualidades perceptuales. Nuestros propios movimientos y el movimiento de los objetos pueden ayudarnos a percibir con mayor precisión la forma de un objeto y su localización en el espacio. Esto se ilustra en la figura 5.46 (página 173):

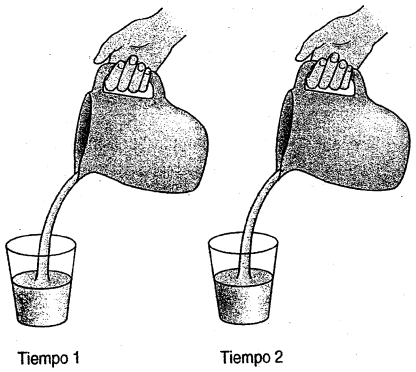


Figura 8.1
La mujer con agnosia del movimiento no percibía cambio alguno en el nivel del agua que vertía en el vaso.

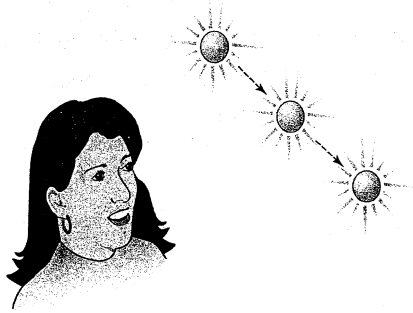


Figura 8.2
Si el tiempo entre los destellos es el correcto, al mirar luces que se encienden y se apagan alternadamente, percibimos movimiento, el cual está indicado por la línea punteada. Como no hay movimiento real en el estímulo, nuestra percepción del movimiento debe ser creada por nuestro sistema nervioso.

desde cierta posición, las rocas parecen estar dispuestas en círculo, pero adquieren una apariencia totalmente distinta si el observador se mueve a otro sitio. O bien, considere la figura 8.4a en la cual parece haber dos rectángulos, uno frente al otro; sin embargo, al mover sus componentes a otra posición se revela la figura 8.4b, donde se muestra que el objeto claro en realidad tiene forma de *L* y no de rectángulo. Así, aunque nuestra primera interpretación de la figura 8.4a parecía razonable, el movimiento nos muestra que era incorrecta.

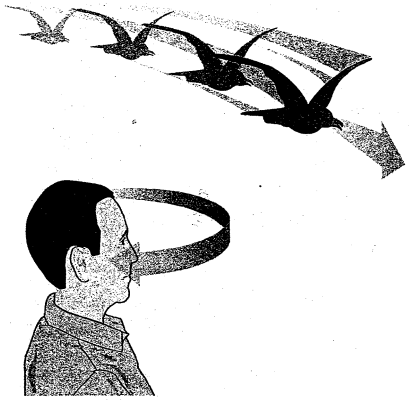


Figura 8.3
Si al seguir el vuelo de un pájaro giramos la cabeza y mantenemos los ojos fijos en él, su imagen permanecerá en el mismo lugar de nuestra retina, aunque percibamos que se está moviendo. Esto significa que nuestra percepción del movimiento depende de algo más que el movimiento de una imagen en la retina.

4. La percepción a menudo depende de heurísticos, reglas generales que proporcionan estimaciones de lo que es un estímulo particular y también del procesamiento descendente basado en factores cognoscitivos, como el conocimiento que un observador aporta a una situación particular. Analizamos la idea de los heurísticos cuando describimos la psicología de la Gestalt en el capítulo 5 (página 154) y la percepción de la luminosidad en el capítulo 6 (página 214). La percepción del movimiento proporciona otros ejemplos de heurísticos y de procesamiento descendente.

Empezamos nuestra exposición de la percepción del movimiento con la descripción de las diferentes maneras en que ésta puede ocurrir. Este análisis resulta relevante para el punto 1 anterior porque muchas de las maneras de crear una percepción del movimiento involucran ilusiones del movimiento creadas por el sistema nervioso.

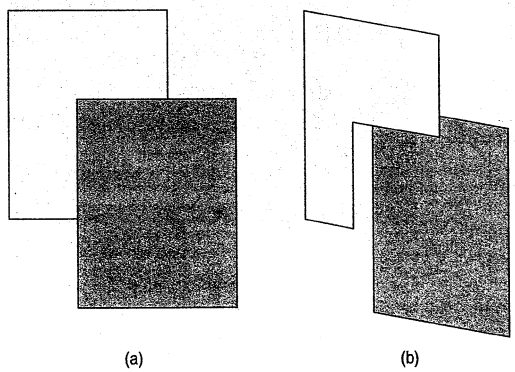


Figura 8.4
(a) Primero, este estímulo parece dos rectángulos, (b) pero al cambiar el punto de vista se revela que la forma blanca no es rectangular.

Cuatro maneras de crear la percepción del movimiento

Percibimos el movimiento cuando un objeto se mueve a través de nuestro campo visual, pero también en otras condiciones. A continuación, describiremos cuatro formas diferentes de crear una percepción del movimiento.

Movimiento real

La forma más directa de crear la percepción del movimiento consiste simplemente en mover un objeto a lo largo del campo visual del observador. Esta situación se denomina **movimiento real** porque el objeto se mueve físicamente. Los primeros investigadores estudiaron el movimiento real por medio de la medición de propiedades básicas como el umbral del movimiento. Encontraron que el umbral de percepción del movimiento en un campo homogéneo tiene una velocidad de alrededor de 1/6 a 1/3 de un grado de ángulo visual por segundo (Aubert, 1886). Esto significa que usted apenas notaría el movimiento del punto de la figura 8.5a si, visto a 30 centímetros de distancia, tardara unos 14 segundos en viajar de *A* a *B*. Pero, si añadimos líneas verticales al espacio entre *A* y *B*, como en la figura 8.5b, sería capaz de percibir el movimiento incluso a velocidades tan bajas como 1/60 de un grado de ángulo visual por segundo (que equivale a un tiempo de viaje de 280 segundos de *A* a *B*, si la figura es vista a 30 centímetros de distancia). Estos resultados demuestran que nuestra percepción del movimiento depende tanto de la velocidad del estímulo como de su entorno.

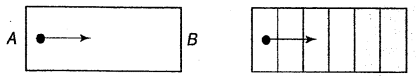


Figura 8.5
El contexto en el que ocurre el movimiento afecta su percepción. Es más fácil detectar el movimiento en (b) que en (a) debido a la estructura proporcionada por las líneas verticales.

Movimiento aparente

En la época en que los primeros investigadores medían los umbrales para la percepción del movimiento real, Exner (1875) demostró que puede crearse una percepción del movimiento cuando en realidad no existe tal, lo cual logró mediante la descarga contigua de dos chispas eléctricas. De este modo parecía haber movimiento en el espacio que las separaba (figura 8.6). Esta percepción de un movimiento en el vacío, denominado **movimiento estroboscópico** o **movimiento aparente**, encontró un uso práctico en la creación de las primeras películas con movimiento a finales del siglo XIX (figura 8.7) y hoy en día se utiliza mucho en carteles publicitarios y de entretenimiento (figura 8.8).

A principios del siglo XX comenzó a florecer la industria cinematográfica, pero no fue sino hasta 1912 que los psicólogos emprendieron el estudio del movimiento aparente. Ése fue el año en que Max Wertheimer publicó su artículo sobre este movimiento, el cual marcó el arranque de la psicología de la Gestalt. Recuerde que en el capítulo 5 vimos que Wertheimer se valió del fenómeno del movimiento aparente que se produce en el espacio entre dos estímulos destellantes para argumentar en contra de la idea de los estructuralistas de que las percepciones son el resultado de la suma de sensaciones (véase figura 5.2). ¿Cómo explican las sensaciones, decía Wertheimer, la percepción de algo donde no existen estímulos reales?

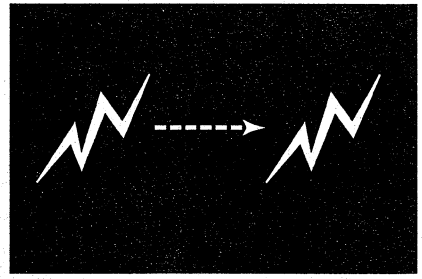


Figura 8.6
Cuando Exner descargó dos chispas de manera alternada, percibió un movimiento entre ellas. Ésta fue una de las primeras demostraciones científicas del movimiento aparente.



Figura 8.7
Ocho cuadros de la película de Edwin S. Porter (1903), *El gran robo al tren*. La proyección de la secuencia dura unos 0.4 segundos. La animación que se percibe es un ejemplo del movimiento estroboscópico.

Wertheimer y otros comenzaron a estudiar el movimiento aparente desde el punto de vista psicofísico y descubrieron que la índole del movimiento que se percibe entre dos destellos depende tanto del lapso entre éstos como de su distancia. En la figura 8.9 se aprecia que nuestra percepción de dos destellos cambia a medida que se alarga el tiempo entre ambos, es decir, el **intervalo entre los estímulos** (IEE) (Graham, 1965). Cuando el IEE dura menos de 30 milisegundos, parece que las luces se encienden y apagan de manera simultánea. Se percibe un movimiento parcial entre las dos luces cuando el intervalo supera esos 30 milisegundos; y cuando llega a unos 60 milisegundos, la luz parece moverse de un lado a otro. Por último, a intervalos superiores a 200 o 300 milisegundos, no se percibe movimiento alguno entre las luces, sino que aparecen en sucesión: la primera se enciende y se apaga y luego la otra hace lo mismo.

La distancia entre las dos luces también influye en la percepción del movimiento aparente. A medida que ésta se incrementa, es preciso aumentar el intervalo o la intensidad de los destellos a fin de mantener la percepción del movimiento.

DEMOSTRACIÓN

Demostración del movimiento aparente

Usted puede demostrar los efectos de la figura 8.9 mediante lo siguiente: marque un punto en un lado de un cerillo, como se aprecia en la figura 8.10a, y en el otro lado dibuje otro punto ligeramente más abajo, como se observa en (b) (esto también puede hacerse con un popote). Luego, con el cerillo entre el pulgar y el índice, como en (c), empiece a rotarlo con lentitud. Observe que cuando el giro es pausado (IEE largo), se ven los puntos uno tras otro. Aumente ahora la rapidez y vea en qué momento ocurre el movimiento. Con giros más acelerados (IEE corto), verá los dos puntos al mismo tiempo y sin ningún movimiento entre ellos. ●

Movimiento inducido

El movimiento aparente es una ilusión ya que lo percibimos aunque los estímulos no se estén moviendo. El movimiento inducido es una ilusión que

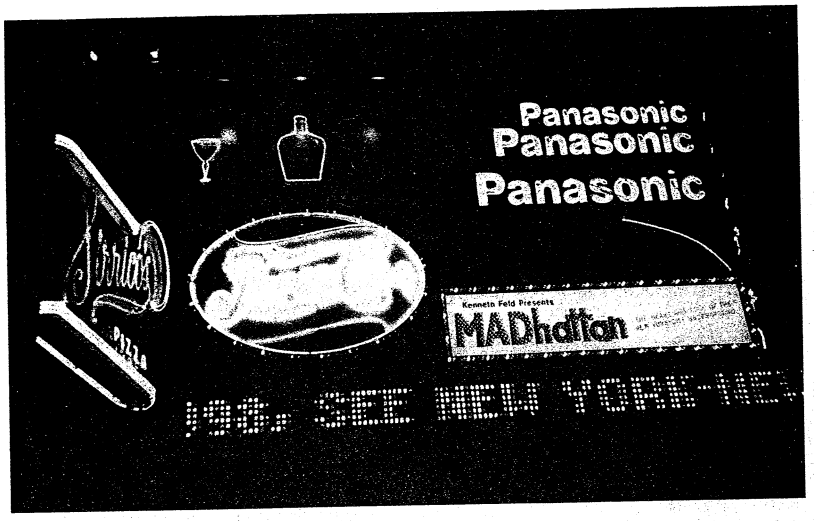


Figura 8.8
Vemos que el mensaje en la parte baja de este letrero se mueve uniformemente a la izquierda, pero esta percepción se debe a las luces fijas que se encienden y se apagan.

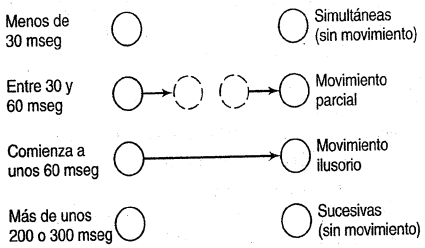


Figura 8.9
La percepción del movimiento aparente depende del lapso entre el destello de las dos luces. A medida que el intervalo aumenta, la percepción del observador pasa por las etapas que se muestran.

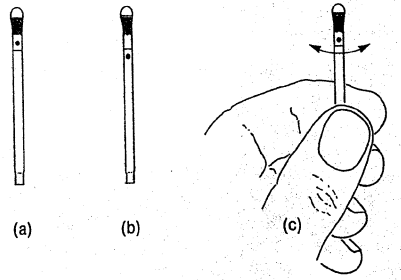


Figura 8.10
Para crear movimiento aparente, dibuje un punto a cada lado de un cerillo (como se muestra en (a) y (b)) y hágalo girar entre sus dedos (como se observa en c).

ocurre cuando el movimiento de un objeto induce la percepción del movimiento de otro objeto. Si a usted le parece que la Luna corre entre las nubes en una noche de viento, eso significa que ha experimentado el movimiento inducido. Las nubes que se desplazan inducen movimiento en la Luna, la cual se encuentra inmóvil. Usted puede comprobar el movimiento inducido con la siguiente demostración:

DEMOSTRACIÓN

Inducción del movimiento en un punto

Pegue un punto pequeño de papel en la pantalla de su televisor, como se aprecia en la figura 8.11, y sintonice un programa en el que la cámara se mueva por las escenas o siga el movimiento de personas o autos (son particularmente buenos los encuentros de fútbol, básquetbol y hockey). Los movimientos de la cámara hacen que toda la imagen se mueva por la pantalla, lo que induce el movimiento del punto. ●

De igual forma puede notar el movimiento inducido cuando viaja en su automóvil. Si alguna vez ha pisado el freno mientras está parado en un alto a fin de impedir que su automóvil se mueva hacia atrás, seguramente se ha dado cuenta de que éste está detenido y que el automóvil de junto es el que se mueve hacia delante. Por consiguiente, experimentó una forma de movimiento inducido llamada **vectión**, en la que la persona siente que se está moviendo.

Posefecto del movimiento

Si observa la caída de agua o una corriente y luego mira a otro lado, el fondo parecerá desplazarse en sentido contrario al movimiento del agua, con lo que habrá experimentado un **posefecto del movimiento** llamado **ilusión de cascada** (figura 8.12). Los posefectos de movimiento también pueden ocurrir cuando vemos otros tipos de movimiento, como una espiral que, cuando se hace girar, parece moverse hacia adentro. Cuando mira hacia otro lado después de ver este movimiento en espiral, las cosas parecen extenderse. Este es el posefecto del **movimiento en espiral**.

Estudio sobre la percepción del movimiento

Los investigadores que estudian la percepción del movimiento han analizado todos los tipos de movimiento descritos y algunos otros que no hemos presentado todavía. Sin embargo, nuestro propósito no es entender cada tipo de percepción del movimiento, sino comprender algunos de los principios generales que los rigen. Para lograrlo, nos concentraremos en el movimiento real y en el movimiento aparente.

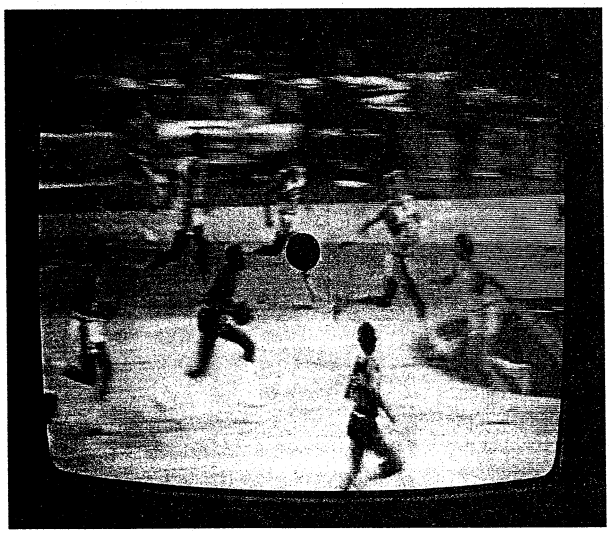


Figura 8.11
Cuando la cámara sigue a los basquetbolistas, el punto colocado en el centro de la pantalla parece moverse con ellos, lo cual constituye un ejemplo de movimiento inducido.



Figura 8.12
Al mirar una caída de agua, como ésta, se puede crear un posefecto del movimiento llamado ilusión de cascada. El movimiento se percibe cuando el observador retira la vista de la cascada. (Charles Mauzy/Corbis.)

Durante muchos años, los investigadores trataron como fenómenos independientes, regidos por mecanismos distintos, tanto al movimiento aparente generado por destellos, como al movimiento real del desplazamiento de los cuerpos en el espacio. Sin embargo, existe una amplia evidencia que confirma que estos dos tipos de movimiento tienen mucho en común, incluyendo la activación de la misma área del cerebro (Stevens *et al.*, 2000), por lo que los investigadores actuales estudian ambas formas y se concentran en descubrir mecanismos generales que puedan aplicárseles. En este capítulo adoptaremos esta postura en nuestra búsqueda de los mecanismos generales de la percepción del movimiento. Comenzaremos con una situación muy sencilla, un punto o una barra que se mueve por la retina, y mostraremos cómo los detectores neuronales del movimiento (como los que explicamos en los capítulos 3 y 4) señalan la dirección del estímulo móvil.

Detectores neuronales de características y percepción del movimiento

Una de las formas en las que se ha llevado a cabo un estudio fisiológico de la percepción del movimiento consiste en tomar registros de neuronas de la corteza, como las células complejas e hipercomplejas de Hubel y Weisel (1959, 1965a) que responden a direcciones específicas de movimiento (véanse figuras 3.11 y 3.12). La figura 8.13 muestra una curva de sintonización que indica el disparo selectivo de una célula compleja hacia un rango pequeño de direcciones.

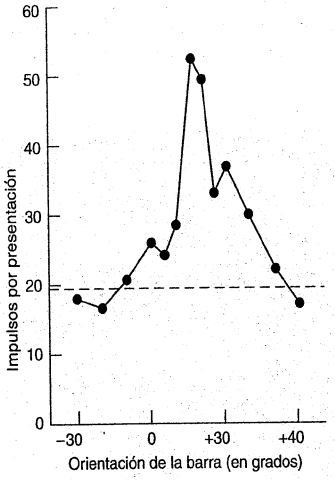


Figura 8.13
Curva de sintonización direccional que muestra la relación entre la orientación de una barra móvil y la respuesta de una célula compleja en la corteza del gato. La célula responde mejor cuando la barra está inclinada entre los 15 y 20 grados. La línea punteada indica la tasa de disparo espontánea. (Blakemore y Tobin, 1972.)

Un circuito neuronal para una neurona selectiva a la dirección

¿Cómo es posible que el alambrado neuronal produzca una neurona que dispare a una dirección específica del movimiento? Werner Reichardt (1961) propuso el circuito simple de la figura 8.14, el cual tiene como resultado una neurona que responde al movimiento en una sola dirección. Para entender su funcionamiento, veamos lo que ocurre cuando un punto de luz se desplaza por la retina estimulando cada receptor en turno, empezando en A y avanzando hacia la derecha (figura 8.15 a y b). El receptor A hace sinapsis con G, por lo que la estimulación de A excita G, que envía una señal inhibitoria a H (en la figura 8.15a, la cruz indica que H fue inhibida). Al mismo tiempo que esto sucede, el estímulo se desplaza al receptor B (figura 8.15b) y hace que responda y envíe una señal excitatoria a H; pero como G la había inhibido, no dispara. Así, las señales de los receptores A y B no pasan de H y nunca llegan a M, la última neurona del circuito. El proceso se repite a medida que el estímulo recorre los demás receptores. El resultado final es que M no responde.

Sin embargo, el resultado es diferente si comenzamos con el receptor F y desplazamos el estímulo a la izquierda (figura 8.15 c y d). El receptor F envía una señal a L, con lo que se activa (figura 8.15c). En seguida, el estímulo pasa al receptor E (figura 8.15d). E dispara y hace que K envíe una señal inhibitoria a L; pero esta inhibición llega demasiado tarde, pues L ya ha disparado y ha estimulado a M (figura 8.15d). El proceso se repite conforme el estímulo se mueve a través del resto de los receptores. El resultado último es que M dispara. Por consiguiente, la neurona M se activa con el movimiento hacia la izquierda pero no hacia la derecha.

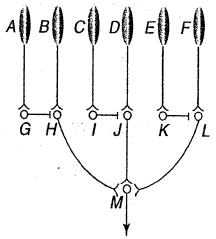


Figura 8.14
Circuito neuronal en el que una neurona (M) responde al movimiento de un estímulo a través de los receptores de derecha a izquierda. En cambio, la neurona no responde al movimiento de izquierda a derecha.

Activación neuronal y estimación de la dirección del movimiento

Aunque los circuitos como el antes descrito pueden estar implicados en la determinación de las propiedades de las neuronas selectivas a la dirección de la corteza estriada, es probable que nuestra percepción del movimiento se base en la actividad de las neuronas que están "corriente arriba" en el sistema visual. En el capítulo 4 advertimos que se cree que el área temporal medial (TM) en la corriente dorsal es impor-

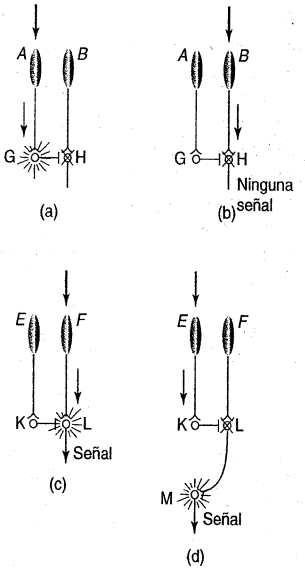


Figura 8.15
Lo que sucede cuando una luz se mueve a través de los receptores de la figura 8.14. (a y b) Movimiento de la luz de izquierda a derecha; (c y d) movimiento de derecha a izquierda.

tante para la percepción del movimiento porque el 90 por ciento de las neuronas de esta área son selectivas a la dirección y que, cuando está área se lesiona, se anula la capacidad del mono para detectar la dirección del movimiento. Además, se ha encontrado que la estimulación de neuronas en TM con electrodos muy pequeños (un procedimiento llamado microestimulación) ocasiona que los monos se vuelvan más sensibles a las direcciones que las neuronas estimuladas prefieren (Movshon y Newsome, 1992). Asimismo, se ha encontrado que las neuronas que prefieren direcciones específicas están dispuestas en forma de columnas en la corteza TM (Albright, Desimone y Gross, 1984), de la misma manera en que las neuronas selectivas lo están en la corteza estriada (véase figura 3.28) y que las neuronas que responden a formas similares lo están en la corteza IT (véase figura 4.14).

Consideremos otras pruebas del vínculo entre las neuronas TM y la percepción del movimiento. Con el propósito de demostrar una conexión entre la activación de las neuronas TM y la capacidad del mono de estimar la dirección del movimiento, William Newsome, Kenneth Britten y Anthony Movshon (1989) presentaron a los campos receptores de una neurona en la corteza TM una muestra de puntos móviles, como se aprecia en la figura 8.16. Ésta se asemeja a las representaciones visuales que describimos en el capítulo 4, en las que la correlación de la dirección del movimiento de los puntos podía pasar de ser totalmente aleatoria (como en la figura 8.16a) a estar cien por ciento correlacionada (como en la figura 8.16c).

Mientras el mono juzgaba la dirección en que se movían los puntos, Newsome y sus colaboradores vigilaban el disparo de la neurona TM. Descubrieron que sucedían dos cosas cuando aumentaba la correlación de los puntos: 1) la neurona TM disparaba más rápidamente y 2) el mono juzgaba mejor la dirección del movimiento. De hecho, la activación de la neurona TM y la conducta del mono estaban tan vinculadas, que los investigadores podían predecir una a partir de la otra. Por ejemplo, cuando la correlación de los puntos era del 0.8 por ciento, la respuesta de la neurona no difería de forma apreciable de la tasa de línea base de disparo en cada prueba, y la precisión con que el mono estimaba la dirección del movimiento era puramente fortuita. Pero con una correlación del 12.8 por ciento, la neurona TM disparaba siempre más rápido que en la condición de línea base y los animales juzgaban bien el sentido del movimiento casi en cada prueba.

Este resultado, junto con los de los experimentos que referimos en el capítulo 4, respalda la idea de que las neuronas TM se encargan de la percepción del movimiento. Sin embargo, el verdadero significado de estos resultados es que el vínculo entre la activación neuronal y el comportamiento del mono es tan estrecho que es posible pronosticar la capacidad de estos animales para estimar la dirección del movimiento supervisando el disparo de unas cuantas neuronas TM. En virtud de que la activación de pocas neuronas contiene información suficiente para indicar con exactitud la dirección del movimiento, podemos afirmar que el código para su percepción se vuelve específico en este nivel del sistema visual (Britten *et al.*, 1993; Movshon y Newsome, 1992; Newsome *et al.*, 1995). (Véase figura 4.19 para revisar la codificación específica.)

Nuestro análisis de la base neuronal de la percepción del movimiento funciona bien en el caso de una situación directa en la que percibimos el movimiento de un estímulo mientras se desplaza por la retina. Sin embargo, como planteamos en el punto 2 al inicio del capítulo, una de los aspectos que nos enseña la percepción del movimiento es que la percepción depende de algo más que la imagen en la retina. Un ejemplo de ello es cuando percibimos movimiento al seguir un objeto, de modo que su imagen permanece en el mismo lugar de la retina (por lo regular en la fóvea, si lo estamos mirando directamente) (figura 8.3b), aunque continuemos percibiendo movimiento.

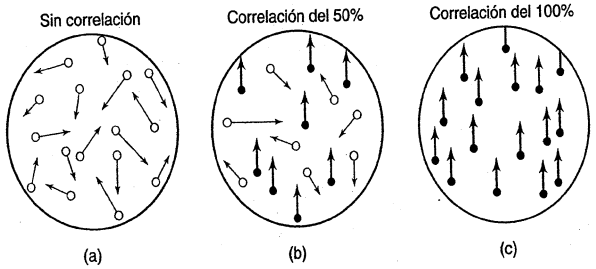


Figura 8.16
Exhibición de puntos móviles utilizada por Newsome, Britten y Movshon. Estos diagramas representan despliegues de puntos móviles creados por computadora. Cada punto aparece un instante (de 20 a 30 milisegundos) y luego desaparece para ser reemplazado por un nuevo punto dispuesto al azar.

En la figura 8.17b se muestra otra situación en la que la percepción no corresponde a la imagen en la retina. Esto ocurre cuando movemos los ojos para ver una escena fija, como cuando buscamos un objeto en un cuarto o el rostro de una persona entre la multitud. En este caso, el movimiento de los ojos hace que la imagen de los objetos fijos se mueva en la retina, pero percibimos fijos a los objetos. Lo que tienen en común las dos situaciones de la figura 8.17 es que el ojo se mueve, y la pregunta que ambas plantean es, "¿cómo tomamos en consideración este movimiento de los ojos?", la cual ha sido abordada de manera fisiológica por la *teoría de la descarga corolaria*. Ésta proporciona un mecanismo para tomar en cuenta los movimientos del ojo.

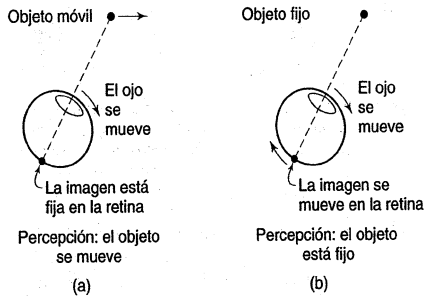


Figura 8.17
Dos situaciones difíciles de explicar con base en los detectores de movimiento. En (a), una persona sigue con la vista el movimiento de un objeto. En (b), una persona mueve los ojos pero el objeto se encuentra fijo.

Teoría de la descarga corolaria: tomar en cuenta los movimientos del ojo

La teoría de la descarga corolaria postula que la percepción del movimiento depende de tres señales vinculadas al desplazamiento de los ojos o de las imágenes que inciden en ellos: 1) una **señal motriz** (**SM**) enviada a los músculos oculares cuando el observador mueve o trata de mover los ojos; 2) una **señal de descarga corolaria** (**SDC**), que es una copia de la señal motriz, y 3) una **señal de movimiento de la imagen** (**SMI**), que aparece cuando una imagen estimula los receptores a medida que pasa por la retina (figura 8.18) (Gyr, 1972; Teuber, 1960; von Holtz, 1954).

De acuerdo con la teoría de la descarga corolaria, nuestra percepción del movimiento la determina el hecho de que la señal de descarga corolaria,

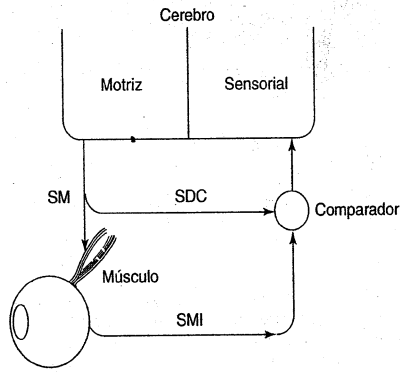


Figura 8.18
Diagrama del modelo de la descarga corolaria. El área motriz envía a los músculos oculares una señal motriz (SM) para que mueva los ojos, así como una señal de descarga corolaria (SDC) a una estructura llamada comparador. El movimiento de un estímulo en la retina genera una señal de movimiento de la imagen (SMI) que también va al comparador. Éste envía su señal a la corteza visual. Véanse los detalles en el texto. (Adaptado de Teuber, 1960.)

la del movimiento de la imagen, o ambas, lleguen a una estructura denominada **comparador**, la cual recibe entradas de las neuronas que llevan ambas señales. Se percibe el movimiento cuando el comparador recibe, ya sea la señal de movimiento de la imagen o bien, la señal de descarga corolaria (figura 8.19 a y b). No obstante, cuando las dos señales llegan al mismo tiempo al comparador, se cancelan y no se percibe movimiento (figura 8.19c).

Se ha probado el modelo de la descarga corolaria desde el punto de vista conductual determinando si, en efecto, se percibe movimiento cuando sólo la descarga corolaria llega al comparador. Esto se consigue de cuatro maneras, tres de las cuales usted mismo puede experimentar:

1. Al observar una posimagen cuando mueve los ojos en una habitación a oscuras (figura 8.20a).

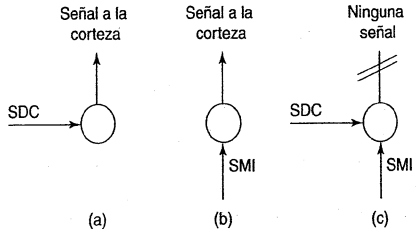


Figura 8.19
Efectos de las señales al comparador (círculo) en la percepción del movimiento. (a) La recepción de la señal de una sola descarga corolaria hace que el comparador envíe una señal de movimiento a la corteza. (b) La recepción de la señal de movimiento de una sola imagen también hace que el comparador emita una señal de movimiento a la corteza. (c) Cuando llegan al mismo tiempo al comparador tanto una señal de descarga corolaria como una de movimiento de la imagen, no se envía ninguna señal a la corteza.

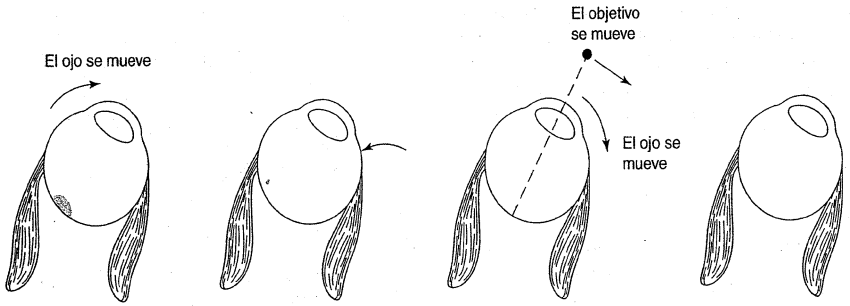


Figura 8.20
El movimiento voluntario de los ojos genera tanto una descarga corolaria (porque enviamos una señal a los músculos oculares) como una señal de movimiento de la imagen (porque el movimiento de los ojos produce un desplazamiento en la imagen de la retina). Sin embargo, existen medios para crear una descarga corolaria sin generar una señal de movimiento de la imagen. En los cuatro ejemplos de la figura, se envía una señal a los músculos oculares y se produce una descarga corolaria. No hay ninguna señal de movimiento de la imagen porque (a) mirar un punto durante cerca de 30 segundos decolora un área en la retina, lo que crea una posimagen (esta área permanece en el mismo sitio conforme los ojos se mueven); (b) cuando presionamos el globo ocular, enviamos señales a los músculos para que mantengan la vista fija; (c) el ojo se mueve para seguir un objeto, así que la imagen de éste permanece fija en la retina, y (d) el ojo está paralizado, por lo que la señal enviada a los músculos no logra que se mueva.

DEMOSTRACIÓN

Eliminación de la señal de movimiento de la imagen con una posimagen

Con su lámpara de escritorio, ilumine el círculo de la figura 7.40 y mírelo durante unos 60 segundos. En seguida, vaya al armario (o a una habitación totalmente oscura) y observe lo que ocurre con la posimagen del círculo (parpadee para que no se esfume) mientras mira a su alrededor. Advierta que la posimagen se mueve de manera sincronizada con los movimientos oculares. ●

¿Por qué parece que la posimagen se desplaza cuando los ojos se mueven? Creemos que la respuesta no es que una imagen desplace en la retina, porque la imagen del círculo siempre permanece en el mismo lugar. Si el estímulo no se mueve en la retina, no hay señal de movimiento de la imagen. Sin embargo, una señal de descarga corolaria acompaña las señales motrices enviadas a los músculos oculares. Así, sólo la descarga corolaria llega al comparador y por eso vemos que la posimagen se mueve. Esta condición y las otras descritas más adelantese resumen en la tabla 8.1.

2. Al presionar el globo ocular mientras mantiene la vista fija (figura 8.20b).

DEMOSTRACIÓN

Percepción del movimiento mediante la presión del globo ocular

Mientras mira fijamente un punto, presione con suavidad la juntura del párpado como se aprecia en la figura 8.21. Verá que la imagen se mueve. ●



Figura 8.21
¿De qué se ríe este señor? De que el mundo se agita cada vez que oprime su globo ocular.

Tabla 8.1
Cuatro maneras en que la descarga corolaria puede causar la percepción del movimiento cuando no hay movimiento en la retina

Condición	¿Señal de imagen del movimiento?	¿Señal de descarga corolaria?	¿Se percibe movimiento?
1. Mover los ojos mientras se ve una posimagen en la oscuridad (figura 8.20 a)	NO, la posimagen siempre permanece en el mismo lugar de la retina	SÍ, la señal es enviada a los músculos oculares para mover los ojos	SÍ
2. Presionar el globo ocular mientras se mira un punto para mantener los ojos fijos (figura 8.20b)	NO, el ojo permanece fijo porque el sujeto mantiene la fijación en un punto	SÍ, se envía la señal al músculo para mantener al ojo fijo	SÍ
3. Mover los ojos para seguir un objetivo (figura 8.20c)	NO, el objetivo permanece todo el tiempo en la fóvea	SÍ, se envía la señal al músculo ocular para mover el ojo	SÍ
4. Paralizar los músculos oculares y tratar de mover el ojo (figura 8.20d)	NO, el ojo no se mueve porque está paralizado	SÍ, se envía la señal al músculo ocular para tratar de mover el ojo	SÍ

¿Por qué se percibe movimiento al presionar el globo del ojo? De acuerdo con Lawrence Stark y Bruce Bridgeman (1983), cuando uno presiona el globo con la vista fija en un punto, los ojos se mantienen fijos porque los músculos contrarrestan la fuerza del dedo a fin de que el punto de fijación no se pierda. La señal motriz que se envía a los músculos oculares para que no se muevan crea una descarga corolaria que ocurre sola, puesto que no hay una señal de movimiento de la imagen. Por lo tanto, vemos que la imagen se mueve (véase también Bridgeman y Stark, 1991; Ilg, Bridgeman y Hoffmann, 1989).

3. Al seguir con la mirada un cuerpo en movimiento, como un ave (figura 8.20c).

En esta situación, los ojos se mueven para seguir al ave, por lo que la imagen de ésta se mantiene fija en la retina del observador y no hay señal de movimiento. Pero, como los ojos se mueven, hay una descarga corolaria y el observador percibe el movimiento del ave.

4. Al paralizar los músculos oculares y tratar de mover los ojos (figura 8.20d).

En esta situación, cuando el observador trata de mover los ojos, se envía a los músculos una señal motriz que genera una descarga corolaria. Sin embargo, el ojo paralizado está fijo, así que no hay señal de movimiento de la imagen. Dado que sólo la descarga corolaria llega al comparador, se debe percibir movimiento. Para demostrar que esto es lo que sucede, John Stevens (Stevens *et al.*, 1976) se prestó a que un fármaco paralizador lo inmovilizara temporalmente. Cuando quiso mover los ojos, le pareció que la escena frente a él saltaba a otra posición, tal como lo predijo el modelo de la descarga corolaria (para otro experimento de parálisis, véase también Matin *et al.*, 1982).

Estas cuatro demostraciones conductuales respaldan la idea fundamental de la teoría de la descarga corolaria acerca de que hay una señal (la descarga corolaria) que indica en qué momento el observador mueve o trata de mover los ojos. Cuando la teoría fue postulada, se contaba con pocas pruebas fisiológicas que la sustentaran, pero ahora la apoya un buen número de investigaciones. Por ejemplo, Claudio Galletti, Paolo Battaglini y P. Fattori (1990) descubrieron en el área V3 de la corteza del mono (en la vía dorsal; véase figura 4.8) unas neuronas que responden con fuerza cuando el animal mantiene fijos los ojos y se desplaza una barra a través de los campos receptivos de la célula. En cambio, la célula no responde cuando la barra está fija y el mono mueve los ojos, es decir, cuando los campos receptivos se desplazan sobre la barra (figura 8.22). Galletti llamó a la célula **neurona del movimiento real** porque sólo responde cuando el estímulo se desplaza y no cuando los ojos se mueven, aunque en ambas situaciones la imagen en la retina sea la misma (véase también Battaglini, Galletti y Fattori, 1996; Robinson y Wurtz, 1976).

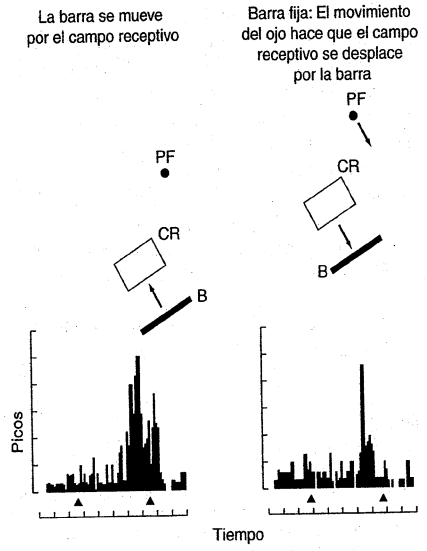


Figura 8.22
(a) Cuando el mono mantiene la vista en el punto de fijación (PF) y la barra de estímulo (B) se desliza por el campo receptivo (CR), la neurona responde con energía. (b) Cuando el mono mueve los ojos para seguir el punto de fijación móvil (PF), el campo receptivo se desplaza por la barra de estímulo. Esto genera en la retina el mismo efecto que en (a), pero la neurona apenas responde. Al parecer, esta neurona toma en cuenta el desplazamiento de los ojos en (b). (Adaptado de Galletti, Battaglini y Fattori, 1990.)

Estas neuronas de movimiento real deben recibir información como la descarga corolaria, que indica cuándo se mueven los ojos. El modelo de la descarga corolaria es un buen ejemplo de una teoría que partió de resultados psicofísicos como los de la tabla 8.1 y que luego tuvo respaldo fisiológico. Las neuronas del movimiento real se comportan tal y como predice la teoría de la descarga corolaria, pero los investigadores aún no descubren la señal de descarga misma, el lugar donde se origina o donde se podría encontrar el comparador hipotético.

Información del movimiento en el orden óptico

Todos los ejemplos descritos hasta el momento involucran señales en el sistema nervioso, sea de los detectores de características o de una señal de descarga corolaria. No obstante, nuestra percepción del movimiento puede estar determinada, no sólo por señales en el sistema nervioso, sino también por la forma en que se mueven los objetos en el ambiente en relación unos con otros.

La idea de analizar la percepción del movimiento atendiendo a los objetos en el ambiente fue defendida por J. J. Gibson (1979), quien acuñó el término **orden óptico** para referirse a la estructura creada por las superficies, texturas y contornos del ambiente. Al mirar desde cualquier punto donde se encuentre, notará que todas las superficies, contornos y texturas conforman el orden óptico. Lo importante del orden óptico en nuestra consideración de la percepción del movimiento es la forma en que éste cambia cuando el observador o algo en el ambiente se mueve. Como veremos, la naturaleza de los cambios en el orden óptico proporciona información que nos ayuda a distinguir si el observador o los objetos en el ambiente se está moviendo. Perturbaciones locales en el orden óptico

Perturbaciones locales en el orden óptico

Se origina una perturbación local en el orden óptico cuando un objeto se mueve en relación con el ambiente, cubriendo y descubriendo el fondo fijo. Este cubrimiento y descubrimiento corresponden a la "supresión" y "acrecentamiento" que describimos en el capítulo 7 (véase figura 7.12). El cubrimiento y descubrimientoque ocurriría al observar a una persona caminando, como en la figura 8.23, constituyen la perturbación local en el orden óptico, la cual indica que el hombre se está moviendo.

Esta consideración de la perturbación local en el orden óptico funciona también cuando el observador mueve los ojos para seguir al hombre que camina. Aunque la imagen del hombre permanece fija en la retina del observador, su imagen sigue cubriendo y descubriendo el fondo fijo. Así, la información proporcionada por la perturbación local da lugar a la misma conclusión ("el hombre se está moviendo en la escena") si los ojos del observador están fijos o si se están moviendo.

Flujo óptico global

El flujo óptico global tiene lugar cuando se mueven todos los elementos del orden óptico, como ocurriría si el observador caminara en el ambiente (figura



Figura 8.23
Movimiento local: una persona se mueve de izquierda a derecha delante de un observador que mira un punto al frente. En esta situación, la persona cruza el campo visual del observador, como lo indican las flechas, pero el fondo está fijo.

8.24). Este movimiento del observador ocasiona el movimiento de todo el orden óptico, de ahí el término "global". Este flujo global señala que lo que se mueve es el observador y no el ambiente.

El análisis de Gibson de la percepción del movimiento con base en el orden óptico es importante porque ilustra la manera en que se puede analizar la percepción mediante lo que sucede, no en las señales eléctricas de las neuronas o en la retina, sino más bien en lo que sucede "afuera", en el ambiente. En el capítulo 9 discutiremos más acerca de este enfoque de la percepción.

A continuación consideraremos el punto 3 que planteábamos al inicio del capítulo, el cual establecía que la percepción a menudo involucra una interacción entre diferentes cualidades perceptuales. De manera específica consideraremos cómo influye el movimiento en la organización perceptual y cómo nos ayuda a determinar con mayor precisión las formas e identidades de los objetos.

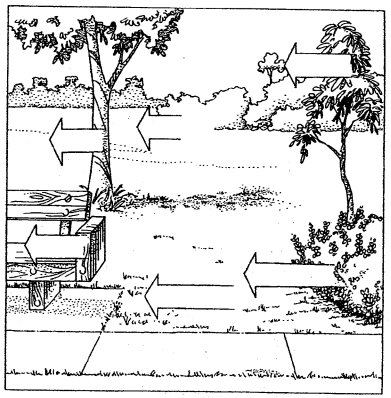


Figura 8.24
Flujo óptico global: si nuestro observador camina a la derecha mientras mira la escena a la izquierda, las imágenes de la escena fluyen a través de su campo visual como lo indican las flechas.

TABLA SINÓPTICA 8.1

Introducción a la percepción del movimiento

Aunque algunos animales pueden tener mala percepción de la profundidad o una visión rudimentaria del color, ninguno carece de la habilidad para percibir el movimiento. La pérdida de la capacidad para percibir el movimiento, como ocurre en los casos de agnosia del movimiento, plantea serios problemas para la vida cotidiana. El estudio de la percepción del movimiento proporciona ejemplos de que la percepción: 1) es una creación del sistema nervioso pues 2) depende de algo más que la imagen en la retina; 3) involucra interacciones entre diferentes cualidades, y 4) depende de heurísticos y factores cognoscitivos. Los cuatro tipos de percepción del movimiento son el movimiento real, el movimiento aparente, el movimiento inducido y los posefectos del movimiento.

Detectores neuronales de características

En la corteza estriada existen neuronas que están sintonizadas para responder al movimiento en una dirección particular. El circuito neuronal de Reichart demuestra la forma en que el procesamiento neuronal puede crear una neurona que responda a la dirección en que un estímulo se mueve. El disparo de neuronas en la corteza TM está tan estrechamente vinculado a la percepción del movimiento que el código para percibir la dirección del movimiento empieza a ser específico en el caso de estas neuronas.

Teoría de la descarga corolaria

La teoría de la descarga corolaria propone que la percepción del movimiento depende de tres tipos de señales: la señal motriz, la señal de la descarga corolaria y la señal del movimiento de la imagen. Una estructura hipotética, o sea el comparador, analiza estas señales para determinar si la información del estímulo en la retina se debe al movimiento de un estímulo en el ambiente o al movimiento de los ojos del observador. Existen células llamadas neuronas del movimiento real que responden al movimiento del estímulo real, pero no al del estímulo en la retina, el cual es originado por los movimientos del ojo o de la cabeza.

Información en el orden óptico

Es posible analizar la percepción del movimiento si consideramos cómo los objetos se mueven en el ambiente en relación unos con otros. Una perturbación local en el orden óptico indica que el objeto que causa la perturbación se está moviendo. El flujo global óptico indica que el observador se está moviendo en el ambiente, el cual permanece fijo.

ORGANIZACIÓN PERCEPTUAL Y PERCEPCIÓN DEL MOVIMIENTO



En el capítulo 5 analizamos algunos de los factores que conducen a la organización perceptual, es decir, a la manera en que los elementos de una escena se organizan perceptualmente en objetos más grandes. Cuando presentamos las "leyes de la organización" propuestas por los psicólogos de la Gestalt, vimos que algunas de estas leyes involucraban al movimiento. Por ejemplo, la "ley del destino común" establecía que los elementos que se mueven en la misma dirección parecen estar agrupados perceptualmente. Podemos ilustrar este principio mediante la siguiente demostración.

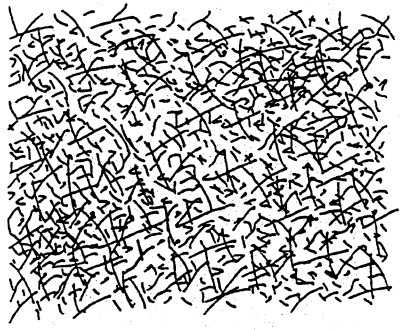


Figura 8.25
El ave queda camuflada si una transparencia de las líneas aleatorias se superpone a una transparencia del ave, pero se vuelve visible en cuanto se mueve en relación con las líneas. Esto es un ejemplo de que el movimiento favorece la percepción de las formas. (Tomado de Regan, 1986.)

DEMOSTRACIÓN

Percepción de un ave camuflada

Para esta demostración tendrá que preparar el estímulo. Saque una fotocopia del ave y del patrón de rayas de la figura 8.25; luego, recórtelas de modo que queden separadas. Durante el día, cuelgue de la ventana la imagen del ave. Voltee la copia del patrón de rayas hacia la ventana (el lado en blanco debe estar hacia usted) y colóquela sobre el ave. Si la ventana está bien iluminada, deben verse las rayas. Observe que éstas dificultan la percepción del ave. Luego, mueva la imagen del ave de un lado a otro bajo el patrón de rayas y observe cómo la percibe (tomado de Regan, 1986). ●

Cuando es cubierta por las rayas, es difícil ver fija al ave porque, tanto ésta como el patrón, tienen líneas parecidas. Con todo, el ave se vuelve visible en cuanto sus elementos empiezan a moverse en la misma dirección. Como advertimos al inicio del capítulo, ésta es la razón de que un ratón se paralice cuando es acechado por un gato. ¡No desea quedar perceptualmente organizado en la mente del gato! Consideramos ahora otras formas en que el movimiento puede conducir a la organización perceptual.

El movimiento crea la organización perceptual

El movimiento puede contribuir a la organización perceptual de diferentes maneras. En primer lugar consideraremos la forma en que el movimiento puede provocar que una serie de elementos individuales se perciban como un solo objeto.

La organización de los puntos en las luces caminantes
¿Que pasaría si colocara pequeños focos en el cuerpo de una persona, como en la figura 8.26, y después viera las luces en un cuarto oscuro? La respuesta a esta pregunta depende de si la persona está en movimiento o se encuentra inmóvil. Cuando la persona está inmóvil, las luces parecen un patrón sin sentido. Sin embargo, en cuanto la persona empieza a cami-

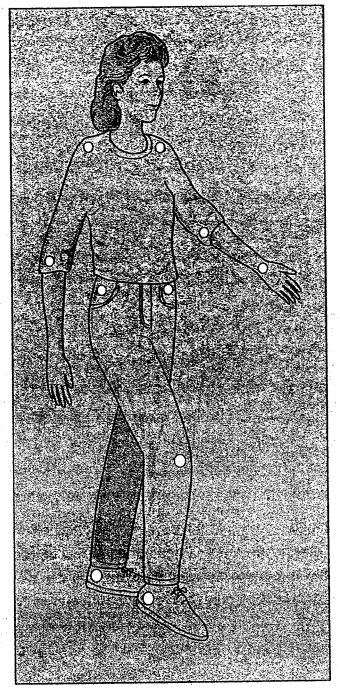


Figura 8.26
Persona con luces para un experimento del movimiento biológico. En el experimento real, el cuarto está totalmente a oscuras y sólo se ven las luces.

nar, con el vaivén de los brazos, las piernas y los pies, percibimos de inmediato que las luces son originadas por la persona que camina. A esto se le conoce como la percepción del **movimiento biológico** (Johansson, 1975).

Aun cuando el patrón de movimiento causado por el movimiento biológico es extremadamente complejo, los observadores no perciben una mezcolanza compleja de luces móviles. Los movimientos de las luces crean una estructura, una persona caminando, a partir de lo que al principio parece un conjunto aleatorio de puntos. Esta percepción de la estructura es en particular impresionante, porque no se percibe el desplazamiento de una sola luz como el movimiento de una persona (figura 8.27). Sólo cuando los puntos luminosos se mueven en conjunto es que se convierten en un ser humano.

Asimismo, se ha estudiado el agrupamiento perceptual de las luces andantes desde el punto de vista fisiológico mediante registros de las neuronas de la llamada área temporal superior de la corteza temporal del mono. Algunas de estas células responden mejor a las imágenes de gente que va caminando. Por ejemplo, la figura 8.28 muestra la actividad de una neurona que responde mejor a las imágenes de una persona que avanza hacia adelante. Algunas de estas neuronas responden también al movimiento de las luces andantes. M. W. Oram y David Perrett (1994) tomaron registros de una neurona que respondía bien a las luces andantes que se movían hacia atrás, pero que no lo hacían tan bien ante las que se movían hacia adelante o al movimiento aleatorio de puntos (figura 8.29). Estas investigaciones en monos se han extendido a los seres humanos con la supervisión de la actividad cerebral en aparatos de tomografía por emisión de positrones (TEP). Tales estudios han demostrado que la presentación de luces andantes aumenta la actividad del surco temporal superior humano (Bonda *et al.*, 1996)

Estructura del movimiento: el efecto de profundidad cinética La forma en que el movimiento organiza la percepción de las luces andantes demuestra que éste puede organizar perceptualmente elementos individuales en la forma significativa del cuerpo humano. Otro ejemplo de cómo el movimiento puede organizar nuestra percepción de la forma es el fenómeno llamado el **efecto de profundidad cinética**, en



Figura 8.27
Trayectoria trazada por una luz en el tobillo. Ante el movimiento conjunto de todas las luces, los observadores no están al tanto de las trayectorias individuales, así que perciben toda la configuración como una persona caminando.

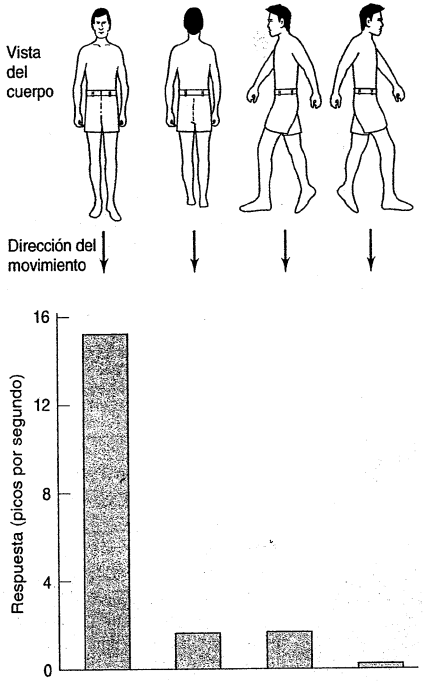


Figura 8.28
Respuesta de una neurona del surco temporal superior del macaco, la cual responde mejor a la vista frontal de una persona en movimiento descendente. Otras vistas del cuerpo suscitan poca respuesta, incluso si se mueven en la misma dirección. (Adaptado de Perrett *et al.*, 1990.)

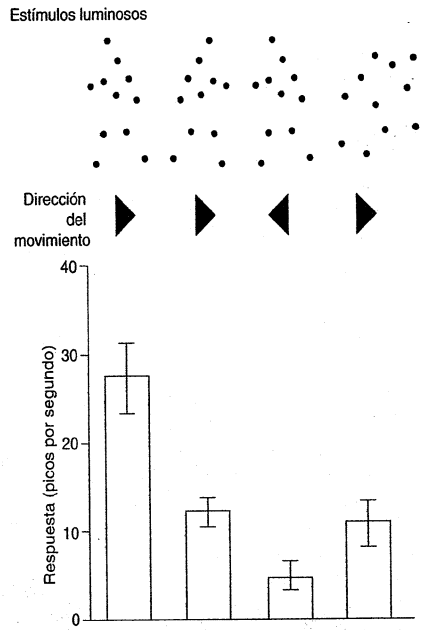


Figura 8.29
Respuesta de una neurona del área temporal superior del mono a los estímulos de luces caminantes (mostradas arriba) en varias direcciones. La célula responde más a la marcha hacia atrás (a) y menos a la marcha frontal a la derecha (b), a la frontal a la izquierda (c) y al estímulo confuso que se mueve a la derecha (d). (Adaptado de Oram y Perrett, 1994.)

el cual el movimiento de la sombra bidimensional de un objeto puede transformar la percepción de la sombra en la percepción de un objeto tridimensional.

Hans Wallach y D. N. O'Connell (1953) demostraron el efecto proyectando en una pantalla transparente la sombra de un cubo (figura 8.30). Cuando la sombra está fija, se ve plana; sin embargo cuando el cubo se gira, como lo indica la flecha, la sombra adquiere una apariencia tridimensional a pesar de que aparece en una superficie bidimensional. Por lo tanto, el movimiento crea la percepción de una estructura tridimensional en un plano bidimensional.

DEMOSTRACIÓN

Efecto de la profundidad cinética con limpiadores de pipas

Para demostrar el efecto de la profundidad cinética, doble un limpiador de pipas de modo que reproduzca los lados a, b, c y d de la figura 8.30. Luego, proyecte la sombra del limpiador en una hoja de papel, como se aprecia en la figura 8.31, y, mientras ve la sombra desde el otro lado de la hoja, haga

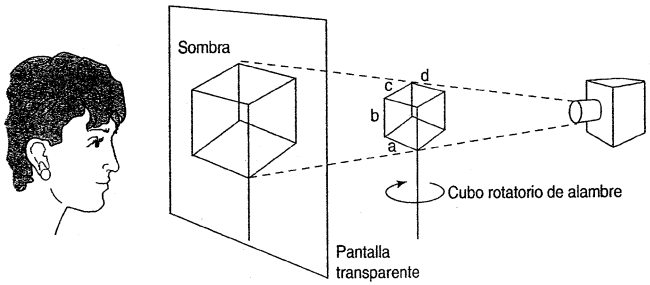


Figura 8.30
Disposición parecida a aquella con la que Wallach y O'Connell (1953) demostraron el efecto de profundidad cinética.

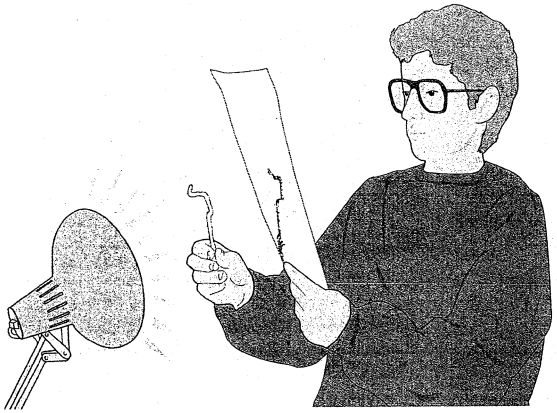


Figura 8.31
Proyección de la sombra de un limpiador de pipas doblado. Para conseguir una sombra definida, coloque el limpiador a unos 60 centímetros de su lámpara de escritorio (si está demasiado cerca de la lámpara, la sombra aparecerá borrosa). Para percibir el efecto de profundidad cinética, haga girar el limpiador entre sus dedos mientras observa la sombra desde el otro lado del papel.

girar el limpiador. El resultado debe ser una percepción más tridimensional que cuando la sombra estaba inmóvil. ●

Como en el caso de las luces caminantes, la investigación reciente ha identificado actividad en el cerebro asociada con la percepción del efecto de profundidad cinética. Estas células se localizan en el área TM de la corteza del mono (Andersen y Bradley, 1998).

Captura del movimiento En la siguiente demostración se ilustra otro ejemplo de la forma en que el movimiento de los elementos puede crear organización.

D E M O S T R A C I Ó N

Movimiento conjunto de los puntos en la televisión

Para hacer esta demostración necesita sintonizar una televisión de forma que vea "lluvia" aleatoria. Haga luego un círculo con los dedos o con un clip doblado, como se muestra en la figura 8.32. Cierre un ojo y vea el círculo mientras lo mueve enfrente de la pantalla. Observe lo que sucede con la "nieve" en el interior del círculo. ●

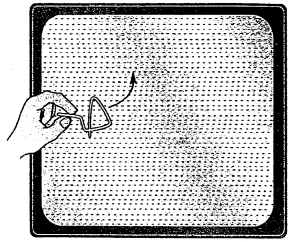


Figura 8.32
Modo en que se realiza la demostración de la captura del movimiento: doble un clip como se muestra y muévalo frente a la "lluvia" del televisor. Note si los puntos parecen moverse junto con el área marcada por el clip.

Si le pareció que los puntos dentro del círculo se estaban moviendo junto con éste, usted experimentó la **captura del movimiento**: pequeños elementos contenidos dentro de una figura mayor que parecen moverse junto con ella. Por ejemplo, cuando un leopardo salta, además del movimiento de su cuerpo, percibimos que todas sus manchas se mueven con él (figura 8.33). Aunque esto pareciera obvio, se vuelve menos evidente en un filme en el que se proyectan diferentes perspectivas del animal, una después de otra a fin de crear la ilusión de movimiento.

Podemos apreciar el problema que el sistema visual enfrenta en la figura 8.33 mediante dos cuadros de un filme que muestran una versión simplificada de 4 manchas de un leopardo (figura 8.34). El rectángulo de la izquierda muestra la posición del leopardo en el cuadro 1, mientras que el rectángulo de la derecha muestra su nueva posición en el cuadro 2, después de que el leopardo salta. La elipse punteada en el cuadro 2 indica el lugar donde la imagen del leopardo estaba en el cuadro 1. Si comparamos las posiciones de las manchas del leopardo en los dos cuadros, vemos que la mancha *B* en el cuadro 1 está más cerca de la mancha *A′* en el cuadro 2 y que la mancha *C* en el cuadro 1 está más cerca de la mancha *D′* en el cuadro 2. Si los puntos en el cuadro 1 se movieran al punto más cercano en el cuadro 2, estaríamos ante un gran problema, porque *B* se movería a *A′* y *C* se movería a *D′* y, por tanto, cuando nuestro leopardo se movería las manchas se irían por su lado. Por fortuna, la captura del movimiento viene al rescate y hace que todos los puntos se muevan juntos, como una unidad. Por ende, la captura del movimiento es otro ejemplo de cómo el movimiento origina la organización perceptual.



Figura 8.33

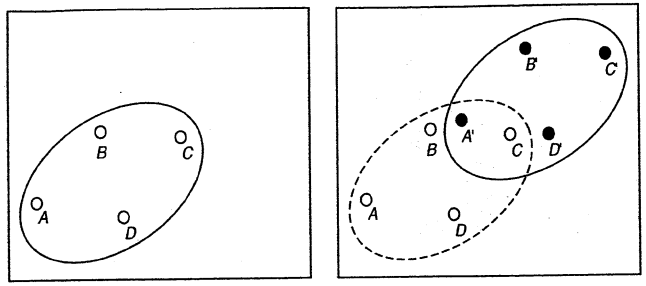


Figura 8.34
La elipse es un leopardo simplificado que tiene cuatro manchas. El cuadro 1 muestra la posición de la imagen del leopardo justo antes de saltar. El cuadro 2 muestra la posición de la imagen del leopardo mientras salta (la elipse continua y las manchas oscuras), así como la posición de la imagen del leopardo del cuadro 1 (elipse punteada y manchas claras). En realidad, las manchas no cambian de color, pero en el caso del leopardo que salta se ilustran más oscuras para poder distinguirlas más fácilmente de las otras manchas dentro de la elipse punteada. Vea los detalles en el texto.

La inteligencia de la percepción del movimiento

Cuando estudiábamos la percepción de objetos en el capítulo 5, advertimos que ésta se considera "inteligente" porque el sistema perceptual toma en cuenta las características del ambiente y utiliza la información adicional proporcionada por el conocimiento, los recuerdos y las expectativas del observador. Ya hemos visto evidencias de un tipo similar de "inteligencia" en la percepción del movimiento. Por ejemplo, la razón de que los sujetos vean el movimiento humano cuando observan las luces andantes está probablemente relacionada con su experiencia de percibir a gente caminando.

A continuación veremos algunos ejemplos adicionales que apoyan la noción de que la percepción del movimiento es inteligente. En el caso de los primeros ejemplos, retomaremos los heurísticos perceptuales que presentamos en el análisis de la percepción de los objetos (capítulo 5, página 154; véase también la percepción de la luminosidad, capítulo 6, página 214).

Heurísticos y percepción del movimiento

La idea básica que subyace a los heurísticos perceptuales es que el estímulo visual es ambiguo, es decir que podemos percibir algo de varias formas posibles, por lo que el sistema perceptual emplea heurísticos o "reglas generales" con el fin de elegir la percepción que tenga mayor probabilidad de proporcionar información precisa acerca del ambiente. Presentaremos ahora algunos ejemplos de la forma en que nuestra percepción del movimiento aparente es el resultado de heurísticos de la percepción.

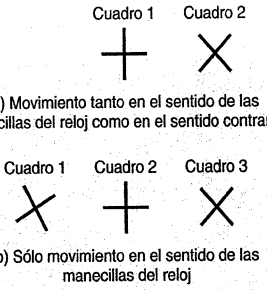


Figura 8.35
(a) Al alternar una cruz vertical y una inclinada, se crea un estímulo ambiguo en el que la rotación se aprecia lo mismo tanto en el sentido de las manecillas de reloj, como en el sentido contrario. (b) Si se añade una cruz inclinada a la izquierda se inicia un movimiento en el sentido de las manecillas , de modo que cuando la tercera cruz destella, percibimos que el movimiento continúa en esa dirección. Observe que los dos estímulos de (a) y los dos últimos de (b) son idénticos.

El heurístico de la "continuación del movimiento en la misma dirección" Cuando las dos cruces de la figura 8.35a se presentan rápidamente una detrás de otra, los sujetos perciben una rotación en el sentido de las manecillas del reloj o en el sentido contrario. Ahora bien, si al principio se añade una cruz, como en la figura 8.35b, el movimiento se percibirá en el sentido de las manecillas (Ramachandran y Anstis, 1986). En este caso, el heurístico es simplemente que cuando un objeto gira en una dirección tiende a continuar su rotación en dicha dirección, lo cual refleja la forma en que el movimiento se genera por lo general en el entorno. Esto es similar al principio de la Gestalt sobre la buena continuación que se describía en el capítulo 5 para el caso de los estímulos estáticos, según el cual tendemos a percibir que las líneas siguen el camino más uniforme.

El heurístico de oclusión Considere la ilustración de la figura 8.36a. Vilayanur Ramachandran y Stuart Anstis (1986) presentaron primero el triángulo y el cuadrado de la izquierda juntos y luego el cuadrado de la derecha. Las figuras 8.36 b y c muestran dos posibles formas en que el movimiento podría percibirse. La figura 8.36b muestra que el triángulo y el cuadrado se mueven a la derecha y se fusionan en un cuadrado. La figura 8.36c muestra que el cuadrado se mueve a la derecha de manera diagonal y el triángulo se enciende y se apaga.

Sin embargo, los sujetos no ven ninguna de estas percepciones, sino que ven que el cuadrado inferior se mueve hacia arriba y a la derecha, y que el triángulo se mueve a la derecha y luego parece deslizarse bajo el cuadrado, por lo que queda oculto detrás de él (figura 8.36d). De acuerdo con Ramachandran y Anstis, esta percepción es un reflejo del **heurístico de oclusión**, una regla que afirma que un objeto en movimiento cubrirá y descubrirá el fondo, y que cuando este último es cubierto sigue existiendo. Es decir, el triángulo, en lugar de fusionarse con el cuadrado, se desliza y es cubierto por él.

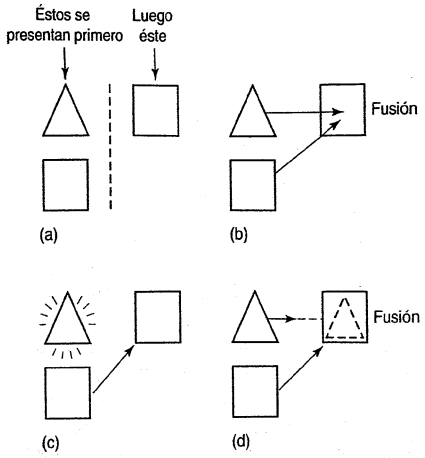


Figura 8.36
(a) Presentación del estímulo en el experimento de Ramachandran y Anstis. El triángulo y el cuadrado inferior se presentan al mismo tiempo seguidos del cuadrado superior. (b), (c) y (d) son percepciones posibles. Vea los detalles en el texto.

En otro experimento, Ramachandran y Anstis presentaron los dos puntos de la izquierda en la figura 8.37a seguidos por el punto de la derecha. Los sujetos percibieron que los dos puntos se movían a la posición a la derecha (figura 8.37b). Sin embargo, la adición de un cuadrado, como se muestra en la figura 8.37c, causó un cambio en esta percepción. Entonces ambos puntos se movían a la derecha, mientras que el inferior se ocultaba detrás del cuadrado, lo cual constituye otro ejemplo de la operación del heurístico de la oclusión.

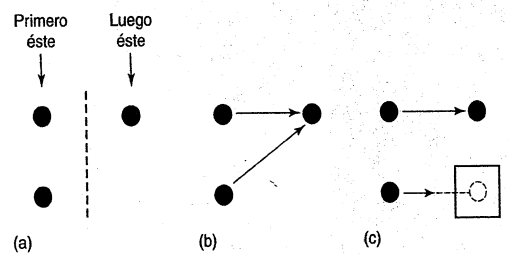


Figura 8.37
(a) Presentación del estímulo en el experimento del punto en movimiento. (b) La percepción que resulta de la presentación en (a). Ambos puntos se mueven a la posición del punto a la derecha. (c) Colocar un oclusor en la posición mostrada cambia la percepción del movimiento del punto inferior, por lo que se mueve a la derecha y bajo el oclusor.

Significado y percepción del movimiento

Otra forma de demostrar la inteligencia de la percepción del movimiento es a través de ejemplos sobre la manera en que nuestra percepción del significado de un estímulo puede influir en nuestra percepción del movimiento.

El significado de un objeto influye en la percepción del movimiento Cuando los sujetos vieron los dibujos de la figura 8.38, veían por lo general un patrón sin sentido en blanco y negro. Cuando estas imágenes destellaron una tras otra, los sujetos vieron un movimiento aleatorio que a menudo variaba de ensayo a ensayo. Sin embargo, cuando se dieron cuenta de que en realidad eran dibujos de rostros (con frecuencia después de ser instigados por el experimentador), vieron siempre una rotación tridimensional del rostro cuando las imágenes destellaban (Ramachandran *et al.*, 1998). Por lo tanto, aunque los patrones de luz y oscuridad en la retina eran los mismos antes y después de que los sujetos vieran los patrones como rostros, su reconocimiento de éstos ocasionó un cambio drástico en su percepción del movimiento.

Ramachandran y sus colaboradores obtuvieron la siguiente conclusión de este resultado: La percepción del rostro giratorio debe depender de interacciones entre las áreas cerebrales interesadas en el movimiento, como la TM, y las áreas involucradas en el reconocimiento de objetos complejos, como la IT. Cabe destacar que la TM se encuentra en la corriente de procesamiento dorsal (del dónde o cómo) y que la IT se encuentra en la corriente de procesamiento ventral (del qué). Así, aunque estas dos corrientes están separadas, deben establecer algún "diálogo" entre ellas.

El conocimiento acerca del cuerpo humano influye en la percepción del movimiento Describiremos ahora otro experimento que involucra también el movimiento aparente en fotografías de personas, el cual también demuestra que el reconocimiento del significado de un estímulo puede influir en la percepción del movimiento. Para establecer el escenario, introducimos un principio llamado **restricción del camino más corto**: El movimiento tiende a ocurrir a lo largo del camino más corto entre dos estímulos, aunque haya otras trayectorias posibles (figura 8.39).

Maggie Shiffrar y Jennifer Freyd (1990, 1993) usaron fotografías como las de la figura 8.40 para preguntarse qué sucedería si se presentan a los observadores dos estímulos significativos que de manera normal violan esta restricción. Las dos fotografías están diseñadas para plantear la siguiente pregunta: si se alternan rápidamente las fotos, ¿verán los observadores que la mano de la mujer se mueve a través de la cabeza (de acuerdo con la restricción del camino más corto) o bien a su alrededor (lo que infringiría la restricción del camino más corto)?

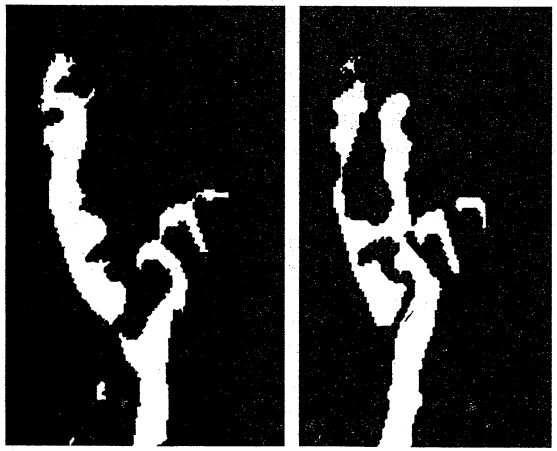


Figura 8.38
Dos rostros usados como estímulos en el experimento del movimiento aparente descrito en el texto.

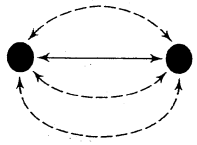


Figura 8.39
De acuerdo con la restricción del camino más corto, el movimiento aparente entre los puntos que alternan con rapidez debe seguir la trayectoria más breve (flechas continuas), aunque son posibles otras trayectorias (flechas punteadas).

Shiffrar y Freyd encontraron que la respuesta depende del tiempo entre el comienzo de la primera y la segunda fotografías, es decir, de la asincronía del comienzo del estímulo (ACE). Cuando la ACE es menor a 200 milisegundos, los sujetos perciben que la mano se mueve a través de la cabeza, siguiendo por ende la restricción del camino más corto; pero cuando es mayor a esta cifra, perciben un movimiento en la trayectoria más larga que rodea la cabeza de la mujer, lo que infringe la restricción del camino más corto. Estos resultados son interesantes por dos razones: 1) muestran que el sistema visual necesita tiempo para procesar la información y percibir el movimiento de los estímulos significativos complejos (aunque 200 milisegundos parezca muy pocoes un tiempo de procesamiento largo para los cánones del sistema nervioso) y 2) indican que tal vez algo especial en el significado de los estímulos —en este caso, el cuerpo humano— influye en la percepción del movimiento. Para probar la idea de que el cuerpo humano es especial, Shiffrar y sus colaboradores mostraron que cuando se emplean como estímulos cosas como tableros en lugar de seres humanos, el movimiento por la trayectoria más larga no se incrementa al tiempo que la ACE, como ocurre con las fotografías de personas (Chatterjee, Freyd y Shiffrar, 1996).

Lo notable acerca de toda esta investigación que hemos descrito sobre la percepción del movimiento es el amplio rango de fenómenos que abarca, de movimientos simples como el movimiento de un punto de izquierda a derecha a los movimientos complejos del cuerpo humano. Y, tal como afirmábamos al inicio del capítulo, la percepción del movimiento ilustra una variedad de principios que también son válidos para otras cualidades de la percepción.

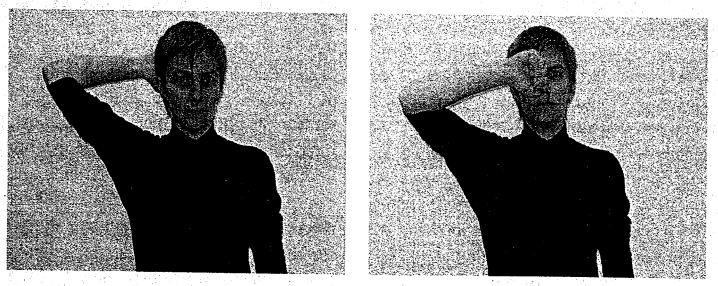


Figura 8.40
Fotografías como las utilizadas para crear el estímulo del experimento de Shiffrar y Freyd (1990) sobre el movimiento aparente. Cuando las fotografías se alternan rápidamente, parece que el puño se mueve de una posición a otra. Cuando la ACE es menor, la mano parece atravesar la cabeza, en tanto que parece rodearla si la ACE es mayor. (Fotografías cortesía de Maggie Shiffrar.)

Actividad cerebral durante el movimiento aparente del cuerpo humano

¿Qué sucede en la corteza cerebral cuando los sujetos ven el movimiento aparente generado por fotografías como las de la figura 8.40? Jennifer Stevens y sus colaboradores (2000) midieron la activación cerebral usando la técnica de escaneo mediante TEP cuando los observadores reportaban ver movimiento a través de una parte del cuerpo (movimiento imposible) y cuando veían movimiento alrededor de una parte del cuerpo (movimiento posible). Encontraron que ambos tipos de movimiento activaban áreas de la corteza parietal asociadas con el movimiento, pero cuando los observadores veían el movimiento posible también notaba cómo se activaba la corteza motora. Así, la corteza motora se activa si los movimientos percibidos son humanamente posibles, pero no lo hace si los movimientos percibidos no son posibles. Stevens y sus colaboradores sugirieron que la corteza parietal y la motora se activan juntas en respuesta a actividades que están dentro de las capacidades del observador. Otra posibilidad es que los seres humanos pueden responder de manera diferente a movimientos que saben que son posibles, sea que puedan o no realizarlos personalmente. Se requiere mayor investigación para definir con precisión las condiciones en las cuales la visión de un estímulo en movimiento activa simultáneamente las áreas sensoriales y motoras del cerebro.

PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

Crianza selectiva y percepción del movimiento

La forma en que los mecanismos responsables de la percepción del movimiento son afectados por la experiencia ha sido demostrada usando los procedimientos de crianza selectiva que describimos para la percepción de la profundidad en el capítulo 7. En los experimentos de percepción de la profundidad, la crianza de gatitos con un ojo cerrado eliminaba las neuronas binoculares que responden a la estimulación en ambos ojos, izquierdo y derecho. Tatiana Pasternak (1990) realizó el experimento análogo para el movimiento criando gatitos en un cuarto oscuro iluminado solamente por una luz que parpadeaba ocho veces por segundo, de modo que la visión de los animales consistía en series de "fotos fijas" de su entorno. Los gatos criados de esta manera se volvieron incapaces de detectar la dirección de los estímulos móviles, aunque percibían su presencia. Cuando Pasternak tomó registros de neuronas en la corteza estriada, encontró unas pocas neuronas sintonizadas para responder a una dirección particular, lo que contrasta con la situación normal en que la mayoría de las neuronas del gato son sensibles a una dirección particular del movimiento. De este modo se concluye que se requiere experiencia con estímulos móviles durante el desarrollo temprano para que las neuronas selectivas a la dirección se desarrollen normalmente.

PERCEPCIÓN DEL MOVIMIENTO A TRAVÉS DE LOS SENTIDOS

En el capítulo 5 describimos las diferentes maneras en que todos nuestros sentidos pueden contribuir a la percepción de los objetos. Ver un objeto y manipularlo con las manos proporcionan información para identificarlo. Dicha información es proporcionada incluso por el sonido que hace el objeto cuando le damos golpecitos o por su olor.

De manera similar, nuestra percepción del movimiento no se limita a la visión. Percibimos con facilidad el movimiento de un bicho que camina por nuestra piel o el de las manos de una persona que nos da un masaje en la espalda. En efecto, en experimentos de laboratorio se ha demostrado que cuando hacemos vibrar por un instante un punto en la piel y luego otro, los sujetos sienten un movimiento que va del primer punto al siguiente (Sherrick y Rogers, 1966). No es posible que este movimiento aparente de la piel sea producto de la difusión de la vibración a través de la zona que separa los dos puntos, ya que éste también ocurre en el espacio entre ambos brazos. Los sujetos informan que el movimiento parece saltar al espacio entre los brazos, se desvanece por un momento y salta por último al otro brazo (figura 8.41) (Sherrick, 1968).

Una semejanza interesante entre el movimiento aparente visual y el táctil se muestra en la figura 8.42, la cual muestra una gráfica de los cálculos de los sujetos sobre la calidad del movimiento en una escala del 1 al 100, en comparación con la duración de los pulsos de los estímulos. Cuando la duración del estímulo aumenta, también lo hace la "calidad" del movimiento percibido, tanto visual como táctil. Resulta particularmente interesante que los datos del movimiento aparente táctil (Kirman, 1974) sean casi iguales a los del visual (Kolers, 1964).

De regreso a las comparaciones electrofisiológicas de la visión y el tacto, en un estudio reciente se descubrió que, cuando se estimulan zonas contiguas de la piel lo suficientemente rápido como para generar la percepción de un movimiento uniforme aparente, las neuronas del área somatosensorial de la corteza disparan de manera uniforme. En cambio, cuando las mismas zonas cutáneas se estimulan con más lentitud a fin de que no se perciba movimiento (se siente una estimulación en un punto y luego en otro), las neuronas disparan en ráfagas separadas (Gardner *et al.*, 1992). Estudios semejantes con estímulos visuales reportan el mismo resultado: la estimulación visual rápida que produce un movimiento aparente causa el disparo continuo de las neuronas de la corteza estriada y del área TM; pero si la estimulación es tan lenta que no se genera movimiento aparente, ocurre la misma activación en ráfagas que se produce en la corteza somatosensorial (Mikami *et al.*, 1986; Newsome *et al.*, 1986). Estos paralelismos entre el

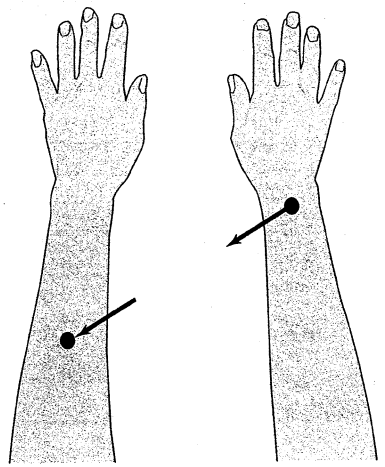


Figura 8.41
Movimiento táctil aparente que resulta cuando se estimula un punto en el brazo derecho y en seguida uno en el izquierdo. Como se muestra en la figura, parece que el movimiento salta de un brazo a otro.

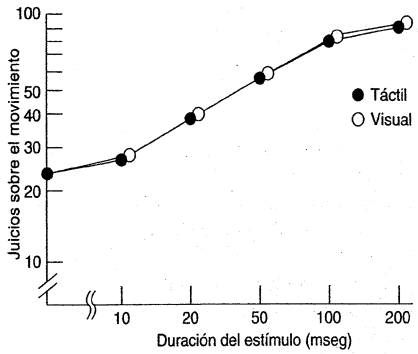


Figura 8.42
Juicios sobre la calidad del movimiento y la duración del estímulo en el movimiento aparente táctil (círculos llenos) y visual (círculos vacíos). (Adaptado de Kirman, 1974.)

movimiento de la vista y del tacto llevaron a Esther Gardner y sus colaboradores (1992) a concluir que "la vinculación de estímulos sucesivos es una propiedad general del procesamiento cortical de la información sensorial" (p. 61).

Por supuesto, nuestra percepción del movimiento no se limita a la visión y al tacto, como lo demuestra nuestra habilidad para pararnos en la esquina de una calle y, con los ojos cerrados, percibir el movimiento, a partir de su sonido, de los automóviles. En el capítulo 11 describiremos algunas de las formas en que el sistema auditivo logra esto.

TABLA SINÓPTICA 8.2

Organización perceptual y percepción del movimiento

El movimiento puede dar lugar a la organización perceptual, de modo que los objetos que no eran vistos, como el ave camuflada, se tornan visibles. La forma en que las luces andantes se vuelven visibles en cuanto los puntos empiezan a moverse es un ejemplo del movimiento que conduce a la organización, como el efecto de profundidad cinética, en el cual el movimiento de la sombra bidimensional de un objeto puede producir la percepción de su estructura tridimensional. La captura del movimiento es otro ejemplo del movimiento que origina la organización.

La percepción del movimiento y los heurísticos

La evidencia a favor de la inteligencia de la percepción del movimiento es proporcionada por experimentos que demuestran que el sistema utiliza heurísticos para determinar la percepción de ilustraciones de movimiento aparente. Dos heurísticos operan en el movimiento aparente: uno se basa en la observación de que el movimiento continúa por lo regular en la misma dirección y otro en la manera en que la percepción es influida por la forma en que los objetos del ambiente se ocluyen entre sí.

La percepción del movimiento y su significado

Asimismo, la influencia del significado de un estímulo ilustra la inteligencia de la percepción del movimiento. Algunos ejemplos incluyen la forma en que la percepción del significado de rostros de alto contraste originan movimiento y de cómo nuestro conocimiento de las clases de movimiento posibles en el cuerpo humano influye en el camino que sigue el de tipo aparente. Los experimentos de escaneo cerebral han demostrado que los movimientos que atraviesan partes del cuerpo (movimiento imposible) y los que lo rodean (movimiento posible) activan la corteza parietal, pero sólo el movimiento posible activa la corteza motora.

Plasticidad: crianza selectiva

Cuando los gatitos fueron criados en un cuarto oscuro iluminado sólo por luces parpadeantes que impedían la percepción del movimiento, se volvieron incapaces de detectar la dirección de un estímulo móvil y tenían en su corteza estriada pocas neuronas selectivas a la dirección.

La percepción del movimiento entre los sentidos

Nuestra percepción del movimiento no se limita a la visión. La percepción del movimiento aparente puede basarse también en la estimulación de la piel. Existen varias semejanzas entre la percepción visual y la percepción táctil del movimiento. Mediciones psicofísicas y fisiológicas indican que la duración de los estímulos tiene un efecto similar en ambos tipos de movimiento.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué es la agnosia del movimiento?, ¿cuáles son sus causas y síntomas? (270)
2. ¿Cuáles son las cuatro ideas básicas sobre la percepción en las que nos enfocamos en este capítulo? (270)

Cuatro maneras de crear la percepción del movimiento

Movimiento real

3. ¿Qué es el movimiento real? (272)
4. ¿Cuáles son las pruebas de que nuestra percepción del movimiento se encuentra influida por el contexto del estímulo móvil? (272)

Movimiento aparente

5. ¿En qué consiste el descubrimiento de Exner? (272)
6. ¿Cuál es la importancia de la obra de Wertheimer sobre el movimiento aparente? (272)
7. ¿Cuál es la relación entre el intervalo entre estímulos y la percepción del movimiento aparente? (273)

Movimiento inducido

8. ¿Qué es el movimiento inducido? Proporcione al menos dos ejemplos del movimiento inducido. (274)

Posefecto del movimiento

9. ¿Qué es un posefecto del movimiento?, ¿qué es la ilusión de cascada y el posefecto del movimiento en espiral? (275)

Estudio sobre la percepción del movimiento

10. ¿Los investigadores modernos consideran al movimiento real y al aparente como fenómenos separados que involucran mecanismos diferentes? (275)

Detectores neuronales de características y percepción del movimiento

11. Describa las neuronas selectivas a la dirección en la corteza estriada. (276)

Un circuito neuronal para una neurona selectiva a la dirección

12. Describa el circuito de Reichardt que responde al movimiento que va en una dirección. (277)

Activación neuronal y estimación de la dirección del movimiento

13. ¿Qué área extraestriada es importante para la percepción del movimiento? (277)
14. ¿Cómo demostraron Newsome y sus colaboradores la conexión entre la activación de las neuronas TM y la percepción del movimiento? (278)
15. ¿Por qué resulta correcto afirma que el código de la dirección del movimiento se aproxima a un código de especificidad en las neuronas TM? (278)
16. ¿Qué situación es difícil de explicar para los detectores neuronales de características debido a que percibimos movimiento aunque en realidad no lo haya en la retina? Explique acerca de la situación en la que no percibimos movimiento aunque si lo haya en la retina. (279)

Teoría de la descarga corolaria: tomar en cuenta los movimientos de los ojos

17. ¿Cuál es la idea principal de la teoría de la descarga corolaria? (279)
18. Explique cómo ocurren las señales motrices de descarga corolaria y de movimiento de la imagen. (279)
19. ¿Qué es el comparador? De acuerdo con la teoría de la descarga corolaria, ¿qué señales del punto 18 recibe el comparador? (280)

20. ¿Qué percepción se genera cuando el comparador recibe por separado la señal de movimiento de la imagen o bien la de descarga corolaria? ¿Qué percepción ocurre cuando las dos señales llegan al comparador al mismo tiempo? (280)
21. Explique lo que sucede en estas situaciones y la manera en que la teoría de la descarga corolaria explica los resultados: 1) usted observa una posimagen cuando mueve los ojos en la oscuridad; 2) presiona su globo ocular mientras tiene la vista fija; 3) sigue con la vista un objeto que se mueve; 4) un observador con los músculos oculares paralizados trata de mover los ojos. (280)
22. ¿Qué son las neuronas de movimiento real y cómo se relaciona su respuesta con la teoría de la descarga corolaria? (282)

Información del movimiento en el orden óptico

23. ¿Qué es el orden óptico y cuál es su relevancia en nuestra consideración de la percepción del movimiento? (283)

Perturbaciones locales en el orden óptico

24. ¿En qué momento ocurre una perturbación local en el orden óptico?, ¿qué es lo que indica? (283)

Flujo óptico global

25. ¿Cuándo se produce el flujo óptico global y qué indica? (283)

Organización perceptual y percepción del movimiento

26. ¿Qué ilustra la demostración del ave camuflada? (285)

El movimiento crea la organización perceptual

27. ¿Qué son las luces andantes?, ¿qué nos indican los experimentos que emplean estos estímulos acerca de la relación entre el movimiento y el agrupamiento perceptual? (285)
28. Describa la actividad de las neuronas de la corteza temporal del mono que responden a imágenes de personas caminando y a estímulos de luces andantes. ¿Cómo ha abarcado esta investigación a los seres humanos? (286)
29. ¿Qué es el efecto de profundidad cinética? (286)
30. ¿Qué es la captura del movimiento?, ¿por qué es posible que el filme de un leopardo saltando llegue a mostrar las manchas del animal por separado? ¿qué impide que esto suceda? (288)

La inteligencia de la percepción del movimiento

Heurísticos y la percepción del movimiento

31. ¿Por qué son necesarios los heurísticos en la percepción? (290)
32. Explique la manera en que la secuencia en la que se presentan los estímulos influye en nuestra percepción del movimiento aparente. (290)
33. ¿Cuál es el heurístico involucrado en la pregunta 32? (291)
34. ¿Qué heurístico está involucrado en el movimiento que se presenta en respuesta a los estímulos de las figuras 8.36 y 8.37? (291)

Significado y percepción del movimiento

35. ¿Qué ven los sujetos cuando, a fin de crear movimiento aparente, se proyectan los estímulos de la figura 8.38 si éstos se ven como patrones bidimensionales?, ¿qué es lo que perciben si se ven como rostros tridimensionales? (292)
36. ¿Cuál es la restricción del camino más corto? (292)
37. ¿Qué ocurre si dos estímulos significativos, como las partes del cuerpo de una persona, se presentan de forma que infrinjan la restricción del camino más corto? (293)
38. Describa dos aspectos de particular interés en los resultados del punto 37. (293)

Exploración del cerebro: Actividad cerebral durante el movimiento aparente del cuerpo humano

39. ¿Qué descubrieron Stevens y sus colaboradores al registrar la actividad TEP cuando los sujetos veían estímulos del movimiento aparente como los de la figura 8.40? (294)

40. De acuerdo con Stevens, ¿cuándo se activaría la corteza motora en respuesta a un estímulo sensorial? ¿Qué otra posibilidad existe? (294)

La plasticidad de la percepción: Crianza selectiva y percepción del movimiento

41. Describa el experimento de crianza selectiva de Pasternak. (294)

Entre sentidos: percepción del movimiento a través de los sentidos

42. Indique algunas semejanzas entre el movimiento aparente de los estímulos táctiles y el movimiento aparente en la piel. (295)
43. ¿Qué ocurre cuando se hacen vibrar dos puntos, uno tras otro, en los brazos? (295)
44. ¿De qué forma los experimentos electrofisiológicos ilustran los paralelismos entre la percepción del movimiento visual y el táctil? (296)

9

PERCEPCIÓN Y ACCIÓN

ESQUEMA TEMÁTICO

La percepción y el observador en movimiento

Control visual de la acción

Tomar objetos:
Donde la percepción se encuentra con el sistema motor

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
El magnoencefalograma (MEG):
Una manera de medir la actividad cerebral en los seres humanos

ENTRE SENTIDOS: Acción, audición y visión

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿De qué manera el ambiente que "fluye" fuera de un automóvil en movimiento contribuye a que el conductor permanezca en el camino? (308)
- En el béisbol, ¿cómo sabe el jardinero hacia dónde correr para colocarse bajo una bola elevada? (314)
- ¿Cómo trabajan en conjunto el sistema visual y el sistema que controla el movimiento de la mano para que podamos levantar una taza? (320)

Es la temporada del basquetbol universitario y en un juego crucial del torneo NCAA un jugador arremete hacia la canasta, se detiene, gira, se eleva con el pie derecho y parece levitar mientras hace descender la pelota por el aro en una clavada contundente. Mientras tanto, en el entrenamiento de primavera un jardinero central escucha el batazo y de inmediato empieza a desplazarse por el campo derecho para ubicarse bajo la pelota que vuela formando un arco. Le hizo señas al jardinero derecho que estaba cerca y realizó la atrapada con facilidad.

Estos ejemplos de destreza atlética son ejemplos también del estrecho vínculo entre la percepción y la acción. Como veremos en este capítulo, casi todo lo que hacemos involucra la relación estrecha entre la percepción y la acción. Las proezas en los deportes de equipo como el básquetbol y el béisbol y en los deportes individuales como la gimnasia y el patinaje artístico no sólo implican fuerza y atletismo, sino también la habilidad para coordinar los movimientos entre sí de diversas partes del cuerpo, así como del movimiento de todo el cuerpo en relación con el resto del ambiente. Los atletas logran dicha coordinación mediante la supervisión de la relación entre sus acciones y sus percepciones. Así, el giro agregado en el salto del basquetbolista se da en respuesta a su percepción de la posición

de su cuerpo en relación con la canasta y con el defensor que intenta bloquear su lanzamiento.

Esta coordinación entre la percepción y la acción tiene lugar no sólo cuando un basquetbolista lanza una canasta, sino también cuando camina por la calle o maneja. En efecto, la percepción y la acción casi siempre se presentan juntas, ya que la mayoría de nuestras percepciones ocurren mientras nos movemos en el ambiente o actuamos sobre él de alguna manera. Como mencionamos al principio del libro, algunos investigadores consideran que la acción es el resultado más importante del proceso perceptual debido a su importancia para la supervivencia. En este sentido, lo más importante al momento de percibir un automóvil que se aproxima cuando cruzamos la calle es la acción que emprendemos para alejarnos de su trayectoria.

En este capítulo vamos a considerar diferentes aproximaciones al estudio de la relación entre la percepción y la acción. Primero consideramos algunas ideas de J. J. Gibson, quien fue uno de los primeros psicólogos que se enfocó en dicha relación. Posteriormente, describiremos la investigación que ha contemplado la relación entre la percepción y el movimiento durante las tareas cotidianas como manejar, atrapar una pelota y mantener una postura recta. Por último, partiremos de un enfoque fisiológico para estudiar la manera en que el disparo de neuronas en el cerebro ayuda a lograr una coordinación entre la percepción y el movimiento.

La percepción y el observador en movimiento

Empezaremos nuestro estudio de la relación entre la percepción y la acción mediante la descripción de algunas de las ideas de J. J. Gibson, psicólogo de la Universidad de Cornell. Su carrera de 50 años inició con la aparición de su primer artículo en 1929 y terminó con su muerte justo después de la publicación de su tercer libro en 1979. Fue un pionero en el estudio de la percepción del observador en movimiento (Gibson, 1950, 1966, 1979).

Enfoque ecológico de la percepción de Gibson

La investigación y las publicaciones teóricas de Gibson derivaron en la fundación del **enfoque ecológico de la percepción**, el cual se concentra en estudiar la percepción tal y como ocurre en el ambiente natural y enfatiza la conexión entre las percepciones de una persona y su movimiento en el entorno.

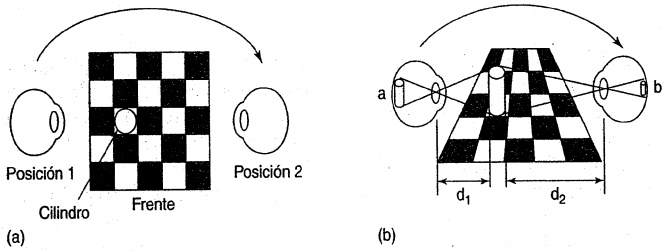


Figura 9.1
Información retiniana del tamaño de un cilindro. (a) Un observador mira el cilindro en un tablero desde dos posiciones diferentes indicadas por los dos globos oculares. (b) Vista en perspectiva del tablero. La imagen del cilindro en la retina es mayor cuando el observador está cerca (posición 1) y se hace más pequeña cuando se mueve a la posición 2. Las flechas d_1 y d_2 indican las distancias entre el observador y el cilindro para las posiciones de visión 1 y 2 respectivamente.

Los inicios del enfoque ecológico Se remontan a la investigación de Gibson durante la Segunda Guerra Mundial sobre las maneras de mejorar la habilidad de los pilotos en el aterrizaje. Con base en sus resultados, Gibson concluyó que muchas de las claves de profundidad que se encuentran en los textos, como la disparidad binocular y el tamaño aparente, las cuales no son efectivas en distancias grandes, no podían explicar adecuadamente la forma en que el piloto juzga la distancia hacia la pista durante el acercamiento para el aterrizaje. Gibson propuso entonces que el piloto emplea información que las características del terreno sobre el que vuela le proporcionan y, lo que es más importanteen nuestro estudio, utiliza información generada por el mismo movimiento del avión.

La importancia del observador en movimiento La idea de que la percepción se estudia de manera más adecuada tal y como ocurre en el ambiente natural y como es experimentada por un observador en movimiento son temas en los que Gibson profundizó a lo largo de su carrera. Él sentía que la investigación tradicional de laboratorio, en la que es común que se restrinja a los sujetos para que no muevan la cabeza, resulta demasiado artificial. Consideraba este enfoque de laboratorio como el estudio de la "visión de fotografías instantáneas", porque los sujetos por lo regular sólo tenían una visión del estímulo visual, el cual destellaba brevemente. Pensaba que este enfoque no era relevante para entender la percepción como suele ocurrir en el ambiente. Describiremos la alternativa que ofreció Gibson concentrándonos en algunos de los principios más importantes del enfoque ecológico.

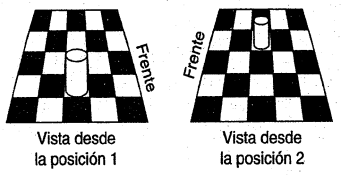


Figura 9.2
Información ambiental del tamaño de un cilindro que el observador de la figura 9.1 ve desde las posiciones 1 y 2. Aunque el movimiento que va de la posición 1 a la 2 disminuye el tamaño del cilindro en el campo de visión, la base del cilindro cubre siempre una unidad del tablero.

Información ambiental y percepción: Óptica ecológica

La mayor parte de la investigación que hemos descrito en este libro busca en el sistema nervioso y en la imagen en la retina la información que controla la percepción. No obstante, Gibson se enfocó en determinar la información del ambiente que está disponible en la percepción. Podemos entender lo anterior si comparamos dos posibles fuentes de información en la percepción: la información en la retina y la información en el ambiente.

Información en la retina versus información en el ambiente Para ilustrar la diferencia entre la información retiniana y la ambiental, consideraremos al cilindro que descansa sobre el tablero mostrado en las figuras 9.1 y 9.2. En la vista desde arriba del tablero en la figura 9.1a, la posición del cilindro es indicada por el círculo, mientras que los dos ojos indican las posiciones de dos diferentes perspectivas tomadas por el observador. Primero el observador ve el cilindro desde la posición 1, luego se cambia a la posición 2. Note que el cambio del punto de vista 1 al punto de vista 2 casi duplica la distancia entre el ojo y el cilindro.

La figura 9.1b muestra la información retiniana del cilindro como se ve desde las dos posiciones. Esta información, o sea, las imágenes a y b en la retina, es diferente en cada posición visual, ya que la imagen se hace más pequeña a medida que se incrementa la distancia entre el observador y el cilindro. Pero, aunque la imagen se hace más pequeña cuando el observador cambia de la posición 1 a la 2, el observador percibe que el cilindro permanece del mismo tamaño. Éste es el fenómeno de la constancia del tamaño que describimos en el capítulo 7: si se cuenta con buena información de profundidad, percibimos que el tamaño de un objeto se mantiene constante sin importar la distancia.

La explicación sobre la constancia del tamaño que ofrecimos en el capítulo 7 era que el sistema perceptual toma en consideración la distancia del objeto. Así, aun cuando la imagen retiniana del cilindro es más pequeña cuando el observador se encuentra en la posición 2 que cuando está en la posición 1, el sistema perceptual contempla las dos distancias, d_1 y d_2, y desde ambos puntos de vista se percibe del mismo tamaño al cilindro.

La figura 9.2 muestra la información ambiental sobre el tamaño del cilindro visto desde las dos posiciones. La información ambiental es el número de unidades del tablero cubiertas por la base del cilindro. Como la base del cilindro cubre siempre una unidad sobre el tablero, no importa cuál sea la posición visual del observador, la información ambiental indica que el tamaño del cilindro permanece igual sin la necesidad de tomar en consideración la distancia del observador, como lo hicimos cuando empezamos con la imagen retiniana. Esta información en el ambiente fue el punto de partida para el análisis de Gibson, quien desarrolló una forma de descripción a la cual denominó el orden óptico del ambiente.

El orden óptico del ambiente La creencia de Gibson en la importancia que tiene para la percepción la información basada en el ambiente lo llevó a desarrollar una forma de describir los estímulos perceptuales a la que llamó **óptica ecológica**, que es la descripción de los estímulos con base en el orden óptico del ambiente. El orden **óptico del ambiente** (al que llamamos **orden óptico** a fin de abreviarlo) es la estructura de la estimulación disponible en un punto del ambiente. La figura 9.3a muestra a una persona sentada en una habitación. El orden óptico de esta persona es el patrón estructurado de luz que llega a sus ojos. La persona percibe los objetos, superficies y texturas de la escena por la forma en que éstos elementos estructuran la luz. Desde el lugar en que el observador está sentado, algunas partes del ambiente son visibles (líneas continuas) y otras no (líneas punteadas).

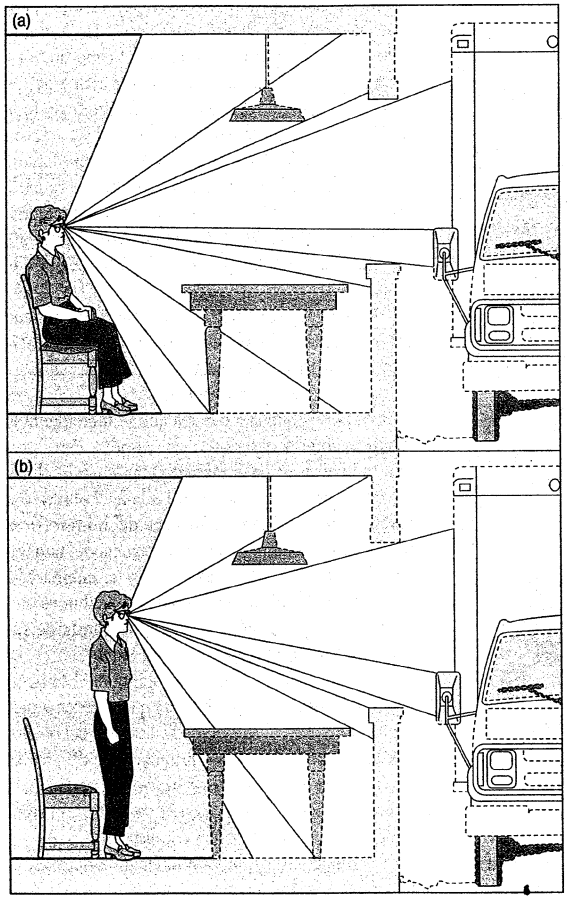


Figura 9.3
El orden óptico es el patrón estructurado de luz que llega al ojo del observador en el ambiente. Las líneas continuas indican las superficies ambientales visibles para el observador; las superficies invisibles son indicadas por las líneas punteadas. Cada una de las superficies visibles estructura el patrón de luz que entra al ojo del observador. (a) El observador está sentado. (b) El observador está de pie, lo que cambia el orden óptico.

El efecto del movimiento en el orden óptico En nuestro ejemplo del cilindro en el tablero de la figura 9.2, vimos cómo el orden óptico creado por el tablero proporcionaba información acerca del tamaño del cilindro. El orden óptico no sólo brinda información a la persona que observa el tablero desde una posición, sino que también lo hace cuando la persona empieza a moverse. Así, cuando la persona de la figura 9.3a se pone de pie, el orden óptico cambia, como se muestra en la figura 9.3b, y si la persona decide caminar alrededor del cuarto o fuera de él, el cambio continuo en el orden óptico conforme la persona se mueve crea el **flujo óptico**, es decir, el movimiento de elementos en el ambiente en relación con el observador. Veremos ahora cómo este flujo óptico proporciona información valiosa en el proceso de percepción.

Flujo óptico: Información autoproducida en la percepción

Una forma de representar el flujo óptico consiste en considerar lo que el conductor ve al manejar por el puente de la figura 9.4. Ve un **gradiente de flujo** en el que la velocidad del movimiento es rápida en el primer plano, justo al lado del automóvil, y se hace más lenta más allá del puente.

Flujo óptico y el foco de expansión De acuerdo con Gibson, el flujo óptico proporciona información concerniente al lugar donde el observador se dirige. Esto se ilustra en la figura 9.5, la cual muestra el flujo óptico experimentado por el piloto de un avión que sobrevuela una pista. El piloto ve un patrón de elementos que fluyen a lo largo del terreno. La longitud de las flechas indica la velocidad del flujo, el cual es rápido en el primer plano y se hace más lento hacia el horizonte. Una propiedad importante del flujo óptico es que hay un punto en la distancia donde no hay flujo. Este punto, marcado con un punto en la figura 9.5, se denomina **foco de expansión (FE)**. Se centra en el destino del observador y, por ende, proporciona infor-

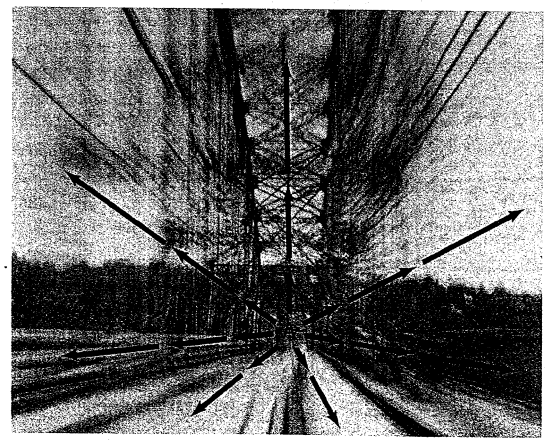


Figura 9.4
Flujo del entorno tal y como se ve desde un auto que acelera por un puente hacia el punto A. El flujo, indicado por las flechas, es más rápido cerca del coche (como lo revela el aumento de contornos borrosos) lo cual no ocurre en A (el foco de expansión) hacia el que se mueve el vehículo.

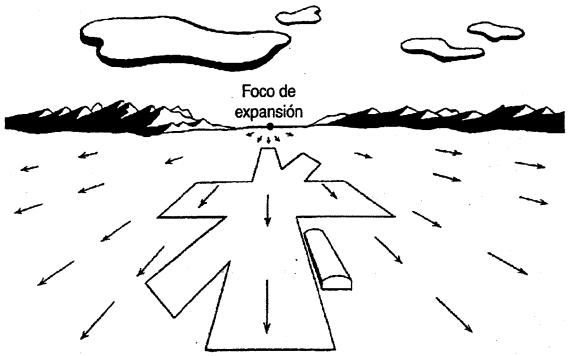


Figura 9.5
Flujo óptico para un avión que sobrevuela una pista. La longitud de las flechas indica la velocidad del flujo. El foco de expansión está en el punto. (Tomado de Gibson, 1966).

mación que indica el lugar hacia donde se dirige. (Note que el foco de expansión se encuentra en A en el caso del automóvil que avanza por el puente en la figura 9.4.)

La figura 9.6 muestra cómo sería el flujo óptico en el caso de un avión que aterriza. El lugar donde se localiza el foco de expansión en la pista indica dónde tocará tierra el avión. Es obvio que para que el aterrizaje tenga éxito, el piloto debe colocar el avión en el ángulo correcto; de otra manera el foco de expansión indicaría el lugar donde el avión se estrellaría. El piloto determina el ángulo de aproximación usando la información del resto del patrón de flujo y la proporcionada por el gradiente de textura en el suelo que, como se muestra en la figura 9.7, ofrece información sobre el ángulo del terreno al que el avión se aproxima.

Información invariante en la percepción El flujo óptico y los gradientes de textura son estímulos ambientales importantes porque proporcionan información que permanece constante aunque el observador esté en movimiento. El término de Gibson para designar la información que permanece constante durante el movimiento del observador es el de **información invariante**. El hecho de que el cilindro de la figura

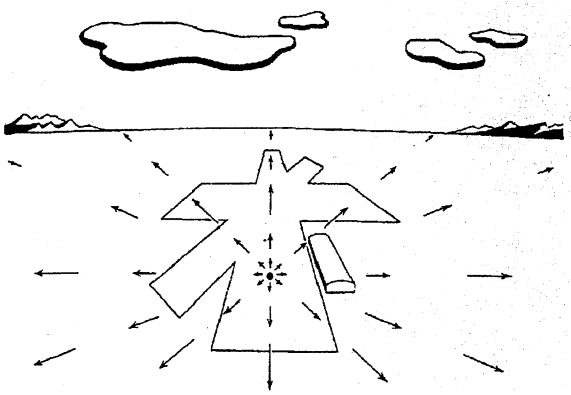


Figura 9.6
Campo de flujo óptico de un avión que se aproxima para aterrizar. (Gibson, 1966.)

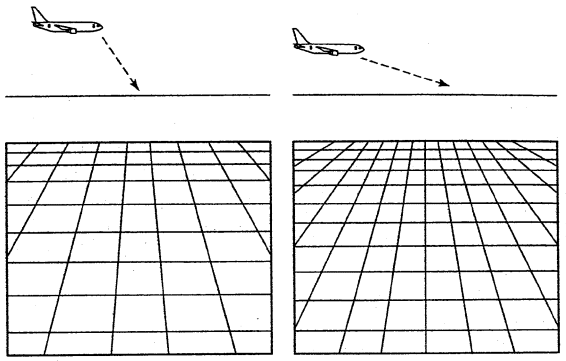


Figura 9.7
El gradiente de textura en el piso proporciona información concerniente al ángulo de aproximación del avión. El gradiente en (a) indica una aproximación más pronunciada que la indicada por el gradiente en (b).

9.2 continúe cubriendo una unidad en el tablero, sin importar el punto de vista del observador, es un ejemplo de información invariante en un orden óptico estático. El hecho de que el foco de expansión del flujo óptico siempre se mantenga centrado en el destino del observador es un ejemplo de información invariante en un orden óptico creado por el movimiento.

El flujo óptico como información autoproducida Además de la invarianza, otra propiedad del flujo óptico que es crucial para el observador en movimiento es que éste se **autoproduce**. El flujo se crea cuando el observador se mueve y luego proporciona información perceptual que lo ayuda a realizar otros movimientos. Gibson (1979) describió esta relación recíproca entre el movimiento y la percepción señalando la necesidad de percibir a fin de movernos pero también la de movernos a fin de percibir.

Esta relación recíproca entre el flujo y el movimiento se muestra en diagrama de la figura 9.8. El movimiento crea el flujo que luego proporciona información que guía el movimiento posterior. La forma en que el movimiento crea esta información constituye un principio básico al que regresaremos cuando veamos ejemplos específicos de la forma en que los observadores en movimiento utilizan el flujo, además de otra información visual.

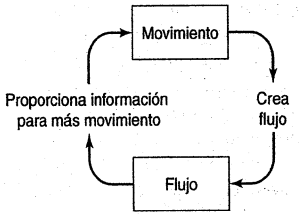


Figura 9.8
La relación entre el movimiento y el flujo es recíproca: El movimiento causa el flujo y éste guía al movimiento. Éste es el principio básico que subyace a gran parte de nuestra interacción con el ambiente.

Control visual de la acción

Una característica central del enfoque ecológico es la manera en que el flujo óptico proporciona información para el movimiento. A continuación describiremos cómo los investigadores han estudiado la función del flujo óptico en diversas actividades, incluyendo la ayuda que éste nos proporciona para llegar a un destino, mantener la postura y el equilibrio y determinar si estamos en un curso de colisión con un objeto.

Moverse en el ambiente

La idea de Gibson acerca de que la gente usa el flujo óptico para determinar hacia dónde se encamina mientras se mueve en el ambiente se basó en su observación de que el flujo contiene información que indica la dirección en que el observador se mueve. Sin embargo, el hecho de que el flujo contenga esta información no significa que la gente la utilice en realidad. Por ende, los investigadores plantean las siguientes preguntas:

1. ¿La información proporcionada por el flujo es apropiada para determinar hacia dónde se dirige una persona en movimiento?
2. ¿La gente utiliza en realidad esta información?

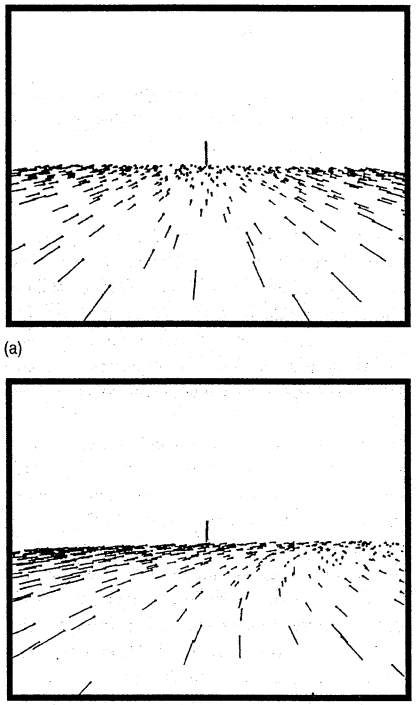
Veremos que la respuesta a la primera pregunta es "sí", mientras que a la segunda es "probablemente, aunque también es cierto que la gente usa otra información."

¿ La información del flujo es adecuada? La mayor parte de las investigaciones alrededor de esta pregunta les piden a los sujetos establecer juicios sobre su dirección con base en la observación de estímulos de flujo óptico generados por computadora. En la figura 9.9 se presentan dos ejemplos de estos estímulos. La figura 9.9a muestra el flujo que resulta de moverse hacia delante en sentido recto. La figura 9.9b es el flujo que resulta de transitar en una trayectoria curva.

En estos experimentos de flujo óptico se pide por lo regular a los sujetos que juzguen, con base en los estímulos de flujo, hacia dónde se dirigen en relación con la línea vertical. En general los resultados demuestran que los sujetos lo hacen de manera muy precisa. En las mejores condiciones pueden juzgar la dirección en un margen de 0.5 a 1 grado (Warren, 1995).

¿La gente utiliza la información del flujo? Aunque sabemos que el flujo óptico proporciona la información que señala hacia dónde se dirige una persona, resulta difícil determinar qué tanto se utiliza esta información. Los investigadores han estudiado el flujo y otra información que usa la gente mientras camina y conduce. A partir de los resultados de estos estudios parece que los observadores usan el flujo, junto con otra información, para guiarse. El tipo de información depende de la tarea (Wann y Land, 2000).

Los conductores usan varias fuentes de información para mantener el automóvil en el carril, en especial cuando circulan por curvas. David Lee (1974) señala que mantener el FE del flujo óptico centrado en el destino no funciona en el caso de un camino curvo porque el destino cambia mientras el automóvil toma la curva. Por consiguiente, propone que los conductores usan información del flujo óptico distinta al foco de expansión para poder mantener el curso. Considere la figura 9.10, que muestra un tramo de



(a)

(b)

Figura 9.9
(a) Flujo óptico generado por una persona que se mueve en sentido recto hacia la línea vertical en el horizonte. La longitud de las líneas indica la velocidad de la persona. (b) Flujo óptico generado por una persona que se mueve en una trayectoria curva que se dirige a la derecha de la línea vertical. (Tomado de Warren, 1995.)

camino recto y una curva. Si el conductor transita por el tramo recto, la línea de flujo óptico que pasa directamente bajo su vista, a la que Lee llama **línea de flujo locomotor**, se centra en el camino. Esta línea indica el curso que el automóvil seguirá si no se realizan cambios en la dirección.

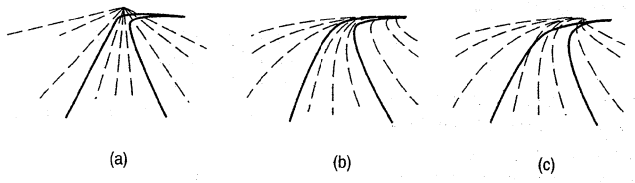
Cuando el conductor está en curso, las líneas del flujo óptico y los bordes del camino coinciden (9.10a). Cuando se gira la dirección, lo cual sucede cuando se sortean las curvas, la línea del flujo óptico cambia, pero continúa alineada con el camino en tanto el conductor se mantenga en curso (figura 9.10b). No obstante, si el conductor sale de curso, la línea del flujo y el camino dejan de concordar, situación que hay que evitar para no salirse de la carretera (figura 9.10c). Lee propone que los conductores probablemente usan la línea de flujo locomotor en lugar del foco de expansión para poder permanecer en el camino.

En otro experimento, Michael Land y Lee (1994) instalaron en un Jaguar instrumentos para registrar la velocidad y el ángulo del volante, así como para medir la mirada del conductor con un sistema de video que expone la posición de los ojos del conductor sobreimpuesta con el camino adelante. Advierta en la figura 9.11a que cuando se conduce en sentido recto, el conductor mira hacia adelante, pero no directamente al foco de expansión. Sin embargo, el resultado más interesante es que, al tomar una curva, los conductores tienden a mirar el punto tangente de la curva (figuras 9.11 b y c). Con base en este resultado, Land y Lee sugirieron que es probable que los conductores usen otra información además del flujo óptico para determinar su dirección (véanse también Land y Horwood, 1995; Rushton y Salvucci, 2001; Wann y Land, 2000, para revisar más investigación sobre la información que usan los conductores para permanecer en el camino).

Los investigadores que estudian la forma en que navegamos al caminar han encontrado evidencia de que la gente usa información del flujo (Warren *et al.*, 2001) pero que también usa otra información. Por ejemplo, existe pruebas de que la gente usa señales y otra información en el suelo para navegar cuando camina, ya que tiende a seguir trayectorias más precisas hacia un objetivo cuando se cuenta con más información (Harris, 2001; Wood *et al.*, 2000). Al parecer, una estrategia importante usada por los marchistas (y quizá también por los conductores) es la **estrategia de dirección visual** en la que los observadores usan la sencilla estrategia de mantener su cuerpo orientado hacia el objetivo. Si se salen del curso, el objetivo se desviará a la izquierda o a la derecha, por lo que el marchista corregirá su curso para enfocar de nuevo el objetivo (Rushton *et al.*, 1998).

Otra indicación de que la información del flujo no siempre es necesaria para la navegación es que podemos encontrar nuestro camino incluso cuando esta información es mínima, como en la noche o en una tormenta de nieve (Harris y Rogers, 1999). Además, Jack Loomis y sus colaboradores (Loomis *et al.*, 1992, 1996; Philbeck, Loomis y Beall, 1997) han empleado un procedimiento de "caminata a ciegas" para demostrar que los sujetos pueden localizar objetivos cercanos con los ojos cerrados.

En los experimentos de caminata a ciegas, los sujetos observan un objetivo localizado a unos 12 metros de distancia y luego caminan hacia el objetivo con los ojos cerrados. Los sujetos pueden caminar directamente hacia el objetivo y detenerse a un metro de él. En efecto, lo sujetos pueden hacerlo incluso si



(a) (b) (c)

Figura 9.10
Líneas de flujo óptico de (a) el movimiento en un tramo recto de camino, (b) el libramiento correcto de la curva y (c) el libramiento incorrecto de la curva. En (c), el automóvil saldría del camino a menos que se corrigiera la dirección. (Tomado de Lee, 1980)

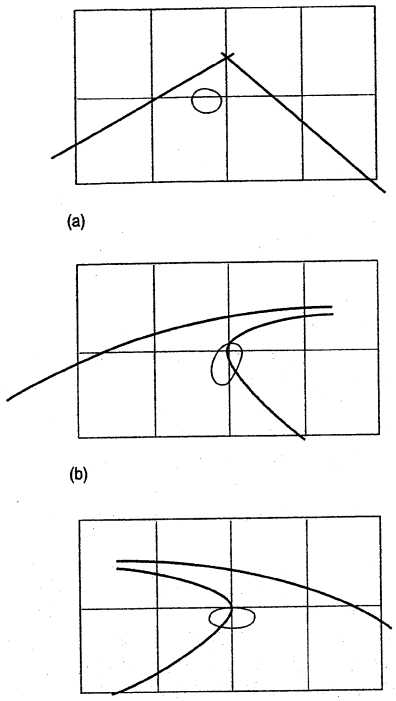


Figura 9.11
Resultados del experimento de Land y Lee (1994). Las elipses indican el lugar donde era más probable que miraran los conductores mientras manejaban por (a) un tramo recto; (b) una curva a la derecha, y (c) una curva a la izquierda. El resultado clave es que, cuando libraban las curvas en (b) y (c), los conductores miraban el lugar en el borde del camino hacia donde el automóvil se dirigía. A este punto se le llama el punto tangente de la curva. (Adaptado de Land y Lee, 1994.)

se les pide que caminen primero al lado y que luego den una vuelta y se dirijan al objetivo mientras mantienen los ojos cerrados. Algunos registros de estas caminatas "anguladas" se muestran en la figura 9.12 que muestra las trayectorias de un sujeto que caminó primero a la izquierda a partir de la posición de "inicio" y luego se le pidió que girara en el punto de vuelta 1 o 2 y que caminara a un objetivo que estaba a 6 metros de distancia. El que el sujeto se detuviera cerca del objetivo demuestra que somos capaces de navegar con precisión en distancias cortas en ausencia de cualquier tipo de información visual.

Postura y equilibrio

Aunque tiene sentido el hecho de que el flujo proporcione información sobre la dirección, especialmente cuando la escena se mueve con rapidez como cuando se conduce por carretera, no resulta tan obvio el que esté implicado en una actividad como permanecer de pie, lo cual requiere poco movimiento. Con todo, los investigadores ecológicos se percataron de que la visión nos ayuda a mantener el equilibrio o la postura. Usted puede probarlo mediante la siguiente demostración.

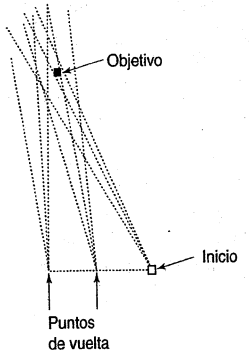


Figura 9.12
Resultados de un experimento de "caminata a ciegas" (Philbeck *et al.*, 1997). Los sujetos miraban el objetivo, que estaba a seis metros del punto de partida, luego cerraban los ojos y caminaban (a) hacia el objetivo o (b) hacia la izquierda para en seguida girar a la derecha. Con los ojos cerrados todo el tiempo, seguían caminando hasta que creían haber alcanzado el objetivo. Los sujetos tendían a rebasarlo pero, en general, caminaban en la dirección correcta y se detenían cerca de él. (Tomado de Philbeck *et al.*, 1997).

DEMONSTRACIÓN

Mantenga el equilibrio

Mantener el equilibrio es algo que damos por hecho. Póngase de pie. Levante un pie del piso y mantenga el equilibrio con el otro. Luego cierre los ojos y observe lo que sucede. ●

¿Le fue más difícil mantener el equilibrio con los ojos cerrados? La visión proporciona un marco de referencia que ayuda a que los músculos realicen ajustes constantes a fin de mantener el equilibrio. Aunque el sistema vestibular del oído interno y los receptores en los músculos y las articulaciones (los cuales nos ayudan a sentir la posición de nuestras extremidades) por lo general se consideran los principales mecanismos del equilibrio, una serie de experimentos ha demostrado la relación directa entre la visión y nuestra habilidad para mantener el equilibrio.

David Lee y Eric Aronson (1974) demostraron la importancia de la visión para mantener el equilibrio. Lee y Aronson colocaron a bebés de 13 a 16 meses en un cuarto que se balancea, como se muestra en la figura 9.13. En este cuarto el piso está fijo, pero las paredes y el techo pueden oscilar. La idea del cuarto era duplicar la estimulación visual que normalmente se presenta cuando nuestro cuerpo se balancea. Esta oscilación crea un patrón de flujo óptico cada vez que vemos que los objetos del entorno se mueven en relación con nosotros. Inclinarse hacia adelante genera un patrón de expansión (figura 9.14a); retroceder, un patrón de contracción (figura 9.14b).

Estos patrones de flujo brindan información sobre el vaivén del cuerpo. Sin darnos cuenta, aprovechamos constantemente dicha información para corregir el vaivén y conservar la postura vertical. Lee y Aronson pensaron que si creaban un patrón de flujo que hiciera creer a los sujetos que se inclinaban hacia adelante o hacia atrás, podrían lograr que se inclinaran en el sentido opuesto para compensarse. Para ello, alejaban o acercaban el cuarto a niños que se encontraban de pie, quienes respondieron como se había

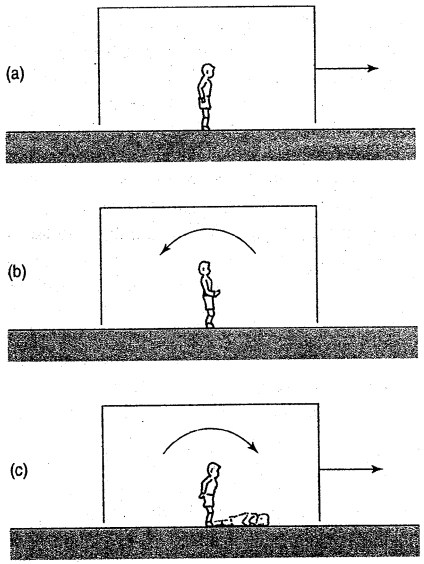


Figura 9.13
El cuarto que se balancea de Lee y Aronson. (a) El movimiento hacia adelante del cuarto crea el mismo patrón de flujo óptico (como en la figura 9.14b) que cuando nos inclinamos hacia atrás, como en (b). Para compensar esta oscilación aparente, los sujetos se inclinan hacia adelante, como en (c), por lo que a menudo pierden el equilibrio y caen. (Basado en Lee y Aronson, 1974.)

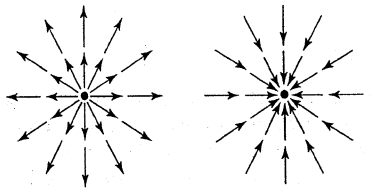


Figura 9.14
Patrones de flujo (a) cuando nos movemos hacia adelante y (b) cuando nos movemos hacia atrás.

pronosticado. Cuando el cuarto se movía hacia ellos (creando el patrón de flujo de inclinación hacia adelante), se doblaban hacia atrás; cuando se alejaba (produciendo el patrón de retroceso), se inclinaban hacia adelante. En realidad, la mayoría de los niños no sólo se inclinó, sino que el 26 por ciento osciló, el 23 por ciento se tambaleó y el 33 por ciento cayó al suelo.

Los adultos también sufrieron el efecto de balanceo del cuarto. Si se apoyaban en algo, "hacer oscilar el cuarto experimental apenas seis milímetros hacía que los adultos se balancearan casi en fase con este desplazamiento. Los sujetos eran como marionetas visualmente atados a su entorno, inconscientes de la verdadera causa de su perturbación" (Lee, 1980, p. 173). Los adultos que no seapoyaban en algo podían caer, como los niños, a causa de su percepción del movimiento del cuarto.

Los experimentos con este cuarto demuestran que la vista determina de manera significativa el equilibrio que supera las fuentes tradicionales de información proporcionadas por el oído interno y los receptores de los músculos y las articulaciones (véase también Fox, 1990). En un estudio del desarrollo, Bennett Berthenthal y sus colaboradores (1997) demostraron que bebés de apenas cuatro meses de edad oscilaban hacia atrás y hacia adelante en respuesta a los movimientos del cuarto y que el acoplamiento entre los movimientos del cuarto y el balanceo mejora con la edad. (Véase también Stoffregen *et al.*, 1999, para mayor evidencia de que la información del flujo puede influir en la postura mientras estamos de pie, y Warren *et al.*, 1996, para mayor evidencia de que el flujo está involucrado en mantener la postura mientras caminamos.)

Colisión

Por lo general tratamos de evitar el choque con objetos en el ambiente. Cuando caminamos, evitamos obstáculos y, si vemos un objeto que está en curso de colisión con nosotros, nos movemos por lo regular con rapidez para alejarnos de su trayectoria en caso de que la colisión parecezca peligrosa.

Un tipo de información que los marineros emplean para evitar chocar en el mar es su percepción de la dirección u orientación de otro barco. Si la orientación de la otra embarcación permanece igual, esto indicará que los barcos están en curso de colisión y

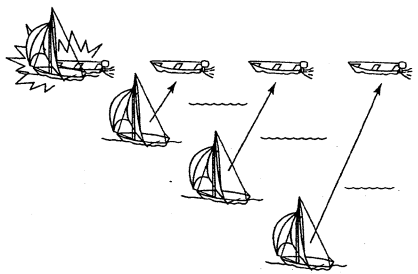


Figura 9.15
Dos botes en curso de colisión. El que la orientación o el ángulo de visión de un bote al otro se mantenga igual proporciona una señal de peligro que indica que si ambos botes permanecen en el mismo curso habrá un choque.

que, por ende, se requiere corregir el curso (figura 9.15). Otra fuente de información sobre la colisión, que funciona cuando un objeto se aproxima de frente, es la expansión simétrica de la imagen (figura 9.16).

Una vez que sabemos que el objeto se aproxima en un curso de colisión, es importante también conocer el tiempo que pasará antes de que nos golpee. Una forma de hacerlo sería estimar primero la distancia del objeto y luego la velocidad a la que se aproxima. Luego se podría hacer un cálculo, con base en

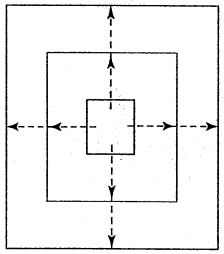


Figura 9.16
Tres "instantáneas" de un cuadrado que se mueve directamente hacia un observador. Las flechas punteadas señalan que el cuadrado parece expandirse hacia fuera conforme se aproxima.

estos datos, que indique el momento en que el objeto colisionará. Sin embargo, el astrofísico Sir Fred Hoyle en su novela de ciencia ficción *The Black Cloud* (1957) sugirió una forma más simple de determinar el tiempo de colisión. En este libro, Hoyle propuso la comparación de dos fotografías de un asteroide (la nube negra) tomadas con dos meses de diferencia para determinar el tiempo necesario que le tomaría colisionar con la tierra. Hoyle demostró que el tiempo de colisión puede determinarse con base en el tamaño del asteroide en las fotografías y de la rapidez con que su tamaño cambia (citado en Proffitt y Kaiser, 1995).

El método de Hoyle para determinar el tiempo de colisión anticipó el análisis de los psicólogos sobre la información del flujo óptico involucrada en la predicción de este tiempo. Dicho análisis indica, como Hoyle pronosticó, que el tiempo de colisión puede determinarse especificando la proporción del tamaño de la imagen en dos momentos diferentes y dividiendo esta proporción entre la rapidez con que los bordes del objeto se expanden durante este tiempo. David Lee (1976) llamó **tau** a esta proporción y llevó a cabo varios experimentos que sugerían que los observa-dores usan la información proporcionada por el tau para estimar el tiempo de colisión.

Un experimento clásico sobre el tau fue realizado por Lee y P. E. Reddish (1976), quienes analizaron la conducta del alcatraz, un ave grande que captura peces zambulléndose desde grandes alturas. Lo interesante de la conducta del alcatraz, desde un punto de vista perceptual, es que siempre repliega las alas justo antes de alcanzar el agua (figura 9.17). Como siempre las repliega en el momento correcto, resulta evidente que es capaz de calcular el momento en que entrará al agua.

Para determinar si este cálculo está relacionado con el tau, Lee estimó el momento en que las aves empezarían a replegar las alas si usaran lo que él llamó la "estrategia tau" para determinar el instante en que estarían golpeando el agua. El cálculo indicó que si las aves siguieran esta estrategia empezarían a replegar las alas más pronto al comenzar a zambullirse desde una altura mayor. Cuando Lee analizó filmaciones de alcatraces zambulléndose encontró que lo anterior es lo que por lo regular hacen.

Los resultados de Lee sobre la caída en picada de los alcatraces, aunados a los resultados de experimentos con humanos, llevó a los investigadores a concluir que una variable como el tau podía utilizarse para juzgar el tiempo de colisión (McLeod y Ross, 1983; Regan y Vincent, 1995; Schiff y Detwiller, 1979).

Sin embargo, investigaciones más recientes han demostrado que la estrategia tau funciona en algunas condiciones pero no en otras (Tresileau, 1999). Por ejemplo, Gray y Regan (1998) encontraron que los sujetos podían juzgar con precisión el tiempo de colisión de un objeto pequeño cuando lo veían con los dos ojos, pero no cuando lo veían con uno solo. Como la información del flujo óptico no se afecta al cerrar un ojo, parece que la información binocular de profundidad (véase el capítulo 7, página 233 es más fundamental que el flujo óptico para juzgar las colisiones de objetos pequeños. En relación con este hallazgo, resulta interesante el hecho de que, cuando se colocó a 258 estudiantes no graduados de la Universidad de Cambridge en las categorías de "malo" y "bueno" con base en su habilidad para jugar pelota, los mejores jugadores tenían distancias mayores entre sus ojos, una condición que daba por resultado una mejor per-

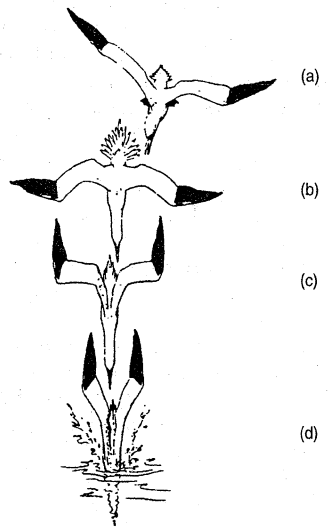


Figura 9.17
Caída de alcatraces en picada que muestra cómo repliegan las alas justo antes de entrar al agua. (Lee y Reddish, 1976.)

cepción de la profundidad a partir de la visión binocular (Bannister y Blackburn, 1931). Esto no significa que el flujo óptico no sea importante para juzgar las colisiones sino que es posible que otra información también sea importante para ciertas tareas.

Atrapar una bola elevada

Una habilidad relacionada con la habilidad de estimar el momento en un objeto está en curso de colisión es la de atrapar un bola de béisbol que sale del campo. La habilidad de un jugador de beisbol que ocupa la posición de jardinero para hacerlo es sorprendente si consideramos que, aunque éste puede estar a más de treinta metros del plato de *home*, por lo regular empieza a correr casi de inmediato hacia el lugar donde la bola va a caer y suele disminuir su marcha en el lugar de aterrizaje justo antes de que ésta llegue ahí.

Al considerar la manera en que el jardinero logra lo anterior, notamos semejanzas con la situación de colisión. Vimos que probablemente no determinamos el tiempo de colisión mediante un cálculo que involucre distancia y velocidad, sino que usamos la información más simple sobre el tamaño de la imagen y la tasa de expansión de los lados. El problema de atrapar la pelota ha sido analizado de la misma manera.

El jardinero podría determinar dónde va a caer la pelota mediante un cálculo basado en determinar primero la velocidad y la trayectoria de la pelota para calcular luego el arco parabólico que recorrerá hasta llegar a su destino. El problema de esta táctica no sólo es que implica un cálculo complejo sino que sería difícil para un jardinero localizado a 30 metros del plato de home estimar con precisión la velocidad y la trayectoria.

La figura 9.18 (McBeath *et al.*, 1995) muestra un diagrama sobre una propuesta de cómo se colocan en realidad los jardineros a fin de atrapar las bolas elevadas. Este diagrama propone una estrategia para atrapar la bola llamada **estrategia de trayectoria óptica lineal (TOL)**. La base de la estrategia TOL es que si el jugador corre de forma que la bola parezca seguir una trayectoria en línea recta, la bola estará siempre directamente arriba, de modo que cuando llegue al suelo, el jardinero estará ahí para atraparla.

Si bien seguir la estrategia TOL le permitiría al jardinero llegar al lugar donde la pelota cae, otros investigadores han cuestionado esta estrategia, con base en el hecho de que los jardineros suelen llegar antes que la pelota al punto de aterrizaje (Chodosh *et al.*, 1995; Jacobs *et al.*, 1996). Al parecer, los jugadores toman en cuenta otra información cuando atrapan bolas elevadas; sin embargo, lo importante, para nuestro objetivo, es que ya sea que usan la estrategia TOL, otra estrategia o una combinación de estrategias, podemos describir la manera en que un jugador atrapa la bola elevada como una interacción

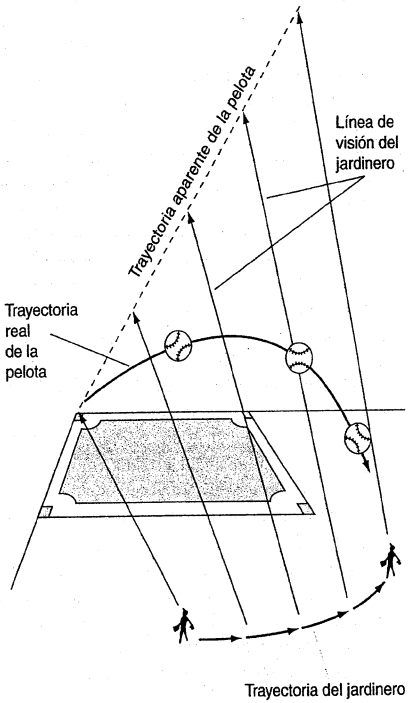


Figura 9.18
Una bola elevada viaja siguiendo la trayectoria mostrada por la pelota de béisbol. La posición de un jardinero que corre de forma que la bola parece seguir una trayectoria en línea recta (línea punteada) se intersectará más adelante con la posición de la pelota. (Adaptado de McBeath, Shaffer y Kaiser, 1995).

continua, parecida a la que se muestra en la figura 9.8, en la que la percepción del jugador guía sus acciones, las cuales crean una nueva percepción,y esta nueva acción guía la acción subsecuente y así sucesivamente.

Si la conexión entre la percepción y la acción se basa en la interacción continua, esto significa que nuestras acciones no se basan en cálculos acerca de lo que sucederá en el futuro, sino en movimientos que se encuentran sincronizados con el flujo en curso de nuestra percepción. Piense en el análisis de la percepción y la acción que hemos llevado a cabo hasta el momento. Nuestras habilidades para desplazarnos por el ambiente, para mantener la postura, evitar colisiones y atrapar una bola elevada dependen de estímulos visuales creados por los movimientos involucrados en cada una de dichas acciones. Cuando permanecemos perfectamente quietos, nuestra conducta no sólo se detiene, sino que la información que usamos para guiar esta conducta desaparece. Las volteretas proporcionan otro ejemplo de una interacción en curso entre la percepción y la acción.

Volteretas

La gimnasia implica cronometración y equilibrio de fracciones de segundo. Podemos apreciar el problema que enfrenta una gimnasta que desea ejecutar una vuelta hacia atrás al darnos cuenta de que, en un lapso de 600 milisegundos, debe ejecutar la vuelta y luego terminar exactamente con la configuración corporal correcta en el momento preciso en que toca el piso (figura 9.19).

Una forma en que lo anterior puede lograrse es aprender a correr una secuencia predeterminada de

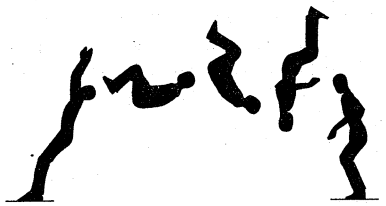


Figura 9.19
"Instantáneas" de una voltereta que empieza a la izquierda y termina a la derecha. (Tomado de Bardy y Laurent, 1998).

movimientos dentro de un periodo de tiempo específico. Si esto sucediera, el desempeño debería ser el mismo con los ojos abiertos y cerrados. Sin embargo, Benoit Bardy y Makel Laurent (1998) encontraron que los gimnastas expertos realizaban una mala ejecución con los ojos cerrados. Los filmes demostraron que cuando tenían los ojos abiertos, los gimnastas parecían corregir en el aire su trayectoria. Por ejemplo, un gimnasta que iniciaba la extensión de su cuerpo con una ligera demora la compensaba realizando con mayor rapidez el resto del movimiento.

Otro resultado interesante fue que cerrar los ojos afectó más el desempeño de los novatos que el de los expertos. Al parecer, estos últimos han aprendido a coordinar sus movimientos con sus percepciones, a diferencia de los novatos. Así, las volteretas, al igual que otras formas de acción como evitar las colisiones o atrapar una bola elevada, implican la regulación de la acción durante el flujo continuo de la información perceptual.

Mecanismos neuronales para el control visual de la acción

Hemos visto que el flujo óptico proporciona información para controlar la acción; pero, ¿cómo se representa esta información en el sistema nervioso? La investigación reciente ha revelado la existencia de neuronas que responden a la información del flujo óptico. Describiremos dos ejemplos, uno en la paloma y otro en el mono.

Neuronas sensibles a la colisión en la paloma
Yongchang Wang y Barrie Frost (1992) tomaron registros de un área del cerebro de la paloma llamada *nucleus rotundus*, que se localiza en una trayectoria involucrada en la percepción del espacio y el movimiento. La paloma observó imágenes de una esfera cubierta con un patrón blanco y negro como el de algunas pelotas de fútbol. En algunos ensayos, la imagen de la esfera se expandía de forma que parecía estar en curso de colisión con la paloma. En otros ensayos, la expansión de la esfera parecía llevarla a la izquierda o a la derecha de la paloma.

La figura 9.20 muestra la respuesta de una neurona hacia una esfera en curso de colisión con la paloma. Esta neurona comienza a disparar con rapi-

TABLA SINÓPTICA 9.1

El enfoque ecológico de la percepción

El enfoque ecológico de J. J. Gibson aborda el estudio de la percepción tal y como ocurre en el ambiente natural. Enfatiza la conexión entre la percepción y la acción.

Información para el proceso de percepción

La información del ambiente, en lugar de la información neuronal o de la imagen retiniana, es el punto de partida para el análisis de la percepción de Gibson. El movimiento conforma una fuente importante de información ambiental.

El orden óptico

El orden óptico es la estructura óptica del ambiente en cierto punto. En el orden óptico estático existe información, pero es posible tener acceso más por medio del movimiento del observador, ya que el movimiento crea flujo óptico.

Flujo óptico: teoría

El flujo óptico crea información invariante, como el foco de expansión, para el proceso de percepción. Asimismo, los gradientes de textura proporcionan ejemplos de información invariante. El flujo óptico se produce por sí mismo, lo que significa que el movimiento del observador lo crea. Por consiguiente, podemos describir como circular la relación entre el flujo y el movimiento: el movimiento crea flujo que proporciona información que guía el movimiento posterior.

Flujo óptico: práctica

Los experimentos que involucran estímulos del flujo óptico demuestran que la gente puede usarlos para determinar su dirección. Se ha sugerido que, al conducir un automóvil, la gente puede usar la línea de flujo locomotor en lugar del foco de expansión para determinar su dirección, sobre todo al sortear curvas. Los experimentos muestran que los conductores miran el punto tangente de una curva cuando dan vuelta. Existe evidencia de que se puede usar el flujo óptico para guiar la marcha, pero también se puede usar otra información como las señales y la dirección visual. Además, los resultados de experimentos de "marcha ciega" indican que podemos encontrar nuestro camino aun cuando no disponemos de la información del flujo óptico.

Equilibrio y colisión

Los experimentos con el cuarto que se balancea muestran que la información del flujo óptico influye para mantener el equilibrio. De igual manera, existe evidencia de que la información del flujo, como la contenida en la proporción tau, ayuda a predecir una colisión.

Atrapar una pelota y las volteretas

Los estudios sobre la forma en que la información visual se emplea para poder atrapar una bola elevada o dar volteretas sugieren que probablemente la gente no realiza cálculos complejos para determinar su curso de acción futura, sino que utiliza información visual que se produce por sí misma de forma que crea movimientos sincronizados con las percepciones en curso.

dez cerca de un segundo antes de que llegue a ocurrir la colisión. Advierta que la respuesta es la misma sin importar el tamaño de la esfera o la velocidad con que se acerca. Esta célula se denomina **neurona sensible a la colisión** porque responde bien cuando la esfera está en un curso de colisión, pero responde poco cuando no lo está (Wang y Frost, 1992; véase también Rind y Simmons, 1999). Al parecer, la paloma percibe la diferencia entre las condiciones de colisión y no colisión porque su tasa cardiaca casi se triplica en la condición de choque, pero permanece sin cambio en la condición de no colisión (Wang y Frost, 1992).

Neuronas del flujo óptico en el mono ¿Dónde podríamos encontrar neuronas que respondan al flujo óptico en el mono? Un punto de partida lógico sería el área temporal medial (TM) en la vía dorsal del animal, pues sabemos que las neuronas de esta área responden a la dirección del movimiento (véanse el capítulo 4, página 118 y el capítulo 8, página 277). Por lo que se sabe, las neuronas de TM no responden a los patrones de flujo, pero sí a las neuronas del *área temporal medial superior* (TMS) que reciben señales de TM (figura 9.21).

La figura 9.22 muestra la respuesta de neuronas en TMS que responden mejor a patrones de puntos que se expanden hacia fuera (figura 9.22a), así como a neuronas que responden mejor a movimientos circulares (figura 9.22b). Neuronas como éstas pueden proporcionar el mecanismo fisiológico que subyace a nuestra percepción de los estímulos ambientales,

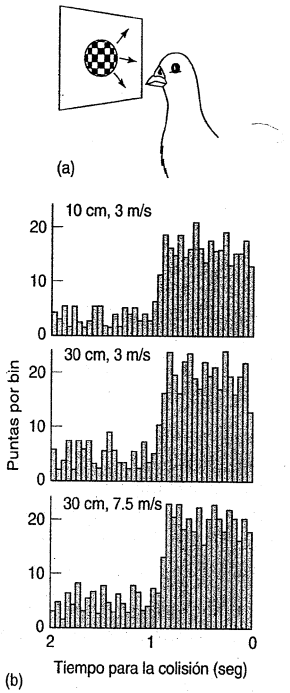


Figura 9.20
(a) La paloma ve el estímulo en expansión (Rind y Simmons, 1999). (b) Tres registros de una neurona sensible a la colisión, para dos tamaños del estímulo (10 cm y 30 cm de diámetro) y dos diferentes velocidades de aproximación (3 y 7.5 metros por segundo). La célula empieza a disparar aproximadamente un segundo antes de que llegue a ocurrir la colisión en las tres condiciones (Wang y Frost, 1992).

como los patrones del flujo óptico (véase también Duffy y Wurtz, 1991; Orban *et al.*, 1992; Regan y Cynader, 1979).

Psicofísica y neuronas de flujo óptico en los seres humanos ¿Existe un vínculo entre la respuesta de las neuronas del flujo óptico del TMS y la percepción? Burr y sus colaboradores (1998) establecieron el siguiente paralelismo entre la fisiología de las neuronas TMS y la percepción que la gente tiene del flujo: 1) las neuronas TMS que responden al flujo tienen campos receptivos grandes, es decir, responden al flujo que ocurre en un área grande del campo visual y 2) la percepción que tiene la gente del flujo se suma en un área grande del campo visual.

Podemos entender a qué nos referimos cuando decimos que el flujo *se suma* mediante el experimento de Burr, quien presentó patrones de puntos en movimiento en los cuales un pequeño porcentaje de éstos se movían, juntos ya sea en movimientos circulares o en movimientos de contracción o expansión. El resto de los puntos se movía al azar.

Burr encontró que los sujetos podían indicar si los puntos se movían en el sentido de las manecillas del reloj o en sentido contrario , si se expandían o se contraían, aun cuando sólo un pequeño porcentaje de ellos se movieran juntos. Con todo, incrementar el tamaño del campo de los puntos facilitó la tarea de los sujetos, de modo que podían realizar juicios acertados acerca del movimiento incluso cuando un porcentaje menor de los puntos se movía junto.

El hecho de que los campos más grandes faciliten la percepción es un ejemplo de **sumación espacial**, porque la actividad perceptual se suma a lo largo de un espacio grande, que es exactamente lo que podría esperarse en el caso de que neuronas con cam-

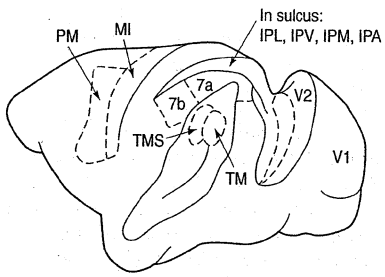


Figura 9.21
Cerebro del mono que muestra áreas claves para la percepción del movimiento y la interacción visual-motora. TM = área temporal medial; TMS = área temporal medial superior. Las neuronas en TMS respondían a los patrones de flujo como se muestra en la figura 9.22. Las otras áreas resultan vitales para la coordinación de actividades que involucran la visión y la acción, como coger un objeto. En la figura 9.25 aparecen los nombres de estas áreas. El cerebro está abierto a fin de revelar áreas ocultas. (Adaptado de Graciano y Gross, 1998).

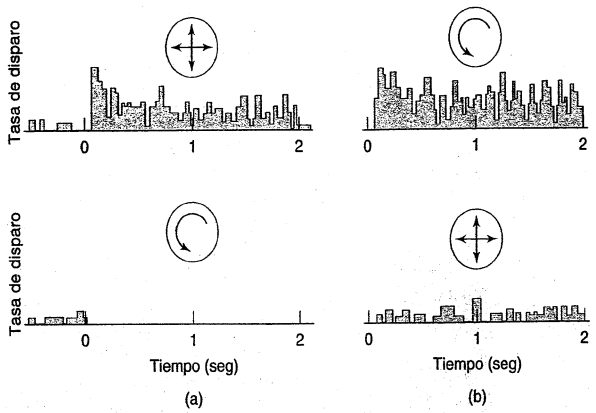


Figura 9.22
(a) Respuesta de una neurona en el TMS del mono que responde con una tasa elevada de disparo ante un estímulo en expansión (registro superior) pero que apenas dispara ante un estímulo con movimiento circular (registro inferior) o con otros tipos de movimiento (no se muestran). (b) Otra neurona que responde mejor al movimiento circular (arriba) pero que no responde bien a un patrón en expansión o a otros tipos de movimiento (abajo). (Tomado de Graziano, Andersen y Snowden, 1994).

pos receptivos grandes señalaran el flujo. (Véase también Snowden y Milne, 1997, para otro ejemplo de un resultado psicofísico que cabría esperar de campos receptivos grandes).

Juicio sobre la inclinación con base en el potencial de acción

Para finalizar esta sección sobre la percepción y el observador en movimiento, revisemos algunos experimentos psicofísicos que no involucran observadores en movimiento pero que nos revelan datos importantes acerca de la forma en que la percepción que una persona tiene del ambiente puede proporcionar información acerca de una acción que podría realizar en el futuro. Estos experimentos, realizados por Dennis Proffitt y sus colaboradores (1995), midieron la percepción de la gente de la inclinación de las colinas. A partir de los resultados de estas mediciones, Proffitt sacó algunas conclusiones acerca de la conexión entre la percepción que una persona tiene de la inclinación de una colina y su habilidad física para escalarla.

Los estímulos en los experimentos de Proffitt fueron las colinas del campus de la Universidad de Virginia, cuyas pendientes iban de una inclinación moderada de 2° a una extremadamente pronunciada de 34°. Una forma de apreciar la inclinación de 34° de una colina es percatarse que 9° constituye la máxima cuesta permisible de los caminos de Virginia, algunos de los cuales atraviesan la cordillera de Blue Ridge.

Los experimentadores se colocaron en la base de estas colinas cerca de rutas sumamente transitadas y solicitaron la participación de los estudiantes en un breve experimento psicológico. A los estudiantes que aceptaron se les pidió que observaran la colina e indicaran su inclinación de tres maneras 1) verbal: que indicaran el ángulo en grados; 2) visual: colocar un disco que representara el corte transversal de la colina (figura 9.23 a), y 3) háptica: ajustar un tablero de inclinación que igualara la inclinación de la colina, sin mirar el tablero o su mano (figura 9.23b).

El resultado del experimento, mostrado en la figura 9.24, fue que los sujetos sobreestimaban de manera considerable la inclinación de las colinas cuando establecían juicios verbales o visuales. Por ejemplo, juzgaron que una colina de 5° tenía una inclinación de 20°. Sin embargo, los juicios realizados con el tablero de inclinación háptica correspondían de manera más cercana a la verdadera inclinación de la colina. Proffitt sugirió que la estimación verbal/visual de la inclinación refleja nuestra evaluación de lo difícil que sería

ascender la colina, lo cual se apoya en los siguientes hallazgos adicionales (Proffitt *et al.*, 1995; Bhalla y Proffitt, 1999):

- Las estimaciones que los sujetos hacían de la inclinación se incrementaban después de que se habían fatigado por trotar.
- En las colinas pronunciadas los sujetos calificaban la inclinación como mayor cuando estaban parados en la cima de la colina mirando hacia abajo que cuando estaban parados en la parte inferior de ésta mirando hacia arriba. Lo anterior concuerda con la observación de que resulta más difícil descender las colinas que escalarlas. Proffitt reporta que, aunque es posible ascender una colina de 30°, resulta demasiado pronunciada para descenderla. De modo que al parecer se cree que una colina que está demasiado empinada como para descenderla es más pronunciada que una colina que no está demasiado pronunciada como para ascenderla, ¡aunque en realidad se trate de la misma colina!
- Los sujetos que cargaban una mochila pesada o que tenían mala condición física realizaron estimaciones de la inclinación mayores.

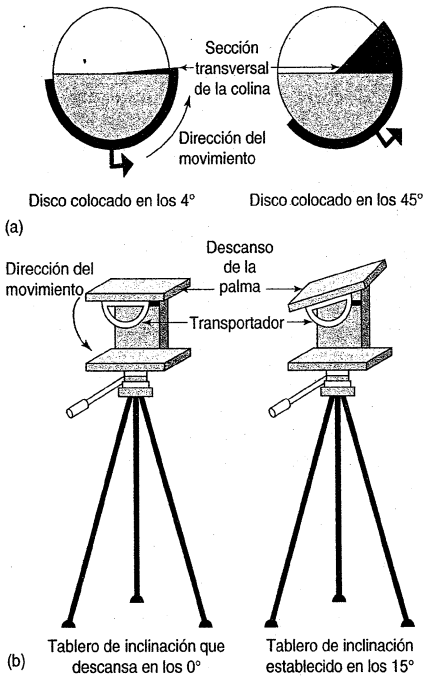


Figura 9.23
Dispositivos para medir la inclinación. (a) Los sujetos establecen el ángulo del disco a fin de indicar su estimación visual de la inclinación de la colina; (b) ajustan este tablero con la mano para indicar su estimación háptica de la inclinación de la colina (Proffitt *et al.*, 1995).

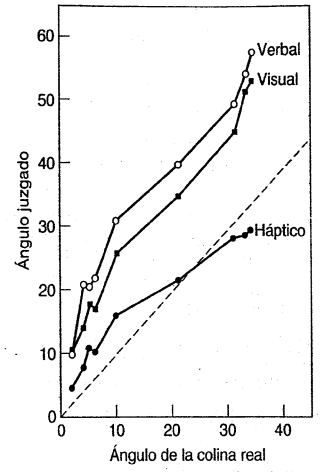


Figura 9.24
Resultados del experimento de Proffitt (1995). Las estimaciones verbal y visual fueron mucho mayores que la verdadera inclinación de la colina, como lo indica la desviación de la línea punteada. La estimación háptica correspondió más cercanamente a la inclinación real.

El hallazgo de que las estimaciones de la inclinación reflejan el potencial conductual de una persona para escalar una colina ilustra la manera en que la percepción visual puede ser influida por factores distintos al estímulo visual. Pero, ¿qué hay acerca del hallazgo de que los juicios visual y verbal se sobreestimaron mientras que los juicios hápticos de la inclinación fueron muy precisos? Proffitt señala que, aunque sobreestimamos la inclinación de una colina con base en lo que vemos, por lo regular no se nos dificulta colocar un pie exactamente frente al otro si decidimos escalarla.

De manera que la percepción visual, la cual puede ocasionar una sobreestimación de la inclinación, puede proporcionar información acerca de si podríamos emprender o no la acción o acerca de lo difícil que puede resultar la acción. Sin embargo, una vez que nos decidimos a actuar, los mecanismos que controlan las acciones visualmente controladas, como las del juicio háptico en los experimentos de Proffitt y muchas de las acciones que hemos descrito a lo largo de este capítulo, nos permiten actuar con eficiencia.

Tomar objetos: Donde la percepción se encuentra con el sistema motor

Interactuamos con el ambiente no sólo al sortear una curva cuando conducimos, al atrapar una pelota o dar volteretas, sino también de maneras menos drásticas. Por ejemplo, considere lo que sucederá cuando pase a la siguiente página de este libro: visualiza la página, hace contacto con los dedos y luego le da vuelta. Aunque este acto parezca simple, implica una secuencia precisa de los movimientos del brazo, la mano y los dedos. De manera rutinaria realizamos muchas otras acciones que, en su aparente simplicidad, probablemente demos por hecho. Resaltamos la página con un marcador y luego alcanzamos la taza de café que se encuentra sobre el escritorio, cogemos el asa con los dedos (o quizá la taza completa con la mano) y la llevamos a los labios. Cada una de estas acciones implica el acoplamiento de la percepción y la acción que hemos descrito en este capítulo.

En la siguiente sección añadiremos otra dimensión a nuestro conocimiento de dicho acoplamiento entre la percepción y la acción describiendo la novedosa investigación fisiológica sobre la forma en que

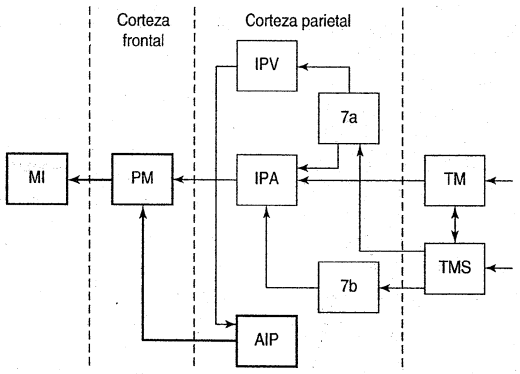


Figura 9.25
Diagrama simplificado que muestra cómo fluye la información neuronal de las áreas TM y TMS en las estructuras de los lóbulos parietal y frontal. Advierta que la mayoría de las flechas se dirigen en realidad hacia ambos sentidos. Vea los detalles en el texto y busque en la figura 9.21 la localización de estas estructuras en el cerebro. (Adaptado de Graziano y Gross, 1998.)

manipulamos y cogemos los objetos. Veremos que esta investigación ha revelado conexiones entre el sistema perceptual, responsable de nuestras experiencias visuales y tactiles, y el sistema motor, responsable de crear acciones con nuestros músculos.

La trayectoria neuronal para la percepción y la acción

¿Cómo operan en conjunto los sistemas perceptual y motor? El punto de partida para responder esta pregunta es la percepción de la profundidad, ya que se requiere saber la distancia a la que están los objetos para poder alcanzarlos con precisión (Jackson y Hausain, 1997). Sin embargo, para adentrarnos al meollo del problema, necesitamos observar la vía dorsal de la corteza extraestriada que conduce del área visual receptora V1 a la corteza parietal.

Si regresa a la página 114 y mira la ilustración de la vía dorsal en la figura 4.8, advertirá que esta figura presenta señales de TM que fluyen a una caja con el nombre de "parietal". Para entender cómo le da vuelta a la página de un libro o toma una taza de café, necesitamos mirar lo que sucede dentro de esta caja e incluso más allá de ella, en las áreas del lóbulo frontal y las áreas motoras de la corteza.

El diagrama de la figura 9.25 muestra el flujo de información de las áreas TM y TMS al lóbulo parietal, el cual consta de una serie de áreas separadas, del lóbulo parietal al lóbulo frontal, y finalmente el área motora a la corteza. En la figura 9.21, que indica el lugar en que se localizan las diversas estructuras en el cerebro, puede ver que el flujo de información por lo general continúa hacia el área premotora frente al cerebro y luego retrocede para terminar en la corteza motora.

Aunque el flujo de información en el diagrama de la figura 9.25 parezca complejo, lo hemos simplificado omitiendo muchas estructuras y trayectorias. Por ejemplo, no toda la información para coordinar la visión y la acción fluye a través de las áreas TM y TMS como se muestra aquí. No obstante, lo simplificaremos aún más concentrándonos en las estructuras que se destacan en la figura 9.25.

Empezaremos con el **área intraparietal anterior (IPA)**, ya que ésta proporciona un buen ejemplo de cómo las áreas visual y motora interactúan en el lóbulo parietal antes de transmitir la información al **área premotora (PM)** y posteriormente al **área motora (M1)**, la cual envía instrucciones a los músculos del brazo y de la mano, lo que les permite coger una taza, así como al rostro, lo que ayuda a llevar los labios a la misma.

Mezclar la visión y la acción en el lóbulo parietal

Nos interesa el IPA debido a que contiene una mezcla de neuronas que responden a la visión y a la acción. Hideo Sakada y sus colaboradores (Sakada *et al.*, 1997; Murata *et al.*, 1996) distinguieron tres diferentes tipos de neuronas en el IPA. Las **neuronas motoras dominantes** responden bien a la presión de un botón en la luz y en la oscuridad, pero no responden a la vista del botón (figura 9.26a). Las **neuronas visuales dominantes** responden a la presión del botón en la luz pero no en la oscuridad y responden mejor a la sola vista del botón (figura 9.26b). Las **neuronas visuales y motoras** responden a la presión del botón en la luz, pero presionarlo en la oscuridad o sólo mirarlo produce una respuesta menor (figura 9.26c). Esta mezcla de neuronas, unas que responden mejor a la manipulación de objetos (motoras dominantes), otras que responden mejor a la vista de los objetos (visuales dominantes) y otras más que responden a la manipulación y a la vista (motoras y visuales), refleja el hecho de que el IPA se localiza entre las áreas visual y motora. (Otras áreas en el lóbulo parietal también contienen neuronas con propiedades similares.)

Neuronas para reconocer las acciones de los otros

Las neuronas del área IPA envían señales a la corteza premotora en el lóbulo frontal, donde se encuentran neuronas que tienen muchas de las propiedades que poseen las de la corteza parietal (Graziano, Hu y Gross, 1997). Sin embargo, un tipo de neuronas del área premotora con propiedades especiales muy notables son las llamadas neuronas espejo. Estas neuronas responden cuando el mono toma un objeto pero también cuando observa a alguien más (otro mono o el experimentador) hacerlo. La figura 9.27 muestra la respuesta de una **neurona espejo**. La neurona dispara cuando el mono mira al experimentador tomar una pieza de comida de una bandeja a) y cuando el mono toma la comida b). El solo acto de mirar la

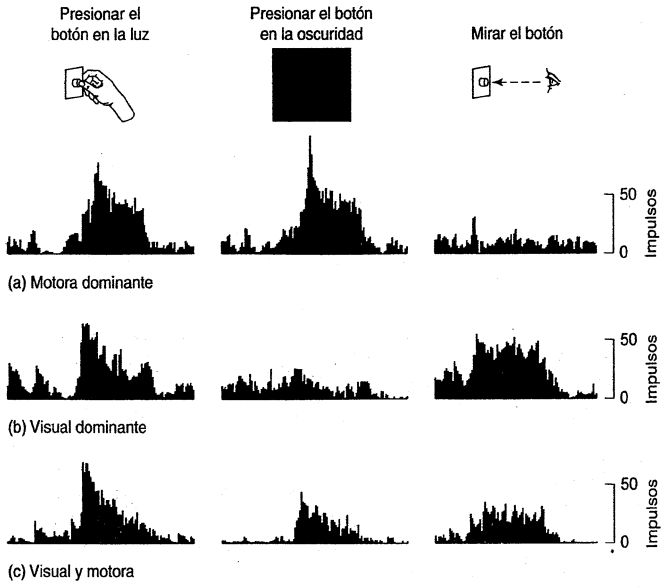


Figura 9.26
Tres tipos de neuronas IPA. Note que las neuronas motoras dominantes responden a la presión de un botón en la luz o en la oscuridad; las neuronas visuales dominantes responden cuando el botón se mueve, en tanto que las neuronas visuales y motoras responden bien sólo a la presión del botón en la luz. (Adaptado de Sakada *et al.*, 1997.)

comida no origina una respuesta , mientras que observar al experimentador cogerla con un par de pinzas, como en (c), origina tan sólo una pequeña respuesta (Gallese *et al.*, 1996; Rizzolatti, Forgassi y Gallese, 2000).

La mayoría de las neuronas espejo se especializan en responder a un único tipo de acción como coger un objeto o colocarlo en algún lugar. Aunque se puede pensar que el mono respondía a la anticipación de recibir comida, el tipo de objeto marcó poca diferencia. Las neuronas respondían igualmente bien cuando el mono observaba al experimentador recoger un objeto tridimensional que no era comida.

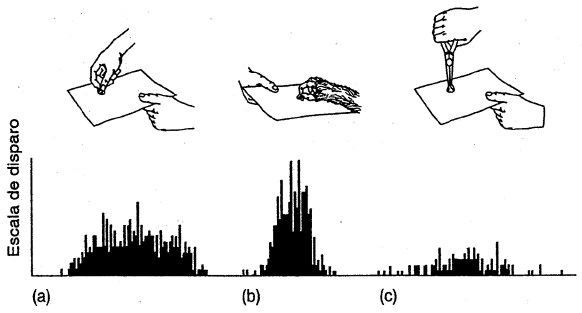


Figura 9.27
Respuesta de una neurona espejo: a) respuesta al mirar al experimentador coger comida de la bandeja; b) respuesta cuando el mono toma la comida; (c) respuesta al mirar al experimentador tomarla comida con un par de pinzas. (Adaptado de Rizzolatti *et al.*, 1996.)

¿Para qué sirven las neuronas espejo?

Las neuronas espejo, como otras neuronas de las áreas parietal y premotora, se enfocan en la acción. Sin embargo, éstas son especiales porque responden cuando el mono realiza una acción y cuando ve a otro animal realizar la misma acción. Considere lo que sucede cuando una neurona espejo dispara en respuesta a alguien que realiza una acción. Este disparo no sólo indica que la otra persona (o mono) está actuando, sino que proporciona información acerca de las características de la acción, ya que la respuesta de la neurona al observar una acción es igual a la respuesta que se origina al ver llevar a cabo realmente dicha acción. Por lo tanto, una de las funciones de las neuronas espejo podría ser ayudar a entender las acciones de otra persona (o mono) y reaccionar apropiadamente a ellas (Rizzolatti y Arbib, 1998; Rizzolatti, Fogassi y Gallese, 2000).

Es posible que otra función de las neuronas espejo sea la de permitir imitar la acción observada. La idea de que existen neuronas involucradas en la imitación puede incluso ilustrarse mediante una anécdota del golfista Tiger Woods cuando era niño. Su padre, Earl Woods, solía sentarlo en una silla alta a fin de que pudiera observarlo practicar golf. Un día, Tiger, quien todavía era muy pequeño para poder caminar bien, descendió de la silla, cogió un palo y ejecutó un golpe que era una imitación aceptable del golpe de su padre. Fue en ese momento que Earl se percató de que su hijo podía tener una gran aptitud para el golf (Owen, 2000).

Por supuesto, no tenemos forma de saber lo que sucedía en el cerebro del pequeño Tiger cuando miraba a su padre golpear todas esas pelotas de golf, pero podemos especular que quizá estaba experimentando el golpe de su padre mediante la actividad de sus neuronas espejo, y que esta experiencia le permitió realizar una buena imitación del golpe, aun cuando nunca lo hubiera practicado. Nuestra conjetura no resulta improbable, en especial debido a que las mediciones IRMf de la actividad cerebral de personas que imitan las acciones de otra muestran la posible existencia de neuronas espejo en el cerebro humano (Fadiga *et al.*, 1995; Hari *et al.*, 1998; Iacobini *et al.*, 1999).

El magnetoencefalograma (MEG): Una manera de medir la actividad cerebral rápida en los seres humanos

Una de las desventajas de los métodos de imagenología cerebral como la TEP o la IRMf, que dependen de los cambios en el flujo sanguíneo del cerebro, es que son demasiado lentos para proporcionar información acerca del disparo de neuronas en una escala temporal de milisegundos. Sin embargo, una técnica llamada **magnetoencefalografía (MEG)**, que registra las señales magnéticas rápidas generadas por la respuesta de las neuronas, proporciona la velocidad necesaria para observar los potenciales cerebrales rápidos.

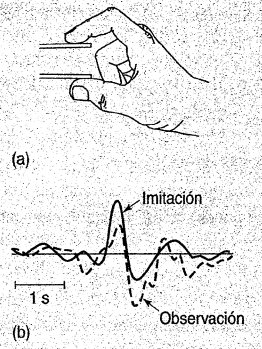
Nishitani y Hari (2000) usaron la técnica MEG para determinar la manera en que la actividad cerebral se compara cuando una persona observa una acción, la imita o la lleva a cabo. Nishitani y Hari establecieron los siguientes tres grupos de sujetos:

1. Condición de observación: los sujetos observaron que un experimentador apretaba un *manipulando* (a);
2. Condición de imitación: Los sujetos hacían movimientos con los dedos que para imitar lo que el experimentador hacía, pero sin tocar en realidad el *manipulando*, y
3. Condición de ejecución: los sujetos alcanzaban y apretaban el *manipulando* (Hari *et al.*, 2000; Nishitani y Hari, 2000).

Un resultado de este experimento, el cual aprovechó la respuesta rápida del MEG, fue que un área del lóbulo frontal, de la que se sospechaba era un área de neuronas espejo en los humanos, respondía antes de que se apretara el *manipulando* en las tres condiciones.

Otro resultado fue que las neuronas de esta área respondían con una fuerza dos veces mayor tanto a la imitación como a la ejecución o la observación, como se muestra en (b).

Resultados como éste demuestran las propiedades de una posible área de neuronas espejo en el cerebro humano y, lo que es más importante para nuestro estudio, ilustran la manera en que se puede usar el MEG para medir las respuestas que se presentan con rapidez en el cerebro.



(a) Dedos apretando el manipulando. Los sujetos observaban a alguien más hacerlo, imitaban los movimientos o apretaban el manipulando por ellos mismos. (b) Respuesta MEG de una posible área de "neuronas espejo" en el lóbulo frontal. Se muestran las respuestas para la condición de imitación (línea continua) y la condición de observación (línea punteada). La respuesta para la condición de ejecución fue aproximadamente del mismo tamaño que la respuesta a la observación. (Tomado de Nishitani y Hari, 1999).

ACCIÓN, AUDICIÓN Y VISIÓN

En este capítulo nos enfocamos en la relación entre la acción y la visión, pero en realidad usamos información de todos nuestros sentidos al emprender una acción en nuestro ambiente. Así, a medida que los gimnastas usan la información visual para ejecutar sus rutinas, prestan también atención a los sonidos. La siguiente descripción de Jennifer Steinback, una estudiante de mi curso de Sensación y Percepción, ilustra lo anterior.

> Como gimnasta de alto rendimiento, he descubierto que escuchar es muy importante. En los aparatos, como por ejemplo la barra de equilibrio, tengo que realizar acrobacias como saltar y caer de manos y luego de vuelta a los pies. Debido a que el giro es tan rápido, no siempre puedo ver dónde aterrizar; pero puedo oírlo. Si el tiempo entre mi salto y el sonido de mis manos al golpear la barra es igual al tiempo entre el golpe de mis manos y el de mis pies, sé que voy a terminar bien la acrobacia sin caerme de la barra. Pero, si giro sobre mis manos y oigo que mis pies tocan la barra demasiado pronto, sé que estoy fuera de equilibrio y que me voy a caer. El oído [el sonido] es siempre la primera clave para saber que perdí el equilibrio.

Aunque quizá usted nunca haya saltado en una barra de equilibrio, probablemente ha escuchado el zumbido de una mosca o mosquito y ha intentado matar al molesto intruso con las manos, justo con base en la información proporcionada por el sonido. O bien, considere lo que sucede cuando alguien dice su nombre, o si escucha un sonido fuerte que indique peligro. Situaciones como ésta pueden lograr que automáticamente voltee la cabeza en dirección al sonido.

Girar la cabeza en dirección a un sonido representa un vínculo entre éste y la acción, así como un vínculo entre éste y la visión, ya que usted voltea la cabeza para determinar quién, o qué, está causando determinado sonido. Un fenómeno denominado percepción audio-visual del habla, el cual se refiere a la forma en que la información proporcionada por la visión puede influir en la percepción del habla, proporciona un vínculo fundamental entre el sonido, la acción y la visión. El más conocido de estos efectos es la **lectura de los labios**, en la cual la gente sorda observa los movimientos de los labios y del rostro para poder percibir el habla. Estos movimientos son utilizados también por personas no sordas para entender el habla en ambientes ruidosos (Dodd y Campbell, 1987).

En el capítulo 12 describiremos otro tipo de percepción audiovisual del habla llamado el **efecto McGurk**, que opera como se muestra en la figura 9.28. El hombre observa la videocinta de una mujer que realiza los movimientos de los labios que corresponden al sonido "ga", pero el sonido que proviene del monitor ha sido cambiado a "ba". Esta falta de concordancia entre los movimientos de los labios y el so-

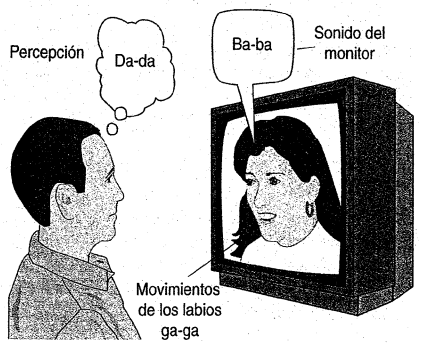


Figura 9.28
El efecto McGurk. Véanse los detalles en el texto.

nido hace que el hombre perciba el sonido como "da". Sin embargo, si el hombre elimina su percepción de los labios de la mujer cerrando los ojos, escucha el sonido "ba" que en realidad proviene del monitor. De manera que el efecto McGurk demuestra que la acción percibida visualmente (movimiento de los labios) y el sonido del monitor se combinan para crear una nueva percepción.

Por consiguiente, el efecto McGurk ilustra el vínculo entre la acción, la visión y la audición. Dadas las interacciones que hemos estudiado entre la visión, la acción y la audición, no resulta sorprendente que los investigadores hayan encontrado neuronas multimodales que responden a los estímulos visuales y sonoros que se presentan en la misma área espacial (Graziano, Reiss y Gross, 1999).

TABLA SINÓPTICA 9.2

Mecanismos neuronales

Las neuronas sensibles a la colisión de la paloma responden a los estímulos de flujo que están en curso de colisión. Existen neuronas en el TMS del mono que responden mejor a varios tipos de estímulos de flujo. Experimentos psicofísicos que usan estímulos de flujo demuestran que la percepción del flujo implica una adición a lo largo de un área grande del campo visual. Ello coincide con el hallazgo de que las neuronas de flujo del TMS cuentan con campos receptivos grandes.

Juicio sobre la inclinación con base en el potencial para la acción

La gente tiende a sobreestimar la inclinación de las colinas cuando lleva a cabo estimaciones visuales o verbales, pero no cuando realiza juicios hápticos. Al parecer las sobreestimaciones visual y verbal reflejan el juicio de la persona sobre su habilidad para escalar la colina. El juicio háptico puede estar relacionado con la coordinación visual-motora de la persona al escalar la colina.

Trayectoria neuronal para coger un objeto

En la corteza parietal se localizan estructuras básicas para controlar la coordinación entre la percepción y la acción. Estas estructuras envían señales a las áreas premotora y motora de la corteza.

Las neuronas del IPA y las premotoras

Existen neuronas en el área intraparietal anterior (IPA) que se describen como motoras dominantes, visuales dominantes y visuales y motoras. Las células llamadas neuronas espejo responden cuando se toma un objeto y cuando se observa a otro mono o a otra persona realizar la misma acción. Es posible que estas neuronas estén involucradas en la comprensión e imitación de los movimientos de los otros.

Exploración del cerebro: El magnetoencefalograma

El magnetoencefalograma (MEG) es una técnica que permite registrar las respuestas del cerebro en una escala de milisegundos. La investigación que emplea el MEG muestra una respuesta fuerte a la imitación en un área del lóbulo frontal.

Entre sentidos: La acción como vínculo entre la visión y la audición

La visión no es el único sentido involucrado en la coordinación entre la percepción y la acción. También la audición puede estar implicada, por lo que su participación puede vincularse a la visión.

PREGUNTAS DE ESTUDIO

1. ¿Por qué algunos investigadores consideran que la acción es el resultado más importante del proceso perceptual? (302)

La percepción y el observador en movimiento

Enfoque ecológico de la percepción de Gibson

2. ¿Qué tipo de información decidió Gibson que no era útil para un piloto que va a aterrizar?, ¿qué tipo de información es útil? (303)
3. ¿Qué consideraba Gibson erróneo en la investigación tradicional de laboratorio? (303)

Información ambiental y percepción: Óptica ecológica

4. ¿Cuál es la información retiniana para el tamaño del cilindro de la figura 9.1?, ¿cómo se puede explicar la constancia del tamaño con base en esta información retiniana? (303)
5. ¿Cuál es la información ambiental para el tamaño del cilindro de la figura 9.2?, ¿cómo se puede explicar la constancia del tamaño con base en esta información ambiental? (304)
6. ¿Qué es el orden óptico del ambiente?, ¿qué acción del observador crea información en el orden óptico? (305)
7. ¿Qué es el flujo óptico? (305)

Flujo óptico: Información autoproducida en el proceso de percepción

8. ¿Qué es el gradiente de flujo? (305)
9. ¿Qué es el foco de expansión y qué información le proporciona al piloto de Gibson de la figura 9.5 o a la persona que conduce por el puente en la figura 9.4? (305)
10. ¿Qué información proporcionan los gradientes de textura del suelo a los pilotos que van a aterrizar? (306)
11. ¿Qué es la información invariante? Proporcione un ejemplo de información invariante en el orden óptico estático y un ejemplo de información invariante en el patrón de flujo óptico. (306)
12. ¿A qué nos referimos cuando decimos que el flujo óptico se produce por sí mismo? (307)
13. ¿Cuál es la relación recíproca entre el movimiento y el flujo? (307)

Control visual de la acción

Moverse en el ambiente

14. Describa los campos de flujo que resultan de moverse (a) en sentido recto y hacia adelante y (b) en una trayectoria curva. (308)
15. ¿Qué se les pide a los sujetos que juzguen en los experimentos de flujo óptico? (308)
16. ¿Con qué precisión un observador puede juzgar la dirección con base en el flujo óptico? (308)
17. ¿Qué es la línea de flujo locomotor?, ¿cómo se relaciona con el curso que sigue un automóvil? (309)
18. ¿A dónde miran los conductores cuando (a) conducen en sentido recto y hacia adelante y (b) cuando sortean una curva? (309)
19. ¿Qué concluyeron Land y Lee en relación a la función de la información del flujo óptico en la conducción? (309)
20. ¿Usamos la información del flujo óptico al caminar? (309)
21. ¿Qué es la estrategia de dirección visual? (309)
22. Describa los experimentos de "caminata a ciegas" de Loomis. ¿Qué demuestran los resultados de este experimento en relación a la necesidad de flujo óptico para caminar distancias cortas a través del ambiente? (309)

Postura y equilibrio

23. Describa los experimentos de Lee y Aronson en el cuarto que se balancea. ¿Qué indican los resultados acerca de la función de los patrones de flujo óptico para mantener el equilibrio? (311)
24. ¿Cuál es la menor edad en la que se ha demostrado que el movimiento del cuarto afecta la postura? (312)

Colisión

25. ¿Cómo saben los marineros si están en curso de colisión con otro barco? (312)

26. ¿Qué fuente de información indica que un objeto se encamina directo hacia nosotros? (312)
27. ¿Qué procedimiento en el que utilicemos información sobre la distancia y la velocidad de un objeto tendríamos que emplear para determinar el momento en que éste chocará con nosotros? (312)
28. ¿Cuál es la forma más simple de determinar el tiempo de colisión sugerida por Hoyle?, ¿cuáles son las dos características del objeto que se necesitan tomar en consideración? (313)
29. ¿Qué es el tau?, ¿qué revelan los experimentos con alcatraces que descienden en picada acerca del tau? (313)
30. Describa el resultado de Gray y Regan que indica que no siempre se utiliza el tau para predecir colisiones. (313)

Atrapar una bola elevada

31. ¿Cómo podríamos determinar dónde va a caer una bola elevada con base en su velocidad y su trayectoria?, ¿por qué esto resultaría difícil? (314)
32. En realidad, ¿qué información usa la gente para determinar dónde va a caer una bola elevada de acuerdo con la estrategia de trayectoria óptica lineal? (314)
33. ¿Qué evidencia indica que los jugadores no siempre emplean la estrategia de trayectoria óptica lineal? (314)
34. ¿Por qué podemos afirmar que la conexión entre la percepción y la acción se basa en una interacción continua? (315)

Volteretas

35. ¿Cuál es el problema que enfrenta la gimnasta al ejecutar una voltereta? (¿Cuáles son las dos cosas que necesita hacer?) (315)
36. ¿Qué solución, que no se resultara afectada por cerrar los ojos, podría considerar la gimnasta para enfrentar el problema anterior? (315)
37. ¿De qué manera cerrar los ojos afecta el desempeño de los gimnastas novatos y de los expertos? ¿Qué indica lo anterior acerca de la información empleada por cada grupo? (315)
38. ¿De qué manera la interacción continua se encuentra involucrada en las volteretas? (315)

Mecanismos neuronales para el control visual de la acción

39. Describa las neuronas sensibles a la colisión en la paloma. ¿Qué evidencia conductual apoya la idea de que las respuestas de estas neuronas están correlacionadas con la percepción que una paloma tiene de una colisión inminente? (315)
40. ¿Qué área de la corteza del mono contiene neuronas que responden a los patrones de flujo? (316)
41. ¿Son grandes o pequeños los campos receptivos de las neuronas TMS? (316)
42. Describa el experimento psicofísico que apoya la idea de que las neuronas con campos receptivos grandes están involucradas en la percepción humana del flujo óptico. ¿Cómo se aplicó en este experimento el concepto de sumación espacial? (317)

Juicio sobre la inclinación con base en el potencial de acción

43. ¿Qué encontró Proffitt acerca de la habilidad de la gente para estimar la inclinación de las colinas?, ¿cuál fue el desempeño de los sujetos al usar métodos de medición verbales, visuales y hápticos? (318)
44. De acuerdo con Proffitt, ¿qué revelan las estimaciones verbal y visual de la inclinación de la colina acerca de la habilidad de los sujetos para escalarla o descenderla?, ¿qué evidencia apoya esta conclusión? (319)
45. ¿Con qué tipo de mecanismos se asocia la información del método háptico con respecto al escalamiento de colinas? (319)

Tomar objetos: donde la percepción se encuentra con el sistema motor

La trayectoria neuronal para la percepción y la acción

46. Describa la trayectoria que la información de TM recorre hacia la corteza parietal y luego de ésta hacia las áreas premotora y motora. (321)
47. ¿Dónde se encuentra el área intraparietal anterior (IPA)?, ¿de dónde recibe información y a dónde la envía? (321)

Mezclar la visión y la acción en el lóbulo parietal

48. Describa los siguientes tres tipos de neuronas IPA: (a) motora dominante; (b) visual y motora; (c) visual dominante. (321)

Neuronas para reconocer las acciones de los otros

49. ¿A qué responden las neuronas espejo? (321)

¿Para qué sirven las neuronas espejo?

50. ¿Cuáles son las dos posibles funciones de las neuronas espejo? (323)

Exploración del cerebro: El magnetoencefalograma (MEG): Una manera de medir la actividad cerebral en los seres humanos

51. ¿Qué tipo de actividad cerebral refleja el magnetoencefalograma? (324)
52. ¿Cómo demuestra el experimento con el manipulando que una posible área de neuronas espejo del cerebro humano responde a la observación, imitación y ejecución de la acción de apretar el manipulando? (324)

Entre sentidos: Acción, audición y visión

53. Describa algunas formas en las que la visión y la audición se encuentran vinculadas en situaciones que involucran a la acción. (325).

10

SONIDO, SISTEMA AUDITIVO Y PERCEPCIÓN DEL TONO

ESQUEMA TEMÁTICO

La función de la audición

El sonido como estímulo: Cambios de presión del aire

El sonido como respuesta perceptual: La experiencia de oír

Estructura y función del sistema auditivo

Análisis de frecuencia en la cóclea y el nervio auditivo

Análisis de frecuencia en la corteza

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN: La estimulación cambia la corteza auditiva

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO: Los músicos tienen áreas auditivas más grandes

ENTRE SENTIDOS: experiencia multimodal: Notas brillantes y palabras coloridas

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- Si un árbol cae en el bosque y no hay nadie que lo escuche, ¿produce un sonido? (333)
- ¿Qué hace que los sonidos sean agudos o graves? (342)
- ¿Cómo es que las vibraciones sonoras dentro del oído originan la percepción de tonos diferentes? (361)

El oído tiene una función muy importante en mi vida pues, aunque puedo ver, mi vista es muy pobre y no puede ser corregida. En general, no es que sea tímida o que me sienta avergonzada, sólo que en ocasiones no me gusta que mi problema de vista se convierta en el foco de atención [...] En clase, utilizo varios recursos para superarlo, como sentarme cerca del pizarrón o copiarle a un amigo; sin embargo, a veces esto me resulta imposible, así que tomo notas con sólo escuchar [...], pues mi oído es muy agudo. Con todo, no lo necesito para identificar a la gente que se encuentra muy cerca de mí, pero me resulta

definitivamente necesario cuando alguien me llama desde lejos. De modo que puedo reconocer su voz, aunque no pueda verlo.

Jill Robbins

Esta relación fue escrita por una de mis estudiantes para ilustrar el efecto que la audición tiene en su vida. La siguiente es la reacción de una estudiante a la pérdida temporal del oído.

> En un experimento que hice en mi clase sobre el lenguaje de signos, me vendé las orejas para no oír nada. Tenía junto a mí a un intérprete que traducía el lenguaje hablado. Las dos horas que estuve "sorda" me proporcionaron un mayor conocimiento sobre las personas que no oyen y sobre su cultura. Me resultó muy difícil comunicarme, pues aunque podía leer los signos, era incapaz de seguir el paso de la conversación [...] Además, era incómodo estar en medio de tanto silencio. Era un sentimiento desagradable conocer el sonido de una cafetería atestada y no poder oírlo. No escuchaba el zumbido de las luces fluorescentes, el murmullo de la gente o el ruido que hace mi novio al sorber su bebida (que en general me desagrada pero que extrañé cuando no pude oírlo). Vi que a un hombre se le cayó la charola y no escuché nada. Podía arreglármelas con los signos, mas no con el silencio.
>
> *Eileen Lusk*

Usted no tiene que vendarse las orejas dos horas para apreciar lo que el oído le brinda. Sólo cierre los ojos dos minutos y examine los sonidos que escucha; advierta lo que le revelan del entorno. Casi todas las personas se percatan de que al oír con atención se vuelven conscientes de muchos sucesos que, sin la audición, pasarían por alto (figura 10.1). Vamos a considerar esta función de la audición, lo mismo que otras, con mayor detalle.

La función de la audición

Nuestra capacidad de escuchar los sucesos que no vemos cumple una función importante de *señalamiento* tanto en los animales como en los seres humanos. Para los animales que viven en los bosques, el crujir de las hojas o el chasquido de una rama señalan que tal vez se aproxima un depredador. Para las personas que viven en la ciudad, la audición proporciona señales como el sonido de una alarma contra incendios, el de una sirena de ambulancia, el inconfundible llanto de un bebé o los ruidos que indican un problema en el motor de un automóvil.

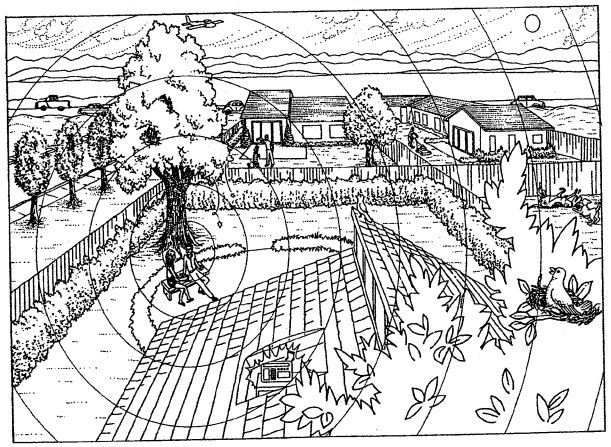


Figura 10.1
El mundo auditivo de la pareja que se encuentra sentada en la banca comprende numerosos estímulos ocultos a la vista pero que se pueden detectar mediante el oído.

No obstante, el oído cumple otras funciones además del señalamiento. El primer día de mi clase de percepción, les pregunto a mis estudiantes qué sentido escogerían si tuvieran que optar entre el oído y la vista. Dos de los argumentos más fuertes para preferir el oído en lugar de la vista son la música y el habla. Muchos de mis estudiantes dudan en renunciar al oído por el placer que les da la música, además de que saben de la importancia del habla, ya que ésta facilita la comunicación entre la gente.

Helen Keller, quien era sorda y ciega, creía que ser sorda era peor que ser ciega, porque la ceguera aísla de las *cosas*, en tanto que la sordera aísla de la *gente*. La incapacidad de oír hablar a la gente genera un aislamiento que dificulta la relación con los demás y a veces no nos permite saber lo que está pasando. Si quiere apreciar la importancia de oír para saber qué sucede, trate de ver una serie de televisión con el volumen apagado. Se sorprenderá de lo poco que entiende la historia, fuera de las acciones y quizá de algunas emociones intensas.

Nuestro objetivo en este capítulo es describir los mecanismos básicos de nuestra capacidad de oír. Explicaremos la naturaleza del sonido y la anatomía del sistema auditivo para luego concentrarnos en los mecanismos fisiológicos en nuestra percepción del tono. En este capítulo nos plantearemos preguntas como las siguientes: ¿cómo sabemos dónde se localiza la fuente de un sonido?, ¿de qué manera nuestra percepción organiza los sonidos del entorno para que los distingamos unos de otros?, ¿qué les da a los instrumentos musicales su timbre distintivo? Tanto para entender nuestra percepción del tono como para responder a estas preguntas, nuestro punto de partida será entender el significado exacto de la palabra "sonido". Una forma de hacerlo es mediante este acertijo:

> Si un árbol cae en el bosque y no hay nadie que lo escuche, ¿se produce un sonido?

Esta pregunta resulta fructífera, pues apunta al hecho de que utilizamos de dos maneras la palabra **sonido**: unas veces se refiere al *estímulo físico* y otras a la *respuesta perceptual*. La respuesta al acertijo depende de la definición de sonido que adoptemos (figura 10.2).

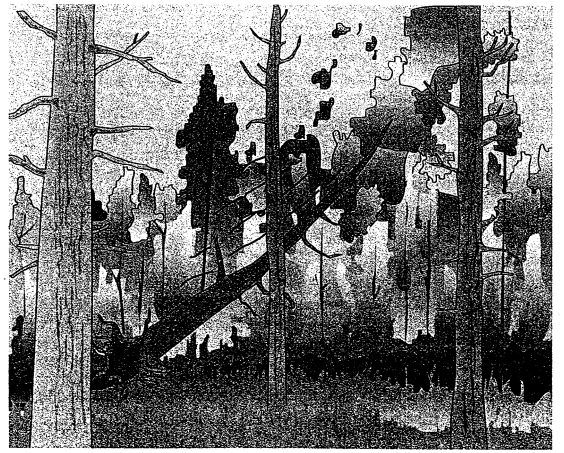


Figura 10.2
Cuando este árbol cae, ¿produce algún sonido aunque no haya nadie que lo escuche? La respuesta depende de si definimos el sonido como estímulo físico o como experiencia.

- *Definición física:* el sonido constituye *cambios de presión* en el aire u otro medio.
  La respuesta a la pregunta es "sí", porque el árbol al caer produce cambios de presión, ya sea que haya alguien para oírlos o no.

- *Definición perceptual:* el sonido es la *experiencia de oír.*
  La respuesta a la pregunta es "no", porque si no hubiera nadie en el bosque no habría experiencia.

Esta diferencia entre lo físico y lo perceptual es fundamental, así que debemos tenerla en claro a lo largo del presente capítulo sobre la audición y de los dos siguientes. Por suerte, resulta fácil saber, a partir del contexto en que los términos se usan, si "sonido" se refiere al estímulo físico o a la experiencia de oír. Por ejemplo, "el sonido de la trompeta atravesaba el aire" se refiere a la experiencia del sonido, pero "el nivel del sonido era de 10 decibeles" se refiere al sonido como estímulo físico. Empezaremos por describir el sonido como estímulo físico y luego como experiencia perceptual.

El sonido como estímulo: cambios de presión del aire

Un estímulo sonoro ocurre cuando los movimientos o vibraciones de un objeto causan cambios de presión en el aire, agua o cualquier otro medio elástico que rodee al objeto. Tomemos como ejemplo los altavoces de su radio o aparato estereofónico, que de hecho son artefactos que generan vibraciones que se transmiten por el aire.

El estímulo sonoro producido por los altavoces

Hay personas que escuchan sus estéreos con un volumen tan alto que las vibraciones atraviesan las paredes del vecino; pero incluso a volúmenes menores, las vibraciones están ahí. Usted puede sentir las vibraciones producidas por su estéreo colocando la mano suavemente sobre el altavoz. (Los sordos a veces emplean está técnica para "escuchar" la música). En ocasiones, si el volumen se eleva lo suficiente y la música tiene una gran cantidad de notas percusivas del bajo, puede sentir los cambios de presión en el aire sin colocar las manos en el altavoz. Otra forma de sentir las vibraciones a cierta distancia del altavoz es tomar con las manos un globo inflado colocado frente a éste.

Las vibraciones de la bocina producen un cambio en el aire que la rodea, como se aprecia en la figura 10.3. Cuando el diafragma se mueve hacia afuera, empuja las moléculas de aire y aumenta su densidad en las cercanías del diafragma, lo que incrementa la presión del aire. Cuando se mueve hacia adentro, se reduce la densidad de las moléculas cercanas al diafragma y disminuye la presión del aire. Al repetir este proceso cientos y aun miles de veces por segundo, la bocina crea regiones alternadas de presión alta y baja a medida que las moléculas de aire se afectan unas a otras. A este patrón de cambios de presión que se desplazan por el aire a 340 metros por segundo (y por el agua a 1500 metros por segundo) se le conoce como **onda sonora**.

Las cualidades de los sonidos que escuchamos, en particular el tono y el volumen, se relacionan con dos propiedades de la onda sonora, su frecuencia y su amplitud. Para estudiarlas, tomemos una onda sonora simple llamada **tono puro**, en la que los cambios de presión ocurren en un patrón descrito por una función matemática llamada *onda sinusoidal*, que se muestra en la figura 10.4. Ocasionalmente, se encuentran en el ambiente sonidos con este esquema de cambios de presión. El silbido de una persona o las notas agudas que produce la flauta son ejemplos de tonos casi puros. Los diapasones, diseñados para vibrar con un movimiento sinusoidal, también producen tonos puros. En los estudios de audición realizados en laboratorio, los tonos puros son generados por computadoras que controlan el diafragma de nuestro altavoz para que vibre adentro y afuera con un movimiento sinusoidal. Se puede describir esta vibración mediante su **amplitud,** la distancia a la que el diafragma se mueve a partir de su posición de reposo (marcada con una A en la figura 10.4), y su **frecuencia**, que es el número de veces por segundo que el diafragma completa un ciclo de movimiento hacia afuera, hacia adentro y luego hacia afuera de nuevo.

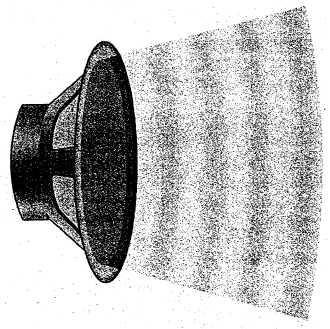


Figura 10.3
Efecto en el aire de la vibración del diafragma de un altavoz. Las áreas oscuras representan regiones de mayor presión del aire; las claras, de menor presión.

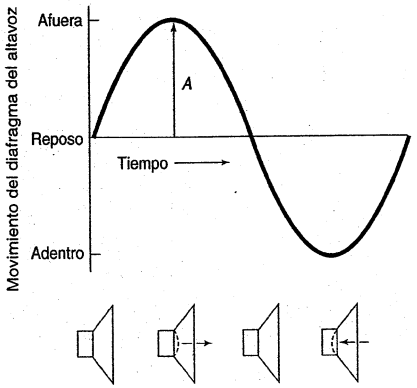


Figura 10.4
En respuesta a un estímulo sinusoide generado por computadora, el diafragma del altavoz se mueve hacia adelante y hacia atrás, como se muestra en las ilustraciones. El tiempo de este movimiento está indicado en la curva sinusoidal que indica el movimiento del diafragma en función del tiempo. La amplitud (A) representa la deflexión máxima del diafragma a partir de su posición de reposo.

El movimiento sinusoidal del diafragma se transmite al aire y genera el estímulo tonal puro que se aprecia en la figura 10.5. La frecuencia del tono se indica por medio de una unidad llamada **hertz** (**Hz**), que es igual a un ciclo por segundo. Así, un sonido de 1000 Hz es un tono puro que completa 1000 ciclos por segundo. Los seres humanos podemos oír frecuencias de 20 a 20 000 Hz.

Especificación de la amplitud de los estímulos sonoros

Una forma de especificar la amplitud de un sonido sería indicar la diferencia de presión entre los puntos máximos superior e inferior de la onda sonora. Sin embargo, este método presenta dificultades ante todo el rango de cambios de presión que podemos oír. Por ejemplo, si asignamos el número uno al cambio de

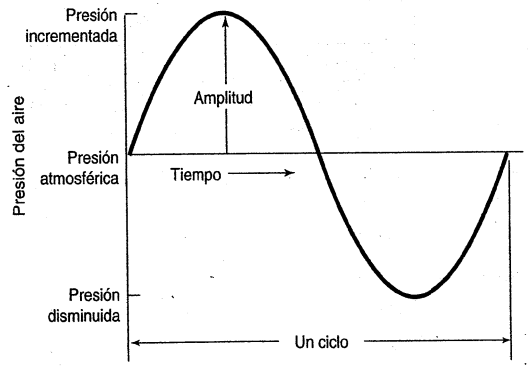


Figura 10.5
La vibración sinusoidal del diafragma del altavoz da por resultado un cambio sinusoidal en la presión del aire, como se muestra en la figura.

presión producido por un sonido cerca del umbral, como un susurro apenas audible, la presión sonora de una música de radio con el volumen elevado sería por lo tanto de unos 10 000 y la del despegue de un avión de retropropulsión de unos 10 millones.

Para comprimir este rango tan grande en una escala más manejable, los investigadores de la audición se valen del **decibel**, una unidad sonora cuyo nombre se inspira en Alexander Graham Bell, el inventor del teléfono. Se aplica la siguiente ecuación para convertir en decibeles la presión sonora:

$$\text{Número de dB} = 20 \text{ logaritmo } \frac{p}{p_0}$$

en la que dB es decibeles, p es la presión sonora del estímulo y p_0 es la presión sonora normal, fijada en 20 micropascales, donde un pascal es una unidad de presión y un micropascal es un millonésimo de pascal. Esta presión estándar está cercana a la presión de un tono de 1000 Hz en el umbral medida en un campo libre, lo que significa que la persona escucha el sonido a través de altavoces en lugar de audífonos. Podemos emplear la ecuación anterior para calcular los decibeles para un tono de 1000 Hz de la siguiente manera:

Si la presión es igual a 20 micropascales

$$\text{dB} = 20 \times \log \frac{p}{p_0}$$

$$= 20 \times \log \frac{20}{20} = 20 \times \log 1.0$$

$$= 20 \times 0 \text{ (el logaritmo de 1.0 es 0)}$$

$$= 0 \text{ dB NPS}$$

Las iniciales NPS, que significan **nivel de presión sonora**, indican que en nuestro cálculo utilizamos la presión normal de 20 micropascales como p_0. Al referirnos a los decibeles o a la presión sonora de un sonido, es común usar el término **nivel** o **nivel del sonido**.

Vamos a repetir el cálculo para dos presiones mayores:

Si la presión es igual a 200

$$\text{dB} = 20 \times \log \frac{200}{20} = 20 \times \log 10$$

$$= 20 \times 1 \text{ (el logaritmo de 10 es 1)}$$

$$= 20 \text{ dB NPS}$$

Si la presión es igual a 2000

$$\text{dB} = 20 \times \log \frac{2000}{20} = 20 \times \log 100$$

$$= 20 \times 2 \text{ (el logaritmo de 100 es 2)}$$

$$= 40 \text{ dB NPS}$$

Observe que al *multiplicar* la presión sonora por 10 se añaden 20 dB. Como se desprende de la tabla 10.1, continuar el proceso hasta una presión sonora de 10 millones tan sólo aumenta los decibeles a 140. La escala dB es útil, en parte, gracias a la forma de comprimir el extenso rango de presiones sonoras. Además, los decibeles, que son una medida *física*, están relacionados con la *experiencia psicológica* del volumen, ya que éste casi se duplica por cada incremento de 10 dB en el sonido. Esta relación aproximada entre los decibeles y el volumen aumenta la utilidad de la escala. Más adelante analizaremos la relación entre el estímulo físico y la respuesta psicológica.

Tabla 10.1
Relación entre presión sonora y decibeles

Presión (p/p_0)	dB SPL
1	0
10	20
100	40
1000	60
10 000	80
100 000	100
1 000 000	120
10 000 000	140



Figura 10.6
Sintetizador electrónico. Los primeros sintetizadores usaban el procedimiento de síntesis aditiva, en la cual se agregaban armónicos de tonos puros a la frecuencia fundamental para crear tonos musicales que sonaran como diferentes instrumentos. Los modelos avanzados como éste usan principios similares aunados a procedimientos más avanzados que implican un procesamiento digital del sonido de instrumentos musicales.

Especificación de la frecuencia de los estímulos sonoros complejos

Un tono puro es, por definición, una sola frecuencia. Hemos visto que podemos especificar la frecuencia de un estímulo tonal puro señalando el número de veces por segundo que la sinusoide se repite. Ahora bien, nuestra experiencia auditiva no se encuentra dominada por los tonos puros, sino por estímulos más complejos, como la música, el habla y los sonidos que la naturaleza y las máquinas producen. Estos estímulos complejos contienen muchas frecuencias.

Para entender cómo es que los estímulos complejos están compuestos de muchas frecuencias, consideremos una técnica llamada **síntesis aditiva**, la cual se emplea para programar sintetizadores electrónicos como el de la figura 10.6 a fin de que éste produzca sonidos parecidos a los de diversos instrumentos musicales. El punto de partida para crear un tono complejo por síntesis aditiva es un tono puro, como el de la figura 10.7a, denominado **frecuencia fundamental** del tono complejo. Asumiremos que la frecuencia de esta fundamental es de 440 Hz. A ésta se agregan luego otros tonos puros, llamados **armónicos**, cada uno de los cuales tiene una frecuencia que es múltiplo de la fundamental. Para la de 440 Hz, la frecuencia del segundo tono, llamado segundo armónico, es de 880 Hz (figura 10.7b) y la frecuencia del tercer tono, llamado tercer armónico, es de 1320 Hz (figura 10.7c).

La razón de que estos armónicos se agreguen es que los tonos de la mayoría de los instrumentos musicales tienen muchos armónicos, cuya cantidad proporciona a cada instrumento su sonido distintivo.[1] El patrón de cambios de presión para un tono musical complejo consiste en la suma de dichos componentes, como se muestra en la figura 10.7d. La mayoría de los tonos musicales tienen más armónicos que

[1] La tecnología actual de los sintetizadores emplea una técnica llamada muestreo en la que los sonidos producidos por los verdaderos instrumentos musicales se graban, digitalizan y filtran de varias maneras para crear sonidos con diferentes "colores" o "timbres". La meta básica es la misma en la síntesis aditiva, la cual consiste en manipular los diferentes componentes de frecuencias del sonido a fin producir los sonidos de diferentes instrumentos.

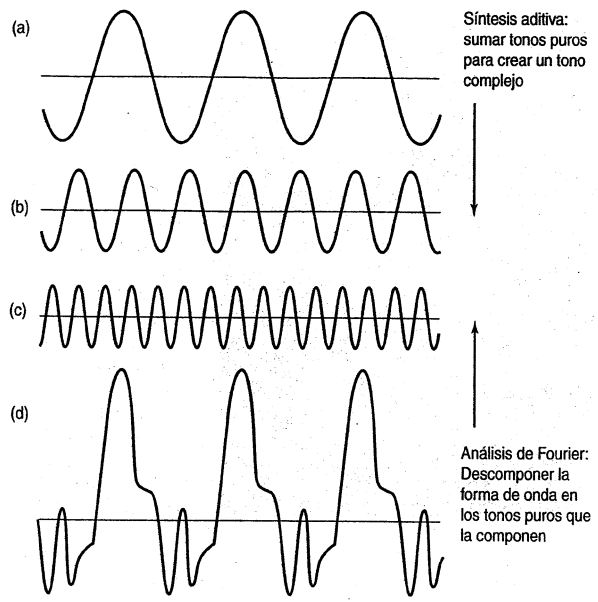


Figura 10.7
Síntesis aditiva. (a) Cambios de presión para un tono puro con una frecuencia de 440 Hz; (b) el segundo armónico de (a), con una frecuencia de 880 Hz; (c) el tercer armónico, con una frecuencia de 1320 Hz. (d) La suma de los tres armónicos anteriores crea la forma de onda de un tono complejo. Trabajar en la otra dirección, aplicando el análisis de Fourier al tono complejo, revela los tonos puros que lo componen.

éste, por lo que el patrón de cambios de presión es aún más complejo que el de la figura 10.7d.

Hemos usado el ejemplo de la síntesis aditiva para ilustrar el modo en que se puede crear un tono musical mediante la suma de un número de armónicos. Asimismo, podemos empezar con un tono complejo y trabajar en la dirección opuesta para descomponer el tono en sus armónicos. Podemos hacerlo por medio del **análisis de Fourier**, o sea, la técnica matemática que presentamos en el capítulo 3 (véase la página 90) y que se basa en un teorema matemático descrito por Auguste Fourier. Dicho teorema demuestra que cualquier onda compleja se puede descomponer en una serie de ondas sinusoidales, lo que significa que podemos especificar ondas sonoras complejas con base en sus armónicos, ya que cada uno corresponde a la onda sinusoidal de un tono puro. Por ende, la aplicación del análisis de Fourier al tono complejo de la figura 10.7d revela los tres componentes de ondas sinusoidales que se muestran en a, b y c.

La figura 10.8 muestra otra forma de indicar los componentes de un sonido musical. Esta gráfica o **espectro de frecuencias de Fourier** señala la frecuencia de cada armónico con una línea dispuesta sobre el eje horizontal y su amplitud con la longitud de la línea. La marcada con una *F* es la frecuencia fundamental del tono de la figura 10.7 y las otras dos líneas son el segundo y tercer armónicos. Sea que se represente como ondas sinusoidales, como en la figura 10.7, o como líneas en un espectro de frecuencias de Fourier, como en la figura 10.8, el punto es que la mayoría de los tonos musicales consisten en la suma de un número de tonos puros de diferentes frecuencias. En el capítulo 11 estudiaremos esta propiedad de los tonos musicales. En cuanto al análisis de Fourier, regresaremos a él más adelante en este capítulo, cuando veamos la manera en que el sistema auditivo descompone los tonos complejos en sus componentes.

Además de los tonos puros y los sonidos musicales, hay muchos otros sonidos en el ambiente. Justo ahora, el cajón de la registradora acaba de cerrarse en la cafetería en la que me encuentro, dos personas sostienen una animada conversación en una mesa a mi

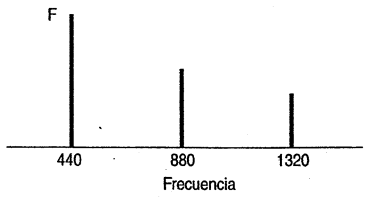


Figura 10.8
Espectro de frecuencias de Fourier del sonido de la figura 10.7. El espectro indica que tiene un componente con una frecuencia de 440 Hz, uno con una de 880 Hz y otro más con una de 1320 Hz. La longitud de las líneas señala la amplitud de cada frecuencia.

derecha y los automóviles transitan en la calle. Los sonidos producidos en estos eventos son más complejos que las notas musicales, pero muchos de ellos se pueden analizar también a partir de sus componentes de frecuencia. En el capítulo 11 describiremos cómo percibimos los estímulos ambientales complejos y en el capítulo 12 la percepción de los estímulos del habla. En lo que resta de este último, nos ocuparemos de los tonos puros y los sonidos musicales debido a que se usan comúnmente en las investigaciones básicas sobre la operación del sistema auditivo.

El sonido como respuesta perceptual: la experiencia de oír

Consideraremos ahora la relación entre el estímulo del sonido y la experiencia perceptual.

El rango de la audición

Así como sólo podemos ver dentro de una banda estrecha de longitudes de onda llamada espectro visible, escuchamos también dentro de un rango específico de frecuencias llamado rango de audición. En los seres humanos, este rango se extiende entre alrededor de 20 y 20 000 Hz.

Así como somos más sensibles a ciertas longitudes de onda del espectro visible, también lo somos a ciertas frecuencias del rango de audición. En la gráfica de la figura 10.9 se muestra el umbral de la audición, el cual está determinado por una presentación en campo libre (escuchar un altavoz) contra la frecuencia. La curva, llamada **curva de audición**, indica cómo la sensibilidad cambia a lo largo de las frecuencias que escuchamos. A partir de esta curva, notamos que somos más sensibles (el umbral de la audición es más bajo) a frecuencias de entre 2000 y 4000 Hz, es decir, al rango de frecuencias más importante para la comprensión del habla.

El área que se encuentra arriba de la curva de audición se llama **área de respuesta auditiva** porque podemos escuchar tonos que se sitúan dentro de ella. No podemos escuchar un tono con intensidades por debajo de la curva de audición. Por ejemplo, no podríamos escuchar un tono de 30 Hz a 40 dB NPS (punto A). El límite superior del área de respuesta auditiva es la curva marcada como "umbral de sensibilidad". Al acercarnos a esta curva, los tonos causan dolor y pueden llegar a ocasionar daño en el sistema auditivo. De hecho, si la duración de la exposición es bastante prolongada, se puede presentar daño en los niveles inferiores al umbral de sensibilidad. Ésta es la razón de que la OSHA, que establece las normas gubernamentales para la seguridad laboral, exige que los trabajadores no sean expuestos a niveles superiores a 90 dB en una jornada de ocho horas.

Aunque el rango útil de audición en los seres humanos se extiende entre 20 y 20 000 Hz, las curvas de audición de la figura 10.10 muestran que otros animales cuentan con diferentes "ventanas" al mundo auditivo. Los elefantes pueden escuchar estímulos inferiores a los 20 Hz; la paloma mensajera puede detectar frecuencias de 0.05 Hz y los perros, ratones y delfines son capaces de escuchar frecuencias muy por encima de las frecuencias más altas que los seres humanos detectan. Advierta que la escala de frecuencia es logarítmica, por lo que a las frecuencias altas se les asigna menos distancia que a las bajas. En general, los animales con cabezas más pequeñas son sensibles a las frecuencias más altas.

Volumen

El **volumen** es la *magnitud* de la sensación auditiva (Plack y Carlyon, 1995). Como ya hemos advertido,

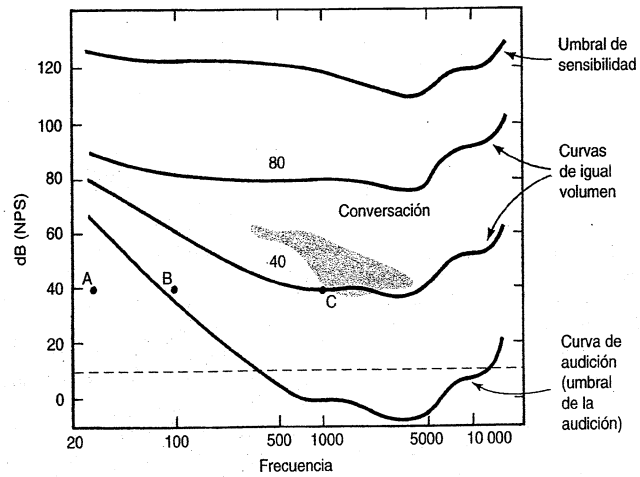


Figura 10.9
La curva de audición y el área de respuesta auditiva. La audición ocurre entre la curva de audición (el umbral para la audición) y el umbral de sensibilidad. Los tonos con NPS por debajo del umbral de la audición no pueden escucharse; los tonos con NPS por encima del umbral de sensibilidad producen dolor. Un NPS que se aproxime al umbral de sensibilidad puede dañar la cóclea. El área sombreada indica la frecuencia y el rango de intensidad para el caso de una conversación. Las curvas marcadas con los números 40 y 80 son curvas de igual volumen. Los lugares donde la línea punteada de 10 dB cruza la función de audición indican el rango de frecuencias que pueden escucharse a los 10dB NPS. (Tomado de Fletcher y Munson, 1933).

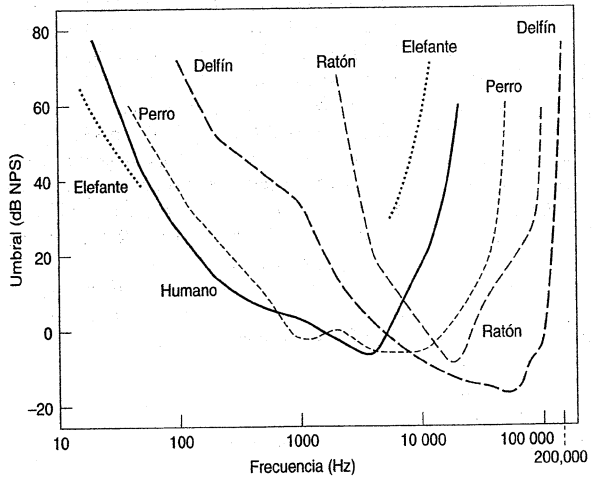


Figura 10.10
Curvas de audición de algunos animales. Note que la escala de frecuencia es logarítmica, por lo que a las frecuencias altas se les asigna menos distancia que a las bajas. Sólo se muestran los extremos bajo y alto de la curva del elefante para impedir el traslape con las otras curvas. (Basado en datos de Au, 1993; Heffner, 1983; Heffner y Heffner, 1980, 1985; Heffner y Masterton, 1980.)

está estrechamente asociado con la presión sonora del estímulo. En la tabla 10.2 se encuentra una lista de algunos sonidos del ambiente que van de los muy bajos, como un murmullo apenas audible o el susurro de las hojas, a los muy fuertes, como el despegue de un jet. A partir de los niveles, indicados en decibeles, de estas experiencias sonoras, vemos que el incremento de la presión sonora del estímulo aumenta el volumen.

La figura 10.11 muestra la relación entre los decibeles y el volumen de un tono puro, determinada mediante el procedimiento de estimación de la magnitud de S. S. Stevens (véase el capítulo 1, página 16). El volumen se juzga en relación con un estándar de un tono de 1000 Hz con 40 dB, al cual se le asigna un valor de 1. Así, un tono que suena 10 veces más fuerte que este estándar tendría un volumen de 10. Esta curva indica que incrementar el nivel del sonido en 10 dB casi (no del todo) duplica el volumen del sonido.

El volumen de los tonos puros no sólo depende de la presión del sonido sino también de la frecuencia. Podemos apreciar cómo el volumen depende de la frecuencia comparando el volumen de dos tonos que tienen el mismo nivel pero diferentes frecuencias. Por ejemplo, el punto B de la figura 10.9 indica dónde se localiza un tono de 40 dB NPS 100 Hz en el área de respuesta y el punto C indica dónde se localiza un tono de 40 dB NPS 1000 Hz. Las localizaciones de estos dos puntos indican que tienen niveles de volumen muy diferentes. Como el tono de 100 Hz se localiza justo por encima de la curva de audición, se halla justo arriba del umbral, por lo que apenas podría escucharse. Sin embargo, el tono de 1000 Hz está muy por arriba del umbral, dentro del área de respuesta auditiva, por lo que su volumen sería mucho mayor que el del tono de 100 Hz. Así, decir que un tono puro tiene un nivel de 40 dB NPS no revela nada acerca de su volumen a menos que se conozca su frecuencia.

Tabla 10.2
Algunos niveles de presión sonora (en decibeles

Sonido	NPS (dB)
Sonido apenas audible (umbral)	0
Susurro de hojas	20
Zona residencial tranquila	40
Habla promedio	60
Música fuerte de radio/tránsito pesado	80
Tren del metro	100
Despegue de avioneta	120
Motor de avión en el despegue (umbral doloroso)	140
Despegue cercano de una nave espacial	160

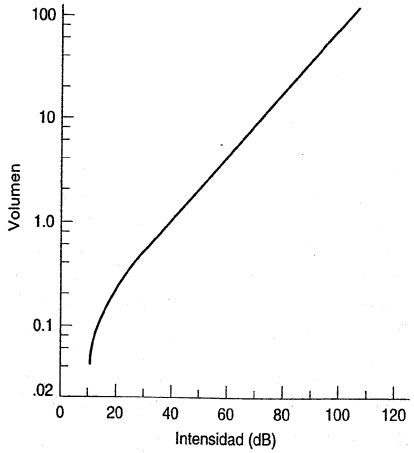


Figura 10.11
Volumen para un tono de 100 Hz determinado por medio de la estimación de la magnitud como función de la intensidad. (Adaptado de Gulick, Gescheider y Frisina, 1989.)

Las **curvas de igual volumen** de la figura 10.9 constituyen otra forma de entender la relación entre el volumen y la frecuencia. Estas curvas indican el número de decibeles que crean la misma percepción de volumen en frecuencias diferentes. Medimos una curva de igual volumen designando un tono como estándar e igualando el volumen de los otros tonos. Por ejemplo, la curva marcada con el número 40 en la figura 10.9 se determinó equiparando el volumen de frecuencias a lo largo del rango de audición con un tono de 1000 Hz 40 dB NPS. De manera similar, la curva marcada con 80 se determinó igualando el volumen de frecuencias diferentes con un tono de 1000 Hz 80 dB NPS.

Note que la curva de audición y la curva de igual volumen marcada con 40 se doblan en las frecuencias altas y bajas, pero la curva de igual volumen marcada con 80 es más plana, curveándose sólo en las frecuencias por arriba de 5000 Hz. Esto significa que a los 80 dB NPS todos los tonos de 30 a 5000 Hz tienen aproximadamente el mismo volumen. La diferencia entre la curva relativamente plana de 80 y las curvas que se doblan hacia arriba en los niveles más bajos de decibeles explica lo que sucede cuando usted ajusta el control de volumen de su estéreo. Si está escuchando música a un nivel bastante alto (digamos a 80 dB NPS) debería ser capaz de escuchar con facilidad cada una de las frecuencias de la música porque, como indica la curva de igual volumen de 80, todas las frecuencias de alrededor de 20 a 5000 Hz suenan con igual volumen en esta intensidad.

Sin embargo, cuando disminuye la intensidad a 10 dB NPS, las frecuencias no suenan con igual volumen. En efecto, a partir de la curva de audición de la figura 10.9 podemos ver que las frecuencias inferiores a aproximadamente 400 Hz (las notas del bajo) y las superiores a 12 000 Hz (las notas del típle) no pueden escucharse a 10 dB. (Para determinar las frecuencias por debajo y por encima de las cuales no puede escucharse un tono de 10 dB, note que la línea punteada de 10 dB cruza la curva de audición a aproximadamente 400 y 12 000 Hz. Esto significa que las frecuencias menores a 400 Hz y superiores a 12 000 Hz no se escuchan a 10 dB.)

Nuestra incapacidad para escuchar frecuencias muy bajas o muy altas representa un problema, porque significa que al escuchar música a un volumen muy bajo no escucharemos las frecuencias muy bajas o muy altas. Para compensarlo, la mayoría de los aparatos de estéreo tienen un botón de "sonoridad" que incrementa el nivel de las frecuencias muy altas y muy bajas cuando el volumen se baja. Esto le permite a usted escuchar dichas frecuencias, incluso cuando su estéreo toca a un nivel muy bajo.

Tono

La altura del **tono** se refiere a la propiedad grave o aguda del sonido. La altura de los tonos puros se relaciona con su frecuencia: las frecuencias bajas producen sonidos graves; las altas, sonidos agudos. La **altura del sonido** es la propiedad que describe el aumento de la altura que acompaña a los incrementos en la frecuencia. Así, si nos movemos de la izquierda del teclado de un piano hacia la derecha, la altura del sonido aumenta.

Además del aumento en la altura del sonido que ocurre a medida que nos desplazamos a frecuencias más elevadas en el teclado, sucede algo más: las letras de las notas A, B, C, D, E, F, y G se repiten. Debido a esta similitud, decimos que las notas con la misma letra tienen el mismo **color tonal**.

La espiral de la figura 10.12 ilustra los conceptos de altura y color tonal. Ascender por la espiral equivale a tocar notas de la izquierda (bajo) a la derecha

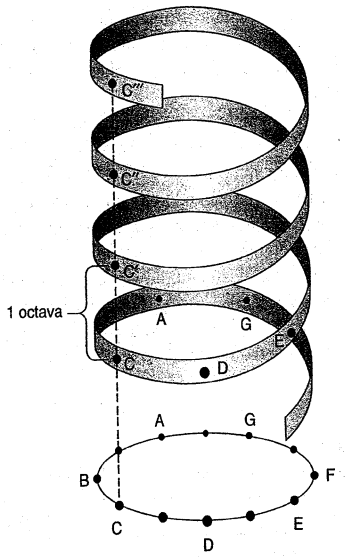


Figura 10.12
Representar las notas de la escala en una espiral ascendente ilustra gráficamente las percepciones de la altura y el color del tono. Conforme ascendemos por la espiral, la altura del tono se incrementa y cada nota suena más alto que la nota precedente. El lugar donde la línea vertical intersecta la espiral indica la localización de las notas con la misma letra (C en el ejemplo mostrado en la figura) y por ende, el mismo color tonal. Estas notas están separadas por octavas y por lo tanto suenan parecidas. Otras líneas verticales intersectan notas con el mismo color tonal.

(alto) del teclado del piano, por lo que representa incrementos en la altura tonal. Conforme avanzamos por la espiral, las notas de la escala se repiten y cada vez que pasamos por la misma nota avanzamos un intervalo llamado **octava**. Los tonos separados por octavas tienen el mismo color tonal. De modo que, uno puede oír que un hombre de voz grave y una mujer de voz aguda cantan "al unísono" aunque sus voces se encuentren separadas por una octava o más. Esta semejanza entre las mismas notas en octavas diferentes permite también que un cantante a punto de sobrepasar el rango de su voz cambie la melodía a una octava inferior.

Timbre

Si dos sonidos tienen el mismo volumen, el mismo tono y la misma duración, pero suenan distintos, su diferencia es el **timbre**. Por ejemplo, cuando una flauta y un fagot tocan la misma nota, suenan muy distintos. La flauta suena "clara" o "dulce" y el fagot "nasal" o "velado". En el capítulo 11 veremos que estas diferencias se deben a numerosos factores, entre ellos la variación en la energía de los armónicos de los instrumentos. En la tabla sinóptica 10.1 se presenta una perspectiva general del material que hemos estudiado hasta el momento.

Estructura y función del sistema auditivo

El sistema auditivo debe cumplir tres tareas básicas para que seamos capaces de oír. En primer lugar, debe llevar el estímulo acústico a los receptores. En

TABLA SINÓPTICA 10.1

Las funciones de la audición

La audición nos permite estar al tanto de los eventos que no podemos ver, así como señalar sucesos importantes en el ambiente, como las señales de peligro. Asimismo, desempeña una función crucial en la comunicación.

El árbol en el bosque

La respuesta a la pregunta "Si cae un árbol en el bosque y no hay nadie que lo escuche, ¿se produce un sonido?" depende de la diferencia entre el aspecto físico del sonido (respuesta = sí) y el aspecto perceptual (respuesta = no).

El estímulo sonoro

Las ondas sonoras, cambios de presión en el aire, pueden describirse en términos de amplitud y frecuencia. La amplitud de un estímulo sonoro puede especificarse con base en los decibeles si se comprime un rango grande de presiones en uno más pequeño y manejable.

Estímulos sonoros complejos

Es posible crear un tono complejo por medio de la síntesis aditiva, es decir, por medio de la suma de un número de tonos puros llamados armónicos. Por el contrario, mediante el análisis de Fourier es posible descomponer un tono complejo en las ondas sinusoidales que lo componen.

El rango de audición

La curva de audición y el área de respuesta auditiva indican el rango de frecuencias que podemos escuchar y los umbrales de la audición a lo largo del espectro de frecuencias.

Volumen

El volumen está relacionado con el nivel de presión del sonido, donde los decibeles mayores se asocian con un volumen más alto; pero este último se relaciona también con la frecuencia, como se observa en la curva de audición. Debido a la relación entre el volumen y la frecuencia, la frecuencia de un tono puro debe especificarse a fin de saber qué tan alto se percibirá un sonido de determinado número de decibeles.

Tono y timbre

El tono está asociado con la frecuencia, y las frecuencias elevadas están asociadas con los tonos agudos. Los tonos separados por octavas tienen una calidad similar de sonido, llamada color del tono. El timbre es la diferencia en la calidad de los sonidos que tienen el mismo volumen, tono y duración pero que suenan diferente.

segundo, debe transducir en señales eléctricas los cambios de presión del estímulo. En tercero, debe procesar las señales eléctricas para que indiquen con precisión las cualidades de la fuente sonora: tono, volumen, timbre y ubicación.

Empezaremos nuestra descripción sobre la forma en que el sistema auditivo realiza estas tareas explicando su estructura básica. Nuestra primera pregunta "¿de qué manera la energía del entorno llega a los receptores?" nos adentra a lo que Diane Ackerman (1990) describe como un dispositivo parecido a "un artefacto construido a partir de desechos por un plomero ingenioso". Nuestra descripción comenzará con la entrada del estímulo sonoro al oído externo.

Oído externo

Cuando en la conversación diaria hablamos del oído, más bien nos referimos a las **orejas**, las estructuras que sobresalen a los lados de la cabeza. Esta parte notoria del oído tiene cierta relevancia en la localización de los sonidos y resulta de gran importancia para quienes utilizan anteojos. Sin embargo, es la parte de la que prescindimos más fácilmente. Las principales funciones del oído se realizan dentro de la cabeza, ocultas a la vista.

Las ondas sonoras pasan primero por el **oído externo**, que consta del pabellón de la oreja y el **canal auditivo** (figura 10.13). El canal auditivo es una forma tubular de unos tres centímetros de largo que protege a las delicadas estructuras del oído medio de los peligros del mundo externo. La fosa de tres centímetros del canal, junto con la cerilla, que tiene un efecto desagradable en los insectos curiosos (Schubert, 1980), resguarda la frágil **membrana del tímpano**, o **tímpano**, que se encuentra al final y la conserva, al igual que a las estructuras del oído medio, en una temperatura relativamente constante.

Además de esta función protectora, el oído externo cumple otra: aumentar la intensidad de algunos sonidos mediante el principio físico de la **resonancia**, la cual se origina cuando las ondas sonoras que se reflejan del extremo cerrado del canal auditivo interactúan con las ondas sonoras que ingresan al canal auditivo. Esta interacción refuerza algunas de las frecuencias del sonido. La longitud del canal determina la frecuencia más reforzada. Esta última es la **frecuencia de resonancia** del canal.

Podemos apreciar la forma en que la frecuencia de resonancia depende de la longitud del canal si notamos cómo el tono producido por el aire que pasa por la parte superior de una botella de refresco cambia cuando bebemos más de éste. Beber más refresco incrementa la longitud de la trayectoria del aire dentro de la botella, lo cual disminuye la frecuencia de resonancia y crea un tono bajo. Las mediciones de las

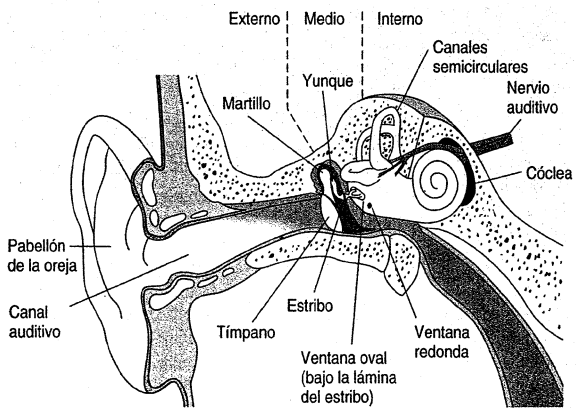


Figura 10.13
El oído con sus tres divisiones: externo, medio e interno. (Tomado de Lindsay y Norman, 1977.)

presiones del sonido dentro del oído indican que la resonancia en el canal auditivo tiene un ligero efecto amplificador en las frecuencias de entre 2000 y 5000 Hz.

Oído medio

Cuando las ondas sonoras que lleva el aire alcanzan la membrana del tímpano al final del canal auditivo, la hacen vibrar y esta vibración se transmite a las estructuras del oído medio que se encuentran del otro lado de la membrana. El **oído medio** es una cavidad pequeña, de unos 2 cm^2, que separa el oído externo del interno (figura 10.14). Esta cavidad contiene tres **huesecillos** (los más pequeños del cuerpo). La membrana timpánica hace vibrar al primero de estos huesos, el **martillo**, a la que se encuentra unida. Esta vibración se transmite al **yunque** que, a su vez, la transmite al **estribo**. Luego, éste comunica las vibraciones al oído interno presionando la membrana que cubre la **ventana oval**.

¿Qué función cumplen los huesecillos? Para responder, observemos que, tanto el oído externo como el medio están llenos de aire, mientras que el interno contiene una sustancia acuosa mucho más densa que el aire (figura 10.15). La diferencia entre la densidad escasa del aire y la elevada de este fluido plantea el siguiente problema: los cambios de presión del aire no se transmiten bien en el líquido más denso. Si estas vibraciones tuvieran que pasar directamente desde el aire al líquido, sólo se transmitirían alrededor del 3% de las vibraciones (Durrant y Lovrinic, 1977). Los huesecillos resuelven el problema amplificando la vibración de dos formas: 1) concentran la vibración de la membrana del tímpano, que es más grande, en el pequeño estribo (figura 10.16) y 2) actúan según el principio de la palanca, el cual permite que un pequeño peso en el extremo largo de una tabla balanceada sobre un punto de apoyo supere a un peso mayor en el extremo corto de la misma (figura 10.17).

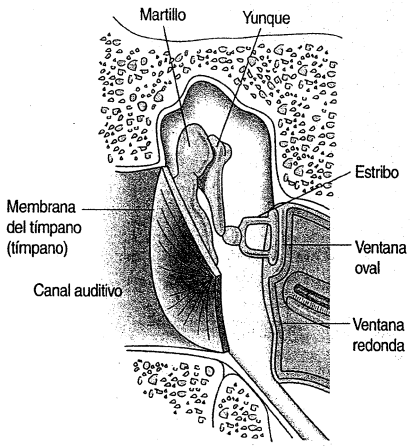


Figura 10.14
Oído medio. Los tres huesos del oído medio transmiten las vibraciones de la membrana del tímpano al oído interno.

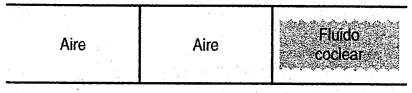


Figura 10.15
Ambientes del oído externo, medio e interno. El hecho de que el oído interno esté lleno de líquido constituye un problema para la transmisión de las vibraciones sonoras del aire del oído medio.

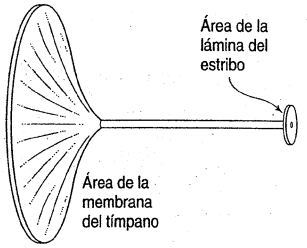


Figura 10.16
Diagrama de la membrana del tímpano y el estribo que muestra su diferencia de tamaño. (Tomado de Schubert, 1980.)

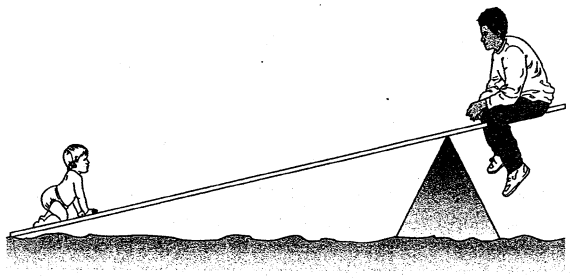


Figura 10.17
El principio de la palanca. El bebé en el extremo largo de la tabla supera el peso del hombre en el extremo corto. La acción de palanca que se basa en este principio ayuda a los huesecillos a transmitir las vibraciones de la membrana del tímpano al oído interno.

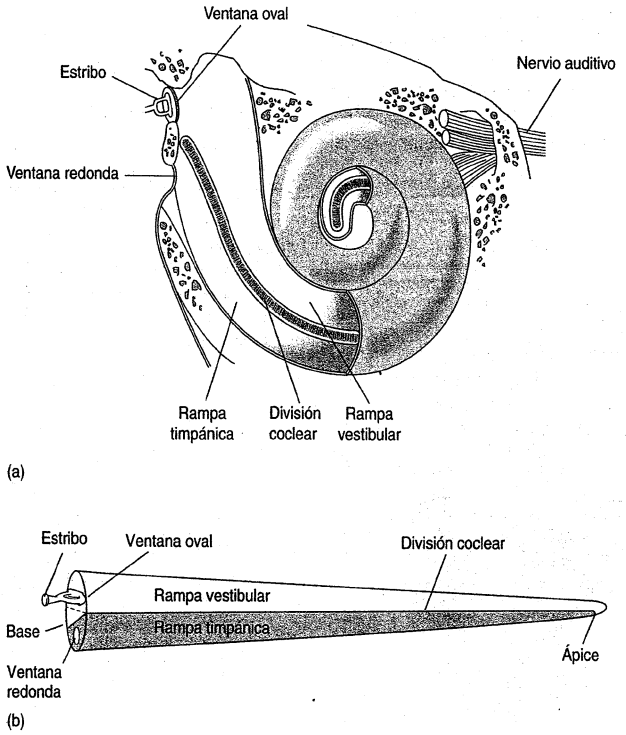


Figura 10.18
(a) Cóclea parcialmente desenrollada. (b) Cóclea desenrollada por completo. La división coclear, indicada aquí por una línea, contiene la membrana basilar y el órgano de Corti, los cuales se muestran en las figuras 10.19 y 10.20.

Estos dos mecanismos amplifican las vibraciones que entran al oído externo lo suficiente como para hacer vibrar el líquido dentro del oído interno (Durrant y Lovrinic, 1977; Schubert, 1980). Podemos apreciar el efecto amplificador de los huesecillos mediante el ejemplo de pacientes en los que, debido a que sus huesecillos se dañaron y no tienen remedio quirúrgico, es necesario aumentar el sonido por un factor de 10 a 50 para lograr el mismo nivel de audición que tenían cuando éstos funcionaban.

El oído medio contiene también los **músculos del oído medio**, que son los músculos esqueléticos más pequeños del cuerpo. Están unidos a los huesecillos y, con las intensidades sonoras muy fuertes, se contraen para amortiguar sus vibraciones y proteger a las estructuras del oído interno de los estímulos dañinos o que provocan dolor.

Oído interno

La principal estructura del **oído interno** es la **cóclea**, la cual está llena de un líquido que vibra a causa del movimiento del estribo contra la ventana oval (figura 10.18a). La cóclea es una estructura ósea en forma de caracol que es difícil de visualizar porque se encuentra enrollada 2¾ de vuelta. Sin embargo, imaginemos que la desdoblamos en un conducto recto largo para poder ver su estructura interna (figura 10.18b). Desenrollada, su característica más evidente es que la mitad superior, llamada *rampa vestibular*, está separada de la inferior, *rampa timpánica*, por una estructura llamada **división coclear** que se extiende por casi toda la longitud de la cóclea. La **base** de la división coclear se localiza cerca del estribo y el **ápice** está en el extremo lejano. Observe que el diagrama no está a escala y que por lo tanto no representa las dimensiones verdaderas de la cóclea. En realidad, ésta sería, desenrollada, un cilindro de 2 milímetros de diámetro por 35 de largo.

Podremos apreciar mejor las estructuras dentro de la división coclear si examinamos un corte transversal de la cóclea como se observa en la figura 10.19. Desde esa perspectiva, vemos que la división coclear comprende una estructura grande llamada **órgano de**

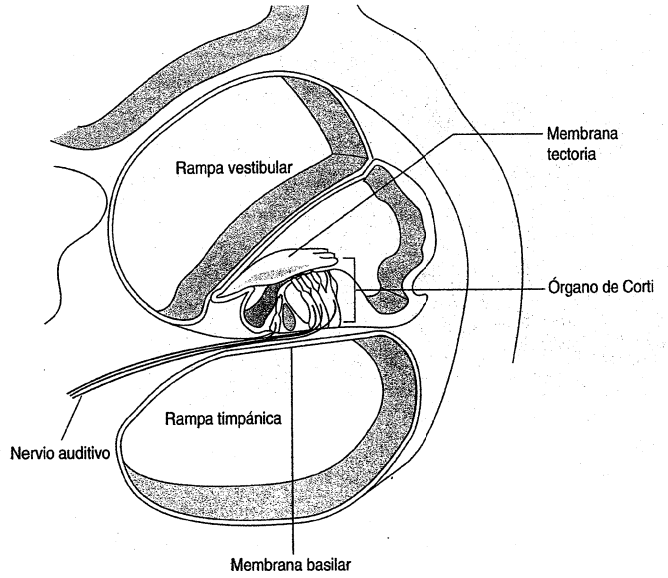


Figura 10.19
Sección transversal de la cóclea

Corti, cuyos detalles se muestran en la figura 10.20. En ella se puede ver que 1) el órgano de Corti posee receptores llamados **células ciliadas**, 2) descansa en la **membrana basilar** y 3) lo cubre la **membrana tectoria**.

Las células ciliadas, las cuales se muestran en la figura 10.21, son de dos clases: **internas** y **externas**. El componente clave de ambas es que cuentan con **cilios** delgados que sobresalen de la parte superior y que dan a las células su nombre.

Uno de los acontecimientos más importantes del proceso de la audición es la inclinación de los cilios porque ésta *transduce* las vibraciones originadas por el estímulo sonoro en señales eléctricas. Los cilios se inclinan porque el movimiento hacia adentro y hacia fuera del estribo crea cambios de presión en el líquido interior de la cóclea, lo que inicia un movimiento hacia arriba y hacia abajo de la división coclear.

El movimiento ascendente y descendente de la división coclear tiene dos efectos: 1) el órgano de Corti vibra también con un movimiento vertical y 2) la membrana tectoria, que cubre dicho órgano, se mueve en sentido horizontal sobre los cilios de las células ciliadas (figura 10.22). Estos dos movimientos hacen que los cilios de las células ciliadas internas se inclinen debido a su movimiento en el fluido que los rodea y que los cilios de las células ciliadas externas se inclinen debido a que están adheridos a la membrana tectoria (Dallos, 1996).

La inclinación de los cilios de las células internas genera las señales eléctricas que se transmiten a las fibras del nervio auditivo (más adelante explicaremos la función de las células ciliadas externas). Cuando los cilios de las células internas se inclinan en una dirección, las células se despolarizan (su carga disminuye como en la fibra nerviosa de la figura 10.20); cuando se inclinan en la dirección opuesta, las células se hiperpolarizan (la carga aumenta). Cuando la célula se despolariza libera neurotransmisores, y cada vez que se hiperpolariza el transmisor se detiene. El resultado es que las células receptoras liberan pequeñas ráfagas de transmisor, que a su vez causan ráfagas de activación que envían mensajes neuronales a través del nervio auditivo acerca de la frecuencia de un sonido (Kelly, 1991).

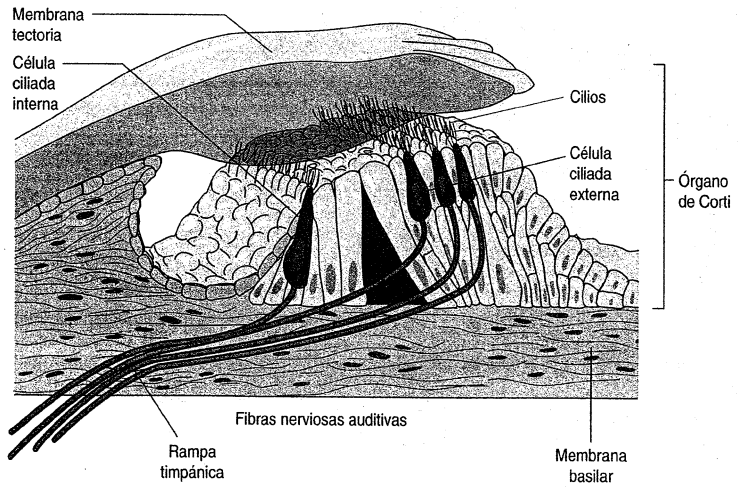


Figura 10.20
Sección transversal del órgano de Corti en la que se aprecia cómo descansa sobre la membrana basilar. (Adaptado de Denes y Pinson, 1993.)

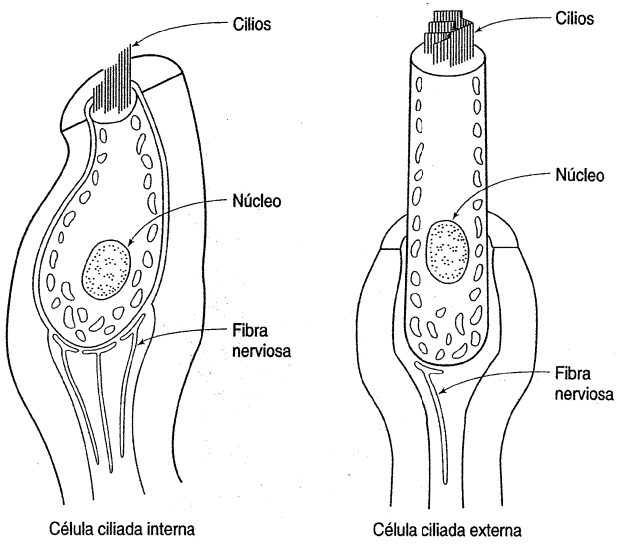


Figura 10.21
Células ciliadas internas y externas. La vibración de los cilios genera una señal eléctrica que libera un neurotransmisor químico, que a su vez induce una respuesta en las fibras nerviosas, las cuales conducen señales hasta el cerebro a través del nervio auditivo. (Adaptado de Gulick, 1971; Gulick, Gescheider y Frisina, 1989.)

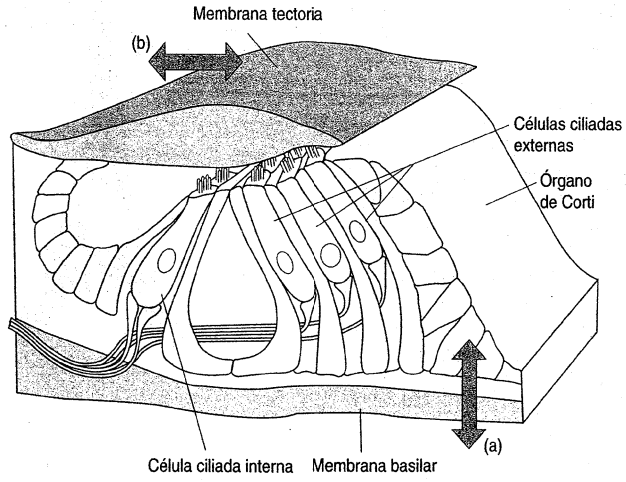


Figura 10.22
La vibración de la membrana basilar hace que (a) el órgano de Corti vibre en sentido vertical y (b) la membrana tectoria realice un complejo movimiento horizontal sobre las células ciliadas.

El grado al que deben inclinarse los cilios para que se libere el neurotransmisor es muy pequeño. En el umbral de la audición, los movimientos de los cilios que son muy reducidos, como de 100 billonésimos de metro (100 picometros), son capaces de generar una respuesta en la célula ciliada. Para que tenga una idea de lo pequeño que es este movimiento, piense que si aumentáramos el tamaño de un cilio hasta que fuera tan grande como la Torre Eiffel, la inclinación de éste correspondería a una oscilación del pináculo de la torre de apenas 10 milímetros (figura 10.23) (Hudspeth, 1983, 1989).

Dada la pequeña cantidad de movimiento necesaria para escuchar un sonido, no resulta sorprendente que el sistema auditivo pueda detectar cambios de presión extremadamente pequeños. En efecto, el sistema auditivo puede detectar cambios de presión tan pequeños que hacen que el tímpano se mueva sólo 10^{-11} cm, una dimensión menor al diámetro de un átomo de hidrógeno (Tonndorf y Khanna, 1968). El sistema auditivo es tan sensible que la presión del aire en el umbral, en el rango más sensible de la audición, está sólo de 10 a 15 dB por encima de la presión generada por el movimiento aleatorio de las moléculas de aire. Esto significa que si nuestra audición fuera mucho más sensible de lo que es ahora, podríamos escuchar el silbido de fondo de las moléculas de aire en colisión.

Las vías auditivas

El nervio auditivo conduce las señales generadas por las células ciliadas internas de la cóclea hacia el área receptora de la audición en la corteza. La figura 10.24 muestra la vía que siguen las señales auditivas desde la cóclea hacia la corteza auditiva. Después de hacer sinapsis en el **núcleo coclear**, las fibras nerviosas auditivas hacen sinapsis también en el **núcleo de la oliva superior** del tallo cerebral, el *colículo inferior* del mesencéfalo y el **núcleo geniculado medial** del tálamo (recuerde que las señales de la retina hacen sinapsis en un área cercana al tálamo, es decir, el núcleo geniculado lateral).

A partir del núcleo geniculado medial, las fibras viajan al **área receptora auditiva** del lóbulo temporal de la corteza. Si se le dificulta recordar las estructuras, memorice las iniciales NUDOS CI NUGEME, las cuales representan las tres estructuras entre el núcleo coclear y la corteza auditiva: NUDOS = núcleo de la oliva superior; CI = colículo inferior; NUGEME = núcleo geniculado medial.

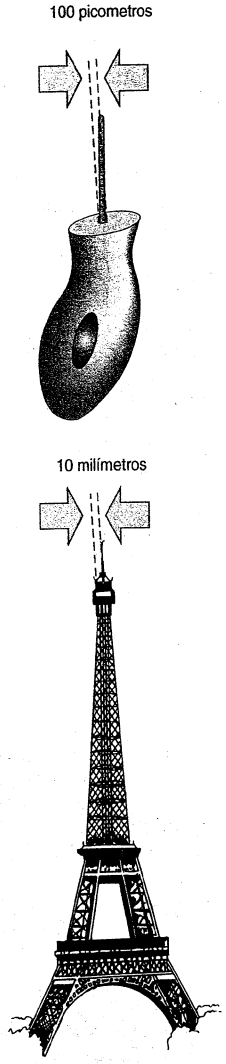


Figura 10.23
El movimiento de los cilios de las células ciliadas en el umbral de la audición es tan pequeño, que si aumentáramos el tamaño de un cilio hasta que fuera tan grande como la Torre Eiffel, el movimiento equivalente de la Torre sería de unos 10 milímetros.

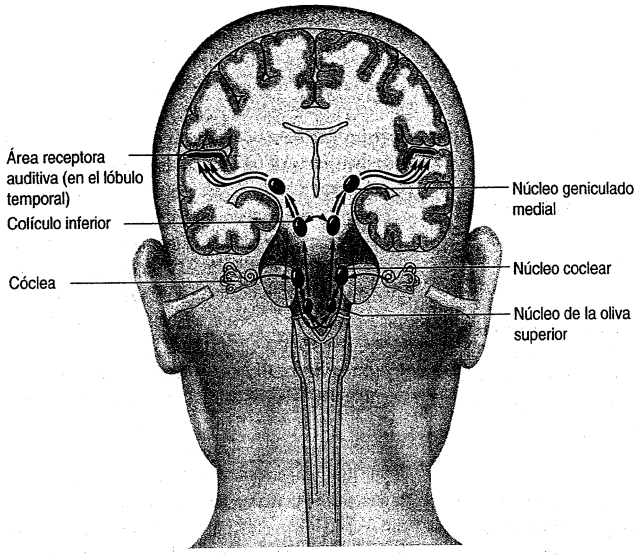


Figura 10.24
Diagrama muy simplificado de las vías auditivas pues no se muestran las numerosas conexiones entre las estructuras. Observe que las estructuras auditivas son bilaterales —se encuentran a la izquierda y a la derecha del cuerpo— y que los mensajes pueden cruzar de un lado a otro. (Adaptado de Wever, 1949).

El área receptora auditiva primaria también se denomina A1, puesto que es el primer lugar de la corteza en el que se reciben las señales. Al igual que en el sistema visual, hay un gran número de otras áreas corticales además de la receptora primaria. Más adelante describiremos esas otras áreas, así como su función. Por el momento nos concentraremos en lo que sucede en la cóclea y en el nervio auditivo, porque ahí es donde se origina el código neuronal de la frecuencia del sonido.

Análisis de frecuencia en la cóclea y en el nervio auditivo

Consideraremos dos maneras en que las neuronas pueden señalar la frecuencia haciendo referencia a la figura 10.25, la cual es una visión esquemática de la división coclear que muestra las fibras nerviosas que provienen de las células ciliadas a lo largo de la división. Cada una de estas fibras señala la actividad de la célula ciliada en un lugar particular a lo largo de la división coclear.

¿Cómo se podría representar la frecuencia del sonido en el disparo de estas fibras? Es posible que la frecuencia esté representada 1) por aquellas fibras que estén disparando o 2) por la *tasa* a la que disparen. Veremos que el sistema auditivo usa ambos tipos de información para indicar la frecuencia. Primero describiremos la investigación que demostró que la frecuencia es codificada por aquellas fibras que disparen. Esta idea se asocia con una serie de estudios iniciados por Georg von Békésy en 1928 que culminaron cuando recibió el premio Nobel de fisiología y medicina en 1961.

Teoría del lugar de la audición de Békésy

Békésy propuso la **teoría del lugar de la audición**, la cual sostiene que la frecuencia de un sonido es indicada por el lugar del órgano de Corti donde el disparo neuronal es más alto. Así, la teoría del lugar afirma que la frecuencia es indicada por las fibras que estén disparando.

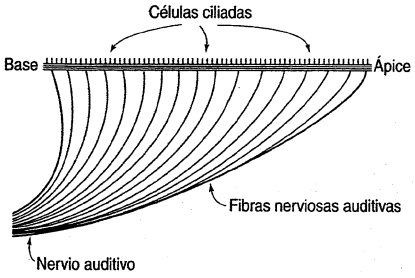


Figura 10.25
Representación de la división coclear donde se muestra cómo las fibras nerviosas que reciben señales de las células ciliadas a lo largo de la cóclea se combinan para formar el nervio auditivo. Note que cada célula ciliada contribuye con una o más fibras al nervio auditivo.

Békésy abordó el problema de la determinación del código para la frecuencia especificando la forma en que la membrana basilar vibra en respuesta a frecuencias diferentes. Békésy llevó a cabo lo anterior de dos maneras: 1) observó la vibración de la membrana basilar y 2) elaboró un modelo de la cóclea que incorporaba las propiedades físicas de esta membrana.

Para observar la vibración de la membrana basilar, Békésy perforó el oído de un cadáver humano, lo estimuló con un sonido y observó la vibración de la membrana mediante una luz que centelleaba rápidamente a fin de "congelar" el movimiento de ésta y un microscopio que le permitió ver los movimientos minúsculos (Békésy, 1960). Descubrió que el movimiento vibratorio de la membrana basilar es parecido al movimiento que se origina cuando se "chasquea" el cabo de una cuerda, por lo que una onda viajera la recorre. En la figura 10.26 se muestra el movimiento de **onda viajera** en la membrana basilar.

Békésy determinó la manera en que la membrana basilar vibra al analizar su estructura. Asimismo, registró dos hechos destacables: 1) la base de la membrana basilar (el extremo localizado junto al estribo) es tres o cuatro veces más estrecho que el ápice (el extremo que se encuentra al final de la cóclea, figura 10.27) y 2) la base de la membrana es unas 100 veces más rígida que el ápice. Con esta información, Békésy construyó modelos de la cóclea que revelaron que los cambios de presión en ella hacen que la membrana vibre en una onda viajera.

En la figura 10.28 se aprecia la onda viajera en tres momentos sucesivos. La línea horizontal representa la membrana basilar en reposo. La curva 1 muestra la posición de la membrana en un momento de su vibración, en tanto que las curvas 2 y 3 la muestran en dos instantes posteriores. Como la forma de la curva cambia en cada punto, usamos la **envolvente de la onda viajera** para describir el desplazamiento máximo que produce la onda en todos los puntos de la membrana. Este desplazamiento, que en la figura está indicado por la línea punteada, es importante porque nos indica las células ciliadas y las fibras nerviosas de la membrana basilar que resultarán más afectadas por la vibración de ésta. Como el grado de inclinación de los cilios depende de la cantidad de desplazamiento de la membrana, las células ciliadas localizadas cerca del lugar en el que la membrana basilar vibra más serán estimuladas con más fuerza, mientras que las fibras nerviosas asociadas con estas células dispararán, por ende, con mayor fuerza.

Las observaciones de Békésy (1960) sobre las vibraciones de la membrana basilar lo llevaron a concluir que la envolvente de su onda viajera posee dos propiedades importantes:

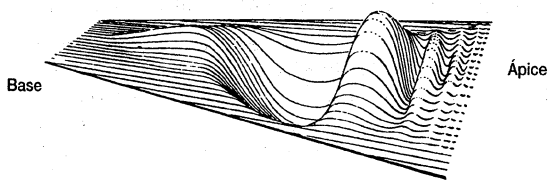


Figura 10.26
Vista en perspectiva del movimiento de una onda viajera en la membrana basilar. El dibujo muestra el aspecto de la membrana cuando la vibración se "congela" en el momento en que la onda se encuentra aproximadamente a $^2/_3$ de su trayectoria por la membrana. (Tomado de Tonndorf, 1960.)

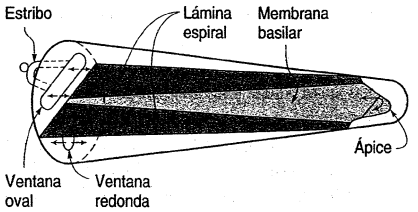


Figura 10.27
Diagrama en perspectiva de la cóclea desenrollada. Se puede apreciar cómo la membrana basilar se hace más ancha en el ápice. La lámina espiral es una estructura de soporte que origina la diferencia de anchura de la membrana entre el ápice y la base de la cóclea. (Tomado de Schubert, 1980.)

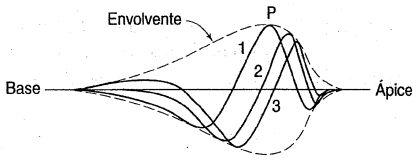


Figura 10.28
Vibración de la membrana basilar que muestra su posición en tres instantes, señalados por las líneas continuas, y la envolvente de la vibración, indicada por la línea punteada. La letra P señala el pico de la vibración de la membrana basilar. Las células ciliadas ubicadas en este sitio se estimulan al máximo por debido a la vibración de la membrana. (Adaptado de Békésy, 1960.)

1. La envolvente forma un pico en un punto de la membrana basilar. La envolvente de la figura 10.28 indica que la onda viajera desplaza más el punto P de la membrana basilar. Así, las células ciliadas junto a este punto enviarán señales más fuertes que las que se encuentran en otras partes de la membrana.
2. La posición del pico en la membrana basilar es una función de la frecuencia del sonido. En la figura 10.29, que muestra las envolventes de la vibración de estímulos que van de 25 a 1600 Hz, podemos ver que las frecuencias bajas originan una vibración máxima cerca del ápice. Las frecuencias elevadas hacen que menos membrana vibre y que la vibración máxima esté cerca de la base (una forma para recordar esta relación es imaginar que las ondas de frecuencia baja son más largas y llegan más lejos).

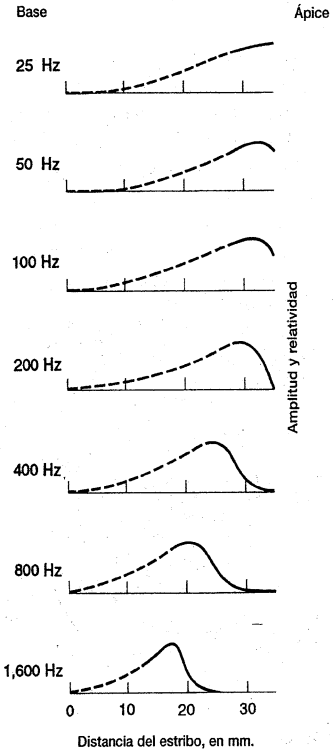


Figura 10.29
Envolvente de la vibración de la membrana basilar en frecuencias que van de 25 a 1600 Hz, según las mediciones de Békésy (1960). Note que las envolventes se basaron en mediciones de cócleas dañadas. En las cócleas sanas las envolventes tienen picos más agudos.

En cócleas sanas y con técnicas más sensibles que las utilizadas por Békésy, otros investigadores han observado también que la vibración de la membrana basilar depende de la frecuencia. Estas nuevas observaciones confirman que el lugar de la máxima vibración de la membrana basilar depende de la frecuencia y demuestran que el pico de vibración de cada una es todavía más acusado de lo que Békésy notó (Johnstone y Boyle, 1967; Khanna y Leonard, 1982; Narayan *et al.*, 1998). Examinemos ahora algunas pruebas fisiológicas de la codificación del lugar.

Pruebas fisiológicas de la codificación del lugar

La vinculación que Békésy estableció entre un lugar en la cóclea y la frecuencia del sonido se ha confirmado también a través de la medición de la respuesta eléctrica de la cóclea, así como la de las células ciliadas y las fibras nerviosas auditivas.

Mapas tonotópicos en la cóclea Las primeras pruebas electrofisiológicas sobre la codificación del lugar se obtuvieron al colocar electrodos de disco en varias partes a lo largo de la longitud de la cóclea y al medir la respuesta eléctrica a las frecuencias. El resultado es un **mapa tonotópico**, o sea, un mapa ordenado de las frecuencias a lo largo de la cóclea (Culler *et al.*, 1943). Este resultado, que se muestra en la figura 10.30, confirma la idea de que el ápice de la cóclea responde mejor a las frecuencias bajas y la base a las altas.

Sintonización de las células ciliadas y las fibras nerviosas auditivas Las pruebas electrofisiológicas más precisas sobre la codificación del lugar provienen de los registros, por medio de microelectrodos, de células ciliadas y fibras nerviosas aisladas. La medición del nivel en dB NPS necesaria para suscitar una respuesta pequeña a cada frecuencia arroja la llamada **curva de sintonización de frecuencia**. La curva de la figura 10.31 procede de una sola célula ciliada en

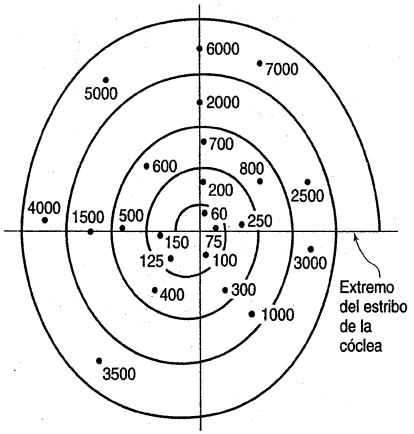


Figura 10.30
Mapa tonotópico de la cóclea. Los números indican la localización de la respuesta eléctrica máxima de cada frecuencia. Las frecuencias más bajas provocan una respuesta más grande cerca del ápice de la espiral, mientras que las frecuencias elevadas generan una mayor respuesta en la base de la cóclea, del lado del estribo. (Tomado de Culler *et al.*, 1943.)

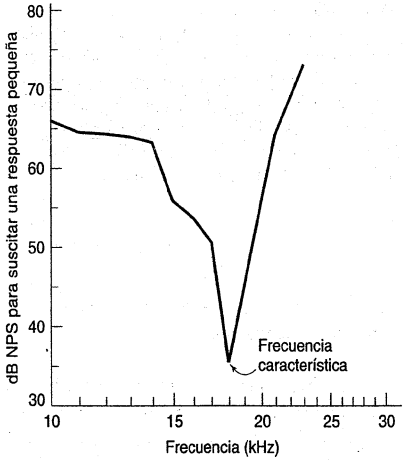


Figura 10.31
Curva de sintonización de una célula ciliada en la cóclea del conejillo de Indias. La célula es más sensible a los 18 000 Hz y sólo responde bien a un rango restringido de frecuencias por arriba y por debajo de la frecuencia antes mencionada. (Datos tomados de Russell y Sellick, 1977.)

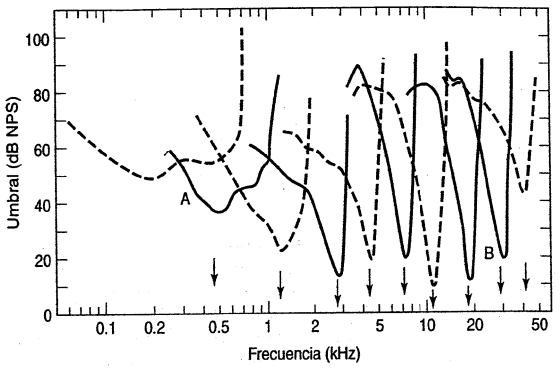


Figura 10.32
Curvas de sintonización de frecuencia de las fibras nerviosas auditivas del gato. Las flechas a lo largo del eje de la frecuencia indican la frecuencia característica de cada fibra. (Tomado de Palmer, 1987).

la cóclea de un conejillo de Indias localizada cerca de la base de la cóclea y que es más sensible a unos 18 000 Hz (Russell y Sellick, 1977). La **frecuencia característica** de la célula ciliada es aquella a la que es más sensible. La figura 10.32 muestra que las curvas de sintonización de las fibras nerviosas auditivas son similares a las de las células ciliadas.

Las pruebas fisiológicas dejan en claro que las frecuencias específicas se encuentran señaladas por la vibración de la membrana basilar en lugares determinados en la cóclea, lo que determina las fibras nerviosas de la cóclea que dispararán. Los resultados de experimentos psicofísicos confirman la idea de que las frecuencias están representadas por el disparo de fibras localizadas en lugares específicos de la cóclea.

Enmascaramiento psicofísico y codificación del lugar

Los resultados de experimentos que emplean una técnica psicofísica denominada **enmascaramiento auditivo** confirman la teoría del lugar. Su principio básico es que si un sonido es lo suficientemente intenso puede *enmascarar* o disminuir nuestra percepción de otro sonido que se presente al mismo tiempo.

En la figura 10.33 se muestra el método de un experimento de enmascaramiento. Primero, se determina el umbral de audición para todo el rango de frecuencias, es decir, se encuentra la intensidad mínima a la que apenas se escucha cada frecuencia (figura 10.33a). Luego, se presenta un estímulo de enmascaramiento en algún sitio de la escala de frecuencias y, mientras éste suena, se vuelven a determinar los umbrales de audición de todas las frecuencias (figura 10.33b).

En un experimento, J. P. Egan y H. W. Hake (1950) utilizaron un estímulo de enmascaramiento que contenía frecuencias que iban de los 365 a los 455 Hz. Cuando midieron los umbrales en presencia del ruido de enmascaramiento, observaron los resultados que se muestran en la figura 10.34, la cual indica el grado en que el ruido de enmascaramiento incrementó el umbral original de cada frecuencia. Observe que las frecuencias más afectadas son las cercanas a las frecuencias de enmascaramiento. Advierta también que la curva no es simétrica; es decir, el efecto de enmascaramiento se extiende más hacia las frecuencias altas que hacia las bajas.

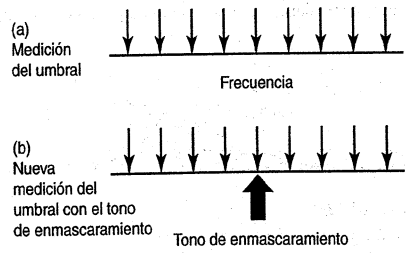


Figura 10.33
Método del experimento de enmascaramiento.
(a) Se determina el umbral del rango de frecuencias. Cada flecha indica una frecuencia cuyo umbral se mide.
(b) Se vuelve a determinar el umbral de las frecuencias (flechas delgadas) en presencia del estímulo de enmascaramiento (flecha gruesa).

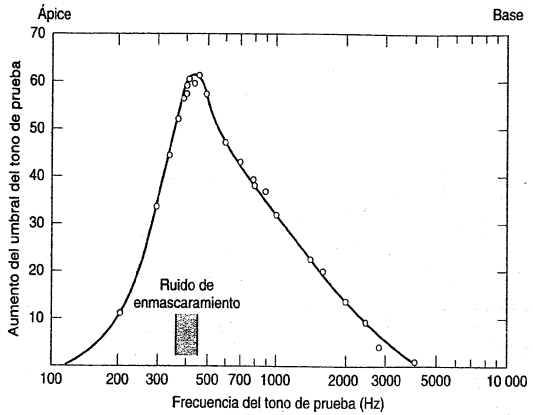


Figura 10.34
Resultados del experimento de enmascaramiento de Egan y Hake (1950). El umbral aumenta en las frecuencias más cercanas al ruido de enmascaramiento; además, su efecto se extiende más hacia las frecuencias elevadas.

Podemos relacionar este efecto asimétrico del tono de enmascaramiento con la vibración de la membrana basilar, como se muestra en la figura 10.35, la cual reproduce las pautas de vibración causadas por tonos de prueba de 200 y 800 Hz y por un tono de enmascaramiento de 400 Hz. Podemos apreciar cómo un tono de enmascaramiento de 400 Hz podría afectar los sonidos de 200 y 800 Hz si observamos que sus pautas de vibración se superponen. Advierta que la pauta del tono de 400 Hz, que aparece sombreada, se superpone casi por completo a la pauta del tono de 800 Hz de mayor frecuencia, pero no se superpone a la vibración máxima del tono de 200 Hz de menor frecuencia. Por lo tanto, cabe suponer que el tono de enmascaramiento tiene un efecto mayor en el sonido de 800 Hz y uno menor en el de 200, lo que precisamente sucede. Compare las alturas de la curva en la figura 10.34 a los 200 y los 800 Hz. Por consiguiente, la descripción de Békésy sobre la forma en que la membrana basilar vibra anticipa la función de enmascaramiento de la figura 10.34.

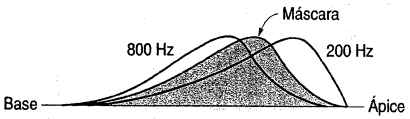


Figura 10.35
Pautas de vibración causadas por tonos de prueba de 200 y 800 Hz y de la máscara de 400 Hz, tomadas de las pautas de vibración de la membrana basilar de la figura 10.29. La pauta del tono de 400 Hz se emplea para enmascarar (área sombreada). Puesto que en realidad la máscara contiene una banda de frecuencias, la pauta real es más ancha de lo que se muestra aquí. De cualquier modo, es asimétrica y se superpone más a la vibración de 800 Hz que a la de 200.

La membrana basilar como analizador de frecuencia

Hemos visto que existen varias pruebas que sustentan la idea de que una frecuencia particular ocasiona una actividad máxima en un lugar específico a lo largo de la membrana basilar. A partir de la idea de que la frecuencia se representa a lo largo de la membrana basilar, los investigadores de la audición han propuesto que la cóclea opera de manera que estuviera conformada por un banco de filtros, cada uno de los cuales procesara una banda limitada de frecuencias.

A fin de visualizar este banco de filtros, regresemos a las curvas de sintonización neuronal de la figura 10.32. Cada una de ellas representa la banda de frecuencias que genera el disparo de las fibras nerviosas auditivas localizadas en diferentes lugares de la membrana basilar. Por ejemplo, la curva A corresponde a la fibra cercana al ápice de la membrana basilar de un gato que responde a frecuencias de alrededor de 300 a 900 Hz. La curva B corresponde a una fibra cercana a la base de la membrana basilar que responde a frecuencias de entre unos 20 000 a 30 000 Hz. Por ende, estas curvas representan las formas de los filtros auditivos tal y como son medidas por la respuesta de las fibras nerviosas auditivas. Podemos también realizar una medición perceptual de las formas de los filtros mediante la determinación de una función denominada **curva de sintonización psico-física**.

Curva de sintonización psicofísica En la figura 10.36 se muestra el procedimiento para determinar la curva de sintonización psicofísica. Presentamos un tono de prueba de 2 000 Hz de bajo nivel, es decir, de alrededor de 10 dB. Por tanto, sólo genera actividad en un pequeño lugar de la membrana basilar. Para determinar qué otras frecuencias pueden causar actividad en este lugar, presentamos tonos de enmascaramiento con frecuencias por debajo y por arriba de 2 000 Hz y determinamos el nivel de cada uno estos tonos de enmascaramiento que elimina la percepción del tono de prueba. La suposición que subyace a este procedimiento es que si el tono de enmascaramiento elimina la percepción del tono de prueba, debe estar casando actividad en la ubicación de la membrana basilar activada por este último tono.

Cuando medimos los niveles de los tonos de enmascaramiento necesarios para eliminar la percepción del tono de prueba, obtenemos la curva de sintonización psicofísica mostrada en la figura 10.37. Esta curva muestra que el tono de prueba de 2000 Hz es afectado por una banda restringida de frecuencias por encima y por debajo de los 2000 Hz. Esta curva proporciona una imagen de la banda de frecuencias relativamente estrecha que origina actividad en el lugar estimulado por el tono de 2000 Hz. La repetición de este procedimiento en tonos de prueba a lo largo del rango de audición arroja una serie de curvas de sintonización, como las que se muestran en la figura 10.38, así como una curva de audición.

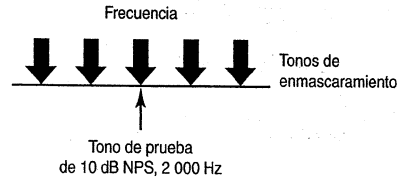


Figura 10.36
Procedimiento para medir la curva de sintonización psicofísica. Se presenta un tono de prueba de 10 dB NPS (flecha delgada) y luego una serie de tonos de enmascaramiento (flechas anchas) en cada frecuencia. La curva de sintonización psicofísica es la presión sonora de los tonos de enmascaramiento que se necesita para reducir la percepción del tono de prueba al umbral.

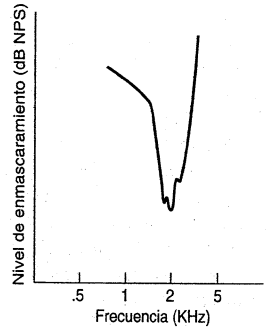


Figura 10.37
Curva de sintonización psicofísica. Ésta es una gráfica de los niveles de sonido del tono de enmascaramiento que se necesitan para enmascarar un tono de 2000 Hz en relación con la frecuencia del tono de enmascaramiento. La amplitud estrecha de la curva indica que sólo los tonos de enmascaramiento con frecuencias cercanas a los 2000 Hz pueden enmascarar el tono de prueba de 2000 Hz. Esta curva indica la banda de frecuencias que activan el lugar de la membrana basilar que es activado por el tono de prueba. (Datos de Vogten, 1974.)

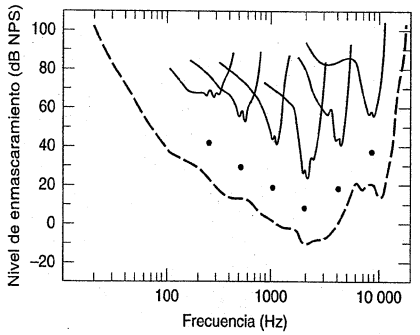


Figura 10.38
Curvas de sintonización psicofísica para una serie de frecuencias del tono de prueba (puntos). Note cómo las intensidades mínimas de enmascaramiento de las curvas igualan la forma de la curva de audición (línea punteada). (Basado en Vogten, 1974.)

Advierta que estas curvas de sintonización psicofísica, las cuales fueron determinadas midiendo la *percepción*, son muy parecidas a las curvas neuronales de la figura 10.32, las cuales fueron determinadas midiendo el *disparo de las fibras nerviosas auditivas*. El hecho de que las curvas neuronales sean muy similares a las curvas perceptuales sugiere que nuestra percepción de las frecuencias se basa en gran medida en la información contenida en el disparo de estas fibras nerviosas auditivas (Moore, 2001).

Además de sugerir que nuestra percepción de las frecuencias está determinada en buena medida por la información que está presente en las fibras nerviosas auditivas, estas curvas de sintonización neuronales y psicofísicas también revelan un aspecto muy importante acerca de la forma en que la membrana basilar responde a los tonos complejos.

Respuesta de la membrana basilar a los tonos complejos ¿Cómo responde la membrana basilar a los tonos complejos como el de la figura 10.7d? Sabemos que los tonos complejos están compuestos por una serie de frecuencias y que este tono particular consta de tres frecuencias, una de 440 Hz, otra de 880 Hz y una más de 1 320 Hz (figura 10.8). Debido a que distintos lugares a lo largo de la membrana basilar responden a bandas estrechas de frecuencias, parece razonable sugerir que cada uno de los componentes de un tono complejo puede activar un área diferente de la membrana. Si planteamos lo anterior con base en la noción de los filtros, podemos sugerir entonces que cada componente de un tono complejo activa el filtro que está sintonizado para responder a la frecuencia de tal componente.

La investigación que ha medido cómo responde la membrana basilar a los tonos complejos confirma estas ideas. Así, un tono complejo, como el de la figura 10.7d, causará la mayor actividad neuronal en las fibras nerviosas auditivas con frecuencias características de 440, 880 y 1320 Hz, como se muestra en la figura 10.39 (Hudspeth, 1989). Hemos visto que un tono complejo puede separarse en sus frecuencias individuales mediante la técnica del análisis de Fourier (figura 10.7). Vemos que al responder a los componentes individuales de un tono complejo, la membrana basilar realiza su propio análisis de Fourier sobre el

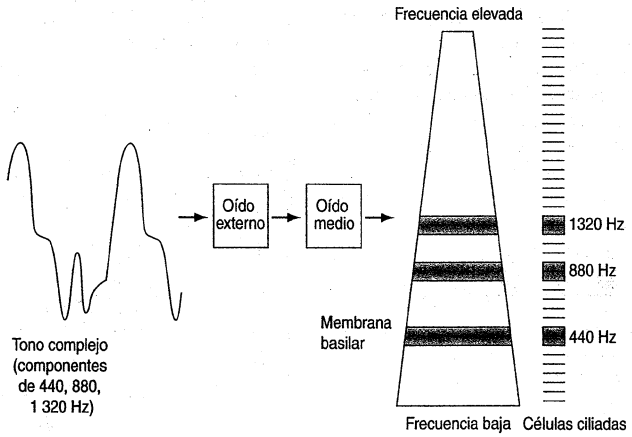


Figura 10.39
Se dice que la cóclea es un analizador de frecuencias porque separa los sonidos en sus frecuencias componentes y los convierte en distintas zonas de excitación a lo largo de su extensión. En este ejemplo, el tono complejo de la figura 10.7, compuesta por frecuencias de 440, 880 y 1320 Hz incide en el oído externo. Las áreas sombreadas de la membrana basilar representan los lugares de máxima vibración de los tres componentes del tono. Las células ciliadas sombreadas indican aquellas que se activarán más en respuesta al sonido.

tono. Por ende, podemos considerar a la cóclea como una especie de analizador de frecuencias que descompone un tono complejo en sus armónicos y responde a cada uno de ellos.

¿Por qué son tan estrechas las curvas de sintonización?

Al medir las curvas de sintonización neuronal de la figura 10.32, los investigadores se enfrentaron a un enigma: el patrón de vibración de la membrana basilar que fue medida en animales vivos correspondía a estas curvas estrechas de sintonización, pero los patrones de vibración de la membrana basilar que fueron medidos en animales muertos o en cócleas aisladas eran mucho más anchos que estas curvas de sintonización. Algo generaba el patrón estrecho de vibración en los animales vivos pero, ¿qué?

La respuesta a esta pregunta parece ser que en los animales vivos las células ciliadas externas responden al sonido con movimiento, y que este movimiento afecta la vibración de la membrana basilar. Este movimiento, denominado respuesta móvil, es una ligera inclinación y un cambio de longitud. Una propiedad importante de esta respuesta es que se encuentra sintonizada con la frecuencia. Así, los sonidos de frecuencia alta generan respuestas móviles en las células ciliadas externas cercanas a la base de la membrana basilar, mientras que los sonidos de baja frecuencia generan respuestas móviles en las células externas cercanas al ápice de la membrana basilar (Brownell *et al.*, 1985; Dallos, 1996; Patuzzi, 1996; Zenner, 1986). Al parecer, la respuesta móvil hace que las células ciliadas externas empujen la membrana basilar, como se muestra en la figura 10.40, lo que amplifica el movimiento de la membrana basilar y agudiza su respuesta a frecuencias específicas.

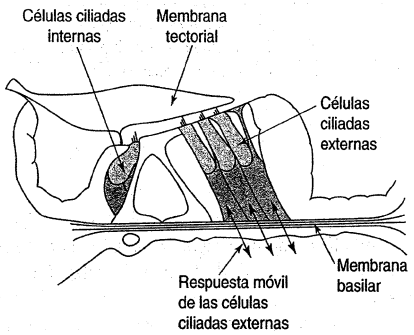


Figura 10.40
Sección transversal del órgano de Corti que muestra las células ciliadas externas a la derecha. Las flechas en la base de las células ciliadas externas indican la forma en que el movimiento de las células ciliadas (la respuesta móvil) ejerce presión sobre la membrana basilar. Como la respuesta móvil está sintonizada con la frecuencia, al empujar la membrana basilar agudiza la respuesta de ésta a frecuencias específicas.

El descubrimiento de que la destrucción de células ciliadas externas disminuye en gran medida la respuesta de las células ciliadas internas respalda la idea de que el movimiento de las células ciliadas externas amplifica la vibración de la membrana basilar (Dallos, 1996; Ryan y Dallos, 1975). De modo que las células ciliadas externas y la membrana basilar funcionan juntas para generar, en determinado lugar de la cóclea, una vibración máxima para cada frecuencia. Dicha vibración se traduce en el disparo de las células ciliadas internas. La figura 10.41 resume la forma en que las células ciliadas internas y externas y la membrana basilar operan juntas para lograrlo.

Otra forma de señalar la frecuencia: El ritmo del disparo neuronal

Hemos visto que la frecuencia de un estímulo sonoro está representada por el disparo de células ciliadas que se localizan en lugares específicos de la membrana basilar. Sin embargo, la frecuencia del estímulo sonoro puede también estar representada en el ritmo del disparo neuronal. Cuando observamos el modo de disparo de una fibra nerviosa auditiva ante una frecuencia particular, vemos que lo hace en ráfagas y que el ritmo de éstas corresponde a la frecuencia del estímulo sonoro. La forma en que esto opera se ilustra en la figura 10.42, la cual muestra los cambios de presión de un tono puro y el disparo de tres fibras nerviosas auditivas.

Podemos ver que cada una de las fibras dispara dentro o cerca del pico de la onda sinusoidal. Esta propiedad de disparar dentro o cerca del pico del estímulo se denomina cierre de fase y cuando grupos grandes de fibras están en cierre de fase a un estímulo, crean un patrón de disparo como el que se muestra en la figura 10.43. El grupo de fibras dispara en ráfagas separadas por intervalos de silencio, y el ritmo de las

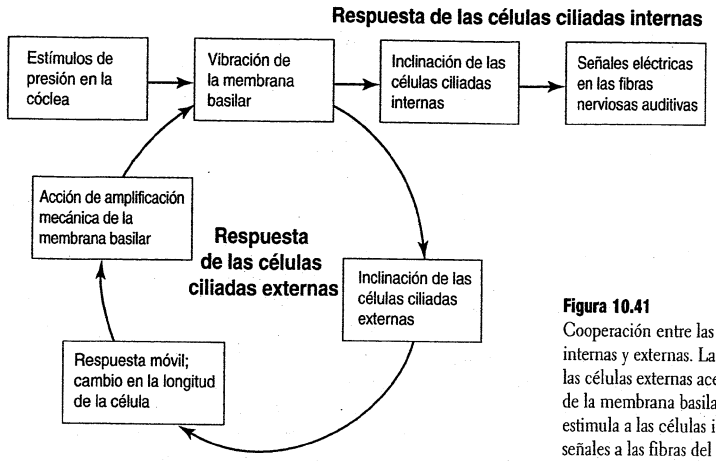


Figura 10.41
Cooperación entre las células ciliadas internas y externas. La respuesta móvil de las células externas acentúa la vibración de la membrana basilar. Esta vibración estimula a las células internas, que envían señales a las fibras del nervio auditivo.

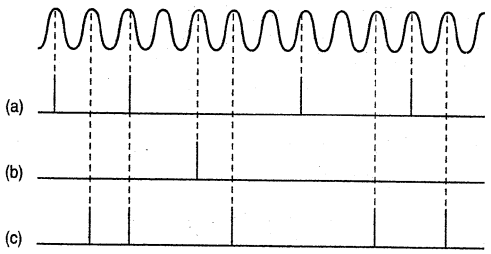


Figura 10.42
Respuesta de tres fibras nerviosas (a, b y c) que están en cierre de fase al estímulo. Observe que las fibras no se activan con cada ciclo del estímulo, sino que sólo disparan cuando el estímulo está dentro o cerca del pico.

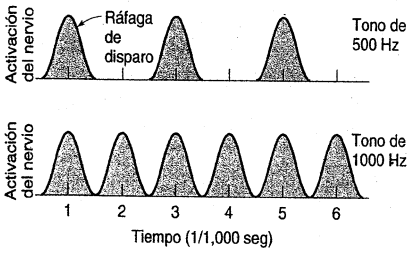


Figura 10.43
El cierre de fase ocasiona que una gran cantidad de fibras nerviosas dispare en ráfagas. Las frecuencias más elevadas causan las ráfagas más rápidas.

mismas depende de la frecuencia del estímulo. Así, la tasa de ráfagas de un grupo de fibras proporciona información acerca de la frecuencia del estímulo sonoro.

A partir de la investigación que hemos descrito hasta ahora, podemos concluir que la frecuencia se codifica en la cóclea y en el nervio auditivo con base en aquellas fibras que están disparando (teoría del lugar) y en el ritmo de los impulsos nerviosos en las fibras nerviosas auditivas (cierre de fase). Esta información sobre la frecuencia, contenida en las fibras nerviosas auditivas, se transmite luego a través de la serie de estructuras de la figura 10.24 y llega poco a poco a la corteza, la cual es responsable de nuestra percepción del sonido.

TABLA SINÓPTICA 10.2

Sistema auditivo

El sistema auditivo consta del oído externo, el oído medio y el oído interno. La función del oído externo y del oído medio es amplificar y transmitir el estímulo sonoro al oído interno. El oído interno contiene el órgano de Corti, la membrana basilar y las células ciliadas. Los cambios de presión transmitidos al oído interno inclinan las células ciliadas, lo que genera señales eléctricas en el nervio auditivo que luego viajan por el núcleo de la oliva superior, el colículo inferior y el núcleo geniculado medial en el tálamo para llegar a la corteza auditiva.

Análisis de frecuencia

El sistema auditivo realiza un análisis de frecuencia del estímulo creando una vibración máxima de la membrana basilar y, por ende, un disparo máximo de las células ciliadas en un lugar específico a lo largo de la membrana en frecuencias particulares. La teoría de la onda viajera de Békésy describe cómo la vibración de la membrana basilar depende de la frecuencia.

Evidencia fisiológica para la codificación del lugar

Los mapas tonotópicos de la cóclea y las curvas estrechas de sintonización de las células ciliadas y las fibras nerviosas auditivas apoyan la noción de codificación del lugar de la frecuencia propuesta por Békésy.

Enmascaramiento psicofísico y codificación del lugar

La medición del efecto de los tonos de enmascaramiento en la audición ha producido funciones del enmascaramiento que bien pueden originarse a partir de la codificación del lugar de la frecuencia.

La membrana basilar como analizador de frecuencia

La cóclea opera como si contara con un banco de filtros, cada uno de los cuales procesara una banda estrecha de frecuencias. Las curvas de sintonización neuronal y las curvas de sintonización psicofísica indican las formas de estos filtros. La cóclea separa los sonidos complejos en sus frecuencias componentes, de modo que diferentes componentes activan lugares distintos de la membrana basilar.

Las células ciliadas externas agudizan la respuesta de la membrana basilar

Las células ciliadas externas son las células ciliadas más numerosas; sin embargo, no envían una respuesta eléctrica grande al nervio auditivo. La función de las células ciliadas externas parece ser la de agudizar la vibración de la membrana basilar por medio de una respuesta móvil que empuja y tira de la membrana basilar.

Ritmo del disparo

El ritmo del disparo neuronal también puede señalar la frecuencia por medio de un mecanismo llamado cierre de fase.

Análisis de frecuencia en la corteza

En la figura 10.24 seguimos la señal auditiva desde la cóclea hacia el **área receptora auditiva primaria** en el lóbulo temporal de la corteza, también llamada A1. Después de que las señales llegan a A1, viajan por otras áreas de la corteza. Esto es similar a lo que sucede en el sistema visual, en el que las señales llegan a la corteza estriada, o V1, en el lóbulo occipital y luego viajan a diferentes áreas de la corteza extraestriada.

El mapa de las trayectorias exactas que las señales del área A1 recorren está siendo todavía elaborado. Investigaciones recientes con monos indican que el procesamiento cortical empieza en un **área central**, la cual incluye la corteza auditiva primaria (A1) y algunas áreas cercanas. Las señales viajan luego a un área que rodea al centro, llamada **corteza auditiva secundaria**, y luego a la **corteza de asociación auditiva** (Kaas, Hackett y Tramo, 1999; Rauschecker, 1997, 1998) (figura 10.44). En nuestro análisis distinguiremos entre la **corteza auditiva primaria** (área central) y la **corteza auditiva no primaria** (secundaria y áreas de asociación).

Procesamiento de tonos simples

Así como los tonos puros están dispuestos en un mapa tonotópico en la cóclea, donde los tonos de frecuencia baja estimulan el ápice de la cóclea y los tonos de frecuencia alta estimulan la base, también las respuestas a los tonos puros están dispuestas en un mapa tonotópico en la corteza auditiva primaria, como se mues-

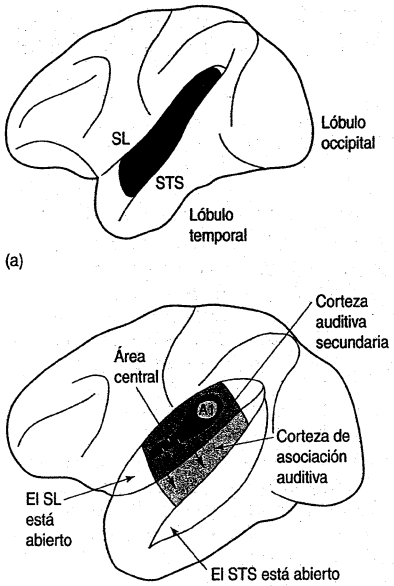


Figura 10.44
(a) Cerebro del mono que muestra la localización de la corteza auditiva en el lóbulo temporal, entre el surco lateral (SL) y el surco temporal superior (STS). (b) El surco lateral y el surco temporal superior están abiertos para exponer la parte de la corteza auditiva que no es visible desde la superficie. Las tres divisiones de la corteza auditiva ahora pueden verse. Estas divisiones son el área central, que contiene al área receptora auditiva primaria A1; la corteza auditiva secundaria, y la corteza de asociación auditiva. Las señales son recibidas en el área central, se transmiten al área secundaria, y luego al área de asociación, como lo indican las flechas. Las señales de las áreas secundaria y de asociación se transmiten a otras áreas en los lóbulos temporal y frontal. (Adaptado de Kaas, Hacket y Tramo, 1999).

tra en la figura 10.45. Este mapa tonotópico muestra que las neuronas que responden mejor a las frecuencias bajas se localizan a la izquierda y que las neuronas que responden mejor a las elevadas se localizan a la derecha (Reale e Imig, 1980; Schreiner y Mendelson, 1990).

Además del mapa de la superficie de la figura 10.45, también hay una disposición de **columnas** similar a la que se observa en el sistema visual. Todas las neuronas registradas a lo largo de la trayectoria de un electrodo perpendicular a la superficie de la corteza tienen la misma frecuencia característica (Abeles y Goldstein, 1970). Se ha encontrado este tipo de mapa tonotópico en las neuronas que se encuentran a lo largo de la vía que va de la cóclea a la corteza.

Aunque el mapa tonotópico persiste a lo largo de todo el camino que va de la cóclea a la corteza, mucha de la información del ritmo proporcionada por el cierre de fase de las fibras nerviosas auditivas se pierde para el momento en que la señal llega a la corteza. Mientras las fibras nerviosas auditivas se cierran en fase con frecuencias superiores a los 5000 Hz, las neuronas de la corteza muestran cierre de fase sólo a alrededor de los 500 Hz (Ribaupierre, 1997). La información del ritmo, por ende, sólo desempeña una función menor en la codificación de la frecuencia en la corteza, pero proporciona información sobre la frecuencia a los núcleos que se encuentran primero en las vías auditivas.

Procesamiento de estímulos sonoros complejos

Para terminar el capítulo retomaremos los tonos complejos. Hemos visto que la cóclea separa los tonos musicales complejos en sus armónicos. A continuación veremos los resultados de algunas observaciones psicofísicas que sugieren que la corteza probablemente analiza estos armónicos para crear nuestra percepción del tono.

Tonos musicales: periodicidad del tono Recuerde que la altura de un tono musical se asocia con su frecuencia fundamental. Así, el tono de la figura 10.46a, con una frecuencia fundamental de 400 Hz, suena más grave que el de la figura 10.46b, cuya fundamental es de 800 Hz. A partir de esta correspondencia entre la frecuencia fundamental y el tono podríamos concluir que nuestra percepción del tono está determinada por su frecuencia fundamental. Sin embargo, esto no es lo que sucede ya que, cuando eliminamos la frecuencia fundamental del tono de 400 Hz y dejamos los armónicos de 800, 1 200 y 1 600 Hz, como en la figura 10.46c, el timbre del tono cambia ligeramente pero no modifica la altura. El hecho de que la

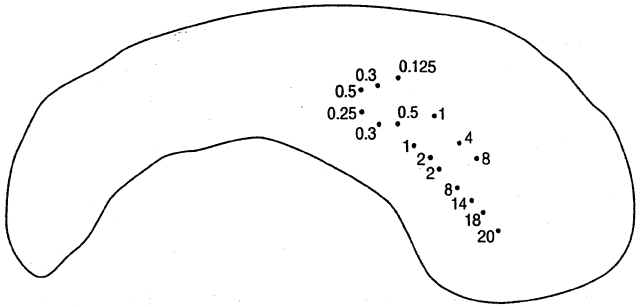


Figura 10.45
Bosquejo del área central de la corteza auditiva del mono que muestra el mapa tonotópico del área receptora auditiva primaria, A1, que se localiza dentro del núcleo. Los números representan las frecuencias características (FC) de las neuronas en miles de Hz. Note que las FC van de 250 Hz a la izquierda a 20 000 Hz a la derecha. (Adaptado de Kosaki *et al.*, 1997).

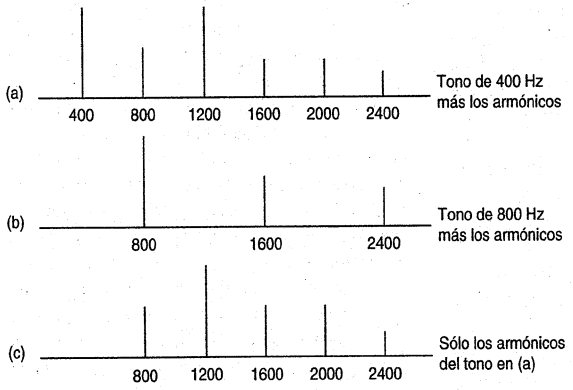


Figura 10.46
Espectro de Fourier de (a) un tono de 400 Hz más sus armónicos, (b) un tono de 800 Hz más sus armónicos, y (c) el tono de 400 Hz en (a) sin la fundamental de 400 Hz.

altura no cambie cuando se elimina la fundamental se denomina **efecto de la fundamental faltante**. La altura que percibimos cuando eliminamos la frecuencia fundamental o alguno de los armónicos se denomina **periodicidad del tono**.

El fenómeno de la periodicidad del tono significa que la percepción de la altura de los tonos complejos no puede ser explicada sólo mediante la posición del pico en el patrón de vibración causado por el componente fundamental del tono. Así que, como podrá notar, los estímulos sonoros en las figuras 10.46a y 10.46c tienen la misma altura, aunque ocasionan diferentes patrones de vibración en la membrana basilar. Esto significa que nuestra percepción de la altura tonal debe estar determinada no sólo por la actividad en la cóclea sino por la forma en que el cerebro analiza la información que se origina en ella.

Una prueba de que la percepción del tono está determinada por el procesamiento posterior a la cóclea es el descubrimiento de que la periodicidad del

tono se percibe aun cuando a cada oído se le presenta un tono distinto. Por ejemplo, si se le presenta un sonido de 400 Hz al oído izquierdo y uno de 500 Hz al derecho, el resultado será una percepción del tono que corresponde a 100 Hz (véase Houtsma y Goldstein, 1972) (recuerde que como los armónicos siempre son múltiplos de la frecuencia fundamental, la *diferencia* entre dos armónicos contiguos corresponde a la frecuencia fundamental, por lo que, en este ejemplo, la frecuencia fundamental asociada con estos dos tonos sería de 100 Hz).

El hecho de que la periodicidad del tono se perciba cuando los sonidos se presentan por separado a los oídos significa que la percepción de la altura tonal debe determinarse en algún sitio del sistema auditivo en el que las señales de ambos oídos se combinan. El núcleo de la oliva superior es el primer lugar en el que esto ocurre (véase la figura 10.24).

Otra prueba de que la altura del tono se determina en los niveles centrales proviene del descubrimiento de que los pacientes con daños en cierta zona de la corteza auditiva del hemisferio derecho no son capaces de escuchar la periodicidad del tono (Zatorre, 1988). Estos datos, además de otros, han llevado a postular que la percepción de la altura de los tonos complejos es el resultado de un **procesador central del tono**, es decir, de un mecanismo central que analiza el *patrón* de los armónicos y escoge la frecuencia fundamental que es más probable que forme parte del patrón (para detalles de varios modelos del procesador central, véase Evans, 1978; Getty y Howard, 1981; Goldstein, 1978; Meddis y Hewitt, 1991; Srulovicz y Goldstein, 1983; Wightman, 1973).

El fenómeno de la periodicidad del tono no sólo proporciona datos relevantes sobre la operación del sistema auditivo, sino que también conlleva varias implicaciones prácticas. Por ejemplo, pensemos en lo que ocurre cuando escuchamos música en un aparato de radio sencillo que no puede reproducir las frecuencias inferiores a 300 Hz. Si la música tiene algún sonido con una fundamental de 100 Hz, el aparato no puede reproducirla, así como tampoco el segundo armónico de 200 Hz. Aunque emita el tercer armónico (300 Hz) y los sucesivos (400, 500, 600, etc.), la periodicidad hace su aparición y permite que percibamos un tono equivalente al de un sonido de 100 Hz. Del mismo modo, aunque el teléfono no reproduce la frecuencia fundamental de la voz humana, en general podemos identificar a las personas que oímos (Truax, 1984).

La periodicidad del tono también ha servido para superar el siguiente problema en la construcción de los cañones de los órganos: digamos que un constructor quiere tener un tono que corresponda a un sonido de 55 Hz; sin embargo, el cañón más largo de que puede echar mano mide apenas metro y medio de largo, longitud que genera un tono con una frecuencia fundamental de 110 Hz. Para un tono de 55 Hz, necesitaría un cañón mucho más largo. La solución sería tomar el cañón de metro y medio con su fundamental de 110 Hz, y otro de un metro de largo con una fundamental de 165 Hz. Puesto que 110 y 165 Hz dan el segundo y el tercer armónicos de un tono de 55 Hz ($55 \times 2 = 110$; $55 \times 3 = 165$), al sonar juntos ambos cañones producirán un sonido con un tono correspondiente a 55 Hz (Dowling y Harwood, 1986).

Sonidos ambientales Entre los sonidos más importantes del ambiente se encuentran los que se utilizan para la comunicación. Esto incluye el habla de los seres humanos y varios "llamados" de los monos y otros animales. Estos estímulos son muy complicados porque involucran un gran número de frecuencias que ocurren de manera simultánea y se unen entre sí en una secuencia particular. Aunque estamos lejos de entender el procesamiento neuronal involucrado en el análisis de estos estímulos complejos, parece que este procesamiento ocurre en las áreas no primarias de la corteza auditiva. Por ejemplo, se han encontrado neuronas en la corteza auditiva no primaria que responden mal a los estímulos de tonos puros en tanto que responden con energía a los ruidos que presentan muchas frecuencias (Rauschecker, Tian y Hauser, 1995) (figura 10.47). Algunas neuronas de esta área responden bien a las grabaciones de llamados de monos rhesus. Este resultado es de particular interés porque estas *neuronas* que responden a los *llamados de los monos* se encuentran en un área de su corteza análoga al área humana que se ocupa del habla. Este descubrimiento plantea la posibilidad de que en el sistema auditivo humano haya neuronas que respondan a sonidos específicos del habla.

Aunque no sabemos si existen neuronas en la corteza auditiva humana que respondan a sonidos específicos del habla, sabemos que ciertas áreas específicas de la corteza auditiva no primaria son activadas

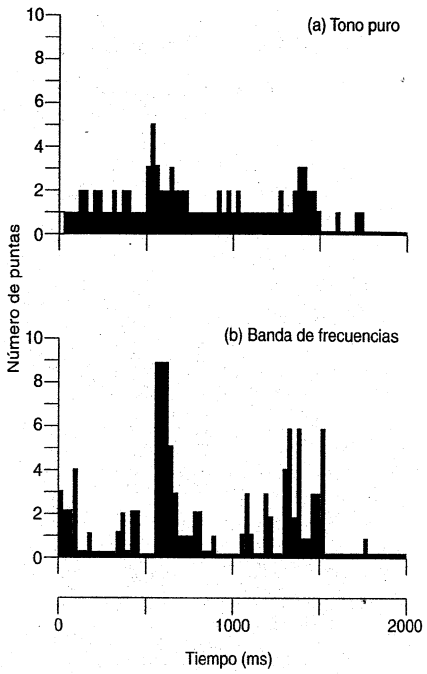


Figura 10.47
Respuesta de una neurona en la corteza del mono que (a) responde mal a un tono puro, pero (b) responde bien a un ruido que contiene muchas frecuencias. (Adaptado de Reschecker *et al.*, 1995.)

por secuencias de tonos. Albert Zatorre, Alan Evans y Ernst Meyer (1994) identificaron estas áreas con un aparato de tomografía por emisión de positrones (TEP) que medía la actividad cerebral de personas que escuchaban melodías simples de ocho notas provenientes del teclado de un sintetizador. Descubrieron que cuando la gente tenía que decidir si la última nota era más aguda o más grave que la primera, se activaban otras regiones. Esta tarea, la cual exige retener en la memoria el tono de la primera nota hasta que se escuche la última, exige un procesamiento auditivo de nivel superior. Estas pruebas sustentan la idea de que el procesamiento de nivel superior ocurre fuera de las áreas receptoras auditivas responsables de nuestra percepción de los estímulos acústicos complejos.

PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

La estimulación cambia la corteza auditiva

En los capítulos anteriores vimos que existe una amplia evidencia de que los tipos de estímulos a los que responden las neuronas son moldeados por los estímulos que el animal experimenta. Los trabajos recientes de Rainer Klinke y sus colaboradores (1999) han demostrado una relación entre la cantidad de estimulación que la corteza recibe y el funcionamiento de esta última. Para ello, usaron gatitos sordos porque su órgano de Corti se había degenerado poco tiempo después de su nacimiento debido a un defecto genético. Debido a ello, ningún impulso nervioso alcanzaba la corteza auditiva de estos animales.

El propósito de los experimentos de Klinke consistía en ver cómo el hecho de proporcionar estimulación a la corteza auditiva podría afectar su funcionamiento en comparación con animales parecidos cuya corteza auditiva no hubiera recibido estimulación alguna. Klinke y sus colaboradores proporcionaron esta estimulación implantando un electrodo estimulador en el nervio auditivo de los gatitos, el cual permanecía aún intacto. Este electrodo fue adherido a un micrófono que recogía estímulos sonoros del ambiente y hacía que el electrodo disparara y estimulara el nervio auditivo.

En la parte conductual del experimento, Klinke presentó un tono para señalar la presencia de bolitas de comida. En un lapso de una a tres semanas, los gatitos respondían al tono y dejaban de hacer lo que estuvieran haciendo para recibir las bolitas de comida. La figura 10.48 muestra una secuencia de video en la que se le presenta un tono al gatito mientras está comiendo. Al escucharlo, el gato deja lo que está comiendo para recoger las bolitas de comida que parecen mucho más apetecibles.

Los experimentos conductuales demostraron que el electrodo permitía oír a los gatitos. No obstante, lo particularmente sobresaliente de este experimento es que, a medida que progresaba el entrenamiento, la respuesta eléctrica de la corteza auditiva del gato se incrementaba de manera significativa. No sólo se desarrollaron respuestas de latencia larga, lo que indicaba un procesamiento de alto nivel, sino que el tamaño del área auditiva aumentó volviéndose siete veces mayor que el área auditiva de los animales de control a los que se les implantaron electrodos que nunca se activaron. La diferencia entre la respuesta cortical de los animales experimentales y de control demuestra que, sin estimulación, la corteza auditiva no se desarrolla, por lo que el desarrollo tiene lugar con estimulación.

Otros experimentos con animales normales han demostrado también una relación entre la estimulación cortical y la respuesta de la corteza. Por ejemplo, se entrenó a monos lechuza para que discriminaran entre dos frecuencias cercanas a 2500 Hz. Una vez que el entrenamiento mejoró la ha-

(continúa)

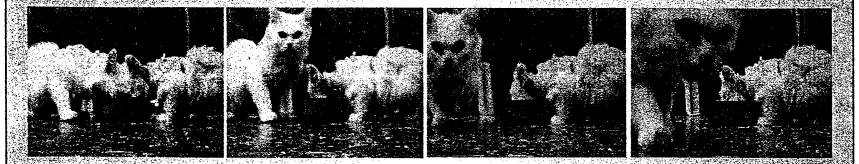


Figura 10.48
Secuencia de video que muestra a un gato al que se le implantaron electrodos estimuladores en el nervio auditivo. Se encuentra comiendo a la izquierda y luego responde a un tono que activó al electrodo estimulador. (Tomado de Klinke *et al.*, 1999.)

La plasticidad de la percepción *(continuación)*

bilidad de los monos para identificar la diferencia entre las frecuencias, se determinó un mapa tonotópico de la corteza auditiva primaria (A1) (Recanzone *et al.*, 1993). Los resultados, mostrados en la figura 10.49, indican que, en comparación con un mono que no había recibido entrenamiento discriminativo (figura 10.49a), el mono entrenado (figura 10.49b) presentaba un espacio mucho mayor dedicado a las neuronas que responden mejor a los 2500 Hz. Así, los experimentos con gatitos demuestran que la estimulación de la corteza auditiva ocasiona el incremento del tamaño y la respuesta general del área auditiva, mientras que los experimentos con los monos muestran que el entrenamiento en una tarea específica puede producir cambios en el disparo de las neuronas individuales.

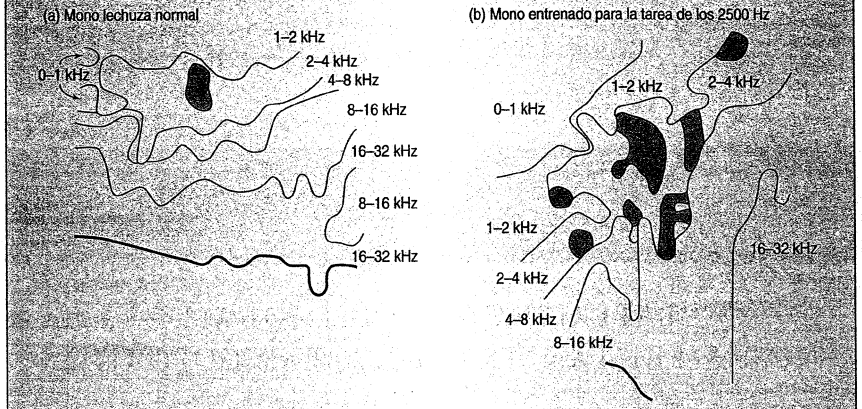


Figura 10.49
(a) Mapa tonotópico del área receptora auditiva primaria del mono lechuza (A1) donde se muestran áreas que contienen neuronas con las frecuencias características indicadas. El área gris contiene neuronas con FC = 2500 Hz. (b) Mapa tonotópico de un mono lechuza que fue entrenado para discriminar entre frecuencias cercanas a 2500 Hz. Las áreas grises indican que existe una expansión del área que contiene neuronas con FC = 2 500 Hz.

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

Los músicos tienen áreas auditivas más grandes

La imagenología cerebral ha demostrado ser de gran utilidad para estudiar cómo la experiencia puede incidir en el sistema auditivo. Christo Pantev y sus colaboradores (1998) demostraron que el entrenamiento musical agranda el área de la corteza auditiva que responde a los tonos suaves (pianos). Para ello, midieron las respuestas corticales hacia los tonos suaves de músicos que habían tocado sus instrumentos de los 12 a los 28 años y midieron también las respuestas de personas que nunca habían tocado un instrumento. Los resultados indicaron que un 25 por ciento más de corteza se activa en los músicos en comparación con las otras personas. Otros estudios han demostrado también que el área cortical dedicada a los dedos de la mano izquierda es más grande en los músicos que tocan con gran destreza instrumentos de cuerda que en los sujetos que no tocan este tipo de instrumentos (Elbert *et al.*, 1996).

ENTRE SENTIDOS

EXPERIENCIA MULTIMODAL: NOTAS BRILLANTES Y PALABRAS COLORIDAS

> Cuando se le presentó un sonido de 2000 ciclos por segundo con una amplitud de 113 decibeles, S dijo: "Parecen fuegos artificiales teñidos de un matiz entre rosa y rojo. La franja de color se siente áspera y desagradable y tiene un sabor feo como el de verduras en conserva". (Luria, 1968, p. 46.)

El sujeto S, cuya reacción se anota arriba, describe su experiencia de **sinestesia**, es decir, de estimulación de una modalidad que conduce a la sensación perceptual de otra. El fenómeno es raro —ocurre en menos de uno por ciento de la población— pero ha sido referido en cientos de informes publicados desde el siglo XVIII (Marks, 1974).

El hecho de ver una luz de colores en respuesta a un estímulo sonoro nos parece extraño y peculiar, pero cuando Lawrence Marks (1975) revisó varias historias de experiencias sinestésicas concluyó que muchas de las asociaciones entre sonidos y colores son sistemáticas y constantes entre las personas. Las asociaciones más fuertes que se señalan son entre las vocales y los colores: la vocal *a* produce sensaciones de azul y rojo; la *e*, de amarillo y blanco; la *i*, de amarillo y blanco; la *o*, de amarillo, rojo y negro, y la *u*, de azul o negro.

¿Cuál es el mecanismo de estas experiencias multimodales? E. Paulesu y sus colaboradores (1995) trataron la pregunta desde el punto de vista fisiológico midiendo con el aparato de tomografía por emisión de positrones (TEP) la actividad cerebral de seis mujeres con sinestesia de colores y palabras. Cuando presentaron tonos puros a sus sujetos, observaron únicamente la activación de las áreas auditivas, en concordancia con el hecho de que estas mujeres no experimentaban sinestesias con los sonidos. Sin embargo, cuando se les presentaron palabras, tuvieron sensaciones visuales y la activación cerebral ocurrió en el área del lenguaje y en varias áreas visuales de orden superior. Con base en estos resultados, Paulesu concluyó que las sinestesias de colores y palabras son resultado de la acción recíproca de las áreas cerebrales del lenguaje y la visión.

Si pensamos en la sinestesia como las acciones recíprocas entre las áreas cerebrales, el fenómeno guarda una semejanza con muchas de las percepciones que hemos descrito en este libro, en las que estas relaciones mutuas son parte normal del proceso de percepción. De hecho, incluso las personas sin sinestesia establecen asociaciones entre sensaciones de modalidades diferentes. Esto se ha demostrado con una técnica denominada igualación multimodal, en la que se le presenta al sujeto un estímulo de una modalidad y se le pide que lo haga coincidir con un estímulo de otra. Cuando Marks (1974) presentó a sus sujetos cuadrados de papel que iban del color blanco al negro y les pidió que indicaran el sonido que les correspondía, descubrió que asociaban los cuadrados claros con los sonidos agudos (figura 10.50). Y cuando les pidió que calificaran la brillantez y el tono de palabras como "azul" y "rojo", descubrió que calificaban al rojo, al blanco y al amarillo como más luminosos y agudos, en tanto que al café y al negro los calificaban como menos brillantes y más graves (figura 10.51).

Así pues, si bien la gente con sinestesia experimenta sonidos coloridos, quienes no la padecen también relacionan colores, sonidos y brillantez. Los sentidos están separados de muchas maneras, pero también comparten aspectos comunes en la experiencia.

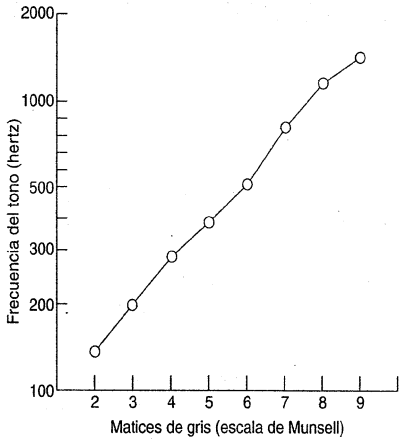


Figura 10.50
Promedio de los resultados de un grupo de sujetos que hicieron corresponder las frecuencias sonoras (en hertz) y los matices de gris (escala de Munsell). Las cifras de Munsell más elevadas son las sombras más claras de gris. (Tomado de Marks, 1974.)

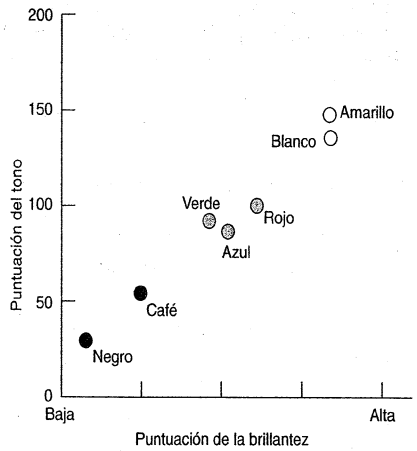


Figura 10.51
Promedio de los resultados de un grupo de sujetos que calificaron la brillantez y el tono de los colores. Los colores oscuros, como el negro y el café, recibieron puntuaciones menores de tono y brillantez. Las puntuaciones mayores fueron para los colores claros, como el amarillo y el blanco. (Adaptado de Marks, 1974.)

TABLA SINÓPTICA 10.3

La corteza auditiva

La corteza auditiva consta de una secuencia de áreas: la central, que contiene el área receptora auditiva primaria (A1), la corteza auditiva secundaria y la corteza de asociación auditiva. En aras de la simplicidad, distinguimos sólo entre la corteza auditiva primaria (central) y la corteza auditiva no primaria (secundaria y de asociación).

Codificación de la frecuencia en la corteza auditiva

Existe un mapa tonotópico de la corteza auditiva primaria, así que las frecuencias específicas causan activación en lugares particulares de la corteza. La información del cierre de fase por encima de 500 Hz se pierde para el momento en que las señales auditivas llegan a la corteza. El efecto de la fundamental faltante sugiere que la altura de los tonos complejos es resultado de un análisis a nivel de la corteza.

Plasticidad: la estimulación cambia la corteza

Si la corteza de un gatito que no tiene órgano de Corti recibe estimulación mediante la presentación de descargas al nervio auditivo, la respuesta cortical se hace más grande con el incremento de experiencia. La falta de estimulación da por resultado una respuesta cortical pobre. El entrenamiento de monos a tal fin que puedan discriminar entre las frecuencias genera un agrandamiento del área de la corteza que responde a estas frecuencias.

Exploración del cerebro: los músicos tienen áreas auditivas más grandes

La respuesta de la corteza auditiva a los tonos suaves es mayor en los músicos que en quienes no lo son.

Entre sentidos: sinestesia

La sinestesia es la situación en la que la estimulación de una modalidad (como el sonido) causa una experiencia perceptual en otra modalidad (como la visión). Al parecer es causada por la excitación de las áreas cerebrales de los dos sentidos. La experiencia multimodal ocurre también en personas que no experimentan la sinestesia, por lo que una persona puede asociar el color amarillo con un tono más alto que el color verde.

PREGUNTAS DE ESTUDIO

La función de la audición

1. Describa la función de señalamiento de la audición. (332)
2. ¿Cuál era el argumento de Helen Keller a favor de que ser sorda era peor que ser ciega? (333)
3. ¿Cuáles son las dos respuestas a la pregunta de si se produce o no un sonido cuando un árbol cae en el bosque y no hay nadie que lo escuche? Explique por qué las dos respuestas podrían ser correctas con base en las definiciones físicas y perceptuales de los sonidos. (333)

El sonido como estímulo: Cambios de presión del aire

4. ¿Cuál es el estímulo físico para la percepción del sonido? (334)

El estímulo sonoro producido por los altavoces

5. ¿Qué genera una onda sonora? ¿Cómo llegan los estímulos sonoros al oído? (334)
6. ¿Qué son los tonos puros? ¿Qué tonos puros se encuentran en el ambiente? ¿Qué es la amplitud? ¿Qué es la frecuencia? (334)
7. ¿Con qué unidades se mide la frecuencia de un tono? ¿Cuál es el rango de frecuencias del oído humano? (335)

Especificación de la amplitud de los estímulos sonoros

8. Describa la escala de decibeles que se emplea para especificar la amplitud de los tonos. ¿Cómo se determina el punto cero de la escala? ¿Qué propiedad de la escala de decibeles nos permite comprimir el gran rango de presiones sonoras del ambiente en el margen reducido de los decibeles? (335)
9. ¿A qué se refieren los términos "nivel" o "nivel del sonido"? (336)
10. ¿Cómo le afecta al número de decibeles la acción de multiplicar por 10 la presión del sonido? (336)
11. ¿Cómo se incrementa el volumen cuando el nivel del sonido se incrementa en 10 dB? (336)

Especificación de la frecuencia de los estímulos sonoros complejos

12. ¿Cuál es la diferencia entre los tonos complejos y los puros? (337)
13. ¿Qué es la síntesis aditiva? ¿Cómo se puede emplear para crear un tono complejo a partir de una serie de tonos puros? (337)
14. ¿Qué es la frecuencia fundamental de un tono? ¿ Qué son el primer y segundo armónicos? ¿Qué relación mantienen los armónicos? (337)
15. ¿Qué es el análisis de Fourier? ¿Cómo se puede emplear para descomponer una onda compleja en sus armónicos? (338)
16. ¿Qué es el espectro de frecuencias de Fourier? (338)

El sonido como respuesta perceptual: La experiencia de oír

El rango de la audición

17. ¿Qué es la curva de audición? (339)
18. ¿A qué frecuencias son más sensibles los seres humanos? (339)
19. ¿Qué es el área de respuesta auditiva? Explique cómo determinar si el tono de una frecuencia particular y de cierto nivel de sonido será escuchado o no. (339)
20. ¿Qué es el umbral de sensibilidad? (339)
21. ¿A qué niveles de sonido se puede causar daño al sistema auditivo? (339)
22. ¿Qué animales son sensibles a frecuencias por debajo del rango de la audición humana y qué animales lo son por encimade este rango ? (339)

Volumen

23. Defina el concepto de volumen (339)
24. ¿Cuál es la relación entre el nivel del sonido y de volumen? (341)
25. ¿A qué nos referimos cuando decimos que el volumen se basa en la frecuencia? (341)

26. ¿Por qué la afirmación de que "el nivel de sonido de un tono puro es de 40 dB" en realidad no revela qué tan fuerte sonará el tono? (341)
27. ¿Qué es una curva de igual volumen? Compare las formas de las curvas de igual volumen para 40 dB NPS y 80 dB NPS (341)
28. ¿Qué sucede con su percepción de las frecuencias agudas y graves si escucha música en un estéreo a un nivel alto y luego disminuye la intensidad?, ¿cómo maneja esto el botón de "volumen" del estéreo? (342)

Tono

29. Defina tono, altura tonal y color tonal. (342)
30. ¿Cuál es la relación entre el color tonal y los tonos separados por una octava? ¿Cuál es la relación perceptual entre los tonos separados por octavas? (342)

Timbre

31. Defina el concepto de timbre. (343)

Estructura y función del sistema auditivo

Oído externo

32. ¿Cuáles son las estructuras del oído externo? (344)
33. ¿Qué es la resonancia? ¿Qué efecto tiene en el estímulo sonoro del oído externo? (344)

Oído medio

34. ¿Cuáles son las estructuras del oído medio? (345)
35. ¿Para qué sirven los huesecillos? (345)
36. Señale las dos maneras en que los huesecillos aumentan la fuerza del estímulo sonoro. (345)
37. ¿Qué efecto tienen en la audición los daños graves en los huesecillos? (347)
38. ¿Cuál es la función de los músculos del oído medio? (347)

Oído interno

39. ¿Cuál es la principal estructura del oído interno? (347)
40. Describa la división coclear y el órgano de Corti. ¿Cuáles son las estructuras principales del órgano de Corti? ¿Cuáles son las dos membranas que se asocian con él? (347)
41. Describa las dos clases de células ciliadas. ¿Qué estructuras tienen en común? ¿Qué origina la transducción? (348)
42. ¿Qué causa la inclinación de los cilios? (348)
43. ¿Qué sucede cuando los cilios se inclinan primero en una dirección y luego en otra? (348)
44. ¿Cuánto deben inclinarse las células ciliadas para generar una señal eléctrica que derive en un sonido cerca del umbral de la audición? (350)
45. ¿Cómo se compara la amplitud de movimiento de un cilio en el umbral con el diámetro de un átomo de hidrógeno? (350)

Las vías auditivas

46. Describa las vías que se extienden desde el nervio auditivo hacia la corteza auditiva. (350)

Análisis de frecuencia en la cóclea y el nervio auditivo

47. ¿Cuáles son las dos maneras en que el disparo de fibras nerviosas auditivas podría representar la frecuencia? (351)

Teoría del lugar de la audición de Békésy

48. ¿Qué plantea la teoría del lugar? (351)
49. ¿Cómo descubrió Békésy el movimiento de las ondas viajeras en la membrana basilar? (352)
50. Describa el movimiento de las ondas viajeras en la membrana basilar que Békésy descubrió. (352)
51. ¿Qué es la envolvente de las ondas viajeras y cómo cambia en función de la frecuencia de los sonidos? (352)

Pruebas fisiológicas de la codificación del lugar

52. Describa las siguientes pruebas fisiológicas sobre la codificación del lugar: mapas tonotópicos en la cóclea, sintonización de las células ciliadas y de la fibra nerviosa auditiva. (354)
53. ¿Qué es la curva de sintonización de frecuencia? (354)

Enmascaramiento psicofísico y codificación del lugar

54. ¿Qué es el enmascaramiento auditivo? Describa el experimento de enmascaramiento de Egan y Hake. ¿Cómo se relacionan los resultados de este experimento con la vibración de la membrana basilar? (355)

La membrana basilar como analizador de frecuencia

55. ¿Cuál es el procedimiento para determinar las curvas de sintonización psicofísica? ¿Cuál es la suposición que subyace a este procedimiento? (357)
56. ¿Qué revela una curva de sintonización psicofísica? ¿Qué nos dice acerca de la vibración de la membrana basilar causada por el tono de prueba? (357)
57. Compare las curvas de sintonización psicofísica de la figura 10.38 con las curvas de sintonización neuronal de la figura 10.32. ¿Qué nos revela esta comparación? (357)
58. ¿Cómo responde la membrana basilar a un tono complejo? (358)
59. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que a) la membrana basilar realiza un análisis de Fourier en un tono complejo y b) que la cóclea es un analizador de frecuencia? (358)

¿Por qué son tan estrechas las curvas de sintonización?

60. ¿Qué fue lo que intrigó a los investigadores acerca de la amplitud de las curvas de sintonización? (359)
61. ¿Qué es la respuesta móvil de las células ciliadas externas? (359)
62. ¿Qué le hacen las células ciliadas externas a la membrana basilar? (359)
63. ¿Qué sucede con la respuesta de las células ciliadas internas cuando las células ciliadas externas son destruidas? (359)

Otra forma de señalar la frecuencia: El ritmo del disparo neuronal

64. ¿A qué nos referimos cuando decimos que el disparo de fibras nerviosas individuales está en cierre de fase con el estímulo? (359)
65. Describa cómo el cierre de fase de grupos de fibras nerviosas puede contener información acerca de la frecuencia de un tono. (359)

Análisis de frecuencia en la corteza

66. ¿Cuáles son las tres divisiones principales de la corteza auditiva del mono? ¿Cuál de estas divisiones contiene el área receptora auditiva primaria (A1)? (361)
67. ¿Qué son la "corteza auditiva primaria" y la "corteza auditiva no primaria"? (361)
68. ¿Cómo se transmiten las señales de un área cortical a la otra? A partir de las áreas auditivas, ¿hacia dónde se dirigen? (361)

Procesamiento de tonos simples

69. Describa el mapa tonotópico de los tonos puros en la corteza auditiva. (361)
70. Describa la disposición en columnas de la corteza auditiva primaria. (362)
71. ¿Qué sucede con la información del ritmo (cierre de fase) para el momento en que las señales llegan a la corteza? (362)

Procesamiento de estímulos sonoros complejos

72. ¿Cuál es el efecto de la fundamental faltante y de la periodicidad del tono? (362)
73. ¿Qué pruebas indican que la periodicidad del tono está determinada por procesos centrales? (363)
74. ¿Qué es el procesador central del tono? ¿Qué sugiere la periodicidad del tono acerca de la forma en que el sistema auditivo analiza los estímulos sonoros? (364)
75. ¿Cuáles son las aplicaciones prácticas de la periodicidad del tono? (364)
76. Describa la respuesta de las neuronas de la corteza auditiva no primaria del mono que responden mejor a los tonos complejos. (364)
77. ¿Qué nos indican los experimentos que utilizan la TEP acerca de la respuesta de la corteza humana a los tonos complejos? (364)

La plasticidad de la percepción: La estimulación cambia la corteza auditiva

78. Describa los experimentos en que se estimuló a gatitos sordos con electrodos que se implantaron en su nervio auditivo. (366)

79. ¿Cómo reaccionaron los cerebros de los gatitos a la estimulación de los electrodos implantados en comparación con los gatitos de control? ¿Qué significa esto con respecto a la forma en que la estimulación afecta el desarrollo del cerebro? (366)

80. Describa el experimento sobre el mono lechuza que demostró que el entrenamiento discriminativo puede afectar el mapa tonotópico en la corteza. (366)

Exploración del cerebro: Los músicos tienen áreas auditivas más grandes

81. ¿De qué manera el entrenamiento musical afecta al área de la corteza que es activada por los tonos suaves y al área cortical de la mano izquierda, que se dedica los dedos de los músicos de cuerdas? (368)

Entre sentidos: Experiencia multimodal

82. ¿Qué es la sinestesia? (368)

83. ¿Cuál es la asociación más fuerte entre los sonidos y los colores? (368)

84. ¿Cuál es el resultado de los experimentos con el aparato de TEP en sujetos que experimentan la sinestesia de colores y palabras? ¿Qué nos indica el resultado acerca de las causas de la sinestesia? (368)

85. ¿Qué es la correspondencia multimodal? ¿Qué ocurre cuando se les pide a los sujetos que hagan corresponder los sonidos con los matices de unos cuadros de papel? ¿Qué sucede cuando se les pide que hagan coincidir la brillantez y el tono de los colores? (369)

86. ¿Cuál es la importancia de los resultados del punto 85 en relación con la sinestesia? (369)

11

LOCALIZACIÓN AUDITIVA, CALIDAD DEL SONIDO Y LA ESCENA AUDITIVA

ESQUEMA TEMÁTICO

Localización auditiva: Localización en el espacio de sonidos aislados

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
Un área de movimiento en la corteza auditiva

Calidad sonora: ¿A qué suenan los estímulos?

Análisis de la escena auditiva: Identificación de las fuentes sonoras

ENTRE SENTIDOS Y PLASTICIDAD:
¿Qué efecto tiene la visión en la audición?

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Qué hace posible que podamos identificar de dónde provienen los sonidos? (376)
- ¿Por qué los saxofones y las trompetas suenan diferente aunque toquen la misma nota? (391)
- ¿Por qué la música suena mejor en algunas salas de concierto que en otras? (392)

Cuando estudiamos la visión en los primeros capítulos, vimos que la percepción visual no sólo se trata de ver la luz o percibir el color de un objeto. Se trata de ver formas, saber dónde se encuentran en el espacio y ser capaz de separar un objeto de otro en una escena compleja. Al estudiar la audición en este capítulo, veremos que ésta no sólo implica escuchar tonos puros o notas musicales, sino identificar las fuentes que crean los sonidos, saber dónde se encuentran y ser capaz de separar diferentes sonidos en un ambiente que esté lleno de ellos.

En este capítulo vamos a considerar primero la localización auditiva, es decir, la forma en que percibimos de dónde provienen los sonidos aislados. Luego consideraremos la calidad del sonido, o sea, lo que hace que una trompeta y un oboe que tocan la misma nota suenen diferente y lo que determina la calidad de otros sonidos en el ambiente. Por último, describi-

remos la percepción en la escena auditiva, o sea, la manera en que identificamos fuentes separadas de sonido entre otros muchos sonidos que ocurren al mismo tiempo).

Localización auditiva: Localización en el espacio de sonidos aislados

Cierre los ojos y escuche. (Tómese un momento para hacerlo). A menos que se encuentre en un cuarto a prueba de ruido, escuchará una serie de sonidos y, aunque no pueda ver las cosas que los originan, puede indicar aproximadamente de dónde provienen. La habilidad para señalar de dónde provienen los sonidos se llama **localización auditiva**. Puede medir la localización auditiva mediante la siguiente demostración.

DEMOSTRACIÓN

Localización de sonidos

Pídale a una amiga que cierre los ojos. Dígale que usted va a agitar un llavero en distintos puntos alrededor de su cabeza y que ella debe apuntar al sitio de donde procede el sonido. Comience de izquierda a derecha, de arriba a abajo y de adelante a atrás de su cabeza. Observe qué tan precisos son los señalamientos de su amiga para localizar los sonidos. Cuando termine, pregúntele si le costó más trabajo identificar algunos puntos que otros. ●

Existen diferencias notables en la capacidad de los sujetos para localizar los sonidos (así que, si lo desea, realice la demostración con varias personas); sin embargo, promediarse los cálculos de varios sujetos, se consiguen resultados como los de la figura 11.1. En ella se indica, por medio de una esfera imaginaria que rodea la cabeza de los sujetos, el grado de eficacia con el que pueden localizar sonidos provenientes de diferentes sitios (Makous y Middlebrooks, 1990; Middlebrooks y Green, 1991). Los sujetos localizan mejor los sonidos que se ubican justo frente a ellos (los errores de ubicación tienen un promedio de 2 a 3.5 grados) y peor los que están a un lado o detrás de su cabeza (los errores de ubicación llegan a los 20 grados).

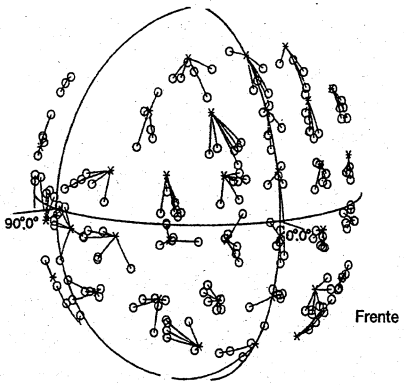


Figura 11.1
Capacidad de los sujetos para localizar los sonidos. Los asteriscos indican la localización exacta de las fuentes; los círculos representan los cálculos de los sujetos. Las líneas más largas que conectan los asteriscos y los círculos indican una localización menos precisa. (Tomado de Makous y Middlebrooks, 1990.)

En general, la localización auditiva se describe por medio de estos tres sistemas de coordenadas (figura 11.2):

1. La **coordenada acimutal** (u horizontal) especifica las localizaciones que varían de la izquierda a la derecha del escucha.
2. La **coordenada de elevación** (o vertical) señala las localizaciones que están arriba y abajo del escucha.
3. La **coordenada de distancia** indica qué tan lejos de la fuente se encuentra el escucha.

Los problemas que el sistema auditivo enfrenta para determinar las localizaciones son sorprendentes. Podemos apreciar alguno de estos problemas si comparamos la información disponible para la visión y la audición en la figura 11.3. La información sobre la localización relativa del ave y el gato está contenida en la imagen de estos animales en la superficie de la retina. Sin embargo, dicha información no existe en los receptores del oído debido a que la información de los receptores auditivos se relaciona con las frecuencias de los sonidos y no con sus localizaciones. El sistema auditivo resuelve este problema utilizando señales para la localización que se crean a partir de la

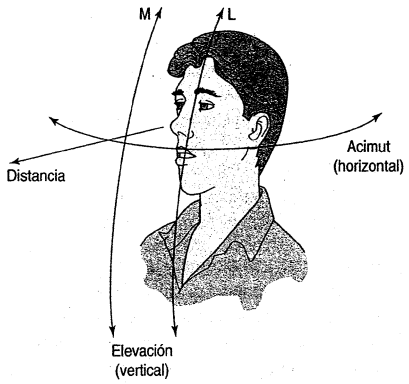


Figura 11.2
Sistemas de coordenadas horizontal, vertical y de distancia para la localización. Se muestran dos coordenadas verticales, una sobre la línea media del individuo (M) y otra desplazada a un lado (L).

forma en que el sonido interactúa con la cabeza y los oídos del escucha. Describiremos esta información empezando con la forma en que el sistema auditivo determina las localizaciones a lo largo de la coordenada acimutal (izquierda-derecha).

Información del acimut

La información que usa el sistema auditivo para determinar el acimut de un sonido se basa en **diferencias interaurales**, es decir, en la diferencia con la que los sonidos llegan a los oídos izquierdo y derecho. A estas diferencias se les conoce como **claves binaurales**, puesto que involucran a los dos oídos. Son semejantes a las claves binoculares para la percepción de la profundidad, las cuales involucran a los dos ojos. Las dos principales claves interaurales son la *diferencia interaural de tiempo* y la *diferencia interaural de nivel*.

Diferencia interaural de tiempo Los sonidos provenientes de varios sitios llegan a un oído antes que al otro. Se denomina **diferencia interaural de tiempo** al asincronismo de los sonidos que llegan a ambos

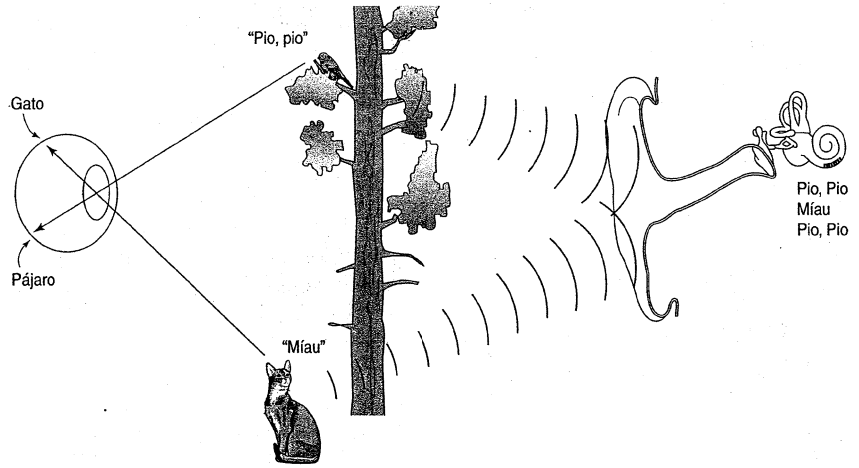


Figura 11.3
Comparación de la información de localización para la visión y la audición. Visión: el ave y el gato se localizan en diferentes lugares y su imagen se proyecta en diferentes puntos de la retina. Audición: las frecuencias de los sonidos del pájaro y del gato se propagan por la cóclea sin que se considere la localización de los animales.

oídos. En la figura 11.4 se ilustra la noción de la existencia de una diferencia en el tiempo que los sonidos tardan en llegar a ambos oídos. Cuando la fuente se localiza en A, justo frente al escucha, la distancia a los dos oídos es la misma y el sonido llega simultáneamente. Pero, si la fuente se localiza en B, es decir, a un lado, llega al oído derecho antes que al izquierdo. Como la diferencia interaural de tiempo es mayor para los sonidos más laterales, su magnitud sirve como clave para determinar la localización de la fuente.

Para medir la forma en que la diferencia interaural de tiempo cambia con la ubicación del sonido, se colocan micrófonos en las orejas del sujeto y se determina el tiempo de llegada de los estímulos sonoros provenientes de diversos sitios. Los resultados de estas mediciones indican que la diferencia interaural de tiempo es cero cuando la fuente se encuentra justo delante o detrás del escucha. A medida que la fuente se desplaza a un lado, la diferencia entre el tiempo que el sonido tarda en llegar al oído cercano en relación con el tiempo que tarda para llegar al lejano es de un máximo de 600 microsegundos (6/10 000 seg). Esta demora se presenta cuando el sonido se localiza en dirección totalmente opuesta a uno de los oídos, como en el punto B de la figura 11.4 (Feddersen *et al.*, 1957). A pesar de que estas diferencias del orden de los microsegundos son mínimas, se ha demostrado a través de medios psicofísicos que podemos detectar diferencias en los tiempos de llegada de incluso 10 microsegundos (Durlach y Colburn, 1978). Por lo tanto, la demora entre los sonidos que llegan a ambos oídos puede señalar el acimut de una fuente sonora.

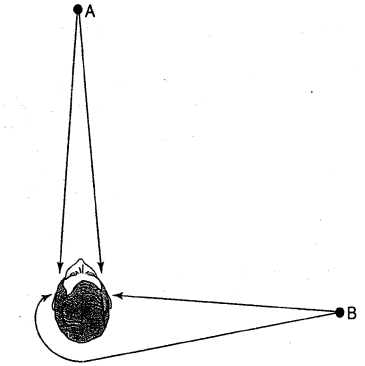


Figura 11.4
El principio de la diferencia interaural de tiempo.
El sonido frente al escucha, A, llega simultáneamente a los oídos izquierdo y derecho. En cambio, si el sonido se desplaza a un lado, B, llega al oído derecho antes que al izquierdo.

Diferencia interaural de nivel La otra clave binaural es la **diferencia interaural de nivel**, o sea, la variación en el nivel de la presión sonora que llega a ambos oídos, la cual se debe a que la cabeza crea una barrera que produce una **sombra acústica** que impide que los sonidos de frecuencias elevadas lleguen al oído que está más lejos (figura 11.5). Podemos entender la razón de que sólo las frecuencias altas se afectan si imaginamos unas olas que se acerquen a un pilote de madera que sobresale del agua (figura 11.6). Las olas grandes, de mayor longitud en comparación con el diámetro del pilote, lo superan sin que interrumpan su curso (figura 11.6a). En cambio, las ondulaciones suaves, de menor longitud que el diámetro del pilote, lo golpean y entonces rebotan, por lo que hay menos ondulaciones pequeñas del otro lado de éste (figura 11.6b). Ocurre algo parecido con las ondas sonoras. Las ondas de baja frecuencia (longitudes de onda larga como las de la figura 11.5a) no son afectadas por la cabeza, mientras que las de frecuencia elevada (longitudes de onda cortas como las de la figura 11.5b) rebotan en la cabeza creando una sombra acústica del otro lado de ella.

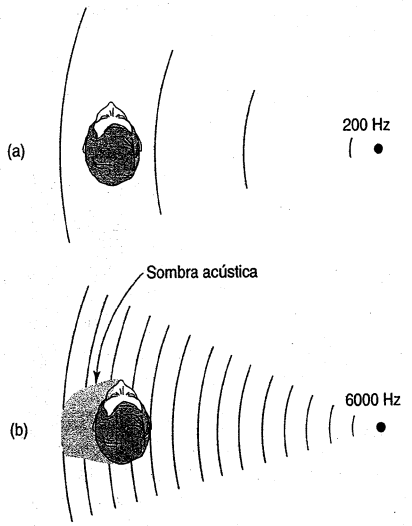


Figura 11.5
El principio de la diferencia interaural de nivel.
(a) La cabeza del escucha no afecta los sonidos de baja frecuencia, así que la intensidad del sonido de 200 Hz es la misma en ambos oídos. (b) Los sonidos de frecuencia alta son afectados por la cabeza del escucha; el resultado es una "sombra" acústica que disminuye la intensidad del sonido que llega al oído que está más lejos.

Se ha medido este efecto de la frecuencia sobre la diferencia interaural de nivel por medio de micrófonos pequeños que registran la intensidad del sonido que llega a cada oído en respuesta a una fuente sonora móvil. Los resultados muestran que existe poca diferencia de nivel en las frecuencias inferiores a los 1000 Hz, pero que es mucho mayor en las frecuencias superiores (figura 11.7).

Aplicación práctica: sistema de guía personal basado en claves binaurales Las claves binaurales para la localización del sonido han sido empleadas para diseñar un "sistema de guía personal" que ayude a la

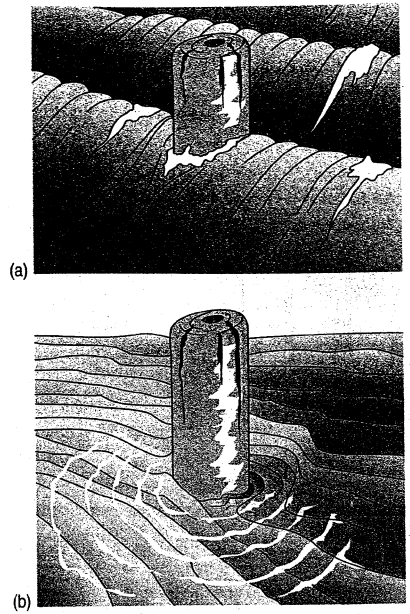
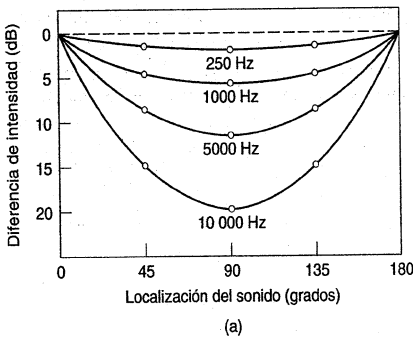


Figura 11.6
Arriba: el pilote no afecta a las olas de baja frecuencia, las cuales lo superan sin interrumpirse. Abajo: las ondulaciones de alta frecuencia rebotan en el pilote, lo que altera su movimiento y las interrumpe. Este efecto es similar a la forma en que la cabeza del escucha interactúa con las frecuencias sonoras altas y bajas.



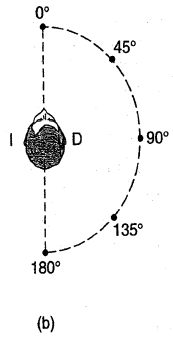


Figura 11.7
(a) Diferencia de intensidad entre ambos oídos con un tono de 70 dB NPS a diversas frecuencias y localizado en varios puntos alrededor de la cabeza. (Tomado de Gulick *et al.*, 1989.) (b) Localización de los sonidos empleados para la medición de la intensidad en la gráfica del inciso (a). Los sonidos están situados a 2 metros del centro de la cabeza. (Tomado de Gulick, Frisina y Gescheider, 1971).

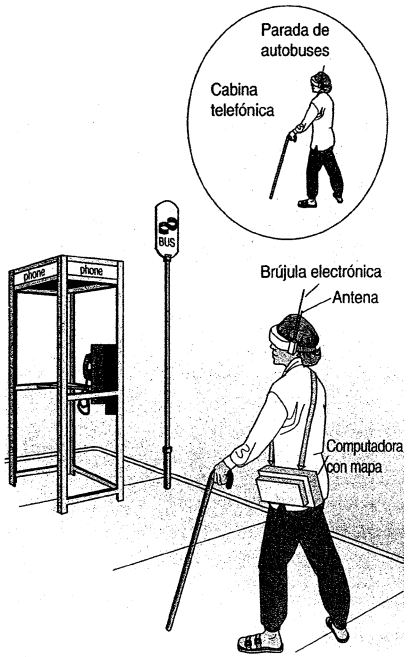


Figura 11.8
Invidente con un sistema de navegación electrónica. Mientras esta mujer camina por la calle, su posición en relación con los objetos se determina mediante la comunicación con los satélites de posicionamiento global en combinación con la información que la computadora proporciona y que contiene un mapa de la zona por la que la mujer camina. El círculo indica que la persona escucha las palabras "parada de autobuses" y "cabina telefónica" y que estos sonidos parecen surgir de la posición en la que estos objetos se localizan en el espacio auditivo. El sistema que aquí se muestra es la propuesta de una versión en miniatura de un prototipo más grande que aún está siendo probado. (Adaptado de Loomis *et al.*, 1994.)

gente invidente a orientarse en el ambiente (figura 11.8) (Loomis *et al.*, 1994; Loomis, Hebert y Cicinelli, 1990). Se le proporciona a un invidente una brújula electrónica, una computadora, un transmisor y un receptor que se comunican con los satélites de posicionamiento global. Las señales de los satélites determinan la localización de la persona en un radio de un metro en un mapa programado en la computadora que indica la localización de los objetos del lugar, tales como casetas telefónicas y paradas de autobuses.

Con esta información sobre la localización de los objetos, la computadora genera mensajes como "aquí hay una caseta telefónica" o "parada de autobuses a seis metros de distancia", que el invidente escucha a través de los audífonos. Los mensajes se presentan de modo que el volumen y la sincronización de los sonidos que llegan a los oídos correspondan a la forma en que serían percibidos si provinieran de los objetos. Así, el invidente no sólo oye "aquí hay una caseta telefónica", sino que además el sonido parece provenir del sitio donde está localizada la caseta. Con lo anterior, se pretende ayudar a la persona a localizar los objetos en el espacio (Loomis, Golledge y Klatzky, 1998). El sistema ha sido probado con éxito en un prototipo un poco más aparatoso que el de la figura 11.8.

Cualquier sistema que sea capaz de señalar las posiciones de los objetos funciona sólo si se alimenta a la computadora con un mapa preciso del entorno. De este modo el sistema no podría localizar objetos, como autos o personas, que no estuvieran en el mapa. Si bien hay que esperar todavía muchos años para hacer uso de modelos comerciales de este sistema, la sola creación de los prototipos actuales es una demostración impresionante de cómo los conocimientos básicos sobre los mecanismos de la audición se pueden aprovechar para aplicaciones prácticas.

Información de la elevación

Las diferencias interaurales de tiempo y nivel ofrecen información acerca del acimut de las fuentes sonoras, pero no ofrecen información sobre su elevación, en particular si se ubican a medio camino entre ambos oídos. Podemos ver la razón de ello si examinamos la coordenada M en la figura 11.2. Cuando los sonidos proceden del frente del escucha, el desplazamiento de la fuente por la coordenada de elevación no produce cambios en las diferencias interaurales de tiempo ni de nivel porque los sonidos viajan la misma distancia hacia los oídos izquierdo y derecho. Se requiere entonces más información para calcular la elevación. Dicha información la proporcionan las **claves espectrales** que dependen de la forma en que la cabeza y el pabellón de la oreja afectan las frecuencias del estímulo sonoro.

Claves espectrales Antes que el estímulo sonoro entre al canal auditivo, se refleja en la cabeza y se dirige hacia atrás y hacia delante dentro de los pliegues del pabellón de la oreja. El efecto de esta interacción con la cabeza y el pabellón de la oreja ha sido medido colocando pequeños micrófonos dentro de las orejas del escucha y comparando las frecuencias recogidas por éstos con las frecuencias que provienen de la fuente sonora. A la diferencia entre el sonido de la fuente y el sonido que en realidad entra a la oreja se le llama **función de transferencia direccional (FTD)** (Middlebrooks, 1997; Wightman y Kistler, 1993; Yost, 2001). (A la FTD también se le denomina función de transferencia relacionada con la cabeza, o FTRC.)

La FTD proporciona información para la localización del sonido ya que la cabeza y el pabellón de la oreja disminuyen la intensidad de algunas frecuencias y elevan otras, con lo que crean picos y muescas en la distribución de frecuencias que llegan a los oídos. La figura 11.9 muestra la FTD para sonidos que provienen de diversas elevaciones a lo largo de la línea media. Para el sonido proveniente de abajo, existen decrementos (o muescas) en la FTD de alrededor de los 6000 Hz, 11 000 Hz y 14 000 Hz; pero para el sonido que proviene directamente del frente, hay una muesca en los 10 000 Hz y un pico en los 13 000 Hz. Para el sonido proveniente de arriba, hay una muesca grande entre los 8000 y los 10 000 Hz (Middlebrooks, 2000).

Los patrones de las frecuencias que llegan al oído a partir de localizaciones diferentes constituyen las claves espectrales para la localización. La gente emplea esta información para localizar los sonidos que se ubican en la coordenada de elevación de la línea media cuando no se dispone de claves de diferencias interaurales de tiempo y de nivel. El efecto del pabellón en la localización sonora se demostró mediante un experimento de Gardner y Gardner (1973), quienes insertaron un compuesto para modelado en las orejas de sus sujetos y midieron su habilidad para localizar los sonidos. A medida que alisaban el pabellón, los escuchas presentaban cada vez más dificultades para localizar los sonidos.

Para demostrar el efecto del pabellón en la ubicación de las fuentes sonoras, colóquese unos audífonos de modo que no le impidan oír los sonidos del ambiente. Una vez que lo haga, preste particular atención al modo en que los audífonos afectan la localización de adelante a atrás en comparación con la localización de izquierda a derecha (la primera debería resultar más afectada). El efecto se hará particularmente evidente si trata de localizar los sonidos con los ojos cerrados.

Información de distancia

Al considerar la manera en que el sistema auditivo determina la distancia a la que se encuentra un sonido, es importante distinguir entre los juicios de distancia

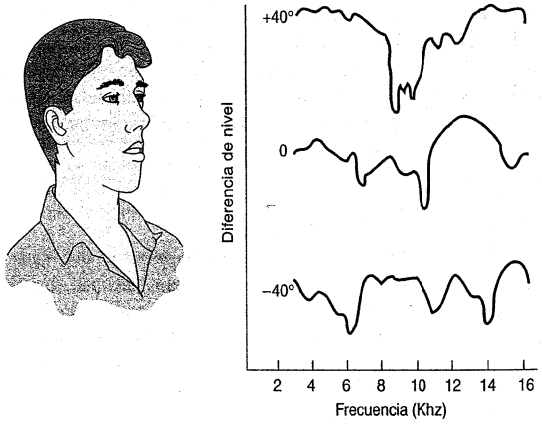


Figura 11.9
Funciones de transferencia direccional (FTD) para sonidos localizados en tres elevaciones a lo largo de la línea media del escucha: abajo (−40 grados), directamente enfrente (0 grados) y arriba (+40 grados). Estas funciones, que fueron grabadas por un pequeño micrófono dentro de la oreja derecha, indican de que manera las frecuencias de la fuente sonora son afectadas por las interacciones del sonido con la cabeza y el pabellón de la oreja. Las muescas indican un decremento en el nivel y los picos un incremento. (Tomado de Middlebrooks, 1997.)

para los sonidos cercanos de aquellos para los lejanos. La distancia de los sonidos que se encuentran a la longitud de un brazo extendido puede estimarse con bastante precisión, porque a medida que la fuente sonora se acerca a la cabeza del escucha la diferencia interaural de nivel (DIN) se vuelve muy grande. Por ejemplo, la DIN para un tono de 500 Hz que se presenta al lado de la cabeza a 90 grados (véase la figura 11.7) es de alrededor de 4 dB a un metro de distancia y de 20 dB a unos cuantos centímetros de distancia (Brungart, Durlach y Rabinowitz, 1999). Es más difícil determinar la distancia de los sonidos que van más allá de la extensión de un brazo debido a que, por lo general, la gente subestima la distancia de los sonidos lejanos (Loomis, Klatzky y Golledge, 1999; Loomis *et al.*, 1998). Se ha llevado a cabo muy poca investigación acerca de la forma en que la gente realiza juicios de distancia; sin embargo, se han sugerido algunas claves. Describiremos cuatro de ellas.

Nivel del sonido Duplicar la distancia de una fuente sonora disminuye en alrededor de 6 decibeles la presión que alcanza al escucha en un ambiente como, por ejemplo, un campo de hierba en el que no hay ecos (Wightman y Jenison, 1995). (El decremento es un poco menor dentro de una habitación). Por lo tanto, se ha llegado a postular que la presión sonora es una clave de la distancia, por lo que las presiones bajas indican distancias mayores. Sin embargo, el nivel del sonido es por lo general sólo una clave efectiva de distancia cuando la fuente sonora resulta familiar, como en el caso de la voz humana, o bien, puede ser útil para comparar la distancia de dos fuentes idénticas. Cuando Daniel Ashmead, y sus colaboradores (1990) presentaron dos fuentes sonoras idénticas situadas a diferentes distancias, los sujetos podían calcular diferencias de distancia de alrededor del 6%con base en las diferencias en el nivel del sonido.

Frecuencia Cuando explicamos la clave visual de profundidad de la perspectiva atmosférica, vimos que la luz se ve afectada por la atmósfera a través de la cual tiene que atravesar en el trayecto que recorre de un objeto hacia el observador. Algo parecido ocurre con el sonido, pues la atmósfera absorbe más las frecuencias elevadas que las bajas. Así, los sonidos lejanos suelen ser más sordos o amortiguados que los cercanos.

Paralaje de movimiento Esta clave equivale a la clave visual de profundidad correspondiente, en la que el movimiento por el campo de visión de los objetos cercanos es más rápido que por el de los lejanos. Cuando nos movemos en relación con los sonidos continuos o cuando los sonidos se mueven en relación con nosotros, los que están cerca desplazan su ubicación en relación con nosotros más rápido que los que están lejos.

Reflejo Algunos sonidos llegan a nuestros oídos al transmitirse directamente desde la fuente sonora hacia el oído. Otros sonidos lo hacen luego de rebotar en superficies como las paredes, el piso o la tierra. Esto se ilustra en la figura 11.10, la cual muestra cómo la naturaleza del sonido que llega a nuestros oídos depende del ambiente en el que lo escuchamos. Si uno está sentado al aire libre cerca de alguien que toca la guitarra, parte del sonido llegará al oído después de ser reflejado por el fondo o por los objetos (como los árboles), pero casi todo el sonido viaja directamente desde la fuente sonora hacia los oídos. En cambio, cuando uno escucha la misma guitarra en un cuarto cerrado, la mayor parte del sonido rebotará en las paredes, el techo y el suelo antes de llegar al oído.

El **sonido directo** es el que llega directamente al oído siguiendo la trayectoria a; al que llega después por medio de otras trayectorias, como b y c, se le llama **sonido indirecto**. La cantidad de sonido reflejado representa una de las claves de distancia. A mayores distancias la cantidad de sonido reflejado se incrementa en comparación con el sonido directo. El cambio en la calidad del sonido producto de este mayor reflejo proporciona información sobre la distancia (Mershon y Bowers, 1979).

Todas estas claves de la distancia, más otras que hemos omitido, ofrecen información sobre la distancia de los sonidos. De la misma manera que las claves visuales operan juntas para dar lugar a nuestra percepción de la profundidad, estas claves acústicas determinan en conjunto nuestra percepción de la distancia de los sonidos.

El efecto de precedencia

El hecho de que los sonidos lleguen a los oídos directa e indirectamente crea un problema potencial en relación con la percepción de la localización del sonido, ya que un sonido que se origina en una localización específica en un cuarto llega directamente a los oídos desde dicha localización, pero también lo hace al reflejarse desde otras localizaciones. Sin embargo, aunque los reflejos de las superficies provocan que nuestros oídos reciban una secuencia de sonidos provenientes de diversas direcciones, percibimos por lo general que el sonido proviene de una sola localización.

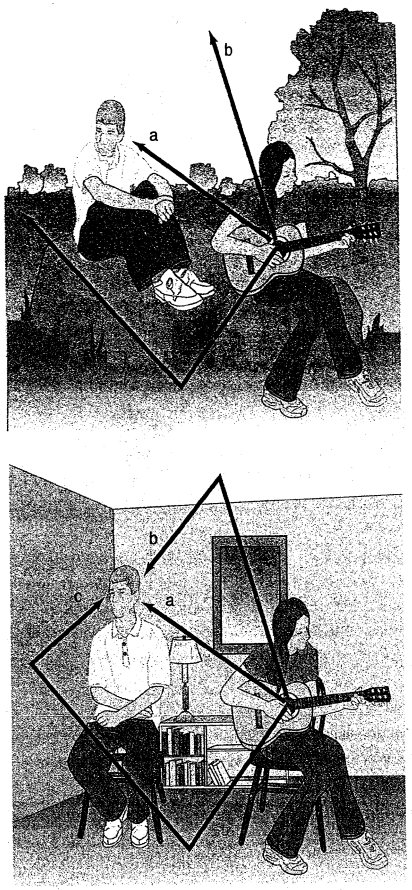


Figura 11.10
Arriba: cuando uno escucha al aire libre, se perciben sobre todo sonidos directos (trayectoria a). Abajo: cuando uno escucha en interiores, se perciben tanto los sonidos directos (a) como los indirectos (b y c) que se reflejan de las paredes, el techo y el piso.

Las investigaciones sobre los efectos del reflejo del sonido en la percepción de la localización generalmente simplifican el problema al exponer a los sujetos a sonidos provenientes únicamente de dos altavoces separados en el espacio, como se muestra en la figura 11.11, como los usados en un experimento de Ruth Litovsky y sus colaboradores (1997, 1999). El de la derecha es el *altavoz guía* y el de la izquierda es el *altavoz demorado*. Cuando los sonidos se presentaban al mismo tiempo en los dos altavoces, el sujeto escuchaba un sonido centrado entre ellos (figura 11.11a). A esta percepción de dos sonidos como uno se le llama **fusión**. Cuando el sonido guía se presentaba primero, seguido por el sonido demorado con un retraso de menos de 1 milisegundo, los escuchas percibían un solo sonido localizado más cerca del altavoz guía (figura 11.11b). Con demoras entre 1 y 5 milisegundos, el sonido parecía venir sólo del altavoz guía (figura 11.11c). Esta situación, en la que el sonido parece originarse en el altavoz guía, se llama **efecto de precedencia** porque percibimos que el sonido proviene de la fuente que llega primero a nuestros oídos (Wallach, Newman y Rosenzweig, 1949).

En intervalos mayores a 5 milisegundos, los escuchas de Litovsky empezaron a escuchar dos sonidos separados, uno después del otro (figura 11.11d). La separación temporal en que dos sonidos ya no se fusionan, de modo que se escuchan dos sonidos separados, se denomina **umbral del eco**. El umbral del eco fue de alrededor de 5 milisegundos en el experimento de Litovsky, en el cual los estímulos fueron dos clics idénticos, pero es mayor si el sonido demorado está a un nivel más bajo que el sonido guía (como ocurre con el sonido que llega indirectamente a los oídos después de ser reflejado por las superficies de una habitación) y es mayor también con sonidos de mayor duración, como el habla y la música.

El efecto de precedencia rige la mayor parte de nuestra experiencia de audición en interiores. Los sonidos indirectos reflejados por las paredes tienen un nivel menor que el sonido directo y llegan a nuestros oídos con demoras de alrededor de 5 a 10 milisegundos en habitaciones pequeñas, y con demoras mayores en habitaciones más grandes como las salas de concierto. La operación del efecto de precedencia significa que, por lo general, percibimos que el sonido proviene de una sola fuente y no de muchas direcciones diferentes a la vez. Usted puede demostrar el efecto de precedencia mediante la siguiente demostración.

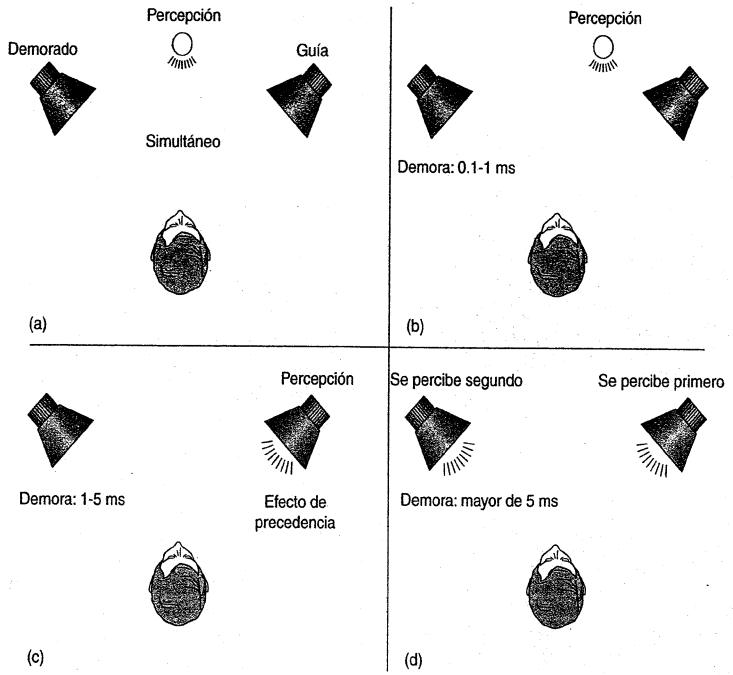


Figura 11.11
Resultados de un experimento en el que se presentan los sonidos en dos altavoces, uno localizado a 45 grados a la derecha del escucha (altavoz guía) y el otro a 45 grados a la izquierda (altavoz demorado). (a) Los sonidos de los altavoces guía y demorado se presentan simultáneamente. Percepción: fusión, un sonido entre los dos altavoces. (b) Demora entre el guía y el demorado (el guía se presenta primero) = 0.1 a 1 ms. Percepción: fusión, un sonido cercano al altavoz guía. (c) Demora = 1 a 5 ms. Percepción: fusión, un sonido que proviene del altavoz quía. Éste es el efecto de precedencia. (d) Demora: mayor a 5 ms. Percepción: no hay fusión, primero un altavoz y después el otro. (Datos de Litovsky *et al.*, 1999).

DEMOSTRACIÓN

Experiencia del efecto de precedencia

Para demostrar el efecto de precedencia, ponga en monaural (o "mezclado") su equipo estereofónico para que las dos bocinas reproduzcan los mismos sonidos. Luego colóquese entre ellas de modo que escuche que el sonido viene de un punto intermedio. Muévase un poco a la izquierda o la derecha. Al hacerlo, ¿el sonido parece surgir únicamente de la bocina más cercana?. ●

Usted percibe que el sonido llega de la bocina más cercana porque éste llega primero a sus oídos, como en la figura 11.11c, en la que hubo una demora entre los sonidos presentados por los dos altavoces. Pero, aunque escuche que el sonido proviene de la bocina más cercana, esto no significa que no esté escuchando la bocina lejana. Esta última le proporciona una mayor calidad de sonido (Blauert, 1997; Yost y Guzmán, 1996). Si se coloca cerca de una bocina y le pide a un amigo que desconecte la otra, podrá advertir una diferencia en la calidad del sonido.

Base fisiológica de la localización

Con respecto a la base fisiológica de la localización, resulta claro que la corteza auditiva eses fundamental. En primer lugar, estudiaremos las pruebas que confirman lo anterior y posteriormente veremos las investigaciones que se han realizado sobre la respuesta de las neuronas aisladas a las fuentes sonoras ubicadas en diferentes posiciones en el espacio.

Función de la corteza auditiva Las pruebas sobre la función vital de la corteza auditiva en la localización sonevidentes: la extirpación parcial o total de la corteza auditiva degrada la localización auditiva. William Jenkins y Michael Merzenich (1984) aprovecharon el mapa tonotópico que se encuentra en la corteza auditiva (véase figura 10.45) para lesionar partes de la de un gato que representaban una banda estrecha de frecuencias. Cuando probaron la capacidad del gato para localizar sonidos, descubrieron que ésta se había deteriorado sólo en el caso de los tonos de las frecuencias de la banda lesionada. Otras pruebas sobre la importancia de la corteza auditiva para la localización se basan en el hecho de que personas con daño en la corteza auditiva debido a apoplejías o lesiones tienen problemas para localizar la posición del sonido (Klingon y Bontecou, 1966).

Otro manera de determinar las bases fisiológicas de la localización es trabajar al nivel de la neurona aislada. Se han descubierto diferentes tipos de neuronas que pueden señalar la localización del sonido.

Detectores de diferencias interaurales de tiempo Los investigadores identificaron en la corteza auditiva del mono ciertas células, llamadas **detectores de diferencias interaurales de tiempo**, que responden a diferencias específicas. Un ejemplo de estas células sería una neurona que respondiera mejor cuando un sonido llegara al oído izquierdo un milisegundo antes que al derecho. Cada neurona responde mejor a una demora diferente (Brugge y Merzenich, 1973; Litovsky y Lin, 1998). Se han registrado estas células de diferencia interaural de tiempo no sólo en la corteza auditiva, sino también en núcleos del sistema auditivo como el núcleo de la oliva superior, el cual recibe antes que ninguno las señales de los dos oídos (Hall, 1965).

Neuronas sintonizadas con áreas específicas del espacio Aunque los detectores de la diferencia interaural de tiempo proporcionan información acerca de la localización del sonido, no lo localizan con exactitud debido a que localizaciones diferentes pueden generar la misma diferencia interaural de tiempo. Así, los investigadores han buscado neuronas que respondan a sonidos que provengan de localizaciones específicas en el espacio. Sin embargo, hasta ahora sólo han hallado unas cuantas neuronas (Samson *et al.*, 2000).

En la figura 11.12, se muestra el resultado más común. El área sombreada, llamada **espacio virtual del campo receptivo**, indica que esta neurona responde cuando el sonido se presenta en un área grande (Brugge, Reale y Hind, 1997).

Neuronas panorámicas Dado que ha sido difícil encontrar neuronas que estén nítidamente sintonizadas con áreas pequeñas del espacio, los investigadores han buscado otras formas en que las neuronas

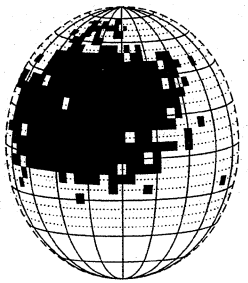


Figura 11.12
Espacio virtual del campo receptivo de una neurona en la corteza auditiva primaria. El animal se localiza dentro de la esfera. El área oscura indica que la neurona responde cuando el sonido se presenta en un área grande. (Tomado de Brugge, 1997).

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

Un área de movimiento en la corteza auditiva

Se han descubierto neuronas en la corteza auditiva del mono que responden al movimiento del sonido en el espacio (figura A) (Ahissar *et al.*, 1992). ¿Es verdad que los humanos poseen dichas neuronas y que existe un área en la corteza auditiva humana que se especialice en responder al movimiento del sonido? Timothy Griffiths y sus colaboradores (1996) estudiaron a un paciente con daño en la corteza auditiva no primaria del hemisferio derecho que había perdido la capacidad para percibir el movimiento del sonido. Con base en este resultado, sugirieron la existencia de un área cortical en la corteza auditiva no primaria que se especializa en la detección del movimiento del sonido. En la actualidad, un estudio con la IRMf sustenta dicha conclusión. Cuando Frank Baumgart y sus colaboradores (1997) compararon la respuesta de cuatro áreas auditivas ante el sonido fijo y el sonido móvil, observaron los resultados que se muestran en la figura B. Aunque hubo poca diferencia entre la respuesta al sonido fijo y al móvil en el hemisferio izquierdo, o en el área A1 del hemisferio derecho, hubo una respuesta grande en un área de la corteza no primaria del hemisferio derecho. Por ende, así como existe un área en la corteza visual extraestriada que se especializa en percibir el movimiento, también parece existir un área en la corteza auditiva no primaria que se especializa en percibir el movimiento auditivo.

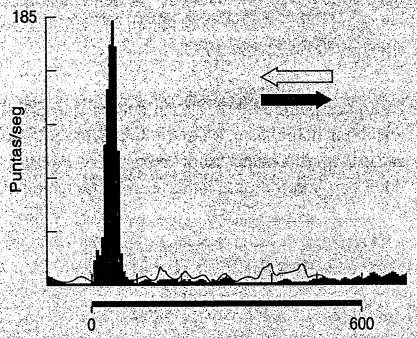


Figura A
Neuronas selectivas a la dirección. Registro de una neurona en la corteza auditiva que responde con una gran ráfaga de disparos al movimiento de un sonido a la derecha (registro negro), pero que no responde al movimiento del sonido a la izquierda (registro blanco). (Tomado de Ahissar *et al.*, 1992.)

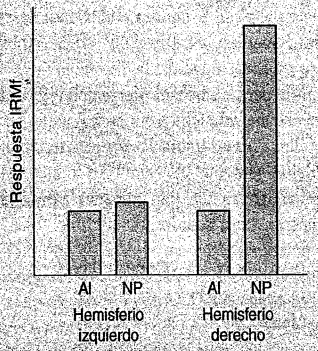


Figura B
Manera en que varias áreas de la corteza auditiva humana responden a un sonido en movimiento medido mediante IRMf. Note que la respuesta en la corteza auditiva no primaria (NP) es pequeña en el hemisferio izquierdo pero grande en el derecho. La respuesta de la corteza auditiva primaria (A1) es pequeña en ambos hemisferios. (Tomado de Baumgart *et al.*, 1997.)

podrían señalar la localización del sonido. Es posible que el patrón temporal de disparo de la neurona señale la posición del sonido. John Middlebrooks ha encontrado neuronas en la corteza auditiva no primaria del gato, a las que llama **neuronas panorámicas**, que parecen operar de esta manera (Middlebrooks *et al.*, 1994, 1998).

En la figura 11.13 se ilustra la forma en que estas neuronas señalan la localización. En este caso se muestra el patrón de disparo de una neurona cortical a sonidos que provienen de diferentes direcciones. Note que la neurona dispara ante sonidos que provienen de todas las direcciones, pero que el patrón de impulsos es diferente para las distintas ubicaciones. Por lo tanto, a esta célula se le llama neurona panorámica, ya que dispara a sonidos provenientes de todas las direcciones y en su patrón de disparo indica cada localización. Dado que un gran número de neuronas dispara ante un tono particular, la información de algunas de estas neuronas podría ayudar a localizar con precisión un sonido (Barinaga, 1994).

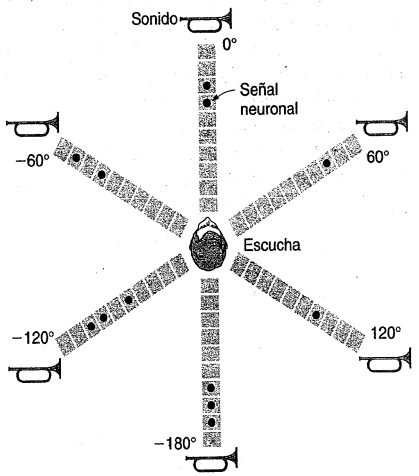


Figura 11.13
Neurona panorámica. Forma en la que una sola neurona indica la localización de un sonido por su tasa de disparo. Cuando el sonido proviene directamente del frente del escucha, a los 0 grados, la célula dispara dos impulsos en sucesión rápida, como lo indican los puntos sobre la línea. En cambio, cuando el sonido se encuentra a −60 grados, hay una ligera pausa entre los dos impulsos. Otras direcciones generan otras tasas de disparo. Así, esta neurona tiene un código de sincronización para cada dirección. (Basado en datos tomados de Middlebrooks *et al.*, 1994.)

Neuronas que señalan sonidos cerca de la cabeza
En la sección de "Entre sentidos" del capítulo 4, describimos neuronas que responden cuando se toca un área de la cara del mono y a estímulos visuales que ocurren frente a esta área. Actualmente, el mismo grupo de investigación que describió estas neuronas ha descrito neuronas en la corteza auditiva no primaria que responden, al tocar la cabeza, a estímulos visuales que se presentan cerca de ella y a las direcciones de los sonidos que se presentan a 30 cm de la misma (figura 11.14) (Graziano, Reiss y Gross, 1999).

¿Qué podría ocasionar que las neuronas respondan sólo cuando los sonidos están cerca de la cabeza? Tal vez se deba al hecho de que los sonidos cercanos suelen tener niveles altos. Pero Graziano encontró también neuronas que no se veían afectadas por los cambios en el nivel del sonido. Quizá estas neuronas usan otra información, como reflejos o claves espec-

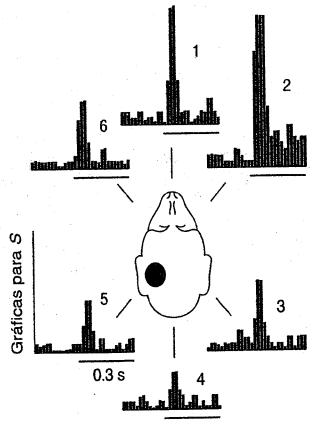


Figura 11.14
Respuestas de las neuronas cercanas a la cabeza en la corteza auditiva no primaria del mono. La neurona responde mejor a la posición 2, pero sólo dispara si la fuente de sonido se encuentra a 30 cm de la cabeza. (Tomado de Graziano *et al.*, 1999.)

trales originadas por los efectos que la cabeza y el pabellón de la oreja tienen sobre las frecuencias sonoras que llegan al oído.

El mapa topográfico espacial de la lechuza Finalizaremos nuestro análisis sobre la base neuronal de la localización del sonido con un animal que, a diferencia del gato o el mono, posee neuronas que responden mejor a sonidos que provienen de áreas pequeñas de espacio. Las investigaciones sobre la lechuza se han enfocado en una estructura llamada mesencéfalo lateral dorsal (MLD) que equivale aproximadamente al colículo inferior de los mamíferos. Cuando presentaron los estímulos con el aparato que se observa en la figura 11.15, Eric Knudsen y Masakazu Konishi (1978a, b) descubrieron neuronas que respondían sólo cuando los sonidos que se originaban en una pequeña zona elíptica incidían en sus campos receptivos. Más aún, encontraron que algunos de estos campos receptivos tienen centros excitatorios y periferias inhibitorias, por lo que una respuesta excitatoria inducida por un sonido en el centro de un campo podía ser inhibida por otro sonido que se presentara al lado, arriba o abajo del centro. Esta propiedad de las células del MLD revela que no sólo existen campos receptivos centro periferia en la retina (figura 2.36), sino también en el área auditiva.

Knudsen y Konishi no sólo descubrieron células con campos receptivos en ciertas localizaciones, sino que también descubrieron que estas neuronas se encuentran dispuestas de modo que trazan un mapa del espacio auditivo en el MLD; es decir, cada célula del MLD responde a una región determinada del espacio (en relación con la posición de la cabeza) y las neuronas contiguas responden a regiones adyacentes (figura 11.16).

Podemos comparar este mapa del espacio en el MLD con otros mapas del sistema nervioso; por ejemplo, así como cada punto del MLD corresponde a una región del espacio, cada punto de la retina está representado por una pequeña zona en la corteza visual (página 95). Hay un mapa unívoco similar en el sistema somatosensorial (véase las páginas 103 y 448).

A pesar de los paralelismos entre el mapa unívoco del espacio del MLD de la lechuza y los mapas de otros sentidos, existe una diferencia importante. Por ejemplo, pensemos en el principio del mapa de la retina en la corteza visual. El mapa es el resultado de neuronas que conectan puntos de la retina con áreas de la corteza visual (figura 11.17a). Pero, ¿dónde se encuentra la conexión entre los puntos del espacio y el MLD de la lechuza? Es evidente que no hay tal conexión (figura 11.17b). El mapa del espacio del MLD no está creado por conexiones anatómicas

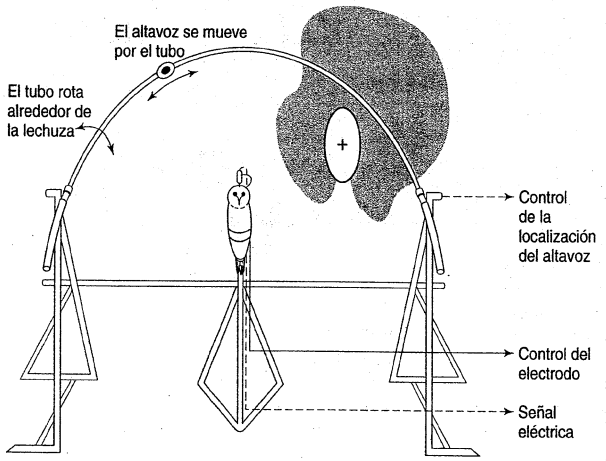


Figura 11.15
Aparato usado por Knudsen y Konishi (1978a,b) para trazar el mapa de los campos receptivos en el espacio. Para mover el sonido a diferentes direcciones, se desplazaba el altavoz por un tubo curvado que se hacía girar en torno a la lechuza. La zona elíptica marcada con un signo "+" es el área excitatoria de un campo receptivo característico; la región sombreada es el área inhibitoria.

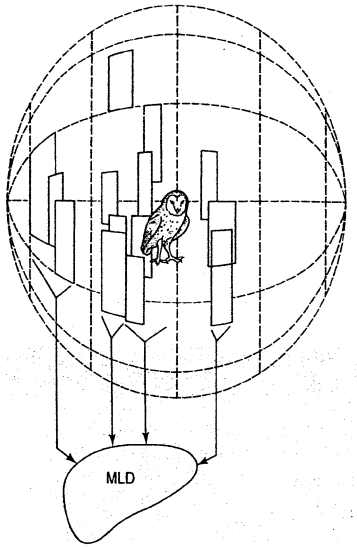


Figura 11.16
La parte superior de la figura muestra a la lechuza rodeada por las localizaciones de varios campos receptivos. Éstos están indicados por los rectángulos, aunque en realidad su forma es más parecida a la de la figura 11.15. Las flechas apuntan a la región del MLD donde los campos receptivos fueron medidos. Los tres campos receptivos de la izquierda fueron registrados en el lado izquierdo del MLD, mientras que el grupo de campos de la derecha fue registrado en la parte inferior derecha del mismo órgano. Así, en el MLD hay un mapa que corresponde a las posiciones de los campos receptivos de sus neuronas en el espacio. (Adaptado de Knudsen y Konishi, 1978a,b.)

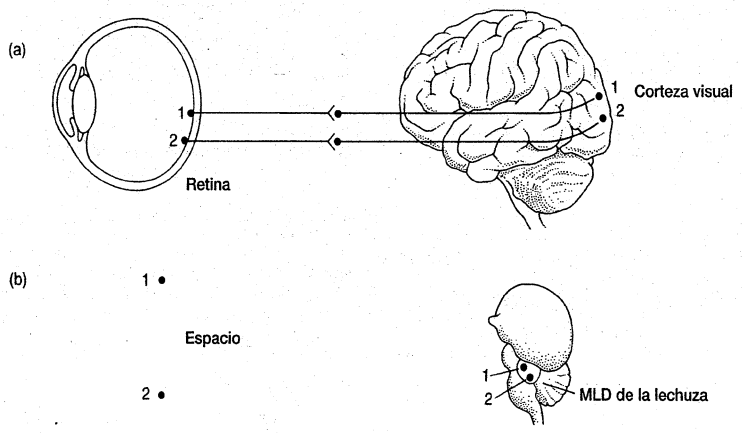


Figura 11.17
(a) El mapa de localizaciones retinianas en la corteza visual y (b) el mapa de localizaciones en el espacio del MLD de la lechuza están formados con base en principios distintos. El mapa de la retina en la corteza visual se produce debido a que hay conexiones neuronales que vinculan puntos en la retina con neuronas en la corteza. Sin embargo, no hay tal conexión anatómica entre las neuronas del MLD de la lechuza y sus campos receptivos en el espacio. El mapa del MLD está elaborado a partir de la información recibida por los oídos izquierdo y derecho y no por conexiones anatómicas.

establecidas por las neuronas, sino por los cálculos realizados por un grupo de neuronas que reciben señales de ambos oídos.

Un experimento sencillo demuestra el hecho de que los campos receptivos del espacio dependen de las señales de los oídos: si se tapona una de las orejas de la lechuza, se eliminan tales campos. El taponamiento parcial de una oreja, de modo que el sonido sea menor de lo normal, desplaza la localización del campo receptivo, por lo que es preciso mover la fuente sonora a un nuevo sitio para activar la neurona (Konishi, 1984).

TABLA SINÓPTICA 11.1

Localización

Los escuchas pueden localizar con mayor precisión los sonidos que están directamente frente a ellos y con menor exactitud los estímulos que están detrás o al lado de su cabeza.

Claves binaurales

Las claves binaurales para la localización del sonido son la diferencia interaural de tiempo y la diferencia interaural de nivel. Esta última es más efectiva con frecuencias por arriba de los 1000 Hz. Estas claves son eficaces para localizar el acimut de una fuente sonora (la posición I-D).

Sistema de guía personal

Una aplicación práctica de las claves binaurales es el sistema de guía personal de los ciegos, quienes usan estas claves para localizar objetos en el ambiente por medio de sonidos que se presentan a través de unos audífonos.

Claves espectrales

Las claves espectrales son eficaces para localizar la elevación de un sonido (posición arriba-abajo) a lo largo de la línea media, donde las diferencias interaurales de tiempo y de nivel son nulas. Estas claves espectrales, causadas por el efecto que la cabeza y el pabellón de la oreja tienen sobre el espectro del sonido, se representa gráficamente como la función de transferencia direccional.

Información de distancia

La información para percibir la distancia del sonido se encuentra en el nivel del sonido, la frecuencia, el paralaje de movimiento y el reflejo.

El efecto de precedencia

El efecto de precedencia ocurre cuando nuestra percepción de la localización de un sonido es determinada por el sonido que llega primero al oído. Este efecto, que ocurre en ciertas demoras entre el sonido directo e indirecto, nos hace percibir que los sonidos provienen de su fuente original, aunque el sonido que las superficies de un cuarto reflejan llegue a nuestros oídos proveniente de varias direcciones.

Corteza auditiva

La corteza auditiva es necesaria para una localización precisa, ya que la localización disminuye si se elimina o lesiona.

Respuestas de neuronas aisladas

Los detectores de la diferencia interaural de tiempo están sintonizados para responder a valores específicos de dicha diferencia. Es difícil encontrar neuronas que estén sintonizadas para responder a áreas pequeñas de espacio, pero en la corteza auditiva no primaria las neuronas panorámicas responden con diferentes patrones de disparo a distancias diversas y hay neuronas que responden mejor a sonidos localizados en un lugar particular cerca de la cabeza.

Exploración del cerebro: un área de movimiento en la corteza

Existen neuronas en la corteza auditiva del mono que responden a la dirección del movimiento del sonido. La investigación realizada con IRMf ha identificado un área en la corteza humana que podría estar especializada en señalar el movimiento del sonido.

El MLD de la lechuza

La lechuza es un animal que tiene neuronas que responden mejor a sonidos que provienen de un área específica del espacio. Hay un mapa del espacio auditivo en el MLD de la lechuza.

CALIDAD SONORA: ¿A QUÉ SUENAN LOS ESTIMULOS?

Describir nuestra percepción de los sonidos en términos del tono (agudo o grave), el volumen (fuerte o bajo), la duración (larga o corta) o la localización (izquierda o derecha, cerca o lejos) no comprende por completo las grandes diferencias en la calidad de los muchos sonidos que escuchamos. La diferencia entre la voz de una mujer y la de un hombre no sólo es cuestión de frecuencias altas o bajas. La diferencia entre escuchar un radio dentro o fuera de un pequeño baño no sólo es cuestión de un nivel sonoro alto o bajo. En esta sección consideraremos algunos otros aspectos, además de la frecuencia y el nivel del sonido, que les otorgan características distintivas a las fuentes sonoras. Nos concentraremos en dos factores: 1) las características de la fuente sonora y 2) las características del ambiente en el que la fuente se localiza.

Calidad determinada por las características de la fuente sonora

Desde niños aprendemos a reconocer los instrumentos musicales. Una forma encantadora de enseñar a los niños a reconocerlos es mediante la versión musical de *Pedro y el lobo* de Prokofief, en la cual los animales son representados por los sonidos distintivos de cada instrumento. La flauta representa al pájaro; los cornos, al lobo; el fagot, al abuelo, y las cuerdas, a Pedro.

La altura tonal permite diferenciar los sonidos de los instrumentos: la flauta suena más aguda que el fagot; pero incluso cuando dos instrumentos tocan la misma nota con el mismo volumen podemos discernir cada uno debido a que difieren en el timbre (Handel, 1995). Dijimos en el capítulo 10 que cuando oímos a la flauta y al fagot tocar la misma nota, es posible describir el sonido de la flauta como "claro" o "dulce" y el del fagot como "nasal" o "velado". Estas diferencias de *timbre* revelan que los sonidos poseen otras cualidades además del tono y el volumen.

Varias características de los estímulos sonoros se conjugan para producir el timbre de los instrumentos. Un factor que genera diferencias de timbre es la fuerza relativa de los armónicos que se presentan para todos los sonidos musicales complejos (recuerde que vimos en el capítulo 10 que los sonidos musicales complejos están compuestos por una frecuencia fundamental y por sus armónicos, que son múltiplos de la fundamental).

En la figura 11.18 se comparan los armónicos que generan la guitarra, el fagot y el saxofón alto al tocar la nota sol$_3$ con una frecuencia fundamental de 196 Hz. Las alturas relativas y el número de armónicos varían; por ejemplo, la guitarra tiene más armónicos de frecuencia elevada que el fagot y el saxofón. Aunque las frecuencias de los armónicos son siempre múltiplos de la fundamental, pueden faltar los armónicos, como sucede con los armónicos de frecuencias altas del fagot y el saxofón alto.

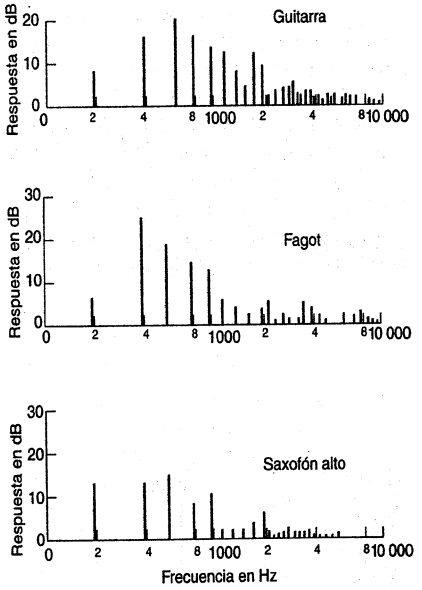


Figura 11.18
Espectros de Fourier para una guitarra, un fagot y un saxofón alto que tocan una nota con una frecuencia fundamental de 196 Hz. La posición de las líneas en el eje horizontal indica las frecuencias de los armónicos y la altura indica sus intensidades. (Olson, 1967.)

El mejor ejemplo de un instrumento que suena con pocos armónicos es la flauta. En la figura 11.19 se observa que cuando toca la nota de 1568 Hz (sol_6), aparte de la fundamental sólo hay un armónico, que además tiene muy poca fuerza. Como la fundamental tiene casi toda la energía de la nota, la flauta posee el sonido más delgado y puro de todos los instrumentos.Por el contrario, instrumentos como la guitarra y el piano en sus notas graves, compuestas por muchos armónicos, proporcionan un sonido mucho más lleno y rico que la flauta.

El timbre también depende del momento del **ataque** (la emisión del sonido al comenzar la nota) y del transcurso de su **decaimiento** (la caída del sonido al finalizar la nota). Por lo tanto, es fácil distinguir la diferencia entre la grabación de una nota aguda del clarinete y la grabación de la misma nota tocada por la flauta, siempre que escuchemos el ataque, el decaimiento y la parte sostenida; pero es difícil distinguirlos si se eliminan el primero y el último medio segundos de la grabación, pues con ello se suprime el ataque y el decaimiento del tono. (Berger, 1964; véase también Risset y Mathews, 1969).

Otra forma que dificulta distinguir dos instrumentos es la reproducción en sentido inverso de la grabación de un instrumento. Aunque esto no afecta la estructura armónica del sonido, si se presentara el sonido de un piano de manera inversa no sonaría como un piano debido principalmente a que el decaimiento original del sonido ocuparía el lugar del ataque y éste el del decaimiento (Berger, 1964; Erickson, 1975). Así, el timbre depende tanto de la estructura fija de los armónicos como del tiempo de transcurso, tanto del ataque como del decaimiento.

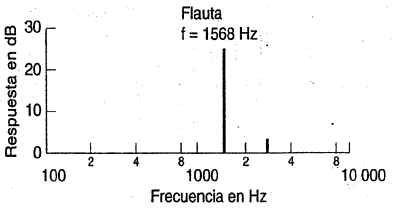


Figura 11.19
Espectro de Fourier de una flauta que toca una nota con una frecuencia fundamental de 1568 Hz. (Olson, 1967.)

Calidad determinada por las características de las salas: acústica arquitectónica

Las mismas fuentes sonoras pueden producir percepciones muy diferentes dependiendo de su lugar de localización. Se producirán sonidos muy diferentes si dice "hola" en una habitación alfombrada y si lo hace en las profundidades de una caverna.

Cuando estudiamos la visión, aprendimos que nuestra percepción de la luz depende, no sólo de la naturaleza de la fuente luminosa, sino también de lo que ocurre con la luz desde que abandona la fuente hasta que incide en el ojo. Si en su trayecto que va de un objeto al ojo la luz atraviesa una neblina, el objeto se verá más azulado o borroso que sin la neblina. Del mismo modo, nuestra percepción acústica depende no sólo del sonido que una fuente produce, sino también de la cantidad de sonido que llega a nuestros oídos de manera directa y de la cantidad que llega de manera indirecta (figura 11.10).

Sonido directo, sonido indirecto y tiempo de reverberación El sonido directo e indirecto le concierne a un campo de estudio llamado acústica arquitectónica, el cual se interesa ante todo por la forma en que el sonido indirecto modifica la calidad de los sonidos que escuchamos en las salas. El principal factor que afecta al sonido indirecto es el grado de absorción de paredes, techos y pisos. Si la mayor parte del sonido se absorbe, habrá poca reflexión y escucharemos poco sonido indirecto. Si la mayor parte del sonido se refleja, habrá una gran reflexión de sonido y percibiremos mucho sonido indirecto. Otro factor que afecta al sonido indirecto es el tamaño y la forma de la sala, pues ello determina la manera en que el sonido incide en las superficies y las direcciones en las que se refleja.

La cantidad y duración del sonido indirecto que se produce en una sala se conoce bajo el término de **tiempo de reverberación**, que es el lapso que el sonido requiere para disminuir en 60 dB su nivel original. Si el tiempo de reverberación de la sala es demasiado largo, los sonidos suenan de forma confusa, porque los sonidos directos y reflejados llegan al escucha con una demora larga. En casos extremos, como el de las catedrales con paredes de piedra, estas demoras se perciben como ecos. Si el tiempo de reverberación es corto, la música suena "sorda" y es difícil generar sonidos de intensidad muy alta.

Debido a la relación entre el tiempo de reverberación y la percepción, los ingenieros en acústica tratan de diseñar salas de concierto en las que el tiempo de reverberación iguale al de las salas conocidas por su buena acústica, como la sala de la Sinfónica de Boston y el Concertgebow en Amsterdam, que tienen tiempos de reverberación de alrededor de 2.0 segundos. Sin embargo, un tiempo de reverberación "ideal" no siempre será sinónimo de buena acústica. Así lo ejemplifican los problemas de diseño de la Philarmonic Hall de Nueva York. Cuando se inauguró en 1962, tenía un tiempo de reverberación de cerca de dos segundos, una cifra cercana a lo ideal. No obstante, se decía que la sala sonaba como si tuviera un tiempo de reverberación muy corto; además, los músicos de la orquesta se quejaban de que no podían oírse. Estas críticas dieron por resultado una serie de modificaciones que se prolongaron durante años hasta que, como ninguna resultara satisfactoria, el interior de la sala fue derruido y vuelto a construir. La nueva sala fue bautizada con el nombre de Avery Fisher Hall. La experiencia con la Philharmonic Hall, aunada a nuevos desarrollos en el campo de la acústica arquitectónica ha llevado a los ingenieros a considerar otros factores además del tiempo de reverberación en el diseño de las salas de concierto.

Más allá del tiempo de reverberación ¿Qué otros factores, además del tiempo de reverberación, necesitan considerarse al diseñar las salas de concierto? La clave para responder esta pregunta fue proporcionada por Leo Beranek (1996), quien identificó las siguientes medidas físicas asociadas con la forma en que la música se percibe en las salas de concierto:

- *Tiempo de intimidad* Tiempo entre el momento en que el sonido llega directamente del escenario y el momento en que el primer reflejo llega.
- *Proporción de graves* Proporción de frecuencias bajas a frecuencias medias que las paredes y otras superficies reflejan.
- *Factor de amplitud* Fracción de todo el sonido recibido por un escucha que es sonido indirecto.

Para determinar los valores óptimos de estas medidas físicas, los ingenieros en acústica las midieron en 20 salas de ópera y 25 salas sinfónicas en 14 países. Al comparar sus mediciones con la calificación de las salas dada por los directores y los críticos musicales, confirmaron que las mejores salas de concierto tenían tiempos de reverberación de alrededor de 2 segundos y también encontraron que para las salas de ópera era mejor 1.5 segundos, y que era necesario un tiempo más corto para permitir a la gente escuchar con claridad las voces de los cantantes. También encontraron que tiempos de intimidad de alrededor de 20 milisegundos y altas proporciones de graves y factores de amplitud estaban asociados con una buena acústica (Glanz, 2000). La consideración de todos estos factores en el diseño de nuevas salas de concierto ha tenido como resultado una acústica que compite con la de las mejores salas del mundo (figura 11.20).

Los problemas que enfrentan los arquitectos en el diseño de las salas de concierto resaltan la complejidad de los factores que determinan la calidad del sonido. El estímulo sonoro que en realidad llega al escucha es mucho más complejo que los tonos puros aislados, o incluso que los tonos musicales, debido a la forma en que los sonidos interactúan con los objetos en el ambiente.

Identificación de los sonidos ambientales

Nuestra revisión de la calidad del sonido se ha abocado en la manera en que escuchamos música en las salas. Sin embargo, nuestro ambiente cotidiano está lleno de sonidos, además de la música. Los psicólogos apenas han comenzado a estudiar los sonidos que escuchamos en nuestro entorno cotidiano. Una aproximación al estudio de los sonidos ambientales es la distinción entre dos formas de describir los sonidos. William Gaver (1993a,b) distingue entre la **audición cotidiana**, que se concentra en escuchar sonidos como el del aire acondicionado o el crujido de una silla, y la **audición musical**, que se interesa en las *cualidades perceptuales* de los sonidos, tales como el tono y el timbre. Por lo regular la gente describe los soni-

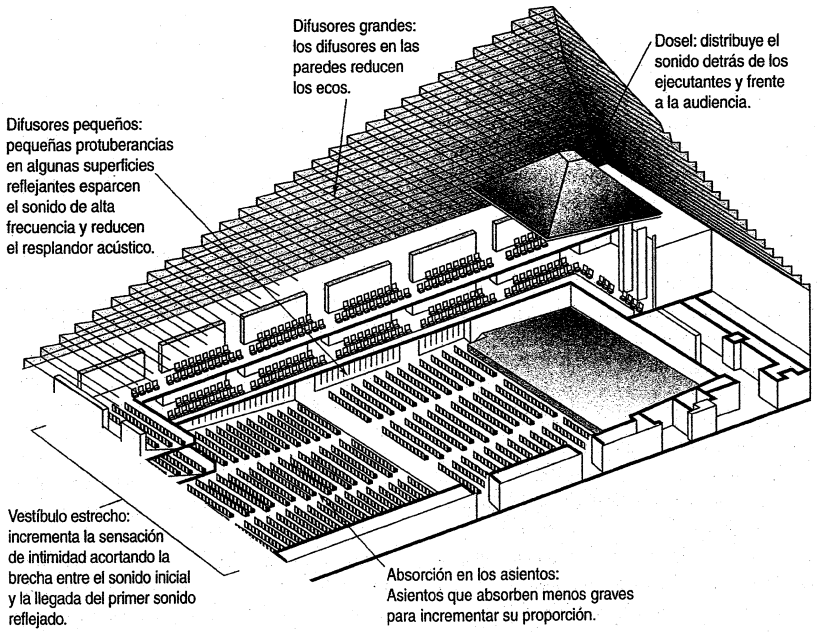


Figura 11.20
Una sala de conciertos en cuyo diseño se toman en cuenta los factores analizados en el texto. En ella se indican algunas de las características que contribuyen a una buena acústica.

dos que escucha en términos de audición cotidiana ("el aire acondicionado está soplando") mientras que los investigadores de la audición por lo general describen el sonido en términos de la audición musical ("el sonido del aire acondicionado es un ruido blanco de altura media").

Aunque la audición cotidiana está más próxima a nuestra experiencia, se ha investigado muy poco. Sin embargo, algunos investigadores dieron recientemente los primeros pasos a este respecto en el examen de la audición cotidiana. Estos investigadores están interesados en el estudio de los sonidos naturales tales y como ocurren en el ambiente y en la adopción de un ***planteamiento ecológico* de la percepción auditiva** análogo al de J. J. Gibson para la percepción visual que estudiamos en el capítulo 9.

El primer paso en el estudio de la audición cotidiana consiste en describir los sonidos de nuestro entorno. Gaver distingue las siguientes tres clases de sonidos: 1) sólidos vibratorios (pisadas, campanillas, abrelatas), 2) sucesos aerodinámicos (el aire acondicionado o el viento entre los árboles) y 3) sonidos líquidos (como cuando se vierte agua o se deja caer un objeto en el agua).

La audición cotidiana se ha estudiado también por medio de la determinación del grado de precisión con el que la gente es capaz de identificar los sonidos. Cuando Gaver reprodujo sonidos grabados, descubrió que los sujetos podían identificar si una persona subía o bajaba las escaleras, las dimensiones de un objeto que era arrojado al agua y el momento en que se vertía líquido en una taza. Con base en sonidos de pisadas, podían también decir si eran de hombre o de mujer (Li, Logan y Pastore, 1991).

¿Cómo realizan los sujetos estos juicios? Se han encontrado algunas claves en los errores que cometen. Por ejemplo, a menudo confundían el sonido de una gaveta que se abría y se cerraba con el de una bolera. Al parecer, la razón de esta confusión es que tanto la gaveta como la bolera producen un sonido de rodamiento que viene seguido por un impacto. Otros investigadores han buscado sistemáticamente la relación entre las propiedades físicas de los estímulos y sus efectos en la percepción. Por ejemplo, Lynn Halpern, Randolph Blake y James Hillenbrand (1986) se preguntaron qué era lo que hacía que un sonido, como el rechinido de una herramienta de jardinería sobre una baldosa, fuera considerado por mucha gente como desagradable. Aunque pensaban que la causa serían los componentes de frecuencia alta, cuando presentaron por separado los componentes de alta y baja frecuencias descubrieron que estos últimos eran los responsables.

Esta clase de investigaciones sobre los sonidos cotidianos constituyen apenas el comienzo de los esfuerzos por entender cómo percibimos los estímulos auditivos complejos. Los problemas que se plantean son difíciles dado el carácter complejo de los estímulos. Sin embargo, de la misma forma en que los investigadores se han interesado más en los estímulos visuales complejos, como los rostros y otras formas (véase capítulos 4 y 5), se han llegado a interesar también en la naturaleza compleja de los estímulos auditivos cotidianos (véase Carello *et al.*, 1998).

Análisis de la escena auditiva: Identificación de las fuentes sonoras

Hasta aquí nos hemos enfocado en la forma en que percibimos los sonidos producidos por una sola fuente. Ahora consideraremos el modo en que percibimos los sonidos que varias fuentes producen simultáneamente o en estrecha cercanía temporal.

El problema del análisis de la escena auditiva

Iniciamos este capítulo con el ejemplo de un pájaro piando en un árbol y un gato maullando en el suelo. El objetivo de este ejemplo es mostrar que no podemos decir dónde se localizan el ave y el gato a partir de los receptores de la cóclea del escucha que son estimulados, ya que estos receptores responden a las frecuencias del sonido, no al lugar de localización del sonido en el espacio.

Regresemos ahora al ejemplo del pájaro y el gato para estudiar un problema relacionado: ¿Cómo sabe el sistema auditivo que hay dos fuentes de sonido, el pájaro y el gato? Esto puede parecer un problema simple. Después de todo, estos animales producen sonidos diferentes que son fáciles de distinguir; pero, cuando observamos la información que estos sonidos crean en la cóclea, nos damos cuenta de que el problema no es tan sencillo.

Si el pájaro y el gato están piando y maullando exactamente al mismo tiempo, los cambios de presión creados por cada uno de ellos se combinan en el oído, como se muestra en la figura 11.21, y estimulan los receptores de la cóclea. Pero, ¿cuáles células ciliadas están siendo estimuladas por el llanto del gato y cuáles por el canto del pájaro? Como los cambios de presión de ambos sonidos se mezclan, no hay forma de saberlo. Así como no podemos usar la información sobre el lugar en la cóclea para determinar las localizaciones del pájaro y del gato, tampoco podemos usar dicha información para diferenciar los sonidos producidos por el pájaro de aquellos producidos por el gato.

En esencia, éste es el mismo problema que usted enfrenta cuando habla con un amigo en una fiesta donde hay mucho ruido. Aunque los sonidos producidos por la conversación de su amigo se mezclan en su cóclea con los sonidos producidos por las otras conversaciones, además de la música y el sonido de la puerta del refrigerador que se cierra y los vasos que tintinean, de alguna manera usted puede separar lo que su amigo le está diciendo del resto de los sonidos. Esta disposición de las fuentes sonoras en el ambiente conforma lo que se conoce como **escena auditiva**, y el proceso por el que uno separa los estímulos producidos por las fuentes en percepciones independientes se denomina **análisis de la escena auditiva** (Bregman, 1990, 1993; Yost, 2001).

Tal vez una forma de analizar una escena auditiva en sus componentes sería usar la información acerca del lugar de donde cada fuente proviene. Puede separar la voz de su amigo del cierre de la puerta del refrigerador porque su amigo está parado cerca de usted y el sonido de la puerta del refrigerador viene de la habitación contigua. Las posiciones

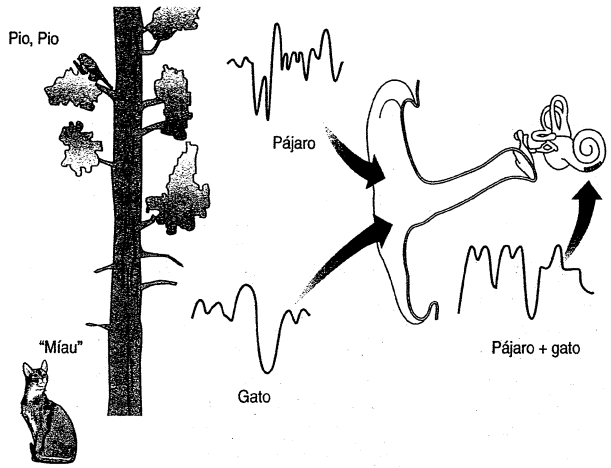


Figura 11.21
Los mismos animales de la figura 11.3, pero en este caso se muestra el patrón de cambios de presión para cada uno y la señal combinada que entra al oído. El problema para identificar los sonidos emitidos por el pájaro y el gato como provenientes de cada uno es que se mezclan en la cóclea.

de las fuentes sonoras en el espacio pueden ayudarlo a separar una fuente de otra, pero cuando usted escucha la grabación monoaural de una orquesta a través de unos audífonos es capaz de escuchar instrumentos separados aunque no tenga información acerca de la posición de los instrumentos en el espacio (Yost, 1997). Por ende, debe haber otra información además de la localización espacial que le permita analizar una escena auditiva en fuentes sonoras separadas. Podemos describir esta información con base en los principios del agrupamiento auditivo.

Principios del agrupamiento auditivo

Así como la percepción organiza los estímulos visuales para que ciertos elementos de una escena parezcan ir juntos, lo mismo sucede con los estímulos sonoros. Esta organización perceptual tiene lugar de acuerdo con reglas basadas en la forma en que los sonidos se originan en el ambiente. Por ejemplo, los sonidos que se originan en una sola fuente proceden del mismo punto en el espacio. Así, un factor que nos permite separar las fuentes es su ubicación. Consideremos de nuevo este factor, además de algunos principios del agrupamiento auditivo. A medida que los describamos, observe que algunos son similares a las leyes de la Gestalt sobre el agrupamiento visual que explicamos en el capítulo 5.

Ubicación *Los sonidos creados por una fuente suelen venir de una ubicación en el espacio o bien de un sitio que cambia de manera gradual.* Cada vez que dos sonidos están separados en el espacio, la clave de ubicación nos permite separarlos perceptualmente. Además, cuando una fuente se mueve, sigue una trayectoria continua en lugar de dar saltos erráticos de un lado a otro. Este movimiento continuo nos sirve para percibir, por ejemplo, que el sonido de un automóvil que transita proviene de una sola fuente.

Semejanza del timbre *Los sonidos que tienen el mismo timbre suelen proceder de la misma fuente.* Este principio significa simplemente que acostumbramos agrupar los estímulos que tienen un sonido parecido. Para ilustrarlo, tomemos el efecto creado por David Wessel (1979), quien presentó a sus escuchas las secuencias de notas que se muestran en la figura 11.22a. En la figura, los círculos llenos tienen un timbre y los vacíos otro. Cuando las figuras se tocan lentamente, suenan como tres notas seguidas que cambian de

timbre y cuya altura aumenta , como ocurriría si las notas de un clarinete alternaran con las de una trompeta (figura 11.22b). En cambio, si se tocan presto, las notas con distintos timbres se perciben como líneas descendentes que alternan, como si el clarinete y la trompeta tocaran secuencias separadas de tres notas (figura 11.22c). Éste es un ejemplo de **segregación de flujos auditivos** (la separación de estímulos acústicos que inciden en el oído en flujos perceptuales distintos) (véase también Bregman y Pinker, 1978).

Semejanza del tono *Los sonidos de frecuencias similares suelen ser producidos por la misma fuente.* Este principio significa que tendemos a percibir juntos los sonidos con un mismo tono. Los compositores utilizaron el agrupamiento por semejanza del tono desde mucho antes de que los psicólogos comenzaran a estudiarlo. Los autores del periodo barroco (1600-1750) sabían que si un solo instrumento toca notas graves y agudas que alternan rápidamente, el escucha percibe dos melodías, como si un instrumento tocara las notas agudas y otro las graves. En la figura 11.23 se muestra un extracto de una pieza de Juan Sebastián Bach que aplica este recurso. Cuando el pasaje se toca presto, las notas graves suenan como una melodía tocada por un instrumento y las agudas como una melodía interpretada por otro instrumento. Este efecto, que los músicos llaman *polifonía* o *contrapunto*, es un ejemplo de segregación de flujos auditivos (véase Jones y Yee, 1993; Yost y Sheft, 1993).

Albert Bregman y Jeffrey Campbell (1971) demostraron la segregación por el tono de flujos auditivos alternando notas agudas y graves, como se observa en la secuencia de la figura 11.24. Cuando alternaban lentamente las notas agudas con las graves, como en la figura 11.24a, se escuchaban una tras otra en un flujo: agudo-grave-agudo-grave, como lo indica la línea punteada. No obstante, cuando las notas se alternaban con rapidez, la percepción agrupaba las notas en dos flujos auditivos, por lo que el escucha oía dos líneas al mismo tiempo, una aguda y otra grave (figura 11.24b) (para una de las primeras demostraciones de la segregación de flujos auditivos, véase Heise y Miller, 1951; Miller y Heise, 1950).

Este agrupamiento de sonidos en sucesiones de tono semejante se demostró también en un experimento de Bregman y Alexander Rudnicky (1975).

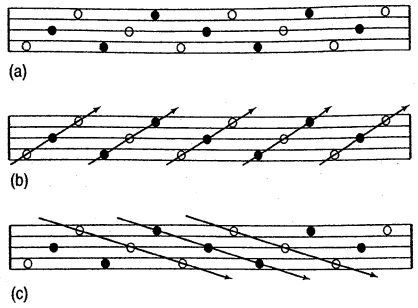


Figura 11.22
(a) Serie repetida de tres notas presentada por Wessell (1979). Los círculos vacíos representan notas con el mismo timbre; los círculos llenos son notas con otro timbre. (b) Cuando las notas se presentan lentamente, se perciben como secuencias ascendentes de timbres alternados. (c) Cuando las notas se tocan presto, se perciben como escalas descendentes con el mismo timbre. Ésta es la ilusión del timbre de Wessell (1979).

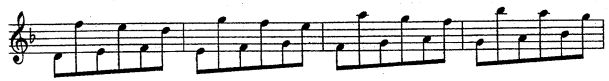


Figura 11.23
Cuatro compases de una pieza de J. S. Bach (el preludio coral de Jesus Christus unser Heiland, 1739). Cuando se toca presto, la percepción agrupa las notas superiores en una línea sonora y las inferiores en otra. A este fenómeno se le llama segregación de flujos auditivos.

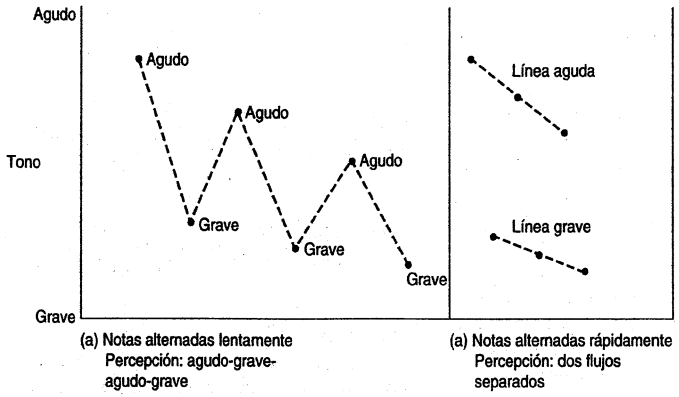


Figura 11.24
(a) Cuando se alternan lentamente notas agudas y graves, no hay segregación de flujos auditivos y el escucha percibe notas graves y agudas que se alternan. (b) La alternación rápida produce una segregación en líneas aguda y grave.

Primero se presentan al escucha dos sonidos estándares, X y Y (figura 11.25a). Cuando los sonidos aparecen solos, es fácil percibir su orden (XY o YX); pero cuando suenan entre dos tonos de distracción (D) (figura 11.25b), se vuelve muy difícil juzgar el orden. El término *tonos de distracción* es apropiado: los tonos distraen al escucha, así que no puede estimar el orden de los sonidos X y Y con facilidad.

Sin embargo, es posible suprimir el efecto de los tonos D si se añade una serie de tonos "captores" (C) (figura 11.25c). Como estos últimos tienen la misma altura que los de distracción, los "capturan" y forman

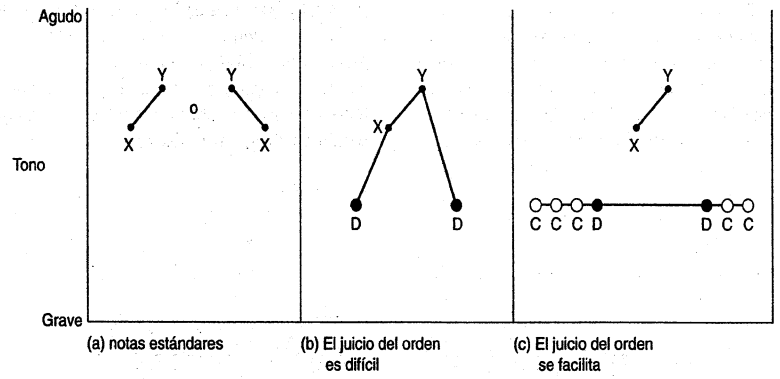


Figura 11.25
Experimento de Bregman y Rudnicky (1975). (a) Las notas estándares X y Y tienen diferentes tonos. (b) Prueba 1: los tonos de distracción (D) se agrupan con X y Y y dificultan estimar el orden deestas notas. (c) Prueba 2: la adición de tonos captores (C) con el mismo tono que los de distracción hace que éstos formen parte de un flujo separado (ley de la semejanza) y facilita el juicio del orden de X y Y. (Basado en Bregman y Rudnicky, 1975.)

una secuencia que los distingue de los sonidos X y Y. El resultado es que X y Y se perciben como parte de otra secuencia y es mucho más fácil determinar su orden.

El último ejemplo del agrupamiento generado por semejanza de tono es un efecto llamado **ilusión de la escala o canalización melódica**. Diana Deutsch (1975, 1996) demostró este efecto al presentar simultáneamente dos escalas, una ascendente y otra descendente (figura 11.26a). Los sujetos escuchaban las escalas a través de unos audífonos que los que se presentaban al oído izquierdo y al derecho notas sucesivas de cada escala de forma alternada (figura 11.26b). Si nos concentramos sólo en el oído derecho, notaremos que las notas alternan de forma aguda, grave, aguda. Del mismo modo, si nos enfocamos al oído izquierdo, notaremos que las notas siguen la secuencia grave, aguda, grave. Sin embargo, los sujetos no percibieron lo anterior, sino secuencias uniformes en cada oído: las notas agudas en el derecho y las graves en el izquierdo (figura 11.26c).

Esta ilusión destaca una propiedad importante del agrupamiento perceptual. Por lo regular, los principios del agrupamiento auditivo nos ayudan a interpretar lo que sucede en el ambiente. Resulta más eficaz percibir que los sonidos parecidos proceden de la misma fuente porque esto es lo que normalmente sucede en el entorno. Cuando el sistema perceptual aplica el principio de agrupamiento por semejanza a los estímulos artificiales presentados a través de unos audífonos, comete el error de asignar tonos similares al mismo oído. Sin embargo, la mayoría de las veces, cuando los psicólogos no controlan los estímulos, el hecho de que los sonidos de frecuencias semejantes sean producidos por la misma fuente le permite al sistema auditivo determinar de manera correcta el lugar de donde provienen.

Proximidad temporal *Los sonidos que ocurren en progresión rápida suelen ser producidos por la misma fuente.* Podemos ilustrar la importancia del tiempo en la segregación de flujos si retomamos nuestros ejemplos de agrupamiento por semejanza. Para que haya una segregación de flujos a causa de la similitud de los tonos o los timbres, los sonidos de timbres o frecuencias parecidas tienen que presentarse muy próximos en el tiempo. De acuerdo con el principio de la proximidad temporal, solemos percibir de manera conjunta los sonidos que se presentan uno tras otro con rapidez. Si hay un lapso grande entre ellos, como en la figura 11.24a, no habrá segregación aunque tengan tonos análogos.

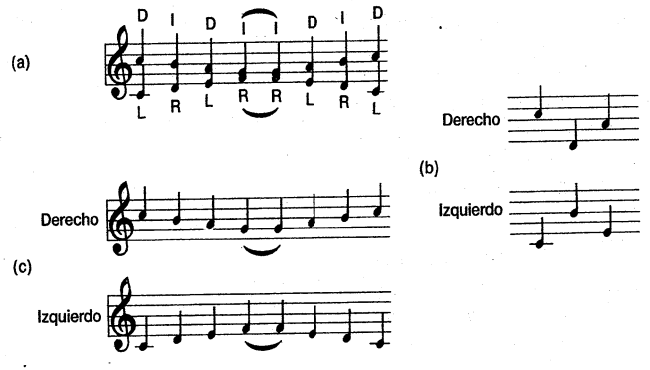


Figura 11.26
(a) Estos estímulos fueron presentados en los oídos izquierdo y derecho del sujeto en el experimento de la "ilusión de la escala" de Deutsch (1975). (b) Primeras tres notas presentadas a los oídos izquierdo y derecho en el experimento. Las notas presentadas a cada oído no forman una escala, sino que proceden a través de saltos. (c) Lo que escucha el sujeto. Aunque las notas proceden a través de saltos, el sujeto percibe una secuencia uniforme de notas en cada oído. Este efecto se denomina ilusión de la escala o canalización melódica. (Basado en Deutsch, 1975.)

Inicio y fin *Los sonidos que comienzan y culminan en momentos diferentes son producidos por fuentes distintas.* Si uno escucha tocar un instrumento y luego se le une otro, sabe que se trata de dos fuentes.

Buena continuación *Los sonidos constantes o que cambian uniformemente a menudo son producidos por la misma fuente.* Esta propiedad de los sonidos establece un principio semejante al de la buena continuación para la vista. Los estímulos sonoros con la misma frecuencia o con frecuencias que cambian de modo uniforme se perciben de forma continua aunque otro estímulo los interrumpa.

En la figura 11.27a se muestra un ejemplo musical de este principio (Deutsch, 1996). El fragmento consta de una secuencia de notas repetidas (arriba) y otra que asciende y desciende de tono (abajo). Aunque las alturas tonales de las dos líneas se cruzan (figura 11.27b), se perciben en dos corrientes separadas.

Richard Warren, C J. Obuseck y J. M. Acroff (1972) ilustraron de otra manera el principio de la buena continuación al presentar los estímulos que aparecen en la figura 11.28. Cuando las notas sostenidas fueron interrumpidas por silencios (figura 11.28a), los escuchas percibían que se detenían en esos momentos. Ahora bien, cuando pusieron ruidos sobre los silencios (figura 11.28b), los escuchas percibían que las notas se prolongaban por debajo de los ruidos (figura 11.28c). Esta demostración es análoga a la de la buena continuación visual en la figura 5.12. Así como los tubos de la fotografía se perciben como continuos aunque se traslapen, las notas interrumpidas por ruidos se perciben como continuas.

Experiencia W. Jay Dowling (1973) ejemplificó el influjo de la experiencia en el agrupamiento perceptual de los estímulos auditivos al hacer que sus sujetos escucharan dos melodías intercaladas en las que se alternaban las notas de "Three Blind Mice" ("Tres ratones ciegos") y "Mary Had a Little Lamb" ("María tenía un corderito") (figura 11.29). Cuando los sujetos oyeron las melodías combinadas, informaron que habían escuchado una mezcla incoherente de notas. Sin embargo, cuando se les indicó el nombre de las

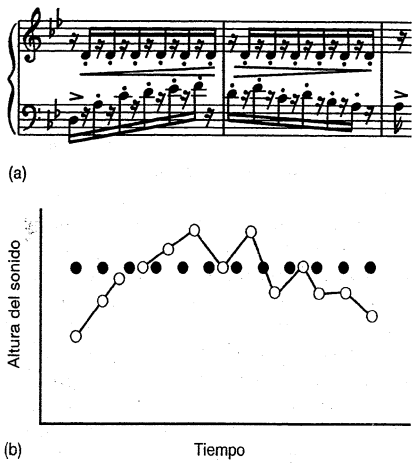


Figura 11.27
(a) Selección de la Leyenda de Albinez que muestra dos líneas musicales, una de notas repetidas y otra de una secuencia de notas cambiantes. (b) Los escuchas perciben las notas repetidas como un flujo (círculos llenos) y las notas cambiantes como otro, aunque éstas se superponen. (Adaptado de Deutsch, 1996.)

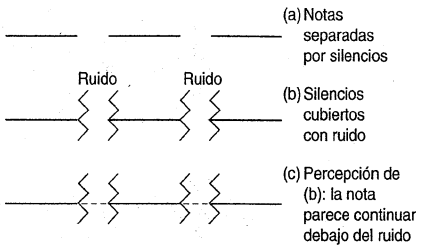


Figura 11.28
Demostración de la buena continuación por medio de notas.

piezas, fueron capaces de oír la melodía a la que prestaban atención.

De acuerdo con Dowling y Dane Harwood (1986), lo que estos escuchas hicieron fue aplicar un

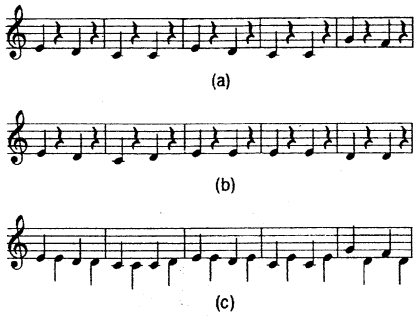


Figura 11.29
(a) "Tres ratones ciegos"; (b) "María tenía un corderito", y (c) las dos melodías intercaladas ("Tres ratones ciegos: plecas hacia arriba; "María tenía un corderito": plecas hacia abajo).

esquema melódico a las melodías intercaladas. Los esquemas melódicos son representaciones de melodías conocidas que están guardadas en la memoria. Cuando uno no sabe qué pieza escucha, no tiene acceso al esquema y, por tanto, no cuenta con nada para comparar lo que oye. Pero si se nos dice cuál es la melodía, la comparamos con esquemas conocidos, en este caso los de "Tres ratones ciegos" y "María tenía un corderito", por lo que finalmente percibimos estas melodías .

Los principios de agrupamiento auditivo que hemos explicado ofrecen información acerca de la cantidad y la identidad de las fuentes en el ambiente auditivo. Sin embargo, cada principio por sí solo no constituye una prueba infalible. Fundar nuestra percepción solamente en uno de ellos pueden inducirnos al error, como en el caso de la ilusión de la escala, la cual está organizada deliberadamente para que la semejanza de tono domine nuestra percepción de lo que oímos. En casi todas las situaciones cotidianas basamos nuestra percepción en la operación conjunta de varias de estas claves. Esto se asemeja a la situación que referimos a propósito de la percepción visual, cuando vimos que nuestra percepción de los objetos depende de la operación conjunta de varias leyes de organización de la Gestalt y que nuestra percepción de la profundidad es el resultado de varias claves simultáneas.

¿Qué efecto tiene la visión en la audición?

En esta sección combinaremos nuestra descripción de la plasticidad perceptual con la descripción de la manera en que la percepción ocurre entre los sentidos. Primero describiremos un experimento fisiológico que demuestra que privar a un animal de la estimulación visual puede producir un incremento en el tamaño de un área de la corteza importante para la localización auditiva. Luego expondremos un experimento psicofísico que demuestra cómo la estimulación visual puede tener efectos a largo plazo en nuestra capacidad para localizar el sonido.

El efecto de la privación visual en un área auditiva

Cuando se priva a un animal de la estimulación de un sentido, ¿de qué forma esta situación afecta la operación de otro sentido? Esta pregunta fue estudiada por Josef Rauschecker y Martin Korte (1993), quienes privaron a gatitos de la visión de patrones en ambos ojos al suturarles los párpados al nacer. Después de criarlos en estas condiciones de privación visual, Rauschecker y Korte tomaron registros de las neuronas del *surco ectosilviano anterior (SEA)* que comprende un área especializada en la localización de los sonidos y otras áreas que responden a estímulos somato sensoriales (tacto) y visuales (figura 11.30a).

Cuando compararon esta área en los gatos obturados con la de los de un grupo control con vista normal, observaron un resultado muy interesante: en los gatos obturados, las áreas auditivas y somatosensoriales se habían extendido, mientras que el área visual había disminuido. Además, las neuronas del área auditiva estaban mejor sintonizadas para detectar la localización de los sonidos. Como puede observar en la figura 11.30b, las áreas auditiva y somatosensorial ocupan parte del espacio que había sido asignado a la visión. Por consiguiente, éste es otro ejemplo de la capacidad del cerebro para cambiar su estructura y funcionamiento a fin de adaptarse a los cambios a largo plazo en el ambiente sensorial del animal.

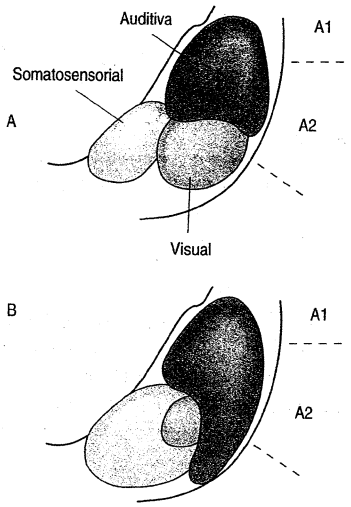


Figura 11.30
Núcleo ectosilviano anterior localizado cerca de las áreas auditivas A1 y A2 que comprende áreas auditiva, visual y somatosensorial. Arriba: dimensiones de las tres áreas en el gato normal. Abajo: dimensiones de las tres áreas en el gato que al nacer fue privado de la visión de patrones en ambos ojos. Las áreas auditiva y somatosensorial crecieron a expensas del área visual. (Tomado de Rauschecker y Korte, 1993.)

El posefecto del ventriloquismo

Como segundo ejemplo de la plasticidad que involucra a la visión y la audición, consideraremos un efecto psicofísico en los seres humanos llamado el efecto del ventriloquismo, el cual ya describimos en la sección de "Entre sentidos" del capítulo 7. Este efecto ocurre cuando un estímulo visual influye en nuestra percepción de la localización de un estímulo auditivo. Por ejemplo, el efecto del ventriloquismo ocurre en la televisión y en las películas cuando percibimos que el sonido proviene de la boca del actor aunque en realidad provenga de altavoces laterales.

A continuación consideraremos un aspecto especialmente interesante del efecto del ventriloquismo, un cambio en la percepción del espacio auditivo que persiste incluso después de que el estímulo visual que causó el efecto de ventriloquismo ya no está presente. Este efecto de ventriloquismo persistente, denominado **posefecto del ventriloquismo**, fue demostrado por Gregg Recanzone (1998) por medio del procedimiento que se presenta en la figura 11.31: primero se probó la localización del sonido de un sujeto usando 15 altavoces en un cuarto oscuro. Los sujetos se sentaban frente a los altavoces y cuando escuchaban el sonido de uno de los altavoces, indicaban su posición dirigiendo la cabeza hacia el sonido (figura 11.31a). En la parte de entrenamiento del experimento, los sujetos escuchaban el sonido de uno de los altavoces, como antes, pero esta vez una luz

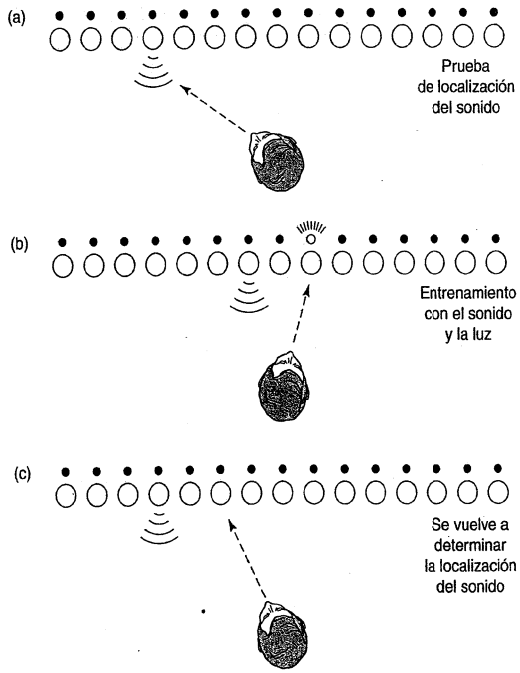


Figura 11.31
Procedimiento para el experimento del efecto del ventriloquismo. (a) La localización auditiva de una persona se determina haciéndola girar hacia un sonido en la oscuridad. (b) Se entrena a la persona para 2500 ensayos mediante la presentación simultánea de un sonido y una luz a la derecha. El sujeto gira la cabeza hacia el lugar donde percibe el sonido, el cual resulta ser el lugar donde la luz destella, es decir, a la derecha del sonido. (c) Después del entrenamiento, se vuelve a determinar la localización auditiva usando el mismo procedimiento que en (a). La luz ya no está presente, pero la localización del sujeto se encuentra ahora a la derecha del sonido, donde se encontraba la luz. (Tomado de Recanzone, 1998.)

destellaba a la derecha del altavoz que producía el sonido (figura 11.31b). Para mantener la atención del sujeto en el estímulo sonoro, se le pidió que presionara un botón cada vez que se presentara un tono ligeramente más fuerte, lo que ocurría cada cuatro o cinco ensayos. Como puede ver en la figura 11.31b, durante el entrenamiento el sujeto percibía que el sonido provenía de la ubicación que indicaba la luz.

Después de 2500 pareamientos del sonido y la luz, se repitió la prueba de localización del sonido en completa oscuridad. La tarea de los sujetos era la misma que antes del entrenamiento. Debían dirigir la cabeza hacia el sonido. Sin embargo, esta vez el resultado fue diferente. Ahora la dirigían a la derecha del sonido, cerca del lugar donde la luz había destellado, salvo que ahora ésta no estaba presente (figura 11.31c). El entrenamiento con la luz cambió las percepciones que tenían del espacio auditivo.

La hipótesis de Recanzone es que las neuronas corticales responsables de la localización del sonido fueron "recalibradas" por el procedimiento de entrenamiento. Si esto es cierto, significa que cuando el estímulo visual cambia la percepción que la persona tiene del lugar del que proviene un sonido, produce cambios en la corteza auditiva de la persona.

Aunque los dos experimentos que hemos descrito son muy diferentes, ambos ilustran cómo la manipulación de la experiencia visual puede afectar el funcionamiento auditivo. En un caso, un decremento en la experiencia visual ocasiona incrementos en el tamaño de un área de la corteza del gato importante para la localización del sonido. En el otro, agregar experiencia visual causa un cambio en la percepción que tiene la persona de la localización de un tono, el cual puede estar también acompañado de cambios en la corteza auditiva de la persona.

TABLA SINÓPTICA 11.2

Calidad y fuente del sonido

El timbre de un sonido es determinado por las características de su fuente, como el número y tamaño de sus armónicos y el ataque y decaimiento del sonido.

Calidad del sonido que está determinada por las características de las salas de concierto

El ambiente en que se produce el sonido determina la cantidad de sonido directo e indirecto que llega a los oídos del escucha, lo que influye en la calidad del sonido. La cantidad de sonido indirecto y su duración se expresan en el tiempo de reverberación de la sala. La ciencia de la acústica arquitectónica ha identificado otras características del estímulo como el tiempo de intimidad, la proporción de graves y el factor de amplitud, los cuales afectan la calidad del sonido en las salas de concierto.

Sonidos ambientales

El planteamiento ecológico de la percepción auditiva se enfoca en el análisis de los sonidos ambientales. La audición cotidiana se aboca a la audición de sucesos comunes como el funcionamiento del aire acondicionado. La investigación sobre la audición cotidiana ha descrito los tipos de sonido en el ambiente y ha determinado el grado de eficacia con el cual puede identificar diversos tipos de sonido.

Análisis de la escena auditiva

El problema del análisis de la escena auditiva consiste en separar las diferentes fuentes de sonido de todos los demás sonidos que se presentan simultáneamente en una escena auditiva. Se han identificado los siguientes principios del agrupamiento auditivo que contribuyen en la realización de este análisis: ubicación, semejanza de timbre, semejanza de tono, proximidad temporal, inicio y fin, buena continuación y experiencia.

Entre sentidos y plasticidad: ¿qué efecto tiene la visión en la audición?

Privar a gatitos de la visión ocasiona un incremento en el área del surco ectosilviano especializado en la localización auditiva. El efecto del ventriloquismo es un cambio en la localización de un sonido que se origina por la presencia de un estímulo visual. El posefecto del ventriloquismo es la persistencia de este efecto después que el estímulo visual ya no está presente. Este posefecto puede deberse a la recalibración de las neuronas corticales.

Preguntas de estudio

Localización auditiva: Localización en el espacio de sonidos aislados

1. ¿Qué es la localización auditiva? (376)
2. ¿Qué tan bien pueden los escuchas localizar los sonidos? ¿Dónde la localización es mejor y peor en relación con la cabeza? (376)
3. Describa las tres coordenadas utilizadas para describir la localización auditiva. (376)
4. ¿Cuál es el problema que enfrenta el sistema auditivo al determinar las localizaciones? ¿En qué difiere la información sobre la localización disponible para el sistema auditivo de la información disponible para el sistema visual? (376)

Información del acimut

5. ¿Cuáles son las dos claves interaurales principales? ¿Por qué se les denomina binaurales? (377)
6. Describa el principio de la diferencia interaural de tiempo. (377)
7. Describa el principio de la diferencia interaural de nivel. ¿Cuál es el principio de la sombra acústica y por qué ocurre más con ciertas frecuencias? (378)
8. Describa el principio de sistema de guía personal y el modo en que usa las claves binaurales. (379)

Información de la elevación

9. ¿Qué son las claves espectrales? ¿Qué es la función de transferencia direccional (FTD) y cómo proporciona información para la localización del sonido? ¿Cuál es la función de la cabeza y del pabellón de la oreja en la determinación de la FTD? (380)

Información de distancia

10. Describa las siguientes claves de la distancia: nivel de sonido, frecuencia, paralaje del movimiento y reflejo. (382)
11. ¿Qué son los sonidos directo e indirecto? (382)

El efecto de precedencia

12. ¿De qué manera la percepción de la localización de los sonidos que provienen de dos altavoces separados en el espacio cambia a medida que la demora entre los dos altavoces se incrementa de cero (simultánea) a alrededor de 10 ms? (383)
13. ¿Qué es la fusión? ¿Qué es el umbral del eco? ¿Qué es el efecto de precedencia? (383)
14. ¿Qué característica del sonido directo nos permite escucharlo como si proviniera directamente de su fuente? (384)
15. Cuando escuchamos el sonido directo que proviene de la fuente ¿escuchamos otros sonidos que llegan a nuestros oídos con una ligera demora? (385)

Base fisiológica de la localización

16. ¿Cuál es la base fisiológica para la localización? Describa la función de la corteza auditiva, los detectores de diferencias interaurales de tiempo, las neuronas sintonizadas a áreas espaciales específicas, las neuronas panorámicas y las neuronas que señalan sonidos que ocurren cerca de la cabeza. (385)
17. Describa el mapa topográfico de la lechuza. (388)
18. ¿Cuáles son las similitudes entre el mapa unívoco del espacio en el MLD de la lechuza y el mapa de la corteza visual? (388)
19. ¿Cuál es la principal diferencia entre los mapas del espacio del oído y de la vista? ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que la fisiología de la localización del sonido es un proceso de cálculo? (388)
20. ¿Qué ocurre si taponamos la oreja de una lechuza? ¿Qué pasa si lo hacemos únicamente de manera parcial ? (390)

Exploración del cerebro: Un área de movimiento en la corteza auditiva

21. ¿Poseen los animales neuronas corticales que responden a la dirección del movimiento del sonido? (386)
22. Describa el experimento que demostró que la posible existencia de un área especializada en la corteza humana que señala el movimiento auditivo. (386)

Calidad sonora: A qué suenan los estímulos

Calidad determinada por las características de la fuente sonora

23. ¿Qué es el timbre? Describa la influencia de la estructura armónica de un sonido en el timbre. ¿Qué otras características de los sonidos influyen en el timbre? (391)

Calidad determinada por las características de las salas: Acústica arquitectónica

24. ¿Qué es el tiempo de reverberación? (392)
25. ¿Qué factores además del tiempo de reverberación influyen en la forma en que la música suena en las salas de concierto? (393)

Identificación de los sonidos ambientales

26. ¿Cuál es la diferencia entre la audición musical y la cotidiana? (393)
27. ¿En qué consiste el planteamiento ecológico de la percepción auditiva? (394)
28. ¿Cuál es el primer paso en el estudio de la audición cotidiana? (394)
29. ¿Qué tan bien identificamos los sonidos cotidianos? (394)
30. ¿Por qué el sonido que se produce al rascar con las uñas el pizarrón resulta desagradable? (395)

Análisis de la escena auditiva: Identificación de las fuentes del sonido

El problema del análisis de la escena auditiva

31. ¿Qué problema enfrenta el sistema auditivo en la separación de las diferentes fuentes que crean los sonidos? (395)
32. ¿Qué es el análisis de la escena auditiva? (395)
33. ¿Por qué necesitamos buscar otra información, además de la localización, para explicar cómo separamos las fuentes de sonido? (396)

Principios del agrupamiento auditivo

34. Describa los siguientes principios de agrupamiento auditivo: ubicación, semejanza de timbre, semejanza de tono, proximidad temporal, inicio y fin, buena continuación y experiencia. (396-401)
35. ¿Qué es la segregación de flujos auditivos? (397)
36. Describa los experimentos sobre la semejanza del tono que llevaron a cabo Bregman y Campbell (figura 11.24) y Bregman y Rudnicky (figura 11.25). (397)
37. ¿Qué es la ilusión de la escala? Describa el experimento de Deutsch que la demuestra (figura 11.25). (399)

Entre sentidos y plasticidad: ¿Qué efecto tiene la visión en la audición?

38. ¿Qué le sucede al área del surco ectosilviano anterior involucrada en la localización auditiva cuando se priva a los gatitos de la visión? (402)
39. ¿Qué es el efecto de ventriloquismo? ¿Qué es el posefecto de ventriloquismo? (403)
40. Describa el experimento que demostró el posefecto de ventriloquismo.
41. ¿Qué revela el posefecto de ventriloquismo acerca de la plasticidad de las neuronas corticales? (404)

12

PERCEPCIÓN DEL HABLA[1]

ESQUEMA TEMÁTICO

El estímulo del habla

Problemas que plantea el estímulo del habla

Dimensiones de los estímulos de la percepción del habla

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
Activación de la corteza auditiva durante la lectura en silencio de los labios

Dimensiones cognoscitivas de la percepción del habla

Fisiología de la percepción del habla

¿Es "especial" el habla?

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN:
Diferencias entre escuchas estadounidenses y japoneses

ENTRE SENTIDOS:
Tadoma: "oír" con el tacto

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Las computadoras perciben el habla tan bien como nosotros? (410)
- ¿Por qué los lenguajes desconocidos nos suenan como un flujo continuo de sonidos sin divisiones entre las palabras? (413)
- ¿Cada palabra que oímos tiene un patrón característico de cambios en la presión sonora? (414)

El habla, como los demás sonidos, es una perturbación del aire. Los sonidos del habla se producen cuando las estructuras del aparato fonador (figura 12.1) imponen patrones de cambio de presión del aire que los pulmones expulsan.

Percibimos el habla fácilmente en la mayoría de las situaciones, pero bajo esta habilidad se esconden procesos tan intrincados como los que necesitamos para percibir las vistas más complejas. Una forma de apreciar dicha complejidad es examinar los esfuerzos por conseguir que las computadoras reconozcan el habla. Después de décadas de investigación en el reconocimiento electrónico de los sonidos articulados,

[1] Este capítulo está dedicado a la memoria de Kerry Green, investigador del habla y gran amigo.

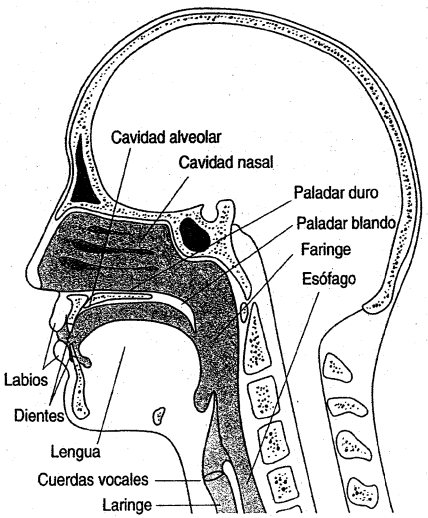


Figura 12.1
El aparato fonador comprende las cavidades nasal y oral y la faringe, así como componentes que se mueven como la lengua, los labios y las cuerdas vocales.

los sistemas computacionales para reconocer el habla empiezan apenas a estar disponibles. Algunas compañías telefónicas utilizan estos sistemas para canalizar mensajes simples, como números o frases del tipo "quiero hacer una llamada por cobrar". Hay programas de *software* que hacen posible que las computadoras personales respondan a órdenes verbales (Markowitz, 1996).

Hay máquinas de dictado que pueden convertir en texto impreso las palabras que son pronunciadas con claridad y en entornos silenciosos, pero dichos programas deben ser "entrenados" para reconocer las voces y la pronunciación de hablantes individuales; sin embargo, incluso después de este entrenamiento, pueden llegar a cometer errores. Por ejemplo, la versión 2000 de un popular programa de reconocimiento del habla tradujo "Amigos, romanos, compatriotas, presten oído" por "Amigos, romanos, compatriotas, años lineales".

A diferencia de la computadora, los seres humanos podemos percibir el habla bajo una gran variedad de condiciones, incluyendo la presencia de ruidos de fondo, dicción arrastrada, hablantes con diferentes acentos y el a menudo caótico toma y daca que suele ocurrir en nuestra interacción con los otros.

En este capítulo conoceremos los grandes problemas perceptuales que el habla plantea y describiremos las investigaciones con las que hemos empezado a entender la forma en que nuestro sistema de percepción del habla resuelve tales dificultades. Comencemos con una descripción de la naturaleza de las vibraciones que nuestro aparato fonador produce.

El estímulo del habla

Piense en lo que oye cuando alguien le habla. Percibe series de sonidos llamados *sílabas*, las cuales forman palabras. Las sílabas y palabras parecen estar encadenadas como las cuentas de un collar. Por ejemplo, escuchamos la oración "la percepción es fácil" como una secuencia de unidades: "la—per-cepción—es—fá-cil". Pero, aunque nuestra percepción del habla sea sencilla y los sonidos que oímos nos parezcan discernibles y alineados en orden, la realidad es muy diferente.

Más que seguir un orden, los sonidos vecinos se superponen. Además, el patrón de cambios de presión del aire de cada palabra varía enormemente dependiendo de la velocidad de la pronunciación, de si quien habla es hombre o mujer, joven o viejo o si lo hace con acento. Para entender por qué se superponen los sonidos articulados y por qué el mismo sonido se puede representar mediante varios patrones de cambios de presión, tenemos que explicar el estímulo verbal y la forma en que se produce. Lo haremos de dos formas: 1) en términos de segmentos sonoros llamados *fonemas* y 2) en términos del patrón de frecuencias e intensidades de los cambios de presión del aire, es decir, la *señal acústica*.

Fonemas: Sonidos y significados

Nuestro primer objetivo en el estudio de la percepción del habla es separar los sonidos articulados en unidades manejables. ¿Qué son estas unidades?, ¿el orden de las oraciones?, ¿una palabra en particular?, ¿las sílabas?, ¿el sonido de una letra? Las oraciones son unidades demasiado grandes para poder analizarlas; por otro lado, algunas letras carecen de sonidos. Hay argumentos a favor de la idea de que las sílabas son las unidades básicas del habla (Mehler, 1981; Segui, 1984), pero la mayor parte de las investigaciones sobre la materia se ha basado en una unidad llamada **fonema**, o sea, el segmento mínimo del habla que, si se modifica, altera el sentido de las palabras. Tomemos la palabra *fin*, que contiene los fonemas /f/, /i/ y /n/ (para indicar los fonemas y otras articulaciones, los encerraremos en diagonales). Sabemos que /f/, /i/ y /n/ son fonemas porque si cambiáramos cualquiera de ellos modificaríamos el significado de la palabra. Así, *fin* se convierte en *sin* si cambiamos la /f/ por la /s/, en *fan* si cambiamos la /i/ por la /a/ y en *fío* si sustituimos la /n/ por la /o/.

Los fonemas del español, cuya lista se encuentra en la tabla 12.1, se representan mediante símbolos fonéticos que simbolizan los sonidos articulados. Hay 5 fonemas para las vocales y 17 para las consonantes.

Tabla 12.1
Consonantes y vocales del español de América, más sus símbolos fonéticos

Letras				Fonemas	
1. Vocales		2. Consonantes que equivalen a fonemas		3. Consonantes que no equivalen a fonemas	
a	/a/	ch	/t/	b, v	/b/
e	/e/	d	/d/	c, s, z + e, i	/s/
i	/i/	f	/f/	g + a, o, u	/g/
o	/o/	j	/x/	g + e, i	/x/
u	/u/	l	/l/	k, q	/k/
		m	/m/	c + a, o, u	/k/
		n	/n/	ll, y	/y/
		ñ	/ñ/		
		p	/p/		
		r	/r/		
		rr	/rr/		
		t	/t/		

Si observa con detenimiento la tabla, se dará cuenta de inmediato que hay más letras que fonemas. En efecto, nuestro idioma posee 22 fonemas y 28 letras, incluida la *h* (o 29 si añadimos la *w*, que en rigor no nos pertenece). La razón es que algunas consonantes tienen más de una pronunciación; por ejemplo, la c suena diferente ante *a*, *o* y *u* que ante *i* y *e*. Por lo tanto, los fonemas no remiten a letras, sino a los *sonidos articulados* que transmiten significados.

Como los idiomas tienen sonidos distintos, el número de fonemas varía. Por ejemplo, el hawaiano tiene apenas 11 fonemas, el inglés 47 y en algunas lenguas africanas hay hasta 60. Por consiguiente, se puede definir a los fonemas de cada lengua como los sonidos que comunican significados. Los fonemas son producidos por los movimientos de los órganos del aparato fonador, movimientos que generan patrones de cambios de presión en el aire denominados **estímulos** o **señales acústicas**.

La señal acústica: Pautas de cambios de presión

La señal acústica del habla se crea cuando los pulmones impulsan el aire por las cuerdas vocales hacia el aparato fonador. El sonido que se emita dependerá de la forma que el aparato adopte a medida que el aire pase a través de él. Dicha forma se alterará a causa del movimiento de los **articuladores**, que comprenden la lengua, los labios, los dientes, el maxilar y el paladar blando (figura 12.1).

Veamos primero la generación de las vocales. Estos sonidos son resultado de la vibración de las cuerdas vocales. El cambio en la forma general del aparato fonador crea los sonidos específicos de cada vocal. Al modificarse la forma del aparato fonador la frecuencia resonante se altera, por lo que se producen picos de cambio de presión en varias frecuencias (figura 12.2). Las frecuencias en las que se presentan los picos se denominan **formantes**.

Cada sonido vocálico tiene un conjunto característico de formantes. El primer formante es la frecuencia más baja; el segundo es la siguiente, etc. En la figura 12.3 se muestra el formante de la /a/ abierta en un **espectrograma del sonido**. Estos espectrogramas indican el conjunto de frecuencias e intensidades que componen la señal acústica. La frecuencia se anota en el eje vertical, el tiempo en el horizontal

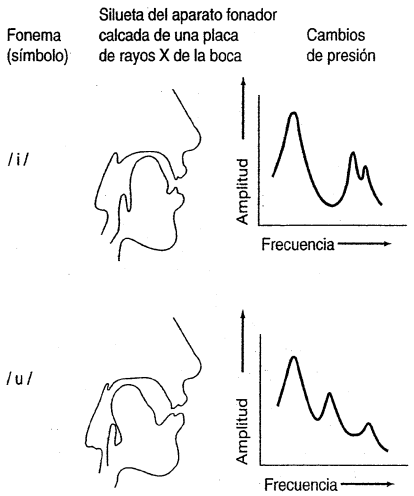


Figura 12.2
Izquierda: forma del aparato fonador para articular las vocales /i/ y /u/. Derecha: la amplitud de los cambios de presión que produce cada vocal. Los formantes son los picos en los cambios de presión . Cada sonido vocálico tiene un conjunto característico de formantes, el cual está determinado por la forma del aparato fonador. (Adaptado de Denes y Pinson, 1992.)

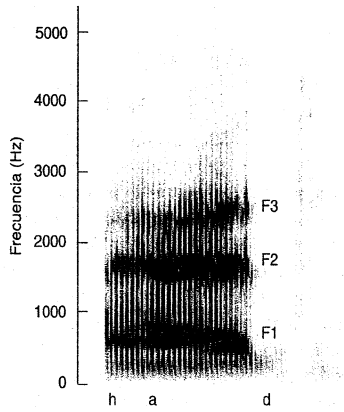


Figura 12.3
Espectrograma inicial de la palabra *jade*, que muestra los formantes primero (F1), segundo (F2) y tercero (F3) de la vocal /a/. (Espectrograma por cortesía de Kerry Green.)

y la intensidad está representada por las áreas sombreadas (los matices más oscuros revelan una intensidad mayor). En la figura 12.3 observamos que la vocal /a/ abierta tiene formantes de 500, 1700 y 2500 Hz. Las líneas verticales del espectrograma son las oscilaciones de presión generadas por las vibraciones de las cuerdas vocales.

Las consonantes se producen por la constricción u oclusión del aparato fonador. Para ilustrar las diferencias en la producción de las consonantes, tomemos los sonidos /d/ y /f/. Pronúncielos y preste atención a sus labios, dientes y lengua. Al articular el sonido /d/, coloca la punta de la lengua contra los alvéolos de los dientes superiores (la cavidad alveolar de la figura 12.1) y luego suelta aire al tiempo que retira la lengua (haga la prueba). Cuando produce el sonido /f/, coloca el labio inferior contra los dientes superiores y hace pasar el aire a través de ellos.

Estos movimientos de la lengua, los labios y otros articuladores crean en la señal acústica los patrones de energía que se aprecian en los espectrogramas. Por ejemplo, en el espectrograma de la oración en inglés *Roy read the will* ("Roy lee el testamento") de la figura 12.4, se muestran los aspectos de la señal que corresponden a las vocales y las consonantes. En este ejemplo, las tres bandas horizontales señaladas como F1, F2 y F3 son los formantes del fonema /e/ de la palabra read. Los cambios repentinos de frecuencia que siguen o anteceden a los formantes se llaman **transiciones de formantes** y corresponden a las consonantes. Así, T2 y T3 son las transiciones de formantes del fonema /r/ en la palabra *read*.

Ahora que sabemos cómo se producen los sonidos articulados y cuál es su representación en los espectrogramas del habla, estamos listos para estudiar los problemas que debemos resolver a fin de entender la percepción del habla.

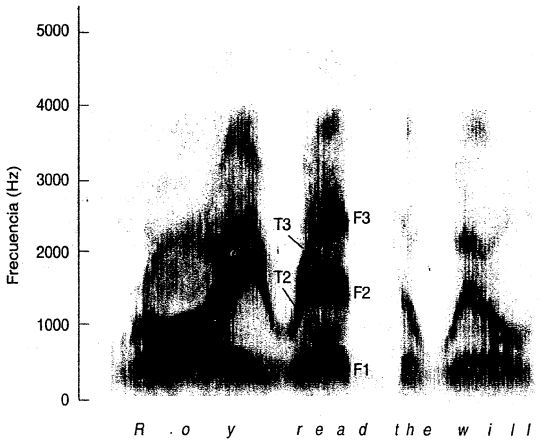


Figura 12.4
Espectrograma de la oración en inglés *Roy read the will* ("Roy lee el testamento"). Se aprecian los formantes F1, F2 y F3 y las transiciones de formantes T2 y T3. (Espectrograma por cortesía de Kerry Green.)

Problemas que plantea el estímulo del habla

El principal problema que enfrentan los investigadores en su esfuerzo por comprender la percepción del habla es que la relación entre la señal acústica y los sonidos que escuchamos es muy compleja. Una razón de esta complejidad es que la señal no está bien separada en palabras. Esta falta de separación entre la señal de cada palabra crea el **problema de la segmentación**: ¿Cómo separamos perceptualmente esta corriente continua en palabras individuales?

El problema de la segmentación

En el capítulo 5 vimos que una de las tareas del sistema visual es la segmentación: separar una escena visual en objetos individuales. El sistema auditivo enfrenta un problema similar para el habla: separar los estímulos del habla en palabras individuales.

Así como al mirar una escena visual vemos sin esfuerzo los objetos, tenemos por lo regular poca dificultad para percibir palabras individuales cuando conversamos con otra persona; pero si atendemos al espectrograma del habla, vemos que la señal acústica es continua, sin pausas físicas, o bien, con pausas que no corresponden necesariamente a las que percibimos entre las palabras (figura 12.5). El hecho de que no suele haber separaciones entre las palabras se pone de manifiesto cuando escuchamos a alguien hablar otro idioma. Quienes no conocen dicho idio-

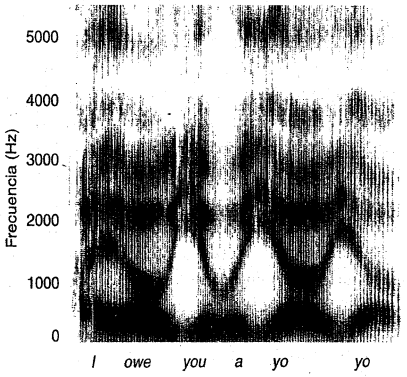


Figura 12.5
Espectrograma de la oración en inglés *"I owe you a yo-yo"* ("Te debo un yoyo"). El espectrograma no contiene pausas ni interrupciones que correspondan a las palabras que oímos. Esta falta de pausas en la señal acústica plantea el problema de la segmentación. (Espectrograma por cortesía de David Pisoni.)

ma, perciben los sonidos como si éstos se apresuraran en una cadena ininterrumpida. En cambio, quienes lo hablan oyen palabras separadas, como le sucede a usted con las palabras del español. Para resolver el problema de la segmentación, tenemos que determinar la manera en que dividimos la corriente continua de la señal acústica en grupos de palabras separadas.

El problema de la variabilidad

Otro problema que presenta el estímulo del habla es que la señal acústica es tan variable que no existe una correspondencia unívoca entre ésta y los fonemas. Esta variabilidad procede de las siguientes circunstancias.

Variabilidad del contexto del fonema La señal acústica de los fonemas cambia dependiendo de su contexto. Por ejemplo, observe la figura 12.6 que muestra los espectrogramas de los sonidos /di/ y /du/. En este caso, se trata de espectrogramas uniformes dibujados a mano que revelan dos características importantes de los sonidos: los formantes y las transiciones de formantes. Puesto que los formantes corresponden a vocales, sabemos que los de 200 y 2 600 Hz corresponden a la vocal /i/ de /di/, en tanto que los de 200 y 600 Hz pertenecen a la /u/ de /du/.

Debido a que los formantes son las señales acústicas que corresponden a las vocales en /di/ y /du/, las transiciones que preceden a los formantes deben de constituir la señal de la consonante /d/. Sin embargo, advierta que las transiciones de los segundos formantes (los de mayor frecuencia) de /di/ y /du/ son distintas. En el caso de /di/, la transición del formante comienza a unos 2200 Hz y asciende hasta llegar al segundo formante. En cuanto a /du/, la segunda transición empieza aproximadamente a los 1100 Hz y desciende hasta el segundo formante. Así, aunque percibimos el mismo sonido /d/ en /di/ y /du/, sus respectivas señales acústicas son diferentes.

Este efecto del contexto se debe a la forma en que el habla se produce. Cuando hablamos, los articuladores se mueven constantemente y la forma que el aparato fonador adopta para cada fonema está influida por las formas anterior y posterior de los fonemas. Esta superposición en la articulación de los fonemas contiguos se denomina coarticulación. Usted mismo puede demostrar la **coarticulación** observando la manera en

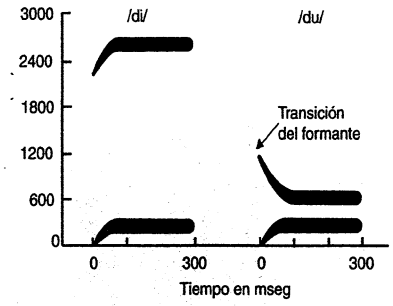


Figura 12.6
Espectrogramas elaborados a mano de /di/ y /du/. (Tomado de Liberman *et al.*, 1967.)

que emite los fonemas en diversos contextos. Por ejemplo, pronuncie *bala* y *bote*. Con la primera palabra, sus labios simplemente se separan, pero cuando enuncia bote, los redondea incluso desde el sonido inicial /b/. Por lo tanto, aunque la consonante /b/ es la misma, usted las articula de manera diferente. En este ejemplo, la articulación de /o/ en bote se superpone a la de /b/ y los labios se redondean incluso antes de pronunciar la vocal /o/.

El hecho de que percibimos los sonidos de los fonemas de igual forma, aunque la coarticulación modifique la señal acústica, es un ejemplo de constancia perceptual, concepto que seguramente le resulta familiar por nuestras observaciones de los fenómenos de constancia que se presentan en el sentido de la vista, como la constancia del color (percibimos los colores de los objetos como constantes aun cuando la distribución de las longitudes de onda de la iluminación varíe) y la del tamaño (percibimos los tamaños de los cuerpos como constantes aunque cambie el tamaño de su imagen en la retina). La constancia perceptual en la percepción del habla es similar. Oímos los sonidos de los fonemas como constantes aunque aparezcan en contextos que cambian su señal acústica.

Variabilidad de los hablantes Cada uno pronuncia las palabras a su manera. Las voces de algunos individuos son agudas; las de otros, graves. Asimismo, tenemos un acento al hablar, por lo que algunos hablan muy rápido mientras que otros lo hacen con mucha lentitud. Estas amplias variaciones entre los hablantes señalan que los fonemas o las palabras que enuncian pueden tener señales acústicas muy diferentes.

Los hablantes introducen también variaciones cuando descuidan su pronunciación. Por ejemplo, enuncie la siguiente oración como si conversara con un amigo: "Éste será el mejor año". ¿Cómo pronunció "será el"? ¿Dijo la *e* de *el* o dijo *seral*? ¿Y qué tal "el balón pegó en el poste? Pronúnciela de corrido y observe que su lengua no se dirige a los alvéolos para articular la *n* de *balón* y que en cambio los labios se cierran en preparación de la *p* de *pegó*, por lo que uno no dice *balón* sino *balom*. Finalmente, ¿cómo enuncia "Me quedé parada en medio de la calle"? ¿Dijo "parada en", "paraa en" o "paraden"? Cada quien, pues, enuncia los fonemas y las palabras a su manera. Waldrop (1988), al analizar el habla de los angloparlantes, descubrió que tienen 50 maneras de pronunciar el artículo definido *the*.

El hecho de que en la conversación no articulemos por separado cada palabra se manifiesta en los espectrogramas de la figura 12.7. El espectrograma de la figura 12.7a corresponde a la pregunta en inglés *What are you doing?* ("¿Qué haces?") dicha lenta y

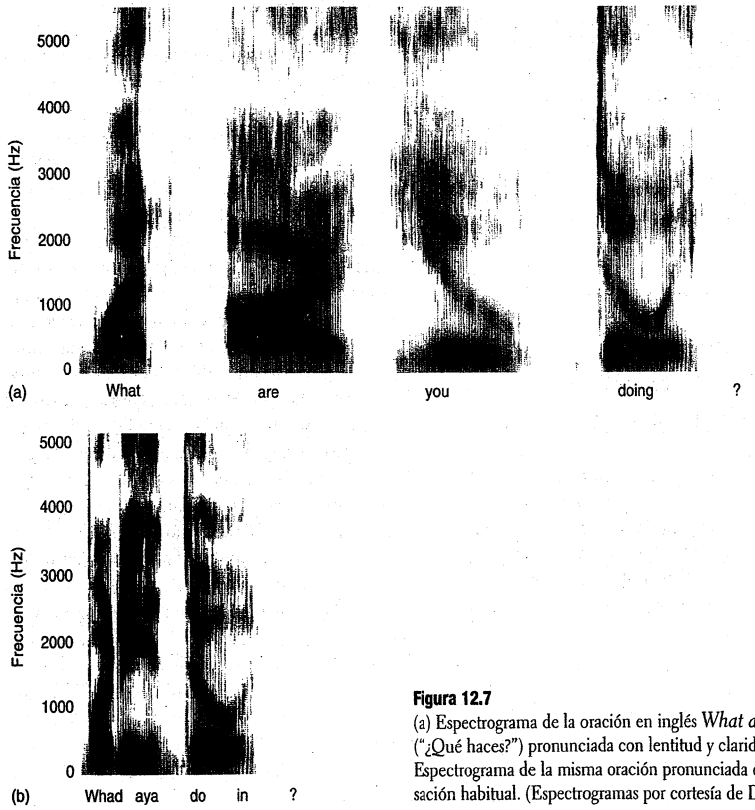


Figura 12.7
(a) Espectrograma de la oración en inglés *What are you doing?* ("¿Qué haces?") pronunciada con lentitud y claridad. (b) Espectrograma de la misma oración pronunciada en la conversación habitual. (Espectrogramas por cortesía de David Pisoni.)

claramente, mientras que el de la figura 12.7b corresponde a la misma pregunta pero extraída del habla cotidiana. En este último caso *What are you doing?* se transforma en "Whad'aya doin?". Esta diferencia se muestra con claridad en el espectrograma que indica que, si bien la primera y la última palabra (*what* y *doing*) presentan pautas semejantes en ambos espectrogramas, no hay pausas entre palabras o son menos evidentes en el de la figura 12.7b, además de que su parte central es completamente distinta y faltan algunos sonidos.

La variabilidad que la coarticulación genera en la señal acústica, a causa de las características particulares de cada hablante y de los descuidos en su pronunciación, plantea un problema al escucha, ya que de algún modo debe transformar en palabras conocidas la información proveniente de señales acústicas tan variables. Este problema, y el de la segmentación, dificultan la construcción de máquinas que reconozcan el habla. Con todo, los seres humanos nos las ingeniamos para reconocerla incluso ante situaciones que podrían representar una gran dificultad. Todavía no sabemos cómo lo logramos, pero las investigaciones de los últimos 50 años han comenzado a develar los misterios de nuestra percepción del habla. Describiremos esta investigación considerando primero las dimensiones del estímulo y luego las dimensiones cognoscitivas de la percepción del habla.

Dimensiones de los estímulos de la percepción del habla

En lo que resta del capítulo, nuestro objetivo consistirá en resaltar el estado actual de los conocimientos sobre los mecanismos de la percepción del habla. Primero, nos concentraremos en la forma en que los investigadores han estudiado las relaciones entre el estímulo acústico y la percepción del habla.

Búsqueda de claves acústicas invariantes: Correspondencia entre energía física y fonemas

Uno de los proyectos en marcha de la investigación de la percepción del habla consiste en identificar las **claves acústicas invariantes** en la señal acústica. Las claves acústicas invariantes son características de la señal asociadas con determinados fonemas y que se mantienen constantes aunque tales fonemas aparezcan en contextos diversos o sean emitidos por hablantes distintos. Como la presencia de las claves acústicas invariantes no es evidente en los espectrogramas normales, los investigadores han concebido nuevas formas de representar y analizar las señales acústicas a fin de estudiarlas.

Una de estas nuevas formas de ver las señales acústicas es el **espectro a corto plazo**, el cual crea una imagen detallada de las frecuencias que aparecen en un tiempo breve. Por ejemplo, el espectro a corto plazo de la izquierda en la figura 12.8 muestra las frecuencias de los primeros 26 milisegundos del sonido /ga/ junto con el espectrograma normal a la derecha del mismo sonido. En el espectro a corto plazo, el pico señalado con la letra *a* y el punto mínimo indicado con la *b* corresponden a las bandas oscura y clara de energía señaladas como *a* y *b* al comienzo del espectrograma. La ventaja del espectro a corto plazo es que proporciona una imagen precisa y detallada de la señal acústica. Es posible combinar una serie de espectros a corto plazo para formar una **representación espectral corrida** que muestre los cambios de la señal auditiva con el tiempo (figura 12.9).

Los investigadores han identificado en estas representaciones algunas claves acústicas invariantes. Se ha probado la invarianza de estas claves demostrando que, con base en ellas, podemos reconocer características de los fonemas, incluso en contextos diferentes (Blumstein y Stevens, 1979; Kewley-Port, 1983; Kewley-Port y Luce, 1984; Searle, Jacobson y Rayment, 1979; Stevens y Blumnstein, 1978; 1981). Por ejemplo, un pico de baja frecuencia (señalado con la letra V en la figura 12.9) en cuadros sucesivos indica que las cuerdas vocales están vibrando. Observe que este pico se presenta en /da/ pero no en /pi/. Por lo tanto, el escucha aprovecha esta información para distinguir ambos sonidos.

La búsqueda de claves acústicas invariantes ha producido algunos resultados estimulantes; sin embargo, no ha sido posible identificar las claves de todos los sonidos articulados (Nygaard y Pisoni, 1995; para otras pruebas de las claves acústicas invariantes, véase también Sussman, Hoemeke y Ahmed, 1993; Sussman, McCaffrey y Matthews, 1991). Así, mientras la indagación sobre estas claves continúa, los investigadores

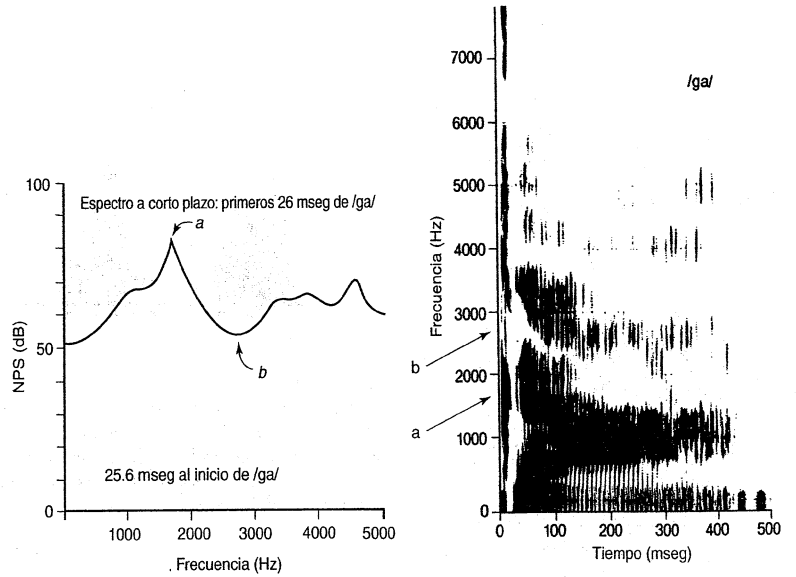


Figura 12.8
Izquierda: Espectro a corto plazo de la energía acústica de los primeros 26 mseg del fonema /ga/. Derecha: Espectrograma sonoro del mismo fonema. El pico en el espectro a corto plazo marcado con la *a* corresponde a la banda oscura de energía indicada con la *a* en el espectrograma. El punto mínimo en el espectro a corto plazo marcado con la *b* corresponde al área clara marcada con la *b* en el espectograma. Advierta que el espectrograma de la derecha abarca la energía de los 500 mseg que dura el sonido, mientras que el espectro a corto plazo sólo comprende los primeros 26 mseg al comienzo de la señal. (Cortesía de James Sawusch.)

buscan también otras conexiones entre la señal del habla y su percepción.

Percepción categórica: Un ejemplo de constancia en la percepción del habla

Al buscar conexiones entre la señal del habla y su percepción, los investigadores han descubierto un fenómeno llamado **percepción categórica**, el cual crea dos categorías de sonidos a partir de una amplia gama de señales acústicas. Ilustraremos el fenómeno por medio de un ejemplo concreto.

El caso que vamos a describir requiere la variación de una característica de la señal acústica llamada **tiempo de inicio de voz** (**TIV**) que es el retraso entre el principio del sonido y el comienzo de la vibración de las cuerdas vocales. Para aclarar este retraso, comparemos en la figura 12.10 los espectrogramas de los sonidos /da/ y /ta/. Se aprecia que el lapso entre el comienzo del sonido y el inicio de la vibración de las cuerdas (indicada por la presencia de estrías verticales en el espectograma) es de 17 milisegundos para /da/ y 91 milisegundos para /ta/. Así, el TIV de /da/ es más corto que el de /ta/.

Mediante el uso de computadoras, los investigadores han creado estímulos sonoros en los que el TIV varía de corto a largo en pequeños pasos. Cuando varían el TIV, usando estímulos como los presentados en la figura 12.10, y piden a los sujetos que indiquen los sonidos que escuchan, los participantes señalan

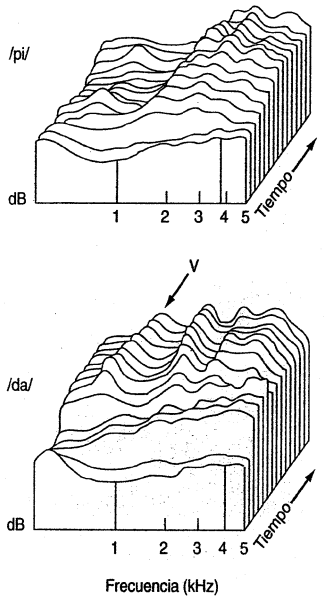


Figura 12.9
Representaciones espectrales corridas de /pi/ y /da/. Estas representaciones están compuestas de series de espectros a corto plazo como el de la figura 12.8. Cada uno está desplazado cinco milisegundos en el eje temporal, de modo que cada segmento que recorremos en este eje indica las frecuencias presentes 5 milisegundos después. El pico de baja frecuencia (V) en la representación de /da/ es una clave de la vibración de las cuerdas vocales. (Tomado de Kewley-Port y Luce, 1984.)

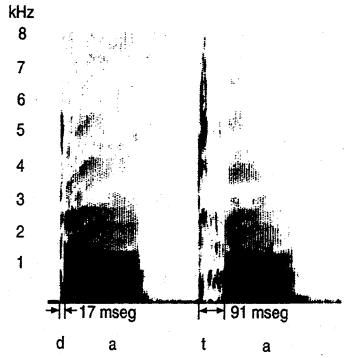


Figura 12.10
Espectrogramas de /da/ y /ta/. El tiempo de inicio de la voz, el lapso entre el comienzo del sonido y el principio de la vibración de las cuerdas vocales, está indicado al inicio del espectrograma de cada sonido. (Espectrograma por cortesía de Ron Cole.)

que sólo escucharon dos sonidos, /da/ o /ta/, aunque un número mayor de estímulos con TIV diferente se haya presentado.

Los resultados del experimento se anotan en la figura 12.11 (Eimas y Corbit, 1973). Con TIV cortos los sujetos reportan que escuchan /da/, y siguen reportándolo aunque se incremente el TIV. No obstante, cuando el TIV alcanza los 35 milisegundos, su percepción cambia abruptamente, de modo que cuando el TIV rebasa los 40 milisegundos, informan que escuchan /ta/. El TIV que señala el cambio de percepción de /da/ a /ta/ se denomina **límite fonético**. El resultado clave de este experimento de percepción categórica es que, si bien el TIV cambia constantemente a lo largo de un rango amplio, el escucha sólo percibe dos categorías: /da/ de un lado del límite y /ta/ del otro.

Una vez demostrada la percepción categórica en el experimento anterior, podemos reafirmar la existencia de sólo dos categorías en el margen del TIV mediante una prueba de discriminación en la que le presentemos a un sujeto dos estímulos con TIV distintos y le preguntemos si suenan igual o distinto. Al presentar dos estímulos del mismo lado del límite fonético, por ejemplo con un TIV de 10 y 30 milisegundos, el escucha señala que el sonido es el mismo (figura 12.12). En cambio, cuando los estímulos están en uno y otro lados del límite, por ejemplo con un TIV de 30 y 50 milisegundos, el sujeto responde que los sonidos son distintos. El hecho de que todos los sonidos del mismo lado del límite fonético parezcan idénticos es un ejemplo de constancia perceptual (figura 12.13). Sin esta constancia, percibiríamos sonidos diferentes cada vez que el TIV cambiara. En lugar de ello, experimentamos un sonido de cada lado del límite fonético. Con esto se simplifica nuestra percepción de los fonemas y se nos facilita escuchar la gran variedad de sonidos existente en nuestro entorno.

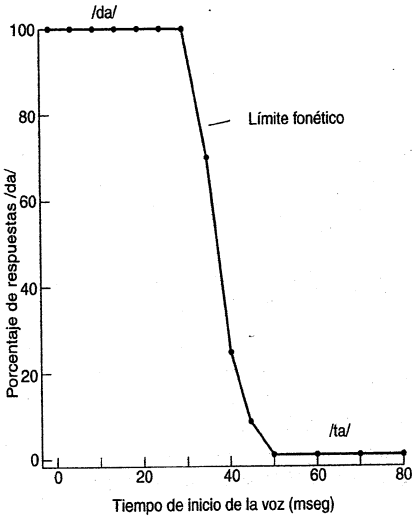


Figura 12.11
Los resultados de un experimento de percepción categórica indican que se percibe /da/ en los TIV situados a la izquierda del límite fonético y /ta/ en los TIV situados a la derecha. (Tomado de Eimas y Corbit, 1973.)

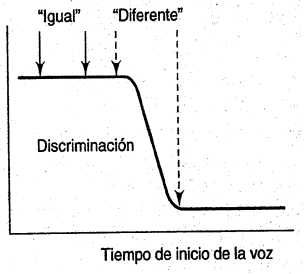


Figura 12.12
En la parte de discriminación del experimento de percepción categórica, se presentan dos estímulos y se pide a los sujetos que indiquen si son iguales o diferentes. El resultado característico es que cuando los estímulos tienen un TIV del mismo lado del límite fonético (flechas continuas) suenan iguales, en tanto que los estímulos que se encuentran en distintos lados del límite fonético suenan diferentes (flechas punteadas).

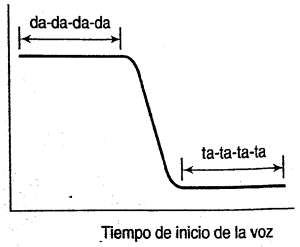


Figura 12.13
Se presenta la constancia perceptual cuando todos los estímulos de un lado del límite fonético se perciben en la misma categoría aunque sus TIV cambien a lo largo de un amplio margen. El diagrama muestra la constancia observada en el experimento de Eimas y Corbit (1973) en el que se oía /da/ en un lado del límite y /ta/ en el otro.

Naturaleza multimodal de la percepción del habla: Información del oído y de la vista

Otra propiedad de la percepción del habla es que es **multimodal**, es decir, que recibe la influencia de la información de otros sentidos. La sección *Entre sentidos*, al final del capítulo, refiere la forma en que el habla se percibe con el tacto mediante el método Tadoma; pero la información visual también influye en la percepción de los sonidos articulados, según lo demuestra el **efecto McGurk**, fenómeno así llamado en honor de su descubridor (McGurk y MacDonald, 1976).

En la figura 12.14 se explica el procedimiento para producir el efecto McGurk. El sujeto observa un video en el que una persona realiza los movimientos de labios correspondientes a los sonidos /ga-ga/. Ahora bien, al tiempo que recibe esta información visual, el sujeto escucha una pista sonora que reproduce la señal acústica que por lo general oímos como /ba-ba/. A pesar de que el sujeto recibe la señal /ba-ba/, en realidad *escucha* los sonidos /da-da/. Esta impresión errónea constituye un efecto perceptual sorprendente: El sujeto está convencido de que la mujer del video pronuncia /da-da/ aunque tal estímulo no está presente. Si cierra los ojos oye /ba-ba/; si los abre, escucha /da-da/. Así, aunque la energía sonora es la principal fuente de información para la percepción

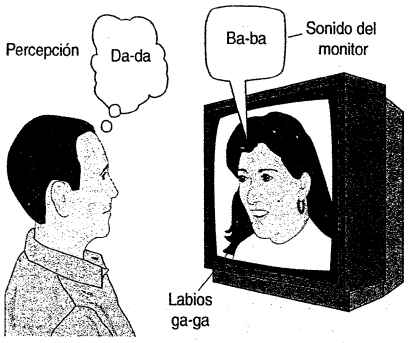


Figura 12.14
El efecto McGurk. Los labios de la mujer se mueven como si dijera /ga-ga/, mientras que el sonido real que se presenta es /ba-ba/. Sin embargo, el escucha informa que oye el sonido /da-da/. Si el escucha cierra los ojos de manera que deje de ver los labios de la mujer, oye /ba-ba/. Por lo tanto, la vista del movimiento de los labios influye en la percepción del escucha.

del habla, la información visual puede ejercer también una gran influencia en lo que oímos. Esta influencia de la visión en la percepción del habla se denomina **percepción audiovisual del habla**. El efecto McGurk es un ejemplo de la percepción audiovisual del habla. Otro ejemplo es la forma en que la gente usa de manera rutinaria la información que los movimientos de los labios del hablante proporcionan a fin de poder entender el habla en un ambiente ruidoso. En la tabla sinóptica 12.1 encontrará una resumen del material cubierto hasta el momento.

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

Activación de la corteza auditiva durante la lectura en silencio de los labios

Dos ejemplos de interacciones entre la percepción del habla y la percepción visual son el efecto de McGurk (arriba y en las páginas 325-326) y el hecho de que la percepción del habla mejora cuando se observa el movimiento de los labios del hablante, en particular en entornos ruidosos (Dodd y Campbell, 1987).

Un estudio de imagenología cerebral de Gemma Calvert y sus colaboradores (1997) investigó las áreas del cerebro que son activadas por esta lectura de los labios. En la condición de "lectura en silencio de los labios" los sujetos miraban una cinta de video sin audio de una persona que enunciaba números. Los sujetos repetían en silencio, mentalmente, cada número que percibían del movimiento de la boca de la persona. En la condición "estática", los sujetos observaban el video de un rostro estático y repetían en silencio el número "uno". Cuando se comparó en estas dos condiciones la actividad cerebral registrada mediante IRMf, se observó una mayor actividad en la condición de lectura en silencio de los labios que en la condición estática en áreas de la corteza visual asociadas con el movimiento (ya que los labios del rostro en el video se movían) y con áreas de la corteza temporal que por lo regular se activan al escuchar el habla. El hecho de que señales visuales del habla puedan activar áreas auditivas, aunque no estén presentes estímulos auditivos, se puede relacionar con el mecanismo fisiológico responsable de nuestra capacidad para utilizar las percepciones de los movimientos de los labios a fin de percibir el habla.

DIMENSIONES COGNOSCITIVAS DE LA PERCEPCIÓN DEL HABLA

En el presente capítulo hemos destacado la relación entre la percepción del habla y los estímulos que recibimos. Sin embargo, esta percepción no sólo depende de la sola energía que incide en nuestros receptores. Existe también una dimensión cognoscitiva en la percepción del habla que depende de la información, guardada en la memoria, acerca de la naturaleza del lenguaje y de las características vocales de ciertos hablantes. La siguiente demostración prueba que nuestro conocimiento del significado de las palabras nos permite percibirlas aun cuando el estímulo sea incompleto.

DEMOSTRACIÓN

Percepción de oraciones degradadas

Lea las siguientes oraciones:

(1) *S* L*N*R Q TI*N*S C*EL*T* L*ND***
(2) *L S*L N* BR*L*A H**
(3) *N*S P*L*B*R S* *NT*E*D*N M*E*O* *U* O*R*S** ●

Su capacidad para entender las oraciones, aunque les falten casi la mitad de las letras, depende de su conocimiento del español (Denes y Pinson, 1993). Éste es un ejemplo del procesamiento descendente

TABLA SINÓPTICA 12.1

El estímulo del habla
El habla está especificada en unidades llamadas fonemas, o sea, las unidades básicas que conforman a las palabras. El estímulo también puede estar especificado en términos de los patrones de cambio de presión en los espectrogramas de sonido, los cuales muestran formantes asociados con las vocales, así como otros patrones asociados con las consonantes.

Problemas planteados por el estímulo del habla
La relación entre el estímulo del habla y la percepción no es sencilla. Entre los problemas que debe resolver el sistema del habla para decodificar el estímulo se encuentran el problema de la segmentación (pues la señal del habla es continua) y la variabilidad del estímulo, la cual es originada por la coarticulación y la variabilidad entre los hablantes.

Claves invariantes
Ha resultado difícil hallar claves acústicas invariantes (características del estímulo del habla asociadas con un sonido particular que permanecen constantes en condiciones diferentes).

Percepción categórica
La percepción categórica se genera en el habla cuando una gama amplia de estímulos sonoros tiene como resultado la misma percepción, lo que constituye un ejemplo de constancia perceptual.

Naturaleza multimodal de la percepción del habla
La percepción del habla puede estar influida por la información que proviene de los diferentes sentidos. Un ejemplo de ello es el efecto McGurk, en el que la información visual que se obtiene al ver el movimiento de la boca de un hablante puede cambiar la percepción del estímulo sonoro.

Exploración del cerebro: Actividad en la corteza auditiva durante la lectura en silencio de los labios
Las mediciones con IRMf indican que observar los labios de una persona hace que los movimientos del habla activen las áreas auditivas del cerebro aunque no esté presente sonido. Esto proporciona un mecanismo fisiológico para las interacciones auditivo-visuales.

que estudiamos en relación con la percepción visual (véase página 8): los conocimientos que aportamos a la situación completan la información ascendente de la estimulación de los receptores (figura 12.15). El proceso de segmentación, por medio del cual el escucha descompone en palabras separadas la señal acústica continua, es un ejemplo del efecto de procesamiento descendente en la percepción del habla.

Significado y segmentación

A fin de que aprecie la importancia del significado en la segmentación, realice la demostración siguiente:

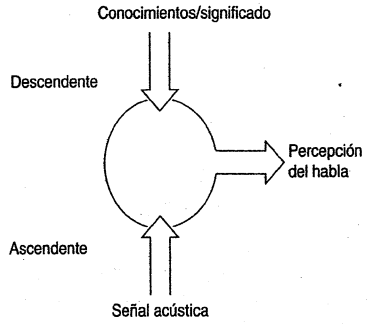


Figura 12.15
La percepción del habla es resultado de la operación conjunta del procesamiento descendente (basado en los conocimientos y el significado) y el ascendente (basado en la señal acústica).

DEMOSTRACIÓN

Segmentación de cadenas sonoras

1. **Lea estas palabras: *Silvia, Ana, Liza, Compás, Entes, Fuerzo, Laura, Son.* ¿Qué significan? Si cree que es una lista de palabras que incluye nombres de mujeres, tiene razón; pero si lee la secuencia un poco más rápido y sin pausas entre las palabras, tal vez oiga una oración coherente. (La respuesta está al pie de la página 424, pero no se asome hasta que no haya tratado de leer rápidamente las palabras.)**

2. **Recite con rapidez la siguiente frase a varias personas: "cazones percibo, de atunes me olvido", y luego pídales que la escriban.** ●

Si consiguió formar una oración nueva con la lista de palabras de la primera demostración, se debió a que alteró la segmentación, cosa que logró gracias a su conocimiento del significado de los sonidos. Cuando Raj Reddy (1976) pidió a sus sujetos que escribieran su percepción de una frase en inglés tomada de un libro sobre anfibios, obtuvo respuestas con poco o ningún sentido. A falta de contexto, los escuchas de Reddy tuvieron dificultades para entender el sentido de la frase y, por lo tanto, proporcionaron una interpretación forzada de los sonidos. Por ejemplo, si en español se les hubiera dicho a los sujetos que la frase "cazones percibo, de atunes me olvido" era una consejo de pescadores, sus conocimientos sobre el posible significado de las palabras habrían facilitado la segmentación y aumentado las probabilidades de que descodificaran correctamente la expresión.

Los pares de palabras que se enuncian juntos también ejemplifican el hecho de que la segmentación sea resultado del significado: "grandote" se puede interpretar como "gran dote", y la versión que uno escoja dependerá del sentido general de la oración en que se encuentre. Este ejemplo se parece a la conocida adivinanza "lana sube la na-vaja" que muchos aprendimos de niños. El estímulo acústico de "lana" es idéntico al de "*la na-vaja*", así que la diferencia de segmentación se consigue gracias al sentido que el contexto de la oración proporciona.

El procesamiento descendente no sólo nos ayuda a segmentar la señal acústica, sino que también nos permite reconocer los fonemas y las palabras. A continuación, referiremos varios experimentos que muestran que los contextos significativos mejoran la capacidad de los escuchas para lograr este reconocimiento.

Significado y percepción de fonemas

Numerosas investigaciones han demostrado que es más fácil percibir los fonemas si éstos son parte de un contexto significativo. Con el propósito de probar que el significado aumenta nuestra capacidad de reconocer los fonemas, Philip Rubin, M. T. Turvey y Peter Van Gelder (1976) presentaron a sus sujetos una serie de palabras cortas, como SIN ("pecado"), BAT ("murciélago") y LEG ("pierna"), o bien, sílabas sin sentido, como JUM, BAF y TEG, y les pidieron que respondieran oprimiendo una tecla tan rápidamente como pudieran cada vez que oyeran un sonido que empezara con /b/. En promedio, los sujetos se tardaron 631 milisegundos en responder a las sílabas sin sentido y 580 a las palabras reales. Por lo tanto, cuando el fonema estaba al comienzo de una palabra, lo identificaban aproximadamente 8% más rápido que cuando estaba al principio de una sílaba sin sentido.

Richard Warren (1970) demostró de otra forma el efecto del significado en la percepción de los fonemas. Pidió a sus sujetos que escucharan la grabación de esta oración: "Los gobernadores estatales, citados en la capital, se reunieron con sus respectivas legislaturas". Warren sustituyó la primera /s/ de "legislaturas" con el sonido de una tos y les pidió a sus sujetos que señalaran en qué parte de la oración aparecía. Ninguno de ellos logró identificar la posición de la tos y, lo que es más significativo, nadie advirtió que faltaba la /s/ de "legislaturas". Este fenómeno, que Warren denominó **efecto de restauración fonémica**, se presentó incluso entre los estudiantes y el personal del departamento de psicología que sabían que faltaba la /s/.

Warren no sólo demostró el efecto de restauración fonémica, sino que probó también que el significado de las palabras que *siguen al fonema* faltante lo puede influir. Por ejemplo, la última palabra de la oración "Llegó el momento de *ir..." (en la que el asterisco indica la presencia de una tos o algún otro sonido) podría ser decir, *salir, partir* o *venir*, pero los sujetos oían "partir" cuando el resto de la oración se refería a la despedida de un amigo.

Arthur Samuel (1981) demostró con el efecto de restauración fonémica que la percepción del habla está determinada tanto por un contexto que despierta expectativas en el escucha (procesamiento descendente) como por la naturaleza de la señal acústica (procesamiento ascendente). Para demostrar el procesamiento descendente, Samuel enmascaró varios fonemas de oraciones con "ruido blanco" (un sonido parecido al de la televisión sintonizada en un canal sin transmisiones) y descubrió que es más probable que el efecto ocurra si el fonema se encuentra en una palabra larga. Al parecer, los sujetos se valen del contexto adicional provisto por la palabra larga para poder identificar el fonema oculto. Otra prueba de la importancia del contexto es el descubrimiento de Samuel de que hay más restauración en palabras reales como *prOgreso* (la letra mayúscula indica el fonema enmascarado) que en "pseudopalabras" similares, como *crOgreso* (Samuel, 1990).

Al demostrar la función del procesamiento ascendente, Samuel descubrió que la restauración es mejor si el sonido de enmascaramiento y el fonema oculto son parecidos. Es más probable entonces que se presente el efecto de restauración de un fonema como /s/, el cual tiene mucha energía acústica de frecuencia elevada, si la máscara posee también una buena proporción de frecuencias altas.

De acuerdo con Samuel, en la restauración fonémica aprovechamos el contexto para anticipar cuál será el sonido. Sin embargo, antes que en realidad lo percibamos, su presencia debe ser confirmada por un sonido semejante. Si la máscara de ruido blanco contiene frecuencias que la hacen parecida al fonema que previmos, la restauración tiene lugar y nos inclinamos a escuchar dicho fonema. Si la máscara no tiene un sonido parecido al fonema, es menos probable que éste se restaure (Samuel, 1990).

Significado y percepción de palabras

De igual manera, el sentido facilita la percepción de palabras completas. Una de las primeras demostraciones de este efecto, obra de George Miller y Steven Isard (1963), probó que las palabras son más inteligibles si las oímos en el contexto de una oración bien construida que cuando se presentan como elementos de una lista inconexa. Miller e Isard mostraron este hecho con tres clases de estímulos: 1) oraciones comunes, como *Los aparatos eléctricos facilitan el quehacer de la casa*; 2) oraciones anómalas, que siguen las reglas de la gramática pero que carecen de sentido: *Los aparatos electrónicos asesinaron a los pasajeros de*

los ojos; y 3) cadenas de palabras asintácticas, como *Entre aparatos carreteras pasajeros la ganga.*

Miller e Isard emplearon una técnica llamada **sombreado**, que consistía en presentar las oraciones a los sujetos a través de audífonos y pedirles que repitieran en voz alta lo que oían. Los sujetos recitaron las oraciones normales con una precisión del 89%, pero su nivel de precisión cayó al 79% en las oraciones anómalas y al 56% en las cadenas de palabras asintácticas.

Las diferencias entre los estímulos se hicieron todavía mayores cuando los sujetos los oyeron junto con un ruido de fondo. Por ejemplo, con un fondo de volumen moderadamente alto, la precisión fue de 63% en las oraciones normales, de 22% en las anómalas y de apenas 3% en las cadenas de palabras.

Este resultado nos enseña que percibimos más fácilmente las palabras si están dispuestas en grupos significativos. No obstante, la mayoría de la gente no está consciente de que sus conocimientos sobre la naturaleza de su lengua le permiten construir los sonidos y las palabras que se oyen con dificultad. Por ejemplo, nuestra información sobre las estructuras verbales válidas en nuestra lengua nos indica que ANTE, TORO y NATA son encadenamientos legítimos de letras, pero que TNAE y NQTO no pueden ser voces del español.

A nivel oracional , nuestros conocimientos de las reglas gramaticales nos permiten saber que *el gato es extraño* constituye una oración válida, a diferencia de *es extraño gato el*. Dado que la mayoría de nuestras experiencias cotidianas está vinculada a palabras con significado y a oraciones correctas, recurrimos continuamente a nuestros conocimientos sobre aquello que está permitido en nuestro idioma para entender lo que se enuncia. Este conocimiento es significativo sobre todo cuando escuchamos en condiciones que no son las mejores, como en entornos ruidosos o cuando la voz o el acento del hablante son difíciles de captar.

Todos estos resultados respaldan la idea de que los conocimientos que aporta el escucha a la situación colaboran para que descodifique la señal acústica en fonemas, en palabras y en oraciones significativas. Además, existen pruebas de que la experiencia de escuchar a ciertos hablantes mejora la capacidad de entender lo que dicen.

Respuesta a la pregunta de la página 422: "Silvia analiza con paciente esfuerzo la oración".

Características del hablante

Cuando usted conversa, atiende una clase o escucha los diálogos de una película, está concentrado en determinar el significado de lo que se dice. Pero, al mismo tiempo que asimila los mensajes, también —quizá sin advertirlo— asimila las características de la voz del hablante. Dichas características, denominadas **características indexadas**, contienen información sobre aspectos como la edad y el sexo del hablante, su lugar de origen, su estado emocional y su tono de voz, es decir, si habla en serio o con sarcasmo. A modo de ejemplo, veamos este chiste:

> Cierto día, un profesor de lingüística daba su clase. "En español —decía—, la doble negación equivale a una afirmación. Sin embargo, en otros idiomas, como el ruso, la doble negación sigue siendo negativa. Como quiera que sea, no hay idioma en que la doble afirmación corresponda a una negación."
>
> En eso, se elevó una voz desde atrás del aula: "Sí, cómo no".

La gracia del chiste radica en que "sí, cómo no" contiene dos enunciados afirmativos que, a pesar de la declaración del profesor, cualquiera que esté al tanto del uso habitual del español contemporáneo los interpretaría como "no es cierto" (o "para nada", si hemos de utilizar una expresión más coloquial). La relevancia de este ejemplo no es que "sí, cómo no" pueda significar "no es cierto", sino que tal sentido está determinado por nuestro conocimiento del español actual y también, de haber escuchado directamente la observación del estudiante, por su tono de voz, que a todas luces debió ser muy sarcástico.

El tono de voz del hablante ayuda a los escuchas a determinar el significado de lo que se dice. No obstante, la mayor parte de la investigación sobre las características indexadas se ha enfocado en la manera en que la identidad del hablante influye a la percepción del habla. Thomas Palmeri, Stephen Goldinger y David Pisoni (1993) demostraron el efecto de la identidad del hablante al hacer que sus sujetos escucharan una secuencia de palabras. Éstos, después de cada palabra, indicaban si se trataba de una nueva (que aparecía por primera vez) o una vieja (que ya habían escuchado en la secuencia). Descubrieron que los sujetos reaccionaban más rápidamente y juzgaban con mayor precisión si una misma persona decía todas las palabras que si varias personas las decían. Esto significa que los escuchas captan dos niveles de información sobre las palabras: 1) su significado y 2) las características de la voz del hablante.

En otro experimento que demuestra la importancia de la voz del hablante en la percepción del habla, los sujetos escucharon las voces de 10 hablantes. Luego de esta preparación, realizaron una prueba de inteligibilidad verbal para determinar qué tan bien identificaban las palabras dichas por los hablantes. Cuando los investigadores compararon los resultados de la prueba con el desempeño de un grupo de control que se había preparado también en el reconocimiento de los mismos 10 hablantes, pero que en la prueba de inteligibilidad escuchó voces desconocidas, descubrieron que quienes oyeron a los hablantes conocidos se desenvolvieron mejor en la prueba (Nygaard, Sommers y Pisoni, 1994).

Para que los escuchas pudieran haberse desempeñado mejor con los hablantes conocidos, debieron haber guardado las características de sus voces en la memoria a largo plazo. Cuando oían una palabra en la prueba de inteligibilidad, los escuchas sacaban de su memoria esta información acerca de los hablantes conocidos y la usaban para identificarla.

De los resultados de este experimento y de otros que hemos visto, concluimos que la percepción del habla depende tanto de la información ascendente de la señal acústica como de la descendente del significado de palabras y oraciones, del conocimiento que tienen los escuchas sobre la gramática y de su información sobre las características de la voz de los hablantes.

Apreciamos la interdependencia de las unidades acústica y significativa al volvernos conscientes de que, aunque nos apoyamos en el significado para entender la señal acústica, ésta es el punto de partida para la determinación del significado. Véalo de esta manera: Tal vez en una escritura descuidada haya suficiente información para que quien acude sólo al procesamiento ascendente la descifre únicamente con base en los garabatos , pero sería mucho más fácil leer una escritura de tales características con el procesamiento descendente, ya que podríamos extraer el significado de las palabras. Así como la experiencia previa de escuchar la voz de una persona en particular facilita comprenderla posteriormente, nuestra experiencia previa en la lectura de una escritura descuidada nos facilitaría leer los garabatos que la componen. Según parece, la percepción del habla funciona de manera semejante. Casi toda la información está contenida en la señal acústica, pero prestar atención al significado y a las propiedades indexadas hace mucho más fácil la comprensión del habla.

FISIOLOGÍA DE LA PERCEPCIÓN DEL HABLA

Los investigadores se han ocupado de la fisiología de la percepción del habla de varias maneras: 1) registran las respuestas de las neuronas tanto a los estímulos naturales del habla como a los estímulos parecidos a las partes de la señal articulada; 2) estudian a pacientes con daño cerebral que tienen dificultades para comprender o producir el habla y 3) registran el flujo sanguíneo en varias zonas del cerebro durante la percepción del habla.

Respuestas neuronales al habla y a los sonidos complejos

Casi todas las investigaciones para explicar la respuesta neuronal a los estímulos del habla se han enfocado en la respuesta de las neuronas del nervio auditivo ante los sonidos del habla. Por ejemplo, la figura 12.16 muestra el espectro a corto plazo del sonido /da/ y la pauta de activación de un grupo representativo de las fibras nerviosas auditivas del gato con frecuencias características bajas, medias y altas (recuerde que en el capítulo 10 vimos que la frecuencia característica de la neurona es aquella a la que responde mejor). La correspondencia entre el estímulo del habla y la activación de varias neuronas del nervio auditivo indica que la información del estímulo del habla está representada por la tasa de acti-

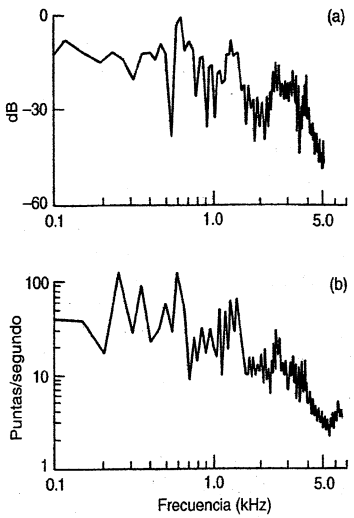


Figura 12.16
(a) Espectro a corto plazo de /da/. La curva indica la distribución de energía de /da/ entre 20 y 40 mseg después del comienzo de la señal. (b) Activación de un conjunto de fibras nerviosas auditivas del gato ante el mismo estímulo. (Tomado de Sachs, Young y Miller, 1981.)

vación de las fibras del nervio auditivo (véase también Delgutte y Kiang, 1984a, b).

Otra forma de abordar el estudio de la relación entre la respuesta neuronal y la percepción del habla es buscar neuronas que respondan a partes del estímulo del habla, como las transiciones de formantes y los formantes de la figura 12.4. En diversos animales (murciélagos, aves, ranas y gatos) se han descubierto neuronas que responden mejor a combinaciones de tonos que, como el habla, tienen sincronización y frecuencias específicas (Fuzessery y Feng, 1983; Margoliash, 1983; Nelson, Erulkar y Bryan, 1966; Olsen y Suga, 1991a, b). Aún más significativo es el descubrimiento de neuronas en un área de la corteza del mono parecida a las áreas del habla humana que responden a las grabaciones de "llamadas" de este animal (Rauschecker, Tian y Hauser, 1995). La existencia de estas neuronas, en el mono lo mismo que en otros animales, abre la posibilidad de que existan en la corteza del hombre neuronas que respondan a estímulos complejos parecidos al habla.

Localización de la función

Desde hace más de 150 años se sabe que el cerebro opera de acuerdo con un principio denominado **localización de la función**; es decir, que las diversas funciones están situadas en áreas cerebrales determinadas. Una de sus formas es la *lateralización*, en la cual una función se procesa con más fuerza en el hemisferio izquierdo o en el derecho. La mayoría de los seres humanos procesa el habla en ciertas zonas del hemisferio izquierdo (figura 12.17) (aunque cierta información lingüística se procesa en el hemisferio derecho, Chairello, 1991).

Un daño en el **área de Broca** —en el lóbulo frontal— le produce a una persona dificultades para hablar, en tanto que las lesiones en el área de Wernicke —en el lóbulo temporal— le ocasiona dificultad para comprender el habla (Geschwind, 1979). Las dificultades para hablar y entender la lengua son formas de **afasia** (Kolb y Whishaw, 1985).

Hay muchas formas de afasia, cuyos síntomas dependen del área y de la extensión del daño. La forma

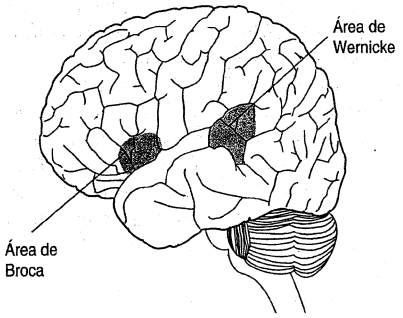


Figura 12.17
En la mayoría de los seres humanos, las áreas de Broca y Wernicke, especializadas en la producción y la comprensión del lenguaje, se localizan en el hemisferio izquierdo del cerebro.

relacionada con la percepción del habla se denomina **afasia de Wernicke**, es decir, la incapacidad de asimilar u ordenar los sonidos en un discurso coherente. La de Wernicke es una forma de *afasia de fluidez*, así llamada porque quienes la padecen pueden articular un discurso fluido, pero muchas veces éste consta de encadenamientos incoherentes de palabras y de términos en los que los fonemas se encuentran mezclados, lo que se conoce como "ensalada de palabras".

Para entender la afasia de Wernicke, veamos los problemas que los japoneses enfrentan para discriminar entre la /l/ y la /r/: no pueden distinguirlas cuando las oyen en otros idiomas porque su lengua materna no marca una diferencia entre los sonidos /l/ y /r/. Por lo tanto, los patrones necesarios para estos dos sonidos no se desarrollaron en su cerebro y como adultos carecen de los mecanismos fisiológicos para poder distinguirlos (vea la sección *La plasticidad de la percepción* en la página 429). Se ha postulado que quienes sufren de afasia de Wernicke tienen un problema similar, ya que debido a su lesión cerebral, no pueden aislar los fonemas ni clasificarlos en sistemas fonémicos conocidos (Kolb y Whishaw, 1985).

Las investigaciones en seres humanos con el aparato de TEP (tomografía por emisión de positrones) que comparan la activación cerebral durante la percepción de tonos y de estímulos del habla, muestran que los primeros activan áreas en el hemisferio derecho, en tanto que los segundos lo hacen en el izquierdo (Zatorre *et al.*, 1992). Además de las pruebas fisiológicas de lateralización de la percepción del habla, los experimentos psicofísicos indican que los estímulos del habla se procesan con mucha más facilidad si se presentan a través de audífonos al oído derecho que al izquierdo. Puesto que las señales del oído derecho se envían especialmente al hemisferio izquierdo, la preferencia de este oído revela que los estímulos del habla se procesan en dicho hemisferio (Kimura, 1961).

¿Es "especial" el habla?

Algunos de los investigadores que trabajan en el campo de la percepción del habla piensan que hay en ella algo especial que la distingue de la percepción de otros estímulos sonoros. La idea de un mecanismo especializado en la percepción del habla resulta por demás atractiva, sobre todo si recordamos el funcionamiento del sistema visual. Sabemos que en éste se encuentran núcleos especializados en el procesamiento de diversas cualidades, como el color, la profundidad y el movimiento (Casagrande, 1994). Además, hay neuronas que responden en particular a estímulos visuales complejos, como a los rostros humanos (Perrett *et al.*, 1992). Estas pruebas del sentido de la vista, junto con el hecho de que el lenguaje se procesa en áreas específicas de la corteza, hacen razonable la posible la existencia de un mecanismo especializado en el procesamiento de los estímulos del habla.

Sin embargo, no todos los investigadores de la percepción del habla aceptan la idea anterior. Algunos opinan que, si bien la señal del habla es muy compleja, su percepción se puede explicar mediante los mecanismos auditivos normales.

La cuestión de si el habla es "especial" o bien si se vale de los mismos mecanismos auditivos que corresponden a otros estímulos sonoros ha producido una gran cantidad de investigaciones desde hace 30 años, cuando se propuso la idea de un mecanismo especial (Liberman *et al.*, 1967). Para aclarar las pruebas que los dos lados de la polémica han presentado, veamos un fenómeno llamado percepción doble, el cual se introdujo precisamente para respaldar la idea de que el habla es especial.

La percepción doble es el resultado de dividir en dos la señal acústica de un sonido y presentar una parte a cada oído. Por ejemplo, en la figura 12.18a se muestra el espectrograma del sonido /da/, que consta de tres transiciones con sus formantes. A fin de crear una percepción doble, Alvin Liberman e Ignatius Mattingly (1989)presentaron solamente la transición del tercer formante al oído izquierdo (figura 12.18b) y el resto de la señal, la llamada base, al oído derecho (figura 12.18c). El escucha percibe el sonido articulado /da/, a partir de la combinación de la señal acústica de ambos oídos, y no el "chirrido" proveniente de la transición del tercer formante en el oído izquierdo.

De acuerdo con los defensores de la existencia de un mecanismo especial para el habla, este experimento ilustra dos clases de percepción: 1) un modo especial del habla, que combina la transición del formante presentada en el oído izquierdo con la base presentada al derecho para crear el sonido articulado /da/ y 2) el modo auditivo, que crea un sonido

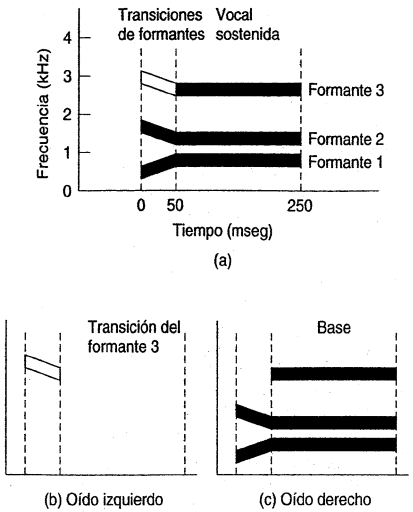


Figura 12.18
(a) Espectrograma del sonido /da/. Ocurre una percepción doble cuando al oído izquierdo se le presenta la transición del tercer formante (b) y al derecho, el resto de la señal, llamado base (c). El escucha percibe el sonido /da/ en el oído derecho y un "chirrido" en el izquierdo. Véanse los detalles en el texto. (Tomado de Whalen y Liberman, 1987.)

"chirriante" a partir de la frecuencia elevada de la transición del formante que se presenta al oído izquierdo.

Whalen y Liberman (1987) señalan que cuando la transición del tercer formante es de baja intensidad, el escucha no oye más que el sonido articulado. Hay que aumentar la intensidad de la transición del tercer formante para que también perciba el chirrido. Concluyeron que este resultado confirma el carácter particular del habla, puesto que el procesamiento de la transición del formante como habla (el cual crea un sonido articulado) tiene prioridad sobre el procesamiento de ésta como mera señal auditiva (el cual produce un chirrido).

Sin embargo, Carol Fowler y Lawrence Rosenblum (1990) pusieron en tela de juicio la interpretación de la percepción doble al generar un efecto parecido con los sonidos de un portazo. Dividieron la grabación del cierre de una puerta metálica en dos, un componente de frecuencia elevada al comienzo del sonido y una frecuencia baja al final. Ambos componentes son similares a la transición del formante y a la base del sonido articulado de Liberman y Mattingly. Cuando Fowler y Rosenblum presentaron al oído izquierdo el componente de frecuencia elevada y el de baja al derecho, los sujetos oyeron el sonido de una puerta metálica que se cerraba de golpe (la combinación de los estímulos de uno y otro oídos) más un sonido de "sacudimiento", parecido a cuando se agita arena o piedritas en una taza (el estímulo de frecuencia elevada del oído izquierdo). De acuerdo con Fowler y Rosenblum, esta demostración de la percepción doble con estímulos no articulados significa que tal percepción ocurre con los sonidos del ambiente en general, entre los que se encuentran las palabras, los portazos y otros estímulos (para un ejemplo musical, véase Hall y Pastore, 1992).

¿Qué interpretación de la percepción doble es la correcta? ¿la percepción del habla utiliza un mecanismo especializado o uno similar al que nos permite escuchar los sonidos del entorno en general?, ¿nuestra percepción del habla es análoga a nuestra percepción de los rostros, la cual involucra un área cortical especializada que nuestra experiencia previa con rostros pudo haber moldeado? Aún no sabemos las respuestas a estas preguntas. Además de nuestro ejemplo de la percepción doble, hay muchos otros experimentos que presentan pruebas en favor de uno y otro lados de la polémica (Fowler y Dekle, 1991; Mattingly y Studdert-Kennedy, 1991). Ésta, que aún no se resuelve, representa un buen ejemplo de cómo los investigadores abordan el mismo problema desde diversos ángulos.

PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN
Diferencias entre escuchas estadounidenses y japoneses

En el estudio de la percepción del habla en niños de diferentes culturas se encontró que, cuando son muy pequeños, pueden distinguir la diferencias existentes entre todos los fonemas de los idiomas del mundo, pero que, al año de edad, pierden la habilidad para distinguir las diferencias entre algunos de estos fonemas (Kuhl, 2000).

Un ejemplo clásico de este fenómeno lo proporcionan los niños y adultos japoneses (Strange, 1995). Los niños japoneses de seis meses pueden distinguir la diferencia entre la /r/ y la /l/ usada en el inglés tan bien como los niños estadounidenses. Sin embargo, a los 12 meses de edad los niños japoneses ya no son capaces de hacerlo, mientras que en el mismo periodo, los niños estadounidenses establecen mejor la distinción entre los dos sonidos (Kuhl *et al.*, 1997). Este fenómeno también ocurre en la producción temprana del habla. El balbuceo infantil es básicamente el mismo en todas las culturas, pero al final del primer año de edad, los niños empiezan a producir los sonidos de la cultura en la que se crían.

Iverson y Kuhl (1996) estudiaron la percepción del habla en adultos japoneses y estadounidenses por medio de la presentación en la computadora de sílabas sintetizadas que empezaban con /r/ y con /l/. Las frecuencias del segundo y el tercer formante de estas sílabas se establecieron para crear una matriz de sonidos que diferían en intervalos físicos iguales (figura 12.19a). Al hacer que los escuchas japoneses y estadounidenses calificaran la similitud de todos los pares posibles de estos estímulos, Iverson y Kuhl produjeron los "mapas perceptuales" de la figura 12.19b. Estos mapas muestran con claridad que los estadounidenses perciben la /r/ y la /l/ como dos grupos separados, a diferencia de los japoneses. La experiencia de ambos grupos de sujetos es "deformada" por la lengua que experimentaron durante su infancia. Aunque todavía se debe realizarse una investigación fisiológica, Kuhl (2000) especula, con base en estos resultados psicofísicos, que "la información lingüística recibida esculpe al cerebro para crear un sistema perceptual que destaque los contrastes empleados en la lengua" (pág. 103).

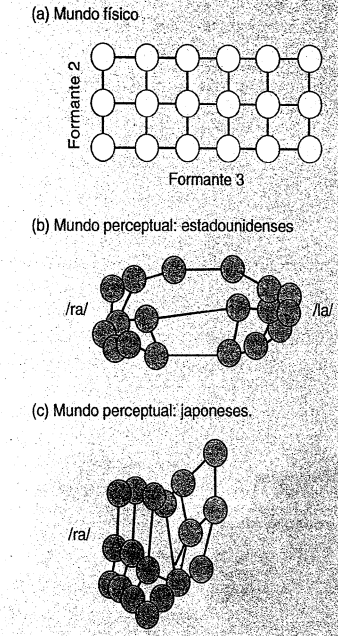


Figura 12.19
(a) Se crearon estímulos sonoros relacionados con los sonidos /r/ y /l/ por medio de la variación de las frecuencias del segundo y tercer formante en pasos iguales. Cada círculo representa un estímulo sonoro. El mismo espaciamiento indica que los sonidos mantienen entre sí una distancia física igual.
(b) Espacio perceptual de estos estímulos para los escuchas estadounidenses. Los sonidos de la izquierda se percibieron como /ra/ y los de la derecha como /la/.
(c) Espacio perceptual para los escuchas japoneses. Todos los estímulos se percibieron como /ra/.
(Tomado de Kuhl, 2000.)

TADOMA: "OÍR" CON EL TACTO

¿Cómo pueden oír aquellas personas que padecen ceguera y sordera? Una forma consiste en poner la mano en el rostro y el cuello del hablante y el pulgar ligeramente sobre sus labios. Al sentir las vibraciones y la posición de la boca, los labios y la lengua, determinan lo que el hablante dice (figura 12.20). Este método táctil de percepción del habla fue presentado en Noruega en la década de 1890. Más adelante, en Estados Unidos se enseñó a dos niños, Tad Chapman y Oma Simpson, a emplear el sentido del tacto para percibir el habla. A este método de percepción táctil se le llamó **Tadoma**, término inspirado en el nombre de los dos niños.

Para apreciar el tipo de información que se percibe con el método Tadoma, coloque la mano sobre su rostro como se indica en la figura 12.20 y, mientras habla, observe que sus dedos sienten las vibraciones de las cuerdas vocales en el cuello, la forma de los labios y el flujo de aire por la boca. Cuando haga la prueba, verá que la información que se consigue con el método es, en el mejor de los casos, incompleta, porque no se pueden sentir otros movimientos, por ejemplo los de la lengua. De cualquier modo, el método Tadoma resulta una forma sorprendentemente exitosa de percibir el habla para las pocas personas que lo han aprendido.



Figura 12.20
Método Tadoma de percepción del habla.
El pulgar se coloca sobre los labios y los otros dedos se extienden en el lado izquierdo del rostro. También hay una versión con las dos manos.

Un conocedor de Tadoma fue capaz de identificar 56% de sonidos consonánticos y vocales, tales como *cu*, *fa* y *me*, lo que constituye un desempeño impresionante debido a que muchas de las combinaciones no forman palabras significativas (Reed *et al.*, 1982). De hecho, cuando a estos sujetos se les pone a prueba con lenguaje significativo, su desempeño aumenta 80 % (Norton *et al.*, 1977). Por lo tanto, al igual que en la percepción normal del habla, el significado aumenta la comprensión.

La habilidad de la gente para percibir el habla por medio del sentido del tacto se suma a las pruebas de que el habla es un sentido multimodal. A esta evidencia se agregan los resultados de un experimento en que se logró una versión táctil del efecto McGurk (vea la página 419) en sujetos con audición (Fowler y Dekle, 1991). Mientras el efecto McGurk estándar ocurre cuando la percepción visual de los movimientos de los labios que no coinciden con el sonido cambia la percepción de este último, la versión táctil ocurre cuando la percepción táctil de los movimientos de los labios que no coinciden con el sonido cambia la percepción del sonido. Para lograr el efecto táctil, los sujetos colocaron los dedos sobre los labios de un modelo que hacía los movimientos para el sonido /ba/ al mismo tiempo que escuchaban un sonido que podía percibirse como /ba/ o /ga/. La incorporación de la información táctil para /ba/ hizo más probable que los sujetos identificaran el sonido como /ba/. Así, la información del habla puede transmitirse por diferentes canales, incluyendo no sólo los auditivos y los visuales sino también los táctiles.

TABLA SINÓPTICA 12.2

Dimensiones cognoscitivas de la percepción del habla

Nuestra percepción del habla no sólo depende de la energía en el estímulo del habla, sino de factores cognoscitivos como los significados de los estímulos y las experiencias previas del escucha. Junto con otros factores descritos adelante, el conocimiento de los significados de las palabras resulta útil en la segmentación de las oraciones.

Significado y percepción de fonemas y palabras

Otro ejemplo de un efecto cognoscitivo en la percepción del habla es lo sencillo que resulta percibir fonemas y palabras en un contexto significativo. Asimismo, el significado de una oración tiene como resultado el efecto de restauración fonémica, en el cual se escuchan aún los fonemas oscurecidos por el ruido.

Características del hablante

Las características indexadas se refieren a los atributos de la voz del hablante que transmiten información acerca de su edad, género y estado emocional. Las características indexadas ayudan a transmitir significados y apoyan al sistema perceptual en el reconocimiento del habla.

Fisiología de la percepción del habla

Los investigadores se encuentran en la búsqueda de señales neuronales que representen al habla. Se han encontrado algunas neuronas que responden a estímulos complejos similares al habla. Las áreas de Broca y Wernike se especializan en la percepción del habla. La gente con daño en estas áreas sufre de afasia, la cual se define como la dificultad para producir y entender el habla.

¿Es "especial" el habla?

Algunos investigadores argumentan que existe un sistema de procesamiento especializado que distingue al habla de otros estímulos auditivos. Otros investigadores creen que la percepción del habla puede explicarse mediante mecanismos auditivos regulares. En un principio los investigadores sobre la percepción doble apoyaban el argumento de que "el habla es especial", pero en sus estudios posteriores indican que esta idea podría ser errónea. El debate entre estos dos enfoques de la percepción del habla aún continúa.

Plasticidad de la percepción: Diferencias entre escuchas estadounidenses y japoneses

Los niños muy pequeños pueden percibir y producir todos los fonemas, pero para el momento en que cumplen el año de edad sólo perciben y producen los sonidos característicos de su lengua. Este cambio en la percepción del habla, el cual ha sido sustentado por experimentos que demuestran que los japoneses y los estadounidenses cuentan con diferentes "mapas perceptuales" de los sonidos, sugiere que la información lingüística que se recibe puede cambiar al cerebro durante el desarrollo temprano.

Entre sentidos: Tadoma

El tadomao "habla táctil" permite que las personas ciegas y sordas entiendan el habla al sentir con sus manos las vibraciones de las cuerdas vocales del hablante. En sujetos con audición se ha demostrado también el efecto McGurk táctil. Éstos son ejemplos de la naturaleza multimodal del habla.

Preguntas de estudio

1. Compare la capacidad de reconocer el habla de las computadoras modernas y de los seres humanos. (410)

El estímulo del habla

Fonemas: Sonidos y significados

2. ¿En qué unidad de análisis se basa la mayoría de las investigaciones sobre la percepción del habla? (410)
3. ¿Cuál es la definición de *fonema*? (411)
4. ¿Por qué el número de fonemas varía en las diversas lenguas? (411)

La señal acústica: Patrones de cambios de presión

5. ¿Qué es la señal acústica y cómo se produce? (411)
6. ¿Cómo se producen las vocales y a qué se debe que tengan frecuencias diferentes? (411)
7. ¿Qué son los formantes? (411)
8. ¿Cómo se muestra el estímulo acústico en el espectrograma del sonido? (411)
9. ¿Cómo se producen las consonantes?, ¿en qué difieren de la producción de las vocales? (412)
10. ¿Por qué durante el habla normal las bandas de energía de los formantes no siempre son horizontales?, ¿qué son las transiciones de formantes? (412)

Problemas que plantea el estímulo del habla

El problema de la segmentación

11. ¿Cuál es el problema de la segmentación?, ¿por qué los sonidos de los idiomas desconocidos nos parecen encadenamientos continuos de sonidos? (413)

El problema de la variabilidad

12. ¿Por qué la señal acústica varía según el contexto del fonema? Explique cómo el espectrograma de la figura 12.6 muestra lo anterior. (414)
13. ¿Qué es la coarticulación? (414)
14. ¿En qué sentido la percepción de los fonemas ofrece pruebas de la constancia perceptual? (414)
15. ¿De qué manera la señal acústica varía debido a la presencia de diversos hablantes? (414)
16. ¿En qué difiere la articulación de la conversación común de la articulación de palabras sueltas? (415)
17. ¿Por qué es tan difícil construir máquinas que reconozcan el habla? (416)

Dimensiones de los estímulos de la percepción del habla

Búsqueda de claves acústicas invariantes: Correspondencia entre energía física y fonemas

18. ¿Qué son las claves acústicas invariantes? (416)
19. ¿Qué son los espectros a corto plazo?, ¿qué son las representaciones espectrales corridas?, ¿por qué estas formas de mostrar los estímulos acústicos son valiosas? (416)
20. ¿Se han identificado claves acústicas invariantes para todos los sonidos del habla? (416)

Percepción categórica: Un ejemplo de constancia en la percepción del habla

21. ¿Qué se logra con la percepción categórica? (416)
22. ¿Qué es el tiempo de inicio de la voz? (417)
23. Describa el experimento de percepción categórica en el que se variaba el tiempo de inicio de la voz. (417)
24. ¿Qué es el límite fonético?, ¿cómo distinguen los escuchas los sonidos que se encuentran del mismo lado del límite fonético?, ¿cómo distinguen los que se encuentran en lados distintos? (418)
25. ¿Cuál es la relación entre la percepción categórica y la constancia de los sonidos del habla?, ¿cuál es la ventaja de esta constancia? (418)

Naturaleza multimodal de la percepción del habla: Información del oído y de la vista

26. ¿A qué nos referimos cuando decimos que el habla es multimodal? (419)

27. ¿Qué es el efecto McGurk? ¿Qué muestra la existencia de este efecto? (419)

Exploración del cerebro: Activación de la corteza auditiva durante la lectura en silencio de los labios

28. Describa el experimento de imagenología cerebral de Calvert sobre el efecto de la lectura en silencio de los labios en la actividad cerebral. (420)
29. ¿Qué interacciones visual-auditivas pueden ser explicadas en parte a través de los resultados de Calvert? (420)

Dimensiones cognoscitivas de la percepción del habla

30. ¿A qué nos referimos cuando afirmamos que hay una dimensión cognoscitiva en la percepción del habla? (421)
31. ¿Cómo es posible leer oraciones a las que les falta la mitad de las palabras? (421)

Significado y segmentación

32. Describa la demostración de Reddy en la que los sujetos cometían errores de percepción del habla. ¿Cuál es el propósito de la demostración?, ¿qué factor fundamental nos ayuda en la segmentación? (422)
33. Compare los estímulos acústicos de *lana* y *la navaja*. ¿Qué nos permite percibirlos como palabras distintas? (422)

Significado y percepción de fonemas

34. Describa el experimento de identificación de fonemas de Rubin y sus colaboradores. ¿Qué demuestran sus resultados? (423)
35. ¿Cuál es el efecto de restauración fonémica? ¿Qué demuestra acerca de la percepción de los fonemas? (423)
36. ¿Qué demuestran los experimentos de Samuel sobre el efecto de restauración fonémica? (423)

Significado y percepción de palabras

37. Describa el experimento de Miller e Isard sobre la relación entre el significado y la percepción de palabras. (423)
38. ¿Por qué reconocemos las palabras con mayor precisión cuando están en un contexto significativo? (424)

Características del hablante

39. ¿Qué son las características indexadas?, ¿cuál es la gracia del chiste sobre la respuesta del estudiante al profesor de lingüística? (424)
40. ¿Por qué son importantes las características indexadas?, ¿qué concluyó Palmeri a partir de los resultados de su experimento? (425)
41. ¿Cuál fue el resultado del experimento de Nygaard, Sommers y Pisoni con hablantes conocidos y desconocidos?, ¿cuál fue el posible mecanismo detrás de este resultado? (425)
42. ¿Qué concluimos a partir de los resultados de los experimentos anteriores en cuanto a las funciones de los procesamientos ascendente y descendente en la percepción del habla ? (425)

Fisiología de la percepción del habla

Respuestas neuronales al habla y a los sonidos complejos

43. ¿Cuál es la relación entre la activación de conjuntos de fibras nerviosas auditivas y el estímulo acústico del habla? (425)
44. Además de la búsqueda de correspondencias entre el estímulo del habla y la activación neuronal, ¿de qué otra forma se ha abordado el estudio de la relación entre la respuesta neuronal y la percepción del habla? (426)

Localización de la función

45. Defina la localización de la función y la lateralización. ¿En qué hemisferio está lateralizada el habla en la mayoría de la gente? (426)
46. ¿Cuáles son las dos áreas especializadas en la producción y la percepción del habla? (426)
47. ¿Qué es la afasia?, ¿qué forma de afasia implica la dificultad de percibir el habla? (426)
48. Describa el problema que enfrentan los individuos que padecen afasia de Wernicke para entender el habla. (427)
49. ¿Qué nos indican las investigaciones con el aparato de TEP acerca de la lateralización de la percepción del habla? (427)

¿Es "especial" el habla?

50. ¿Por qué resulta razonable proponer la existencia de un mecanismo especializado en la percepción del habla? (427)
51. ¿Qué es la percepción doble y cómo se ha interpretado en apoyo de la idea de que el habla es especial? (427)
52. Describa el experimento de la percepción doble de Fowler y Rosenblum. ¿Cómo interpretaron sus resultados? (427)
53. ¿Se ha resuelto la polémica sobre si el habla es o no especial? (427)

La plasticidad de la percepción: Diferencias entre escuchas estadounidenses y japoneses

54. ¿Qué fonemas pueden percibir y producir los niños pequeños? (429)
55. ¿De qué manera la respuesta a la pregunta anterior (54) cambia cuando éstos cumplen su primer año de vida?, ¿por qué ocurre este cambio? (429)
56. Describa el experimento de Kuhl sobre el "juicio de similaridad" en escuchas estadounidenses y japoneses. ¿Por qué los resultados podrían demostrar que ni los escuchas japoneses ni los estadounidenses perciben la realidad física? (429)
57. ¿Qué revelan los resultados anteriores acerca de posibles mecanismos cerebrales en la percepción del lenguaje? (429)

Entre sentidos: Tadoma: "oír" con el tacto

58. Describa el origen del método Tadoma de percepción táctil del habla. (430)
59. ¿Cuál es el procedimiento del Tadoma? ¿qué tipo de información puede transmitir acerca del habla? (430)
60. ¿Con qué grado de eficacia los expertos en el Tadoma pueden identificar las combinaciones consonánticas y vocálicas?, ¿de qué manera el discurso significativo cambia su desempeño? (430)
61. Describa el experimento que demostró un "efecto McGurk" táctil. (430)
62. ¿Qué indican el Tadoma y el efecto McGurk táctil acerca de la naturaleza de la percepción del habla? (430)

13

SENTIDOS CUTÁNEOS

ESQUEMA TEMÁTICO

La piel y sus receptores

Procesamiento neuronal del tacto

Reconocimiento táctil de objetos

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN:
Plasticidad en el sistema cutáneo

Percepción del dolor:
Activación neuronal e influencias cognoscitivas

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
¿En qué parte del cerebro se señala la sensación desagradable del dolor?

ENTRE SENTIDOS: Paralelismos entre el tacto y la visión

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Los receptores de la piel están especializados para detectar diferentes cualidades táctiles? (437)
- ¿Cuál es la parte más sensible del cuerpo? (445)
- ¿Es posible disminuir el dolor a través de la mente? (462)
- ¿Todos sentimos el dolor de la misma manera? (463)

Geerat Vermeij, ciego desde los cuatro años por una enfermedad ocular infantil, se mudó con sus padres de su natal Holanda a Estados Unidos. Después de estudiar en internados para ciegos y bajo el sistema escolar normal, asistió a la Universidad de Princeton. Durante el último año, hizo su solicitud de ingreso a diversos posgrados para estudiar biología evolutiva, con especialización en moluscos. Fue rechazado por muchas instituciones, con el argumento de que su ceguera le imposibilitaba el estudio de la biología. Sin embargo, Edgar Boell, director de estudios de posgrado en el departamento de biología de Yale le concedió una entrevista. Boell condujo a Vermeij al museo, le presentó al curador, le extendió una concha y esto fue lo que ocurrió, según el propio Vermeij (1997):

> "Toma esto. ¿Sabes qué es?", me preguntó Boell al mismo tiempo que me entregaba un espécimen.

Mis dedos y mi mente corrieron. Nervaduras muy separadas paralelas al labio externo, apertura grande, espiral abierta, nervaduras giradas hacia atrás. "Es un *Harpa*", respondí tentativamente. "Debe ser un *Harpa maior*." Hasta ahí, bien.

"¿Y cuál es éste?", preguntó Boell mientras me entregaba otra fina concha. Suave, lisa, sutura acanalada, apertura estrecha; podría ser cualquier oliva. "Es una oliva. Estoy seguro de que es una *Oliva sayana*, una especie común de Florida, aunque todas se parecen."

Ambos hombres quedaron un momento en silencio. Habían preparado este pequeño examen con el fin de sorprenderme. Ahora que había aprobado, Boell sufrió una metamorfosis instantánea. Radiante de entusiasmo y cordialidad, me prometió todo su apoyo. (Vermeij, 1997, pp. 79-80.)

Vermeij fue admitido al posgrado en Yale, se doctoró en biología evolutiva y actualmente es profesor de geología en la Universidad de California, en Davis y director de la publicación científica *Evolution*. Realiza todo su trabajo con las manos e identifica con su tacto exquisitamente educado los moluscos que estudia. Su tacto le ha abierto una ventana al mundo de las conchas que lo ha facultado para superar a muchos de sus colegas con vista normal, en parte porque está obligado a pasar por alto los detalles visuales extraños y a concentrarse en las características físicas que palpa.

La destreza de Geerat Vermeij ilustra las sorprendentes capacidades del tacto. Otro ejemplo es el alfabeto braille, o sea, el sistema de puntos resaltados que los ciegos leen con la yema de los dedos (figura 13.1). Cada *carácter* en braille consiste en una *célula* compuesta de uno a seis puntos, cuya organización entre espacios en blanco representa el alfabeto; además de las letras, hay también caracteres para los números, los signos de puntuación y los sonidos y las palabras del habla común.

Los lectores expertos en braille leen a una velocidad de 100 palabras por minuto, más lento que la lectura visual, cuyo promedio es de 250 a 300 palabras por minuto, pero de todos modos es impresionante si consideramos que las sensaciones que se experimentan en las yemas de los dedos al rozar conjuntos de puntos resaltados se transforman en grandes cantidades de información que van mucho más allá de las meras sensaciones cutáneas.

Con todo, la importancia del sentido del tacto y de las otras sensaciones de la piel va más allá de su eficacia como medio de asimilación de información. Imagine la alteración que sufriría su capacidad de escribir si tuviera la mano anestesiada. ¿Podría sostener la pluma si no la sintiera en la mano? Piense en todas las otras cosas que hace con las manos. ¿De qué forma se vería afectada su capacidad de hacerlas si perdiera la sensibilidad de sus manos? Sabemos que la pérdida total de nuestra capacidad de sentir a través de la piel es peligrosa, pues así lo prueban los que, al no sentir el contacto en su piel o el dolor, sufren constantes golpes, quemaduras y fracturas (Melzack y Wall, 1983; Rollman, 1991; Wall y Melzack, 1994). Piense por un instante en lo que el sexo sería sin el tacto; o mejor aún, ¿cree que los seres humanos podrían tener sexo o que les interesara tenerlo si no poseyeran el sentido del tacto?

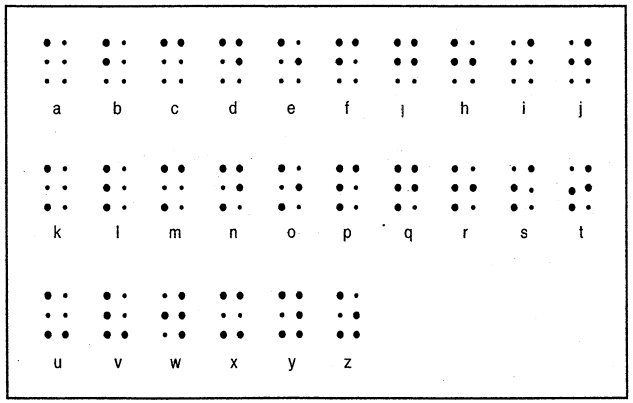


Figura 13.1
El alfabeto braille consta de puntos resaltados en una matriz de 2 × 3. Los círculos gruesos indican la localización de los puntos en relieve para cada letra. A fin de leer los puntos, los ciegos pasan por ellos las yemas de los dedos.

Si aceptamos que las percepciones que nos comunica la piel son indispensables para protegernos de lesiones y para motivar la actividad sexual, comprendemos entonces que son cruciales para nuestra supervivencia y la de nuestra especie. De hecho, tendríamos buenos argumentos para sostener que las percepciones cutáneas son más importantes para la supervivencia que las de la vista y el oído.

En este capítulo estudiaremos las **sensaciones cutáneas**, las cuales se basan en la estimulación de los receptores de la piel. Los sentidos cutáneos se valen del **sistema somatosensorial**, que comprende la **propiocepción** (el sentido de la ubicación de los miembros) y la **cinestesia** (el sentido del movimiento de los miembros). En este capítulo nos enfocaremos en el tacto y el dolor. Al estudiar el sistema somatosensorial, nos ocuparemos primero de la piel, en la que se localizan los receptores para el tacto y el dolor, y observaremos el paralelismo que ésta mantiene con el sistema visual, pues la piel, como la retina, posee varias clases de receptores.

La piel y sus receptores

Empezaremos nuestra exposición de los sentidos cutáneos con la piel, ya que a través de ella sentimos las sensaciones cutáneas, y con los receptores dentro de ella, los cuales son responsables de dichas sensaciones.

La piel

Comel (1953) llamaba a la piel, con toda razón, la "fachada monumental del cuerpo humano". Éste es el órgano más pesado y si no el más grande (el aparato gastrointestinal y los alvéolos pulmonares superan el área superficial de la piel), sí es el más evidente, sobre todo entre los seres humanos, pues nuestra piel no se encuentra oculta tras un pelaje espeso (Montagna y Parakkal, 1974).

Además de su función de advertencia, la piel impide que escapen los fluidos corporales y que penetren al organismo bacterias, agentes químicos y polvo. La piel preserva la integridad de nuestros órganos y nos protege del exterior, pero también nos informa de los estímulos que entran en contacto con ella. Los rayos solares calientan la piel y sentimos su calor; los pinchazos nos duelen y, cuando alguien nos toca, experimentamos la presión y otras sensaciones.

Nuestra experiencia principal con la piel es su superficie visible, que en realidad es una capa de células muertas endurecidas (péguese en la palma de la mano un trozo de cinta transparente y jale: la materia adherida son células cutáneas muertas). Esta capa de células muertas es parte de la capa exterior de la piel, denominada **epidermis**. Debajo de la epidermis se encuentra otra capa, la **dermis** (figura 13.2). En estas dos capas encontramos los **mecanorreceptores**, los cuales responden a estimulación mecánica como la presión, el estiramiento y la vibración.

Mecanorreceptores en la piel

Muchas de las percepciones táctiles que recibimos a partir de la estimulación de la piel pueden rastrearse a cuatro tipos de mecanorreceptores que se localizan en la epidermis y la dermis (figuras 13.2 y 13.3). Podemos distinguirlos por su localización en la piel y por sus estructuras distintivas.

- **Receptores de Merkel.** Se trata de receptores con forma de disco, localizados cerca del límite entre la epidermis y la dermis.
- **Corpúsculos de Meissner.** Conjuntos de células planas superpuestas ubicados en la dermis, justo debajo de la epidermis; una fibra nerviosa se abre paso hasta estas células.
- **Cilindros de Ruffini.** Cápsulas cilíndricas que contienen fibras ramificadas.

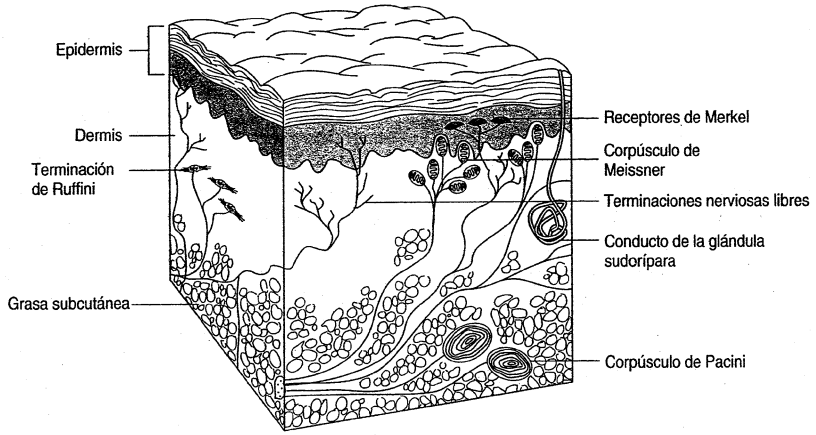


Figura 13.2
Corte transversal de la piel glabra (sin vellos) que muestra las capas cutáneas y algunos de sus receptores.

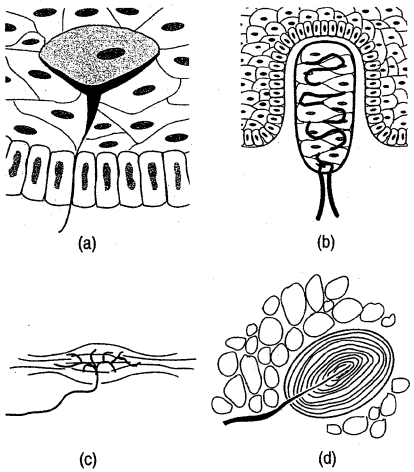


Figura 13.3
Los cuatro principales receptores de la percepción táctil: (a) receptor de Merkel; (b) corpúsculo de Meissner; (c) cilindro de Ruffini, y (d) corpúsculo de Pacini.

- **Corpúsculos de Pacini.** Cápsulas, parecidas a las cebollas, es decir, con varias capas que rodean una fibra nerviosa. Se localizan en las profundidades de la piel y también en muchos otros sitios, entre ellos los intestinos y las articulaciones.

Psicofísica de los mecanorreceptores La investigación psicofísica de S. J. Bolanowski y sus colaboradores (1988, 1994) ha demostrado que cada tipo de mecanorreceptor responde mejor a un rango específico de frecuencias de estimulación mecánica. Estos investigadores aislaron la respuesta de cada tipo de receptor mediante varios métodos, como el enfriamiento de la piel (algunos receptores son sensibles a la temperatura y otros no) y la presentación de vibraciones enmascaradas que disminuyen selectivamente la sensibilidad de un tipo de receptor para poder estudiar algún otro.

La tabla 13.1 resume los resultados de su investigación, la cual demostró que los mecanorreceptores responden a frecuencias que van de 0.3 Hz, que correspondería a que alguien empujara y liberara lentamente la piel una vez cada tres segundos aproximadamente, a más de 500 Hz, que correspondería a una vibración

Tabla 13.1
Propiedades de los mecanorreceptores

Receptores	Rango de frecuencia	Percepción
Merkel	0.3–3 Hz (empuje lento)	Presión
Meissner	3–40 Hz	Ondulación
Ruffini	15–400 Hz	Estiramiento
Pacinian	10–500 Hz (vibración muy rapida en el rango superior)	Vibración

extremadamente rápida que podría ser creada con maquinaria. Bolanowski determinó también que cada mecanorreceptor está asociado con un tipo particular de percepción táctil. Por ejemplo, los receptores de Merkel responden a las frecuencias bajas y están asociados con la percepción de la presión, mientras que los corpúsculos de Pacini responden a las frecuencias altas y se asocian con la percepción de la vibración.

Fisiología de los mecanorreceptores La mayor parte de lo que sabemos acerca de la fisiología de los mecanorreceptores se ha determinado mediante registros de las fibras nerviosas cutáneas tanto de animales como de seres humanos; estos últimos registros se han conseguido mediante una técnica llamada **microneurografía**, en la que un electrodo minúsculo se inserta bajo la piel de la mano para registrar una sola fibra nerviosa (Vallbo y Hagbarth, 1967).

Los mecanorreceptores difieren en la forma en que disparan ante la estimulación continua. Las fibras asociadas con los receptores de Merkel y los cilindros de Ruffini responden mientras un estímulo está presente sin mucho decremento en la tasa y, por ende, se conocen como **fibras de adaptación lenta (AL)** (figura 13.4a). Las fibras asociadas con los corpúsculos de Meissner y los de Pacini responden con ráfagas de disparos al inicio del estímulo; por lo tanto, se denominan **fibras de adaptación rápida (AR)** (figura 13.4b). Esta propiedad de adaptarse con lentitud o con rapidez se considera tan importante que los mecanorreceptores por lo general se identifican como fibras AL o AR, como se indica en la figura 13.4

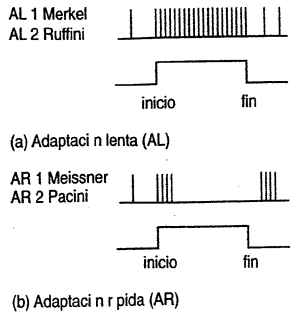


Figura 13.4
Patrones de disparo de las fibras AL y AR. (a) Las fibras de adaptación lenta (AL) continúan disparando durante un estímulo sostenido; (b) las fibras de adaptación rápida (AR) sólo disparan al inicio y al término de un estímulo sostenido.

De igual forma, los mecanorreceptores pueden distinguirse por el tamaño de sus campos receptivos. El campo receptivo de una neurona cutánea es *el área de la piel que, al ser estimulada, influye en la tasa de disparo de dicha neurona*. Las fibras AL1 y AR1 tienen campos receptivos pequeños, mientras que la AL2 y la AR2 tienen campos receptivos grandes. Esto se indica en la figura 13.5a, que muestra que las fibras AL1 tienen umbrales bajos sólo en un área pequeña (Macefield, 1998). Por tanto, estas fibras sólo responden bien dentro de esta área, por lo que la célula tiene un campo receptivo pequeño. Las fibras AR1 tienen propiedades similares.

En contraste, las fibras AL2 y AR2 responden en un área mayor, por lo que tienen campos receptivos grandes (figura 13.5b). Note que las fibras con campos receptivos pequeños (AL1 y AR1) tienen receptores localizados cerca de la superficie de la piel, mientras que las fibras con campos receptivos grandes (AL2 y AR2) tienen receptores que se localizan en las profundidades de la piel. Las propiedades de los cuatro receptores se resumen en la figura 13.6

¿Qué determina la rapidez o lentitud de adaptación de una si una fibra se adapta con rapidez o lentitud? ¿Por qué cada tipo de fibra responde a un tipo diferente de estimulación? Un factor esencial en su respuesta es el tipo de terminación del receptor, el cual puede

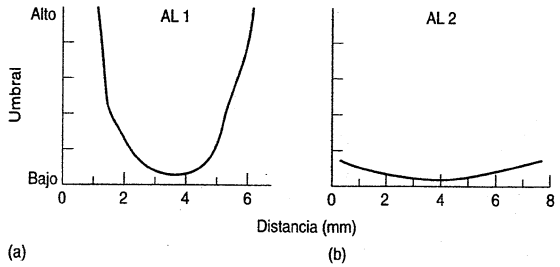
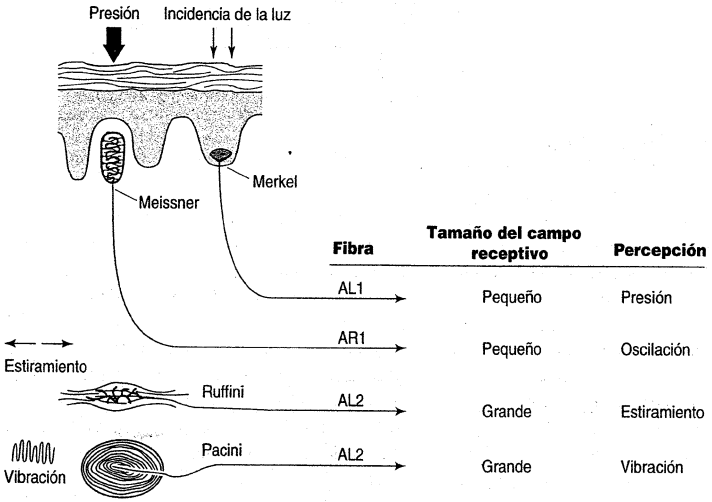


Figura 13.5
Perfil del umbral para las fibras AL1 y AL2. (a) La fibra AL1 tiene un umbral bajo de aproximadamente 1 mm de piel. El perfil de AR1 es similar. (b) El área de umbral bajo para las fibras AL2 se extiende más de 8 mm. El perfil de AR2 es similar. (Tomado de Johansson y Vallbo, 1983).



Fibra	Tamaño del campo receptivo	Percepción
AL1	Pequeño	Presión
AR1	Pequeño	Oscilación
AL2	Grande	Estiramiento
AL2	Grande	Vibración

Figura 13.6
Los cuatro mecanorreceptores. En ellos se indica el tipo de fibra, el tamaño del campo receptivo y la percepción asociada con cada uno. El mejor estímulo para activar al receptor se indica cerca de éste.

modificar la presión que llega a la fibra. Esta modificación de la respuesta a causa de la terminación del receptor se ha estudiado de manera minuciosa en los corpúsculos de Pacini (figura 13.7) puesto que éstos son grandes (cerca de 1 mm de largo y 0.6 mm de grueso) y de fácil acceso (los corpúsculos pueden extraerse con facilidad del mesenterio del gato, o sea, de una membrana adherida al intestino).

Werner Loewenstein (1960) describe cómo se determinó el efecto de la estructura del corpúsculo de Pacini en el disparo de la fibra AR2 midiendo la respuesta de la fibra nerviosa bajo dos condiciones: 1) cuando el corpúsculo estaba parcialmente disecado, de modo que la presión se aplicaba cerca de la fibra nerviosa y 2) con el corpúsculo intacto, de forma que se ejercía presión sobre él. Cuando se retiraba casi todo el corpúsculo y se presentaba el estímulo cerca de la fibra nerviosa, como se aprecia en *B* en la figura 13.7, la fibra respondía cuando se iniciaba la presión, mientras ésta continuaba y cuando se suprimía. En cambio, cuando el corpúsculo estaba presente y el estímulo se presentaba en *A*, en el corpúsculo intacto, la fibra respondía sólo en el momento de la aplicación y de la suspensión. Así, el corpúsculo de Pacini confiere a su fibra nerviosa la propiedad de la adaptación rápida. Asimismo, provoca una mala respuesta de la fibra a la estimulación constante, como la presión sostenida; sin embargo, hace que responda bien a las modificaciones que ocurren al comienzo y al final de la presión, y a los cambios rápidos del estímulo, como sucede con las vibraciones.

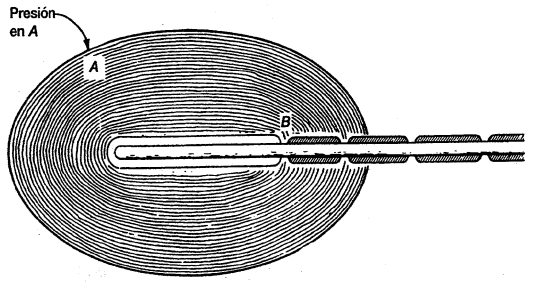


Figura 13.7
Corpúsculo de Pacini. (Tomado de Lowenstein, 1960.)

¿Qué fibra es responsable de nuestra percepción del detalle? En tanto que la fibra AR2 se especializa en responder a los cambios de estimulación, la fibra AL1 se ocupa de la respuesta a los detalles. La respuesta de las fibras AL1 a los detalles fue demostrada por Kenneth Johnson y Graham Lamb (1981), quienes tomaron registro de las fibras en el dedo del mono a medida que se presentaban puntos resaltados sobre un tambor giratorio (figura 13.8). Al presentar varias veces los puntos sobre el campo receptivo y mover el tambor ligeramente después de cada barrida, Johnson

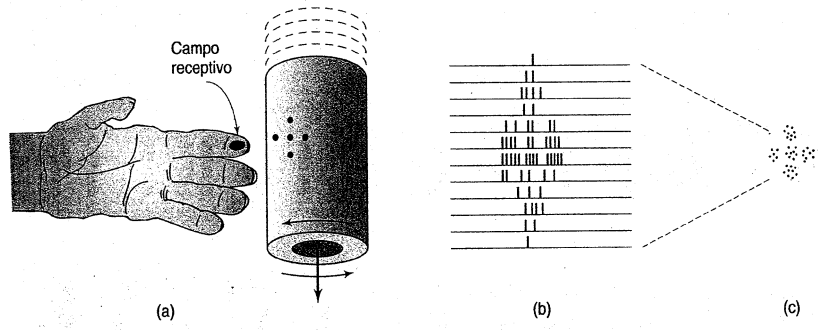


Figura 13.8
(a) Estímulos de puntos resaltados que se hacen rodar por el campo receptivo de una fibra mecanorreceptora en la yema del dedo del mono. (b) Cuando el estímulo pasa por el campo receptivo se generan impulsos nerviosos en la fibra, los cuales se muestran en las líneas horizontales. Cada línea representa los impulsos generados por un barrido a través del campo receptivo. Después, el tambor se baja ligeramente, el estímulo se vuelve a presentar y la nueva respuesta se registra. El proceso se repite con varias posiciones del tambor. (c) Se traza una gráfica de evento espacial en la que cada impulso nervioso está representado por un punto. Además, los puntos están comprimidos en sentido vertical y horizontal para que tengan más o menos las mismas dimensiones que el estímulo de puntos resaltados. (Adaptado de Martin y Jessell, 1991.)

y Lamb obtuvieron representaciones llamadas **gráficas de eventos espaciales**, las cuales indican la eficacia de respuesta de las fibras a los detalles pequeños (para una explicación de cómo se determinan estas gráficas, véase la figura 13.8).

La figura 13.9 compara las gráficas de eventos espaciales de tres fibras con el conjunto original de puntos resaltados. Vemos que la gráfica de la fibra AL1 es semejante al grupo de puntos, mientras que las gráficas de las fibras AR1 y AR2 no se le parecen (las fibras AL2 responden mal a este estímulo). Esto significa que las fibras AL1 pueden resolver mejor los detalles.

¿El hecho de que las fibras AL1 respondan bien a los detalles significa que en realidad se utilizan para la percepción? Es posible demostrar la relación entre la respuesta de las fibras y la percepción comparando la respuesta con lo que la gente percibe. Francisco Vega Bermúdez, Kenneth Johnson y Steven Hsiao (1991) midieron la percepción determinando la capacidad de sus sujetos de identificar letras en relieve con las yemas de los dedos. Podemos ver la relación entre los resultados perceptuales y la respuesta fisiológica de las fibras comparando las letras que fueron confundidas perceptualmente con la gráfica de eventos espaciales presentada en la figura 13.10.

La gente a menudo confundía la letra C con la O. En este sentido la gráfica de eventos espaciales de la C se parece a la gráfica de la O. La gente decía que la *B* era la *D* (la gráfica de la *B* se parece a la de la *D*). Esta correspondencia entre la percepción y las gráficas de eventos espaciales apoya la idea de que las fibras AL1 son importantes en la identificación de los detalles. Otros experimentos que comparaban la percepción y la respuesta de las fibras también demos-



Figura 13.9
Izquierda: Estímulo de puntos resaltados presentado, como se muestra en la figura 13.8, en la yema del dedo de un mono. Derecha: Algunas gráficas de eventos espaciales características de este conjunto para las fibras AL1, AR1 y AR2 que corresponden a los receptores de Merkel, los corpúsculos de Meissner y los corpúsculos de Pacini, respectivamente. La fibra AL2, asociada con el cilindro de Ruffini, genera apenas una respuesta débil a esta estimulación. (Adaptado de Johnson y Lamb, 1981.)

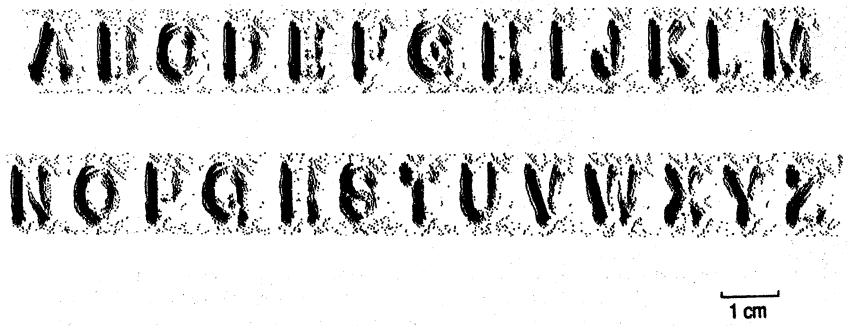


Figura 13.10
Gráficas de eventos espaciales que se generan cuando se hacen rodar letras en relieve a través de los campos receptivos de las fibras AL1. (Tomado de Vega-Bermudez, Johnson y Hsiao, 1991.)

traron que las fibras AL1 son fundamentales para detectar la textura de una superficie (Blake, Hsiao y Johnson, 1997; Romo y Salinas, 1999).

Dado que cada mecanorreceptor se especializa en responder a diferentes tipos de estimulación, la estimulación de la piel por lo regular activa diversos tipos de mecanorreceptores, a algunos con más fuerza que a otros, según el estímulo. Por ejemplo, considere lo que sucede cuando toma un vaso, como se muestra en la figura 13.11. Las fibras AL1 (receptores de Merkel) disparan al patrón resaltado al lado del vaso y a la textura a lo largo del borde, las fibras AL2 (corpúsculos de Ruffini) disparan al estiramiento que se origina al tomar el vaso, las fibras AR1 (receptores de Meissner) disparan cuando pasa los dedos por las protuberancias a lo largo del borde del vaso. Su percepción general del vaso está, por ende, determinada por el patrón de actividad de dichas fibras (Roland, 1992). Además de percibir las cualidades táctiles, también podemos percibir si el vaso está caliente o frío. Nuestra percepción de la temperatura tiene lugar a causa de los termorreceptores en la piel.

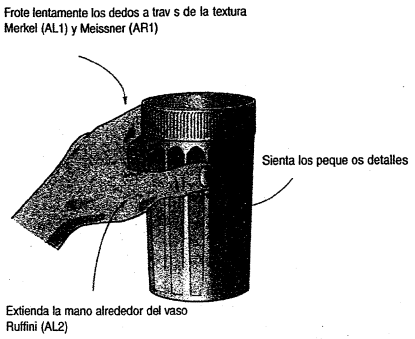


Figura 13.11
Tomar un vaso activa diferentes tipos de mecanorreceptores. Cada uno crea una percepción particular y, además, la percepción global puede estar determinada por la mezcla de la actividad de todos los receptores estimulados.

Termorreceptores: Respuesta neuronal a la temperatura

Los **termorreceptores** responden a temperaturas determinadas y a sus cambios. Hay receptores para el calor y para el frío. En la figura 13.12 se observa la respuesta de una **fibra caliente** ante los aumentos de temperatura. La respuesta de esta neurona ilustra las siguientes propiedades de las fibras calientes: 1) Actúan como un termómetro, ya que aumentan su tasa de disparo cuando la temperatura se incrementa, 2) siguen activas mientras la temperatura continúe elevada, 3) disminuyen su activación cuando la temperatura baja y 4) no responden a la estimulación mecánica (Duclaux y Kenshalo, 1980; Kenshalo, 1976). Por su parte, las **fibras frías** aumentan su tasa de disparo cuando la temperatura disminuye y siguen activas mientras ésta se mantenga baja. En la figura 13.13 se muestra la diferencia de respuesta de las fibras frías y calientes a la temperatura estable. Las fibras frías responden en el intervalo de 20 a 45°C y su mejor respuesta se presenta a los 30°C. Las fibras calientes se activan en el intervalo de 30 a 48°C y su mejor respuesta se encuentra en los 44°C (observe que la temperatura corporal es de 37°C).

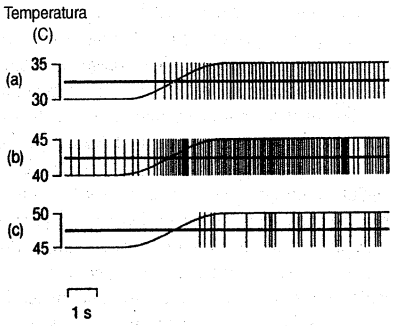


Figura 13.12
Respuesta de una fibra "caliente" del mono.
Al comienzo de cada registro la tasa de disparo es baja porque la fibra ha estado por un tiempo a la misma temperatura. Sin embargo, la fibra se activa cuando la temperatura aumenta (como lo indica la pendiente) y se mantiene activada por un tiempo después del aumento. El registro (b) indica que esta fibra responde mejor cuando la temperatura aumenta de 40 a 45°C. (Tomado de Duclaux y Kenshalo, 1980.)

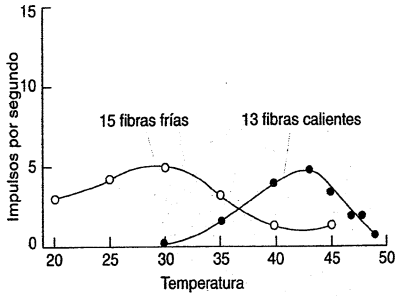


Figura 13.13
Respuestas de las fibras sensibles del mono a las temperaturas constantes. La curva de la izquierda (círculos blancos) muestra la respuesta promedio de un grupo de 15 fibras "frías" que responden mejor a los 30°C. La curva de la derecha (círculos oscuros) muestra la respuesta promedio de 13 células "calientes" que responden mejor a los 44°C. (Tomado de Kenshalo, 1976.)

mostrando la relación que existe entre la habilidad de la gente para percibir los detalles en diferentes partes del cuerpo con el tamaño de los campos receptivos de los mecanorreceptores que funcionan en dichas partes del cuerpo.

Agudeza táctil en diferentes partes del cuerpo La agudeza táctil es mejor en algunas partes del cuerpo, como en las manos y las yemas de los dedos, que en otras, como las extremidades, la espalda y el tronco. La agudeza en diferentes partes del cuerpo se ha demostrado por medio de la medición del **umbral de dos puntos**, es decir, de la menor separación entre dos puntos sobre la piel que se perciben como tales y no como un solo punto. Al medir el umbral en diferentes partes del cuerpo, vemos que algunas zonas de la piel tienen mayor agudeza que otras (véase también Craig y Johnson, 2000).

PROCESAMIENTO NEURONAL DEL TACTO

Los receptores de cualquier sentido influyen de manera poderosa en la percepción debido a que determinan la información que ingresa. Sin embargo, sabemos, a partir de nuestro estudio de la visión, que la percepción no sólo depende de los receptores, sino del procesamiento neuronal que ocurre a medida que la información de los receptores viaja hacia el cerebro. En el capítulo 2 vimos cómo la pequeña cantidad de convergencia de los conos en comparación con la de los bastones tiene como resultado campos receptivos más pequeños y una mayor agudeza, en especial en el área central de la retina rica en conos denominada fóvea, donde la visión de los detalles es más aguda (figura 13.14). Veremos que existen paralelismos entre este ejemplo visual y el procesamiento en el sistema cutáneo.

Mecanorreceptores y percepción de los detalles

¿Cómo se procesan las señales de los mecanorreceptores? Una forma de responder a esta pregunta es de-

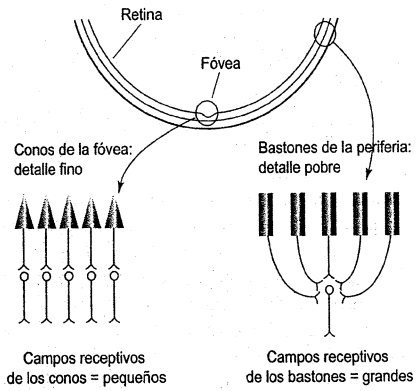


Figura 13.14
En el capítulo 2 vimos que la pequeña cantidad de convergencia de los conos explica su elevada agudeza en comparación con la de los bastones. En esta ilustración los conos no convergen y cada uno hace sinapsis en una sola neurona. Esto ocurre con muchos conos en la fóvea. Otra razón de esta agudeza es que los conos de la fóvea están más estrechamente unidos. El tacto está regido por principios similares, pues las áreas de la piel sensibles a los detalles tienen campos receptivos pequeños.

DEMOSTRACIÓN

Comparación de los umbrales de dos puntos

Para medir el umbral de dos puntos en varias partes del cuerpo, sostenga dos lápices de lado a lado (o mejor, use un compás de dibujo) de modo que las puntas estén separadas unos 12 milímetros. Entonces, aplique al mismo tiempo los dos puntos en la yema del pulgar y determine si siente los dos. Si sólo siente uno, aumente la distancia entre las puntas de los lápices hasta que sienta las dos y anótela. Luego lleve los lápices a la parte interna del antebrazo. Con las puntas a unos 12 milímetros de distancia (o a la menor separación a la que sintió los dos puntos en el pulgar) tóquese el antebrazo y observe si siente un punto o dos. Si siente uno, ¿cuánto tiene que aumentar la separación para sentir dos? ●

Si sus resultados en la demostración coinciden con los del laboratorio, habrá descubierto que el umbral de dos puntos del antebrazo es mucho mayor que el del pulgar. La figura 13.15, que muestra la variación del umbral de dos puntos en varias partes del cuerpo, indica que en el antebrazo es 10 veces más grande que en el pulgar. Podemos relacionar estas diferencias de agudeza con la fisiología si comparamos los tamaños de los campos receptivos de varias partes del cuerpo.

Campos receptivos y agudeza táctil Se podría pensar que las zonas de mayor agudeza táctil tienen campos receptivos menores. En la figura 13.16a se muestra la razón de esto. En ella se pueden observar los campos receptivos de dos fibras con campos receptivos grandes y dos puntos que estimulan la piel en uno de estos campos receptivos. Puesto que la estimulación se presenta únicamente en uno de los campos, una sola

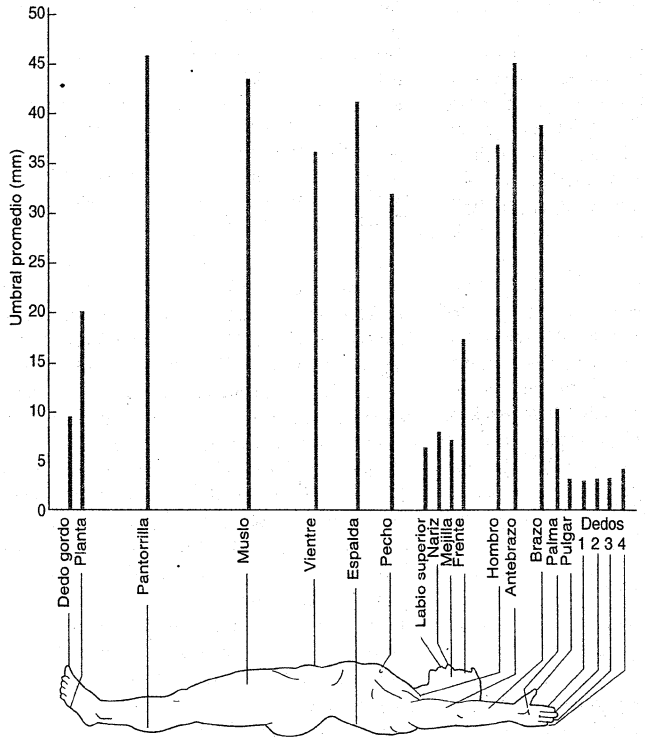


Figura 13.15
Umbrales de dos puntos para los hombres. Los umbrales de las mujeres siguen el mismo esquema. (Tomado de Weinstein, 1968.)

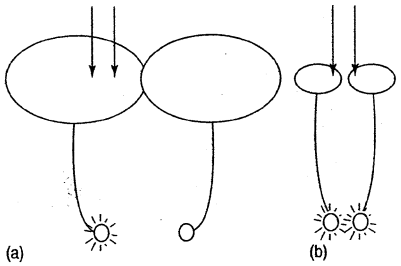


Figura 13.16
Explicación de la relación entre la agudeza y el tamaño del campo receptivo. (a) Dos estímulos activan una sola neurona si los campos receptivos son grandes. (b) Los mismos dos estímulos activan dos neuronas cuando los campos receptivos son pequeños. El análisis más fino provisto por estos últimos campos receptivos tiene como resultado umbrales más pequeños de dos puntos.

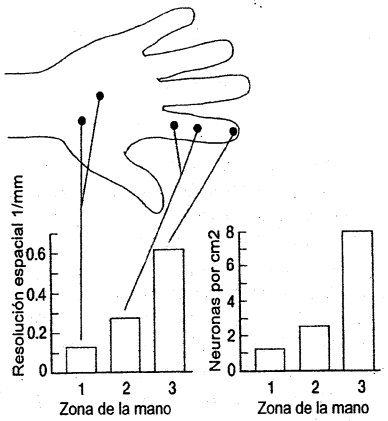


Figura 13.17
Izquierda: La gráfica de barras muestra la resolución espacial en un punto de la mano y en dos puntos del dedo. La resolución espacial, que se determina tomando el inverso del umbral de dos puntos (de modo que un umbral pequeño produzca una mayor resolución espacial), aumenta a medida que pasamos de la mano al dedo. Derecha: La densidad de las neuronas con campos receptivos menores (fibras AR1 y AL1) en los mismos tres puntos. Estos datos indican que las zonas con mayor resolución espacial presentan mayores densidades de neuronas con campos receptivos pequeños. (Tomado de Vallbo y Johansson, 1978.)

neurona se activa. No tenemos información de que se hayan estimulado dos puntos.

En la figura 13.16b se estimulan campos receptivos pequeños en dos puntos con la misma separación que en la figura 13.16a. Como los campos receptivos de estas neuronas son pequeños, los dos puntos estimulan neuronas separadas y aumentan las probabilidades de que percibamos la estimulación como dos puntos. (El mismo razonamiento se aplica para explicar la agudeza mayor de los conos en comparación con la de los bastones).

De acuerdo con esta predicción, Vallbo y Johansson (1978) descubrieron que la densidad de las fibras AR1 y AL1, que tienen campos receptivos pequeños, es mayor en la yema de los dedos que en la mano. De hecho, Vallbo y Johanson encontraron una relación directa entre la magnitud del umbral de dos puntos y la densidad de los campos receptivos pequeños de las fibras AR1 y AL1 (figura 13.17). Las partes del cuerpo con umbrales reducidos de dos puntos tienen campos receptivos pequeños.

Procesamiento en la corteza

El procesamiento continúa a medida que las señales viajan de la piel hacia el cerebro.

Anatomía del sistema somatosensorial Los estudios anatómicos modernos han identificado una red tan compleja de conexiones que transmiten señales de la piel al cerebro que parece rivalizar con las redes de los sistemas visual y auditivo. Nos concentraremos en algunas de las características básicas del sistema.

Las fibras nerviosas de los receptores cutáneos viajan en haces llamados *nervios periféricos* que entran a la médula espinal por medio de la raíz dorsal (figura 13.18). En la médula espinal, las fibras nerviosas siguen dos vías principales: la **vía del lemnisco medial** y la **vía espinotalámica**. En el sistema cutáneo, al igual que en los sistemas visual y auditivo, las vías paralelas cumplen diversas funciones perceptuales. La vía del lemnisco tiene fibras largas que conducen señales relacionadas con la sensación de las posiciones de las extremidades (propiocepción) y la percepción del tacto. La vía espinotalámica consta de fibras reducidas que transmiten señales relacionadas con la temperatura y el dolor.

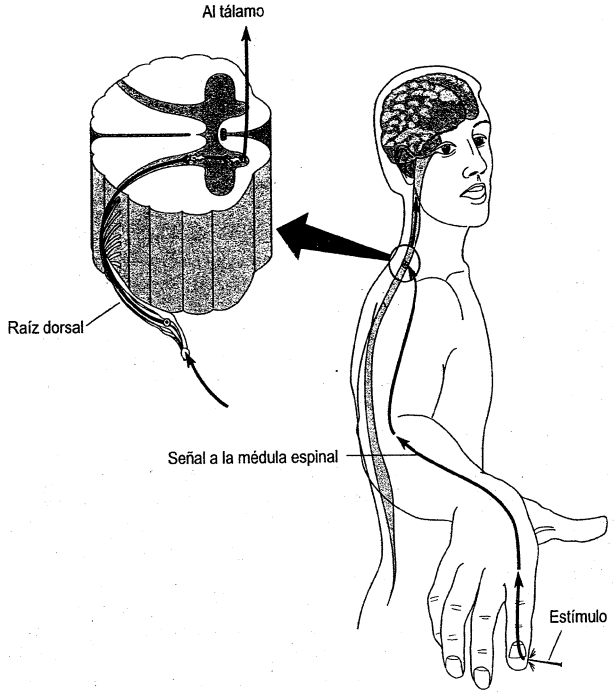


Figura 13.18
La vía de los receptores cutáneos hacia la médula espinal. La fibra que conduce las señales de un receptor del dedo entra a la médula espinal a través de la raíz dorsal y luego asciende hacia el tálamo.
La ilustración está muy simplificada, pues varias vías somatosensoriales recorren la médula espinal mientras que algunas cruzan al lado opuesto.

En su trayectoria rumbo al tálamo, las fibras de ambas vías cruzan al lado opuesto del cuerpo. Casi todas estas fibras hacen sinapsis en el **núcleo ventral posterior** del tálamo, pero algunas lo realizan en otros núcleos talámicos. (Recuerde que las fibras de la retina y la cóclea también hacen sinapsis en el tálamo, en el núcleo geniculado lateral en la visión y en el núcleo geniculado medial en la audición.) Puesto que en su viaje hacia el tálamo las señales cruzan al lado opuesto del cuerpo, las que se originan en el lado izquierdo llegan al tálamo en el hemisferio derecho y las que provienen del lado derecho del cuerpo culminan en el hemisferio izquierdo.

Del tálamo, las señales se dirigen al **área receptora somatosensorial (S1)** del lóbulo parietal de la corteza y posiblemente a la **corteza somatosensorial secundaria (S2)** (Rowe *et al.*, 1996; Turman *et al.*, 1998) (figura 13.19). (Existe cierta controversia respecto a si el tálamo envía señales directamente a S2 en los monos y en los seres humanos; véase Kaas, 1996). Las señales viajan también de S1 a S2 y de éstas hacia otras áreas somatosensoriales (figura 13.20).

Las investigaciones revelan dos características importantes de la corteza somatosensorial: 1) existen mapas del cuerpo en la corteza y 2) hay neuronas que disparan ante tipos específicos de estímulos.

Representación del cuerpo en la corteza somatosensorial Así como hay un mapa de la retina en la corteza visual y uno de las frecuencias sonoras en la corteza auditiva, existe un mapa del cuerpo en la corteza somatosensorial. Así, cada parte del cuerpo está representada en la corteza. Este mapa, mostrado en la figura 13.21, crea una representación cortical extraña denominada **homúnculo** ("hombrecillo"). El homúnculo muestra que algunas zonas de la piel están representadas por un área desproporcionadamente grande del cerebro. Por ejemplo, el área desti-

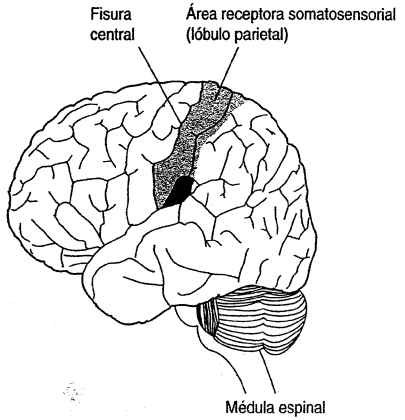


Figura 13.19
La corteza somatosensorial en el lóbulo parietal. El sistema somatosensorial, como el visual y el auditivo, está compuesto por varias áreas. De éstas, la primaria, S1 (sombreado claro) recibe las señales del núcleo ventral lateral posterior del tálamo. El área somatosensorial secundaria, S2 (sombreado oscuro), se oculta parcialmente detrás del lóbulo temporal.

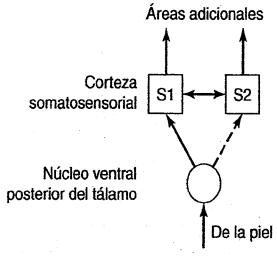


Figura 13.20
Señales originadas en la piel llegan al núcleo ventral posterior del tálamo. De aquí, las señales viajan a las áreas S1 y S2 de la corteza somatosensorial. La línea a S2 está punteada porque existe cierta incertidumbre respecto a esta conexión.

nada al pulgar es tan grande como la que se ocupa del antebrazo.

Podemos establecer un paralelo entre el área grande de la corteza somatosensorial dedicada a los dedos y el área grande de la corteza visual dedicada a la fóvea de la retina. Recuerde que la representación magnificada de la fóvea en la corteza se denomina **factor de magnificación** (véase la página 95). Esta área grande de la corteza visual proporciona el procesamiento neuronal adicional que se requiere para lograr una buena visión del detalle cuando miramos algo de manera directa.

Asimismo, existe un factor de magnificación en la corteza somatosensorial, ya que a los dedos y a otras partes del cuerpo con buena percepción de los detalles se les asigna un área considerable de esta corteza. Por lo tanto, las áreas con buena percepción de los detalles (la fóvea en la visión y los dedos en el tacto) están representadas por áreas grandes en la corteza. En general, las áreas de la piel con umbrales de dos puntos pequeños están representadas por áreas grandes en la corteza. De esta forma, el mapa del cuerpo en el cerebro puede parecer distorsionado, pero las distorsiones representan el procesamiento neuronal adicional que nos permite una percepción precisa de los detalles finos a través de los dedos y otras partes del cuerpo.

Otra forma en la que podemos apreciar la conexión entre el procesamiento neuronal en la corteza y la percepción de los detalles consiste en comparar los tamaños de los campos receptivos de las neuronas localizadas en diferentes partes del homúnculo. La figura 13.22 muestra los resultados de esta comparación. Los campos receptivos son más pequeños en las neuronas de los dedos, grandes en las neuronas de la mano y mayores aún en las del brazo. De modo que, la excelente percepción de los detalles a través de los dedos se logra debido a que éstos cuentan con un gran número de neuronas en la corteza y porque cada una de estas neuronas es responsable solamente de un área pequeña en el dedo.

Existen otros dos hechos importantes con respecto a este mapa. El primero es que la corteza somatosensorial se encuentra dispuesta en columnas. Esto significa que cuando un electrodo orientado en dirección perpendicular a la superficie penetra la corteza, todas las neuronas con las que se topa tienen campos receptivos provenientes de una misma área de la piel. Así, al igual que la corteza visual y la auditiva, estas columnas procesan información de un área particular del cuerpo (Kandel y Jessell, 1991).

El segundo hecho importante es que en el cerebro del mono hay por lo menos 10 mapas de su

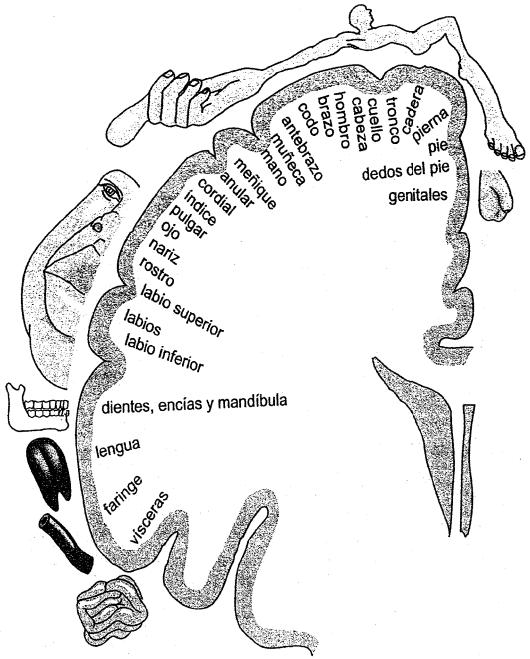


Figura 13.21
Homúnculo sensorial en la corteza somatosensorial. Las partes del cuerpo con mayor agudeza táctil están representadas por áreas más grandes de la corteza. (Tomado de Penfield y Rasmussen, 1950.)

cuerpo (Kaas y Pons, 1988; Kandel y Jessell, 1991; Nelson *et al.*, 1980). Al parecer la razón de estas representaciones múltiples es que las zonas del área somatosensorial cumplen funciones diferentes. Por ejemplo, una zona puede especializarse en la discriminación de formas y otra en la de texturas. Cualquiera que sea su función, estos mapas cerebrales del cuerpo muestran las mismas distorsiones de nuestro homúnculo simple de la figura 13.21: las partes del cuerpo que distinguen los detalles finos cuentan con áreas más grandes en la corteza.

Detectores táctiles de características El procesamiento neuronal del sistema cutáneo se manifiesta no sólo en un aumento del espacio en la corteza y en campos receptivos más pequeños en partes del cuerpo que tienen buena percepción de los detalles, sino también en los cambios que los campos receptivos de las neuronas sufren a medida que nos trasladamos de los mecanorreceptores en la piel hacia la corteza.

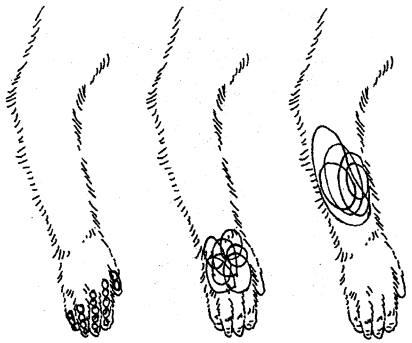


Figura 13.22
Los campos receptivos de las neuronas corticales son menores en los dedos y se hacen más grandes en la mano y el brazo. (Adaptado de Kandel y Jessell, 1991.)

Las neuronas en el tálamo del mono (el núcleo ventral posterior) tienen campos receptivos centro-periferia similares a los del área visual del tálamo (el núcleo geniculado lateral) (figura 13.23) (Mountcastle y Powell, 1959).

Cuando pasamos a la corteza, descubrimos algunas neuronas con campos receptivos centro periferia así como otras que responden a una estimulación cutánea más especializada. En las figuras 13.24 y 13.25 se aprecian campos receptivos de neuronas en la corteza somatosensorial del mono muy parecidos a los campos receptivos de las células simples y complejas de la corteza visual. La célula de la figura 13.24 responde a un borde en sentido horizontal, pero no responde muy bien a otras orientaciones. En la figura 13.25 se observa una célula que responde al movimiento sobre la piel en determinada dirección (Hyvarinin y Poranen, 1978; véase también Costanzo y Gardner, 1980; Romo *et al.*, 1998; Warren, Hamalainen y Gardner, 1986; Whitsel, Roppolo y Werner, 1972). En el capítulo 8 propusimos un circuito neuronal para explicar cómo las neuronas visuales responden selectivamente al movimiento en una dirección (véase la figura 8.14). Es probable que un circuito parecido sea la causa de la selectividad direccional de neuronas cutáneas como las de la figura 13.25 (Gardner y Costanzo, 1980).

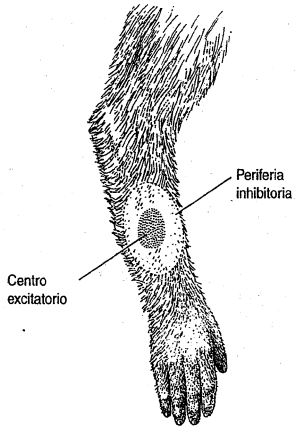


Figura 13.23
Campo receptivo de centro excitatorio y periferia inhibitoria de una neurona en el tálamo del mono.

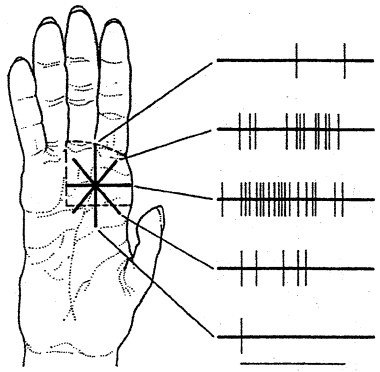


Figura 13.24
Campo receptivo de una neurona de la corteza somatosensorial del mono que responde cuando se coloca un borde en la mano. La célula responde bien cuando el borde está en sentido horizontal, pero no responde muy bien a otras orientaciones. (Tomado de Hyvarinin y Poranen, 1978.)

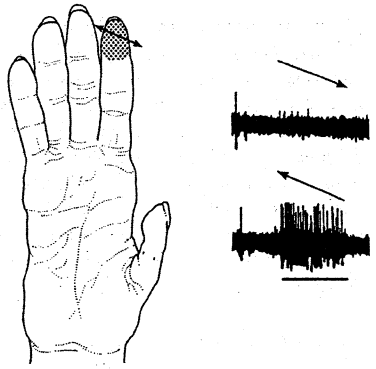


Figura 13.25
Campo receptivo en una neurona de la corteza somatosensorial del mono que responde al movimiento de derecha a izquierda en la yema del dedo, pero no responde al movimiento de izquierda a derecha. (Tomado de Hyvarinin y Poranen, 1978.)

TABLA SINÓPTICA 13.1

La función del tacto
El tacto es crucial para realizar muchas acciones y cumple una función protectora al advertir de posibles daños a los tejidos. Esta función protectora, además de la función del tacto en el sexo, enfatiza su importancia para la supervivencia.

La piel y sus receptores
La piel está compuesta por dos capas, la epidermis y la dermis. Hay en la piel cuatro diferentes tipos de mecanorreceptores: los receptores de Merkel, los corpúsculos de Meissner, los cilindros de Ruffini y los corpúsculos de Pacini. Cada uno de estos receptores responde a un rango de frecuencias y origina percepciones específicas (véase la tabla 13.1). Asimismo, se adaptan con lentitud (AL) o con rapidez (AR) y tienen campos receptivos pequeños o grandes.

Estructura del receptor y respuesta de la fibra
Sabemos que los corpúsculos de Pacini son responsables de la adaptación rápida de las fibras AR2, ya que al ser extirpados, las fibras se adaptan con lentitud. Los experimentos de registro en que se determinan gráficas de eventos espaciales indican que la fibra AL1 (receptor de Merkel) responde mejor a los detalles. Las fibras AL1 son también fundamentales para percibir la textura.

Termorreceptores
Los termorreceptores fibras calientes y frías responden mejor a rangos específicos de temperatura.

Agudeza táctil
La agudeza táctil varía en diferentes partes del cuerpo. Por ejemplo, el umbral de dos puntos es mucho menor en los dedos que en otras partes del cuerpo. La elevada agudeza de los dedos se asocia con los campos receptivos menores de las fibras AR1 y AL1, las cuales están comprimidas densamente en áreas que, como los dedos, tienen una agudeza alta.

Vías hacia la corteza
Existe una vía compleja que va de la piel al cerebro. Dos de las principales vías en la médula espinal son la vía del lemnisco medial (la posición de las extremidades y el tacto) y la vía espinotalámica (la temperatura y el dolor). Las fibras asociadas con el tacto hacen sinapsis en el núcleo ventral posterior del tálamo y luego van a las áreas receptoras somatosensoriales primarias, S1 y S2.

Mapas en la corteza
El homúnculo es un mapa del cuerpo en la corteza somatosensorial. Una de sus características es la magnificación de las áreas que representan las zonas de alta agudeza en la piel, como las yemas de los dedos. Las áreas de alta agudeza tienen una mayor densidad de neuronas en la corteza. Estas neuronas corticales tienen campos receptivos pequeños. La corteza contiene múltiples mapas del cuerpo y una disposición en columnas similar a la que se encuentra en el sistema visual.

Detectores táctiles de características
El sistema táctil posee neuronas con propiedades similares a las de las neuronas del sistema visual. Las neuronas del tálamo tienen campos receptivos de centro-periferia y existen neuronas en la corteza que responden mejor a estímulos más especializados, como los bordes orientados y el movimiento en una dirección particular.

RECONOCIMIENTO TÁCTIL DE OBJETOS

Hasta ahora hemos descrito la forma en que un estímulo aplicado a la piel ocasiona actividad en los mecanorreceptores, el tálamo y la corteza, y la manera en que las neuronas de la corteza responden a características específicas del estímulo, como su orientación o la dirección en que se mueve. La investigación que describimos implica, por lo regular, a sujetos pasivos que son sometidos a cualquier estímulo que el experimentador haya decidido aplicar sobre su piel. Este tipo de estimulación, en la que un sujeto es estimulado por alguien más, se denomina **tacto pasivo**.

Tacto pasivo y tacto activo

¿Es común que nos sentemos pasivamente mientras alguien más nos toca con las puntas separadas de dos lápices o presiona las yemas de nuestros dedos con patrones de puntos o letras realzadas? Si bien es cierto que existen situaciones en que las que somos

pasivos mientras alguien más estimula nuestra piel, como cuando recibimos un masaje en la espalda, la mayor parte del tiempo desempeñamos una función activa al determinar la manera en que nuestra piel es estimulada. Recorremos con los dedos la superficie lisa de la mesa, oprimimos una tras otra las teclas de la computadora o sentimos el contorno de una pluma al escribir. Esta forma de experimentar el tacto, en la que la persona controla la estimulación táctil, se denomina **tacto activo**.

Un excelente ejemplo del tacto activo se encuentra en nuestra descripción de cómo Geerat Vermeij usó las yemas de los dedos para identificar diferentes tipos de conchas. Sus dedos se movieron por la superficie de las conchas y, de esa manera, sintió las texturas, trazó los contornos y advirtió características específicas como las nervaduras, las suturas y el tamaño de las aberturas.

A fin de apreciar la diferencia entre el tacto activo y el pasivo, realice la siguiente demostración.

DEMOSTRACIÓN

Comparación entre el tacto activo y el pasivo

Solicite a alguien que escoja cinco o seis objetos pequeños para que usted los identifique. Cierre los ojos y pídale que los ponga uno por uno sobre su mano. Usted debe identificar los objetos a través únicamente del tacto. Mientras los palpa, advierta todo aquello que vaya experimentando: los movimientos de sus dedos y manos, sus sensaciones y pensamientos. Hágalo con tres objetos. Después mantenga la mano abierta con los dedos extendidos y pídale a la persona que deslice las superficies y los contornos de los objetos restantes por su piel. Su tarea es la misma: identificar los objetos y prestar atención a lo que experimenta mientras éstos se mueven por su piel. ●

Quizá haya advertido que en la condición activa usted tuvo mayor participación en el proceso y más control sobre las partes de los objetos a los que estuvo expuesto. En la parte activa de la demostración se involucró en la **percepción háptica**, aquella en la que se exploran objetos tridimensionales con la mano.

Identificación de objetos mediante exploración háptica

La percepción háptica proporciona un excelente ejemplo de una situación en la que diferentes sistemas interactúan entre sí. Cuando manipulaba los objetos para tratar de identificarlos, utilizó tres sistemas distintos para llegar a la meta: 1) el sistema sensorial, el cual estuvo involucrado en la detección de sensaciones cutáneas, como el tacto, la temperatura y la textura, así como los movimientos y posiciones de sus dedos y manos; 2) el sistema motor, que participó en el movimiento de sus dedos y manos y 3) el sistema cognoscitivo, el cual estuvo implicado cuando pensaba en la información proporcionada por los sistemas sensorial y motor.

La percepción háptica es un proceso de gran complejidad porque los sistemas sensorial, motor y cognoscitivo deben estar coordinados entre sí. Por ejemplo, el control del sistema motor sobre los movimientos de los dedos y las manos está guiado por las sensaciones cutáneas de estas partes del cuerpo, por el sentido de la posición de éstas y por los procesos de pensamiento que determinan el tipo de información sobre el objeto que se requiere para identificarlo.

La experiencia creada por la operación conjunta de estos procesos genera una experiencia del tacto activo muy diferente a la del tacto pasivo. J. J. Gibson (1962), quien defendía el valor del movimiento en la percepción (véase el capítulo 9), comparó la experiencia del tacto activo y el pasivo mediante la observación de que tendemos a relacionar el pasivo con la *sensación* que tenemos en la piel y el activo con el *objeto* que tocamos. Por ejemplo, si alguien empuja un objeto puntiagudo en su piel, seguramente usted dirá que tiene una sensación de picadura; en cambio, si usted mismo presiona el objeto contra su piel, pensará que siente un objeto puntiagudo (Kruger, 1970). Por lo tanto, en el tacto pasivo usted experimenta la estimulación de su piel, mientras que en el activo experimenta los objetos que toca.

La investigación psicofísica demuestra que la gente puede identificar con precisión la mayoría de los objetos comunes en un tiempo de uno a dos segundos (Klatzky, Lederman y Metzger, 1985). Cuando Susan Lederman y Roberta Klatzky (1987, 1990) observaron los movimientos de las manos de sus sujetos en el curso de estas identificaciones, descubrieron

que se valían de ciertos movimientos distintivos, a los que ellas denominaron **procedimientos de exploración (PE)**, y que el éstos dependían de las cualidades que se les pedía que juzgaran.

En la figura 13.26 se muestran cuatro de los PE observados por Lederman y Klatzky. En la figura 13.26 aparecen las frecuencias con las que se utilizan para juzgar diferentes cualidades del objeto mostrado en la figura 13.27. Los sujetos tienden a usar uno o dos PE para determinar una cualidad particular. Por ejemplo, la gente usa principalmente el movimiento lateral y el seguimiento del contorno para juzgar la textura, y usa el abarcamiento y el seguimiento del contorno para juzgar la forma exacta.

Fisiología del tacto activo

¿Qué sucede a nivel fisiológico cuando exploramos un objeto con los dedos y las manos? Los investigadores han tratado de responder a esta pregunta tomando registros de las fibras mecanorreceptoras en la piel, de neuronas de las áreas S1 y S2 de la corteza somatosensorial y de neuronas de otras áreas de los lóbulos parietal y frontal.

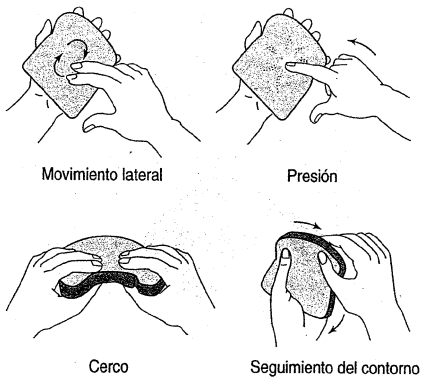


Figura 13.26
Algunos procedimientos de exploración (PE) que observaron Lederman y Klatzky mientras los sujetos identificaban los objetos. (Tomado de Lederman y Klatzky, 1987.)

Respuesta de los mecanorreceptores y reconocimiento de los objetos Para que el cerebro controle las tareas cotidianas, como la de apretar la tapa de una botella, necesita mucha información. Requiere conocer el tamaño y contorno de la tapa, la cantidad de fuerza necesaria para tomarla, así como otros aspectos, tales como el efecto de las texturas que nos permiten sujetar de manera firme los bordes de la tapa (figura 13.28a). Esta información es proporcionada por

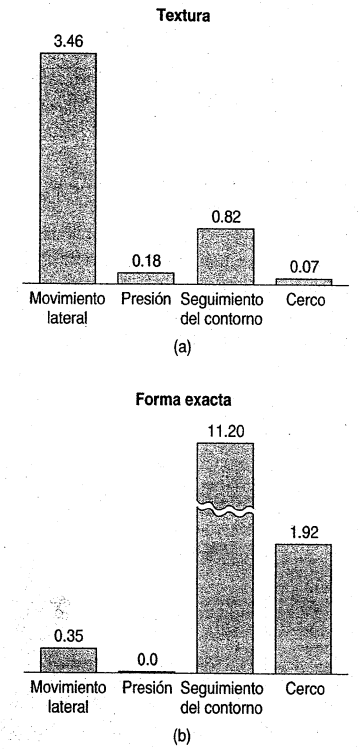


Figura 13.27
Duración promedio, en segundos, que los sujetos dedicaron a los procedimientos de exploración (a) para estimar la textura y (b) para determinar la forma exacta de los objetos. Los sujetos sintieron la textura por medio del movimiento lateral y del seguimiento del contorno. Este último método constituyó el principal procedimiento para determinar la forma exacta. (Basado en datos de Lederman y Klatzky, 1987.)

receptores dentro del cuerpo que indican la posición de las articulaciones, y por los mecanorreceptores de la piel, que indican las texturas y contornos de la tapa.

El patrón de disparo de un gran número de mecanorreceptores señala la información que indica los contornos de la tapa. . Esto se ilustra en los perfiles de respuesta de las figuras 13.28b y c, que muestran cómo las fibras AL1 en las yemas de los dedos responden al entrar en contacto con dos esferas diferentes, una con una gran curvatura en relación con la yema del dedo (13.28b) y otra con una curvatura más suave (13.28c). En ambos casos, hay una mayor respuesta en los receptores localizados en el punto donde los dedos entran en contacto con la esfera, en tanto que los receptores que se encuentran más alejados disparan menos. Con todo, el patrón de respuesta es diferente en ambos casos. El patrón global es el que proporciona información al cerebro acerca de la curvatura de la esfera (Goodwin, 1998).

Sin embargo, recuerde que las respuestas en la figura 13.28 representan el patrón de estimulación que ocurre en un punto en el tiempo, y que cuando usted está apretando una tapa, sus dedos se mueven constantemente creando nuevos patrones de estimulación. Esta naturaleza dinámica del reconocimiento táctil de los objetos se refleja en las propiedades de algunas neuronas de la corteza somatosensorial que sólo responden cuando la persona sostiene activamente un objeto.

La respuesta cortical a la acción y la atención Existen neuronas en la corteza somatosensorial del mono que no responden a la estimulación pasiva de la piel, pero que responden cuando el mono toma un objeto específico. La figura 13.29 muestra la respuesta de una de estas neuronas, la cual responde cuando el mono toma una regla pero que no cuando toma un cilindro (véase también Iwamura, 1998).

Las neuronas corticales no sólo son afectadas por una estimulación activa o pasiva, sino por el hecho de que el sujeto esté prestando o no atención. Steven Hsiao y sus colaboradores (1993, 1996) registraron la respuesta de las neuronas de las áreas S1 y S2 ante unas letras resaltadas que se hacía pasar sobre el dedo de un mono. En la condición de atención táctil, el mono tenía que realizar una tarea que exigía que se concentrara en las letras que estimulaban su dedo. En la condición de atención visual, tenía que fijar la

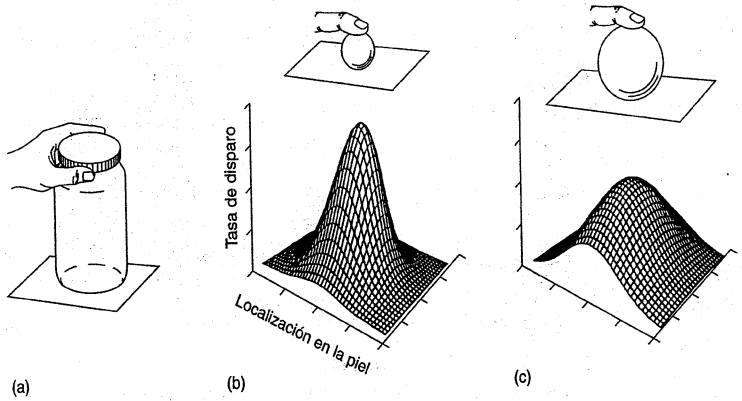


Figura 13.28
(a) Apretar la tapa de una botella depende de la información enviada al cerebro respecto a la posición y las fuerzas ejercidas por los dedos y la mano. (b) Respuestas de las fibras AL1 en las yemas de los dedos al entrar en contacto con un estímulo de gran curvatura. La altura del perfil indica la tasa de disparo en diferentes lugares de la yema del dedo. (c) El perfil de disparo al entrar en contacto con un estímulo de curvatura más suave. (Tomado de Goodwin, 1998.)

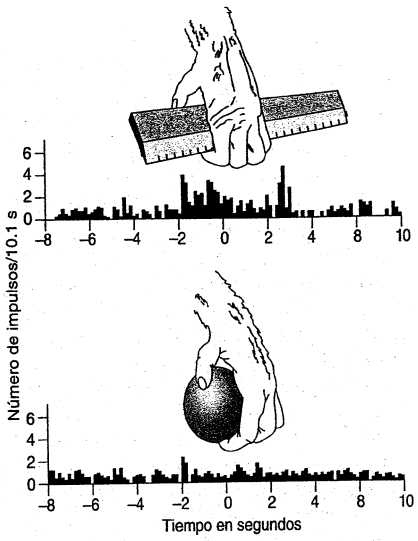


Figura 13.29
La respuesta de una neurona en la corteza parietal del mono que dispara cuando el animal coge una regla, pero no cuando coge un cilindro. La tasa de disparo de la neurona está indicada por la altura de las barras. El mono coge los objetos en el tiempo = 0. (Tomado de Sakata e Iwamura, 1978.)

atención en un estímulo visual no relacionado. Los resultados, que se observan en la figura 13.30, muestran que, aunque el animal recibe exactamente la misma estimulación en las yemas de los dedos en ambas situaciones, la respuesta es mayor en la condición de atención táctil. La estimulación de los receptores puede desencadenar la respuesta, pero el tamaño de ésta es influida por procesos como la atención, el pensamiento y otras acciones del sujeto (véase también Steinmetz *et al.*, 2000).

Áreas corticales involucradas en el reconocimiento táctil de objetos La imagen que hemos descrito del reconocimiento táctil de los objetos apenas y se aproxima a los procesos involucrados. Vimos que el reconocimiento táctil de los objetos comienza con los mecanorreceptores y continúa en la corteza somatosensorial (S1 y S2). Sin embargo, como vimos en el capítulo 9, hay neuronas en otras áreas parietales y en el lóbulo frontal que responden cuando los monos cogen objetos. Además, estudios recientes con imagenología cerebral han revelado que se genera también actividad en la corteza visual cuando una persona intenta identificar un objeto con el tacto (Deibert *et al.*, 1999). Por supuesto, dado que el movimiento de las manos se encuentra involucrado en la exploración háptica de los objetos, también la corteza motora participa. (Véase también Romo y Salinas, 1999).

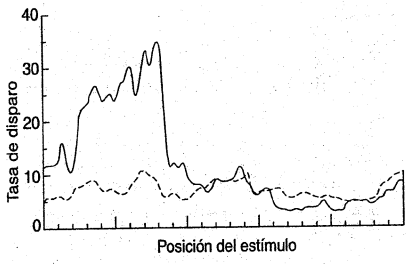


Figura 13.30
Tasa de disparo de una neurona en el área S1 de la corteza del mono que responde a una letra realzada que se hace rodar por las yemas de los dedos del animal. Tienen lugar tanto una respuesta grande en la condición de atención táctil (línea continua) como una respuesta pequeña en la condición de atención visual (línea punteada), a pesar de que la estimulación de las yemas de los dedos es la misma en ambas condiciones. (Adaptado de Hsiao *et al.*, 1996).

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

Plasticidad en el sistema cutáneo

La plasticidad del cerebro (la idea de que nuestra experiencia con el entorno puede causar cambios en la sintonización de las neuronas corticales y en la organización de las áreas corticales) ha sido uno de los temas de este libro. Hemos revisado numerosos ejemplos de plasticidad en los sistemas visual y auditivo, y en seguida veremos algunos ejemplos de plasticidad en el sistema cutáneo.

Nuestro análisis de la plasticidad táctil incluirá tres ejemplos diferentes, ya que la investigación sobre el sistema cutáneo está a la vanguardia en el estudio de la plasticidad. Algunos de los primeros ejemplos de plasticidad cerebral en los adultos se demostraron en la corteza somatosensorial (Kaas *et al.*, 1983; Merzenich *et al.*, 1988). Las primeras investigaciones demostraron que la representación cortical del cuerpo puede cambiar con la experiencia.

Cambios en los mapas corticales causados por la disminución o el aumento de la estimulación

Vimos en el homúnculo (figura 13.21) que las partes del cuerpo que son más sensibles a la estimulación táctil tienen una mayor representación en la corteza que otras. Así, en el sistema cutáneo el funcionamiento del cerebro está adaptado a las necesidades del organismo. Existen más pruebas de esta adaptación en los experimentos que muestran que el mapa cambia cuando se impide que lleguen a la corteza las señales de alguna parte del cuerpo. Por ejemplo, si las señales del receptor no pueden alcanzar la corteza somatosensorial del mono debido a la pérdida de un dedo o a daños en los nervios periféricos que conducen los impulsos de la piel, el área de la corteza destinada a esa parte del cuerpo se reduce (Kaas, 1991; Kaas, Merzenich y Killackey, 1983; Pettit y Schwark, 1993; Pons *et al.*, 1991).

Los mapas de la corteza somatosensorial también se modifican si aumenta la estimulación que llega a la corteza. Williams Jenkins y Michael Merzenich (1987) demostraron que incrementar la estimulación de cierta zona de la piel genera una expansión del área cortical que recibe sus señales. Para demostrar dicho efecto, los investigadores entrenaron a monos para que completaran una tarea que consistía en el uso constante de determinado punto de la yema de uno de sus dedos. La comparación de los mapas corticales de la yema del dedo que fueron medidos justo antes del entrenamiento con los que fueron medidos tres meses después reveló que el área que representaba a la zona estimulada se había ampliado considerablemente después del entrenamiento (figura 13.31). Por consiguiente, el área cortical que representa tal parte del dedo, que ya de por sí es grande, se hace todavía mayor cuando recibe una gran cantidad de estimulación.

La investigación con IRMf demostró un efecto de la experiencia táctil en los seres humanos al señalar que los músicos que ejecutan instrumentos de cuerdas tienen una representación cortical mayor de lo normal en los dedos, altamente estimulados, de su mano izquierda (Elbert *et al.*, 1995). Por ende, el homúnculo sensorial no es un mapa estático y permanente, sino que la experiencia lo puede modificar. A continuación veremos un ejemplo sobre la manera en que el área cortical que representa a un sentido puede modificarse tras la pérdida de otro sentido.

Efectos plásticos de la pérdida de un sentido

Cuando se eliminan las señales de un sentido, el área cerebral dedicada normalmente a él puede ser tomada por otro sentido. Norihiro Sadato y sus colaboradores (1996) demostraron lo anterior al registrar la actividad cerebral de individuos ciegos de

(*continúa*)

La plasticidad de la percepción (*continuación*)

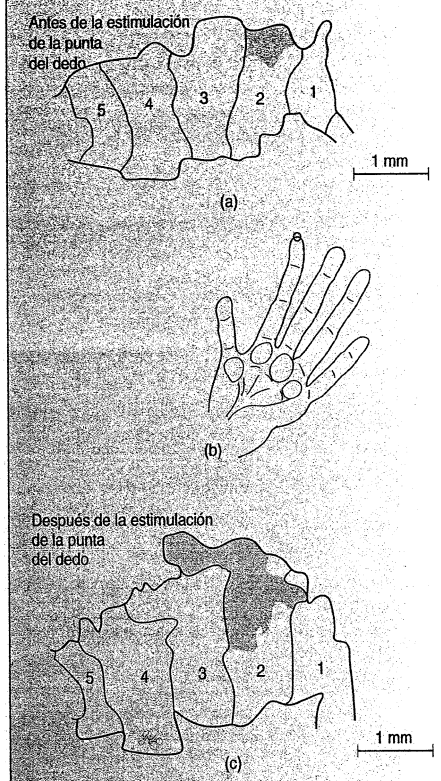


Figura 13.31
(a) Cada zona numerada representa el área de la corteza somatosensorial que corresponde a cada uno de los dedos del mono. La parte sombreada en la zona del segundo dedo es la región de la corteza que representa la punta del dedo que se muestra en (b). (c) La parte sombreada muestra el aumento en el área que corresponde a la punta del dedo después de someterla a estimulación intensa durante dos meses. (Tomado de Merzenich *et al.*, 1988.)

nacimiento o que habían quedado ciegos antes de los siete años cuando recorrían con los dedos caracteres en braille. Tal y como esperaban, la corteza somatosensorial se activó. Sin embargo, el área receptora visual en la corteza occipital se activó también. Al parecer, la corteza visual, que en estos sujetos no recibía estimulación por parte del sistema visual, se reorganizó para aceptar los niveles superiores de información táctil creados a partir de la lectura en braille. (Vea también la página 402 del capítulo 11 para otro ejemplo de cómo un área dedicada a un sentido puede ser tomada por otro.)

Plasticidad por la amputación de un miembro

Uno de los fenómenos más interesantes y desconcertantes de la percepción es el **miembro fantasma**, en el que la gente que ha sufrido la amputación de un miembro y aún sigue experimentando sensaciones (figura 13.32). Esta percepción resulta tan convincente que se sabe de amputados que han tratado de pararse de la cama con pies o piernas fantasmas o que han intentado levantar una taza con una mano fantasma. Para muchos, el miembro se mueve con el cuerpo, oscilando al caminar. Para otros, el miembro está paralizado, por lo que se encuentra fijo en una posición, así que no es raro llegar a experimentar dolor en el miembro fantasma (Jensen y Nikolajssen, 1999; Katz y Gagliese, 1999; Melzak, 1992; Ramachandran y Hirstein, 1998).



Figura 13.32
El brazo derecho de esta persona ha sido amputado por arriba del codo. El miembro sombreado representa el miembro fantasma que el paciente siente.

(*continúa*)

La plasticidad de la percepción (*continuación*)

No se sabe con exactitud qué es lo que causa la percepción del miembro fantasma, pero la mayoría de los investigadores coincide en que la fuente se halla en el cerebro. Diversas evidencias apuntan a esta conclusión. La sensación fantasma no se elimina al seccionar los nervios que transmitían señales del miembro al cerebro. Esto significa que dicha sensación no es originada por señales enviadas desde el muñón que queda después de la amputación o desde una parte restante del miembro. No obstante, el hecho de que la gente que nace sin uno o más miembros experimente también miembros fantasma hace aún más convincente la explicación anterior (Brugger *et al.*, 2000).

Esta idea de que la percepción del miembro fantasma se origina en el cerebro ha dado lugar a la noción de que la experiencia del miembro fantasma suele estar acompañada de la reorganización de la corteza somatosensorial. Lo que condujo a este descubrimiento fue el estudio sobre la corteza somatosensorial de un mono al que se le cortaron los nervios que iban de su brazo al cerebro. Doce años después de esta operación, Tim Pons y sus colaboradores (1991) tomaron registros de neuronas en el área de la corteza somatosensorial que habrían recibido señales del brazo de manera normal. La estimulación del brazo no tuvo ningún efecto porque no se transmitían señales, pero golpear la cara del mono hacía que las neuronas se dispararan. Esta activación ocurrió debido a que la representación cortical del rostro se localiza cerca de la del brazo (véase el homúnculo en la figura 13.21), de modo que al parecer algunas de las neuronas del rostro cercanas asumieron las funciones de las neuronas que, originalmente, atendían al brazo.

Si en este mono las neuronas que normalmente responden a la estimulación del rostro tomaron el control de las neuronas no funcionales del brazo, ¿sucede lo mismo en personas a las que se les ha amputado un brazo? La respuesta parece ser afirmativa, ya que en algunos pacientes la luz que incide en su rostro les hace sentir sensaciones táctiles en su brazo fantasma (figura 13.33) (Ramachandran y Rogers-Ramachandran, 1996). Esto sugiere que la amputación condujo a la reorganización del cerebro de la persona y que el rostro tomó algunas de las neuronas del área del brazo.

Lo importante de este resultado no es sólo que brinda evidencia sobre la plasticidad del cerebro, sino también que ilustra el fenómeno de sensación referida, donde la estimulación de una parte del cuerpo (en este caso el rostro) origina una sensación en otra parte del cuerpo (en este caso el brazo fantasma). Aunque el rostro pudo haber controlado algunas de las neuronas corticales que originalmente se asociaban con el brazo, estas neuronas parecen estar conectadas con el rostro y con cualquier otro mecanismo que genere sensaciones en el brazo fantasma (Berlucchi y Aglioti, 1997).

Es posible que esta reorganización del cerebro que ocurre después de la amputación sea la forma que tiene el cuerpo para compensar la pérdida del brazo. Desafortunadamente, esta reorganización puede tener un efecto colateral negativo. Cuando H. Flor y sus colaboradores (1995) midieron la cantidad de reorganización cerebral en individuos amputados mediante el uso de la imagenología cerebral y les pidieron que calificaran la intensidad del dolor, encontraron que una mayor reorganización se asociaba con un mayor dolor (véase también Knecht *et al.*, 1996, 1998). Flor sugiere que algo en la reorganización del cerebro causa el dolor fantasma. La investigación futura deberá determinarlo con precisión.

Entender el origen del dolor que se presenta debido a un daño del tejido, como cuando uno se pega en el dedo o se corta, puede ayudarnos a entender el origen del dolor en el miembro fantasma. Conforme consideremos la investigación sobre las causas del dolor, en la siguiente sección veremos que todavía no se entiende del todo su origen aun cuando existe un daño real de los tejidos. Veremos también que la comprensión

(*continúa*)

La plasticidad de la percepción (*continuación*)

de la percepción del dolor va más allá de los impulsos neuronales que se disparan en la zona del daño. Al parecer, factores cognoscitivos como las expectativas y las experiencias previas de la persona influyen en el dolor.

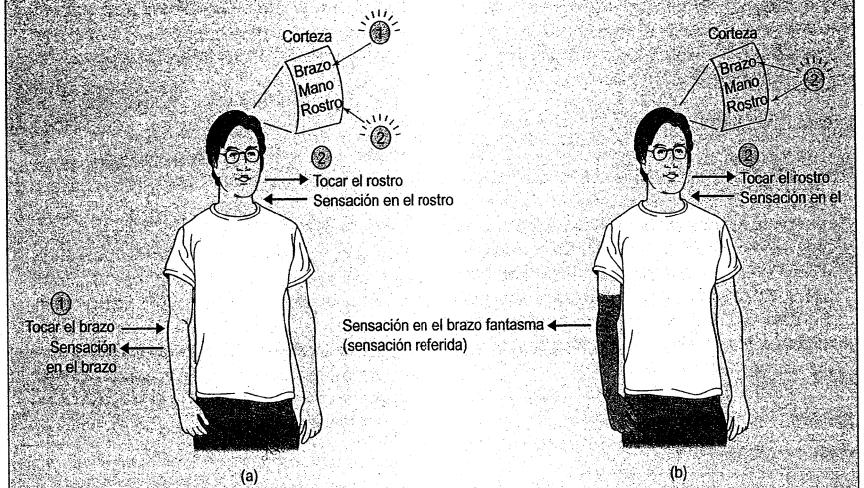


Figura 13.33
(a) Antes de la amputación, tocar el brazo activaba el área que le correspondía en la corteza y causaba sensaciones en él. Tocar la cara activa el área del rostro y causa sensaciones en el mismo. La franja marcada como "corteza" representa una porción del homúnculo que normalmente representa al brazo, la mano y el rostro. (b) Después de la amputación, tocar el rostro origina la activación de las áreas de la corteza que corresponden al rostro y al brazo, y ocasiona sensaciones en el rostro y sensaciones referidas en el brazo.

TABLA SINÓPTICA 13.2

Reconocimiento táctil de objetos

En el tacto pasivo, el observador se mantiene pasivo y la estimulación es aplicada por alguien más. En el tacto activo, la persona controla los estímulos. El tacto activo involucra la operación conjunta de los sistemas sensorial, motor y cognoscitivo para crear una experiencia perceptual diferente a la experiencia creada por el tacto pasivo. La exploración háptica es un aspecto del tacto activo en el que la persona identifica objetos tridimensionales explorándolos con las manos y usando movimientos distintivos de manos y dedos llamados procedimientos de exploración.

Fisiología del tacto activo

El conjunto de respuestas de los mecanorreceptores proporciona al cerebro información acerca de las características de los objetos, como su curvatura. Existen neuronas corticales que sólo responden cuando el mono toma un objeto específico, como una esfera o un borde recto. El reconocimiento táctil de los objetos causa también actividad en las neuronas de otras áreas parietales, en el lóbulo frontal y, en el caso de las neuronas que participan al tomar objetos, en la corteza motora. Asimismo, estudios de imagenología cerebral realizados en humanos indican que la identificación de los objetos causa además actividad en la corteza visual.

Efectos plásticos de menor o mayor estimulación

El mapa de la corteza somatosensorial que representa al cuerpo puede ser modificado por la experiencia. Cuando se impide que la estimulación de una parte específica del cuerpo llegue a la corteza, se ocasiona un decremento en el área dedicada a esa parte del cuerpo. La estimulación adicional de la yema del dedo de un mono incrementa el área de la corteza que representa al dedo. El área de la corteza somatosensorial humana dedicada a los dedos es mayor de lo normal en músicos que tocan instrumentos de cuerdas.

Efectos plásticos de la pérdida de un sentido

La lectura en braille de personas ciegas de nacimiento o que quedaron ciegas antes de los siete años origina la activación de las áreas somatosensorial y visual de la corteza.

Efectos plásticos al perder un miembro

Algunas personas continúan sintiendo sus miembros incluso después de la amputación. A este fenómeno se le llama miembro fantasma. Existe evidencia de que esta percepción está determinada de manera central. Existe evidencia también de que la percepción de un miembro fantasma puede producir una reorganización del cerebro que causa la sensación referida; además, una mayor reorganización del cerebro se asocia con un mayor nivel de dolor en el miembro fantasma.

PERCEPCIÓN DEL DOLOR: ACTIVACIÓN NEURONAL E INFLUENCIAS COGNOSCITIVAS

Como mencionamos al inicio de este capítulo, la función del dolor es advertirnos de situaciones potencialmente nocivas para, de esta forma, poder evitar o atender cortadas, quemaduras y fracturas. En efecto, señalar el daño real o potencial es una de las funciones principales del dolor. Esta función se refleja en la siguiente definición del dolor de la Asociación Internacional para el Estudio del Dolor: "El dolor es una experiencia sensorial y emocional desagradable asociada con un daño real o potencial de los tejidos o descrita con base en dicho daño" (Merskey, 1991).

Hay varios aspectos notables en esta definición. En primer lugar, la referencia a una experiencia sensorial y emocional refleja la naturaleza multimodal del dolor, la cual se manifiesta en la forma en que la gente lo describe. Cuando las personas describen el dolor con palabras como punzante, picante, intenso o ligero se refieren al componente sensorial del dolor. Cuando usan palabras como atormentante, molesto, atemorizante u horrible se están refiriendo al componente emocional (Melzak, 1999).

Otro aspecto notable de esta definición es la afirmación de que el dolor está asociado con el daño real o potencial de los tejidos. La referencia a un daño potencial de los tejidos significa que el dolor puede ocurrir incluso en ausencia de un daño verdadero en los tejidos o que la cantidad de dolor no corresponde necesariamente a la cantidad de daño en los tejidos. Como veremos más adelante, el dolor no sólo está asociado con el daño en los tejidos sino con factores cognoscitivos que involucran aspectos como la situación en la que el dolor se presenta, las expectativas de la persona en cuanto a las posibles consecuencias del dolor y su capacidad para prestar atención a otros aspectos en su vida además de su dolor.

Empezaremos nuestra descripción del dolor con la relación que éste mantiene con la estimulación de los receptores en la piel, y luego analizaremos situaciones en que las que otros aspectos, además de la estimulación de la piel, influyen en la experiencia del dolor de una persona.

Anatomía y experiencia del dolor

Los **nociceptores** responden a estimulaciones como la presión o la temperatura extremas o a substancias abrasivas que dañan la piel. La relación entre la activación de los nociceptores y la experiencia del dolor se indica en la figura 13.34, la cual muestra el disparo de nociceptores en el mono y los rangos psicofísicos de intensidad del dolor en los seres humanos (Meyer y Campbell, 1981; véase también Dong *et al.*, 1994).

Las señales de los nociceptores ascienden al cerebro por la vía espinotalámica, pero existen también otras vías que van de los receptores al cerebro. Una vez que entran a consideración las partes del cerebro que son activadas por el dolor, la situación se vuelve compleja ya que el dolor está asociado con diversas áreas del cerebro.

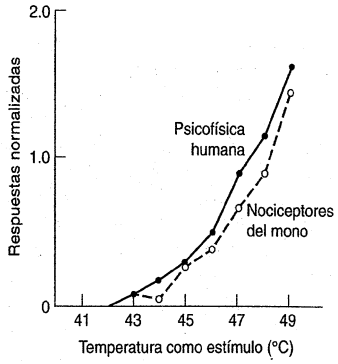


Figura 13.34
Modo en que se incrementan tanto el disparo de los nociceptores del mono como la experiencia humana al dolor a medida que la temperatura de la piel aumenta de los 43° a los 49 °C. (Tomado de Meyer y Campbell, 1981).

Las señales asociadas con el dolor activan diversas estructuras subcorticales, las cuales incluyen el hipotálamo, el sistema límbico y el tálamo (Chapman, 1995). Estas áreas envían señales a varias áreas de la corteza, incluyendo la corteza somatosensorial (S1 y S2), la ínsula, un área profunda en la corteza entre las regiones parietal y temporal, y la corteza cingulada anterior (Derbyshire *et al.*, 1997; Price, 2000; Rainville *et al.*, 1997) (figura 13.35).

El hecho de que varias áreas estén involucradas en la percepción del dolor refleja su naturaleza multimodal, como mencionábamos antes. El componente sensorial del dolor, que por lo regular se asocia con las áreas somatosensoriales, S1 y S2, se refiere a las sensaciones que solemos asociar con el dolor. El componente emocional, que se refiere a las emociones negativas que por lo general se vinculan con el dolor, se asocia con la corteza cingulada anterior (CCA). Las personas con daño en la CCA o que han sido sometidas a lobotomía frontal, en la cual las conexiones con esta área se cortan, reportan que sienten dolor pero que éste no es tan perturbador como lo era antes del daño cortical (Rainville *et al.*, 1997).

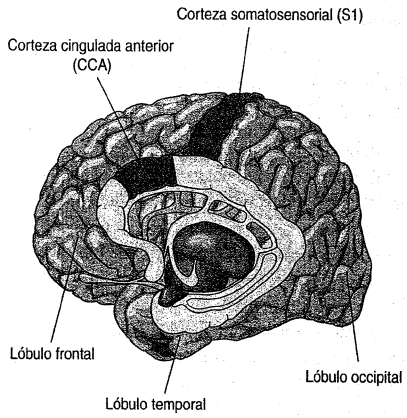


Figura 13.35
Corte transversal del cerebro que muestra la localización de la corteza somatosensorial (S1) y de la corteza cingulada anterior, dos de las áreas involucradas en el procesamiento de la información sobre el dolor.

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

¿En qué parte del cerebro se señala la sensación desagradable del dolor?

Sabemos a partir de casos clínicos que el dolor puede dividirse en componentes sensoriales y emocionales. Una conclusión con base en estos casos es que el área involucrada en el aspecto emocional del dolor es la corteza cingulada anterior (CCA) (figura 13.35). Un estudio reciente realizado con IRMf por Pierre Rainville y sus colaboradores (1997) apoya esta conclusión mediante el uso de la hipnosis a fin de manipular el aspecto emocional de la experiencia del dolor. El área de la corteza activada por el dolor se determinó comparando la actividad cerebral de varios sujetos cuando sumergían sus manos en agua a una temperatura de 35°C, lo que podía generarles una sensación neutra, con el momento en que las sumergían a una temperatura de 47°C, lo que podía generarles una sensación muy dolorosa. La técnica de sustracción (véase la página 27) indicó actividad en las áreas S1, S2, la ínsula y la CCA, que por lo regular se asocian con el dolor. La repetición del experimento luego de hipnotizar a los sujetos arrojó el mismo resultado, por lo que la hipnosis no afectaba la actividad cerebral en estas áreas. Sin embargo, sugerir, bajo hipnosis, que el dolor era más o menos desagradable alteró la actividad únicamente en la CCA, por lo que la actividad fue mayor en la condición de "muy desagradable" que en la de "poco desagradable". A partir de este resultado, Rainville concluyó que la CCA participa en la determinación del componente emocional del dolor.

Apenas empezamos a entender la relación entre la respuesta neuronal y la percepción del dolor, una relación que se complica por el hecho de que nuestra percepción del dolor no sólo depende de la estimulación de neuronas en la piel, sino también de influencias más centrales.

Aspectos cognoscitivos y de experiencia en la percepción del dolor

El hecho de que el dolor no pueda explicarse únicamente a partir de la estimulación de la piel es bien conocido por los doctores, quienes, en su intento por aliviar el dolor de sus pacientes, cortan las fibras nerviosas que envían señales de la piel al cerebro sólo para encontrar que el dolor persiste (Tuck y Flor, 1999). El dolor es influido por factores cognoscitivos, así como por la experiencia de la persona y la estimulación física que no involucra a los nociceptores. Consideraremos algunos ejemplos de la influencia de estos factores en la percepción del dolor.

Expectativas En un estudio realizado en un hospital, a los pacientes de quirófano que se les explicó lo que debían esperar de su operación y se les pidió que se relajaran para poder aliviar su dolor, necesitaron menos analgésicos después de la operación y fueron dados de alta 2.7 días antes que los pacientes a quienes no se les había proporcionado ninguna información. Los estudios también demostraron que una proporción significativa de pacientes con dolores patológicos se alivia tomando un **placebo**, es decir, una píldora que ellos creen que contiene un analgésico pero que en realidad no está compuesta por ingredientes activos (Weisenberg, 1977).

Cambio de atención En otro estudio hospitalario, se logró la reducción del dolor mediante el uso de técnicas de realidad virtual. Por ejemplo, considere el caso de James Pokorny, quien sufrió quemaduras de tercer grado en 42% de su cuerpo cuando explotó el tanque de gasolina del automóvil que estaba reparando. Mientras le cambiaban los vendajes en el Centro para Quemados de la Universidad de Washington, usaba un casco de plástico negro con un monitor de computadora en su interior, en el cual veía un mundo virtual de gráficas tridimensionales de colores. Este mundo lo colocaba en una cocina virtual que contenía una araña virtual. Él podía perseguir a la araña hasta el fregadero de modo que podía pulverizarla con un triturador de basura virtual (Robbins, 2000).

El objetivo de este "juego" era reducir el dolor de Pokorny al desviar su atención de los vendajes al mundo de la realidad virtual. Pokorny reporta que "cuando uno se concentra en cosas diferentes al dolor, el nivel de éste disminuye significativamente" Otros estudios indican que los pacientes quemados que utilizan esta técnica de realidad virtual experimentan una reducción mucho mayor del dolor que los pacientes de un grupo control a los que se les distraía con un juego de Nintendo (Hoffman *et al.*, 2000).

Contenido de la distracción emocional Un experimento de Minet deWied y Marinis Verbaten (2001) demuestra cómo el contenido de los materiales de distracción puede influir en la percepción del dolor. Los estímulos fueron fotografías que previamente habían sido calificadas como positivas (fotografías de deportes y de mujeres atractivas), neutrales (objetos domésticos, naturaleza y gente) o negativas (víctimas de quemaduras, accidentes). Los hombres miraron las fotografías mientras una de sus manos era sumergida en agua fría (2°C). Se les dijo que mantuvieran la mano sumergida tanto tiempo como fuera posible, pero que la sacaran cuando les empezara a doler.

Los resultados, presentados en la figura 13.36, indican que la cantidad de tiempo que los sujetos mantenían la mano en el agua dependía del contenido de las fotografías, y que los tiempos más largos se asociaban con las fotografías más positivas. Debido a que la calificación que dieron los sujetos de su dolor, realizada inmediatamente después de haber sacado la mano del agua, era la misma en los tres grupos, de Wied y Verbaten concluyeron que el contenido de las fotografías influyó en el tiempo que se requirió para alcanzar el mismo nivel de dolor en los tres grupos.

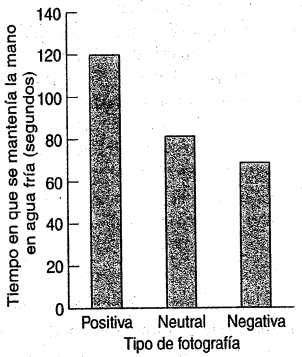


Figura 13.36
Los resultados del experimento de deWied y Verbaten (2001) demuestran que los sujetos mantenían más tiempo la mano en agua fría cuando miraban fotografías positivas que cuando miraban fotografías neutrales o negativas.

Diferencias individuales Diferentes personas o grupos de personas pueden describir de manera diferente el mismo estímulo. Clark y Clark (1980) aplicaron descargas eléctricas a un grupo de sujetos occidentales y a uno de nepaleses y les pidieron que indicaran las intensidades a las que sentían un "dolor ligero" y un "dolor extremo". Tanto los occidentales como los nepaleses comenzaron por detectar las descargas con la misma intensidad, pero estos últimos necesitaron estímulos mucho más fuertes para indicar que experimentaban "dolor ligero" y "dolor extremo" (figura 13.37).

El análisis de estos resultados por medio de un procedimiento basado en la teoría de la detección de

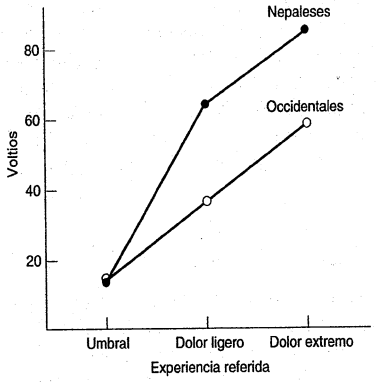


Figura 13.37
Resultados del experimento de Clark y Clark (1980) que muestran que el umbral para detectar un choque eléctrico era el mismo en los sujetos occidentales y nepaleses, pero que estos últimos toleraban intensidades mayores antes de reportar que sentían un "dolor ligero" o un "dolor extremo".

señales (véase el apéndice) reveló que probablemente no haya habido diferencias en la forma en que cada grupo experimentaba la intensidad de las descargas. Al parecer, los sujetos nepaleses toleraban grados más elevados de dolor antes de poder considerarlo como ligero o extremo. Tal vez su cultura les enseña a soportar el sufrimiento sin quejarse.

Evelyn Hall y Simon Davies (1991) llegaron a un resultado similar cuando pidieron a atletas universitarias y a otras mujeres que no eran atletas que calificaran su grado de dolor en respuesta a la inmersión de sus manos en agua helada. Aunque ambos grupos fueron expuestos al mismo estímulo, las atletas calificaron su dolor como menos intenso (su promedio fue de 76 en una escala de 150 puntos) que las otras (cuyo promedio fue de 130). Quizá durante las duras sesiones de entrenamiento las atletas habían aprendido a tolerar niveles más elevados de dolor.

Los ejemplos anteriores ilustran cómo el dolor puede estar influido por factores distintos a la estimulación de los receptores del dolor en la piel. Durante muchos años se ha sabido que estos factores pueden influir en la percepción del dolor, pero los reportes iniciales sobre este tipo de efectos se veían con escepticismo, ya que la explicación aceptada del dolor era que la estimulación de receptores en la piel lo causaba. Un paso importante hacia la modificación de esta explicación fue la introducción, en 1965, de una teoría de la percepción del dolor llamada teoría del control de la puerta. Esta teoría sugiere una forma en que los pensamientos de una persona y otros factores que no involucran la estimulación de los nociceptores pueden tener efectos fisiológicos que reduzcan el dolor.

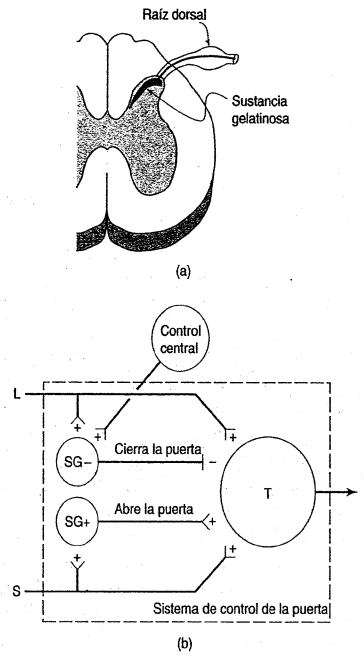


Figura 13.38
(a) Corte transversal de la médula espinal que muestra las fibras que entran por la raíz dorsal y por la sustancia gelatinosa (área sombreada), donde se localizan algunas de las células del circuito de control de la puerta que Melzack y Wall postularon (1988). (b) Circuito propuesto por Melzack y Wall en su teoría de control de la puerta en la percepción del dolor.

Teoría del control de la puerta

La teoría del control de la puerta fue propuesta por Ronald Melzack y Patrick Wall (1965, 1988) para explicar el efecto en la percepción del dolor tanto de las influencias centrales (como las que acabamos de referir) como de los estímulos táctiles (como cuando al sobar la piel se disminuye la sensación de dolor).

El sistema de control de la puerta consta de células de una zona del asta dorsal de la médula espinal denominadas **sustancia gelatinosa** y de **células de transmisión** (células T) localizadas en las proximidades (figura 13.38a). En la figura 13.38b se muestra el circuito neuronal que contiene estas células. La señal del sistema de control de la puerta determina la percepción del dolor, la cual es más grande si la actividad es mayor. Esta señal fluye por las células T y la controlan dos clases de células de la sustancia gelatinosa, una (SG+) que excita las células T para abrir la puerta del dolor, y otra (SG−) que las inhibe y por lo tanto cierra la puerta.

Si sólo las **fibras de diámetro pequeño (fibras P)**, los nociceptores que ya vimos, están activas, entonces se experimenta dolor debido a que las células SG+ abren la puerta. En cambio, cuando las **fibras de diámetro grande (fibras G)**, las cuales llevan información de estímulos táctiles inocuos, están activas, el dolor se inhibe debido a que las células SG− cierran la puerta. Así, cuando estímulos que pueden ser dañinos activan los nociceptores y las fibras P, las células SG+ abren la puerta y el dolor aumenta. Sin embargo, cuando estímulos más suaves, como los masajes, los frotamientos y las vibraciones moderadas, activan las fibras G, las células SG− cierran la puerta y el dolor disminuye. Otra forma de cerrar la puerta consiste en enviar señales a partir de la estructura denominada "control central", que representa al cerebro u otras estructuras de orden superior que podrían ser activadas por los factores cognoscitivos que describimos antes. Como se indica en el circuito, las señales del control central cierran la entrada mediante la activación de las células SG−.

Después de introducir la teoría del control de la puerta, se descubrió un efecto llamado **analgesia producida por estimulación (APE)** el cual demostró que las señales del cerebro pueden reducir la percepción del dolor. La APE ocurre cuando la estimulación eléctrica de un área del mesencéfalo de la rata ocasiona que el animal ignore un pellizco en su cola o pata, lo que normalmente causaría una fuerte respuesta. De hecho, David Reynolds (1969), quien fue el primero en demostrar dicho efecto, encontró que podía practicar incluso cirugías abdominales en ratas sin otra anestesia que la estimulación eléctrica.

Aunque los circuitos neuronales específicos que controlan el dolor en realidad son mucho más complejos de lo que la teoría del control de la puerta propone (Perl y Kruger, 1996), la idea de que nuestra percepción del dolor depende, no sólo de la señal de los nociceptores, sino también de la señal de las fibras que por lo regular no están relacionadas con el dolor y de influencias centrales, es apoyada por una gran cantidad de investigaciones. Muchos investigadores siguen considerando que la teoría del control de la puerta es una forma útil de pensar, en términos generales, en los mecanismos del dolor (Fields y Basbaum, 1999; Turk y Flor, 1999; Weissberg, 1999).

Otro avance importante en nuestra comprensión del efecto de los factores centrales en la percepción del dolor es el descubrimiento de que el sistema nervioso contiene endorfinas, sustancias químicas producidas por el cerebro que tienen propiedades muy parecidas a las de los opiáceos, como la morfina.

Control del dolor mediante endorfinas

Una familia de sustancias llamadas **endorfinas**, que son agentes endógenos (generados por el organismo) parecidos a la morfina, poseen efectos analgésicos poderosos (Mayer, 1979; Watkins y Mayer, 1982). Podemos vincular el descubrimiento de las endorfinas con la investigación de los opiáceos, como el opio y la heroína, los cuales se han empleado desde que se tiene registro para aliviar el dolor e inducir sentimientos de euforia.

Para la década de los setenta, los investigadores habían descubierto que los opiáceos actúan sobre los receptores del cerebro, los cuales responden a la estimulación mediante moléculas de determinadas estructuras. La estructura de las moléculas en la excitación de estos "receptores de opiáceos" explica la razón de que la inyección de un fármaco llamado **naloxona** a un adicto que presenta una sobredosis de heroína puede revivirlo casi de inmediato. Debido a que la estructura de la naloxona es parecida a la de la heroína, la naxolona suspende la acción de la heroína al unirse a los mismos sitios receptores que esta última sustancia por lo regular ocupa (figura 13.39a).

¿Por qué hay sitios receptores de opiáceos en el cerebro? Después de todo, evolucionaron seguramente mucho tiempo antes que la gente empezara a consumir heroína. Los investigadores concluyeron que algunas sustancias orgánicas debían actuar en estos sitios. En 1975 se descubrieron neurotransmisores que actúan en los mismos receptores que activan al opio y la heroína y que la naloxona bloquea. Un grupo de estos neurotransmisores lo conforman las endorfinas, las cuales reducen el dolor.

Desde el descubrimiento de las endorfinas, los investigadores han acumulado una gran cantidad de pruebas que vinculan a estas sustancias con la reducción del dolor. Por ejemplo, la analgesia producida por la estimulación funciona mejor si se estimulan los sitios de acción de las endorfinas, lo que indica que la APE funciona liberando endorfinas en el sistema nervioso (figura 13.39b).

El que una inyección de naloxona disminuya el efecto de la APE proporciona mayor evidencia del vínculo entre las endorfinas y el alivio del dolor. Esta disminución del efecto de la APE podría presentarse si la naloxona ocupara los sitios que normalmente son estimulados por las endorfinas (figura 13.39c). Esta evidencia sugiere que el cerebro utiliza las endorfinas para controlar el dolor.

Además de reducir el efecto de la APE, la naloxona disminuye el efecto analgésico de los placebos.

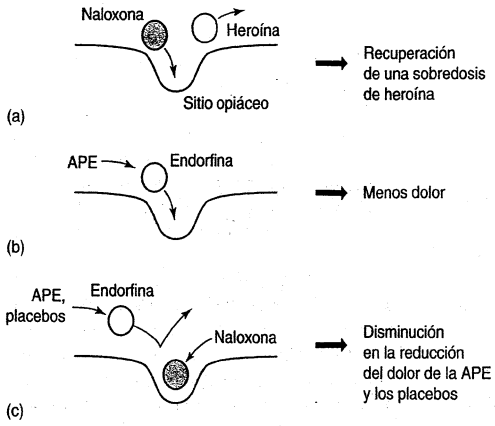


Figura 13.39
(a) La naloxona reduce el efecto de la heroína ocupando un sitio receptor que normalmente es estimulado por la heroína. (b) Es posible que la analgesia producida por la estimulación cause la liberación de endorfinas, las cuales estimulan los sitios receptores de los opiáceos. (c) La inyección de naloxona disminuye la reducción del dolor producida por la APE y los placebos, ya que desplaza las endorfinas (justo como desplazó a la heroína en la parte a). Esto proporciona evidencia de que la APE y los placebos producen liberación de endorfinas.

Como éstos no contienen agentes químicos activos, siempre se ha pensado que su acción es "psicológica". Sin embargo, la idea de que los placebos causan la liberación de endorfinas proporciona una base fisiológica para lo que previamente se había descrito en términos estrictamente psicológicos. Así, los efectos reales y por lo general negativos del dolor son disparados por la activación neuronal causada por el daño real o potencial de la piel o por los receptores dentro del cuerpo asociados con condiciones como el dolor de espalda o el cáncer. No obstante, hoy en día sabemos que estas señales pueden ser influidas también por efectos "psicológicos", los cuales podemos vincular con el disparo de vías nerviosas descendentes y con la liberación de sustancias químicas en el cerebro.

PARALELISMOS ENTRE EL TACTO Y LA VISIÓN

Una de los aspectos más notables acerca del material que hemos revisado en este capítulo es que, a pesar de las grandes diferencias entre la experiencia del tacto y la de la vista, los dos sentidos que crean estas experiencias comparten varios mecanismosen común. La tabla 13.2, que resume algunos de estos mecanismos, muestra que existen semejanzas a nivel de los receptores y del cerebro, que hay ejemplos de plasticidad en ambos sentidos y que existen varias formas de interacción entre ellos.

Tabla 13.2
Comparación de los mecanismos del tacto y la visión

	Tacto	Visión
ESPECIFICIDAD DEL RECEPTOR	Los mecanorreceptores responden a frecuencias y tipos específicos de estímulos	Los conos y los bastones receptores responden a diferentes áreas del espectro visible
PERCEPCIÓN DEL DETALLE	Los receptores AL1 con campos receptivos pequeños Mayor área de la corteza somatosensorial para los dedos y otras partes del cuerpo con buena percepción de los detalles	Conos con campos receptivos pequeños Mayor área en la corteza visual para la fóvea, la cual tiene la mejor percepción de los detalles
CAMPOS RECEPTIVOS	Campos receptivos de centro-periferia al inicio del sistema, y detectores de características que responden a orientaciones específicas y a direcciones del movimiento que tienen lugar más adelante en el sistema	Campos receptivos de centro-periferia al inicio del sistema, y detectores de características que responden a orientaciones y direcciones específicas del movimiento que tienen lugar más adelante en el sistema
PLASTICIDAD	Impedir que las señales de una parte del cuerpo del mono lleguen a S1 causa un decremento en el del área cerebral que representa dicha parte del cuerpo Incrementar la estimulación de una parte determinada del cuerpo de los monos (estimulación de la yema de los dedos) y de los seres humanos (músicos de instrumentos de cuerda) incrementa el tamaño del área del cerebro que representa dicha parte del cuerpo	La crianza de gatitos en los que sólo se estimula un ojo elimina las neuronas que responden a la estimulación de ambos ojos. La crianza de gatos en un ambiente carente de movimiento elimina las neuronas que responden a la dirección del movimiento
INTERACCIONES ENTRE EL TACTO Y LA VISIÓN	Existen neuronas bimodales que responden al tacto y a la visión El reconocimiento táctil de los objetos origina respuestas en las áreas somatosensorial y visual de la corteza	El acto de alcanzar un objeto para cogerlo involucra en principio la localización visual del objeto y luego la percepción de sus propiedades táctiles. Existen neuronas bimodales que responden tanto a la visión como al acto de coger un objeto . Muchas de estas neuronas tienen también conexiones con la corteza motora. En la gente que quedó ciega al inicio de su vida, la lectura en braille activa las áreas somatosensorial y visual de la corteza.

TABLA SINÓPTICA 13.3

Anatomía y experiencia del dolor

De manera periférica, el dolor resulta de la estimulación de los nociceptores. De manera central, varias estructuras diferentes están asociadas con el dolor, algunas de las cuales se vinculan con el componente sensorial del dolor (S1 y S2) y otras con el componente afectivo (corteza cingulada anterior).

Respuesta neuronal y percepción del dolor

Se ha demostrado una correspondencia entre la experiencia del dolor, la activación de nociceptores y el disparo de neuronas corticales.

Influencia de ciertos factores, distintos a la estimulación de la piel, en la percepción del dolor

Existe un gran número de pruebas de que el dolor no puede explicarse sólo con base en la estimulación de la piel. Parte de esta evidencia incluye factores tales como el efecto de las expectativas de la persona ante la percepción del dolor, el efecto de los placebos, la atención y la distracción en la percepción del dolor y los diferentes grados de tolerancia al dolor de la gente.

Teoría del control de la puerta

La teoría del control de la puerta es un circuito que considera la contribución del daño en los tejidos y de otros elementos que pueden afectar la percepción del dolor. La actividad en las fibras G o en la señal central disminuye la percepción del dolor al cerrar la puerta. La actividad en las fibras P abre la puerta e incrementa la percepción del dolor. La reducción del dolor que puede obtenerse mediante una analgesia producida por estimulación y acupuntura se explica en términos de una mayor actividad en las fibras G.

Endorfinas

Opiáceos naturales llamados endorfinas pueden reducir el dolor. La evidencia de que las endorfinas podrían participar en la reducción del dolor, que tanto la analgesia producida por estimulación como los placebos generan, ha sido proporcionada por el hecho de que una inyección de naloxona, un agente que bloquea los sitios de las endorfinas, elimina la reducción del dolor asociada con estos efectos.

PREGUNTAS DE ESTUDIO

1. ¿Cuáles serían las consecuencias de perder la capacidad de sentir con la piel? (436)
2. ¿Qué tipo de sensaciones son atendidas por el sistema somatosensorial? (437)

La piel y sus receptores

La piel

3. ¿Cuál es una de las principales funciones de la piel? (437)
4. ¿Qué es la epidermis?, ¿qué es la dermis?, ¿qué son los mecanorreceptores? (437)

Mecanorreceptores en la piel

5. ¿Cuáles son las localizaciones, estructuras y funciones de los mecanorreceptores? (437)
6. Describa las siguientes propiedades de los mecanorreceptores: 1) rangos de frecuencia a los que responden; 2) percepción asociada con cada uno de ellos (tabla 13.1) (438)
7. ¿Qué es la microneurografía? (439)
8. ¿Cuáles mecanorreceptores son de adaptación lenta (AL) y cuáles de adaptación rápida (AR)? (439)
9. ¿Qué mecanorreceptores tienen campos receptivos pequeños?, ¿cuáles tienen campos receptivos grandes?, ¿de qué manera la relación entre el umbral y la distancia a través de la piel indican el tamaño del campo receptivo ? (439)
10. ¿De qué manera el corpúsculo de Pacini determina la estimulación a la que responde su fibra?, ¿a qué tipo de estimulación responde la fibra AR2? (440)
11. ¿A qué tipo de estimulación responde la fibra AL1? Describa los experimentos en los que, para demostrar este hecho, se hacen girar puntos realzados a través del dedo. (441)
12. ¿Qué son las gráficas de eventos espaciales?, ¿qué indican acerca de podamos reconocer algunas letras y otras no? (442)
13. ¿Qué fibras se activarían en respuesta al acto de coger un vaso y pasar luego los dedos por sus aristas? (443)

Termorreceptores: Respuesta neuronal a la temperatura

14. ¿Qué son los termorreceptores?, ¿qué son las fibras calientes y frías? (443)

Procesamiento neuronal del tacto

15. Describa la relación entre convergencia y tamaño del campo receptivo con la percepción de los detalles en el sistema visual. (444)

Mecanorreceptores y percepción de los detalles

16. ¿Qué es el umbral de dos puntos?, ¿cómo varía según las partes del cuerpo? (444)
17. ¿Cuál es la relación entre la magnitud del umbral de dos puntos y el tamaño y densidad de los campos receptivos de las fibras AR1 y AL1? (445)

Procesamiento en la corteza

18. ¿Cuáles son las dos vías que transmiten información táctil a través de la médula espinal? (446)
19. ¿Qué es el núcleo "táctil" en el tálamo? (447)
20. ¿Dónde se encuentran las áreas receptoras somatosensoriales? (447)
21. ¿Qué es el homúnculo? Compare la forma en que los dedos y otras partes del cuerpo están representadas en el homúnculo y el factor de magnificación en la percepción visual. (447)
22. ¿Cuál es la relación entre la agudeza táctil y el tamaño de los campos receptivos de las neuronas corticales? (448)
23. Describa las columnas y los numerosos mapas que existen en la corteza somatosensorial (448)
24. Compare los campos receptivos de las neuronas cutáneas con los de las neuronas corticales. (449)
25. Compare los campos receptivos de las neuronas en la corteza somatosensorial con los campos receptivos de las neuronas en la corteza visual. (450)

Reconocimiento táctil de objetos

26. ¿Qué es el tacto pasivo? (451)

Tacto pasivo y tacto activo

27. ¿Qué es el tacto activo? (452)

Identificación de los objetos mediante exploración háptica

28. ¿Qué es la percepción háptica? ¿Cuáles son los tres sistemas que participan en la identificación de los objetos a través de la percepción háptica? (452)
29. De acuerdo con J. J. Gibson, ¿cómo se comparan las experiencias de tacto activo y pasivo? (452)
30. ¿Qué son los procedimientos de exploración y cómo difieren según las cualidades de los objetos? (453)

Fisiología del tacto activo

31. La información para el reconocimiento táctil de los objetos, ¿es proporcionada por mecanorreceptores aislados o por grupos de mecanorreceptores? (453)
32. ¿Cómo responden las fibras AL1 en las yemas de los dedos a esferas con diferentes curvaturas? ¿Qué aspecto de esta respuesta proporciona al cerebro información sobre la curvatura? (454)
33. Describa la neurona que responde cuando la estimulación procede de la propia actividad del animal pero no cuando ésta procede del experimentador. (454)
34. Describa el experimento de Hsiao que demostró que el estado de atención del mono influye en la respuesta de las neuronas de la corteza somatosensorial. (454)
35. ¿Qué otras áreas, además de la S1 y S2, están involucradas en el reconocimiento táctil de los objetos? (455)

Plasticidad en el sistema cutáneo

Cambios en los mapas corticales causados por la disminución o el aumento de la estimulación

36. ¿Cómo se ven afectados los mapas corticales por (a) la reducción y (b) el incremento de la estimulación de la piel? ¿Qué revela esto acerca de la plasticidad del homúnculo sensorial? (456)
37. ¿Qué indica la investigación con IRMf acerca de la representación cortical de los dedos de músicos que tocan instrumentos de cuerdas? (456)

Efectos plásticos de la pérdida de un sentido

38. ¿Qué áreas de la corteza se activan por medio de la lectura en braille en personas que quedaron ciegas antes de los siete años? (456)

Plasticidad por la amputación de un miembro

39. ¿Qué es el miembro fantasma? Describa algunas de las sensaciones experimentadas por la gente con miembros fantasmas. (457)
40. ¿Cuál es la evidencia a favor de una explicación central de los miembros fantasmas? (458)
41. ¿Qué evidencia hay de que los miembros fantasmas están asociados con la reorganización de la corteza? ¿qué es la sensación referida? (458)
42. ¿Qué evidencia indica que la reorganización del cerebro está vinculada con el dolor en el miembro fantasma? (458)

Percepción del dolor: Activación neuronal e influencias cognoscitivas

43. ¿Cuál es la definición de dolor? Según esta definición ¿siempre está involucrado el daño en los tejidos? (460)
44. ¿Cuáles son los dos tipos de experiencia que se asocian con el dolor? ¿Por qué decimos que el dolor es multimodal? (460)

Anatomía y experiencia del dolor

45. ¿Qué es un nociceptor? (461)
46. ¿Qué áreas del cerebro son activadas por la presentación de estímulos dolorosos? (461)
47. ¿Qué área de la corteza se asocia con el componente emocional del dolor? (461)

Aspectos cognoscitivos y de experiencia en experiencia en la percepción del dolor

48. 48. Cite algunos ejemplos de situaciones en las que la percepción del dolor está determinada por otros factores además de la estimulación de los receptores cutáneos. Considere ejemplos asociados con las expectativas, el cambio de atención, el contenido de la distracción emocional y las diferencias individuales. (462)

Teoría del control de la puerta

49. Describa la teoría de control de la puerta. ¿Qué fibras se encargan de abrir la puerta? ¿Qué fibras la cierran ? ¿Qué estímulos causan la apertura y el cierre de la puerta? (464)
50. ¿Qué es la analgesia producida por estimulación (APE) y cuál es su importancia? (465)

Control del dolor mediante endorfinas

51. ¿Qué son las endorfinas?, ¿cómo se usó la naloxona para demostrar el vínculo entre las endorfinas y la heroína? (465)
52. ¿Cuál es el efecto de la naloxona en la APE y los placebos? ¿qué significa este resultado? (465)

Entre sentidos: Paralelismos entre el tacto y la visión

53. ¿Cuáles son los paralelismos entre el tacto y la visión (tabla 13.2)? (467)

14

SENTIDOS QUÍMICOS

ESQUEMA TEMÁTICO

Olfato: Usos y hechos

El Sistema Olfativo

Código neuronal de las moléculas odoríferas

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO:
Respuestas del olfateo en el cerebro humano

Sistema del gusto

Cualidad del gusto

Código neuronal de la cualidad del gusto

Percepción del sabor

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN:
Aprendizaje de asociaciones olfato-gusto

ENTRE SENTIDOS:
Ver un olor: Una nariz colorométrica electrónica

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Por qué el sentido del olfato del perro es mucho mejor que el nuestro?)
- ¿Por qué los resfriados inhiben el sentido del gusto?
- ¿Cómo combinan las neuronas de la corteza el olfato y el gusto?

...Tenemos cinco sentidos, pero sólo dos que traspasan nuestros límites. Cuando miramos a alguien, lo que percibimos es únicamente la luz que rebota, cuando lo escuchamos, percibimos ondas sonoras, aire en vibración. En tanto que el tacto es tan sólo el hormigueo de las terminaciones nerviosas. ¿Sabes en qué consiste el olfato? El olfato está compuesto por las moléculas de aquello que olemos.

Angels in America, p. 17

El personaje que habla en las líneas anteriores de la obra *Angels in America* quizá no tomó un curso de sensación y percepción y, por ende, deja de lado el hecho de que la visión y la audición son también "tan sólo el hormigueo de las terminaciones nerviosas". Con todo, su argumento (que el olfato implica incorporar en el cuerpo las moléculas de aquello que se huele) constituye una de las propiedades de los sentidos químicos que los distingue de otros sentidos. Así, mien-



Figura 14.1
Mientras esta mujer bebe su café, moléculas de café en forma gaseosa entran en su nariz y otras en forma líquida entran en su boca. El olfato y el gusto se distinguen de los otros sentidos en que los estímulos se incorporan en los receptores y, en el caso del gusto, entran al sistema digestivo.

tras la persona de la figura 14.1 bebe su café, lo huele porque moléculas del café en forma gaseosa entran en su nariz, y lo saborea porque su lengua es estimulada por moléculas de café en forma líquida. El olfato y el gusto han sido denominados detectores de moléculas porque dotan a estas moléculas gaseosas y líquidas de olores y gustos distintivos (Cain, 1988; Kauer, 1987).[1]

Dado que los estímulos responsables del gusto y del olfato están a punto de ser asimilados en el cuerpo, a menudo se piensa que estos sentidos son como "porteros", cuya función es: 1) identificar lo que el cuerpo necesita para sobrevivir y que entonces debe ser consumido y 2) detectar aquello que podría hacerle daño al organismo y que, por lo tanto, debe ser rechazado. Esta función de detector de soluciones peligrosas se apoya en el hecho de que las ratas tienden a evitar las sustancias químicas sumamente tóxicas (Scott y Giza, 2000) (figura 14.2).

[1] Además de crear experiencias asociadas con el gusto y el olfato, las moléculas que entran en la nariz y la boca también pueden causar experiencias tales como la irritación causada por respirar amoniaco o la sensación quemante derivada de comer chile. Este componente de la sensibilidad química, denominado **quimioestesia**, se relaciona con los sentidos cutáneos que analizamos en el capítulo 13 (Doty, 1995; Silver y Finger, 1991).

En esta función de guardián colabora el gran componente afectivo o emocional del gusto y el olfato, pues lo que nos hace daño suele oler o saber mal y las cosas buenas huelen o saben bien. Además de conferir un carácter "bueno" o "malo", percibir un olor vinculado con un lugar o un acontecimiento del pasado nos puede traer recuerdos que despiertan en nosotros reacciones emocionales.

Como los receptores del gusto y el olfato constantemente están expuestos no sólo a los agentes químicos que están destinados a percibir, sino también a elementos irritantes como bacterias y polvo, pasan por un ciclo de nacimiento, desarrollo y muerte en periodos de 5 a 7 semanas (figura 14.3). Esta renovación continua de los receptores, denominada **neurogénesis**, sólo ocurre con estos sentidos. En la vista, el oído y los sentidos cutáneos, los receptores están bien protegidos en las estructuras del ojo, el oído interno y la piel; en cambio, los receptores del gusto y el olfato están relativamente indefensos y necesitan medios para renovarse.

Trataremos primero el olfato y luego el gusto; pero, aunque los estudiemos por separado, veremos que con frecuencia se relacionan. Así, cuanto usted

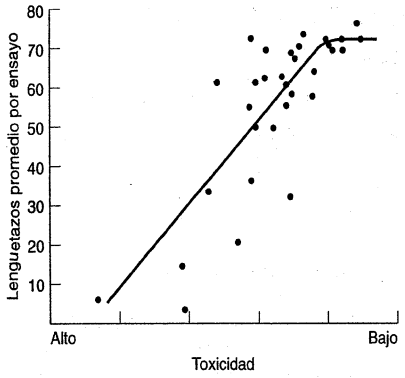


Figura 14.2
La relación entre la cantidad de una sustancia que beberá una rata y su toxicidad. En general, las ratas evitan las sustancias muy tóxicas y buscan sustancias que no sean tóxicas. (Adaptado de Scott y Giza, 2000).

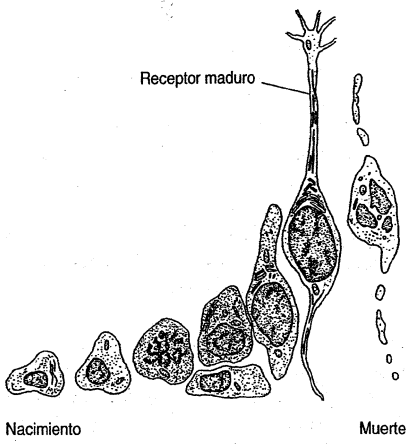


Figura 14.3
Neurogénesis de un receptor olfativo. Una característica única del olfato y el gusto, en comparación con los otros sentidos, es que sus receptores se desarrollan y mueren en ciclos de cinco a siete semanas. El receptor maduro se desarrolla a partir de la célula que está a la izquierda y luego muere, como se muestra a la derecha. (Tomado de Graziadei, 1976.)

"saborea" lo que come, experimenta una combinación del gusto con el olfato. Hablaremos más sobre esta combinación, llamada sabor, cuando veamos la percepción de la comida al final del capítulo.

Olfato: Usos y hechos

El olfato es extremadamente importante en la vida de muchas especies, dado que suele ser su ventana principal al ambiente (Ache, 1991). Un contraste significativo entre los seres humanos y otras especies es que muchos animales son **macrosmáticos** (poseen un sentido agudo del olfato, indispensable para su supervivencia), mientras los humanos son **microsmáticos** (tenemos un sentido menos agudo que no es crucial para sobrevivir). El valor del olfato para la supervivencia de muchos animales radica en que les ofrece claves para orientarse, delimitar su territorio y guiarse hacia otros lugares, animales y alimentos (Holley, 1991). Asimismo, el olfato es fundamental en la reproducción sexual, puesto que estimula las conductas de apareamiento de muchas especies (Doty, 1976; Pfeiffer y Johnston, 1994).

Aunque el olfato no sea crucial para nuestra supervivencia, las grandes sumas que se gastan al año en perfumes y desodorantes (Rossiter, 1996), así como el surgimiento de la nueva industria de *aromatizantes ambientales*, que genera miles de millones de dólares anuales y ofrece productos para llenar de aromas placenteros los hogares y oficinas, atestiguan el hecho de que la función del olfato en nuestra vida diaria no es intrascendente.

Con todo, el argumento más convincente sobre la importancia del olfato para el ser humano es quizá el que procede de aquellos que sufren de **anosmia**, es decir, la pérdida de la capacidad olfativa por lesiones o infecciones. Quienes padecen anosmia refieren el gran vacío que les deja su incapacidad de saborear muchos alimentos debido a la estrecha relación entre el olfato y el sabor. Una mujer anósmica que recuperó por un momento el sentido del olfato dijo que "siempre pensé que sacrificaría el olfato por el gusto si tuviera que escoger entre los dos, pero ahora estoy consciente de lo que he perdido. Lo damos por hecho y no advertimos que todo huele: las personas, el aire, mi casa, mi piel" (Birnberg, 1988; citado en Ackerman, 1990, p. 42). El olfato es más importante de lo que creemos y, aunque es posible que no sea esencial para sobrevivir, nuestra vida se enriquece mediante la capacidad de oler. Además, estaríamos expuestos a un mayor peligro si perdiéramos el sistema de alerta olfativa que nos avisa de la comida en mal estado, las fugas de gas o el humo de los incendios.

Muchas veces menospreciamos el poder de nuestro sistema olfativo, en particular cuando comparamos nuestras capacidades con las de otros animales. Vamos a poner en perspectiva algunos hechos de nuestras destrezas olfatorias.

- *Hecho 1: Somos menos sensibles a los olores que muchos otros animales, pero nuestros receptores son exquisitamente sensibles.* Las ratas son de 8 a 50 veces más sensibles a los olores que nosotros; los perros, de 300 a 10 000 veces más, dependiendo del odorífero (Laing, Doty y Breipohl, 1991). Sin embargo, aunque los animales detectan olores de los que no somos conscientes, nuestros receptores, de manera individual, son tan sensibles como los de cualquier

animal. H. deVries y M. Stüiver (1961) probaron lo anterior al mostrar que nuestros receptores olfativos se excitan por la acción de una sola molécula del odorífero. Nada puede ser más sensible que una molécula por receptor, así que es probable que nuestra poca sensibilidad hacia los olores, comparada con la de otros animales, se deba a otra causa. Esa otra causa es el número de receptores: contamos apenas con unos 10 millones, mientras que el perro tiene alrededor de 1,000 millones (Dodd y Squirrell, 1980; Moulton, 1977).

- *Hecho 2. Los seres humanos somos capaces de detectar pequeñas diferencias en la intensidad de los olores.* La capacidad para detectar las diferencias de intensidad del olor está indicada por el umbral diferencial, es decir, por la menor diferencia de intensidad entre dos estímulos que apenas puede ser detectada (véase el capítulo 1). En el pasado, se creía que el olfato tenía el mayor umbral diferencial de todos los sentidos, con cifras del 25 al 33% (Gamble, 1898; Stone y Bosley, 1965); es decir, que las concentraciones del odorífero deben aumentar 25 o 33% para que un individuo pueda detectar un incremento en la intensidad del olor.

William Cain (1977) midió con mucho cuidado los umbrales diferenciales: puso dos odoríferos de concentraciones diferentes en pedazos de algodón y les pidió a sus sujetos que estimaran cuál era el más intenso. Sus resultados fueron mejores que en la mayor parte de los otros estudios, con un umbral diferencial promedio de 19 % y un umbral relativamente bajo del 7 % para el alcohol *n*-butilo. Sin embargo, Cain no se conformó con estas mediciones porque el umbral diferencial promedio de 19% aún le parecía alto. Entonces, analizó los estímulos que había presentado a sus sujetos con un cromatógrafo de gases, un aparato que mide con exactitud las concentraciones de vapor emitidas por cada estímulo y confirmó sus sospechas: Los estímulos que se suponía tenían la misma concentración, en realidad variaban mucho a causa, al parecer, de las diferencias en el flujo de aire a través del algodón de las diferentes muestras.

Al eliminar la variabilidad de las concentraciones de los estímulos, Cain pudo demostrar que el umbral diferencial era mucho menor de lo que había medido. Cuando ofreció los estímulos a sus sujetos mediante un **olfatómetro**, el cual los presenta con mucha mayor precisión que los pedazos de algodón, descubrió un umbral diferencial promedio de 11% y una cifra impresionante de 5% para el alcohol *n*-butilo. Estas cifras, que se aproximan a los umbrales diferenciales de la vista y la audición, muestran que nuestra capacidad de detectar diferencias en la intensidad de los olores no es tan mala comparada con los demás sentidos.

- *Hecho 3. Aunque es difícil reconocer ciertos olores, esta capacidad mejora con la práctica.* Si bien podemos distinguir aproximadamente 10,000 olores (Axel, 1995), las primeras investigaciones de la identificación olfativa indicaban que nuestra capacidad para identificar olores específicos era pobre, porque cuando se pedía a los sujetos que reconocieran olores lo lograban sólo la mitad de las veces (Engen y Pfaffmann, 1960). Sin embargo, experimentos posteriores mostraron que en condiciones correctas, nuestra capacidad de identificar los olores es mucho mejor. Por ejemplo, J. A. Desor y Gary K. Beauchamp (1974) descubrieron que sus sujetos identificaban apenas la mitad de los olores de sustancias conocidas, como el café, los plátanos y el aceite para automóvil, pero cuando Desor y Beauchamp nombraban las sustancias cuando las presentaban por primera vez y luego les recordaban los nombres correctos a los sujetos que se equivocaban, éstos pudieron, después de algo de práctica, identificar el 98% de los olores.

De acuerdo con Cain (1979, 1980), la clave del buen desempeño de los sujetos en el experimento de Desor y Beauchamp es que desde un principio supieron los nombres correctos. En sus propios experimentos, Cain mostró que cuando los sujetos asignan un nombre correcto a un objeto conocido la primera vez que lo huelen (por ejemplo, nombrar "naranja" a una naranja), o bien, cuando el experimentador es quien informa de los nombres correctos, por lo regular los sujetos reconocen el objeto la próxima vez que se les presenta. Sin embargo, cuando éstos asignan un nombre incorrecto la primera vez (digamos, llamar "queso" al aceite para motores), no reconocen en general el objeto cuando se les vuelve a presentar. Así, de acuerdo con Cain, nuestra dificultad para identificar los olores no se debe a una deficiencia de nuestro sistema olfativo, sino a nuestra incapacidad de recobrar de nuestra memoria el nombre del olor .

Lo sorprendente de la función que desempeña la memoria en la identificación de los olores es que saber el nombre correcto de un olor parece transformar nuestra percepción en dicho olor. Cain (1980) proporciona el ejemplo de un olor que el sujeto señala primero como "pescado, cabra, aceite". Cuando el investigador le dice que tal olor procede en realidad del cuero, el olor se transforma en el del cuero. Hace poco tuve una experiencia parecida cuando un amigo me ofreció una botella de Aquavit, una bebida danesa con un aroma muy particular. Al examinarla con algunos amigos, tratamos de descubrir a qué olía. Propusimos muchos olores ("anís", "naranja", "limón"), pero no supimos la verdad sino hasta que alguien le dio vuelta a la botella y leyó la etiqueta: "Aquavit (Agua de Vida) es la bebida nacional danesa, un licor delicado y cristalino, destilado de grano y con un ligero sabor a alcaravea". Cuando oímos la palabra alcaravea, las hipótesis de anís, naranja y limón se transformaron al instante en alcaravea. Así, el sistema olfativo tiene la información que se necesita para identificar los olores, pero requiere la ayuda de la memoria para aplicar esta información y poder nombrar los olores.

DEMOSTRACIÓN

Nombrar e identificar los olores

Para demostrar el efecto de nombrar las sustancias en la identificación de los olores, pídale a un amigo que reúna varios objetos familiares y luego, sin verlos, trate de identificarlos. Verá que reconoce algunos pero no todos y que cuando su amigo le dice la respuesta correcta de los que no supo, se preguntará cómo es que no reconoció olores tan conocidos. Así que, no le eche la culpa a su nariz, sino a su memoria. ●

- *Hecho 4. El olfato de los seres humanos tiene el potencial de ofrecer información sobre otras personas.* Muchos animales reconocen a otros mediante el sentido del olfato. Como observó McKenzie (1923), a propósito del perro, "puede reconocer a su amo con la vista, de eso no hay duda; pero, hasta donde sabemos, nunca está perfectamente satisfecho hasta que considera el olor, y la forma más precisa de hacerlo es olfatear directamente a la persona que examina. Es como si sus ojos pudieran engañarlo, pero su nariz, nunca". Sin embargo, nosotros enfrentamos restricciones sociales para hacer algo similar. Excepto en las situaciones más íntimas, se considera poco educado oler a los demás muy de cerca. Ahora bien, ¿qué pasaría si viviéramos en una sociedad que aceptara esta forma de conducirse?, ¿podríamos identificar a otras personas por su olor? Un experimento reciente indica que la respuesta podría ser "sí".

Michael Russell (1976) pidió a sus sujetos que usaran unas camisetas durante 24 horas sin bañarse ni ponerse desodorante ni perfume. Las prendas fueron selladas en bolsas de plástico y entregadas al experimentador, quien, entonces, dio tres a cada sujeto para que las oliera: Una era del propio sujeto, otra de un hombre y una más de una mujer. Alrededor de tres cuartas partes de los sujetos reconocieron su propia camiseta, con base en el olor, e identificaron las que había sido usadas por un hombre y por una mujer (véase también McBurney, Levine y Cavanaugh, 1977). Se han publicado resultados similares con el olor del aliento (los sujetos pueden identificar si proviene de un hombre o de una mujer (Doty *et al.*, 1982)). Se ha demostrado también que los niños pequeños pueden identificar el olor del pecho o de las axilas de su madre (Cernoch y Porter, 1985; Macfarlane, 1975). Estos resultados no significan que podemos identificar a los demás sólo por su olor; sin embargo, revelan que no hay que subestimar nuestra capacidad olfativa en determinadas situaciones.

El fenómeno de la **sincronía menstrual** también sugiere una función del olfato en las relaciones personales. Martha McClintock (1971) observó que las mujeres que viven o trabajan juntas a menudo refieren que sus periodos menstruales comienzan más o menos al mismo tiempo. Por ejemplo, un grupo de siete mujeres salvavidas tenía periodos menstruales muy distribuidos al principio del verano, pero al final, todas lo comenzaban en el lapso de cuatro días. Para investigar este fenómeno, McClintock pidió a 135 mujeres de 17 a 22 años de edad que vivían en un dormitorio universitario que indicaran la fecha de comienzo de sus menstruaciones durante el año escolar. Descubrió que las mujeres que se veían con frecuencia (compañeras de cuarto o amigas cercanas) tendían a tener periodos sincrónicos al final del año escolar. Después de eliminar otras explicaciones, como el conocimiento de la menstruación de la otra persona, McClintock concluyó que "hay un proceso fisiológico entre las mujeres que influye en su ciclo menstrual" (p. 246).

¿Cómo podría ser este proceso? Michael Russell, G. M. Switz y K. Thompson (1980) realizaron un experimento que señala que el olfato está involucrado. Pidieron a una "donadora" que llevara almohadillas de algodón en las axilas durante 24 horas tres veces a la semana. Entonces, se frotó el sudor extraído de las almohadillas en el labio superior de otra mujer del grupo experimental. Las mujeres del grupo de control recibieron el mismo tratamiento, pero sin el sudor. Los resultados del grupo experimental mostraron que, si antes del experimento había un promedio de 9.3 días entre el inicio de la menstruación de la donadora y la del sujeto, después de cinco meses este lapso promedio se redujo a 3.4 días. El grupo control no mostró tal sincronía. Puesto que la donadora y los sujetos del grupo experimental nunca se vieron, Russell concluyó que el olor debe ser el factor que causa la sincronía menstrual (véase también Petri *et al.*, 1986).

A partir de estos hechos, queda claro que el sistema olfativo humano tiene un poder más impresionante de lo que se suele creer. A continuación, explicaremos algunas propiedades fisiológicas del olfato.

Sistema olfativo

Para introducir el sistema olfativo, describiremos la anatomía de los receptores que generan señales eléctricas en respuesta a los estímulos olfatorios, así como el destino central de estas señales.

Mucosa olfatoria

La fotografía de la figura 14.4 no muestra un arrecife de corales bajo el mar ni la vegetación de una superficie boscosa. Es una imagen de la superficie de la mucosa olfatoria, o sea, de la región de unos dos centímetros de diámetro localizada en la parte alta de la cavidad nasal que contiene los receptores del olfato y donde ocurre, por lo tanto, la transducción. En la figura 14.5a se aprecia la localización de la mucosa



Figura 14.4
Microfotografía electrónica de la superficie de la mucosa olfatoria. La región en primer plano está cubierta densamente por los cilios de los receptores olfativos. (Tomado de Morrison y Moran, 1995.)

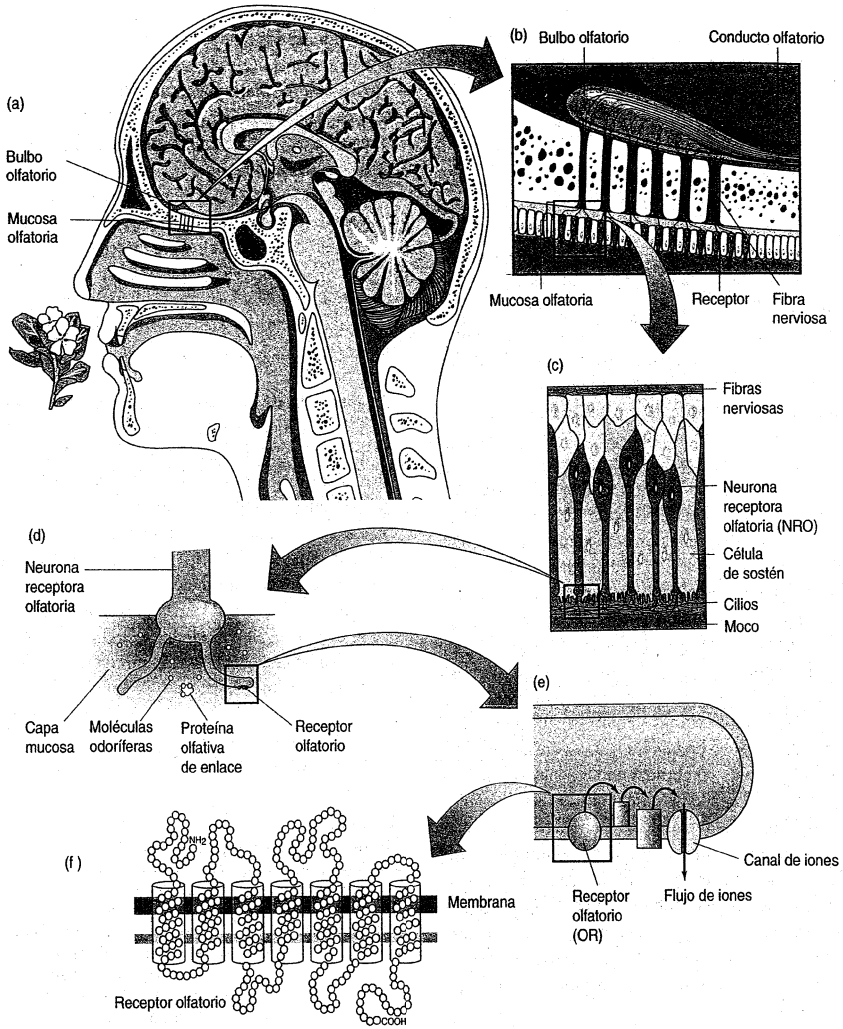


Figura 14.5
(a) La mucosa olfatoria, con el bulbo olfatorio justo arriba (Amoore, Johnston y Rubin, 1964); (b) y (c) las neuronas receptoras olfatorias (NRO) tienen cilios que sobresalen de la mucosa; (d) la transducción ocurre en los receptores olfatorios (RO) sobre los cilios; (e) la estimulación de un RO desencadena una serie de reacciones que dan por resultado un flujo de iones a través de la membrana del cilio; (f) el RO es parte de la membrana, a la cual cruza siete veces.

en el techo de la cavidad nasal y justo debajo del bulbo olfatorio, que es en realidad un afloramiento del cerebro (figuras 14.5a y b). A continuación realizaremos un acercamiento a la mucosa a fin de observar el lugar dónde la transducción tiene lugar.

Neuronas receptoras olfatorias y receptores olfatorios La transducción (la transformación de las sustancias químicas en señales eléctricas) (figura 14.5c y d) ocurre en la **neurona receptora olfatoria (NRO)**. El sitio exacto de esta transformación es el **receptor olfatorio (RO)**. Estos receptores se encuentran en los cilios localizados en las terminaciones de las NRO. La figura 14.5d muestra un acercamiento a dos de los muchos cilios de una NRO y la figura 14.5e muestra que el RO forma parte de la pared del cilio.

En la figura 14.5f se muestra un acercamiento a un RO, el cual es una molécula de proteína que consta de series de aminoácidos (círculos) que cruzan siete veces la membrana de la NRO. Hay muchos tipos diferentes de RO, cada uno compuesto por diferentes secuencias de aminoácidos. Recuerde que la molécula de pigmento visual en los receptores visuales cruza también la membrana siete veces (véase la figura 2.17). El olfato y la visión tienen moléculas activas en sus receptores que pertenecen a la misma familia molecular (Buck y Axel, 1991; Shepherd, 1994).

Por medio de nuevas técnicas genéticas que contemplan el hecho de que los RO son creados a partir de instrucciones codificadas en los genes, los investigadores han logrado demostrar que existen alrededor de 1000 tipos diferentes de RO, cada uno de los cuales responde al mismo grupo de odoríferos (Axel, 1995). Otra propiedad importante de los RO es que aquellos que se encuentran en una NRO particular son los mismos.Por consiguiente, la respuesta de una NRO refleja las propiedades de los tipos de receptores que se encuentran en sus cilios (véase la tabla 14.1).

Activación de los receptores olfatorios El primer paso en el proceso de olfacción es la estimulación de los RO por parte de los odoríferos. Los odoríferos deben hacer contacto con los RO para estimularlos. Esto puede ocurrir de dos maneras: 1) los odoríferos pueden fluir hacia los receptores directamente en la corriente de aire inhalado o 2) se unen a las moléculas, llamadas **proteínas olfatorias de enlace (POE)**, que transportan los odoríferos a través de la mucosa hasta los receptores (figura 14.5d) (Pelosi, 1996; Pevsner *et al.*, 1985, 1990).

Cuando los olores llegan a los RO provocan una serie de reacciones que conducen a la apertura de los canales de iones de la membrana. La figura 14.5e es un esquema del proceso. Cuando los canales se abren, hay un flujo de iones a través de la membrana que genera una señal eléctrica en los cilios (Firestein, 1992; Lancet, 1992; Reed *et al.*, 1992; Shepherd, 1992a, 1992b). La señal se comunica al resto de las NRO y a su axón, el cual, como parte del nervio olfatorio, la transmite al bulbo olfatorio del cerebro.

Organización de las NRO en la mucosa olfatoria Existen alrededor de 1000 diferentes tipos de NRO y cerca de 10 000 de cada tipo (véase la tabla 14.2). La mucosa olfatoria se divide en cuatro zonas. Un tipo particular de NRO se encuentra sólo en una de estas zonas, aunque existen muchos tipos distintos de NRO dispersos al azar por una zona. Si bien todavía no se conoce la función de estas zonas, sabemos que cuando las NRO envían sus axones fuera de la mucosa en el nervio olfatorio, todos los axones de un área de la mucosa van a la misma área del bulbo olfatorio (figura 14.6).

Tabla 14.1
Mucosa olfatoria y sus estructuras asociadas

Estructuras	Descripción
Mucosa olfatoria	Una capa de neuronas localizadas en la parte superior de la cavidad nasal que incluye neuronas receptoras olfatorias y células de apoyo.
Neuronas receptoras olfatorias (NRO)	Neuronas en la mucosa con cilios en el extremo. Existen alrededor de 10 millones de NRO.
Receptores olfatorios (RO)	Proteínas trenzadas siete veces localizadas en los cilios de la NRO. Existen alrededor de 1000 tipos diferentes de RO, pero sólo se encuentra un tipo de RO en una NRO particular.

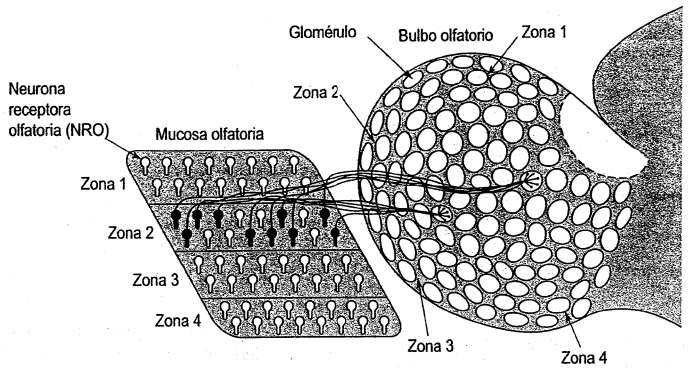


Figura 14.6
Organización de la mucosa olfatoria. La mucosa olfatoria, a la izquierda, se divide en cuatro zonas, cada una de las cuales contiene una mezcla de diferentes tipos de neuronas receptoras olfatorias, como lo indican las neuronas en blanco y negro de la zona 1. Sin embargo, un tipo particular de neurona receptora olfatoria se encuentra sólo en una zona. El bulbo olfatorio, a la derecha, también se divide en zonas. Cada tipo de neurona receptora de la mucosa olfatoria envía sus axones solamente a uno o dos glomérulos en el bulbo olfatorio. (Adaptado de Mori *et al.*, 1999.)

Tabla 14.2
Números y tipos de neuronas receptoras olfatorias y glomérulos en el sistema olfatorio

Tipos de NRO (Cada tipo tiene un RO particular)	1000 (Comparación con la visión: hay tres tipos de conos y un tipo de bastones)
Número de NRO	10 millones (comparación con la visión: hay seis millones de conos y 120 millones de bastones en cada retina)
Número de cada tipo de NRO	10 000
Glomérulos en el bulbo olfatorio (cada glomérulo recibe señales principalmente de un tipo de NRO)	1000–2,000

El cerebro

Los 10 millones de axones de las NRO salen de la mucosa en el nervio olfatorio y de inmediato llegan al **bulbo olfatorio**, que es el primer destino de las señales olfativas en el cerebro.

El bulbo olfatorio El corto viaje de las NRO al cerebro es notable cuando lo comparamos con la situación de los otros sentidos. Por ejemplo, las señales de los bastones y los conos en la retina deben pasar por muchas sinapsis antes de llegar al cerebro. En contraste, las señales olfativas llegan al cerebro sin sinapsis intermedias. Cuando los axones de las NRO llegan al bulbo olfatorio, se extienden para hacer sinapsis en pequeñas estructuras redondas denominadas **glomérulos**, los cuales están indicados por medio de círculos en el bulbo olfatorio de la figura 14.6.

Los 10 millones de axones de las NRO que llegan al bulbo olfatorio hacen sinapsis en alrededor de 1000 a 2000 glomérulos. Esto significa que cada glomérulo recibe entre 5000 y 10 000 fibras de las NRO. En esta entrada a los glomérulos cabe destacar que un glomérulo en particular recibe principalmente señales de un tipo de NRO. En otras palabras, un determinado tipo de NRO envía la mayor parte de sus axones a uno o dos glomérulos. Dado que cada glomérulo recoge información de neuronas receptoras que responden a los mismos odoríferos, se ha comparado a los glomérulos con las columnas de la corteza visual que responden mejor a formas y orientaciones similares (Shepherd, 1994). Es claro que

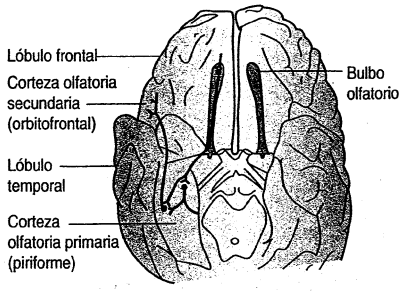


Figura 14.7
Parte inferior del cerebro en la que se aprecian las vías neuronales del olfato. A la izquierda, el lóbulo temporal está desplegado a fin de exponer la corteza olfatoria. (Tomado de Frank y Rabin, 1989.)

una de las principales funciones de los glomérulos es recoger información acerca de pequeños grupos de odoríferos.

Destinos centrales Las señales olfativas se transmiten de los glomérulos a unos cuantos sitios diferentes en la corteza cerebral. Uno de estos destinos es la **corteza olfatoria primaria**, o **corteza piriforme**, una pequeña región bajo el lóbulo temporal, y otro es la **corteza olfatoria secundaria**, o **corteza orbitofrontal**, localizada en el lóbulo frontal, cerca de los ojos (figura 14.7) (Cinelli, 1993; Dodd y Castellucci, 1991; Frank y Rabin, 1989; McLean y Shipley, 1992; Price *et al.*, 1991; Rolls, 2000; Takagi, 1980). Las señales olfativas también llegan a la **amígdala**, una estructura localizada en las profundidades de la corteza que participa en la respuesta emocional. Regresaremos en breve a estos destinos centrales, pero en primer lugar consideremos cómo se procesa la información sobre el olor en la mucosa y el bulbo olfatorio.

Código neuronal para las moléculas odoríferas

¿Cómo sabe el cerebro qué moléculas odoríferas penetran en la nariz? Éste en esencia es el problema de la codificación neuronal para la olfacción. Si bien se sabe que la cualidad del olor es afectada por propiedades físicas y químicas, como la reactividad química, la carga eléctrica de los elementos en una molécula y la estructura de ésta, para los investigadores del olfato ha sido difícil determinar una relación sencilla entre estas propiedades físicas y químicas, y las cualidades del olor que percibimos. Por ejemplo, algunas moléculas que son similares entre sí pueden tener olores muy diferentes (figura 14.8a); y moléculas que son distintas pueden tener un olor similar (figura 14.8b). Debido a la dificultad de vincular las propiedades moleculares con los olores, los investigadores se han abocado no en determinar qué olores activan a las neuronas, sino qué *odoríferos químicos* las hacen disparar.

La respuesta de las NRO

Las NRO individuales por lo regular responden a diferentes sustancias químicas (Bozza y Kauer, 1998; Duchamp-Viret *et al.*, 1999; Malnic *et al.*, 1999; Sicard y Holley, 1984). Por ejemplo, la figura 14.9 muestra que las neuronas receptoras olfatorias de la rana responden a diferentes odoríferos. Si leemos la figura de izquierda a derecha, podemos ver que algunos de los receptores responden a unos cuantos odoríferos y que

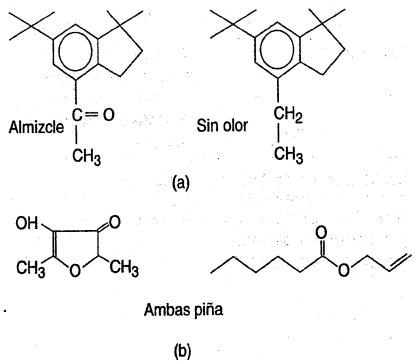


Figura 14.8
(a) Dos moléculas con estructuras similares, pero una huele a almizcle y la otra es inodora. (b) Dos moléculas con estructuras distintas pero con olores parecidos.

otros responden a un número mayor. Algunas veces un receptor particular responde principalmente a odoríferos que tienen propiedades físicas similares, pero otros receptores responden a odoríferos que al parecer no están relacionados. La figura 14.10 muestra la respuesta de una NRO en la rata que responde a una amplia gama de odoríferos.

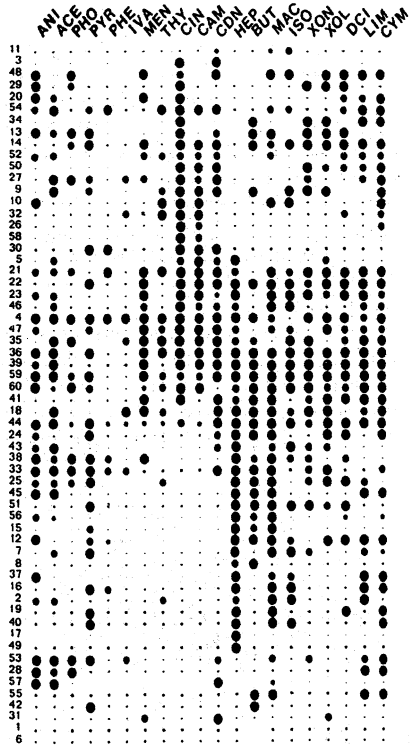


Figura 14.9
Respuestas de los receptores olfatorios de la rana (números a la izquierda) a diversos compuestos (iniciales en la parte superior). Las dimensiones de los puntos son aproximadamente proporcionales a la intensidad de las respuestas. En el texto encontrará mayores detalles. (Tomado de Sicard y Holley, 1984.)

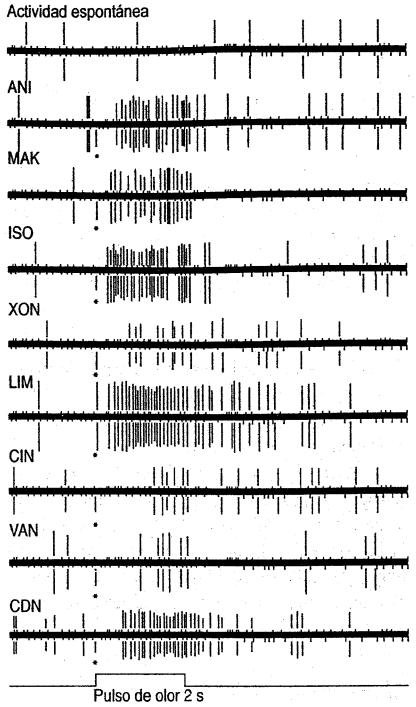


Figura 14.10
Respuesta de la neurona receptora olfatoria de una rata a diferentes compuestos. Esta neurona responde bien a todos los compuestos excepto a la vainilla (VAN). (Tomado de Duchamp-Viret *et al.*, 1999).

Respuesta de los glomérulos

Al avanzar por el bulbo olfatorio una imagen similar emerge. Esto no resulta sorprendente, puesto que NRO con propiedades similares envían sus axones a los mismos glomérulos. Así, un glomérulo determinado responde por lo general a diferentes odoríferos (Rubin y Katz, 1999).

Sin embargo, también existen glomérulos que parecen especializarse en responder a moléculas con estructuras específicas. Por ejemplo, la figura 14.11 muestra la respuesta de una neurona en el conejo que responde a moléculas de benceno (la estructura

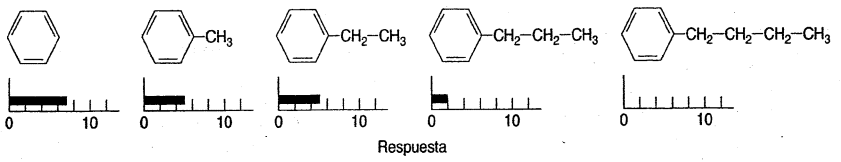


Figura 14.11
Respuesta de una célula en el glomérulo del conejo. La respuesta está indicada por la longitud de la barra negra debajo de cada compuesto. El benceno, la estructura de anillo sin cadenas laterales, está a la izquierda. A medida que se agrega una cadena lateral y luego se alarga, la respuesta de la neurona disminuye hasta que no hay respuesta para el compuesto con la cadena lateral larga a la derecha. (Adaptado de Katoh *et al.*, 1993.)

de anillo) con cadenas laterales cortas; sin embargo, ésta no responde cuando la longitud de la cadena lateral se incrementa (Katoh *et al.*, 1993). Kensaku Mori y sus colaboradores (Mori y Yoshihara, 1995; Mori, Nagao y Yoshihara, 1999) acuñaron el término **odotopo** para señalar a un grupo de odoríferos que comparten una característica química específica, como la longitud de la cadena lateral, que determina la activación neuronal. De acuerdo con esta idea, las neuronas en los glomérulos están sintonizadas con características moleculares específicas de los odoríferos.

El código olfatorio es un patrón

Aunque existe cierta controversia entre los investigadores de la olfacción respecto a la forma de las neuronas olfatorias especializadas, nos queda claro que: el patrón de respuesta de una serie de NRO y de una serie de glomérulos indican un odorífero particular (Cowart y Rawson, 2001).

La figura 14.12 muestra el código olfatorio en patrones, el cual indica que la sustancia química #1 ocasionará el disparo de un número de NRO mientras que la sustancia química #2 producirá el disparo de un patrón diferente de NRO. Note que si bien los patrones son diferentes, existen algunas NRO que responden a ambas sustancias. Como diferentes patrones de NRO son activados por diferentes sustancias químicas y como NRO similares se conectan con el mismo glomérulo, una situación parecida ocurre en los glomérulos del bulbo olfatorio.

Estos diferentes patrones para odoríferos distintos se han demostrado mediante el uso de la técnica 2-desoxiglucosa (2-DG) que se usó en la investigación del sistema visual. Cuando describimos esta técnica en la página 97, vimos que la 2-desoxiglucosa tiene tres propiedades importantes: 1) como su estructura es similar a la glucosa, una fuente principal de energía para las neuronas, es asimilada por las neuronas como si fuera glucosa; entre más activa sea la neurona, más 2-DG asimila; 2) cuando las neuronas asimilan la 2-DG, la acumulan en el interior, y 3) es posible marcar la 2-DG con un isótopo radiactivo, el carbono 14. Al medir las concentraciones de radiactividad en varias partes de la estructura, determinamos las neuronas que son más activas.

Los investigadores expusieron a ratas que fueron inyectadas con 2-DG marcada radiactivamente a varias sustancias químicas y midieron la distribución resultante de la radiactividad en los glomérulos del bulbo olfatorio. En la figura 14.13 se muestran los resultados, los cuales indican que agentes químicos distintos activan los glomérulos de diversas zonas (Shepherd y Firestein, 1991). Así, los estímulos olorosos forman un mapa de patrones espaciales en los glomérulos del bulbo olfatorio (Shepard, 1991, 1995).

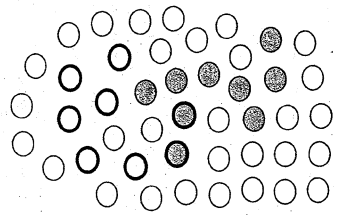


Figura 14.12
Cada círculo representa una neurona receptora olfatoria (NRO) en la mucosa olfatoria. La sustancia química #1 ocasiona el disparo de las NRO indicadas por los círculos oscuros y la sustancia química #2 hace que disparen las NRO indicadas por los puntos. De modo que, cada sustancia química causa un patrón diferente de activación de las NRO. Advierta que dos de las NRO responden a ambas sustancias.

Procesamiento central de la información olfativa

¿Cómo se codifica en la corteza la información acerca de los odoríferos? Aunque la corteza piriforme es el área cortical receptora primaria del olfato, se sabe poco a la forma cómo se procesa en esta área la información acerca de diferentes odoríferos (Wilson, 1998). No obstante, la investigación sobre el área olfatoria secundaria en la corteza orbital frontal (COF) ha demostrado que las neuronas de esta área responden a diversas sustancias químicas, pero que responden más a algunas que a otras (figura 14.14). Note que una célula de la figura 14.14 responde bien a diferentes odoríferos y que otra responde con fuerza a uno de ellos y débilmente a los otros.

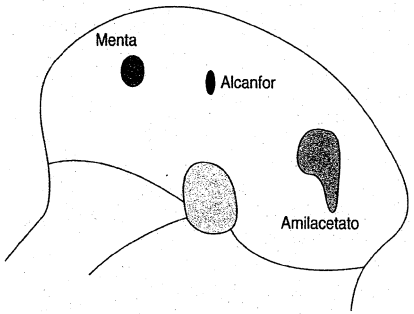


Figura 14.13
Segmento del bulbo olfatorio que muestra los sitios donde la menta, el alcanfor y el amilacetato acumulan radiactividad en los glomérulos. Con esto se demuestra que determinadas sustancias químicas activan glomérulos localizados en zonas diversas del bulbo olfatorio. El resultado es un mapa de odoríferos en el bulbo olfatorio. (Adaptado de Shepherd y Firestein, 1991.)

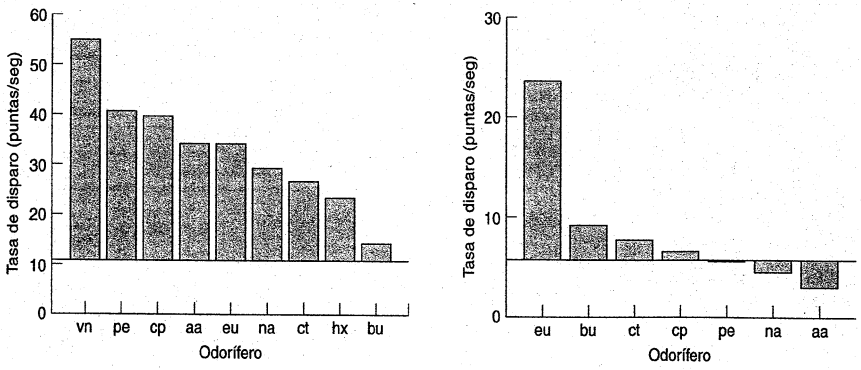


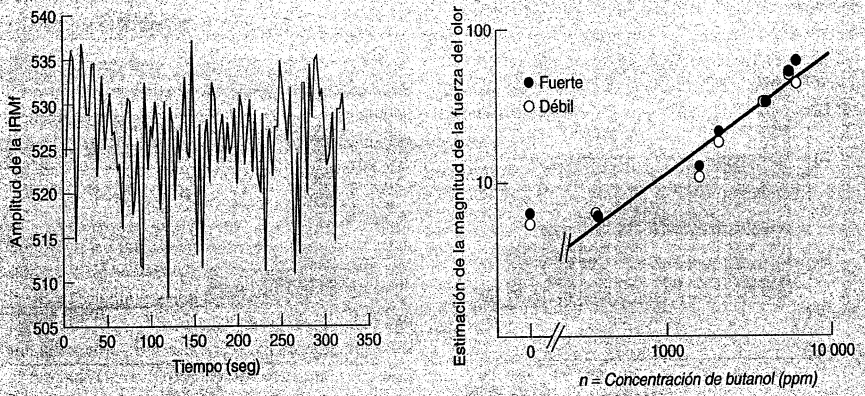
Figura 14.14
Disparo de dos neuronas en la corteza orbital frontal (COF) del mono ante diferentes odoríferos. La neurona de la izquierda responde mejor a la vainillina (va) (percibida como vainilla) pero también responde bien a otras sustancias químicas. La neurona de la derecha responde mejor al eugenol (eu) (percibido como clavo), pero no responde bien al resto de las sustancias probadas. Note que las sustancias químicas presentadas a las dos neuronas no se encuentran en el mismo orden en las dos gráficas, y que la vainillina y la hexilamina (hx) no se presentaron a la neurona de la derecha. (Tomado de Rolls, Critchley y Treves, 1996.)

EXPLORACIÓN DEL CEREBRO

Respuestas de olfateo en el cerebro humano

Recientemente, Noam Sobel y sus colaboradores (1998, 2000) usaron la IRMf en humanos para demostrar que la corteza olfatoria primaria (piriforme) no sólo responde a la presentación de olores sino al olfateo que acompaña a la olfacción. Cuando compararon la respuesta del cerebro al olfateo de aire sin olor con la respuesta al no olfateo, encontraron que el olfateo ocasiona una respuesta en la corteza olfatoria primaria y que el tiempo de la respuesta cortical era igual al tiempo de los olfateos (figura izquierda). Para determinar qué aspecto del olfateo estaba ocasionando la respuesta del cerebro, determinaron que la corteza respondía cuando el aire era soplado hacia los orificios nasales pero que no respondía cuando la nariz estaba anestesiada, ya que la persona no podía sentir el aire que entraba. Esto significa que la actividad del cerebro está relacionada con la sensación del aire que fluye dentro de los orificios nasales.

Sobel sugirió que la función de la actividad cerebral generada por el olfateo es advertir que una señal olfatoria está a punto de llegar. Este sistema "detector de olfateo" puede también ayudar a explicar el hecho de que la percepción que tiene la gente de la fuerza de un olor no depende de lo fuerte que olfatee. Este resultado se muestra en la figura de la derecha, la cual demuestra que las calificaciones de los sujetos sobre la fuerza del butanol son las mismas independientemente de que sus olfateos sean fuertes (círculos oscuros) o débiles (círculos claros). Tal parece que los sujetos toman en cuenta la intensidad del olfateo ya que sus calificaciones sobre el olor son las mismas aunque los olfateos fuertes llevan más odorífero a los receptores que los débiles. El que tomen en cuenta la intensidad conlleva consecuencias prácticas, ya que si una persona olfatea con fuerza para detectar odoríferos débiles y lo hace débilmente para detectar odoríferos fuertes, y posiblemente tóxicos, puede señalar aún que un odorífero es débil y que el otro es fuerte.



Izquierda: La respuesta de la IRMf de la corteza piriforme humana al olfateo. El tiempo de las oscilaciones de la respuesta coincide con la tasa de olfateo. (Tomado de Sobel *et al.*, 2000). Derecha: Estimaciones de la magnitud de la fuerza del olor para el butanol. La fuerza del olor se incrementa con concentraciones más altas de butanol, pero es la misma para los olfateos fuertes (círculos oscuros) y débiles (círculos claros). (Adaptado de Teghtsoonian *et al.*, 1978).

Al final de este capítulo, cuando consideremos la función de estas neuronas en la percepción del alimento, veremos que la asociación de odoríferos con sabores específicos puede influir su disparo.

En la tabla sinóptica 14.1 encontrará un resumen de la información que hemos presentado hasta el momento.

Sistema del gusto

Para introducir el tema del sistema del gusto describiremos primero la anatomía de la lengua y el proceso de transducción que genera señales eléctricas a partir de los estímulos gustativos. Luego describiremos los destinos centrales de estas señales.

La lengua y la transducción

El proceso del gusto comienza en la lengua (figura 14.15a y tabla 14.3), cuando los estímulos excitan los receptores. La superficie de la lengua está llena de crestas y hondonadas debido a la presencia de estructuras llamadas **papilas**, de las que existen cuatro clases: 1) papilas filiformes, con forma de cono, que se encuentran en toda la extensión de la lengua y le confieren su aspecto rugoso; 2) papilas fungiformes, a modo de hongos, que se localizan en la punta y los lados de la lengua; 3) papilas foliadas, que son una serie de pliegues a los lados y 4) papilas circunvaladas, que parecen montículos aplanados rodeados por una zanja y que se ubican en la parte posterior de la lengua (véase también la figura 14.16).

TABLA SINÓPTICA 14.1

La naturaleza especial de los sentidos químicos

Dos aspectos especiales acerca de los sentidos químicos son que las moléculas se asimilan al cuerpo y que los receptores se renuevan.

Olfato: Usos y hechos

Si bien el olfato no es tan importante para los humanos como para algunos animales, 1) los receptores olfatorios humanos pueden responder a la acción de una sola molécula de odorífero; 2) los seres humanos pueden detectar diferencias de intensidad del 5 a 10%; 3) con entrenamiento, la gente puede identificar casi 100% de las sustancias comunes a partir de su olor; 4) las personas pueden distinguir entre hombres y mujeres con base en su olor, y los bebés pueden identificar el olor del pecho de su madre y 5) el fenómeno de la sincronía menstrual sugiere una de las funciones del olfato en las relaciones interpersonales.

Sistema olfativo

La mucosa olfatoria contiene neuronas receptoras olfatorias (NRO), cada una de las cuales está dotada de receptores olfatorios (RO) idénticos. Cuando los odoríferos entran en contacto con los RO, la transducción ocurre y activa a las NRO. Las NRO con el mismo tipo de RO se localizan en una de las cuatro zonas de la mucosa. Las señales de las NRO en una zona particular de la mucosa llegan a los glomérulos en la zona correspondiente del bulbo olfatorio. Como cada glomérulo recibe señales principalmente del mismo tipo de NRO, recoge información proveniente de pequeños grupos de odoríferos. Los glomérulos envían sus señales a la corteza olfatoria primaria (corteza piriforme), mientras que las señales llegan también a la corteza olfatoria secundaria (corteza orbital frontal).

El código neuronal para las moléculas odoríferas

Resulta difícil vincular las estructuras moleculares con los olores, por lo que los investigadores se concentran en la forma en que los odoríferos químicos se representan en el sistema olfatorio. NRO individuales y sus glomérulos responden por lo regular a un grupo de sustancias químicas. Algunos glomérulos pueden responder específicamente a odoríferos que comparten una característica química, llamada odotopo, pero al parecer los odoríferos por lo general son representados por el patrón de respuesta de una serie de glomérulos. Las neuronas individuales de la COF responden también a diferentes odoríferos.

Detección del olfateo

Las neuronas de la corteza olfatoria primaria (piriforme) no sólo responden a la presencia de odoríferos, sino también a la sensación de aire que fluye por los orificios nasales. Esto proporciona una señal que informa al cerebro de la fuerza del olfateo.

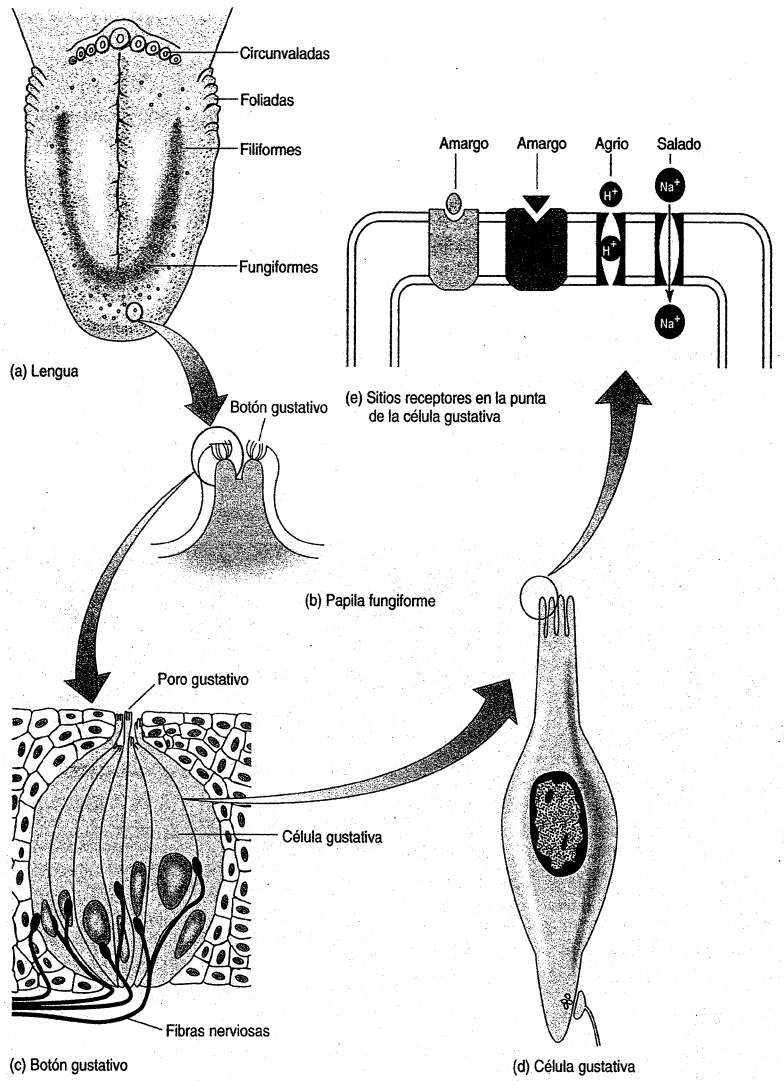


Figura 14.15
(a) La lengua, con las cuatro clases de papilas. (b) Una papila fungiforme en la lengua; cada papila contiene varios botones gustativos. (c) Corte transversal de un botón gustativo, que muestra el poro gustativo por el que el estímulo del gusto penetra. (d) Célula gustativa; la punta está colocada justo bajo el poro. (e) Acercamiento a la membrana en la punta de la célula gustativa, donde se observan los sitios receptores de los sabores amargo, agrio, salado y dulce. La estimulación de estos sitios receptores, como se explica en el texto, provoca varias reacciones en el interior de la célula (no se muestra) que producen el movimiento de moléculas cargadas a través de la membrana, lo que genera una señal eléctrica en el receptor.

Tabla 14.3
La lengua y sus estructuras asociadas

Estructuras	Descripción
Lengua	La capa receptora del gusto. Contiene papilas y todas las estructuras descritas abajo
Papilas	Las estructuras que dan a la lengua su aspecto rugoso. Hay cuatro tipos, cada uno con una forma diferente.
Botones gustativos	Están contenidos en las papilas. Hay alrededor de 10 000 botones gustativos.
Células gustativas	Células que componen un botón gustativo. Hay varias células por cada botón y la punta de cada una sobresale en un poro gustativo. Una o más fibras nerviosas están asociadas con cada célula.
Sitios receptores	Sitios localizados en las puntas de las células gustativas. Hay diferentes tipos de sitios para sustancias químicas distintas. Las sustancias que entran en contacto con los sitios ocasionan la transducción al afectar el flujo de iones a través de la membrana de la célula gustativa.

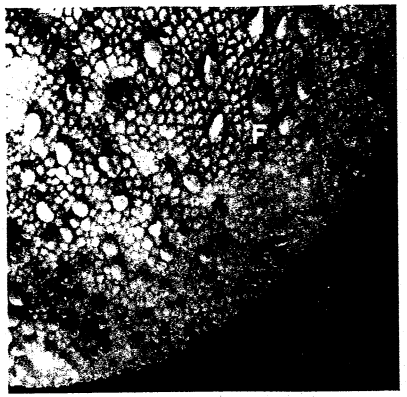


Figura 14.16
Superficie de la lengua que muestra las papilas fungiformes (F). (Tomado de I. Miller, 1995.)

Todas las papilas, excepto las filiformes, contienen **botones gustativos** (figura 14.15b y c). En toda la lengua hay cerca de 10 000 (Bartoshuk, 1971). Puesto que las papilas filiformes no tienen botones, la estimulación del centro de la lengua, la cual contiene únicamente estas papilas, no produce sensaciones gustativas. En cambio, la estimulación del perímetro o la base de la lengua da lugar a una amplia gama de este tipo de sensaciones.

Los botones gustativos (figura 14.15c) contienen varias **células gustativas**, con protuberancias que sobresalen en el **poro gustativo** (figura 14.15d). La transducción ocurre cuando los agentes químicos entran en contacto con los **sitios receptores** localizados en las protuberancias de las células (figura 14.15e). Los detalles de la transducción comprenden reacciones químicas complejas en el interior de las células gustativas (Hoon *et al.*, 1999; Kinnamon, 1988; Ye, Heck y DeSimone, 1991).

La transducción se inicia cuando las sustancias gustativas alteran el flujo de iones a través de la membrana de las células gustativas. Las diferentes clases de sustancias afectan la membrana de diversas maneras. Como se observa en la figura 14.15e, las moléculas de las sustancias amargas y dulces se enlazan en los sitios receptores, los cuales liberan otras sustancias en las células, mientras que las sustancias agrias contienen iones H^+ que bloquean los canales de la membrana. El sodio de las sustancias saladas se convierte en iones de sodio (Na^+) en solución que fluyen por los canales de la membrana hasta la célula. Todos estos mecanismos influyen en la carga eléctrica celular al modificar el flujo de iones que entra en la célula.

Destinos centrales de las señales del gusto

Las señales eléctricas que se generan en las células gustativas se transmiten a partir de la lengua por dos vías: el **nervio de la cuerda timpánica**, que conduce las señales del frente y los lados, y el **nervio glosofaríngeo**, que conduce señales de la parte posterior. El **nervio vago** transmite las señales de los receptores de la boca y la laringe. Las fibras de estos tres nervios se conectan en el **núcleo del conducto solitario (NCS)**, del tallo encefálico y de ahí viajan al tálamo y a dos áreas del lóbulo frontal, la **ínsula** y la **corteza del opérculo frontal**, que están ocultas parcialmente por el lóbulo temporal (figura 14.17) (Finger, 1987; Frank y Rabin, 1989). Además, las fibras del sistema gustativo llegan a la corteza orbital frontal (COF), la cual recibe también señales olfatorias (Rolls, 2000; véase la figura 14.5).

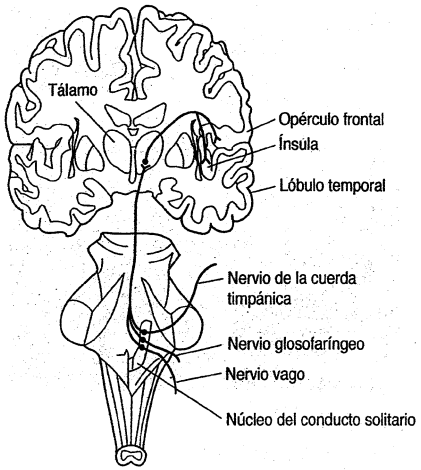


Figura 14.17
Vía central de las señales del gusto. Se aprecia el núcleo del conducto solitario (NCS), donde las fibras nerviosas de la lengua y la boca hacen sinapsis en la médula que está en la base del cerebro. A partir del NCS, las fibras viajan al tálamo y al lóbulo frontal. (Tomado de Frank y Rabin, 1989.)

Cualidad del gusto

Con la cualidad del gusto estamos en una posición mucho mejor que con el olfato. Todavía no se ha logrado reunir las sensaciones olfativas en un grupo pequeño de categorías o cualidades. Por tanto, los investigadores del gusto identifican las cualidades gustativas de acuerdo con cuatro sensaciones básicas: salado, agrio, dulce y amargo (véanse Halpern, 1997, y Schiffman y Erickson, 1993, quienes no están de acuerdo). Se ha propuesto también otro gusto básico, llamado *umami*, que se describe como carnoso, jugoso y salino, y que se vincula por lo regular con las propiedades del glutamato monosódico (GMS), las cuales acentúan los sabores (Nagodawithana, 1995; Scott, 1987). En este caso, nos limitaremos a las cualidades de salado, agrio, amargo y dulce, pues casi todas las investigaciones se han basado en ellas .

Cuatro cualidades básicas del gusto

Nuestras experiencias gustativas se basan fundamentalmente en cuatro cualidades básicas. Por ejemplo, Donald McBurney (1969) presentó soluciones a sus sujetos y les pidió que para cada una de ellas calcularan la intensidad de las cuatro cualidades. Descubrió que algunas sustancias tienen un sabor predominante y que otras son el resultado de la combinación de los cuatro sabores. Por ejemplo, el cloruro de sodio (salado), el ácido hidroclorhídrico (agrio), la sacarosa (dulce) y la quinina (amargo) son compuestos que sólo tienen una de las cuatro cualidades básicas, pero el cloruro de potasio (KCl) tiene notables componentes salados y amargos (figura 14.18). Del mismo modo, el nitrato de sodio ($NaNO_3$) tiene como sabor una combinación de salado, agrio y amargo. Por lo tanto, los sujetos pudieron describir sus sensaciones gustativas con base en estas cuatro cualidades. De modo que lo salado, lo agrio, lo dulce y lo amargo han permitido explicar nuestra experiencia del gusto.

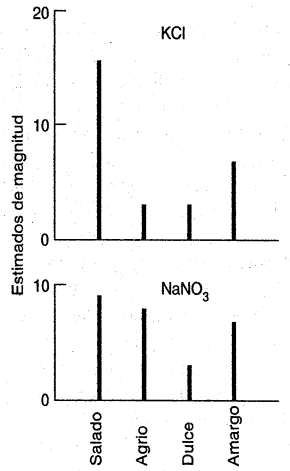


Figura 14.18
Aportación de los cuatro sabores básicos a los sabores del KCl y el NaNO3 , la cual se determinó mediante el método de estimación de magnitudes. La longitud de las líneas indica el tamaño estimado de cada sabor. (Tomado de McBurney, 1969.)

Genética de la experiencia del gusto

Aunque describimos nuestras preferencias gustativas en términos de cuatro cualidades básicas, hay diferencias de orden genético que influyen en nuestra capacidad de percibir el sabor de ciertas sustancias. Uno de los efectos genéticos mejor documentados tiene que ver con la capacidad de distinguir el sabor amargo de la feniltiocarbamida (FTC). Linda Bartoshuk (1980) describe el descubrimiento de dicho efecto:

> Arthur L. Fox, químico de la E. I. DuPont deNemours, en Wilmington, Delaware, descubrió por accidente las reacciones a la FTC en 1932. Fox había preparado algo de FTC y, cuando vertió el compuesto en una botella, escapó algo de polvo. Uno de sus colaboradores se quejó del sabor amargo del polvo, pero Fox, quien se encontraba mucho más cerca del material, no percibió nada. Albert F. Blakeslee, un genetista eminente de aquella época, se apresuró a indagar esta observación. En 1934, durante una reunión de la Asociación Estadounidense para el Avance de las Ciencias, Blakeslee preparó una exhibición en la que se entregaron cristales de FTC a los 2500 asistentes. Los resultados fueron que el 28 % los describieron como insípidos, el 66% como amargos y 6% con otro tipo de sabor (p. 55).

Se les llama catadores a quienes perciben la FTC y **no catadores** a quienes no pueden percibirla (o bien **ciegos al sabor** de la FTC). Molly Hall y sus colaboradores (1975) descubrieron que casi todos los que degustan la FTC perciben también el sabor amargo de la cafeína en concentraciones mucho menores que los no catadores. Por su parte, Bartoshuk (1979) informó de un resultado similar con un endulzante artificial, la sacarina. El hecho de que algunas personas sean mucho más sensibles que otras al sabor amargo de la cafeína y de la sacarina resulta particularmente interesante, pues la primera se encuentra en muchos alimentos comunes y la segunda es un sustituto popular del azúcar que se encuentra.aún en algunas fuentes de sodas. La cafeína confiere al café un sabor amargo que los catadores perciben bien, a diferencia de los no catadores; la sacarina, en las concentraciones que se añadían a las bebidas gaseosas antes que otros edulcorantes artificiales la reemplazaran, les sabe más amarga a los catadores que a los no catadores.

Recientemente se han efectuado nuevos experimentos con una sustancia denominada 6-*n*-propiltiouracilo, o PROP, que tiene propiedades semejantes a las de la FTC (Lawless, 1980, 2001). Los investigadores han descubierto que para alrededor de un tercio de los sujetos el PROP es insípido y que dos tercios pueden percibirlo. Estos últimos (catadores) perciben también un sabor más amargo en la cafeína, el queso suizo y el queso chedar. Este resultado, similar a lo que sucede con la FTC, resulta más interesante en combinación con mediciones anatómicas que emplean una nueva técnica llamada **videomicroscopia**, la cual reúne la tecnología del video y la microscopia que permite a los investigadores contar los botones gustativos de la lengua, los cuales contienen los receptores del gusto.

El resultado de estos estudios indica que los individuos que perciben el PROP tienen un mayor número de botones gustativos (figura 14.19) (Bartoshuk y Beauchamp, 1994). Así, la próxima vez que no esté usted de acuerdo con alguien a propósito del sabor de cierto alimento, no dé por hecho que esto se debe a que prefieren sabores distintos, pues quizá no se debe a una diferencia de gustos (de que a usted le gustan más las cosas dulces que a Juan), sino a diferentes experiencias gustativas (usted experimenta los sabores dulces con mayor intensidad que Juan) que se deben a que ambos cuentan con un número diferente de receptores en la lengua.

Esta relación entre la cantidad de botones gustativos y si uno es catador o no constituye un ejemplo del efecto de los receptores en la percepción. Sin embargo, esta última depende también del procesamiento que tiene lugar después que las señales abandonan los receptores. A continuación veremos la forma en que este procesamiento crea un código neuronal para la cualidad del gusto.

Código neuronal de la cualidad del gusto

¿Cuál es el código neuronal para la cualidad del gusto? En el capítulo 3, cuando presentamos la idea de codificación sensorial, distinguimos entre codificación especificada, es decir, la noción de que la cualidad está señalada por la actividad de neuronas sintonizadas para responder a cualidades específicas,

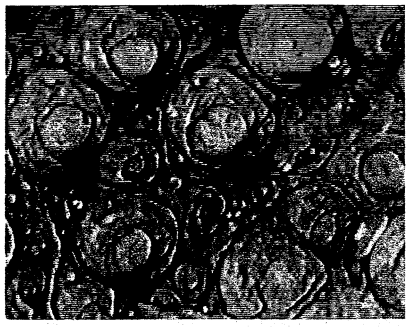




Figura 14.19
Izquierda: Videomicrografía de la lengua en la que se observan las papilas fungiformes de un "supercatador" (una persona muy sensible al sabor del PROP). Derecha: papilas de un "no catador" que no percibe el PROP. El supercatador tiene más papilas y más botones gustativos que el otro individuo. (Fotografías por cortesía de Linda Bartoshuk.)

y la codificación distribuida, según la cual la cualidad está indicada por el esquema de actividad de muchas fibras. En esa exposición, como en otras a lo largo del libro, hemos favorecido por lo general a la codificación distribuida. Sin embargo, con respecto al gusto, la situación no está bien definida, pues hay argumentos en favor tanto de una como de otra codificación.

Codificación distribuida

Veamos algunas pruebas de la codificación distribuida. Robert Erickson (1963) realizó uno de los primeros experimentos que demostraron esta forma de codificación. Presentó varios estímulos gustativos a la lengua de una rata y anotó la respuesta del nervio de la cuerda timpánica. En la figura 14.20 se aprecia la respuesta de 13 fibras nerviosas al cloruro de amonio (NH_4Cl), el cloruro de potasio (KCl) y el cloruro de sodio (NaCl). Erickson llamó a estos esquemas **patrones entre fibras**, término con el que también se le conoce a la codificación distribuida. Las líneas continuas y punteadas muestran que los patrones entre fibras para el cloruro de amonio y el cloruro de potasio son similares y que difieren del patrón del cloruro de sodio, el cual está indicado por los círculos blancos.

Erickson pensó que si la percepción de la rata sobre la cualidad del gusto depende del patrón entre fibras, dos sustancias con patrones parecidos deben tener el mismo sabor. De modo que, los resultados electrofisiológicos debía predecir que el cloruro de amonio y el de potasio tienen sabores parecidos y diferentes al sabor del cloruro de sodio. Para probar su hipótesis, Erickson aplicó choques eléctricos a las ratas cuando bebían el cloruro de potasio y luego les dio a escoger entre cloruro de amonio y cloruro de sodio. Si el cloruro de potasio y el de amonio supieran igual,

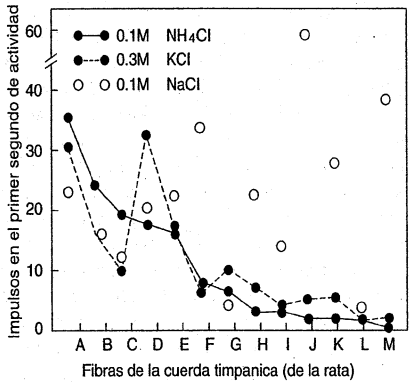


Figura 14.20
Patrones entre fibras de la respuesta de las fibras en el nervio de la cuerda timpánica de la rata a tres sales. Las fibras están indicadas por letras en el eje horizontal. (Tomado de Erickson, 1963.)

las ratas evitarían este último, y eso fue justo lo que ocurrió. Cuando aplicó choques a las ratas que bebían cloruro de amonio, dejaron de beber el cloruro de potasio, tal y como este experimento electrofisiológico predijo.

Pero, ¿qué sucede con la percepción del gusto en los seres humanos? Cuando Susan Schiffman y Robert Erickson (1971) les pidieron a sus sujetos que juzgaran el parecido de varias soluciones, descubrieron que las sustancias que encontraron semejantes se relacionaban con los patrones de disparo para las mismas sustancias en las ratas. Las soluciones que desde el punto de vista psicofísico resultaron más parecidas, tenían pautas similares de activación, tal y como la codificación distribuida predice.

Codificación especificada

Las pruebas de que la cualidad del gusto está codificada por la actividad de neuronas aisladas provienen de experimentos que han mostrado la existencia de cuatro clases de fibras en el nervio de la cuerda timpánica del mono (Sato, Ogawa y Yamashita, 1994). La figura 14.21 muestra la respuesta de 66 fibras del nervio de la cuerda timpánica del mono a cuatro sustancias que representan los cuatro gustos básicos: sacarosa (dulce), sal (NaCl, salado), cloruro de hidrógeno (HCl, agrio) y quinina (amargo). Podemos apreciar que algunas fibras respondieron bien a la sacarosa pero mal a casi todos los demás compuestos. Por ejemplo, observe la respuesta de la fibra 5 a cada sustancia en el lugar donde la línea punteada cruza los registros. Las fibras 1 a 16 se denominan buenas a la sacarosa puesto que responden mejor a esta sustancia. La figura 14.22 es un ejemplo de la respuesta de una de las fibras buenas a la sacarosa (Sato, Ogawa y Yamashita, 1975). Una situación parecida ocurre con las fibras buenas a la quinina (números 56 a 66), pues la mayoría sólo responde a esta sustancia. Las fibras buenas al NaCl y al HCl se activan predominantemente con una de estas soluciones, pero algunas de ellas responden a ambas (para resultados similares con el hámster, véase también Frank, Bieber y Smith, 1988).

Otra prueba de la operación de la codificación especificada fue llevada cabo por Kimberle Jacobs, Gregory Mark y Thomas Scott (1988), quienes tomaron registros de las neuronas del NCS de la médula de ratas (figura 14.23) antes y después de privarlas de sodio. Antes de la privación, alrededor del 60 % de las neuronas de esta área respondían al sodio de forma vigorosa. Después de la privación, estas neuronas activas se mantuvieron pasivas. Al parecer, la falta de estimulación causada por la privación del sodio hizo que se volvieran insensibles al elemento. Estos resultados concuerdan con la codificación especificada, puesto que la carencia de sodio sólo reduce la sensibilidad de las neuronas buenas a esta sustancia.

Otro descubrimiento reciente que concuerda también con la teoría de la especificidad es el de los mecanismos de la transducción, que indica que las sustancias saladas, dulces, agrias y amargas cambian a través de diversos mecanismos las propiedades de las membranas de las células gustativas. Así, la presentación de una sustancia llamada **amiloride**, que bloquea el flujo de sodio en los receptores gustativos, causa una disminución en la activación de las neuronas del NCS de la rata que responden mejor a la sal (figura 14.22a), pero tiene poco efecto en las neuronas que responden mejor a una combinación de sabores salados y amargos (figura 14.22b) (Scott y Giza, 1990). A partir de estos resultados, podemos afirmar que la aplicación de amiloride en la lengua humana elimina la percepción de lo salado (McCutcheon, 1992; Scott y Giza, 2000; pero véase Smith *et al.*, 2000).

¿La codificación es distribuida o específica?

¿Cuál es el significado de todas estas pruebas? Algunos experimentos respaldan la codificación distribuida y otros la especificada. Es difícil escoger entre ambas, porque las dos explican la mayor parte de la información (Scott y Plata-Salaman, 1991). Por ejemplo, David Smith y sus colaboradores (1983) señalan que, en tanto que los compuestos de sabor parecido generan patrones entre fibras muy similares, estos esquemas están dominados por la actividad de las neuronas que responden mejor a compuestos específicos. Por lo tanto, las sustancias dulces producen patrones entre fibras muy similares en el hámster, sobre todo por las tasas elevadas de disparo de las neuronas buenas a la sacarosa.

No obstante, Smith *et al.* (2000) señalan que incluso si las neuronas buenas a la sal realizan la principal contribución al patrón entre fibras de la sal, esto no significa que esta última sea señalada sólo por este tipo de neurona. Podemos apreciar lo anterior si

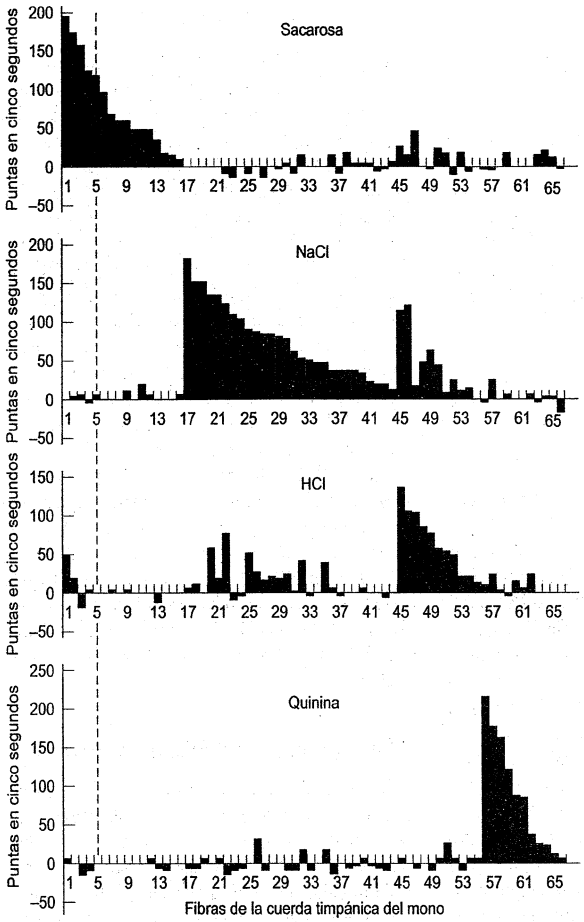


Figura 14.21
Respuestas de 66 fibras del nervio de la cuerda timpánica del mono a cuatro estímulos: sacarosa (dulce), cloruro de sodio (salado), cloruro de hidrógeno (agrio) y quinina (amargo). Para determinar la respuesta de cada fibra, localice su número y observe la altura de la barra de cada compuesto. Por ejemplo, la fibra 5 (línea punteada) responde bien a la sacarosa pero no a los otros compuestos; por lo tanto, se le denomina fibra buena a la sacarosa. (Tomado de Sato y Ogawa, 1994.)

recordamos el funcionamiento de la visión del color. Aun cuando la presentación de una luz de longitud de onda larga que parece roja puede causar la mayor activación en el pigmento de los conos de longitud de onda larga (figura 6.7), nuestra percepción del rojo todavía depende de la respuesta combinada de los pigmentos de longitudes de onda larga y media. De modo similar, los estímulos salados pueden causar una activación alta en las neuronas buenas a la sal, pero es probable que otras neuronas estén también involucradas en la creación de lo salado.

La necesidad de considerar a más de un tipo de neurona se vuelve evidente si observamos la forma en que las fibras de la figura 14.21 disparan al NaCl (salado) y al HCl (agrio). Observe la neurona 25 y note que su tasa de disparo es de cerca de 100 puntas ante el NaCl y de 50 puntas ante el HCl. Sin embargo, el incremento en la concentración del HCl puede aumentar la actividad de esta neurona a 100 puntas. De manera que, si registramos un disparo de 100 puntas de esta neurona, no hay forma de saber si la respuesta es provocada por el NaCl o el HCl. La

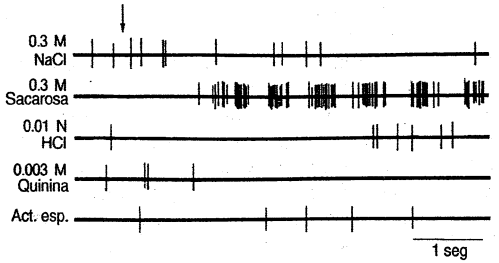


Figura 14.22
Respuesta de una sola fibra del nervio de la cuerda timpánica del mono a la sal, la sacarosa, el ácido clorhídrico y la quinina. El registro inferior corresponde al rango de actividad espontánea. La flecha sobre el registro del NaCl indica el momento de aplicación del estímulo (Sato, Ogawa y Yamashita, 1975).

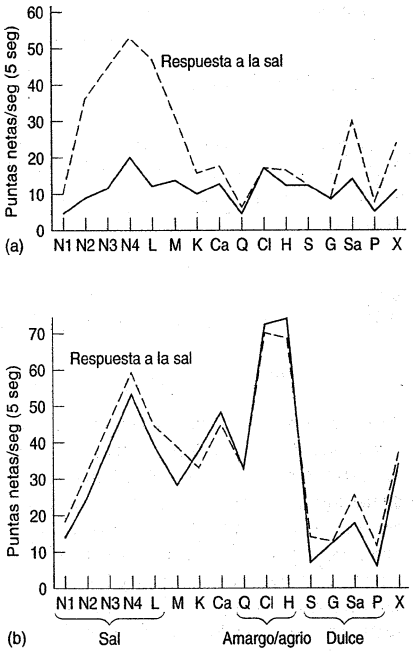


Figura 14.23
Las líneas punteadas muestran la respuesta de dos neuronas del NCS de la rata a varios estímulos gustativos (en el eje horizontal). La neurona (a) responde con fuerza a los compuestos de sabores salados. La neurona (b) se activa con una gama amplia de compuestos. Las líneas continuas muestran la activación de las dos neuronas después de aplicar amiloride en la lengua, el cual bloquea al sodio. Este compuesto inhibe las respuestas de la neurona a la sal (a) pero ejerce poco efecto en la neurona (b). (Tomado de Scott y Giza, 1990.)

única forma de saberlo sería observar el patrón de respuestas de una serie de neuronas. Debido a ello, algunos investigadores creen que cierto tipo de codificación distribuida está involucrada en el sentido del gusto (Scott y Giza, 2000); sin embargo, resulta todavía posible argumentar a favor de una codificación especificada, en especial para el sabor dulce (Frank, 2000). Otra posibilidad es que la cualidad básica del gusto sea determinada por una codificación específica y que los patrones entre fibras pudieran determinar diferencias sutiles entre los sabores de una categoría (Pfaffmann, 1974; Scott y Plata-Salaman, 1991). Esto podría ayudar a explicar el hecho de que no todas las sustancias de una categoría determinada tienen el mismo sabor. Por ejemplo, no todas las sustancias dulces tienen un sabor idéntico (Lawless, 2001).

Percepción del sabor

Nuestra sociedad está obsesionada con el sabor de la comida. La televisión presenta programas culinarios, las librerías cuentan con anaqueles de libros de cocina y la reputación de los restaurantes se forma, o se destruye, de acuerdo al sabor de los alimentos que ofrecen. La mayoría de la gente se alimenta no porque la comida sea necesaria para sobrevivir, sino por el placer que el acto de comer conlleva. Veamos, por ejemplo, la descripción de Ruth Reichl (1994), entonces crítica culinaria del *New York Times* y actualmente editora de la revista *Gourmet* acerca de su experiencia en un restaurante de cuatro estrellas:

> Resulta toda una sorpresa hundir la cuchara en esta sopa de estilo suave y experimentar una explosión de sabor. Los champiñones son la base de la sensación degustativa, la cual está rodeada por un halo de tonos

cítricos —limoncillo, lima quizás— y en la parte alta sobresale una nota resonante de dulzor. ¿Qué es? Ningún sabor en específico domina cada platillo. Al principio, uno se enfrasca en la búsqueda de sabores en este complicado tapiz, fascinado por el arte con que están trenzados, pero uno acaba por renunciar y dejarse seducir [...] Cada comida es una montaña rusa de sensaciones.

La descripción de Reichl no sólo captura su deleite sino también la complejidad de algunos de los aspectos de la percepción de los sabores de la comida. Note que inicia la nota comentando el "sabor" de la comida. A lo que la mayor parte de la gente se refiere como "sabor" cuando describe su experiencia con la comida ("esto sabe bien mamá") suele ser una combinación de gusto, es decir, de la estimulación de los receptores de la lengua y del olfato, es decir, de la estimulación de los receptores en la mucosa olfatoria. Esta combinación de gusto y olfato, como veremos más adelante, se denomina sabor.

Otra cosa que Reichl captura en su crítica es la complejidad de las percepciones que se crean a partir de la comida. Por lo regular, no tratamos con uno o dos sabores diferentes, sino con muchos, y como señala Reichl, los sabores suelen estar contenidos en un "complicado tapiz".

El hecho de que podamos aislar un sabor particular a partir de un complejo tapiz de sabores resulta incluso más sorprendente si consideramos la complejidad de los estímulos químicos que crean dichos sabores. Por ejemplo, piense en lo que sucede cuando se despierta con los olores del café, del tocino y de las tostadas que provienen de la cocina. Su capacidad de identificar estos olores diferentes quizá no le parezca muy sorprendente. Sin embargo, seguramente cambiará de opinión cuando sepa que el olor del café puede surgir de más de 100 componentes químicos diferentes y que los olores de las tostadas y el tocino son también resultado de un gran número de moléculas distintas que se liberan y flotan en el aire. De alguna manera, el sistema olfativo recoge esta disposición de sustancias químicas que el aire transporta, con sus diversas cualidades físicas, y las agrupa en tres categorías: café, tostadas y tocino (Bartoshuk, Cain y Pfaffmann, 1985).

Esta creación de la percepción del café, las tostadas y el tocino que se presenta cuando cientos de sustancias químicas penetran en la nariz constituye una hazaña sorprendente de la organización perceptual que ocurre también con el sabor. Este proceso de organización perceptual rivaliza con los procesos que ocurren cuando descomponemos en objetos individuales a una escena visual compleja o cuando aislamos los sonidos de una orquesta sinfónica en instrumentos individuales. Sin embargo, en lo referente al sabor, estamos lejos de entender cómo logramos esta hazaña. La mayor parte de la investigación básica sobre el sabor se ha abocado a demostrar la interacción entre el gusto y el olfato, así como los factores que influyen en nuestra percepción del sabor. En primera instancia, consideremos la evidencia acerca de que el sabor es la combinación del gusto y el olfato.

Sabor = gusto + olfato

El **sabor** es la impresión general que experimentamos a partir de la combinación entre la estimulación nasal y la oral (Lawless, 2001). Para demostrar la influencia del olfato en el sabor, realice la siguiente demostración.

DEMOSTRACIÓN

"Saborear" con y sin la nariz

Con las ventanillas de la nariz tapadas, tome una bebida de sabor distintivo, como jugo de uva o de arándano, o bien, café. Note tanto la cualidad como la intensidad del sabor del líquido (dé uno o dos tragos, pues deglutir con la nariz tapada puede provocar un aumento de presión en sus oídos). Después de uno trago , destápese la nariz y vea si percibe algún sabor. Por último, tome la bebida como de costumbre, con la nariz destapada, y aprecie el sabor. También puede hacer esta demostración con frutas o alimentos preparados. ●

Es probable que durante la demostración haya notado que con las ventanillas cerradas era difícil reconocer lo que bebía o comía, pero que en cuanto las destapó el sabor se hizo evidente. Esto se debe a que los estímulos olorosos de los alimentos llegan a la mucosa olfatoria a través de la **ruta retronasal**, es decir, de la boca hacia la **rinofaringe**, que es el pasaje que conecta las cavidades nasal y oral (figura 14.24).

Cerrar las ventanillas de la nariz no obstruye la rinofaringe, pero debido a que suprime la circulación del aire a través de este conducto, impide que las emanaciones lleguen a los receptores olfativos (Murphy y Cain, 1980).

Los experimentos con soluciones químicas y comidas ordinarias prueban la importancia del olfato para poder distinguir los sabores. Por ejemplo, cuando Maxwell Mozell y sus colaboradores (1969) les pidieron a sus sujetos que identificaran algunos alimentos comunes manteniendo las ventanillas de la nariz abiertas o bien cerradas, el resultado fue que los sujetos podían reconocerlos más fácilmente si las mantenían abiertas (figura 14.25). En un experimento más reciente, Thomas Hettinger, Walter Myers y Marion Frank (1990) hicieron que sus sujetos, con las ventanillas abiertas o bien cerradas, calificaran la intensidad de diversas cualidades al aplicárseles varias soluciones en la lengua. Los resultados con dos agentes, oleato sódico y sulfato ferroso (figuras 14.26a y b) muestran que, con las ventanillas abiertas, el primero tenía un fuerte sabor jabonoso; y que, con las ventanillas cerradas, parecía no tener sabor. El sulfato ferroso, que de ordinario tiene un sabor metálico, con las ventanillas cerradas, les pareció a los sujetos predominantemente insípido. Ahora bien, algunos compuestos no se encuentran influidos por el olfato; por ejemplo, el glutamato monosódico (GMS) tiene más o menos el mismo sabor estén o no cerradas las ventanillas de la nariz (figura 14.26c). En este caso, prevalece, por lo tanto, el sentido del gusto.

Los resultados de estos experimentos indican que muchas de las sensaciones que llamamos gusto y que suponemos que son causadas únicamente por la estimulación de la lengua, reciben una gran influencia por parte de la estimulación de los receptores olfatorios. Según parece, a menudo nos equivocamos al señalar a la boca como el origen de nuestras sensaciones, en parte porque por esta vía entran los estímulos y en parte porque a través de ella experimentamos las sensa-

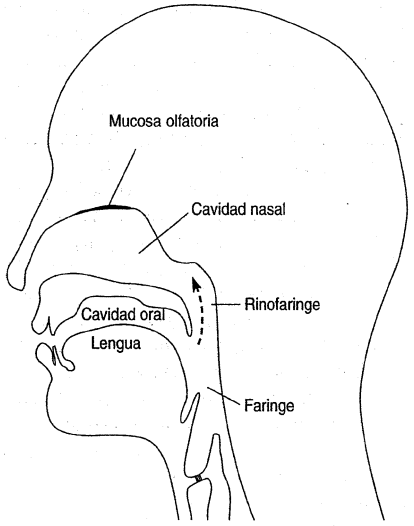


Figura 14.24
Las moléculas odoríferas que desprenden los alimentos en la cavidad oral y en la faringe viajan por la rinofaringe (flecha punteada) hacia la mucosa olfatoria en la cavidad nasal. Ésta es la ruta retronasal hacia los receptores olfativos.

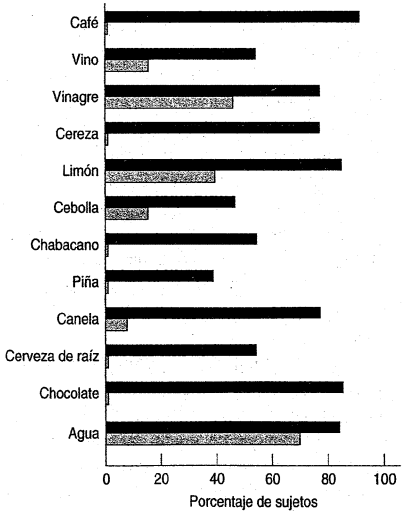


Figura 14.25
Porcentaje de los sujetos que reconocieron, con las ventanillas nasales abiertas (barras negras) y cerradas (barras sombreadas), los sabores anotados a la izquierda. (Adaptado de Mozell *et al.*, 1969.)

Oleato sódico

	Cerradas	Abiertas
Dulce	x	
Salado	x	
Agrio		
Amargo		x
Jabonoso	xx	xxxxxxxxx
Metálico		xx
Sulfuroso		
Insípido	xxxxxxxx	
Otro	x	x

(a)

Sulfato ferroso

Cerradas	Abiertas
x	
xx	x
x	
x	xx
x	xxxxxxxxx
	x
xxxxxx	x
x	

(b)

GMS

Oprimidas	Abiertas
xxxxxxxxx	xxxxxxxx
xxx	xxx
xx	x
x	xx
x	xxx

(c)

Figura 14.26
Descripción proporcionada por varios sujetos acerca de tres compuestos cuando los probaron con las ventanillas cerradas y abiertas. Cada X representa el juicio de un sujeto. (Tomado de Hettinger, Myers y Frank, 1990.)

ciones táctiles asociadas con los actos de masticar y deglutir (Murphy y Cain, 1980; Rozin, 1982).

Cambios de sabor durante una comida

Así como el dolor causado por un estímulo presentado a la piel puede ser disminuido mediante factores distintos al estímulo primario, como el acto de sobarse (página 464), el sabor placentero de un alimento puede cambiar si se consume más alimento. El hallazgo general es que el carácter placentero del sabor o del olor a menudo disminuye conforme se consume el alimento. De modo que, cuando empieza a comer un trozo de pay de plátano (o cualquiera que sea su postre favorito), los primeros bocados tienen un sabor rico y cremoso, pero antes que termine la rebanada, es posible que el sabor ya no le parezca tan bueno como al principio.

Se le llama **aliestesia**, que significa "cambio de sensación", al mecanismo asociado con la disminución del placer. Cabanac (1971, 1979) demostró la aliestesia al hacer que sus sujetos calificaran el sabor agradable de una solución azucarada al empezar a beberla y después de haber consumido cierta cantidad de la misma. A la larga, la solución azucarada, que al principio era sabrosa, se volvió desagradable, por lo que los sujetos se negaban a tomarla. De acuerdo con Cabanac, este experimento y muchos otros con resultados similares muestran que los estímulos son agradables o no dependiendo de las señales provenientes del interior del organismo.

La base de la aliestesia es central. Es decir, la disminución del sabor placentero de una solución azucarada después de beberla en gran cantidad se origina a raíz del efecto de la solución en el estómago. En apoyo a esta idea, se sabe que se requiere tiempo para que se desarrolle el efecto de la aliestesia, conforme la persona consume el alimento. Un resultado que apoya la idea de un mecanismo central es que la aliestesia se presenta cuando se hace llegar una solución de glucosa directamente al estómago (Cabanac y Fantino, 1977).

Además del efecto central de acción lenta de la aliestesia, el carácter placentero de la comida puede ser modificado también por un mecanismo de acción rápida llamado **saciedad sensorial específica** (Rolls *et al.*, 1981). La figura 14.27 presenta una demostración de dicho efecto. Los sujetos calificaron primero el olor placentero de varios alimentos, luego comieron uno de ellos hasta saciarse y volvieron a calificar la sensación placentera. Una característica de este efecto es que es específico. Comer plátanos disminuyó el carácter placentero del olor de esta fruta, pero no afectó a los otros olores. De manera similar, comer pollo disminuyó el carácter placentero del olor del pollo, pero no el del plátano o el de la mayoría de las otras sustancias (hubo un ligero decremento en el carácter placentero del pescado) (Rolls y Rolls, 1997).

Tal vez piense que lo anterior es igual a la aliestesia pues los sujetos comieron hasta sentirse satisfechos. Sin embargo, el decremento en lo placentero ocurría pocos minutos después de comer y se presentaba también si la sustancia era sólo masticada (sin que fuera tragada) o sólo era olida (aunque los efectos

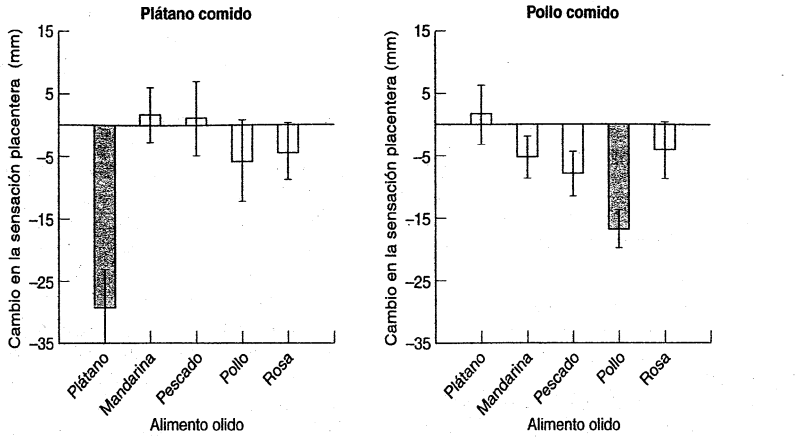


Figura 14.27
El cambio en el carácter placentero del olor de cinco alimentos diferentes después de haber comido plátano (izquierda) o pollo (derecha) hasta saciarse. Advierta que la sensación placentera disminuye en el caso del alimento consumido (barras sombreadas). Resultados similares se presentan si se huele o se mastica los alimentos, pero no se tragan . (Tomado de Rolls y Rolls, 1997).

eran menores en comparación con la condición de "masticado y tragado"). Asimismo, se presentaron resultados similares cuando los sujetos calificaron la sensación placentera del sabor del alimento (sin embargo, ¡no probaron el agua de rosas!). De esta forma, mientras la aliestesia se debe a la activación de los receptores en el estómago, la saciedad sensorial específica obedece a la activación de los receptores de la nariz y la boca. Más adelante veremos que la saciedad sensorial específica se ha observado también en el disparo de las neuronas corticales.

Fisiología de la percepción del sabor

Es probable que una serie de áreas corticales que funcionan en el gusto y en el olfato estén involucradas en la percepción del sabor de la comida. Sin embargo, hasta el momento, la mayor parte de la investigación sobre la respuesta cortical a la comida no se ha enfocado en la corteza olfatoria primaria, sino en la corteza orbital frontal (COF), ya que en esta área se combinan inicialmente las respuestas del gusto y el olfato.

Naturaleza multimodal de la corteza orbital frontal La COF recibe señales de las áreas corticales primarias para el gusto y el olfato, de la corteza somatosensorial primaria y de la corteza inferotemporal en la vía visual del "qué" (Rolls, 2000) (figura 14.28). Debido a esta convergencia de neuronas provenientes de diferentes sentidos, la COF contiene varias neuronas bimodales que responden a más de un sentido. La figura 14.29 muestra una neurona que responde al gusto y al olfato (figura 14.29a) y una que responde al gusto y a la visión (figura 14.29b).

Una propiedad importante de las neuronas bimodales es que a menudo responden a cualidades similares. Así, una célula que responde al sabor de las frutas dulces también responderá a su olor. Gracias a estas propiedades, y al hecho de que la COF es el primer lugar donde se combinan la información del gusto y del olfato, se ha sugerido que la COF es un centro cortical para la detección del sabor y para la representación perceptual de los alimentos (Rolls y Baylis, 1994).

Sin embargo, existe otra razón para pensar que la COF es fundamental en la percepción del sabor: a

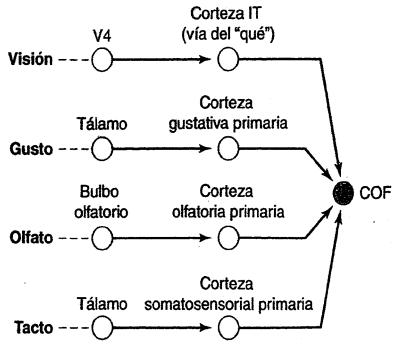


Figura 14.28
Como se observa, la corteza orbital frontal (COF) recibe señales de la visión, el gusto, el olfato y el tacto. Es la primera zona donde las señales del gusto y el olfato se encuentran. (Adaptado de Rolls, 2000).

diferencia de las neuronas en el área primaria del gusto, las cuales no se ven afectadas por el hambre, el disparo de las neuronas de la COF está influido por el hecho de que un animal quiera saciar su hambre con un alimento específico.

El hambre influye en la respuesta de las neuronas de la COF Hemos visto que comer plátanos o pollo puede disminuir lo placentero del sabor y el olor de dichas comidas. En la figura 14.30 se muestra un efecto similar en una neurona de la COF del mono. La gráfica superior muestra que esta neurona dispara alrededor de 10 puntas por segundo al olor de la crema y que la respuesta disminuyó a 3 puntas por segundo (el nivel de actividad espontánea) después que se presentaron 50 ml de crema. La gráfica inferior muestra la reacción conductual del mono a la presentación de la crema. Al inicio del experimento el mono lamía con entusiasmo el tubo de alimentación para recibir la solución, pero al final lo rechazaba y trataba de alejarlo. Así, a medida que disminuía el hambre del mono por la crema, el disparo de la célula al olor de ésta disminuyó también. Como en el caso de la saciedad sensorial específica, la respuesta conductual y neuronal fue también específica ante el alimento ingerido. Mientras la respuesta a la crema disminuía, la respuesta al olor de las manzanas o los plátanos se incrementó ligeramente (Critchley y Rolls, 1996). En el caso de los sabores, ocurren resultados similares.

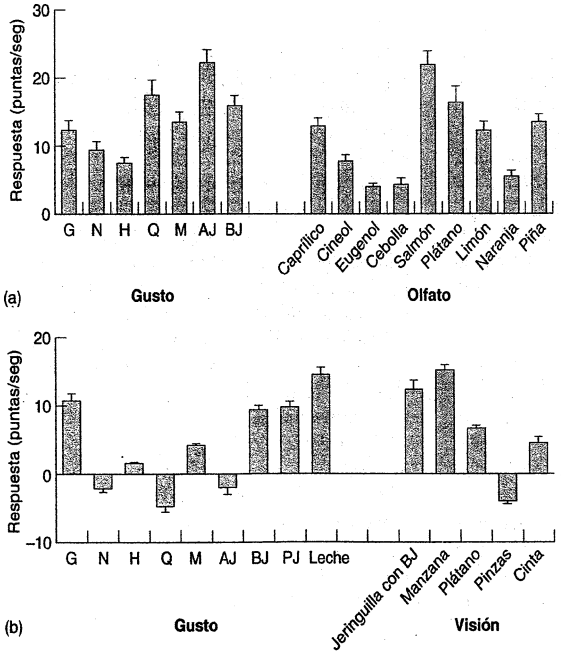


Figura 14.29
Forma en la dos células bimodales de la COF del mono responden a diferentes sustancias. La neurona (a) responde al gusto y al olfato. Las sustancias gustativas son glucosa (G), cloruro de sodio (N), ácido hidroclorhídrico (H), quinina (Q), GMS (M), jugo de manzana (AJ) y jugo de grosella negra (BJ). La neurona (b) responde a la presentación de estímulos gustativos en la lengua y cuando el mono percibe el estímulo (por ejemplo, un pedazo de plátano). (Tomado de Rolls y Baylis, 1994.)

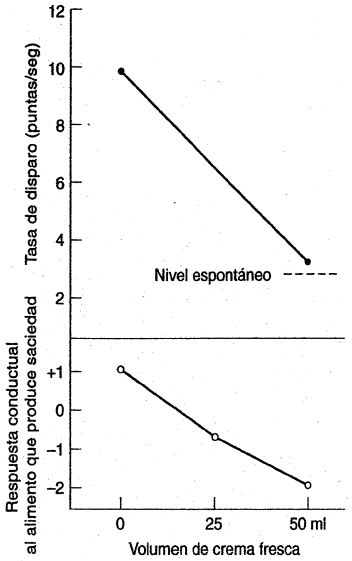


Figura 14.30
Modo en el que el consumo de crema influye en la tasa de disparo de las neuronas de la COF del mono (panel superior) y en la respuesta del mono a la crema (panel inferior). El consumo de crema ocasiona una disminución en la respuesta de la neurona a esta sustancia, pero no a otras sustancias (no se muestran). De igual forma, provoca que el mono pierda interés en beberla; de modo que, para el momento en que se le han ofrecido 50 ml, el mono la rechaza sistemáticamente. (Adaptado de Critchley y Rolls, 1996).

Aprendizaje de asociaciones olfato-gusto

Además de ser afectada por el hambre, la respuesta de las neuronas de la COF puede estar influida por el aprendizaje de asociaciones entre el olfato y el gusto. Rolls y sus colaboradores (1996b) realizaron un experimento que lo demuestra: presentaron, por un segundo cada uno, diversos odoríferos a monos. Algunos odoríferos señalaban que al lamer el tubo se produciría una recompensa dulce (la condición S+) y otros indicaban que al lamer el tubo se produciría una solución salada desagradable (la condición S−).

Rolls y sus colaboradores encontraron que algunas neuronas fueron influidas por este pareamiento, como se muestra en la figura 14.31. En el entrenamiento inicial, el olor del cineol se asociaba con el sabor dulce, mientras que el olor del amilacetato se asociaba con la solución salada desagradable. El resultado fue una respuesta grande para el cineol y una respuesta menor para el amilacetato. Posteriormente se cambió la recompensa de forma que el olor del cineol se asoció con la sal y el amilacetato con el azúcar. Luego de 20 a 40 ensayos después del cambio, la conducta del mono se modificó, de forma que ahora el amilacetato hacía que el mono deseara obtener el azúcar, mientras que el cineol provocaba que éste tratara de evitar la sal. Como se muestra a la derecha de la figura 14.31, la inversión de la respuesta neuronal requiere un tiempo mayor, es decir, de 80 a 100 ensayos. El resultado de este experimento muestra que la respuesta de una neurona olfatoria puede recibir una influencia mayor por parte del carácter de "recompensa" de un olor que de la cualidad del mismo.

Rolls y sus colaboradores sugieren que algunas de las propiedades de las neuronas bimodales que responden al gusto y al olfato pueden ser originadas por el tipo de aprendizaje mostrado en la figura 14.31. Recuerde que algunas de estas neuronas bimodales respondían de manera similar al olor y al gusto de las mismas sustancias, de modo que una neurona que responde bien al sabor de las frutas dulces también lo hará a su olor. Como esos sabores y olores siempre se asocian cuando se consumen dichas frutas, es probable que las neuronas hayan "aprendido" que esos sabores y olores van juntos. Sin embargo, advierta que no todas las neuronas muestran esta correspondencia entre el gusto y el olfato y que no todas muestran un efecto de aprendizaje. Algunas neuronas mantienen la misma respuesta a los olores, sin importar con qué sabor estén asociados. De esta manera, algunas neuronas son plásticas y otras no.

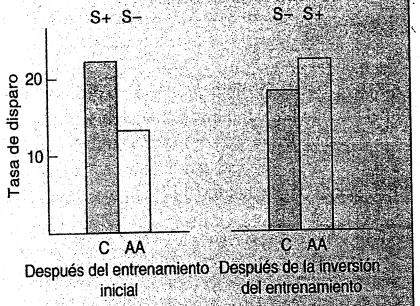


Figura 14.31
El efecto de las asociaciones olor-gusto en el disparo de las neuronas en la COF del mono. En el entrenamiento inicial se asoció el olor del cineol (C) con el sabor dulce (S+) y el olor del amilacetato (AA) con el sabor salado (S−). Luego se invirtieron los pareamientos de modo que C se asoció con lo salado y AA con lo dulce. Cuando esto sucedió, la respuesta a C disminuyó y la respuesta a AA aumentó. Los datos de esta gráfica representan las tasas de disparo después de 60 ensayos de entrenamiento inicial y 120 ensayos de entrenamiento después de la inversión. (Basado en datos de Rolls *et al.*, 1996b).

VER UN OLOR: UNA NARIZ COLOROMÉTRICA ELECTRÓNICA

Hemos visto que el olfato y el gusto proporcionan ejemplos excelentes del efecto "entre sentidos", ya que el sabor está determinado por la combinación del olfato y el gusto, y las neuronas bimodales de la COF responden al olfato y al gusto y, en algunos casos, a la visión y al tacto.

Describiremos a continuación un ejemplo totalmente diferente de un efecto entre sentidos a través de los dispositivos denominados **narices electrónicas**, diseñados por varios investigadores y compañías para detectar e identificar sustancias químicas en el aire. Estos dispositivos están diseñados con propósitos prácticos como el control de la calidad de los olores y la detección de sustancias químicas peligrosas, pero, para nosotros, resultan de interés debido a las siguientes razones:

1. Imitan la forma en que el sistema olfativo humano probablemente reconoce los olores complejos, ya que las narices electrónicas detectan las sustancias químicas mediante el uso de varios sensores, cada uno de los cuales responde a diversas sustancias. Así, una sustancia química particular es indicada por el patrón de respuesta a través de muchos sensores.
2. Algunas narices electrónicas proporcionan como resultado una serie de imágenes de diferentes colores para distintas sustancias químicas que podemos distinguir visualmente.

Neil Rakow y Kenneth Sushick (2000) diseñaron una nariz electrónica que consiste en una disposición de sensores como la de la figura 14.32. Cada círculo es el extremo de un haz de fibra óptica cubierta por una combinación de polímero y tinte que reacciona a las mezclas de gases cambiando de color. Cada uno de estos sensores utiliza diferentes combinaciones de polímero y tinte, por lo que tienen diferentes sensibilidades ante diversas sustancias químicas. Las diferentes combinaciones de polímero y tinte ocasionan también que, al ser activado, cada sensor responda con un cambio de color distintivo. Como este dispositivo crea un patrón diferente de colores para cada sustancia química, se le denomina nariz colorométrica electrónica (Lindstrom, 2000).

Muchas narices electrónicas usan sensores que crean respuestas eléctricas que alimentan a computadoras que analizan el patrón electrónico por medio de un poderoso software de reconocimiento de patrones. La ventaja del dispositivo colorométrico diseñado por Rakow y Sushick es que no requiere una computadora porque emplea el más poderoso sistema de reconocimiento de patrones: el sistema de ojo-cerebro humano. Así, una sustancia química par-

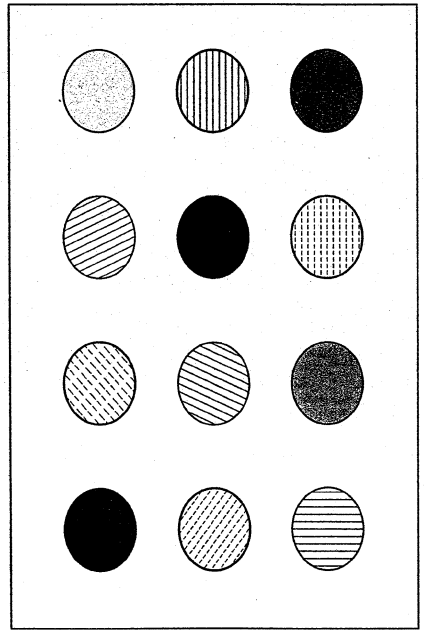


Figura 14.32
Panel de la nariz electrónica de Rakow y Sushick (2000). En el dispositivo real, el panel está a colores, y diferentes sustancias producen "huellas de color" distintas. En esta ilustración, los diferentes colores son simbolizados por diversos sombreados y símbolos dentro de cada elemento de la disposición del sensor.

ticular crea una "huella de color" en la disposición del sensor, de modo que la persona que observa dicha disposición es capaz de identificar la diferencia entre las huellas de diferentes sustancias químicas.

La facilidad con la que podemos identificar diferentes olores podría revelar información acerca de la percepción natural del olor: Es posible diferenciar una amplia gama de olores con base en sensores que responden a una serie de sustancias químicas, como las NRO y los glomérulos que crean la "huella neuronal" de los olores en los sistemas olfatorios biológicos. Sin embargo, cabe destacar que las narices electrónicas no se equiparan con nuestro sistema olfativo biológico puesto que estos dispositivos electrónicos se especializan en identificar la presencia de sólo unas docenas de sustancias químicas específicas, mientras que nuestro sistema puede detectar miles de olores diferentes.

TABLA SINÓPTICA 14.2

El sistema de la lengua

La lengua contiene papilas que incluyen los botones gustativos, los cuales están formados por células gustativas. Estas células están provistas de sitios receptores especializados en responder a diferentes tipos de sustancias químicas. La transducción tiene lugar cuando las soluciones gustativas activan los sitios receptores. La señal que se genera en las células gustativas viaja al núcleo del conducto solitario en el tallo encefálico y luego a la ínsula y a la corteza del opérculo frontal en el cerebro.

Cualidad del gusto

Las sensaciones gustativas pueden describirse en términos de cuatro gustos básicos (salado, agrio, dulce y amargo) y quizá un quinto, umami. Las personas difieren en su habilidad para detectar algunas cualidades, como lo amargo de la cafeína, debido a que cuentan con densidades diferentes de botones gustativos.

El código neuronal para la cualidad del gusto

Existe cierta incertidumbre respecto a si el código neuronal para la cualidad del gusto es distribuido o específico. La evidencia a favor de la codificación distribuida contempla la existencia de neuronas que responden a muchas sustancias, el sabor similar de sustancias que tienen el mismo patrón entre fibras y el hecho de que en ocasiones no es posible decir qué sustancia está presente con base en el disparo de un solo tipo de neurona. La evidencia a favor de la codificación específica contempla la existencia de neuronas estrechamente sintonizadas, los cuatro mecanismos de transducción especializados en características moleculares específicas, los efectos selectivos de privación en las neuronas activas con el sodio y los efectos selectivos del amiloride en el gusto salado. La codificación puede ser una combinación de codificación específica para indicar una cualidad y distribuida para indicar las diferencias en gustos dentro de una cualidad.

Percepción del sabor

El sabor es una combinación entre el gusto y el olfato. Los receptores olfatorios son estimulados a través de la ruta retronasal mientras degustamos alimento. Existe evidencia de que el carácter placentero de los sabores puede cambiar a medida que los gustos asociados por medio del proceso central lento de la aliestesia y el proceso rápido de la saciedad sensorial específica.

Fisiología de la percepción del sabor

Al parecer la corteza orbital frontal (COF) es un centro de control para la detección del sabor. En este sitio las señales del gusto y el olfato se reúnen por primera vez, además de que contiene muchas neuronas bimodales. La disminución del hambre tras la alimentación está asociada con decrementos en la respuesta de algunas neuronas de la COF.

Plasticidad: Aprendizaje de la asociación olfato-gusto

Mediante el uso de olores como señales de la presencia de gustos positivos o negativos, ha sido posible demostrar que la sintonización de neuronas de la COF con odoríferos específicos puede ser moldeada por los gustos con los que se asocian.

Entre sentidos: Nariz colorométrica electrónica

Los dispositivos llamados narices electrónicas pueden detectar sustancias químicas en el aire. Una versión de este dispositivo emplea una disposición de sensores que adoptan diferentes colores para crear huellas de color distintas para diversas sustancias químicas. Este patrón de colores puede ser discriminado por el sistema visual de reconocimiento de patrones.

Preguntas de estudio

1. ¿Cuáles son las propiedades únicas del gusto y del olfato en comparación con las de los otros sentidos? (473)
2. ¿Cuál es la relación entre la ingestión de una sustancia y su toxicidad? (474)
3. ¿Qué es la neurogénesis y por qué es necesaria? (474)

Olfato: Usos y hechos

4. Defina los siguientes términos: *microsmático*, *macrosmático* y *anosmia*. (475)
5. Compare la sensibilidad de nuestros receptores olfativos con los del perro y el gato. De igual manera, compare nuestra sensibilidad a los olores con la de estos animales. ¿A qué se deben las diferencias? (475)
6. ¿Por qué resultaron tan elevadas las primeras mediciones del umbral diferencial olfativo? ¿Cómo determinó Cain que este umbral era en realidad menor? (476)
7. ¿Aproximadamente qué porcentaje de los olores de las sustancias conocidas podemos identificar? ¿Cómo puede mejorarse este porcentaje? ¿Cuál es la función de la memoria en dicho reconocimiento? (476)
8. Describa el experimento de la camiseta y los de la sincronía menstrual. ¿Cuál es la razón posible de esta sincronía? (477)

Sistema olfativo

Mucosa olfatoria

9. ¿Dónde se localiza la mucosa olfatoria? (478)
10. Describa las neuronas receptoras olfatorias (NRO). (480)
11. ¿Dónde ocurre la transducción? (480)
12. ¿Dónde se localizan los receptores olfatorios (RO)? (480)
13. ¿En qué se asemejan los receptores olfatorios a la molécula de pigmento visual? (480)
14. ¿Cuántos tipos diferentes de RO existen aproximadamente? (480)
15. ¿De qué manera se comparan entre sí los RO de una NRO particular? (480)
16. ¿Cuáles son las dos maneras en las que las moléculas de los odoríferos llegan a los sitios activos de las neuronas receptoras? (480)
17. ¿Qué sucede cuando los odoríferos llegan a los RO? (480)
18. ¿Cuántos tipos diferentes de NRO existen? (480)
19. ¿Cómo se divide en zonas la mucosa olfatoria? (480)
20. ¿Qué revelan estas zonas acerca de la forma en que las señales de la mucosa son enviadas al bulbo olfatorio? (480)

Cerebro

21. ¿Por qué resulta "notable" el trayecto corto de los axones de las NRO hacia el bulbo olfatorio? (481)
22. ¿Qué estructuras alcanzan los axones de las NRO? (481)
23. ¿Qué señales reciben los glomérulos? ¿Cuál es una de las funciones principales de los glomérulos? (481)
24. ¿Cuáles son las dos principales áreas corticales de la olfacción?, ¿cuál es la estructura subcortical que participa en la respuesta emocional? (482)

Código neuronal para las moléculas odoríferas

25. ¿Cuál es la relación entre las propiedades físicas y químicas de las sustancias y sus olores? (482)

La respuesta de las NRO

26. ¿Las NRO individuales responden solamente a una o dos sustancias químicas o a muchas? (482)

La respuesta de los glomérulos

27. ¿ Los glomérulos individuales responden solamente a una o dos sustancias químicas o a muchas? (483)
28. Describa los glomérulos que parecen especializarse en responder a moléculas con estructuras específicas. ¿Qué es un odotopo? (484)

El código olfatorio es un patrón

29. ¿Cómo se ve la respuesta a un odorífero particular a través de varias NRO? (484)

30. ¿Cómo se empleó la técnica de la 2-desoxiglucosa para determinar la respuesta de las áreas del bulbo olfatorio ante odoríferos específicos? (484)

Procesamiento central de la información olfativa

31. ¿Cómo responden las neuronas de la corteza orbital frontal (COF) a diferentes odoríferos? (485)

Exploración del cerebro: Respuestas de olfateo en el cerebro humano

32. ¿Qué demostró la investigación de Sobel acerca de la respuesta de la corteza piriforme al olfateo? ¿Cuál es el resultado práctico de disponer de información acerca del olfateo? (486)

Sistema del gusto

La lengua y la transducción

33. Describa la estructura de la lengua según se ilustra en la figura 14.15 (487)
34. ¿Cuál es la diferencia entre un botón gustativo, una célula gustativa y un poro gustativo? (489)
35. ¿Cuándo ocurre la transducción? ¿Cómo difiere la transducción en diferentes sustancias químicas? (489)

Destinos centrales de las señales del gusto

36. ¿Qué nervios conducen las señales de la lengua hacia el cerebro? (489)
37. ¿Cuáles son algunas de las estructuras centrales que reciben señales de la lengua? (489)

Cualidad del gusto

Cuatro cualidades básicas del gusto

38. ¿Cuáles son las cuatro cualidades básicas del gusto y cuál podría ser la quinta ? (490)

Genética de la experiencia del gusto

39. ¿Cuál es la relación entre la genética y la experiencia del gusto? ¿Quiénes son los catadoresy los no catadores? (491)
40. ¿Cuál es la relación entre ser o no catador y los receptores del gusto? (491)

Código neuronal de la cualidad del gusto

Codificación distribuida

41. Explique el experimento de Erickson que apoya la idea de la codificación distribuida. (492)
42. ¿Qué pruebas muestran que la codificación distribuida podría operar en los seres humanos? (493)

Codificación especificada

43. ¿Qué pruebas hay de la codificación específica en el sistema del gusto? (493)

¿La codificación es distribuida o específica?

44. ¿Qué argumento está a favor de que al menos alguna forma de codificación distribuida está involucrada en la percepción del gusto? (493)
45. ¿Es posible que parte de la codificación sea también específica? (495)

Percepción del sabor

46. ¿Qué es el "sabor"? (496)
47. ¿Por qué sería correcto afirmar que sentir los olores y gustos de diferentes alimentos constituye una proeza de la organización perceptual? (496)

Sabor = gusto + olfato

48. ¿Qué es la ruta retronasal en los estímulos odoríferos? (496)
49. ¿Qué evidencia prueba la influencia del olor en el "gusto"? (497)
50. ¿Por qué localizamos erróneamente la fuente de las sensaciones del sabor en la boca? (498)

Cambios de sabor durante una comida

51. ¿Qué es la aliestesia? ¿Qué evidencia prueba que ésta es un efecto central? (498)
52. ¿Qué es la saciedad sensorial específica? ¿A qué nos referimos cuando decimos que es específica? (498)
53. ¿Qué evidencia prueba que la saciedad sensorial específica es sensorial y no central? (498)

Fisiología de la percepción del sabor

54. ¿Cuál es la base de la naturaleza multimodal de la COF? (499)
55. ¿Qué propiedad importante tiene la forma en que las células bimodales de la COF responden al gusto y al olor de la misma sustancia? (499)
56. ¿Por qué se ha sugerido que la COF es el centro de control en la detección del sabor? (499)
57. Describa los experimentos que muestran que la respuesta de las neuronas de la COF puede ser influida por el hambre. (500)

Plasticidad de la percepción: Aprendizaje de asociaciones olfato-gusto

58. Describa los experimentos que demuestran que la respuesta de las neuronas de la COF a los olores puede ser influida por el gusto con que se asocia el olor. (502)
59. ¿Cómo explica el resultado anterior la forma similar en que algunas neuronas bimodales de la COF responden al olor y al gusto de un alimento particular? (502)

Entre sentidos: Ver un olor: Una nariz colorométrica electrónica

60. ¿Qué es una "nariz electrónica" y cuál es su propósito? (503)
61. Mencione dos razones, además de su valor práctico, por las que estas narices electrónicas resultan interesantes. (503)
62. ¿Qué es una nariz colorométrica electrónica? ¿En qué se distingue de las narices electrónicas que emplean computadoras para analizar su respuesta a las sustancias químicas? (503)
63. ¿Qué dispositivo de reconocimiento de patrones es utilizado por la nariz colorométrica electrónica? (503)

15

Desarrollo perceptual

Esquema temático

Medición de la percepción infantil

Capacidades perceptuales infantiles: Visión

Capacidades perceptuales infantiles: Oído y sentidos químicos

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN: El desarrollo de la miopía

ENTRE SENTIDOS: Percepción multimodal en los niños

Algunas preguntas que consideraremos

- ¿Qué perciben los recién nacidos? (510)
- ¿Reconoce un recién nacido a su madre? (517)
- ¿En qué momento los niños empiezan a percibir los colores? (521)
- ¿Cómo aparece la miopía? (538)

Nuestros sentidos nos confieren capacidades en verdad sorprendentes. Podemos ver detalles finos y mantenerlos enfocados aunque los objetos se acerquen y se alejen. Cuando vemos que un objeto se mueve, lo seguimos con la vista y mantenemos la imagen de éste de manera fija en la fóvea para observarlo con claridad. Percibimos la ubicación de los sonidos, transformamos los cambios de presión del aire en expresiones con significado y formamos una miríada de sabores y olores con las moléculas del entorno.

Como adultos, somos capaces de todo lo anterior y más. Pero, ¿nacimos con estas habilidades? Casi todos los psicólogos del siglo XIX habrían contestado que el mundo perceptual de los recién nacidos es totalmente confuso y, por tanto, no perciben nada, o bien, no pueden asignarle significado a la estimulación que reciben.

En este capítulo trataremos la postura de los psicólogos del siglo XIX, por lo que nos preguntaremos qué tipo de capacidades perceptuales se encuentran en los neonatos y en los niños muy pequeños. Veremos que si bien presentan grandes deficiencias en comparación con los niños más grandes y con los adultos, perciben mucho más de lo que los psicólogos decimonónicos pensaban.

Sin embargo, nuestro objetivo no se reduce simplemente a establecer lo que los neonatos y los niños pequeños perciben, pues examinaremos también

otras preguntas que los psicólogos y los fisiólogos interesados en el desarrollo de la percepción se formulan. A continuación presentaremos algunas de estas preguntas, cuyas respuestas anticiparemos brevemente pues las desarrollaremos de manera más amplia a lo largo del capítulo.

1. *¿Cómo se desarrollan con la edad las capacidades perceptuales de los recién nacidos?*
   Casi todas las capacidades se perfeccionan rápidamente durante el primer año.
2. *¿Cuándo aparecen nuevas capacidades perceptuales?*
   Algunas capacidades que no están presentes al nacer aparecen durante los primeros meses.
3. *¿Qué aspectos de los estímulos son importantes para los neonatos y los niños pequeños?*
   El movimiento es un ejemplo de un aspecto de la estimulación que ayuda a los niños pequeños a discernir las formas.
4. *¿Cuáles son los mecanismos del desarrollo perceptual?*
   El desarrollo está gobernado por la influencia recíproca de la programación biológica y la experiencia perceptual de los pequeños.

Para poder responder a estas preguntas, debemos saber determinar lo que los pequeños perciben. Esto último representa una de las grandes dificultades del estudio del desarrollo perceptual. En este sentido, uno de los logros de la investigación moderna es el hallazgo de los medios propicios para descubrir las características del mundo perceptual infantil.

Medición de la percepción infantil

¿Por qué los primeros psicólogos pensaban que los neonatos carecían de un mundo perceptual, o bien, que éste era muy confuso, mientras que los estudiosos actuales opinan que éstos poseen ciertas habilidades perceptuales?, ¿acaso los niños aprendieron a ver y a escuchar mejor del siglo XIX a la actualidad? Desde luego que no. Lo que sucedió fue que los psicólogos aprendieron a medir las capacidades perceptuales infantiles que siempre habían estado ahí.

Problemas sobre la medición de la percepción infantil

La siguiente declaración de un científico reconocido quien estudia el desarrollo perceptual de los niños de 3 a 5 meses hace patente algunas de las dificultades con las que la investigación realizada con neonatos se ha enfrentado:

> Admito que nunca he tenido el valor de llevar a cabo un experimento con neonatos. Para todos aquellos que no tienen idea de las dificultades que esto entraña, debo decir que efectuar un experimento tal puede llegar a ser una odisea: convencer a los directores del hospital y al personal de los cuneros de que la investigación vale la pena; instalar un equipo aparatoso en cubículos muchas veces atestados y precarios; conseguir el permiso de las madres, quienes, dicho sea de paso, se están recuperando del parto; esperar, en ocasiones por horas, a que el niño que vayamos a examinar se encuentre en un estado de alerta tranquila; enfrentar los inevitables cambios de estado del bebé una vez que la prueba comenzó e interpretar respuestas que en un momento parecieran reducirse a una mirada perdida y en otro parecieran revelar una participación activa ante el estímulo. (Cohen, 1991, p. 1)

No sólo los neonatos y los niños pequeños lloran, se duermen y no prestan atención durante las pruebas, sino que también el hecho de que no entiendan ni obedezcan las instrucciones verbales representa una dificultad aún mayor. Incluso cuando el pequeño coopera al estar quieto y atento, el investigador enfrenta el problema de idear métodos que le permitan determinar lo que éste percibe.

La clave para medir la percepción infantil está en plantear la pregunta correcta. A fin de entenderlo, analicemos dos preguntas que podemos formular para determinar la agudeza visual, o sea, la capacidad de percibir los detalles. La primera de ellas, "¿Qué ves?", es a la que uno responde cuando lee las letras de una tabla como la de la figura 15.1. Esta técnica calcula la agudeza mediante el registro de las letras más pequeñas que el sujeto puede reconocer. Obviamente esta técnica no es la adecuada con los pequeños. Para determinar la agudeza infantil tenemos que formular otra pregunta y emplear otro método.

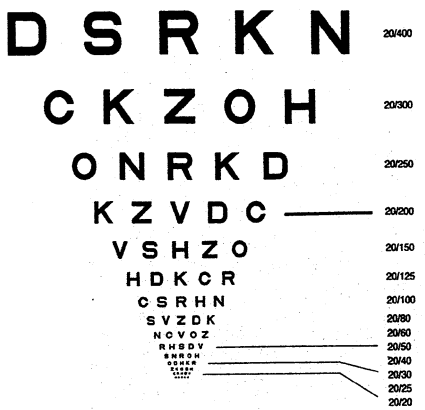


Figura 15.1
Tabla para medir la agudeza visual. Estas tablas funcionan bien con niños mayores y adultos capaces de responder a la pregunta, "¿Qué ves?", pero no funcionan con los niños muy pequeños. Para medir la agudeza, necesitamos formular otra pregunta y emplear un estímulo diferente.

La otra pregunta que podemos formular es: "¿Distingues la diferencia entre el estímulo de la izquierda y el de la derecha?" Los niños pueden contestarla, no verbalmente, sino con el movimiento de los ojos.

Vista preferencial

La forma en la que los niños contemplan los estímulos de su ambiente nos permite determinar si distinguen entre dos estímulos. Con la **técnica de la vista preferencial (VP)** se le presentan al niño dos estímulos como los de la figura 15.2 y el experimentador mira sus ojos para saber hacia dónde ve. Si observa un estímulo más que otro, el experimentador concluye que el niño es capaz de distinguir la diferencia entre ambos.

La vista preferencial funciona porque los infantes tienen preferencias visuales espontáneas, es decir, prefieren ver ciertos estímulos. Por ejemplo, para medir la agudeza visual, podemos aprovechar el hecho de que los pequeños escogen ver objetos con contornos en lugar de los que son homogéneos (Fantz, Ordy y Udelf, 1962). Cuando presentamos un enrejado con barras gruesas y un campo uniforme que refleja la misma cantidad de luz que reflejaría el enrejado si las barras se extendieran de manera uniforme en toda el área, los pequeños pueden ver con facilidad las barras y, por lo tanto, miran más este campo que el campo gris (uno y otro campos se presentan al azar y de manera alternada en cada ensayo). Con esta preferencia hacia las barras, el niño nos dice "puedo ver el enrejado" (figura 15.3).

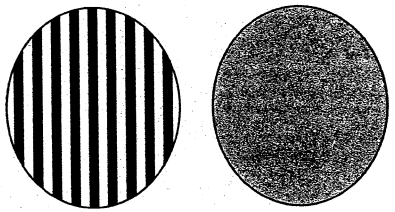


Figura 15.2
Un estímulo de enrejado y un campo gris de la misma intensidad promedio. Este estímulo es adecuado para medir la agudeza infantil porque los niños pueden responder a la pregunta "¿Cuál es la diferencia entre los dos campos?". La respuesta depende de hacia dónde dirijan su mirada, lo que permite medir su agudeza. Vea mayores detalles en el texto.

A medida que disminuimos la anchura de las barras, al niño se le dificulta cada vez más distinguir el enrejado del estímulo gris hasta que, una vez que se vuelven indiscernibles, mira por igual las dos representaciones. Para determinar la agudeza visual del niño medimos la franja más estrecha ante la que todavía es capaz de diferenciar entre los dos campos.

Habituación

La técnica de la vista preferencial para medir la agudeza se basa en la preferencia espontánea de los niños por los contornos; pero, para medir otras capacida-

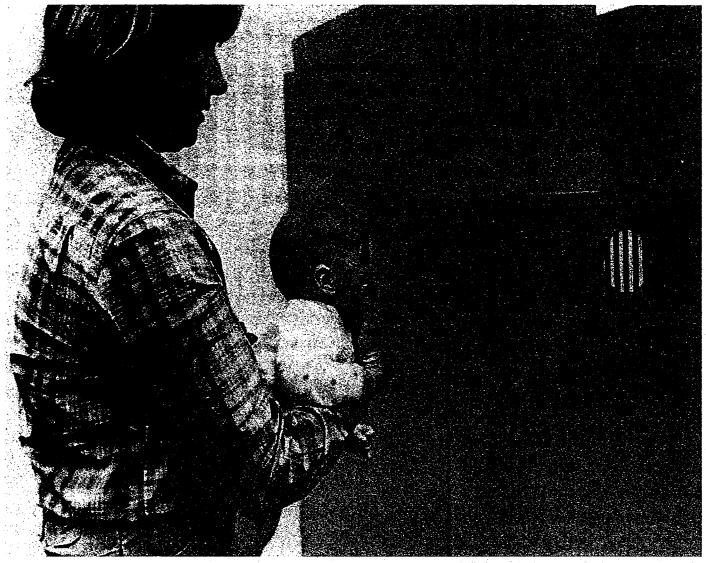


Figura 15.3
Niño puesto a prueba mediante la técnica de vista preferencial. La madre sostiene al niño frente a la representación: un enrejado a la derecha y un campo gris homogéneo a la izquierda de la misma intensidad promedio que el enrejado. El experimentador, que no sabe de qué lado está el enrejado en cada ensayo, observa por una mirilla (apenas visible entre el enrejado y el campo gris) y decide si el infante ve a la izquierda o la derecha. (Fotografía por cortesía de Velma Dobson.)

des perceptuales, muchas veces queremos saber si el niño percibe la diferencia entre dos estímulos que normalmente mira por igual. Los investigadores han resuelto el problema considerando el siguiente comportamiento de los pequeños: cuando se les da a escoger entre un estímulo conocido y uno novedoso, es más probable que dirijan la vista a este último (Fagan, 1976; Slater, Morison y Rose, 1984).

Puesto que los niños se inclinan a mirar los objetos novedosos, podemos crear una preferencia por un estímulo si los familiarizamos con uno en particular y no con otro. En esta técnica, denominada **habituación**, un estímulo se presenta una y otra vez y se mide el tiempo que el niño lo ve en cada presentación (figura 15.4). Conforme se familiariza con el estímulo, se habitúa a él y lo mira menos en cada ensayo.

Cuando el niño se habitúa al estímulo, lo reemplazamos por uno nuevo y determinamos si puede o no distinguirlo. En la figura 15.4, lo anterior ocurre en el octavo ensayo. Si el niño distingue entre el estímulo de habituación y el nuevo, presenta una **deshabituación**, es decir, un aumento en el tiempo de observación cuando el estímulo es modificado, como lo señalan los círculos blancos de la figura 15.4. Sin embargo, si no distingue entre ambos estímulos seguirá habituándose al nuevo (puesto que no lo percibe como novedoso), según lo indican los cuadrados blancos de la figura 15.4.

Cuando en este capítulo mostremos los resultados de experimentos de habituación, usaremos la forma que aparece en la figura 15.5. El estímulo al que el niño se habitúa se encuentra a la izquierda y el que

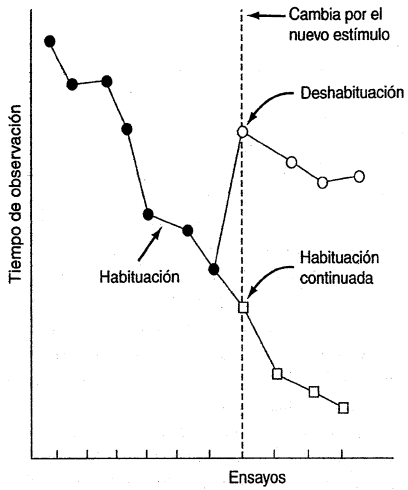


Figura 15.4
Resultados posibles de un experimento de habituación. Vea los detalles en el texto.

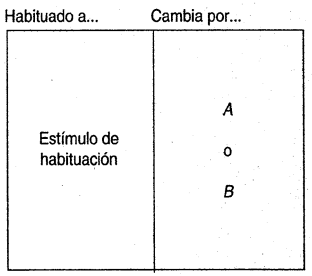


Figura 15.5
Formato estandarizado para presentar los resultados de la habituación. El estímulo de habituación aparecerá a la izquierda y el nuevo a la derecha. El estímulo nuevo que causa una deshabituación siempre se coloca en la parte superior.

se presenta después de la habituación está a la derecha. El estímulo que produce la deshabituación se coloca en la parte superior. Así, en este ejemplo, cambiar el estímulo A causa una deshabituación, pero ésta no ocurre si se cambia el estímulo *B*. Recuerde que la deshabituación significa que al niño le parece que el segundo estímulo (el que está en la parte superior derecha de la figura) es distinto del estímulo de habituación (el de la izquierda).

Capacidades perceptuales infantiles: Visión

Ahora que ya explicamos los procedimientos para medir la percepción infantil, estamos listos para describir las capacidades perceptuales que se han descubierto con tales métodos. Comencemos por considerar diversas capacidades visuales (véase también Gwiazda y Birch, 2001; Teller, 1997).

Agudeza y contraste

Una de las preguntas básicas que debemos plantear acerca de la percepción infantil es el grado de efectividad con el que los niños aprecian los detalles y los contrastes.

Percepción de los detalles La agudeza visual es escasa en los neonatos (aproximadamente de 20/400 a 20/600 al mes de edad)[1], pero aumenta rápidamente durante el primer semestre a poco menos que el nivel adulto de 20/20 (Banks y Salapatek, 1978; Dobson y Teller, 1978; Harris, Atkinson y Braddick, 1976; Salapatek, Bechtold y Bushnell, 1976). La agudeza se calcula por medio de la técnica de la vista preferencial (la comparación de enrejados y campos homogéneos) y la medición de una respuesta eléctrica llamada **potencial visual evocado (PVE)**, la cual es registrada por electrodos de disco que se colocan en la nuca del niño, sobre la corteza visual. El PVE es la respuesta conjunta de miles de neuronas que se encuentran cerca de los electrodos.

Cuando se emplea el PVE para medir la agudeza, el niño mira un campo gris que es reemplazado

[1] La expresión 20/400 significa que el niño debe contemplar un estímulo a 20 pies (algo más de 6 metros) para ver lo mismo que un adulto a 400 pies (casi 122 metros) (véase el capítulo 16).

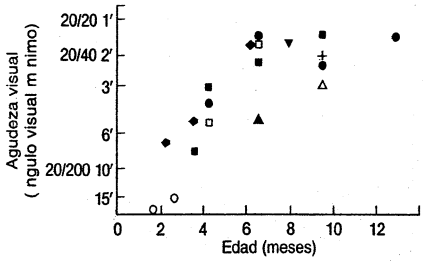


Figura 15.6
Mejora de la agudeza visual en el primer año de vida, medida con la técnica PVE. Los números del eje vertical indican la anchura mínima de la franja a la que genera una respuesta detectable. Las cifras de agudeza de Snellen (véase el capítulo 16) también se indican en este eje. Los diferentes símbolos representan las mediciones de varios sujetos. (Pirchio *et al.*, 1978.)

durante un instante por un enrejado o un tablero. Si las barras o los escaques son lo suficientemente grandes para que el sistema visual los detecte, la corteza visual genera entonces un potencial visual evocado. En cambio, si no es posible resolver el diseño, no se produce ninguna respuesta. Así, el PVE es una medida objetiva de la capacidad visual para detectar detalles. La figura 15.6 muestra la agudeza de varios sujetos medida con esta técnica. A la mejora rápida de la agudeza después de los seis meses le sigue un periodo estable. La agudeza adulta no se alcanza sino hasta poco después del primer año.

La agudeza es una de las pocas capacidades perceptuales con las que podemos demostrar paralelismos entre la medición psicofísica del desarrollo y el desarrollo fisiológico. Así, aunque nuestra revisión de las capacidades visuales se concentre en las mediciones psicofísicas, consideremos, en lo que atañe a la agudeza, la índole de esta correspondencia entre el desarrollo perceptual y la fisiología.

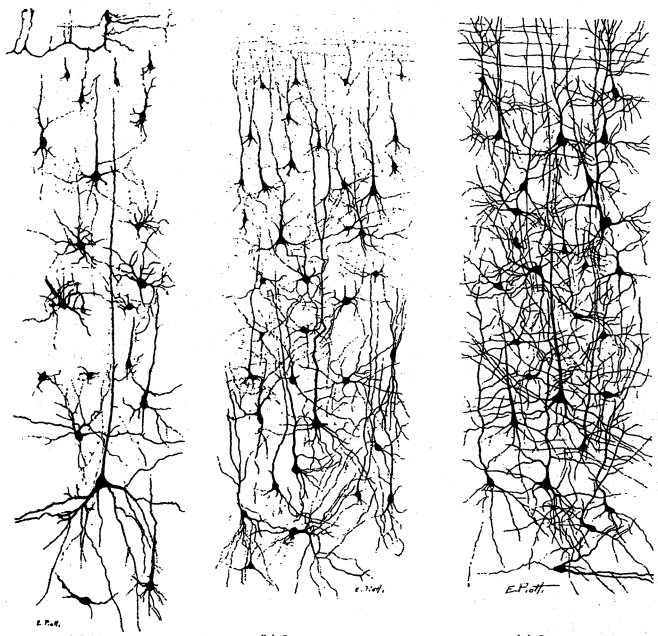


Figura 15.7
Dibujos de neuronas de la corteza visual de un niño recién nacido, uno de 3 meses y otro de 6. (Conel, 1939, 1947, 1951.)

El paralelismo entre la percepción y la fisiología es evidente si observamos el estado de la retina y el de la corteza al nacer. Una de las razones de que el niño presente poca agudeza es que su corteza visual no está desarrollada por completo. En la figura 15.7 se muestra el estado del desarrollo cortical en el nacimiento y a los 3 y 6 meses (Conel, 1939, 1947, 1951). La figura indica que la corteza visual está apenas parcialmente desarrollada al nacer, y que el desarrollo es mayor a los 3 y a los 6 meses, momento cuando importantes progresos en la agudeza visual sobrevienen. De cualquier forma, el estado de la corteza no explica por completo la poca agudeza del niño. Si observamos la retina de éste, veremos que, si bien la retina periférica, dominada por bastones, se asemeja a la del adulto, los conos de la fóvea están muy espaciados y poco desarrollados (Abramov *et al.*, 1982).

La figura 15.8 es una comparación de los conos en la fóvea del neonato y del adulto. Los conos del primero tienen segmentos internos gruesos y externos cortos, mientras que en el segundo son más largos y aproximadamente del mismo diámetro (Banks y Bennett, 1988; Yuodelis y Hendrickson, 1986). Estas diferencias de forma y tamaño tienen varias consecuencias. Las dimensiones menores del segmento externo sugieren que los conos del bebé tienen menos pigmentos visuales y, por lo tanto, no absorben la luz tan bien como los conos del adulto. Además, los segmentos internos gruesos forman un enrejado de receptores basto, como en la figura 15.9a, con muchos espacios entre los segmentos externos. En contraste, los conos delgados de los adultos están más juntos, como en la figura 15.9b, y trazan un enrejado más

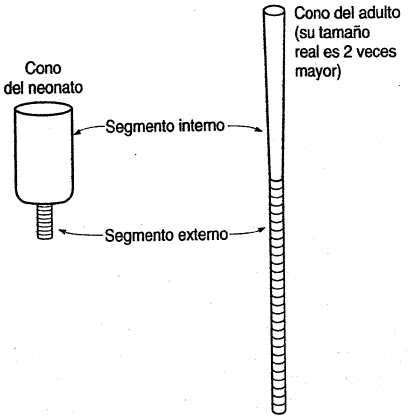


Figura 15.8
Formas idealizadas de los conos de la fóvea del neonato y el adulto (los conos verdaderos no son perfectamente rectos y cilíndricos). Los conos de la fóvea son mucho más estrechos y largos que los de cualquier otra parte de la retina, así que éstos difieren de los que presentamos en las figuras 2.10 y 2.11. Los conos del adulto tienen el doble de la longitud que se muestra aquí. (Tomado de Banks y Bennett, 1988.)

cerrado que se presta para la detección de los detalles finos. Martin Banks y Patrick Bennett (1988) calcularon que los segmentos externos de los conos cubren el 68 % de la fóvea del adulto pero apenas el 2% en la fóvea del neonato. Esto significa que casi toda la

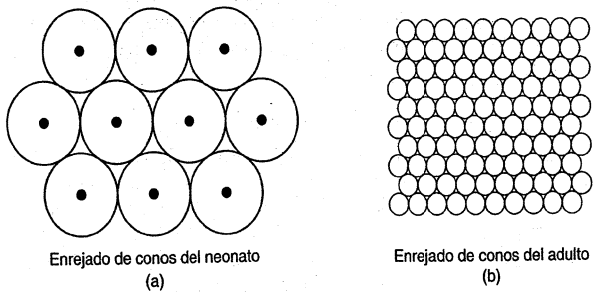


Figura 15.9
Enrejados de conos receptores de la fóvea de (a) un recién nacido y (b) un adulto. Los segmentos externos de los conos del recién nacido, indicados por los círculos negros, están muy espaciados a causa del espesor de los segmentos internos. En contraste, los conos del adulto, con los segmentos internos delgados, se encuentran más próximos. (Adaptado de Banks y Bennett, 1988.)

luz que incide en la fóvea del recién nacido se pierde en los espacios entre los conos, por lo que no resulta útil para la visión.

La agudeza es un ejemplo de una capacidad que podemos medir en el nacimiento, o poco después, y seguir en su perfeccionamiento. También podemos hacer lo anterior con la sensibilidad al contraste, la cual ofrece información que supera lo que nos revelan las mediciones de la agudeza. La agudeza visual muestra la capacidad del sistema visual para resolver los detalles finos en las mejores condiciones. Sin embargo, no nos enseña mucho sobre qué tanto podemos ver con poco contraste y qué tan bien percibimos formas que son más grandes que los detalles finos. Para determinar la capacidad del sistema visual de percibir una gama amplia de contrastes, medimos la función de sensibilidad al contraste (FSC) (repase en el capítulo 3 la descripción del FSC).

Percepción del contraste En la figura 15.10, las funciones de sensibilidad al contraste en niños de 1, 2 y 3 meses, así como en adultos, indican que 1) la capacidad infantil de percibir el contraste está restringida a las frecuencias bajas; 2) en estas frecuencias, la sensibilidad al contraste del niño es menor que la del adulto por un factor de 20 a 100, y 3) el niño ve poco o nada en frecuencias superiores a 2 o 3 ciclos por grado, que son las frecuencias a las que el adulto es más sensible (Banks, 1982; Banks y Salapatek, 1978; 1981; Salapatek y Banks, 1978).

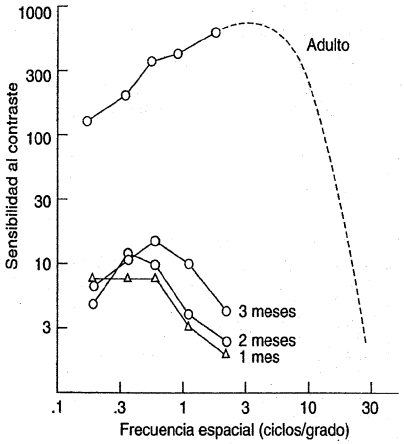


Figura 15.10
Funciones de sensibilidad al contraste de un adulto y de niños a los que se sometió a prueba al primero, segundo y tercer meses de edad.

¿Qué nos indica la escasa FSC del niño acerca de su mundo visual? Sin duda, estos niños son sensibles sólo a una pequeña fracción de la información visual que el adulto recibe. Al mes de edad, los niños no perciben detalles finos y sólo ven, con mucho contraste, los objetos relativamente grandes. A esta edad, su vista es hasta cierto punto peor que la visión nocturna de los adultos (Fiorentini y Maffei, 1973; Pirchio *et al.*, 1978), lo que resulta congruente con el hecho de que el estado inmaduro de la fóvea de los niños los obliga a ver sobre todo con la periferia dominada por los bastones.

Ahora bien, no debemos concluir acerca de la mala visión del niño que éste no ve nada. A distancias muy próximas, detecta rasgos gruesos, como se observa en la figura 15.11, que es una simulación de cómo pequeños de 1, 2 y 3 meses de edad perciben el rostro de una mujer a 50 centímetros de distancia. Al mes de edad, el contraste es muy poco por lo que les resulta difícil reconocer las expresiones faciales, pero es posible que vean zonas muy contrastadas, como el contorno entre la línea del pelo y la frente de la mujer. A los 3 meses, la percepción infantil del contraste ha mejorado tanto que distinguen las expresiones faciales. Las pruebas conductuales indican que de los 3 a los 4 meses, los pequeños distinguen un rostro feliz de otros que muestran sorpresa, enojo o que son neutros (LaBarbera *et al.*, 1976; Young-Browne, Rosenfield y Horowitz, 1977).

Los pequeños poseen una "ventana al mundo" muy distinta a la de los adultos: ven el mundo como a través de un vidrio congelado que filtra las frecuencias altas que les podrían permitir ver los detalles finos, pero que les deja cierta capacidad para detectar formas más grandes de baja frecuencia.

Percepción de objetos

La capacidad de los neonatos de aprovechar la información visual excede lo que esperaríamos con base en las mediciones de la agudeza o la sensibilidad al contraste. Por ejemplo, a pesar de su poca agudeza y sensibilidad al contraste, los neonatos de 2 a 3 días reconocen el rostro de su madre.

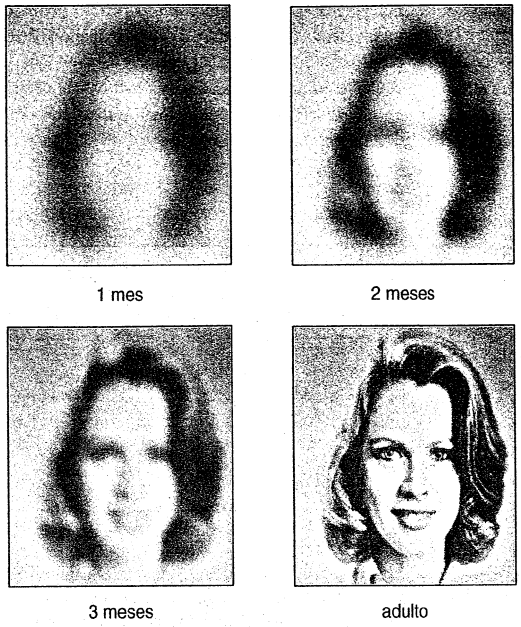


Figura 15.11
Simulaciones de lo que pequeños de 1, 2 y 3 meses de edad ven cuando miran el rostro de esta mujer a unos 50 centímetros de distancia. Estas imágenes se obtuvieron mediante un procedimiento matemático que aplica las FSC de los pequeños a la fotografía de la derecha, la cual muestra lo que los adultos vemos. (Tomado de Ginsberg, 1983.)

Reconocimiento del rostro materno Las investigaciones de la capacidad de los pequeños de reconocer rostros constituyen un ejemplo del avance del estudio del desarrollo perceptual. Primero, se demuestra la capacidad infantil de percibir cierto estímulo. Después, el resultado se confirma repitiendo la demostración, quizá con mejores procedimientos a fin de descartar posibles fuentes de sesgo. Por último, se realizan experimentos para determinar qué información emplean los niños para lograr la percepción.

Bushnell, Sai y Mullin (1989), al aplicar la técnica de la vista preferencial en la que dieron a escoger a pequeños de 2 días de nacidos entre el rostro de su madre y el de una desconocida, descubrieron que los pequeños miraban a la madre el 63% del tiempo. Puesto que este resultado se encuentra por encima del 50 % de un resultado azaroso, Bushnell concluyó que los niños son capaces a esta edad de reconocer el rostro de su madre. No obstante, es posible que este resultado se debiera a que la madre hacía algo que llamaba la atención de los recién nacidos o bien que éstos detectaban el olor familiar de aquélla. Bushnell tomó precauciones en cuanto a los posibles argumentos en contra de su proposición pero, sólo para asegurarse de que el resultado era válido, Gail Walton y sus colaboradores (1992) mostraron que los pequeños responden más a su madre que a una desconocida cuando se le presentan los rostros en video.

Para determinar cuál podría ser la información que los neonatos utilizan para reconocer el rostro de su madre, Olivier Pascalis y sus colaboradores (1995) mostraron que cuando la madre y la desconocida llevaban mascadas de color rosa que cubrían la línea del pelo, la preferencia por la madre desapareció. Según parece, el borde tan contrastado entre la línea oscura del pelo y la frente clara proporciona información importante acerca de las características físicas de la madre que los niños consideran para reconocerla.

Discriminación de figura y fondo Ya consideramos la capacidad de los neonatos para detectar la presencia de estímulos visuales, pero esta detección es apenas el primer paso de la percepción. Para tener presentes los objetos del entorno, se debe aplicar una organización perceptual a los estímulos detectados. Esta organización suele describirse en términos de segregación de figura y fondo, es decir, la separación de las vistas en una figura que aparece frente a un fondo (para más detalles de las diferencias entre figuras y fondos, véase la página 156).

Los investigadores se han preguntado si los pequeños son capaces de la segregación de figura y fondo y, si lo son, qué aspectos del entorno visual usan para lograr esta separación. Una conclusión de sus investigaciones es que, para los pequeños, el movimiento es una fuente importante de información.

Lincoln Craton y Albert Yonas (1990) se valieron del movimiento para conseguir la segregación de figura y fondo en niños de 5 meses mediante los estímulos de la figura 15.12. Las dos zonas se llenaron con un conjunto de puntos en movimiento generados por computadora que creaban la ilusión de que una estaba cubierta por la otra. En el ejemplo que nos ocupa, los adultos veían la zona de la izquierda como figura y la derecha como fondo.

Después de habituarse al estímulo, los niños veían el estímulo *A* o el *B*. Puesto que la deshabituación se presentaba con el estímulo *A*, se concluye entonces que los niños percibían el lado izquierdo del estímulo de habituación como la figura, tal y como los adultos lo habían hecho (recuerde que la deshabituación ocurre cuando un estímulo se ve diferente que el de la habituación). Así, los niños de 5 meses, con base en el movimiento, pueden separar zonas en figura y fondo.

Agrupamiento por semejanza en la luminosidad Para determinar si los niños agrupan elementos de acuerdo con su luminosidad (véase en el capítulo 7 la ley Gestalt de la semejanza), Paul Quinn, S. Burke y A. Rush (1993) habituaron a niños de 3 meses al conjunto de la izquierda de la figura 15.13 y luego presentaron las barras horizontales (A) o bien las verticales (B). La deshabituación ocurrió con las barras horizontales, lo que revela que los niños organizaron perceptualmente los cuadrados en columnas verticales.

Percepción de un objeto como continuo detrás de un obstáculo Ahora vamos a describir una serie de experimentos que resultan interesantes debido a que: 1) contemplan una capacidad perceptual básica: percibir estímulos de manera continua detrás de obstáculos y 2) ejemplifican el modo en que los investigadores se

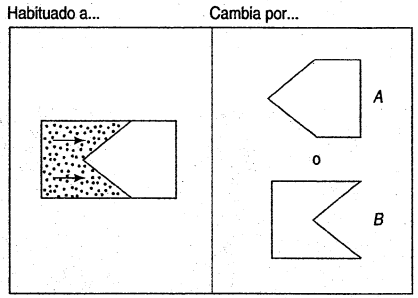


Figura 15.12
Experimento de Craton (1989). Los niños se habitúan al estímulo de la izquierda. La deshabituación ocurre con el nuevo estímulo A pero no con el B. Vea el texto para mayores detalles.

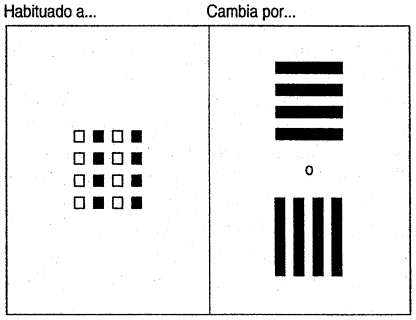


Figura 15.13
Experimento de Quinn, Burke y Rush (1993). Los niños habituados al estímulo de la izquierda presentaron una deshabituación a las barras horizontales. El experimento se repitió con un estímulo de habituación en el que los cuadrados de las filas horizontales eran del mismo color. En ese caso, la habituación ocurrió con las barras verticales.

han enfocado en la edad del ser humano en la que esta capacidad aparece por primera vez.

Cuando los adultos miramos al individuo de la figura 15.14, percibimos que su cuerpo es continuo tras la valla. Pero, ¿los niños perciben los miembros visibles del hombre como objetos separados o como un solo cuerpo que continúa tras la valla? Phillip Kellman y Elizabeth Spelke (1983) mostraron que el movimiento ayuda a los niños a percibir los objetos como continuos detrás de los obstáculos. Para ello, habituaron a pequeños de 4 meses a una vara en movimiento detrás de un ladrillo (estímulo de la izquierda en la figura 15.15) y luego presentaron dos varas o una sola más larga (estímulos de la derecha en la figura 15.15).

Como la deshabituación sucedió con las varas separadas, Kellman y Spelke concluyeron que los niños de 4 meses perciben la vara oculta como continua detrás del ladrillo. Sin embargo, este resultado no ocurre cuando los niños se habitúan a una vara fija tras el ladrillo. Así, el movimiento proporciona información que los niños utilizan para inferir que un objeto se extiende detrás de otro. Tal parece que los niños infieren que: si las unidades superior e inferior se mueven juntas es porque son parte del mismo objeto.

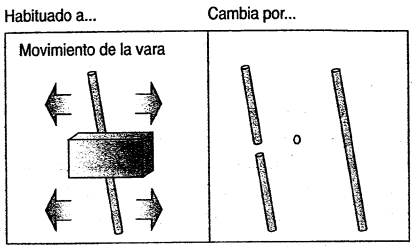


Figura 15.15
Experimento de Kellman y Spelke (1983). Vea el texto

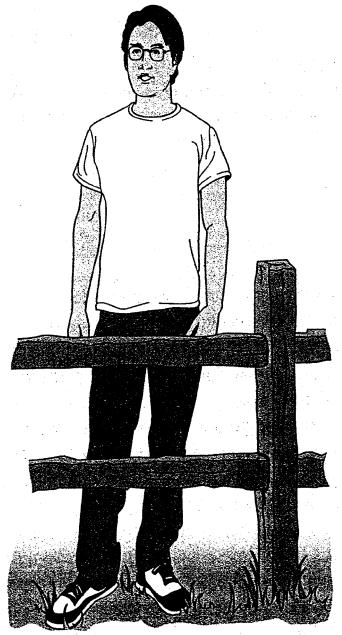


Figura 15.14
Persona obstruida.

Si los niños de cuatro meses perciben los objetos que se mueven detrás de un obstáculo como continuos, ¿pueden hacer lo mismo los niños más pequeños? Cuando Alan Slater y sus colaboradores (1990) repitieron con neonatos el experimento de Keller y Spelke, encontraron que cuando éstos veían la vara en movimiento durante la habituación, miraban más la vara única durante la deshabituación, lo cual indica que veían las varas en movimiento como dos unidades separadas y no como un solo cuerpo que se extendiera tras el obstáculo. Al parecer, los neonatos no realizan la misma inferencia que los niños de 4 meses acerca de la representación móvil.

Así, la capacidad demostrada a los 4 meses no se encuentra (o no es posible medirla con este procedimiento) al nacer. Pero, ¿cuándo aparece? Scott Johnson y Richard Aslin (1995) contribuyeron a la respuesta cuando pusieron a prueba a niños de 2 meses y llegaron a resultados similares que los que se habían observado en los niños de 4 meses. Según parece, la capacidad de aprovechar el movimiento para organizar el mundo perceptual se adquiere rápidamente en los primeros meses de vida.

Hemos descrito algunos experimentos que han observado la capacidad infantil de percibir varios

objetos diferentes. A los primeros días de nacido, el pequeño reconoce a su madre, hasta donde sabemos, con base en la línea característica y muy contrastada de su pelo. A los primeros meses, comienza a darle una organización perceptual a los estímulos, distingue figuras de fondos e infiere la existencia de estímulos que continúan detrás de un obstáculo. Ahora vamos a considerar algunos experimentos cuyos sujetos fueron niños más grandes y en los que se destacan los siguientes dos puntos: 1) confirman la importancia del movimiento en la organización de la percepción de los objetos y 2) muestran que a los 10 meses, la capacidad del niño de percibir los objetos continúa en desarrollo.

Percepción de los objetos contiguos como separados ¿Qué características de los estímulos permiten a los niños saber que dos objetos que comparten un borde no son el mismo? F. Xu y Susan Carey (1994) mostraron que entre los niños de 10 meses las diferencias de forma y color tal vez no bastan para indicar dos objetos distintos, pero que la información acerca del movimiento les ayuda a llegar a esta conclusión.

Estos investigadores habituaron a sus sujetos de 10 meses a un pato amarillo de juguete sentado sobre un camión rojo (estímulo de la izquierda en la figura 15.16). Les presentaron entonces una mano que levantaba al pato del camión (A) o una mano que levantaba al pato y al camión como si fueran un solo objeto (B). La deshabituación ocurrió cuando se separaba al pato del camión (A). Este resultado indica que perciben el estímulo de habituación como un solo objeto.

En cambio, cuando el pato se deslizaba sobre el camión durante la habituación (estímulo de la izquierda en la figura 15.17), prestaban más atención cuando uno y otro eran levantados al mismo tiempo (estímulo de la parte superior derecha), lo que indica que los veían como dos objetos distintos. Así, cuando el pato estaba fijo sobre el camión, no parecía separado de éste, aunque tuviera otra forma y color; sin embargo, cuando estaba en movimiento se veía como un objeto separado (Spelke, Gutheil y Van de Walle, 1995). Al parecer, a los pequeños de 10 meses todavía les falta la capacidad que tienen los niños mayores de distinguir dos objetos adyacentes, pero pueden hacerlo si uno se mueve y el otro no.

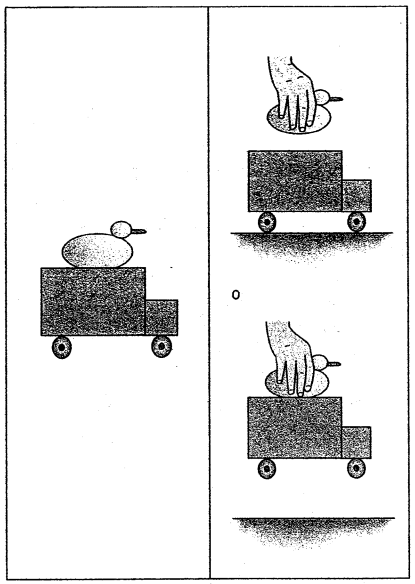


Figure 15.16
Experimento de Xu y Carey en el que el pato está fijo sobre el techo del camión. Véanse los detalles en el texto

Nuestra conclusión a partir de todos estos experimentos es que durante los primeros meses de vida los niños adquieren la capacidad de conferir una organización perceptual a los objetos de su entorno. El movimiento constituye una fuente muy importante de información, pero los niños también aprovechan otras fuentes, como las diferencias en la luminosidad.

Hacia los 3 o 4 meses, no sólo distinguen unos objetos de otros, sino que son incluso capaces de hacer discriminaciones entre categorías de objetos. Por ejemplo, Peter Eimas y Paul Quinn (1994) mostraron que los niños de 3 a 4 meses aprecian la diferencia entre imágenes de perros y de gatos. A esta edad no poseen los conceptos de "gato" y "perro", pero su capacidad de discriminarlos en la percepción es el comienzo de un proceso que culmina en la habilidad

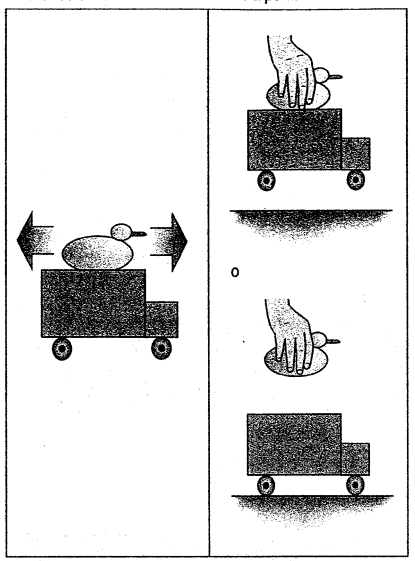


Figura 15.17
Experimento de Xu y Carey en el cual el pato se mueve sobre el techo del camión. Vea los detalles en el texto.

de comprender las categorías y valerse de ellas para pensar y razonar sobre el mundo.

Percepción del color

Sabemos que nuestra percepción del color está determinada por la acción de tres clases de conos receptores. Puesto que los conos son inmaduros al nacer, podemos conjeturar que los neonatos no tienen una buena visión cromática. Sin embargo, las investigaciones han demostrado que la percepción de los colores aparece pronto y que ya en los primeros meses se encuentra de forma apreciable.

Una de las dificultades de determinar si los niños poseen una visión cromática radica en el hecho de que los estímulos luminosos varían en por lo menos dos aspectos: 1) su color y 2) su brillantez. Así, si presentáramos la mancha roja a las 12 horas y la amarilla a las 3 horas en la rueda cromática de la lámina 2.3 a una persona totalmente ciega al color y le preguntáramos si las distingue, nos diría que sí porque la mancha amarilla es mucho más brillante que la roja.

Una forma de realizar el experimento, si no tiene contacto con una persona ciega al color, consiste en tomar como "sujeto" una copiadora en blanco y negro. La copia que resulta del círculo cromático le enseñará que, aunque la máquina no "ve" colores, detecta una diferencia entre las dos manchas debido a la diferencia en la cantidad de luz reflejada por éstas. Esto significa que los estímulos con los que se pruebe la presencia de una visión cromática deben tener diversas longitudes de onda pero la misma brillantez. Los experimentos que vamos a describir en seguida consideraron esto último.

Percepción de categorías cromáticas Marc Bornstein, William Kessen y Sally Weiskopf (1976) evaluaron la visión cromática de niños de 4 meses considerando si perciben las mismas categorías cromáticas que los adultos. Las personas con visión tricromática normal ven el espectro como una sucesión de categorías cromáticas que se inicia con el azul en el extremo de la onda corta y es seguido por transiciones abruptas entre el verde, el amarillo, el anaranjado y el rojo (véase el espectro cromático de la lámina a color 1.1).

Bornstein y sus colaboradores habituaron a los niños a una luz de 510 nm, la longitud de onda que los tricrómatas ven verde, y luego les presentaron una luz de 480 nm, que se ve azul, o una de 540, que está en el otro lado del borde entre el azul y el verde y, por lo tanto, para los tricrómatas es de color verde (figura 15.18a). Puesto que la deshabituación ocurrió con la luz de 480 nm, pero no con la de 540 nm (figura 15.18b), es de creer que la primera se veía diferente y la segunda similar a la luz de 510 nm. A partir de este resultado y los de otros experimentos, Bornstein concluyó que los niños de 4 meses categorizan los colores de la misma manera que los tricrómatas.

Bornstein y sus colaboradores enfrentaron el problema de igualar la brillantez controlando la intensidad de cada longitud de onda, de modo que los adultos veían los estímulos con el mismo brillo. No es el método ideal, puesto que los niños podrían percibir la brillantez de modo distinto que los adultos. Sin em-

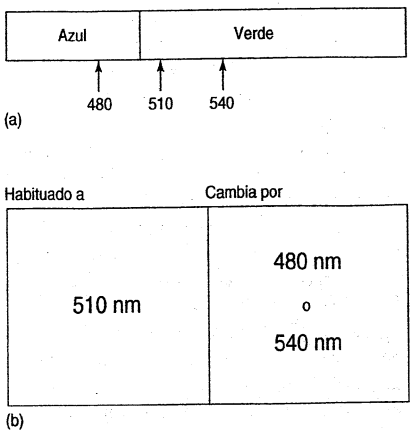


Figura 15.18
(a) Las tres longitudes de onda del experimento de Bornstein, Kessen y Weiskopf (1976). Las luces de 510 y 480 nm están en diferentes categorías perceptuales (los adultos vemos una verde y la otra azul), pero las de 510 y 540 pertenecen a la misma categoría perceptual (las dos se ven verdes). (b) Procedimiento de habituación y sus resultados. Vea los detalles en el texto.

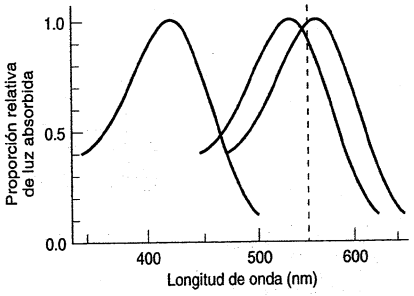


Figura 15.19
Espectros de absorción de los conos. Observe que después de la línea vertical a los 550 nm, sólo los pigmentos de las ondas medias y largas absorben la luz. (Tomado de Dartnall, Bowmaker y Mollon, 1983.)

bargo, el resultado de Bornstein parece ser correcto, ya que investigaciones posteriores han probado que incluso los niños más pequeños tienen visión cromática.

Discriminación de luces de longitudes de onda larga Ahora vamos a describir un experimento psicofísico destinado a responder esta pregunta: "¿A qué edad comienzan a funcionar los pigmentos de los conos para las luces de longitudes de onda medias y largas?" Para entender por qué es posible acudir a la psicofísica para proporcionar una respuesta, veamos los espectros de absorción de los pigmentos de la figura 15.19. Observe que sólo los pigmentos de ondas medias y largas absorben la luz por arriba de los 550 nm. Por consiguiente, si falta uno de estos pigmentos, el sujeto no tiene más que el otro para esta parte del espectro y, sin las dos clases de pigmentos que se requieren como mínimo para la visión cromática (véase el capítulo 5), percibirá el mundo como monocromata: todas las longitudes de onda le parecerán grises o del mismo color y sólo diferirán en la brillantez.

Para determinar si los niños de 1, 2 y 3 meses de edad distinguen entre un verde (550 nm) y un amarillo (589 nm) con la misma brillantez, Russell Hamer, Kenneth Alexander y Davida Teller (1982) emplearon la técnica de la vista preferencial y el montaje de la figura 15.20, que consta de un cuadro verde de prueba que se presentaba ya sea a la izquierdao a la derecha de un fondo amarillo. Si los niños distinguieran el cuadrado verde contra el fondo, le dirigirían la mirada.

Hamer y sus colaboradores sabían que para llegar a una conclusión acerca de la visión cromática infantil tenían que verificar que el cuadrado verde y el fondo amarillo tuvieran la misma brillantez. Para lograrlo, en los diversos ensayos presentaron el cuadrado con un amplio rango de intensidades, de modo que por lo menos una correspondiera a la brillantez del fondo. Pensaron que si los niños distinguen el verde del amarillo con base en el color, deberían ser capaces de distinguir el cuadrado verde y el amarillo con todas las intensidades, tanto aquellas en las que la brillantez fuera diferente del fondo como en las que fuera igual.

Hamer y colaboradores descubrieron que alrededor de la mitad de los niños de 1 mes de edad distinguen el verde del amarillo en todas las intensidades y

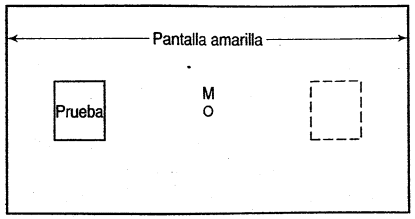


Figura 15.20
Estímulos de Hamer, Alexander y Teller (1982) para determinar si los infantes distinguen la diferencia entre dos longitudes de onda superiores a 550 nm con la misma brillantez. Un cuadrado de prueba (que a los adultos nos parece verde) se presenta a veces a la izquierda y a veces a la derecha de una pantalla amarilla. Entonces, un observador vigila la mirada de los niños a través de una mirilla (M).

que casi todos los de 3 meses notaban la diferencia (figura 15.21) A partir de estos resultados, concluyeron que algunos niños de 1 mes de edad, muchos de 2 meses y todos los de 3 tienen conos receptores de longitudes de onda medias y largas en funcionamiento.

Los investigadores se han preguntado también si los niños tienen receptores de longitudes de onda cortas. Con un procedimiento parecido al de Hamer, D. Varner y sus colaboradores (1985) probaron la capacidad de los niños para ver luces de longitud de onda corta y descubrieron que, a los 2 meses de edad, poseían conos funcionales para estas ondas. Nuestra conclusión de los experimentos de Hamer y Varner es que las tres clases de conos están presentes por lo menos entre los 2 y los 3 meses y que algunos niños han probado tener visión con los tres conos desde antes. Quizá esta visión tricromática infantil no es idéntica a la del adulto normal, pero es muy probable que los bebés de 2 o 3 meses experimenten una gama amplia de colores.

Percepción de la profundidad

Al nacer, los niños tienen una agudeza visual escasa y poca o ninguna percepción de la profundidad. ¿A qué edad son capaces de utilizar las diversas fuentes de información sobre la profundidad? La respuesta es que cada clase de información comienza a operar en distintos tiempos. La clave de la disparidad binocular empieza a funcionar primero y más tarde las claves pictóricas de la profundidad.

Uso de la disparidad binocular Un requisito para el funcionamiento de la disparidad binocular es que los ojos deben ser capaces de la **fijación binocular** es decir, que las dos fóveas se dirijan exactamente al mismo sitio. La habilidad de los neonatos para esta fijación es rudimentaria, de modo que es imprecisa, en

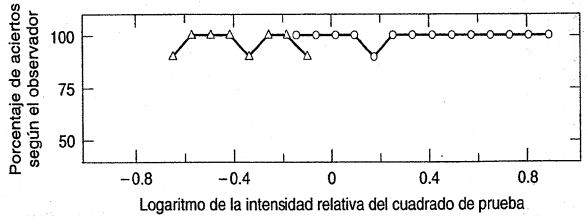


Figura 15.21
Resultados de un niño de 4 semanas en el experimento de Hamer, Alexander y Teller. Su capacidad de detectar el cuadrado verde de prueba se mide con diversas intensidades, indicadas en el eje horizontal. La intensidad marcada con 0 representa aquella a la que el verde y el amarillo tienen la misma brillantez para los adultos. Puesto que el desempeño de los niños osciló del 80 al 100 % de respuestas correctas en todas las intensidades, inferimos que, de hecho, son capaces de distinguir el cuadrado verde del fondo amarillo con base solamente en los colores.

especial con los objetos cuya profundidad cambia (Slater y Findlay, 1975).

Con el objetivo de determinar el momento en el que la fijación binocular aparece, Richard Aslin (1977) realizó algunas observaciones simples. Filmó los ojos de los niños mientras acercaba y alejaba un objetivo a distancias de 12 y 57 centímetros. Si los niños dirigieran ambos ojos al objetivo, éstos deberían divergir (separarse) a medida que el objetivo se alejara y convergir (cerrarse) conforme se acercara (figura 15.22). Las películas de Aslin indican que, si bien hay algo de divergencia y convergencia en los niños de 1 y 2 meses, los movimientos oculares no siempre se dirigen completamente al objetivo sino hasta los 3 meses de edad.

Aunque la fijación binocular se encuentre a los 3 meses, esto no garantiza que los niños utilicen la información de disparidad para percibir la profundidad. Con el fin de determinar en qué momento lo hacen, Robert Fox y sus colaboradores (1980) presentaron estereogramas de puntos aleatorios a niños de 2 a 6 meses de edad.

Los estereogramas de puntos aleatorios resultan convenientes debido a que la información de la disparidad binocular tiene como resultado una estereopsia (la percepción de profundidad a causa de la disparidad) sólo si: 1) se observan mediante un aparato que presenta una imagen al ojo izquierdo y otra al derecho y 2) el sistema visual del observador puede convertir esta información de la disparidad en una percepción de la profundidad. Si presentamos un estereograma de puntos aleatorios a un niño cuyo sistema visual todavía no se vale de la información de la disparidad, todo lo que verá será un grupo de puntos al azar.

En el experimento de Fox se le ponían a un niño unas gafas especiales y se le sentaba en el regazo de su madre frente a la pantalla de un televisor (figura 15.23). El niño veía un estereograma de puntos aleatorios que, para un observador sensible a la información de la disparidad, parecía como un rectángulo resaltado que a veces se movía a la izquierda y a veces a la derecha. La premisa de Fox era que un niño sensible a la disparidad seguiría con la mirada el movimiento del rectángulo. Descubrió que los niños menores de 3 meses no siguen el rectángulo, pero que sí lo hacen los de 3 a 6 meses. Por lo tanto, concluyó que la capacidad de valerse de la información de la disparidad para percibir la profundidad aparece en algún momento entre los $3\frac{1}{2}$ y los 6 meses de edad.

Richard Held, Eileen Birch y Jane Gwiazda (1980) mostraron que los niños adquieren la capacidad de aprovechar la información de la disparidad hacia los $3\frac{1}{2}$ meses de edad. Para ello, midieron la **estereoagudeza**, o sea, la menor disparidad que genera la percepción de la profundidad. Para medir la estereoagudeza, hicieron que los niños vieran la representación de la figura 15.24. Uno de los estímulos de esta representación era una imagen plana de tres barras negras; el

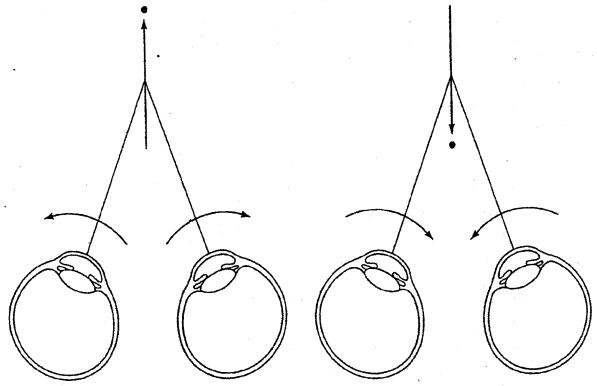


Figura 15.22
Si los niños se fijan en un objeto móvil, sus ojos (a) divergen (rotan hacia afuera) mientras siguen al objeto que se aleja, y (b) convergen (rotan hacia adentro) mientras siguen al objeto que se acerca.

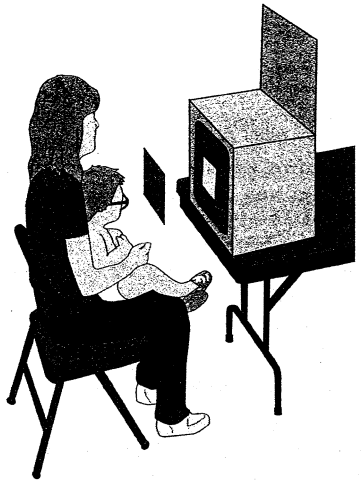


Figura 15.23
Disposición de Fox *et al.* (1980) para poner a prueba la capacidad de los niños de utilizar la disparidad binocular. Si los niños se valen de ésta para percibir la profundidad, ven entonces un rectángulo que se acerca y se aleja frente a la pantalla.

otro era un estereograma que, visto a través de unas gafas especiales, a los adultos les parecía tridimensional. Este estereograma crea diferencias de disparidad más pequeñas que las de los puntos aleatorios y, por ende, ofrece una medición más precisa de las capacidades de los niños.

Con la técnica de la vista preferencial, Held determinó que hacia los $3\frac{1}{2}$ meses de edad, los niños veían de preferencia el estímulo tridimensional. Al mostrarles estereogramas con diversos grados de disparidad, Held pudo rastrear el desarrollo de la habilidad de utilizar la disparidad. A los $3\frac{1}{2}$ meses, los niños eran capaces de detectar disparidades de un grado de ángulo visual; para los $4\frac{1}{2}$ meses, la estereoagudeza aumenta rápidamente a menos de 1 minuto del ángulo visual (que es igual a $\frac{1}{60}$ de grado). Así, Held mostró que, en cuanto la capacidad de detectar la disparidad aparece, los niños muestran rápidos incrementos en su estereoagudeza hasta llegar a niveles muy buenos entre los 4 y los 5 meses de edad.

El hecho de que la capacidad de utilizar la disparidad para detectar la profundidad aparezca justo después de los 3 meses se debe quizá al desarrollo de los mecanismos fisiológicos que se ocupan de mantener la fijación binocular y de las conexiones nerviosas necesarias para crear neuronas selectivas de la disparidad (véase la página 240).

Otra clase de información de la profundidad, que también estudiamos en el capítulo 8, son las claves pitóricas. Estas claves aparecen después que la disparidad debido a que, al parecer, dependen de la experiencia con el entorno y del desarrollo de las capacidades cognoscitivas. En general, los niños comienzan a utilizar claves pictóricas —superposición, tamaño familiar, tamaño relativo, sombreado, perspectiva lineal y gradientes de textura— en algún momento entre los 5 y los 7 meses (Granrud y Yonas, 1984; Granrud, Haake y Yonas, 1985; Granrud, Yonas y Opland, 1985; Yonas *et al.*, 1986; Yonas, Pettersen y Granrud, 1982). A continuación presentaremos las investigaciones sobre dos de estas claves: la superposición y el tamaño familiar.

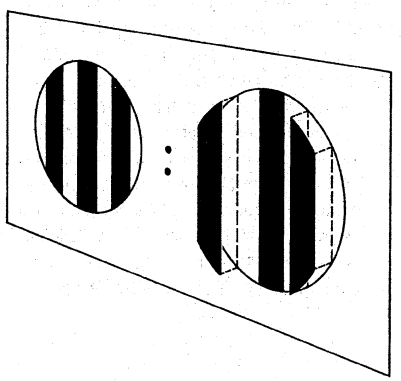


Figura 15.24
Estímulos de Held, Birch y Gwiazda (1980) para probar la estereoagudeza. La imagen de la izquierda es un enrejado bidimensional. La de la derecha es un estereograma que se ve tridimensional a través de gafas especiales. Sin embargo, este fenómeno ocurre sólo si el sujeto percibe la profundidad con base en la disparidad.

Profundidad por superposición Para poner a prueba la capacidad de los niños de percibir la profundidad por superposición, Carl Granrud y Albert Yonas (1984) les mostraron recortes de cartulina bidimensionales de las representaciones que aparecen en la figura 15.25. Los niños veían los recortes con un solo ojo porque la binocularidad hubiera podido revelar que eran planos y disminuir con ello las probabilidades de que respondieran a la profundidad inducida por las ilustraciones. La representación (a) comprende la clave de profundidad de la superposición, en tanto que la (b) y la (c) no. Como los niños suelen inclinarse hacia los objetos que les parecen cercanos, si fueran sensibles a la superposición, tenderían más hacia (a) que hacia (b) o (c). Tal fue el resultado con los niños de 7 meses, pero no con los de 5. Así, la capacidad de percibir la profundidad con base en la superposición aparece en algún momento entre los 5 y los 7 meses.

Profundidad por tamaño familiar Granrud, Haake y Yonas (1985) realizaron un experimento en dos partes para ver si los niños utilizan su conocimiento sobre el tamaño de los objetos para percibir la profundidad. En el periodo de familiarización, los niños de 7 meses jugaron con un par de objetos de madera durante 10 minutos. Uno de los objetos era grande (figura 15.26a) y el otro pequeño (figura 15.26b). En el periodo de prueba, se les presentaron los objetos (c) y (d) a la misma distancia. La hipótesis era que los niños sensibles al tamaño familiar percibirían el objeto (c) más cerca si recordaban, por el periodo de familiarización, que esta forma era menor que la otra.

Cuando fueron puestos a prueba con un solo ojo, los niños de 7 meses se inclinaron hacia el objeto (c), a diferencia de los de 5 meses. El resultado indica que estos niños no consideran el tamaño familiar como información de la profundidad. De modo que, al igual que con la superposición, la capacidad de utilizar el tamaño familiar para percibir la profundidad aparece en algún momento entre los 5 y los 7 meses.

Este experimento resulta interesante no sólo porque indica cuándo se adquiere la capacidad de utilizar el tamaño familiar, sino también porque la respuesta de los niños en la fase de prueba depende de una capacidad cognoscitiva, la de recordar los tamaños de los objetos con los que habían jugado en la fase de familiarización. Por lo tanto, en esta situación, la respuesta de profundidad de los niños de 7 meses se basa tanto en lo que perciben como en lo que recuerdan.

Percepción del movimiento

Los niños vienen al mundo adaptados especialmente para percibir el movimiento, y esta capacidad se hace evidente poco después del nacimiento (Nelson y Horowitz, 1987).

Percepción de objetos móviles Una de las mejores formas de llamar la atención de un niño pequeño es mover un objeto a través de su campo visual. Los neonatos dirigen los ojos a los estímulos móviles y los siguen con una combinación de movimientos oculares y de cabeza (Haith, 1983; Kremenitzer *et al.*, 1979). Cuando se les presenta la opción de escoger entre un estímulo móvil y una forma tridimensional complicada, prefieren el primero (Fantz y Nevis, 1967) y cuando se les presentan dos estímulos iguales en todos los aspectos, excepto en que uno de ellos se mueve, los niños de incluso 2 semanas miran el objeto en movimiento (Nelson y Horowitz, 1987).

No resulta sorprendente entonces que los niños comiencen a percibir el movimiento a una edad temprana: todo a su alrededor se mueve y les proporciona una vasta información acerca de las diversas características de su mundo. Sin embargo, aunque perciben el movimiento a muy temprana edad, esto no significa que lo hagan de la misma manera que los adultos. Por ejemplo, los niños siguen con la vista el movimiento de los objetos, pero inicialmente sus ojos se mueven en una serie de pequeños saltos llamados movimientos sacádicos. Así que, hasta las 10 o 12 semanas, siguen los estímulos móviles con movimientos oculares uniformes (Aslin, 1981a).

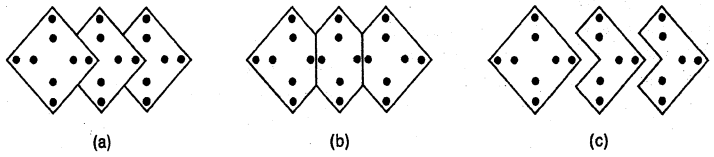


Figura 15.25
Estímulos del experimento de superposición de Granrud y Yonas (1984). Vea los detalles en el texto.

En el capítulo 8 y en el presente capítulo mencionamos que una característica del movimiento es que genera una organización perceptual. Dos objetos que se mueven en la misma dirección y con la misma velocidad parecen estar juntos. Uno de los ejemplos más interesantes de la creación de la organización perceptual es el movimiento biológico. Vimos en el capítulo 8 que podemos crear un estímulo llamado luces andantes si colocamos varios focos en el cuerpo de una persona (véase la figura 8.26).

Si hacemos que los sujetos miren las luces andantes en la oscuridad, les parecerán puntos luminosos inconexos si la persona está quieta; pero en el momento en que empieza a moverse, todas las luces se perciben de pronto como una persona en movimiento. Esta capacidad de ver las luces andantes como un ser humano exige la organización perceptual de todas las luces en una sola unidad, algo que los niños comienzan a hacer hacia los 4 meses de edad.

Percepción del movimiento biológico Robert Fox y Cynthia McDaniel (1982) emplearon la técnica de la vista preferencial para determinar si los niños son capaces de reconocer el movimiento biológico. Les proyectaron en dos pantallas un video de unas luces colocadas en una persona que corría y otro de luces que se movían al azar. Colocados frente a ambas pantallas, los niños de 2 meses no mostraron preferencia alguna y veían las dos películas por igual; en tanto que los de 4 y 6 meses miraban la película del movimiento biológico 70% del tiempo. Por lo tanto, hacia los 4 meses los niños distinguen entre las dos formas de movimiento y prefieren el biológico.

El hecho de que niños sean sensibles al movimiento biológico hacia los 4 meses coincide con nuestros resultados anteriores, los cuales revelaron que los niños son capaces de imponer una organización perceptual a los estímulos visuales aproximadamente a los 4 meses. Pero, ¿acaso el hecho de que distingan el movimiento biológico de otros tipos de movimiento significa que lo perciben de la misma manera que los adultos? Los resultados de un experimento de Bertenthal y sus colaboradores (1985) indican que la respuesta bien puede ser no. En este experimento, Bertenthal y sus colaboradores pusieron a prueba a varios niños para determinar si eran sensibles a una propiedad de las luces andantes que para los adultos es evidente: A medida que el sujeto se mueve, ciertas luces quedan fuera de la vista por el movimiento de sus extremidades en relación con otras partes del cuerpo. Por ejemplo, advierta en la figura 8.26 que la luz de la rodilla izquierda está oculta por la pierna derecha. Cuando la figura camina, esta luz se hace visible y se oculta una y otra vez.

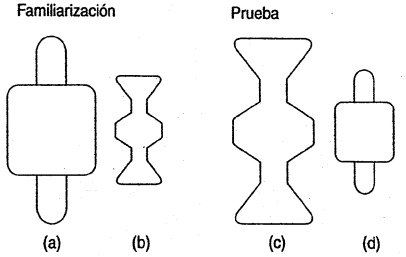


Figura 15.26
Estímulos del experimento de tamaño familiar de Granrud, Haake y Yonas (1985). Vea los detalles en el texto

La obstrucción de algunas luces durante el movimiento de la figura es una de las propiedades que hace que los adultos perciban los estímulos de luces andantes como tridimensionales. Reconocemos con facilidad estas representaciones como una persona que camina cuando hay obstrucción, pero rara vez percibimos una persona si las obstrucciones se eliminan de manera que todas las luces sean siempre visibles. Cuando Bertenthal y sus colaboradores mostraron a los niños representaciones con y sin obstrucciones, descubrieron que los de 8 meses podían distinguir unas de otras, a diferencia de los de 5 meses.

Los resultados de este experimento indican que, aunque los niños de 5 meses distinguen el movimiento biológico de las luces andantes del de otros puntos

luminosos, tal vez no lo perciben, a diferencia de los adultos, como la marcha tridimensional de una persona. Antes de que lleguen a esta percepción, los niños tienen que volverse sensibles a las obstrucciones, lo que ocurre hacia los 8 meses de edad. Desde luego, no sabemos qué perciben estos últimos. Todo lo que podemos decir con seguridad es que es probable que su percepción de las luces andantes sea más parecida a la de los adultos que a la de los niños de 5 meses.

En la tabla sinóptica 15.1 encontrará una revisión del material que hemos revisado hasta ahora.

Capacidades perceptuales infantiles: Audición y sentidos químicos

Además del gran número de investigaciones que han revelado las habilidades visuales de los neonatos y su desarrollo, se ha realizado una gran cantidad de investigación sobre el desarrollo de la audición, los sentidos químicos y el tacto (Werner y Bernstein, 2001). En seguida describiremos el desarrollo de la audición y los sentidos químicos.

TABLA SINÓPTICA 15.1

Medición de la percepción infantil

El primer paso en la medición de la percepción infantil es plantear al niño una pregunta que pueda responder, como "¿Puedes identificar la diferencia entre estos dos estímulos?" Esto puede realizarse midiendo qué estímulos mira el niño o cuánto tiempo mira un estímulo particular. Las dos técnicas principales para lograrlo son la vista preferencial y la habituación.

Agudeza y contraste

La agudeza visual, medida mediante la vista preferencial y el potencial visual evocado, no es buena en los recién nacidos pero hacia los 6 meses de edad se incrementa con rapidez a un nivel cercano al adulto. Una razón de la poca agudeza de los recién nacidos es el desarrollo pobre de la corteza y los receptores de la fóvea al nacer. Tampoco la sensibilidad al contraste es buena en los recién nacidos, pero éstos pueden ver características generales y reconocer expresiones faciales hacia los 3 o 4 meses.

Percepción de objetos

Los recién nacidos pueden identificar la diferencia entre el rostro de su madre y el rostro de una desconocida usando, probablemente, la información proporcionada por la línea del pelo de la madre. Los niños de 5 meses pueden distinguir la figura del fondo, los de 3 meses pueden realizar una agrupación perceptual de elementos con base en la luminosidad y los de 2 meses pueden identificar que un estímulo continúa detrás de un obstáculo con base en el movimiento del estímulo. El movimiento también es usado por los niños de 10 meses para reconocer que dos objetos contiguos están separados.

Percepción del color

La habituación ha demostrado que los niños de 4 meses categorizan los colores de la misma manera que los adultos tricromatas. La vista preferencial y un procedimiento que considera las diferencias en brillantez, así como en color, de las diferentes longitudes de onda, han demostrado que los bebés de alrededor de 2 meses de edad tienen conos funcionales para las longitudes de onda medias y largas. Los tres tipos de conos parecen estar presentes entre los 2 y 3 meses de edad.

Percepción de la profundidad

Los niños muestran fijación binocular a los 3 meses de edad, según la medición de la forma en que sus ojos se mueven en respuesta a objetivos cercanos y lejanos. Un experimento que empleó estereogramas de puntos aleatorios demostró que la habilidad para usar la información de la disparidad aparece en algún momento entre los 3 1/2 y los 6 meses de edad. Una vez que la habilidad para detectar la disparidad aparece, los niños muestran un rápido incremento en la estereoagudeza a niveles muy buenos hacia los 4 o 5 meses de edad. Las claves pictóricas de profundidad, como la superposición, el tamaño familiar y los gradientes de textura adquieren importancia más tarde, en algún momento entre los 5 y los 7 meses.

Percepción del movimiento

Los niños pueden percibir el movimiento poco después del nacimiento. La vista preferencial ha demostrado que los niños de 5 meses pueden discriminar entre el movimiento biológico de luces andantes y otros tipos de puntos luminosos en movimiento, pero que quizá no perciben el movimiento biológico de la misma manera que los adultos, ya que no son sensibles a la obstrucción sino hasta los 8 meses de edad.

Oído

¿Qué escuchan los neonatos y cómo cambia su audición con el tiempo? Algunos de los primeros psicólogos pensaban que los neonatos eran funcionalmente sordos, pero las investigaciones recientes han demostrado que poseen algunas capacidades auditivas que mejoran paulatinamente (Werner y Bargones, 1992).

Reconocimiento de la voz de la madre Una forma de determinar la capacidad auditiva de los neonatos consiste en probar que pueden identificar los sonidos que ya han escuchado. Anthony DeCasper y William Fifer (1980) pusieron en evidencia esta capacidad al demostrar que niños de 2 días de nacidos alteran el ritmo de succión de un chupón para oír el sonido de la voz de su madre. Primero observaron que jalan del chupón en arranques separados por pausas. Entonces, les colocaron audífonos e hicieron que la longitud de la pausa decidiera si los pequeños oían una grabación de la voz de su madre o una voz desconocida (figura 15.27). En la mitad de los niños, las pausas largas activaban la voz de la madre y las cortas la voz desconocida; en la otra mitad, las condiciones eran inversas.

DeCasper y Fifer descubrieron que los bebés regulaban las pausas entre succiones para escuchar más la voz de su madre que la otra voz. Éste representa un logro notable para los bebés de 2 días de nacidos, sobre todo porque en el momento de la prueba la mayoría de ellos había pasado con su madre unas cuantas horas después de que habían nacido.

¿Por qué prefieren los neonatos la voz de su madre? DeCasper y Fifer postulan que la reconocen porque la escuchaban mientras crecían en el vientre materno. Esta propuesta está respaldada por los resultados de otro experimento en el que DeCasper y M. J. Spence (1986) pidieron a un grupo de gestantes que leyera el libro del doctor Seuss *The Cat in the Hat* y a otro grupo que leyera el mismo cuento pero que cambiara las palabras *cat* ("gato") y *hat* ("sombrero") por *dog* ("perro") y *fog* ("niebla"). Cuando los niños nacieron, regulaban el ritmo de succión para escuchar la versión del cuento que su madre les había leído durante el embarazo. En otro experimento, niños de dos días de nacidos regularon sus succiones para oír una grabación en su idioma materno en lugar de otra en una lengua extranjera (Moon, Cooper y Fifer, 1993). Al parecer, ya desde el vientre el feto se familiariza con la entonación y el ritmo de la voz de su madre así como con el sonido de ciertas palabras (véase también DeCasper *et al.*, 1994).



Figura 15.27
Esta bebé, sujeto al estudio de DeCasper y Fifer (1980), podía controlar si oía una grabación de la voz de su madre o la de una desconocida mediante la forma en que succionaba su chupón. (© Anthony DeCasper).

Umbrales para escuchar una nota Una manera sencilla de averiguar si los niños oyen es determinar si se orientan hacia las fuentes sonoras. Darwin Muir y Jeffry Field (1979) presentaron a neonatos un sonajero ruidoso (80 dB) a 20 centímetros de distancia del oído derecho o del izquierdo y descubrieron que solían girar hacia el sonido (figura 15.28). Por lo tanto, los recién nacidos pueden oír y son capaces de una localización sonora al menos burda.

Con niños de mayor edad, cuyo repertorio de respuestas al sonido es más amplio, se han logrado mediciones más precisas de las capacidades infantiles. Lynne Werner Olsho y sus colaboradores (1988) emplearon el siguiente procedimiento para determinar las curvas de audibilidad de los niños: Se le colocan audífonos a un niño y se le sienta en las piernas de uno de sus padres. Un observador, fuera del alcance de la vista del pequeño, lo mira a través de una ventana. El parpadeo de una luz indica el comienzo del experimento y al niño se le presenta o no un

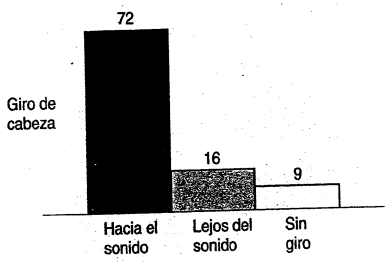


Figura 15.28
Número de giros de cabeza realizados por neonatos en respuesta a un sonido de 80 dB NPS. Casi todos los giros fueron en dirección del sonido, respuesta que indica que podían localizar el sonido. (Basado en datos de Muir y Field, 1979.)

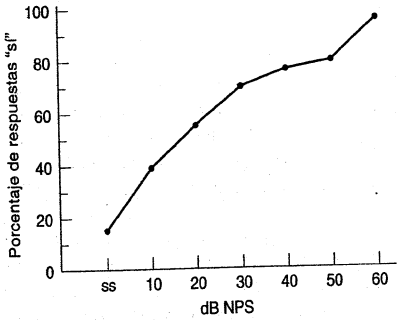


Figura 15.29
Porcentaje de ensayos en los que el niño de 3 meses respondía al sonido de 2000 Hz que se presentaba a diversas intensidades. "ss" significa sin sonido. El umbral para la audición del tono se determina a partir de esta curva. (Tomado de Olsho *et al.*, 1988.)

sonido. El objetivo del observador es ver si el niño lo escucha o no (Olsho *et al.*, 1987).

¿Cómo deciden los observadores si los infantes escuchan o no el sonido? Observan ciertas respuestas, como los movimientos oculares, los cambios en la expresión facial, los ojos bien abiertos, los giros de la cabeza o los cambios en el nivel de actividad. Determinar lo anterior no resulta una tarea fácil; sin embargo, los datos de la figura 15.29 muestran que esta búsqueda de respuestas funciona (Olsho *et al.*, 1988). Los observadores indicaban tan sólo esporádicamente que los niños de 3 meses oyeron un sonido de 2000 Hz que se había presentado con poca o ninguna intensidad. No obstante, conforme ésta aumentaba, los observadores se inclinaban más por señalar que los niños habían percibido el sonido. A partir de esta curva se determinó el umbral infantil de 2000 Hz. Los resultados de varias frecuencias se reunieron en curvas de audibilidad, como la de la figura 15.30. Esta figura, que traza las curvas de niños de 3 y 6 meses, así como las de adultos, indica que las funciones de audibilidad de niños y adultos parecen ser semejantes y que, hacia los 6 meses de edad, el umbral de los niños está a 10 o 15 dB del de los adultos.

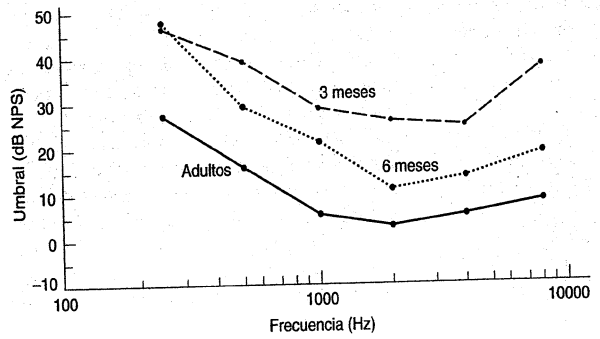


Figura 15.30
Curvas de audibilidad de niños de 3 y 6 meses. La curva de los niños de 12 meses es similar a la de los de 6 meses. La curva de los adultos se muestra con fines de comparación. (Adaptado de Olsho, 1988.)

Localización de sonidos Con un procedimiento parecido al empleado para medir los umbrales anteriores, Barbara Morrongiello (1988; Morrongiello, Fenwick y Chance, 1990) midió la capacidad infantil de localizar sonidos presentados a izquierda o derecha. La investigadora calculó el ángulo entre dos sonidos que los niños podían percibir, el **ángulo audible mínimo**, y descubrió que a las 8 semanas es de 27 grados, pero que, al año y medio de edad, ha disminuido alrededor de unos 5 grados (figura 15.31). El ángulo audible mínimo de los adultos es de aproximadamente 1 grado (véase también Ashmead *et al.*, 1991).

Percepción del habla

Las investigaciones sobre la percepción del habla en los adultos han demostrado un fenómeno llamado percepción categórica. Para ilustrarlo, repasemos el experimento que referimos en el capítulo 12. Se le presenta a un sujeto un estímulo sonoro que suena "ba". Mediante una computadora se altera sistemáticamente una característica del estímulo, es decir, el tiempo de inicio de voz (TIV), el cual constituye el retraso entre el comienzo del sonido y el momento en que las cuerdas vocales empiezan a vibrar y el sujeto dice qué es lo que escucha (para una descripción más detallada de los experimentos de tiempo de inicio de voz y percepción categórica, véase la página 417).

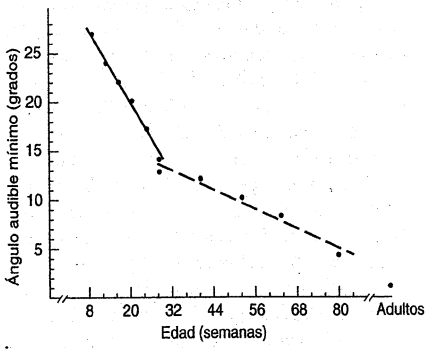


Figura 15.31
El ángulo audible mínimo es una función de la edad. La capacidad de los niños de localizar los sonidos mejora en niveles que casi equiparan a los del adulto durante el primer año y medio de edad. (Tomado de Morrongiello, Fenwick y Chance, 1990.)

El principal resultado de estos experimentos es que aunque el TIV cambia en un rango amplio, los sujetos tienden a escuchar sólo dos categorías de sonidos. Con tiempos breves de inicio de voz, escuchan el sonido "ba"; con tiempos largos, el sonido "pa". Hay un punto entre estos extremos en el que una modificación pequeña en el TIV hace que la percepción cambie de "ba" a "pa". A este punto se le denomina *límite fonético*.

El hecho de que los sujetos perciban sólo dos sonidos, "ba" y "pa", en un amplio rango de TIV es una forma de percepción categórica: percibimos los sonidos del habla como parte de un número limitado de categorías. El primer informe de percepción categórica en adultos data de 1967 (Liberman *et al.*, 1967). En 1971, Peter Eimas y sus colaboradores inauguraron la época moderna de la investigación sobre la percepción infantil del habla al demostrar que los niños pequeños perciben los sonidos del habla en categorías, al igual que los adultos.

Percepción de los sonidos del habla en categorías Eimas utilizó una técnica de habituación para mostrar que niños de incluso 1 mes de edad se desenvuelven de manera parecida a los adultos en los experimentos de percepción categórica. La base de los experimentos fue la observación de que los niños succionan un chupón para oír un conjunto de sonidos del habla breves, pero cuando éstos se repiten, la succión termina por habituarse a un nivel bajo de respuesta. Al presentar un nuevo estímulo cuando el ritmo de succión decrecía, Eimas determinó si, para los niños, este nuevo sonido era igual o diferente del primero.

En la figura 15.32 se muestran los resultados del experimento de Eimas y sus colaboradores. El número de respuestas de succión cuando no había sonido alguno está indicado por el punto B. Si un sonido con tiempo de inicio de voz (TIV) = 20 mseg (a los adultos nos suena como "ba") se presenta cuando los niños succionan, el ritmo de succión aumenta a un

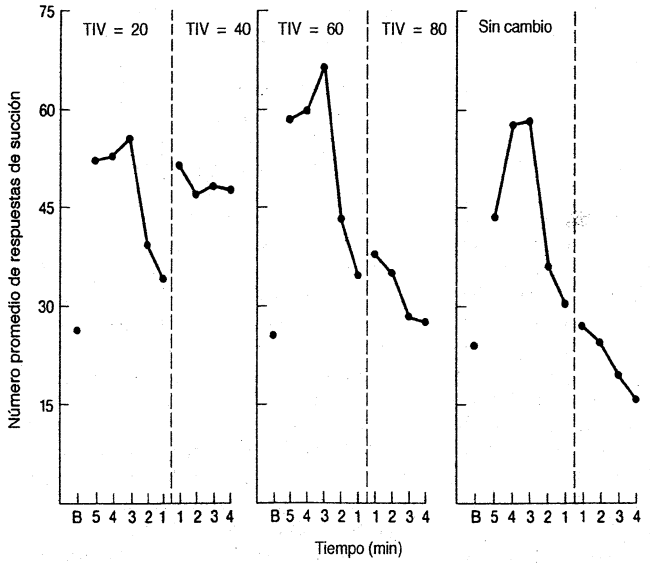


Figura 15.32
Resultado de un experimento sobre la percepción categórica de los niños en el que se emplea el procedimiento de habituación. En la gráfica de la izquierda, el TIV cambia de 20 a 40 mseg (de un lado al otro del límite fonético). En la gráfica central, el TIV pasa de 60 a 80 mseg (sin cruzar el límite). En la gráfica de la derecha, el TIV no se modifica. Vea los detalles en el texto. (Eimas *et al.*, 1971)

nivel elevado y luego comienza a decrecer. Si el TIV se cambia a 40 mseg (nos suena como "pa"), la succión se incrementa, como los puntos a la derecha de la línea punteada indican. Por consiguiente, los niños perciben una diferencia entre sonidos con TIV de 20 y 40 mseg. Ahora bien, la gráfica central muestra que el cambio del TIV de 60 a 80 mseg (ambos nos suenan como "pa") ejercen poco efecto en el ritmo de succión, lo que indica que los niños perciben pocas diferencias entre los dos sonidos. Por último, los resultados del grupo control (gráfica de la derecha) muestran que cuando el sonido no cambia, el número de respuestas de succión disminuye durante el transcurso del experimento.

Estos resultados señalan que cuando el TIV cambia a través del límite fonético (gráfica de la izquierda), los niños perciben un cambio en el sonido y que cuando se desplaza del mismo lado del límite (gráfica central), perciben poco o ningún cambio. Resulta impresionante que niños tan pequeños, como de 1 mes de edad, sean capaces de la percepción categórica, sobre todo porque casi no tienen experiencia en la creación de sonidos del habla y apenas los han escuchado.

Percepción de vocales, pronunciadas por varios hablantes, como pertenecientes a una misma clase

Otro paralelismo entre la percepción del habla de niños y adultos es el descubrimiento de Patricia Kuhl (1983, 1989) de que los primeros poseen una capacidad llamada **clasificación de equivalencias**, que consiste en organizar los sonidos vocálicos en clases aunque los hablantes sean distintos. Los adultos contamos con estahabilidad, por lo que clasificamos el fonema /a/ como la vocal a sin importar si un hombre o una mujer la pronuncia. Con un procedimiento de condicionamiento (figura 15.33), Patricia Kuhl (1983, 1989) mostró que los niños de 6 meses son capaces de llevar a cabo clasificaciones de equivalencias. Los niños se sientan en el regazo de uno de sus padres y escuchan una y otra vez sonidos del habla como /a/. En cierto momento, el sonido cambia de /a/ a /i/ y, cuando esto ocurre, se acciona un oso de juguete que toca un tambor y que llama la atención del niño.[2]

[2] Los símbolos /a/ e /i/ representan los sonidos "a" (Ana) e "i" (mi) respectivamente.



Figura 15.33
En el procedimiento de condicionamiento que utilizó Kuhl (1983, 1989) los niños son entrenados para que giren la cabeza hacia el oso de juguete que se encuentra a la izquierda cada vez que escuchan un cambio de una categoría del habla a otra.

Luego de repetir el procedimiento varias veces, el niño aprende a voltear hacia el oso cada vez que el sonido cambia de /a/ a /i/. Así, cuando el niño mira al oso, el experimentador sabe que éste ha percibido el cambio.

Kuhl se preguntó luego si el niño percibía todos los sonidos /a/ como pertenecientes a la misma categoría aunque otras características del sonido cambiaran. Para encontrar la respuesta, presentó la voz de un hombre que decía /a/ y luego la de una mujer que decía también /a/, y, aun con el cambio de voz, los niños no movían la cabeza. Ahora bien, cuando el estímulo era la voz de un hombre articulando /a/ y luego cambiaba por la de un hombre, una mujer o un niño que pronunciaba /i/, los niños giraban la cabeza, lo que indica que reaccionan de la misma manera al estímulo /i/ cualquiera que sea la voz que lo emita.

A partir de estos resultados, Kuhl concluyó que los niños efectivamente realizaban una clasificación:

Clasifican como iguales todos los sonidos /a/, al igual que todos los sonidos /i/, cualquiera que sea la cualidad de la voz que los pronuncie (para resultados similares con niños de 2 meses, véase también Marean, Werner y Kuhl, 1992). La clasificación de equivalencias resulta significativa para los niños porque cuando empiezan a remedar el habla de los adultos, sus imitaciones son mucho más agudas que los sonidos del habla de la mayoría de las personas que los rodean. Necesitan saber que sus elocuciones son equivalentes a las de los adultos, aunque el tono sea otro.

Efecto de la experiencia en la percepción del habla Hemos visto que los mecanismos para la percepción del habla están en su sitio a una edad muy temprana. Sin embargo, la experiencia de los niños con el lenguaje influye en su capacidad precoz de percibir el habla. Un ejemplo de los efectos de la experiencia es que hay ciertos estímulos del habla que los niños, a diferencia de los adultos, pueden distinguir. Así, los niños japoneses responden de forma distinta ante /r/ y /l/, dos sonidos que de adultos les cuesta trabajo diferenciar, puesto que en japonés éstos se encuentran en la misma categoría. Cuando cumplen un año, ya no son capaces de discernir entre todos los pares de sonidos. Su experiencia de escuchar hablar a otras personas cambió su percepción del habla y entonces se vuelven sensibles únicamente a los sonidos que son importantes en su lengua materna (Kuhl *et al.*, 1992; Werker, 1991; Werker y Tees, 1984). Según parece, los niños poseen mecanismos para percibir todos los sonidos del habla muy al principio de su desarrollo, pero durante el primer año de vida estos mecanismos se sintonizan al lenguaje que experimentan. (Esta diferencia entre la percepción del habla en estadounidenses y japoneses se expone también en la página 429 del capítulo 12).

Olfato y gusto

Discriminación de olores ¿Perciben los neonatos olores y sabores? A partir de sus observaciones acerca de que diversos estímulos olfativos suscitan en los recién nacidos respuestas como movimientos corporales y expresiones faciales, los primeros investigadores concluyeron que éstos pueden oler (Kroner, 1881; Peterson y Rainey, 1911). Sin embargo, algunos de los estímulos que estos investigadores emplearon quizá irritaban las membranas de la nariz de los pequeños, de modo que éstos habrían respondido más a la irritación que al olor (Beauchamp, Cowart y Schmidt, 1991; Doty, 1991). En cambio, los estudios modernos que emplean estímulos no irritantes han arrojado pruebas de que los niños huelen y distinguen entre estímulos olfativos. J. E. Steiner (1974, 1979) demostró, por medio de estímulos inocuos, que los niños responden a los extractos de plátano y vainilla con succiones y expresiones faciales similares a las sonrisas y que reaccionan con rechazo o disgusto al olor de camarón concentrado y al de huevo podrido (figura 15.34).

Reconocimiento del olor del pecho materno Quizá no le resulte sorprendente el que los neonatos respondan a los olores fuertes, como el del huevo podrido; pero investigaciones recientes han demostrado que distinguen también cualidades sutiles de los estímulos olfativos. Estos estudios han revelado que los lactantes discriminan entre el olor del pecho de su madre y el del pecho de otra mujer que también amamanta. A. Macfarlane (1975) probó esta preferencia por el olor del pecho materno presentándoles en sus cunas almohadillas de lactancia de la madre y de otra mujer. Observó que pasaban más tiempo girando la cabeza hacia las almohadillas de la madre que hacia la otra (figura 15.35).

Probablemente, esta preferencia por el olor de la madre es aprendida. Jennifer Cernoch y Richard Porter (1985) mostraron que lactantes de 2 semanas giran más la cabeza hacia una almohadilla con el olor axilar de su madre que hacia la almohadilla de otra mujere, lactante o no, o del padre. En cambio, los niños que son alimentados con biberón no prefieren el olor de la madre. Cernoch y Porter concluyeron que la base del reconocimiento de los lactantes es que mientras comen aprenden a identificar el olor único y característico de su madre (véase también Porter *et al.*, 1992).

Un experimento de Rene Balogh y Richard Porter (1986) aporta más pruebas de que el aprendizaje es fundamental. Estos investigadores expusieron durante 48 horas a niños de un día de nacidos a olores artificiales en sus cunas, o bien de cereza o de jengibre. Después de la exposición, los niños fueron puestos a prueba con la presentación durante dos minutos de dos almohadillas, una con olor a cereza y otra



Figura 15.34
Expresiones faciales de niños de 3 a 8 horas de nacidos en respuesta a varios olores de alimentos. En las filas horizontales se aprecian las reacciones de cada niño a la estimulación siguiente: C = control (un algodón inodoro); PL/VA = solución artificial de plátano o vainilla; PE = olor artificial de pescado o camarón; H. P = olor artificial de huevos podridos. Los infantes fueron puestos a prueba antes de su primera alimentación con pecho o biberón. (Fotografía por cortesía de E. Steiner, Universidad Hebrea, Jerusalén.)

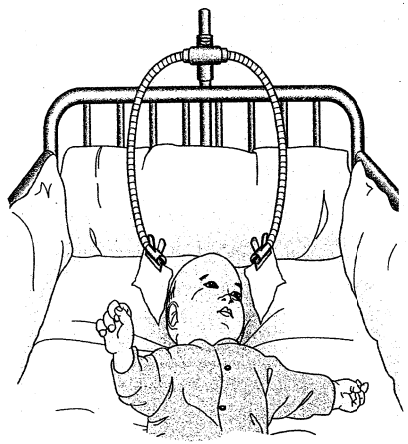


Figura 15.35
Dispositivo para probar la respuesta de los niños a las almohadillas aromatizadas. (Tomado de Porter y Schaal, 1995.)

con olor a jengibre, en ambos lados de la cabeza. Los resultados indican que los niños prefieren girar hacia el olor al que habían sido expuestos . Este resultado respalda la idea de que los niños perciben olores y adquieren preferencias olfativas a partir del aprendizaje.

Discriminación de sabores Las investigaciones sobre las reacciones de los niños al gusto comprenden numerosos estudios que muestran que distinguen los estímulos dulces, agrios y amargos (Beauchamp *et al.*, 1991). Por ejemplo, los recién nacidos reaccionan con distintas expresiones faciales a los estímulos dulces, agrios y amargos, pero responden poco o nada a los salados (figura 15.36) (Ganchrow, 1995; Ganchrow, Steiner y Daher, 1983; Rosenstein y Oster, 1988).

Las respuestas del gusto y del olfato sufren varios cambios a medida que el recién nacido llega a la niñez (por ejemplo, los bebés son indiferentes al sabor de la sal, pero cuando crecen empiezan a responder a los estímulos salados; Beauchamp, Bertino y Engelman, 1991; Beauchamp, Cowart y Moran, 1986); sin embargo, cabe decir que el gusto y el olfato son los sentidos más desarrollados al momento del nacimiento.

La investigación que hemos revisado en este capítulo indica con claridad que, si bien la percepción del neonato no está tan desarrollada como la del adulto, sus capacidades perceptuales superan las consideraciones de los primeros psicólogos. Los recién nacidos pueden reconocer algunas de las características faciales de su madre y el sonido de su voz, pueden diferenciar gustos y olores y son capaces de la percepción multimodal (vea la sección *Entre sentidos* en la página 540). Estas capacidades, y otras que se desarrollan en el primer año de vida, se resumen en la tabla 15.1.



Figura 15.36
Expresión facial de un niño de menos de 10 horas de nacido a un sabor agrio. También hay expresiones faciales correspondientes a los sabores amargos y dulces. (Tomado de Rosenstein y Oster, 1988.)

Tabla 15.1
Hitos en el desarrollo perceptual. Las edades de la tabla son las más precoces a las que se ha observado la capacidad indicada. Advierta que: 1) las edades están sujetas a cambios debido a nuevas investigaciones en relación, por lo regular, al descubrimiento de edades más tempranas para una capacidad particular y 2) el hecho de que una capacidad se encuentre en la lista no significa que esté del todo desarrollada. Por ejemplo, los niños de 3 meses perciben las expresiones faciales, pero en comparación con los adultos, se trata todavía de una percepción rudimentaria.

Edad	Capacidad
Neonato	Reconoce el rostro de la madre
	Distingue la voz de la madre
	Distingue estímulos olfativos y gustativos
	Equivalencia multimodal
Dos semanas	Sigue los objetos en movimiento
1 mes	Agudeza visual = 20/600. La vista es hasta cierto punto peor que la visión nocturna de los adultos. Ve los objetos grandes con mucho contraste.
	Percepción categórica de los estímulos del habla
2 meses	Utiliza la información del movimiento para ver una vara como continua detrás de un obstáculo
	Están presentes los conos de ondas cortas
	Ángulo audible mínimo = 27° (adultos = 1°) (disminuye a 5° a los 18 meses)
3 meses	Agrupamiento por semejanza en la luminosidad
	Percepción de expresiones faciales
	Las tres clases de conos están presentes
	Fijación binocular
	Sigue los estímulos móviles con movimientos oculares uniformes
4 meses	Categoriza los colores como los adultos
	Distingue entre categorías de objetos
	Percibe el movimiento biológico
	Se inclina en forma espontánea hacia los objetos cercanos
	Disparidad binocular (3.5 a 5 meses)
5 meses	Claves pictóricas de la profundidad (5 a 7 meses)
6 meses	Agudeza visual cercana a la de los adultos (no la alcanza sino hasta después de un año de nacido)
	Umbrales de audición a 10 o 15 dB del adulto
	Clasificación de equivalencias del habla
8 meses	Sensible a la obstrucción en el movimiento biológico
1 año	La percepción del habla se vuelve menos perspicaz, de modo que sólo es sensible a las diferencias acústicas usuales en su lengua materna

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

Desarrollo de la miopía

La miopía, también conocida como vista corta, afecta al 25 % de los adultos de Estados Unidos (Sperduto *et al.*, 1983) y se calcula que éstos gastan cada año 4600 millones de dólares en exámenes, anteojos y lentes de contacto (Mutti *et al.*, 1996). En esta sección analizaremos la investigación sobre las causas de la miopía y veremos qué tanto influyen en ésta la genética y el medio ambiente.

Enfoque de la luz en la retina

Para entender la miopía debemos comprender la forma en que el cristalino y la córnea enfocan la luz en la retina. Si la visión es normal, el poder del sistema de enfoque del ojo coincide con la longitud del globo ocular y la luz se concentra en la retina (figura 15.37a). Este enfoque normal produce la **visión emetrópica** o **emetropía**. Ahora bien, si el poder de enfoque no corresponde al globo ocular, se presentan dos trastornos:

1. La córnea y el cristalino desvían demasiado la luz o el globo ocular es muy largo, con lo que la imagen retiniana aparece borrosa porque el punto focal queda al frente (figura 15.37b) y se produce la **visión miope** o **miopía**.
2. El globo ocular es muy corto y la imagen se ve borrosa porque el punto focal se forma detrás de la retina (figura 15.37c); en este caso se trata de la **visión hipermétrope** o **hipermetropía**.

Los niños suelen ser miopes o hipermétropes y sólo un pequeño porcentaje tiene visión emetrópica (Gwiazda y Birch, 2001). Sin embargo, si el desarrollo es normal ocurre un proceso de **emetropización**, en el que el sistema visual ajusta su poder a fin de que la luz se enfoque de manera muy definida en la retina. Sin embargo, en la gente con miopía, la emetropización no ocurre por completo. Esta insuficiencia ha sido vinculada con la genética y el ambiente.

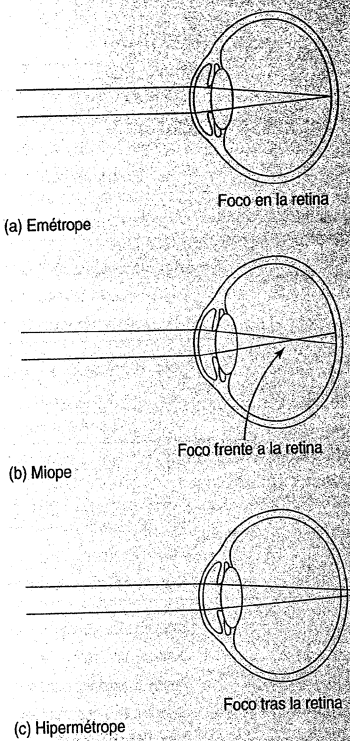


Figura 15.37
(a) ojo normal; (b) ojo miope; (c) ojo hipermétrope. Vea los detalles en el texto

Vínculos genéticos con la miopía

La miopía es hereditaria. El grado de miopía se encuentra más estrechamente relacionado en los gemelos idénticos que en los dicigóticos. Asimismo, existe una relación evidente entre la miopía de los padres y la de los hijos. Padecen miopía del

(*continúa*)

30 al 40% los hijos cuyos padres que son miopes, del 20 al 25% de los hijos de un padre miope y apenas el 10% de aquellos cuyos padres no son miopes (Gwiazda *et al.*, 1993).

Un descubrimiento, particularmente interesante acerca de los niños que están en riesgo de padecer miopía porque sus dos padres son miopes, es que antes de manifestar el trastorno tienen ojos más grandes que los de los niños sin padres miopes (Zadnick *et al.*, 1994). Esta observación de que los niños en riesgo de padecer miopía tienen globos oculares de mayor tamaño ha originado la expresión de que "las 'semillas' de la miopía se siembran pronto en la vida" (Mutti *et al.*, 1996).

Vínculos ambientales con la miopía

Existen pruebas de que el ambiente influye en la aparición de la miopía. Ésta es más frecuente entre los grupos que gozan de más educación o que realizan trabajo cercano. Por ejemplo, entre los niños esquimales se volvió mucho más común con la introducción de la educación occidental (Mutti *et al.*, 1996); prevalece en cerca del 70% de los niños asiáticos, quienes son sujetos a un sistema educativo estricto y a muchas exigencias de trabajo cercano (Au Eong, Tay y Lum, 1993; Lin, Chen y Hung, 1986), y es más frecuente entre los hombres adolescentes pertenecientes a la religión judía ortodoxa, quienes estudian hasta 16 horas diarias, en comparación con las mujeres de la misma religión, quienes estudian de 8 a 9 horas al día (Zylbermann, Landau y Berson, 1993).

El efecto del ambiente se ha demostrado también en la investigación animal por medio de la manipulación del entorno visual. Torsten Wiesel y Elio Raviola (1977) descubrieron que privar a los monos jóvenes de la visión de las formas hace que adquieran miopía, porque sus ojos se vuelven grandes. Asimismo, cuando a polluelos recién salidos del cascarón se les ponen gafas que hacen retroceder el punto focal (para que sean más hipermétropes, como en la figura 15.37c), sus ojos crecen para compensar la situación (Irving, Sivak y Callender, 1992). Del mismo modo, si se les ponen a estas aves gafas que adelantan el punto focal, los ojos se achican con el objetivo de compensar. Estos vínculos entre, por un lado, el trabajo cercano y la miopía en los niños y, por el otro, la estimulación ambiental y el tamaño de los ojos de los animales, han llevado a postular un modelo de retroalimentación visual de la emetropización.

Modelo de retroalimentación visual

De acuerdo con el **modelo de retroalimentación visual** el crecimiento del globo ocular que tiene lugar regularmente durante la emetropización está controlado por errores al momento de enfocar la luz en la retina. Así, si hay un error de focalización, el ojo crece para suprimirlo. Si el proceso avanza como es debido, el crecimiento ocular es justo el necesario para eliminar la desfocalización innata. Sin embargo, a falta de información acerca del foco, como cuando el animal es privado de la visión de las formas, no hay ninguna imagen que indique en qué momento se ha alcanzado la longitud apropiada, por lo que se produce una elongación del globo ocular. O bien, si se genera información incorrecta sobre el poder natural de focalización del ojo a causa de que se le colocan lentes al animal, esta longitud resulta demasiado grande o pequeña, pues el globo se esfuerza por enfocar la imagen que es alterada por las lentes.

A pesar de que existe evidencia de que la retroalimentación visual ayuda a crear la visión emétrope en los seres humanos, aún no sabemos exactamente qué es lo que sucede con las personas que padecen de miopía. Ya vimos que existen pruebas de que la miopía es hereditaria y también que, en la gente que es más susceptible a ella, una mayor experiencia visual está asociada a un mayor grado de miopía. Por consiguiente, podemos afirmar que la miopía es causada por un mecanismo biológico (la retroalimentación visual biológicamente programada) que es influido por la información que recibe del ambiente. Hoy en día, los investigadores trabajan para entender de qué manera el mecanismo de retroalimentación de las personas miopes difiere del de las personas con vista normal.

PERCEPCIÓN MULTIMODAL EN LOS NIÑOS

Un adulto que palpa por primera vez una pelota de béisbol y luego la ve entre otros varios objetos puede señalarla fácilmente a partir de la forma que había sentido. Esta capacidad de hacer corresponder las formas que se presentaron a través de dos modalidades diferentes se denomina **correspondencia multimodal**. Se cree que la adquisición de esta capacidad se basa en nuestra experiencia de ver y sentir diversas formas de manera simultánea. Se cree también que se trata de una habilidad congénita. Andrew Meltzoff y Richard Borton (1979) investigaron la cuestión de si las capacidades multimodales son aprendidas o innatas. Primero hicieron que niños de un mes de edad succionaran uno de los dos chupones que se muestran en la figura 15.38 y luego se los presentaron a la vista.

De los 32 niños, 24 miraron durante más tiempo la forma que habían sentido cuando succionaron el chupón. Meltzoff y Borton concluyeron que los niños no necesitan aprender las correspondencias entre el tacto y la vista, sino que son capaces de percibir y memorizar información abstracta (digamos "superficie irregular" o "superficie lisa") y generalizarla a los demás sentidos.

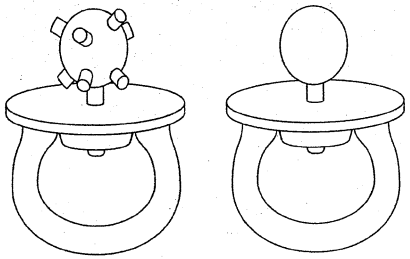


Figura 15.38
Chupones de Meltzoff y Borton (1979.)

Recientemente, otro experimento, en el que también se utilizaron chupones como estímulos táctiles pero con otro método de medición, mostró que los niños de un día de nacidos son capaces de hacer corresponder la forma que sienten con la que ven. Kelly Kaye y T. G. R. Bower (1994) colocaron uno de los dos chupones en la boca de los niños. Cuando éstos comenzaron a succionar, en un monitor de computadora situado frente a ellos aparecía la imagen ampliada del extremo de un chupón (figura 15.39). En tanto los niños succionaran, la imagen permanecía en la pantalla; pero, las pausas de más de un segundo hacían que apareciera un chupón con otra forma. Así, los niños podían determinar, con su manera de succionar, la imagen que se encontraría en la pantalla.

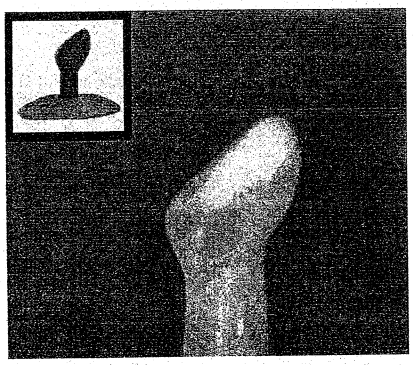


Figura 15.39
Imagen grande: ilustración del extremo de un chupón visto por los niños que miraban un monitor de televisión. Recuadro: chupón que los niños succionaban. Vea los detalles en el texto. (Tomado de Kay y Bower, 1994.)

Los resultados de este experimento mostraron que los niños controlaban su succión de modo que en las primeras exposiciones a los chupones, 11 de los 12 niños hicieron que la imagen del chupón que succionaban apareciera más tiempo en la pantalla que el otro. Esto significa que los neonatos son capaces de sentir la forma del chupón en su boca y de generalizar esta percepción táctil al modo visual.

¿Cómo lograron los recién nacidos esta proeza? Es evidente que no puede deberse al aprendizaje, puesto que apenas tenían un día de nacidos. Como el efecto se produjo tan pronto como los niños empezaron a succionar el chupón, Kaye y Bower (1994) sostienen que no es probable que los niños creen una imagen táctil del chupón que puedan comparar con la imagen visual de la pantalla. En cambio, proponen que tanto la información táctil como la visual crean una representación amodal, es decir, una descripción adecuada para más de una modalidad. Por ejemplo, una descripción amodal del chupón de la figura 15.39 sería "objeto liso y alargado con un lado redondeado y el otro plano". Puesto que la descripción es válida para las presentaciones táctil y visual, se dice que es amodal.

Sea o no éste el mecanismo correcto, está claro que a muy temprana edad los niños son capaces de hacer corresponder las formas sentidas con las imágenes vistas. Otros experimentos han demostrado capacidades parecidas en niños de 11 meses, con la edad suficiente para explorar a través de las manos objetos tridimensionales (Bushnell y Weinberger, 1987).

TABLA SINÓPTICA 15.2

Audición

Los niños de dos días de nacidos modificarán su succión para escuchar el sonido de la voz de su madre. Esta habilidad puede atribuirse al hecho de que los bebés escuchan la voz de la madre mientras están en el vientre. Los umbrales para la audición pueden medirse observando si el infante reacciona o no ante un tono. Por medio de este procedimiento se ha determinado que las curvas de audibilidad infantil se acercan a los niveles del adulto alrededor de los seis meses de edad. La habilidad para localizar los sonidos mejora en el primer año de vida.

Percepción del habla

Por medio del procedimiento de habituación para determinar la habilidad del niño de identificar la diferencia entre dos sonidos con diferentes tiempos de inicio de voz, se demostró que los de incluso un mes de nacidos son capaces de una percepción categórica. Al entrenarlos a mirar un oso de juguete en respuesta a los cambios en los sonidos vocálicos, se determinó que los niños de seis meses pueden clasificar los sonidos vocálicos como pertenecientes a una clase particular, como /a/ o /i/. La función de la experiencia en el desarrollo de la percepción del habla es ilustrada por la forma en que los niños pueden percibir todos los sonidos del habla a una edad temprana, pero durante el primer año de vida se vuelven capaces de percibir únicamente los sonidos del lenguaje que experimentan mientras crecen.

Olfato y gusto

Mediante la medición de las reacciones infantiles a los olores, determinó que los recién nacidos pueden identificar la diferencia entre algunos olores y que es probable que aprendan a preferir el olor de la madre a las pocas semanas de edad. Los neonatos también pueden discriminar entre diferentes estímulos gustativos.

Desarrollo de la miopía

El desarrollo de la miopía parece estar influido por factores genéticos y ambientales. El modelo de retroalimentación visual sostiene que el crecimiento del globo ocular durante el desarrollo es controlado por errores en el enfoque de la luz en la retina. Este mecanismo parece estar implicado en el desarrollo de la visión emetrópica y podría estar involucrado también en el desarrollo de la miopía.

Percepción multimodal en los niños

Los experimentos en los que los niños tienen que usar la información de un sentido para responder a la información presentada en otro sentido indican que los niños muy pequeños pueden igualar una forma que pueden sentir con una que pueden ver. Se ha sugerido que, en los niños, las formas táctil y visual crean representaciones que se mantienen entre distintas modalidades.

PREGUNTAS DE ESTUDIO

Medición de la percepción infantil

1. ¿Cuáles son las dos preguntas que podemos formular para determinar la agudeza visual y cómo responderíamos a cada una de ellas? En el caso de los niños, ¿cuál resulta adecuada? (510)

Vista preferencial

2. Explique la técnica de la vista preferencial. ¿Por qué funciona?, ¿cómo la aplicaríamos para medir la agudeza? (511)

Habituación

3. Explique la técnica de la habituación. ¿Cuándo la utilizaríamos en lugar de la técnica de la vista preferencial? ¿En qué hecho del comportamiento visual infantil se basa? (511)

Capacidades perceptuales infantiles: Visión

Agudeza y contraste

4. ¿Cuál es la agudeza visual de los neonatos y cómo mejora en los primeros meses de vida?, ¿cómo se utiliza el potencial visual evocado para medir la agudeza visual? (513)
5. ¿Cuáles son las razones fisiológicas que explican la poca agudeza visual de los neonatos? En su respuesta, considere el estado de la corteza y de los conos de la fóvea. (515)
6. Compare la función de la sensibilidad al contraste de los niños y los adultos. ¿En qué se relaciona la respuesta anterior con la forma en que los niños perciben su mundo visual? (516)

Percepción de objetos

7. ¿Qué tipo de cosas detectan los infantes a distancias cortas? (517)
8. Describa las investigaciones que han mostrado que los recién nacidos reconocen el rostro de su madre. ¿Qué experimento indica el tipo de información que probablemente consideren para llevar a cabo este reconocimiento? (517)
9. Describa el experimento de Craton con el que determinó que los niños distinguen las figuras de los fondos. Explique la utilización de la habituación en dicho experimento. (518)
10. Refiera el experimento de Quinn que demuestra que los niños son capaces de agrupar elementos de manera perceptual por medio de la semejanza en la luminosidad. (518)
11. ¿A qué edad los niños infieren que los objetos continúan detrás de los obstáculos? Describa los tres experimentos que llevaron a esta conclusión. ¿Qué información utilizan los niños para realizar esta inferencia? (519)
12. ¿De qué manera Xu y Carey usaron la habituación para demostrar que los niños se ayudan del movimiento para distinguir objetos contiguos? (520)

Percepción del color

13. ¿Con qué dificultad especial se enfrenta la persona que quiere probar la presencia de la visión cromática? (521)
14. Describa el experimento de Bornstein sobre la categorización de colores. Explique el uso de la habituación y el principio de las categorías de colores que Bornstein empleó en la preparación de su experimento. (521)
15. ¿Qué principio nos permite aplicar un procedimiento psicofísico para determinar si los niños tienen conos para las longitudes de onda medias y largas? (522)
16. Explique el experimento de Hamer y sus conclusiones. ¿Cómo resolvió la "dificultad especial" citada en el punto 13? (522)
17. ¿A qué edad es probable que los niños posean alguna forma de visión tricromática? (523)

Percepción de la profundidad

18. ¿Qué requisito hay que cumplir para que la disparidad binocular ocurra? (523)
19. ¿Cómo determinó Aslin en qué momento los niños son capaces de la fijación binocular? (524)
20. ¿Cómo se determina por medio de estereogramas de puntos aleatorios el momento en que los niños comienzan a utilizar la disparidad binocular para percibir la profundidad? ¿A qué edad pueden hacerlo? (524)
21. ¿Cómo se determinó la estereoagudeza infantil por medio de los estereogramas? ¿A qué edad se empieza a medir la estereoagudeza? ¿Con qué velocidad se perfecciona ésta una vez que aparece? (524)

22. Describa los procedimientos con los que se determinó el momento en que los niños empiezan a valerse de las claves de profundidad de la superposición y el tamaño familiar. ¿A qué edad comienzan a emplear esta información? (526)
23. ¿Por qué los niños necesitan ser más grandes para usar las claves pictóricas que la disparidad binocular? (526)

Percepción del movimiento

24. ¿A qué edad empiezan los niños a percibir el movimiento? Compare los movimientos oculares de éstos con los de los adultos. ¿En qué momento son similares? (526)
25. ¿Con qué técnica se determinó si los infantes pueden ver el movimiento biológico? ¿A qué edad distinguen entre el movimiento biológico de las luces andantes y el movimiento aleatorio? (527)
26. ¿El hecho de que los niños distingan el movimiento biológico del aleatorio significa que ven el primero de la misma manera que los adultos? Explique su respuesta y el experimento que se abocó a investigar dicha cuestión. (527)

Capacidades perceptuales infantiles: Audición y sentidos químicos

Oído

27. ¿Cómo mostraron DeCasper y Fifer que los neonatos reconocen la voz de su madre? (529)
28. ¿Qué revelan los giros de cabeza de los recién nacidos acerca de su capacidad de oír sonidos? (529)
29. ¿Cómo se determinó el umbral infantil para escuchar un tono?, ¿qué indican las curvas de audibilidad que se determinaron mediante este procedimiento sobre la comparación entre la audición de niños y adultos? (529)
30. ¿Qué es el ángulo audible mínimo?, ¿llega al nivel de los adultos hacia el año y medio de vida? (531)

Percepción del habla

31. ¿Qué es la percepción categórica del habla?, ¿cómo mostró Eimas que los niños son capaces de la percepción categórica? (531)
32. ¿Cómo probó Kuhl que los niños saben que las vocales, como la */a/*, son las mismas aunque las pronuncien varios hablantes?, ¿qué es la clasificación de equivalencias? (532)
33. ¿Cómo influye la experiencia de los niños con el habla en su capacidad de percibir los sonidos de la misma?, ¿por qué se dice que pierden la habilidad de diferenciar los sonidos a medida que perfeccionan su capacidad de percibir el habla? (534)

Olfato y gusto

34. ¿Qué pruebas indican que los neonatos distinguen entre diversos olores? (534)
35. ¿Qué pruebas indican que los neonatos reconocen el olor del pecho materno?, ¿qué pruebas existen de que el aprendizaje está relacionado con la capacidad de los niños de reconocer los olores? (534)
36. ¿Qué pruebas existen de que los recién nacidos distinguen entre varios estímulos gustativos? (536)

La plasticidad de la percepción: Desarrollo de la miopía

37. Explique la emetropización. (538)
38. Cite ejemplos de la relación entre la genética y la miopía. (539)
39. Proporcione ejemplos de la relación entre el ambiente y la miopía. (539)
40. ¿Qué pruebas llevaron a proponer el modelo de retroalimentación visual de la emetropización? (539)

Entre sentidos: Percepción multimodal en los niños

41. ¿Qué es la correspondencia multimodal? (540)
42. Explique el experimento de Meltzoff y Burton sobre la percepción multimodal, el cual consiste en succionar y ver un chupón. (540)
43. Describa el experimento de Kaye y Bower que demostró que los niños de un día de nacidos son capaces de hacer corresponder las formas que sienten con las que ven. (540)
44. De acuerdo con Kaye y Bower, ¿cómo logran los niños hacer corresponder el tacto y la vista?, ¿qué son las representaciones amodales? (541)

16

ASPECTOS CLÍNICOS DE LA VISIÓN Y LA AUDICIÓN

ESQUEMA TEMÁTICO

¿Cómo se deteriora la vista?

Problemas de enfoque

Transmisión menguada de la luz

Daños a la retina

Daños al nervio óptico: Glaucoma

Examen ocular

¿Cómo se deteriora el oído?

Pérdida conductiva de la audición

Pérdida sensorioneuronal de la audición

Examen del oído y evaluación de la audición

Manejo de la pérdida auditiva

LA PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN:
Disminución de la función cortical debido al envejecimiento

ENTRE SENTIDOS: Sordera y atención visual

ALGUNAS PREGUNTAS QUE CONSIDERAREMOS

- ¿Cuáles son las principales causas del deterioro de la visión y la audición? (546, 564)
- ¿Es posible tener una vista de 20/20, pero ser prácticamente ciego? (551)
- ¿Cómo se tratan las enfermedades del oído y del ojo? (552, 567)

Es evidente que el hombre de la figura 16.1 está examinando el ojo de la mujer, pero pocos saben qué es lo que ve o qué es lo que intenta descubrir. Aunque a la mayoría de la gente se le practican exámenes de la vista o del oído ya sea como parte de una auscultación de rutina o debido a determinados padecimientos, pocos comprenden lo que tiene lugar en estas sesiones. Uno de los objetivos del presente capítulo es desmitificar lo que sucede durante los exámenes de la vista y del oído.

Para entender lo que los especialistas de los ojos y de los oídos llevan a cabo en estos exámenes, debemos comprender los principales causas de las incapacidades visuales o auditivas. Por lo tanto, comenzamos



Figura 16.1
Oftalmólogo que examina a una paciente.

el capítulo con la descripción de los problemas visuales más comunes, así como los tratamientos para mejorar o recuperar la visión. Una vez que revisemos la índole de estas causas, explicaremos su detección en los exámenes oculares rutinarios. Al terminar nuestro estudio de la visión, nos abocaremos al oído.

DETERIORO VISUAL

¿Cómo se deteriora la vista?

Una mala visión se debe a cuatro clases fundamentales de problemas (figura 16.2).

1. La luz no se enfoca con nitidez en la retina. Los problemas de enfoque se deben a que el globo ocular es muy corto o muy largo, o bien, a que la córnea o el cristalino no funcionan apropiadamente. Nos ocuparemos de los siguientes problemas: miopía (vista corta), hipermetropía (vista lejana), presbiopía ("vista cansada") y astigmatismo.
2. La luz se difunde cuando entra al ojo. Una cicatriz en la córnea o una nube en el cristalino difunden la luz que incide en el ojo. Problemas concretos: Daño o enfermedad de la córnea y cataratas.
3. Lesión en la retina. La retina se daña por la ruptura de los vasos que la irrigan, por suspensión del aporte de sangre y por enfermedades que atacan a sus receptores. Problemas concretos: Degeneración macular, retinopatía diabética, desprendimiento de retina y degeneración hereditaria de la retina.
4. Daños en el nervio óptico. El nervio óptico puede degenerarse. Cuando se debe a un aumento de presión dentro del globo ocular, la causa es el glaucoma. Además, la degeneración puede ser también resultado de una mala circulación, sustancias tóxicas o tumores. En nuestro estudio, nos enfocaremos en el glaucoma.

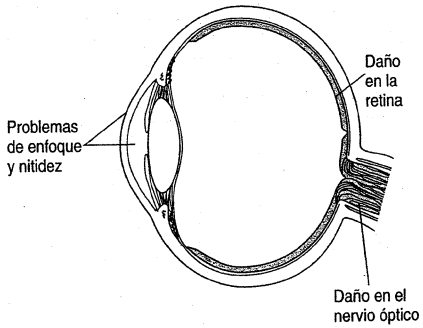


Figura 16.2
Partes del ojo en las que puede haber problemas visuales.

Empezaremos por tratar un problema que afecta más que cualquier otro a las personas: La incapacidad de enfocar adecuadamente la luz en la retina.

Problemas de enfoque

En el capítulo 2 explicamos el sistema óptico del ojo —la córnea y el cristalino—, el cual, si funciona de la manera adecuada, enfoca la luz en la retina. De igual manera, mencionamos la acomodación, en la cual el poder de concentración del ojo se ajusta al momento de enfocar los objetos próximos y distantes.

A continuación nos ocuparemos de la miopía, la hipermetropía, la presbiopía y el astigmatismo, cuatro problemas que trastornan nuestra capacidad de enfocar las imágenes en la retina.

Miopía

La miopía, o vista corta, es la incapacidad de ver los objetos distantes con claridad. La razón de esta dificultad, que afecta en el mundo a cientos de millones de personas, se ilustra en la figura 16.3a: en el ojo miope, los rayos luminosos paralelos se enfocan delante de la retina, de modo que la imagen que llega a ésta se ve borrosa. Este problema obedece a dos factores: 1) la **miopía refractiva**, en la que la córnea o el cristalino desvían demasiado la luz o 2) la **miopía axial**, en la que el globo ocular es demasiado largo. En cualquier caso, la luz se concentra delante de la retina; la imagen aparece fuera de foco y los objetos distantes se ven borrosos (para un análisis del origen de la miopía, véase capítulo 15).

¿Cómo enfrentamos el problema? Una manera de crear una imagen enfocada en la retina consiste en acercar el estímulo. Con ello, el foco retrocede (véase la figura 2.10) y, si aproximamos lo suficiente el estímulo, llevamos el punto focal a la retina (figura 16.3b). La distancia a la que la fuente luminosa se enfoca en la retina recibe el nombre de **punto lejano**. Cuando la fuente está en este punto, los miopes ven claramente. Quienes padecen miopía ven con nitidez los objetos

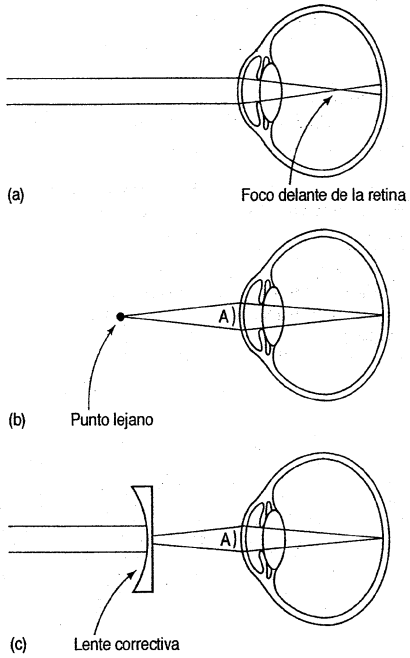


Figura 16.3
Enfoque de la luz en el ojo miope. (a) Los rayos paralelos de una fuente luminosa distante se enfocan delante de la retina, por lo que los objetos lejanos se ven borrosos. (b) A medida que la fuente luminosa se acerca, el punto focal se empuja hacia atrás hasta que, en el punto lejano, los rayos se concentran en la retina y la visión se aclara. La visión es borrosa más allá del punto lejano. (c) Una lente correctiva, que desvía la luz para que incida en el ojo con el mismo ángulo que si procediera del punto lejano, concentra los rayos en la retina. El ángulo A es el mismo en (b) y en (c).

cercanos (razón por la que se denomina también "vista corta"), pero los objetos que superan el punto lejano están desenfocados (véase la columna izquierda de la tabla 16.1). Todos los miopes conocen bien la solución al problema: gafas correctivas o lentes de contacto. Ambos recursos desvían la luz para que ésta se enfoque como si procediera del punto lejano (figura 16.3c). Observe que con las lentes puestas, la luz llega exactamente en el mismo ángulo que si procediera del punto lejano de la figura 16.3b.

Tabla 16.1
Comparación de los problemas de enfoque relacionados con el punto lejano y el punto cercano

Punto lejano (la mayor distancia para una visión clara)	Punto cercano (la menor distancia para una visión clara)
Problema: en la miopía, el punto lejano está cerca del ojo y la visión es borrosa más allá de este punto	Problema: en la presbiopía, el punto cercano se aleja del ojo y la visión es borrosa más cerca de este punto.

Antes de terminar nuestro revisión de la miopía, formularemos la siguiente pregunta: ¿Qué tan poderosas tienen que ser las lentes para que el miope vea con claridad los objetos lejanos? Para responderla, debemos tener presente lo que se requiere que las lentes correctivas realicen, a saber, que desvíen los rayos luminosos paralelos de modo que la luz incida en el ojo con el mismo ángulo que el de una fuente de luz situada en el punto lejano. La figura 16.4 muestra el significado de lo anterior en el caso de dos localizaciones de este punto. Cuando es próximo, como en la figura 16.4a, necesitamos una lente poderosa para que desvíe la luz en el ángulo grande que se aprecia en la figura 16.4b. En cambio, cuando es distante, como en la figura 16.4c, basta una lente débil para desviar la luz en el ángulo pequeño que se observa en la figura 16.4d. Así, la fuerza de las lentes correctivas depende de la localización del punto lejano: tienen que ser poderosas para corregir la visión si es cercano y débiles si está lejos.

Cuando los oftalmólogos o los optometristas recetan lentes correctivas, especifican su poder en **dioptrías**, de acuerdo con esta relación: número de dioptrías = 1/punto lejano en metros. Así, una persona ligeramente miope con un punto lejano de un metro (100

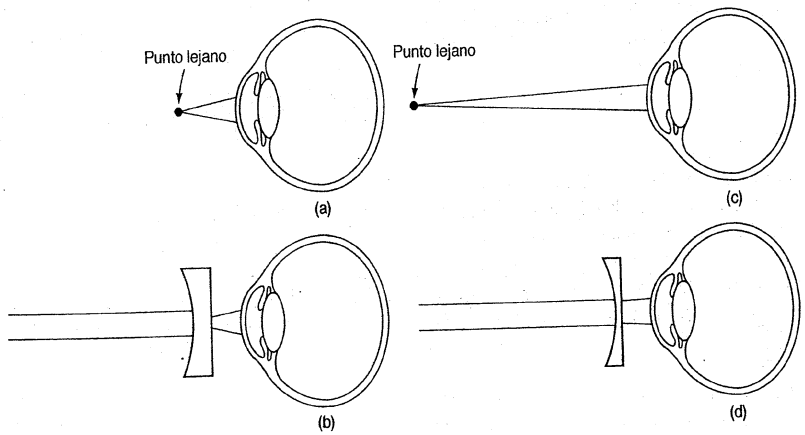


Figura 16.4
La fuerza necesaria de las lentes para corregir la miopía depende de la localización del punto lejano. (a) Un punto lejano más próximo precisa (b) lentes correctivas poderosas. (c) Un punto lejano distante necesita (d) unas lentes correctivas más débiles.

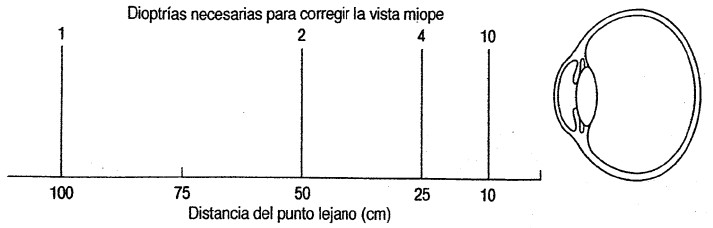


Figura 16.5
Número de dioptrías de graduación necesario para corregir la vista miope frente a diversos puntos lejanos. Sin lentes correctivas, los objetos que superan estos puntos lejanos se ven borrosos. Un punto lejano de 10 centímetros representa una miopía aguda; uno de 100 cm, una miopía leve.

centímetros) requiere una corrección de una dioptría (dioptría = 1/1 = 1.0). Por su parte, una persona que padece una mayor miopía, con un punto lejano de 2/10 metros (20 centímetros), necesita cinco dioptrías (1/0.2 = 5.0). En la figura 16.5 se muestra esta relación entre la distancia del punto lejano y el número de dioptrías necesarias para corregir la miopía.

Los anteojos y los lentes de contacto son el medio principal para corregir la vista miope; sin embargo, en los últimos años se han introducido procedimientos quirúrgicos que utilizan el láser para proporcionarle a algunas personas una vista clara sin lentes correctivas. El primer procedimiento láser de gran uso, la **queratotomía fotorrefractiva** (QFR), se introdujo en Estados Unidos hacia 1980. En este procedimiento se emplea una clase de láser llamada excimer que no calienta el tejido con el fin de darle forma a la córnea y disminuir su poder (en el caso de la miopía; figura 16.6a) o aumentarlo (en el caso de la hipermetropía; figura 16.6b). Al parecer, la técnica funciona mejor para la miopía.

Recientemente la QFR ha sido reemplazada por otro procedimiento láser, la **queratomileusis asistida con láser *in situ*** (QALIS). En este procedimiento es necesario también darle forma a la córnea con un láser excimer, pero antes de ello, se requiere cortar una pequeña tapa, menor que el grosor de un cabello humano, en la superficie de la córnea. La tapa se pliega, se le da forma a la córnea con el láser y, por último, se vuelve a colocar la tapa en su lugar. Este procedimiento produce una curación más rápida y es menos incómodo que los procedimientos QFR.

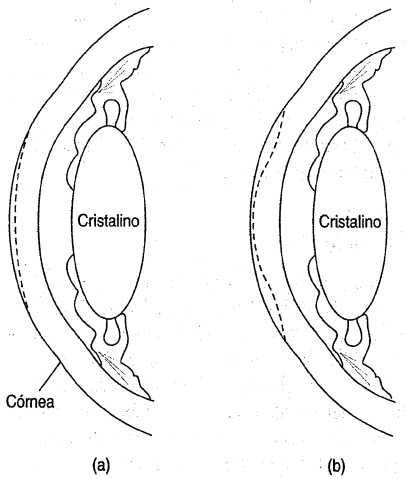


Figura 16.6
En la queratotomía fotorrefractiva láser se vuelve a dar forma a la córnea mediante un láser excimer, como lo muestran las líneas punteadas. (a) Al reducir la curvatura de la córnea del ojo miope, el poder de enfoque de la córnea disminuye y el punto focal retrocede. (b) Al aumentar la curvatura de la córnea en el ojo hipermétrope, el poder de enfoque se incrementa y el punto focal se adelanta.

Hipermetropía

Quienes padecen hipermetropía (o **vista lejana**) ven con claridad los objetos distantes pero tienen dificultades para ver los cercanos (figura 16.7a). En el ojo hipermétrope, el punto focal de los rayos paralelos converge detrás de la retina, casi siempre debido a que el globo ocular es demasiado corto. Si el foco se adelanta a la retina por medio de la acomodación, los hipermétropes ven con nitidez los objetos distantes.

Sin embargo, los hipermétropes presentan más dificultad para ver los objetos próximos porque, al tenerlos cerca, el punto focal retrocede aún más. El punto focal de estas personas, el cual está detrás de la retina con los objetos distantes, se retira todavía más con los objetos cercanos, por lo que es necesario ejercer una mayor acomodación para devolverlo a la retina. Esta necesidad constante de acomodación a fin de ver los objetos próximos (al leer o realizar trabajos que requieren la definición de detalles) tiene como resultado una tensión ocular y, en los ancianos, jaquecas. En efecto, los jóvenes no suelen padecer jaquecas porque pueden acomodar fácilmente, mientras que las personas mayores son más proclives a sufrirlas ya que tienen dificultad para la acomodación debido a una condición llamada presbiopía, la cual explicaremos en seguida. Por lo tanto, es más probable que estas personas requieran lentes correctivas para adelantar el foco a la retina (figura 16.7b).

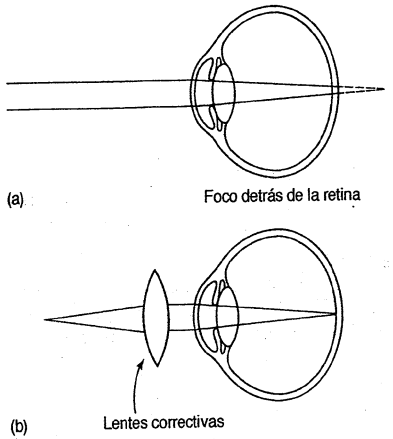


Figura 16.7
Concentración de la luz en el ojo hipermétrope. (a) Los rayos paralelos de una fuente distante se enfocan detrás de la retina de modo que, sin la acomodación, los objetos lejanos se ven borrosos; sin embargo, los hipermétropes pueden acomodarlos para verlos con claridad. (b) Si la hipermetropía es aguda, la acomodación constante necesaria para tener una vista nítida genera tensión ocular, por lo que se requieren lentes correctivas.

Presbiopía

La disminución de la capacidad de acomodación a causa de la edad se denomina presbiopía o "vista cansada". Esta falta de acomodación influye en la localización del punto cercano, o sea, de la menor distancia a la que se puede ver un objeto enfocado (vea la columna derecha de la tabla 16.1). Conforme uno envejece, el punto cercano se aleja cada vez más, como se aprecia en la figura 16.8. El punto cercano promedio a los 20 años es de unos 10 centímetros, pero aumenta a 14 a los 30 años, a 22 a los 40 y a 100 a los 60. Esta pérdida de capacidad de acomodación ocurre porque con el tiempo el cristalino se endurece y los músculos ciliares, que controlan la acomodación, se debilitan. Estos cambios dificultan el cambio de forma del cristalino en la visión cercana. Esta disminución gradual en la capacidad de acomodación plantea pocos problemas antes de los 45 años. Más o menos a partir de esa edad, dicha capacidad empieza a menguar con rapidez y el punto cercano supera el margen de una lectura cómoda. Por esta razón vemos que los ancianos sostienen lo que leen con el brazo extendido. La verdadera solución al problema son las lentes correctivas que proporcionan el poder de enfoque necesario para hacer converger la luz en la retina.

Astigmatismo

Imagine lo que sería ver todo a través de uno de esos viejos vidrios ondulados que hacen que algunas cosas se vean claras y otras borrosas. Tal es la experiencia de quienes padecen astigmatismo agudo pues ven con una córnea deformada que hace converger parte de la luz que llega a la retina, pero distorsiona el resto. La córnea normal es esférica, de forma curva como un tazón de cocina, en tanto que la córnea astigmática es un tanto elíptica, de forma cóncava como una cuchara. Debido a esta curvatura elíptica, los astigmáticos ven el abanico de la figura 16.9 en parte nítido y en parte borroso. Al igual que en la hipermetropía, la tensión ocular es un síntoma de astigmatismo, porque no importa cuánto la persona trate de acomodar para ver con claridad, siempre algo quedará fuera de foco. Por fortuna, el astigmatismo se corrige con las lentes apropiadas.

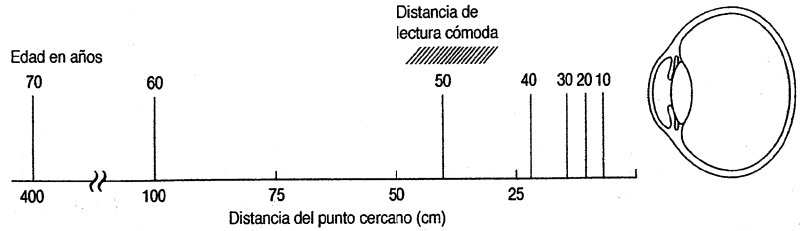


Figura 16.8
El punto cercano en función de la edad. La distancia en centímetros del punto cercano se encuentra graduada en la escala de abajo; las líneas verticales indican las edades. Los objetos que están más cerca del observador que el punto cercano no pueden ser enfocados por medio de la acomodación. Por lo tanto, conforme la edad aumenta, la capacidad de enfocar los objetos próximos se vuelve cada vez menor; con el tiempo, alrededor de los 50 años, resulta imposible leer sin lentes correctivas.

TRANSMISIÓN MENGUADA DE LUZ

Los problemas de enfoque que acabamos de ver son los más comunes, como lo prueba el gran número de personas que usan anteojos o lentes de contacto. Dado que por lo regular son problemas que se corrigen, quienes los padecen ven de manera normal o sufren ligeras pérdidas de la visión. Ahora vamos a considerar las situaciones en las que ciertas enfermedades o daños físicos causan pérdidas visuales graves y, en algunos casos, ceguera. Sin embargo, antes de estudiar estos problemas, definamos el concepto de ceguera.

¿Qué es la ceguera?

En general se cree que los ciegos viven en un mundo de total oscuridad o de luces difusas e informes. Esta descripción es cierta para algunos ciegos, pero muchos de ellos tienen cierta visión y varios pueden leer ayudándose con una lupa poderosa. De acuerdo con una de las definiciones de **ceguera** más ampliamente aceptada, se considera que una persona es totalmente ciega si, aun después de la corrección de anteojos o lentes de contacto, tiene una agudeza visual de 20/200 o de menos en el ojo más sano. La agudeza visual de 20/20 se refiere a lo que una persona con vista normal percibe a 20 pies de distancia (poco más de 6 metros). Así, una persona con agudeza de 20/200

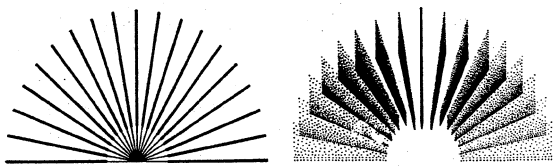


Figura 16.9
Izquierda: Tabla de abanico para verificar la presencia de astigmatismo. Derecha: Los pacientes astigmáticos percibirán de manera nítida las líneas con determinada orientación (en este caso, la vertical) y de manera borrosa las demás líneas . (Tomado de Trevor-Roper, 1970.)

necesita estar a 20 pies para poder ver lo que los individuos de vista normal observan a 200 pies (unos 60 metros).

Cuando definimos la ceguera en términos de agudeza visual, evaluamos la capacidad de visión con la fóvea (que, como vimos en el capítulo 2, es la zona de la retina caracterizada por una gran cantidad de conos y encargada de visualizar los detalles). Mientras que una mala visión con la fóvea constituye la causa más común de ceguera total, una persona con buena visión de fóvea, pero mala visión periférica, puede estar prácticamente ciega. Así, una persona de vista normal con la fóvea (20/20), pero poca o ninguna visión periférica es prácticamente ciega. Esta situación, denominada **visión de túnel**, es resultado de enfermedades que afectan a la retina, como el glaucoma avanzado o la retinitis pigmentaria (una forma de degeneración de la retina), las cuales dañan la visión periférica pero dejan intactos los conos de la fóvea hasta las etapas finales, cuando también dañan la vista central.

Iniciaremos nuestro estudio de los problemas originados por enfermedades y lesiones mediante ciertas condiciones que trastornan tanto a la visión periférica como a la central. Estas condiciones afectan la percepción de la luz al inicio del proceso visual, cuando la luz entra al ojo a través de la córnea y el cristalino.

Enfermedades y lesiones de la córnea

La córnea, encargada de alrededor del 70% del poder de enfoque del ojo (Lerman, 1966), es la ventana de la vista, porque la luz pasa primero por ella en su paso por la retina. Para que se forme una imagen nítida en la retina, la córnea debe ser transparente, calidad que a veces pierde debido a lesiones, infecciones o reacciones alérgicas que forman un tejido cicatricial. Este tejido disminuye la agudeza visual y en ocasiones hace que la luz aparezca rodeada de un halo parecido a un arcoiris trémulo. Además, las, **enfermedades y lesiones de la córnea** producen dolor. Los fármacos, que a menudo le devuelven a la córnea su estado de transparencia, constituyen el primer tratamiento contra estos problemas. Si los medicamentos fracasan, las operaciones **trasplante de córnea** suelen restaurar la claridad de visión.

El principio básico del trasplante de córnea se aprecia en la figura 16.10. El área cicatricial de la córnea, que por lo regular es un disco de unos 6 a 8 milímetros de diámetro, se retira y se sustituye con parte de la córnea de un donante. Para mejores resultados, conviene que el donante sea un adulto joven fallecido por alguna enfermedad aguda o una lesión que dejó el tejido de la córnea en buenas condiciones. En el pasado, la necesidad de trasplantar la córnea del donante a las pocas horas de su muerte representaba la principal dificultad de dicha operación. Hoy en día, las córneas se almacenan a bajas temperaturas en una solución especial.

Cada año se realizan más de 10 000 trasplantes de córnea, de los cuales aproximadamente el 85% resultan exitosos. Sin embargo, recuerde que la operación sólo consiste en el cambio de una pequeña parte del órgano; no hay trasplantes de ojos. En efecto, los problemas de trasplantar todo el ojo son abrumadores. Por mencionar sólo uno, el nervio óptico y la retina son sensibles a la falta de oxígeno, así que, cuando la circulación se suspende, se producen daños irreversibles al cabo de unos minutos, como en el caso del cerebro. Por lo tanto, mantener con vida los ojos del donante representa un problema serio; y aun si esto fuera posible, queda el reto de conectar el millón de fibras del nervio óptico del donante con las correspondientes del nervio óptico del paciente. En la actualidad, el trasplante de ojo es sólo parte de la ciencia ficción.

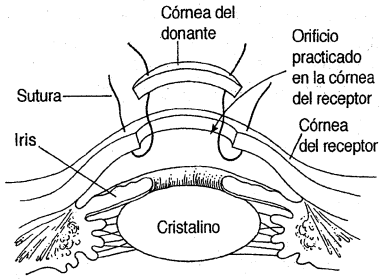


Figura 16.10
Operación de trasplante de córnea. La parte lesionada de la córnea ha sido extraída, mientras que la córnea del donante está a punto de ser suturada en su lugar.

Enturbiamiento del cristalino (cataratas)

Al igual que la córnea, el cristalino es transparente y fundamental para enfocar una imagen nítida en la retina. El enturbiamiento del cristalino, llamado **cataratas**, puede ser de nacimiento (**cataratas congénitas**), puede ser causado por una enfermedad del ojo (**cataratas secundarias**), o bien puede ser el resultado de una lesión (**cataratas traumáticas**); sin embargo, la causa más común es la edad (**cataratas seniles**). Por razones que aún desconocemos, el 75% de las personas mayores de 65 años y el 95% de las personas mayores de 85 años padecen de cataratas.

En sólo el 15% de los casos el padecimiento interfiere en las actividades normales y en apenas el 5% éste se considera lo suficientemente grave como para que el paciente necesite cirugía, la cual constituye el único tratamiento. En la figura 16.11a se muestra el principio de la operación de cataratas. Se realiza una pequeña abertura en el ojo a fin de que el cirujano pueda retirar el cristalino sin mover a la cápsula (el tejido en forma de bolsa que lo sostiene) de su sitio. Un método de extracción del cristalino que tiene como ventaja la realización de tan sólo una pequeña incisión en el ojo es la **facoemulsión** (figura 16.11b). En esta técnica, se inserta a través de una pequeña incisión en la córnea un delgado instrumento tubular que emite vibraciones ultrasónicas de hasta 40 000 ciclos por segundo. Las vibraciones rompen el cristalino y el tubo succiona los trozos.

Al extraer el cristalino enturbiado, el camino para que la luz llegue sin obstáculos a la retina se aclara; sin embargo, al hacerlo, el cirujano retira parte del poder de enfoque del ojo (recuerde que la córnea representa el 70% de este poder y el cristalino el 30%). Es posible recetar anteojos al paciente, pero ello conlleva otro problema, puesto que las lentes agrandan la imagen que cae en la retina de un 20 a un 35%. Si un ojo recibe una imagen mayor y el otro una imagen normal, el cerebro no puede combinarlas en una percepción clara única. La solución son las **lentes intraoculares**, es decir, unas lentes de plástico que se colocan dentro del ojo en el lugar que ocupaba el cristalino.

La idea de implantar una lente en el ojo se remonta 200 años atrás. No obstante, el primer diseño viable de una lente intraocular no se propuso sino hasta 1949. Las lentes introducidas en los años cincuenta no tuvieron mucho éxito, pero los adelantos recientes en materia de plásticos han producido lentes ultraligeras, como la que se muestra en la figura 16.12. En nuestros días, la colocación de lentes intraoculares es una fase rutinaria en las operaciones de cataratas. Advierta que la lente se coloca en el mismo lugar de donde se retiró el cristalino enturbiado, justo arriba de la cápsula, que el cirujano siempre tiene el cuidado de dejar intacta. La cápsula sirve para sostener a la lente intraocular en su sitio.

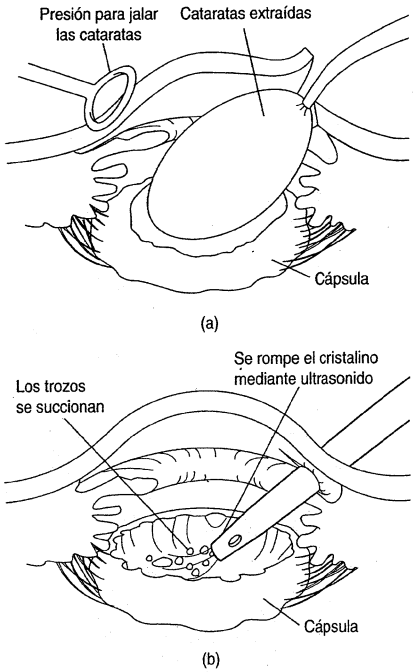


Figura 16.11
Operación de cataratas. (a) Las cataratas (enturbamiento del cristalino) se extraen mediante una incisión en la córnea. (b) Procedimiento de facoemulsión para retirar la catarata. Vibraciones sonoras de frecuencia elevada rompen el cristalino; un tubo succiona los trozos. Luego de eliminar el cristalino, se coloca una lente intraocular.

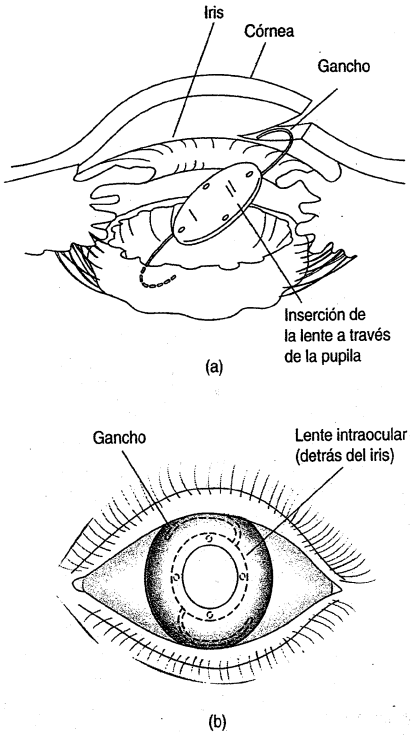


Figura 16.12
Colocación de una lente intraocular luego de extraer las cataratas. (a) La lente se inserta a través de una incisión en la córnea. Observe que se inserta a través de la pupila, de modo que quedará situada en el mismo lugar del cristalino, detrás del iris y justo sobre la cápsula. (b) Vista frontal de la lente colocada detrás del iris. Los ganchos pequeños la sostienen en su lugar.

Daños a la retina

La retina se nutre de la circulación ocular y del epitelio pigmentado en el que descansa. Las cuatro condiciones a las que aludimos abajo generan una pérdida de visión a causa de los efectos en la circulación retiniana y de la relación entre la retina y el epitelio pigmentado.

Retinopatía diabética

Antes del aislamiento de la insulina en 1922, quienes padecían **diabetes**, enfermedad en la que el organismo no produce suficiente insulina, tenían una esperanza de vida de menos de 20 años. La síntesis de la insulina (que hizo que sus descubridores ganaran el premio Nobel en 1923) aumentó en gran medida las esperanzas de vida de los diabéticos, pero también produjo un incremento importante en un trastorno ocular llamado **retinopatía diabética**. Se calcula que aproximadamente el 40 % de los diabéticos muestra algunas señales de este padecimiento.

En la figura 16.13 se observa lo que ocurre a medida que la enfermedad avanza. Al principio, los capilares se hinchan y, aunque la mayor parte de los casos se detiene aquí, numerosos diabéticos sufren pérdidas de visión aun en este punto. El agravamiento de la enfermedad, el cual se presenta en un porcentaje pequeño de los pacientes, genera una **neovascularización**: se forman nuevos vasos sanguíneos anormales (figura 16.13b) que no suministran la cantidad adecuada de oxígeno a la retina y que, debido a su fragilidad, sangran en el **humor vítreo** (la sustancia gelatinosa que llena el globo ocular); esta hemorragia obstaculiza el paso de la luz a la retina. La neovascularización también causa lesiones y desprendimiento de la retina (véase más abajo).

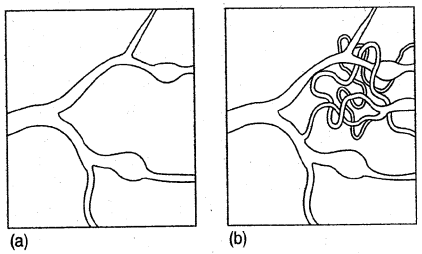


Figura 16.13
Vasos sanguíneos en la retinopatía diabética. (a) En las primeras etapas de la enfermedad, los vasos se inflaman y tienen escurrimientos ligeros. (b) En las etapas posteriores, en el proceso llamado neovascularización, se forman vasos sanguíneos anormales en la superficie de la retina.

Una técnica para detener la neovascularización es la **fotocoagulación láser**, en la que un rayo láser energizado tiene como objetivo los escurrimientos de los vasos sanguíneos. El láser "fotocoagula", o sella, los vasos y se suspende la hemorragia. Se ha aplicado con notable éxito una técnica denominada **fotocoagulación panretiniana** en la que el láser difunde 2000 o más quemaduras diminutas en la retina, como se observa en la figura 16.14. Estas quemaduras no golpean directamente los vasos hemorrágicos, sino que destruyen parte de la retina y reducen su necesidad de oxígeno, de modo que los vasos se secan y desaparecen.

Si con la fotocoagulación láser no se detiene la neovascularización, se aplica la llamada **vitrectomía**, (figura 16.15) para eliminar la sangre dentro del ojo. En esta operación, que se practica como último recurso, un tubo hueco con una navaja inclinada (como guillotina) se introduce en el humor vítreo y lo secciona en trozos muy pequeños para que el tubo los pueda aspirar. Cuando el humor vítreo y la sangre se retiran, se reemplazan con una solución salina. A menudo, el procedimiento previene nuevas hemorragias.

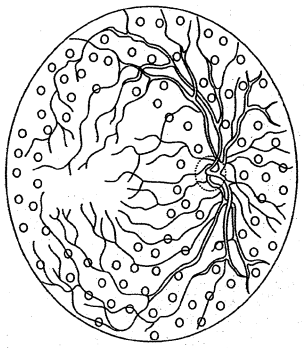


Figura 16.14
Fotocoagulación láser para el tratamiento de la retinopatía diabética. La ilustración muestra la técnica de la fotocoagulación panretiniana. Cada punto representa una pequeña quemadura realizada con láser en la retina.

Degeneración macular

Imagine su frustración si pudiera verlo todo excepto el punto donde fijara su vista, de forma que cada vez que dirigiera sus ojos hacia algo determinado lo perdiese de vista. Esto es justo lo que ocurre si se daña una región de la retina llamada **mácula**. La mácula es una zona de unos 5 milímetros de diámetro (apenas mayor a un punto de esta página) que rodea y abarca la fóvea. Si la mácula se degenera, el centro de la visión queda ciego (figura 16.16). Esta condición causa una debilitación extrema, pues si bien la visión periférica permanece intacta, la falta de visión central imposibilita la lectura.

Hay varias formas de **degeneración macular**, pero la más común es la **degeneración macular senil**. Ésta ocurre, sin razón aparente, en los ancianos. En la forma leve del padecimiento, los conos receptores se adelgazan ligeramente y se forman pequeñas protuberancias blancas y amarillas en la retina. Esta forma de degeneración macular suele avanzar lentamente y sin causar trastornos visuales graves. Sin embargo, entre el 5 y el 20% de los casos, debajo de la mácula aparecen nuevos vasos sanguíneos, como sucede en la retinopatía diabética. Los nuevos vasos se forman con mucha rapidez, en un lapso de apenas uno o dos meses, y dejan escurrir fluidos hacia la mácula que destruyen los conos.

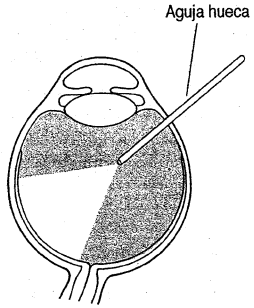


Figura 16.15
Vitrectomía. La aguja hueca insertada en el globo ocular succiona el líquido y lo sustituye con una solución salina.

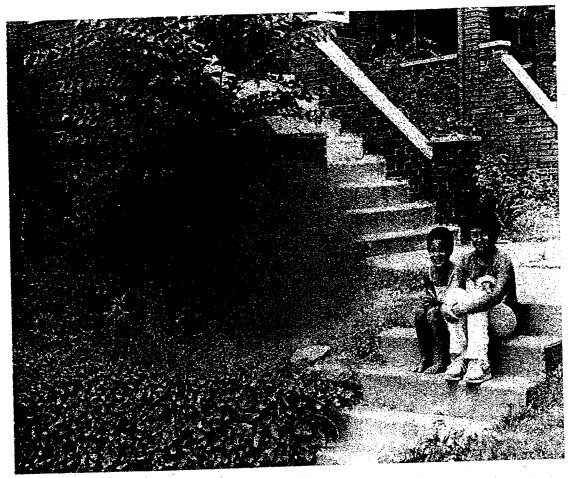


Figura 16.16
La degeneración macular causa pérdida de la visión central.

Hasta hace poco no había tratamiento contra la degeneración macular senil. Sin embargo, un estudio del Instituto Estadounidense del Ojo indica que si el trastorno se detecta en etapas tempranas en algunos pacientes que padecen la forma más severa de la enfermedad, la fotocoagulación láser detiene o reduce en buena medida los escurrimientos de las nuevas formaciones de vasos.

Desprendimiento de retina

El **desprendimiento de retina**, una condición en la que la retina se separa del epitelio pigmentado (figura 16.17), es frecuente en los deportistas a causa de lesiones traumáticas del ojo o la cabeza. Sugar Ray Leonard, ex campeón de boxeo peso welter, se retiró temporalmente de los cuadriláteros por un desprendimiento de retina. Varios años después regresó al boxeo, en medio de grandes polémicas sobre si ese retorno valía tanto como para arriesgarse a perder la vista de un ojo. Finalmente, resultó que Leonard ganó la pelea y la apuesta, pues parece que escapó del peligro sin mayores daños.

El desprendimiento de la retina afecta la vista por dos razones: 1) para que las imágenes se formen con nitidez, la retina debe descansar de manera uniforme sobre el epitelio pigmentado y 2) cuando la retina pierde el contacto con el epitelio, los pigmentos visuales de la zona desprendida quedan separados de las enzimas que requieren para su regeneración. Cuando los pigmentos visuales dejan de regenerarse, la zona de la retina se vuelve ciega.

El remedio para el desprendimiento de retina es una operación para volverla a unir. El objetivo de la cirugía es lograr la formación de un tejido cicatricial dentro del ojo que se pegue a la retina y la sostenga en su lugar. Esto se logra aplicando una sonda, ya sea fría o caliente, en el lugar exacto por fuera del globo ocular. La figura 16.17b muestra cómo se determina el lugar donde deberá aplicarse la sonda. Mientras observa el interior del ojo con un aparato especial, el médico oprime la parte externa, lo que origina una indentación que es posible apreciar dentro del globo. El médico hace presión en varios puntos hasta que la indentación coincide con el lugar del desgarre o el orificio en la retina donde se originó el desprendimiento.

Una vez localizado el punto del desprendimiento, se marca en el exterior y se calienta o enfría para generar una respuesta inflamatoria. Entonces, se empuja la retina para emparejarla con la pared del globo ocular. Para ello, se coloca una banda alrededor del ojo, con lo que éste adquiere la forma de una pesa. En seguida, con la retina oprimida contra la pared, la inflamación produce una cicatriz que "suelda" la retina al epitelio. Si la zona desprendida no es grande, hay de 70 a 80% de probabilidades de que el método funcione. En la mayoría de los casos, dicho procedimiento restaura la visión, lo que a veces no ocurre aun cuando la retina se una de nuevo al epitelio. Entre más grande sea la zona desprendida, es menos probable que esta operación(u otras, que no explicaremos aquí) funcione. En ocasiones, si el desgarre de la retina se detecta en sus primeras etapas, antes de que el fluido se filtre y la desprenda, es posible prevenirlo quemando con láser los alrededores. Este rápido procedimiento se puede realizar en el consultorio de un oftalmólogo y no requiere cirugía.

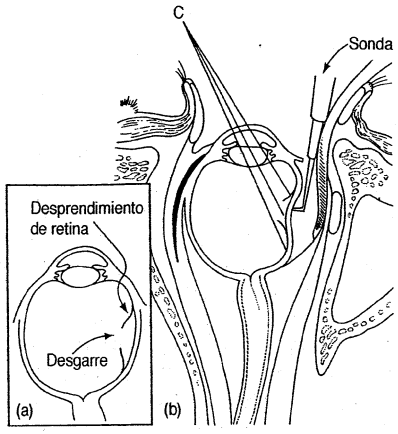


Figura 16.17
(a) Desprendimiento de retina. (b) Procedimiento para volver a unir la retina. Para localizar el sitio del desprendimiento, una sonda oprime el globo ocular desde el exterior mientras el cirujano, en C, observa el interior del ojo. Una vez localizado el punto del desprendimiento, se marca en el exterior y se aplica una sonda caliente o fría.

Degeneración retiniana congénita

La forma más común de degeneración hereditaria de la retina es una enfermedad llamada **retinitis pigmentaria**, una degeneración retiniana que se transmite de una generación a la siguiente (aunque no siempre afecta a todos los miembros de la familia). Sabemos poco de las causas de esta enfermedad, pero una hipótesis sostiene que ésta se debe a un problema del epitelio pigmentado.

Quienes sufren de retinitis pigmentaria no suelen presentar síntomas de la enfermedad sino hasta la adolescencia. Durante este periodo, comienzan a notar algunas dificultades para ver de noche, puesto que la enfermedad ataca primero los bastones. Con los años, el mal avanza lentamente y causa una mayor pérdida de la visión periférica. En sus etapas finales, que pueden presentarse a una edad muy temprana, alrededor de los treinta años de edad, o a una edad más tardía, a los cincuenta o sesenta años (todo depende de la tendencia del trastorno), la retinitis ataca también a los conos y produce la ceguera total.

Daños al nervio óptico: Glaucoma

Una de las principales causas de ceguera en el mundo es el **glaucoma**, la cual degenera las fibras del nervio óptico e impide, con ello, que los impulsos generados por la retina lleguen al cerebro.

Aunque el resultado final del glaucoma es el daño del nervio óptico, el origen del problema está en la parte delantera del ojo. Para entender cómo es que un daño en esta parte del ojo afecta al nervio óptico, veamos el corte transversal de la figura 16.18a. En condiciones normales, el humor acuoso (el líquido que se encuentra entre la córnea y el cristalino, y que se produce continuamente en el punto *A* pasa entre el iris y el cristalino a través de la vía que las flechas indican y luego escurre en el punto *B*. En el glaucoma, el drenaje del humor acuoso se obstruye parcialmente. El **glaucoma de ángulo cerrado** es una forma rara de glaucoma en la que una **obstrucción pupilar** (figura 16.18b) hace más estrecha la abertura entre el iris y el cristalino y ocasiona que el aumento de presión empuje al iris hacia arriba, con lo que se

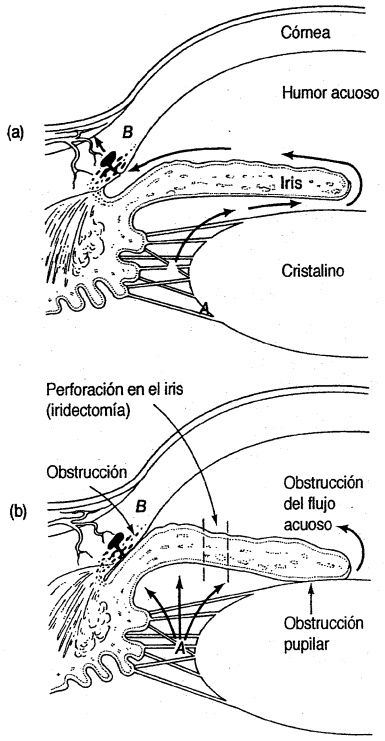


Figura 16.18
(a) Las flechas indican el flujo del humor acuoso en el ojo normal. El humor se produce en A y sale del ojo en B. En el glaucoma de ángulo abierto, el humor acuoso no puede salir del ojo debido a una obstrucción en B. (b) En el glaucoma de ángulo cerrado, el iris levantado dificulta la salida del humor del ojo. La iridectomía –la perforación de un orificio en el iris– abre una vía para que el humor llegue a B.

cierra el ángulo entre éste y la córnea y se ocluye la zona *B* de donde sale el humor acuoso del ojo.

En el **glaucoma de ángulo abierto**, la forma más común de la enfermedad, el ojo se ve normal (figura 16.18a) pero la zona de drenaje en *B* se encuentra obstruida de manera parcial, por lo que resulta más difícil que el humor acuoso escurra del ojo. La obstrucción que se presenta en las dos formas de glaucoma produce un aumento en la resistencia al flujo del humor acuoso, y, puesto que se sigue secretando en el interior del ojo, la **presión intraocular**, (la presión dentro del globo) se incrementa. Este acrecentamiento oprime la parte superior del nervio óptico en el fondo del ojo. La presión detiene la circulación, con lo que las fibras del nervio se degeneran y sobreviene la ceguera.

Por lo regular, el aumento de presión que ocurre en el glaucoma de ángulo cerrado es rápido y doloroso. El tratamiento para esta forma de padecimiento es una operación llamada **iridectomía**, en la que con un láser se practica un orificio pequeño en el iris (figura 16.18b). El orificio abre un canal a través del cual el humor acuoso fluye y la presión se libera. Entonces, el iris se adelgaza y descubre la zona B a fin de que el humor acuoso escape del ojo.

En el glaucoma de ángulo abierto la presión intraocular crece con más lentitud, por lo que muchas veces el paciente no advierte ningún síntoma. En muchos casos, la pérdida de la visión periférica es tan paulatina que desaparece antes de que el sujeto se dé cuenta. Por esta razón, los oftalmólogos recomiendan que después de los 40 años, las personas se sometan a revisiones regulares de los ojos para detectar la presencia del glaucoma, puesto que su pronta detección aumenta las posibilidades de que un tratamiento farmacológico sea eficaz. Entre el 5 y 10% de los casos de glaucoma de ángulo abierto, las medicinas no reducen la presión y se requiere cirugía. El objetivo de ésta es realizar un orificio en la pared del globo ocular para dar escape a los fluidos.

Examen ocular

Hasta el momento, hemos descrito algunos de los padecimientos de los ojos y su tratamiento. En esta sección del capítulo explicaremos los procedimientos para descubrir los trastornos anteriores. Antes de explicar el examen de los ojos, debemos considerar quién lo lleva a cabo.

¿Quién lleva a cabo el examen ocular?

Tres profesionistas se encargan del cuidado de los ojos: los oftalmólogos, los optometristas y los técnicos ópticos.

1. Los **oftalmólogos** son médicos titulados que en el curso de su formación obtienen una educación general. Para especializarse en oftalmología, requieren cuatro años o más de estudios de posgrado en tratamientos médicos y quirúrgicos de las enfermedades oculares. Algunos profundizan aún más sus estudios y se especializan en áreas particulares, como la oftalmología pediátrica (especializada en niños), las enfermedades de la córnea, de la retina, o bien, el glaucoma. De cualquier forma, la mayoría de los oftalmólogos trata toda clase de problemas oculares además de que recetan anteojos y lentes de contacto.
2. Después de terminar la licenciatura, los **optometristas** cursan cuatro años de doctorado en optometría. Los optometristas examinan la vista y recetan anteojos y lentes de contacto. Algunos optometristas se han ganado el derecho de incluir tratamientos farmacológicos para atender ciertos padecimientos . Sin embargo, la cirugía está reservada exclusivamente a los oftalmólogos.
3. Los **técnicos ópticos** están capacitados para fabricar y entregar gafas y, en ocasiones, lentes de contacto, de acuerdo con la receta de un oftalmólogo u optometrista.

¿Qué sucede durante un examen ocular?

Los objetivos fundamentales del examen ocular son: 1) determinar qué tan bien ve el paciente, 2) corregir la visión si ésta es defectuosa, 3) examinar la estructura del ojo y detectar enfermedades para tratar las causas de la visión defectuosa y 4) diagnosticar enfermedades que incluso el paciente puede llegar a pasar por alto. Para cumplir con estos objetivos, el examen del especialista suele comprender los siguientes puntos:

Historial médico El primer paso del examen ocular es llevar un historial médico limitado de los problemas oculares que tenga, o haya tenido, el paciente y de todos aquellos trastornos de salud que se relacionen con su vista.

Agudeza Visual Ésta es la parte más conocida del examen ocular, en la que se nos pide que leamos las letras de una tabla como la de la figura 15.1. La versión anterior de la tabla, con la que casi todos estamos familiarizados, tenía una E grande en la parte superior. La nueva versión permite resultados más precisos sobre la agudeza, porque en cada línea hay el mismo número de letras y el espaciamiento es proporcional a su tamaño. La fila superior es la línea de 20/400, lo que significa que las personas con vista normal deberán ser capaces de leer estas letras a 400 pies de distancia (122 metros); puesto que la tabla se ve desde unos 6 metros, estas personas las pueden leer con facilidad. Cuando se les pide a los examinados que lean la línea más pequeña que vean, suelen escoger una que sea fácil de leer; sin embargo, con algo de aliciente resulta que pueden leer líneas más pequeñas de las que eligieron originalmente. El examinador hace que el paciente lea líneas cada vez más pequeñas hasta que las letras se pierdan. La línea más pequeña que se puede leer indica la agudeza visual, que en las personas de vista normal es de 20/20. Quienes por defecto no tienen una vista normal —digamos, 20/40—, deben mirar la representación a una distancia de 20 pies (6 metros) para ver lo que las personas con vista normal perciben a 40 pies (12 metros). Los que poseen una vista mejor que la normal —por ejemplo, 20/10— pueden ver a 6 metros lo que las personas con vista normal observan sólo a tres.

Este examen de la vista mide únicamente la visión de la fóvea, ya que los pacientes miran directamente las letras y las imágenes de éstas se proyectan en la fóvea. Así, como mencionamos antes, quien califica 20/20 en la prueba de agudeza visual puede ser prácticamente ciego si tiene poca o ninguna visión periférica. La prueba de esta visión no suele formar parte del examen ocular de rutina, pero cuando se sospecha de problemas, se aplica una técnica llamada **perimetría** en la que el paciente debe indicar la localización de pequeños puntos luminosos que se presentan en varias sitios de la periferia. La prueba descubre puntos ciegos (llamados escotomas) que puedan ser causados por la degeneración o desprendimiento de la retina, o bien, por enfermedades como el glaucoma.

Además de probar la vista a distancia con la tabla, es costumbre también examinar la visión cercana, sobre todo con pacientes de edad avanzada que puedan padecer los efectos de la presbiopía. En la prueba se determina cuál es la línea menor, en una tabla como la de la figura 16.19, que puede leer el paciente a una distancia de lectura cómoda.

Refracción Una calificación de 20/60 en la prueba de agudeza visual indica una vista peor a la normal, pero no revela la causa de esta pérdida de agudeza: alguna de las enfermedades que citamos o bien un problema de enfoque (miopía, hipermetropía, presbiopía o astigmatismo). Si el problema radica en los mecanismos de enfoque del ojo, éste se puede corrige con anteojos o lentes de contacto. La **refracción** es el procedimiento mediante el cual se determina el tipo de poder correctivo de las lentes para proporcionar al paciente una visión clara.

El primer paso de la refracción es una **prueba de retinoscopía**, es decir, un examen de la vista con un instrumento llamado retinoscopio, el cual proyecta en el ojo una luz que se refleja al examinador. Éste mueve el instrumento a través del ojo y observa el aspecto de la luz reflejada. Si el ojo del paciente enfoca correctamente, el examinador ve toda la pupila iluminada y no es necesaria ninguna corrección (en este caso, los pacientes califican por lo regular con 20/20, o mejor, durante la prueba de agudeza visual). Sin embargo, si el ojo no enfoca la luz de manera correcta, el examinador ve un rayo luminoso que atraviesa una y otra vez la pupila conforme el haz del retinoscopio se mueve.

Para determinar la corrección necesaria para proporcionar al paciente una visión de 20/20, el examinador coloca lentes correctivas frente a los ojos de éste mientras mueve el haz del retinoscopio. Una manera de poner las lentes frente al sujeto es emplear un aparato como el que se aprecia en la figura 16.20. El aparato contiene varias lentes que son cambiadas por medio del movimiento de un botón selector. La meta del examinador es encontrar la lente que hace que se ilumine toda la pupila cuando pasa el haz del retinoscopio. Esta lente enfoca la luz en la retina y es la que se aproxima más a la que deberá ser prescrita para conseguir una visión de 20/20.

La retinoscopía representa una buena y primera aproximación a las lentes correctas que hay que recetar al paciente, pero la prueba definitiva es lo que éste ve. Para determinarlo, el examinador le pide que vea la tabla óptica y le coloca lentes para saber cuáles le brindan una vista más clara. Cuando el examinador averigua el tipo de lentes que le proporcionan una visión 20/20, ordena anteojos o lentes de contacto con dicha graduación. Para ajustar las lentes de contacto, el examinador debe hacer coincidir la forma de éstas con la córnea del paciente.

La refracción se utiliza para determinar la corrección necesaria para lograr una visión lejana clara. Mediante un procedimiento, que no explicaremos aquí, el examinador decide si hace falta alguna corrección para lograr una visión cercana clara, lo que resulta de particular importancia en pacientes de más de 45 años, quienes pueden presentar dificultades para leer a causa de la presbiopía.

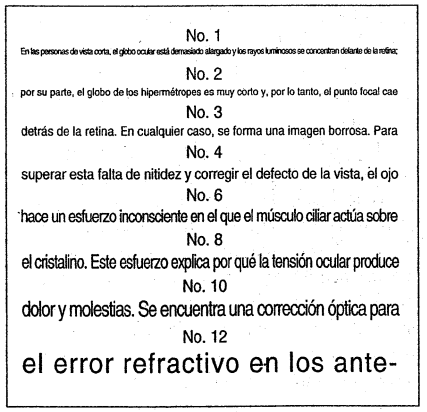


Figura 16.19
Tarjeta para probar la visión cercana. La visión cercana del paciente está determinada por la línea más pequeña que es capaz de leer a una distancia cómoda.

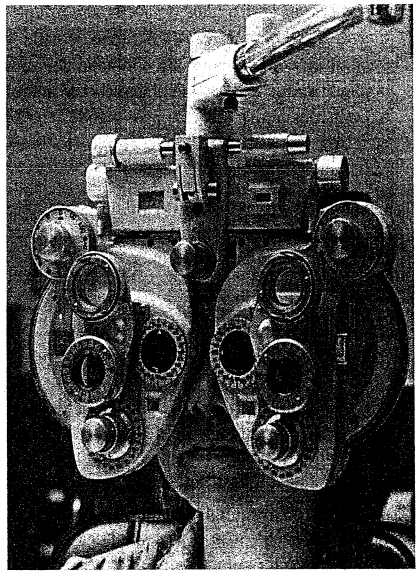


Figura 16.20
Aparato para colocar lentes correctivas frente a los ojos del paciente . Se prueban varias lentes durante y después del examen de retinoscopía, es decir, cuando se le muestra al paciente la tabla ocular.

Examen externo del ojo En el **examen externo del ojo**, el examinador aplica varias pruebas para verificar las condiciones exteriores del ojo. Comprueba la reacción pupilar a un destello, es decir, ve si la pupila se cierra cuando se le presenta una luz y se abre cuando ésta se retira. Asimismo, observa la coloración del ojo y los tejidos que lo rodean. Los "ojos rojos" pueden indicar la presencia de una inflamación. Para poner a prueba los movimientos oculares, se pide al paciente que siga un objeto móvil; el alineamiento de los ojos se confirma al hacer que éstos miren fijamente un objetivo. Si los ojos están bien alineados, ambos apuntarán al objetivo; en caso contrario, uno estará dirigido al objetivo y el otro se desviará a un lado.

Examen con la lámpara de hendidura El **examen con la lámpara de hendidura** verifica la condición de la córnea y del cristalino. Esta lámpara, que se muestra en la figura 16.21, proyecta una franja delgada de luz en el ojo del paciente. Es posible enfocar la luz con precisión en las partes internas del ojo; el examinador ve esta franja nítida a través de un amplificador binocular. Esta franja luminosa es parecida al filo de un cuchillo que corta el ojo.

¿Qué ve el examinador cuando observa el "filo cortante" de luz que proyecta la lámpara de hen-

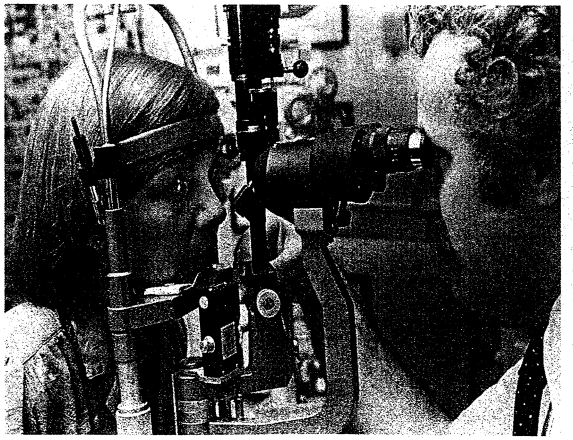


Figura 16.21
Una paciente que es examinada con la lámpara de hendidura. Para revisar las condiciones del cristalino y de la córnea, el examinador ve la franja de luz con un amplificador binocular.

didura? Al concentrar la luz en varios niveles de la córnea y del cristalino, el examinador está en posición de detectar imperfecciones diminutas, partes en las que la córnea y el cristalino no son completamente transparentes, que sería imposible ver con cualquier otro método. Estas imperfecciones pueden indicar enfermedades o lesiones de la córnea, así como la formación de cataratas.

Tonometría La **tonometría** mide la presión intraocular y, por lo tanto, es una prueba de glaucoma. En la actualidad se utiliza un instrumento llamado **tonómetro** para realizar esta medición; sin embargo, antes de su invención se sabía que los aumentos acusados de presión intraocular, propios de los casos graves de glaucoma, hacen que el ojo se endurezca a tal grado que este endurecimiento puede sentirse al oprimir el globo ocular con el dedo.

Existen varias clases de tonómetros. Todos miden la presión intraocular oprimiendo la córnea. El tonómetro de Schiotz es un instrumento manual que consta de un émbolo pequeño unido a un peso calibrado. El peso impulsa el émbolo e indenta la córnea. Si la presión intraocular es mucha, el émbolo produce una indentación menor que si la presión fuera normal. Así, la presión se calcula midiendo la indentación de la córnea (aunque quizá parezca doloroso, en realidad no lo es porque el examinador aplica unas gotas de anestésico en la córnea antes de aplicar el tonómetro).

El tonómetro de aplanamiento, que en la figura 16.22 se muestra mientras es aplicado a la córnea de una paciente, es un instrumento más perfecto y preciso que el de Schiotz. El examinador pone unas gotas de anestésico en la córnea y luego mueve lentamente hacia ella el cabo romo de una barra cilíndrica, llamada **aplanador**, y observa su avance con el mismo amplificador de la lámpara de hendidura (figura 16.22). El examinador oprime este extremo del aplanador hasta ejercer la suficiente presión en la córnea como para allanar una pequeña zona de su superficie curva. Entre mayor sea la fuerza que se emplee para aplanar la córnea, mayor será la presión intraocular.

Oftalmoscopia Hasta el momento hemos visto las partes exteriores del ojo (examen externo), hemos examinado el cristalino y la córnea (lámpara de hendidura) y hemos medido la presión intraocular (tonometría), pero aún nos queda por revisar la que quizá sea la estructura más importante de todas, la retina. Todo indica que, puesto que hay un orificio (la pupila)

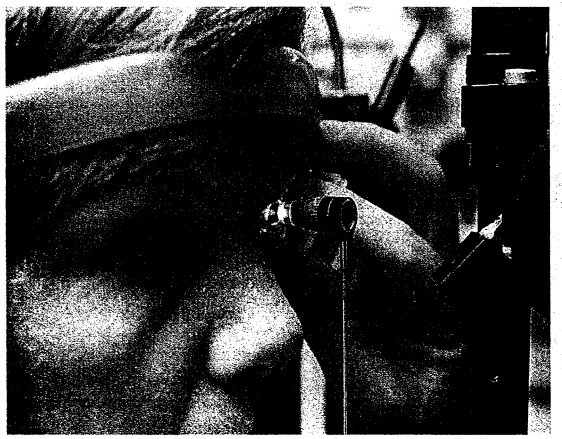


Figura 16.22
Tonómetro de aplanamiento aplicado a la córnea de una paciente.

en el frente del ojo, debería ser fácil ver la retina pues sólo tendríamos que ver a través de dicho orificio. Pero no es tan simple: si observa la pupila de otra persona, advertirá que está oscura. A fin de ver la retina, tenemos que hallar un medio para iluminar el interior del ojo. Esto se logra con el **oftalmoscopio**, creado en 1850 por Hermann von Helmholtz, el mismo de la teoría de la visión cromática de Young y Helmholtz.

En la figura 16.23 se muestra el principio del oftalmoscopio de Helmholtz. Una luz lateral se dirige al ojo del paciente por medio de un espejo medio azogado que refleja parte de la luz y transmite el resto. Con ello, el examinador se coloca en la posición que se indica en la figura 16.23 y ve el ojo del paciente a través del espejo. Los oftalmoscopios actuales son mucho más complejos que el diagrama de la figura, puesto que cuentan con lentes, espejos y filtros numerosos, pero el principio básico es el mismo del diseño original de Helmholtz de 1850.

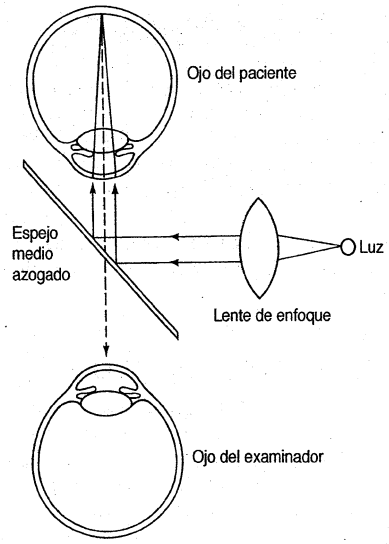


Figura 16.23
El principio del oftalmoscopio. La luz se refleja en el ojo del paciente con un espejo medio azogado. Parte de la luz vuelve al examinador (sobre la línea punteada), lo que le permite ver el interior del ojo del paciente.

La figura 16.24 muestra la vista que tiene el paciente de un examen de oftalmoscopia, si bien el examinador se encuentra mucho más cerca, como se aprecia en la figura 16.1. La figura 16.25 muestra un

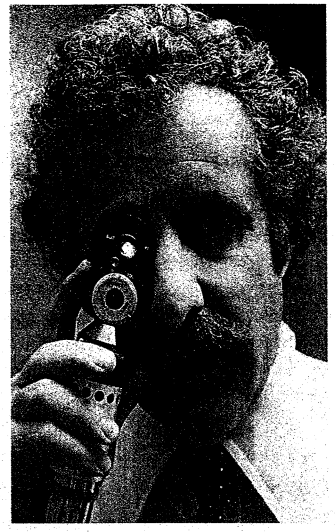


Figura 16.24
Vista que tiene el paciente de un examen de oftalmoscopia.

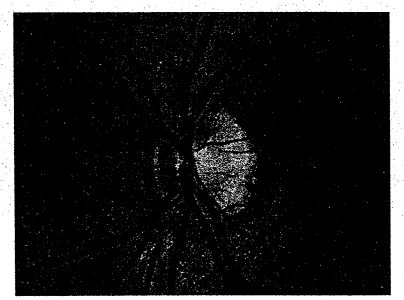


Figura 16.25
Acercamiento al extremo del nervio óptico y a la circulación de la retina, ambos vistos a través de un oftalmoscopio.

acercamiento de lo que el oftalmólogo percibe cuando su paciente tiene una retina normal. Las características más sobresalientes de esta imagen de la retina son el disco óptico, el lugar en el que las células ganglionares abandonan el ojo para formar el nervio óptico y las arterias y venas de la retina. En este examen, el oftalmólogo se concentra en estas características en busca de anormalidades en la apariencia del disco óptico y la circulación de la retina. Por ejemplo, el oftalmólogo podría detectar la presencia de retinopatía diabética si observa varios vasos sanguíneos muy pequeños (neovascularización). De hecho, todas las lesiones y enfermedades de la retina que hemos explicado producen algún cambio en la apariencia de ésta, cambios que pueden ser detectados con el oftalmoscopio.

Nuestra descripción del examen ocular ha cubierto la mayor parte de las pruebas que la revisión de rutina comprende. El examinador decidirá realizar otras pruebas si las habituales apuntan a un problema. Por ejemplo, se aplica la técnica de **angiografía fluorescente** para escudriñar más de cerca la circulación retiniana en los pacientes con retinopatía diabética. Se inyecta por vía intravenosa en el brazo del paciente un tinte fluorescente que, cuando llega a la retina, delinea con nitidez las venas y las arterias, como se aprecia en la figura 16.26. Sólo con esta técnica es posible observar los escurrimientos de fluidos que se producen en la neovascularización anormal que acompaña a la retinopatía diabética. Al ubicar los sitios donde ocurren los escurrimientos, se señalan las zonas que deberán ser tratadas con fotocoagulación.

Otras pruebas, que no vamos a explicar aquí, son el electrorretinograma, que mide la respuesta eléctrica de los conos y los bastones y, con ello, permite diagnosticar casos de degeneración como la retinitis pigmentaria; y el potencial cortical evocado, el cual mide la respuesta eléctrica de la corteza visual y es útil para diagnosticar problemas visuales a causa de lesiones o tumores en la cabeza.

En la tabla sinóptica 16.1 encontrará un panorama general del material que hemos presentado hasta el momento.

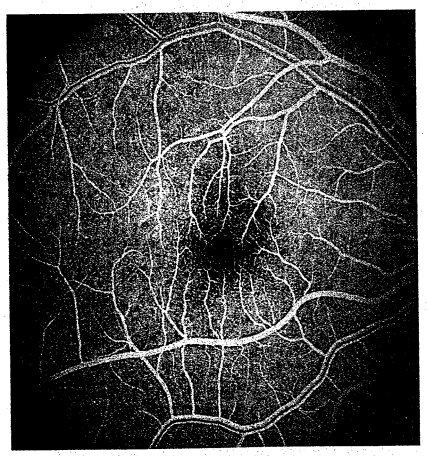


Figura 16.26
Angiografía fluorescente de un ojo normal. En esta imagen, la cabeza del nervio óptico se encuentra en el extremo derecho, justo fuera del recuadro. La fóvea es la zona oscura en el centro. En el ojo normal, los vasos sanguíneos destacan con claridad del fondo. (Fotografía por cortesía del Hospital de Ojos y Oídos de Pittsburgh.)

DETERIORO DE LA AUDICIÓN

En nuestro repaso de los aspectos clínicos de la visión, mencionamos que el funcionamiento visual puede debilitarse debido a problemas en la llegada del estímulo a los receptores, por daños a éstos y por lesiones del sistema que transmite las señales de los receptores al cerebro. Una situación similar se presenta con el oído, la cual estudiaremos cuando consideremos las diversas causas de la incapacidad auditiva.

¿Cómo se deteriora el oído?

Al considerar la pregunta "¿Cómo se deteriora el oído?", es importante distinguir entre la incapacidad del sistema auditivo y los efectos de dicha incapacidad en la audición de los individuos. Los **deterioros auditivos** son desviaciones o cambios en la estructura o el funcionamiento del sistema auditivo. Las **incapacidades auditivas** representan las desventajas que los deterioros conllevan y que afectan la aptitud de las personas para comunicarse o para llevar su vida

TABLA SINÓPTICA 16.1

Problemas de enfoque

Los problemas de enfoque relacionados con la concentración incorrecta de la luz por la córnea y el cristalino o por un globo ocular demasiado grande o pequeño incluyen a la miopía y la hipermetropía. El poder de las lentes necesarias para corregir la miopía se expresa en dioptrías, que son igual a 1 dividido entre el punto lejano. QFR y QALIS son dos técnicas de cirugía láser que pueden usarse para reducir o eliminar la miopía o la hipermetropía. Otros problemas de enfoque son la presbiopía, una disminución en la habilidad de acomodación que ocurre cuando la persona envejece, y el astigmatismo, condición en la que los estímulos se hacen borrosos en ciertas orientaciones debido a una malformación de la córnea.

¿Qué es la ceguera?

La ceguera se define en términos de una reducción de la agudeza o de los campos visuales.

Transmisión menguada de la luz

Entre las condiciones que disminuyen la cantidad de luz transmitida a la retina se incluyen enfermedades o lesiones de la córnea y las cataratas. Los problemas que ocasionan enturbiamiento o cicatrización de la córnea pueden ser tratados con medicamentos o con un transplante de córnea. Las cataratas, o sea, el enturbiamiento del cristalino, pueden tratarse mediante la remoción del cristalino y su reemplazo con una lente intraocular.

Daño a la retina

La retinopatía diabética y la degeneración macular pueden ocasionar pérdida de la visión debido a sus efectos en la circulación retiniana. La retinopatía diabética es una inflamación de los capilares y, en casos más extremos, una neovascularización. Un tratamiento es la fotocoagulación láser. La degeneración macular es una degeneración del área alrededor de la fóvea. Está relacionada con la vejez y en ocasiones puede ser tratada con fotocoagulación láser. El desprendimiento de retina genera problemas debido a que ésta se separa del epitelio pigmentado rico en enzimas. Puede volverse a unir mediante cirugía. Las degeneraciones retinianas hereditarias, como la retinitis pigmentaria, atacan a los receptores.

Daño al nervio óptico

El glaucoma, causa importante de ceguera en el mundo, suele relacionarse con una obstrucción del drenaje del humor acuoso en el frente del ojo. Esta obstrucción ocasiona un incremento en la presión intraocular que puede producir ceguera al impedir la circulación que entra al ojo en el nervio óptico. Los tratamientos incluyen medicamentos y cirugía que restablecen el flujo eliminando la obstrucción.

El examen ocular

Los oftalmólogos, los optometristas y los técnicos ópticos son profesionales dedicados al cuidado de los ojos. En general, los oftalmólogos y los optometristas están capacitados para adaptar anteojos y detectar anormalidades oculares. El examen ocular consta de los siguientes componentes: historial médico, prueba de agudeza visual (lejana y cercana), refracción, examen externo del ojo, examen con la lámpara de hendidura, tonometría, oftalmoscopia y, en ocasiones, técnicas como la angiografía fluorescente.

diaria. La distinción entre deterioro e incapacidad estriba en que el primero no siempre hace que la segunda sea grande. Por ejemplo, aunque una persona que ha perdido la habilidad de escuchar todos los sonidos superiores a 6000 Hz ha perdido una parte sustancial de su margen de audición, esta pérdida tiene pocos efectos en su capacidad de escuchar y entender el habla. Podemos apreciar esto al darnos cuenta de que, aunque los teléfonos sólo transmiten frecuencias entre los 500 y los 3000 Hz, rara vez tenemos problemas para comunicarnos a través este medio. Ahora bien, un deterioro auditivo de este tipo alteraría la percepción que tiene el sujeto de la música, cuyas frecuencias a menudo superan los 6000 Hz y, en este aspecto, tendría un efecto en su calidad de vida.

El sistema auditivo puede sufrir trastornos debido a las siguientes razones: 1) problemas en la llegada del estímulo sonoro a los receptores, 2) daños en éstos, 3) lesiones en el sistema de transmisión y 4) daños en la corteza auditiva (figura 16.27). A continuación, presentamos una lista de aspectos que pueden funcionar mal en el sistema auditivo según cada categoría:

1. El sonido no se transmite de manera adecuada hacia los receptores. Los problemas en la llegada del sonido a los receptores se deben a obstruccio-

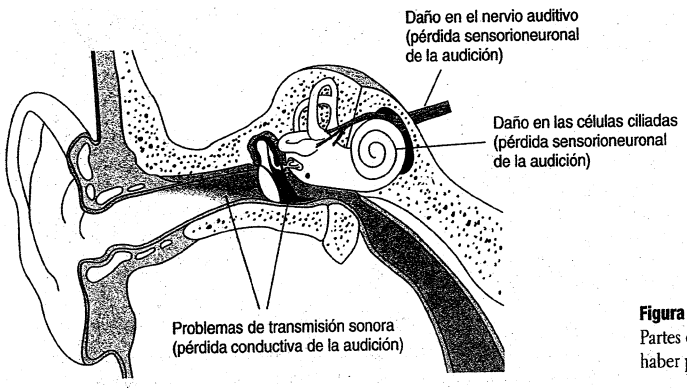


Figura 16.27
Partes del oído en las que puede haber problemas auditivos.

nes del oído externo o a daños en el sistema que transmite las vibraciones a través del oído medio. Estos problemas originan *pérdidas conductivas de la audición.*

2. Las células ciliadas están dañadas, por lo que no pueden generar señales eléctricas. Este problema y el que sigue dan lugar a *pérdidas sensorioneuronales de la audición.*
3. Hay daños en el nervio auditivo o en el tallo cerebral que suspenden la transmisión, hacia el área auditiva de la corteza, de las señales generadas. Los daños en el tallo cerebral pueden interferir con la capacidad del escucha de integrar las señales que proceden del oído izquierdo y del derecho.
4. Hay daños en la corteza auditiva, de modo que cuando llegan las señales, éstas no son procesadas adecuadamente.

Vamos a describir las principales causas de los problemas anteriores. Nos concentraremos en las dos primeras categorías: las pérdidas conductivas y las sensorioneuronales.

Pérdida conductiva de la audición

Las **pérdidas conductivas de la audición** son aquellas en las que las vibraciones que producen los estímulos sonoros no se trasmiten del oído externo a la cóclea. Estas pérdidas pueden ocurrir en el oído externo o el oído medio.

Trastornos del oído externo

El conducto auditivo se puede obstruir por la acumulación excesiva de cerumen (cerilla) o por la inserción de objetos, como cuando los niños se introducen frijoles o bolitas de papel en las orejas porque les parece divertido. Los niños que nacen con malformaciones en el oído externo o medio presentan un problema más grave ya que éstas impiden que el sonido viaje a través del conducto auditivo hacia el oído medio. Las obstrucciones también se deben a la inflamación del canal a causa de infecciones producidas por microorganismos, situación que con frecuencia sufren los nadadores debido a que el agua se queda atrapada en el conducto. De ahí la expresión, "oído de nadador".

Otro problema se presenta cuando la membrana del tímpano al final del oído externo se revienta debido a un ruido muy fuerte, como una explosión, o a la inserción profunda de un objeto agudo. Esta ruptura permite el paso de microorganismos al oído medio, lo cual puede generar una infección. Asimismo, si la membrana está rota, no hace vibrar correctamente los huesecillos y es posible que ocurra una pérdida de audición. En general, los problemas del oído externo se tratan con medicación o cirugía, las cuales restauran la audición normal.

Trastornos del oído medio

Casi todos hemos padecido alguna vez de una **otitis media**, o sea, una infección en el oído medio. Estas infecciones se deben a bacterias que inflaman la trompa de Eustaquio, es decir, la vía que va del oído medio a la faringe y que se abre cada vez que tragamos. Esta apertura natural equilibra la presión del oído medio con la del ambiente; pero si la trompa de Eustaquio se obstruye, la presión del oído medio empieza a disminuir y las bacterias encuentran un lugar propicio para crecer en los espacios del oído medio. Con el tiempo, el crecimiento bacteriano genera fluidos que impiden la vibración adecuada del tímpano y de los huesecillos.

La repetición constante de estas infecciones puede causar en el oído medio una acumulación de tejido llamada *colesteatoma* que interfiere con la vibración del tímpano y de los huesecillos y debe retirarse por medio de cirugía. Si no se tratan las infecciones del oído medio, el fluido se acumula hasta que el tímpano se revienta a fin de liberar la presión; además, las infecciones pueden propagarse al mastoideo, un hueso muy poroso que forma la cavidad del oído medio. Se trata de una condición muy grave que debe ser atendida de inmediato, antes de que la infección llegue al cerebro. Con todo, la propagación hacia el mastoideo es rara cuando las infecciones se atienden pronto con antibióticos.

La **otosclerosis** es una condición hereditaria en la que hay una excreción ósea en el oído medio. El estribo queda fijo en su sitio, de modo que no transmite vibraciones al oído interno. Éste fue el trastorno que dejó a Beethoven tan sordo hacia el final de su carrera que no podía escuchar su propia música. En nuestros días, el trastorno se corrige con una operación quirúrgica llamada estapedectomía que sustituye el estribo por un soporte artificial.

Pérdida sensorioneuronal de la audición

Las **pérdidas sensorioneuronales de la audición** se deben a varios factores que tienen en común al oído interno como lugar de acción.

Presbiacusia

La forma más común de pérdida sensorioneuronal de la audición es la **presbiacusia**, que significa "oído viejo" (recuerde que el término equivalente para la visión es presbiopía, que significa "vista cansada"). Esta pérdida de sensibilidad, mayor con las frecuencias más altas, es propia de la vejez y afecta más a los hombres que a las mujeres. En la figura 16.28 se muestra la progresión de la pérdida en función de la edad. La queja más frecuente de quienes padecen presbiacusia es que les cuesta trabajo oír lo que les dicen si hay ruido de fondo o si hablan varias personas a la vez. El tratamiento de la presbiacusia consiste en la amplificación de un auxiliar para la audición y en enseñar a los pacientes técnicas de comunicación más eficaces.

A diferencia del problema visual que plantea la presbiopía, consecuencia inevitable del envejecimiento, parece ser que la presbiacusia obedece a otros factores además de la vejez. En las culturas preindustriales, por ejemplo, la gente no estaba expuesta a los ruidos característicos de la industrialización ni ingería fármacos que pudieran lesionar al oído, así que no solían, en la vejez, presentar un debilitamiento en la audición de frecuencias elevadas. Ésta es tal vez la razón de que los hombres, más expuestos que las mujeres al ruido en los espacios laborales así como al barullo de la caza y la guerra, sufran más el efecto de la presbiacusia. Dado este vínculo con las condiciones ambientales, este trastorno recibe también el nombre de socioacusia.

Pérdida de la audición inducida por el ruido

La pérdida de la audición inducida por el ruido ocurre cuando los sonidos fuertes degeneran las células ciliadas. Esta degeneración se ha observado en las cócleas de personas que trabajaron en medios ruidosos y donaron sus estructuras auditivas a la investigación médica. En estos casos, con frecuencia se aprecian daños en el órgano de Corti; por ejemplo, el examen de la cóclea de un hombre que había trabajado en una acerera reveló que su órgano de Corti se había colapsado y no le quedaban células ciliadas (Miller, 1974). Según parece, este daño ocurre también en quienes se exponen mucho tiempo a un volumen elevado de música. A causa de esta exposición,

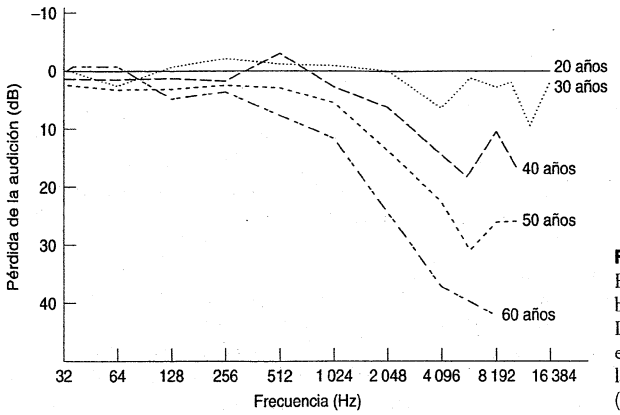


Figura 16.28
Pérdida de la audición por presbiacusia en función de la edad. La gráfica de todas las curvas está en relación con la edad de 20 años, la cual se toma como norma. (Adaptado de Bunch, 1929.)

músicos de rock como Steven Stills y Peter Townsend se han vuelto parcialmente sordos, por lo que convocan a los músicos y al público que asiste a conciertos a ponerse tapones en los oídos (Ackerman, 1995). De hecho, los miembros de muchas orquestas sinfónicas, entre ellas la de Chicago, llevan protectores con el fin de proteger el oído.

De igual forma, el **trauma acústico** causado por estruendos, como las explosiones o las máquinas de impacto sonoro, origina pérdidas sensorioneuronales de la audición. Tómese como ejemplo el caso de un universitario de 21 años al que, en el momento de atacar un club estudiantil rival, le explotó en la mano un petardo, a menos de 40 centímetros de su oído derecho. El resultado fue que perdió la capacidad de oír a más de 50 dB las frecuencias superiores a 3000 Hz. Además, tenía una sensación de campanilleo en el oído que, dos años después del accidente, no lo había abandonado aún (Ward y Glorig, 1961).

Tinnitus

El campanilleo en los oídos, conocido como **tinnitus** (de la palabra latina que significa "tintineo") afecta a decenas de millones de personas, algunas de ellas de forma grave. La causa más común del tinnitus es la exposición a ruidos fuertes, aunque también es producto de ciertos fármacos, infecciones del oído y alergias alimenticias.

Cualquiera que sea el origen del tinnitus, ésta es una condición muy incapacitante. De acuerdo con Jack Vernon, director del Laboratorio Kresge de Investigación de la Audición en la Universidad de Oregon, el tinnitus es lo peor que le puede pasar a una persona, después del dolor y el vértigo agudos e intratables . En su forma más grave, el ruido constante del tinnitus incapacita por completo a quienes lo padecen, pues les resulta imposible concentrarse lo suficiente para terminar una tarea y, en algunos casos, los lleva incluso al suicidio.

¿Existe algún remedio para el tinnitus? Por desgracia, la respuesta para la mayoría de los casos es no. Con todo, algunas personas consiguen un poco de alivio con el uso de un dispositivo llamado **enmascarador de tinnitus**. el cual se utiliza como los aparatos de sordera y genera un sonido parecido a la caída de agua. Este ruido externo disfraza el campanilleo interno del tinnitus y hace que la vida de estos pacientes sea más soportable. Asimismo, quienes necesitan un aparato para compensar la pérdida de la audición a veces descubren que no son conscientes del tinnitus mientras portan el aparato e incluso varias horas después de quitárselo.

Enfermedad de Meniere

Otra causa de la pérdida sensorioneuronal de la audición es la **Enfermedad de Meniere**, una condición

incapacitante debido a la acumulación excesiva del líquido que llena la cóclea o los conductos semicirculares. Los síntomas de la enfermedad son pérdida auditiva fluctuante, tinnitus y vértigo agudo, con frecuencia acompañado de náuseas y vómitos. En las últimas etapas de la enfermedad, el vértigo amaina, pero algunos pacientes sufren una pérdida sensorioneuronal de la audición. Los médicos cuentan con una variedad de tratamientos para aliviar los síntomas y atender el aumento del líquido, pero no cualquiera es eficaz para todos los pacientes. La pérdida auditiva fluctuante se trata por medio de un aparato de sordera flexible que puede ser reprogramado conforme la pérdida de la audición se modifica.

Pérdida neuronal del oído

Todos los trastornos que acabamos de referir afectan sobre todo al oído interno y a las células ciliadas, pero existe además una sordera sensorioneuronal llamada pérdida neuronal de la audición, que es causada por tumores en el nervio auditivo a lo largo de las vías del tallo cerebral. En general, estos tumores crecen lentamente y son benignos; sin embargo, cuando se retiran por medio de cirugía dejan muchas veces al paciente con cierta sordera. Además, esta pérdida puede deberse a tumores y lesiones en otras partes de la vía auditiva.

Examen del oído y evaluación de la audición

Comenzaremos nuestra descripción del examen y la evaluación de la audición con los profesionales que se encargan del cuidado del oído y de ayudar a la gente a conservarlo.

¿Quién examina los oídos y evalúa la audición?

Son varios los profesionales que examinan y evalúan la audición. Los dos principales son los otorrinolaringólogos y los audiometristas.

1. Los **otorrinolaringólogos** son médicos titulados que se especializan en el tratamiento de las enfermedades y los trastornos que afectan al oído, la nariz y la garganta, de modo que el nombre de su especialidad a veces se abrevia como ONG, por "oídos, nariz y garganta". Los especialistas en ONG realizan exámenes físicos de estos órganos y ofrecen tratamiento farmacológico y quirúrgico. Algunos de estos profesionales se especializan en un solo campo; por ejemplo, los otólogos son otorrinolaringólogos que restringen su ejercicio a los problemas de los sistemas auditivo y vestibular (equilibrio).
2. Los **audiometristas** son profesionales con maestría o doctorado que miden la capacidad auditiva de niños y adultos e identifican la presencia y la gravedad de los problemas de audición. Si encuentran una pérdida de la audición, pueden recetar aparatos para amplificar los sonidos. Asimismo, en ocasiones trabajan con los pacientes a largo plazo para enseñarles técnicas de comunicación, como la lectura del habla (conocida como lectura de los labios) y otras para relacionarse mejor. Los audiometristas recomiendan también aparatos de ayuda, como amplificadores telefónicos y sistemas de alarma. Cuando descubren pérdidas auditivas en niños, colaboran con otros profesionales para que los pacientes adquieran un sistema de comunicación (lenguaje hablado o de signos) y acudan a escuelas especializadas.

Los especialistas en ONG y los audiometristas suelen trabajar juntos para atender problemas del oído y la audición; por ejemplo, a veces un paciente tiene una problema que requiere el tratamiento de un otorrinolaringólogo y, al mismo tiempo, puede acudir con un audiometrista para que atienda su pérdida de la audición.

¿Qué sucede durante un examen del oído y una evaluación de la audición?

El objetivo básico del examen de oídos y de la evaluación de la audición es verificar estas funciones y determinar la causa de las pérdidas para poder tratarlas. Los componentes fundamentales del examen son los siguientes:

Historial médico El historial médico se enfoca en los problemas de audición actuales y pasados del paciente, en los problemas médicos generales que pu-

dieran influir en su capacidad auditiva, en los medicamentos que pudieran haber causado su pérdida de la audición y en los ambientes laborales o recreativos ruidosos (como la caza) que tal vez hayan afectado la audición.

Otoscopia El propósito de la otoscopia es examinar el tímpano. Para ello, el médico observa el oído con un **otoscopio**, que, de manera muy parecida al oftalmoscopio que sirve para ver el interior del ojo, alumbra el conducto y permite ver la zona iluminada. El médico inspecciona el conducto auditivo en busca de objetos extraños y señales de enfermedades, observa el color del tímpano y lo estudia a fin de hallar evidencia de desgarres.

Evaluación de la audición La audición se mide de dos modos: 1) con la audiometría de tonos puros, la cual arroja un audiograma que relaciona la pérdida auditiva con la frecuencia y 2) con la audiometría del habla, la cual determina la capacidad de reconocer las palabras en función de la intensidad del estímulo articulado.

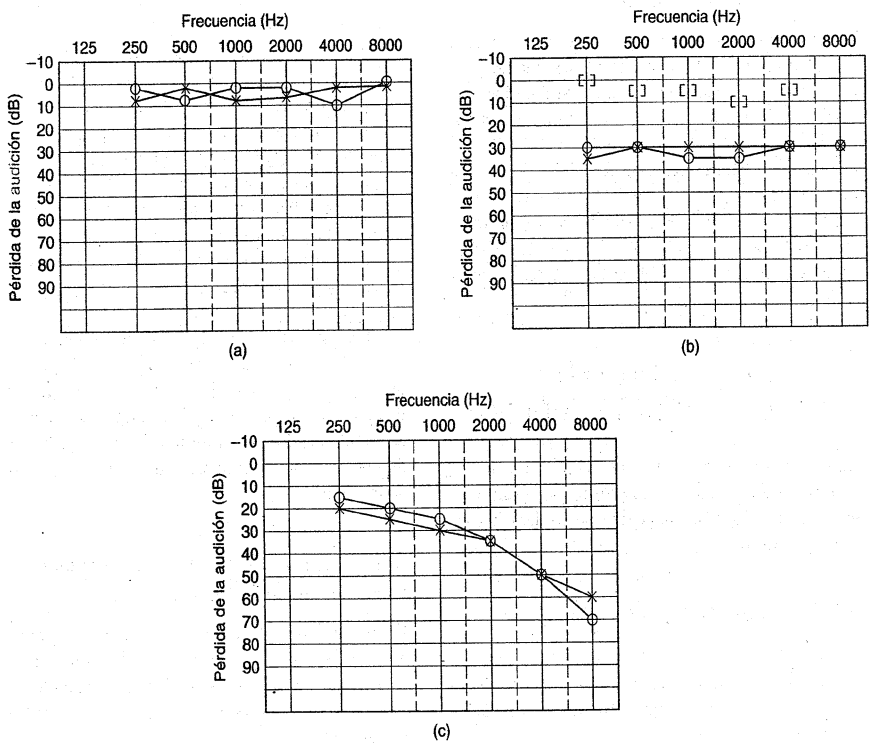


Figura 16.29
Audiogramas de sujetos con (a) audición normal, (b) pérdida conductiva y (c) pérdida sensorioneuronal. Símbolos: O = oído derecho; X = oído izquierdo; los corchetes [y] indican la conducción ósea de ambos oídos para (b). La conducción ósea para (c) no se muestra, pero sigue la misma función del audiograma regular. Vea los detalles en el texto.

La **audiometría de tonos puros** se realiza con un aparato llamado **audímetro**, que presenta estímulos de tonos puros con varias frecuencias e intensidades. El audiometrista varía la intensidad del tono de prueba e instruye al paciente para que indique cuándo lo escucha. Cuando el umbral de varias frecuencias se determina, el audímetro genera un **audiograma**, es decir, una gráfica del grado de pérdida auditiva (comparada con la audición normal) en función de la frecuencia. En la figura 16.29a se muestra el audiograma de un paciente con audición normal. Los audiogramas de las figuras 16.29b y 16.29c pertenecen, respectivamente, a un paciente con una pérdida de unos 30 dB en todas las frecuencias y a uno con sordera en las frecuencias elevadas. Las gráficas de los audiogramas están de modo tal que la curva de la audición normal se halla entre la línea cero y la pérdida de 15 dB en todas las frecuencias. Todas las pérdidas se indican, por medio de símbolos, debajo de la línea de los 15 dB.

Muchas veces, la gráfica de la pérdida auditiva proporciona información acerca de la naturaleza del problema que el paciente sufre. Por ejemplo, el audiograma de la figura 16.29b, en el que la deficiencia auditiva es más o menos la misma en toda la extensión del oído, es característica de un paciente con pérdidas conductivas. El registro de la figura 16.29c, en el cual la condición empeora conforme las frecuencias aumentan, es común en las pérdidas sensorioneuronales. La sordera por exposición al ruido muestra comúnmente una pérdida máxima aproximadamente a los 4000 Hz.

La manera de distinguir las pérdidas sensorioneuronales de las conductivas es comparar la audición del paciente cuando el estímulo se presenta a través del aire (digamos, en altavoces o audífonos) y cuando éste se presenta como una vibración en el mastoideo, el cual está localizado justo detrás de la oreja. Se mide la conducción ósea por medio de un audímetro conectado a un vibrador electrónico que genera en el mastoideo vibraciones de varias frecuencias. El paciente responde a la señal vibratoria de la misma manera que a las señales por conducción aérea. De esta forma, los umbrales de la conducción ósea se representan por medio de gráficas en un audiograma. Si la audición por conducción aérea es peor que por conducción ósea, el resultado indica que algo obstruye el sonido en el oído externo o el medio. Si la audición en ambos casos es la misma, el problema debe encontrarse más allá del oído externo o medio. Los corchetes ([y]) de la figura 16.29b indican una conducción ósea normal en un paciente con pérdida conductiva de la audición.

Otra forma de medir la audición, particularmente importante para quienes sufren pérdidas sensorioneuronales, es calcular la capacidad de reconocimiento de palabras. Para ello, el audiometrista presenta, a diferentes intensidades, una serie de palabras grabadas que el paciente debe identificar. El resultado es una **función de la articulación** como la de la figura 16.30, la cual muestra el porcentaje de palabras identificadas y la intensidad del estímulo. Las funciones de articulación de los pacientes con pérdidas conductivas tienden a desplazarse hacia las frecuencias elevadas, pero si la intensidad es lo suficientemente elevada, pueden entender las palabras. Los pacientes con pérdidas sensorioneuronales muestran funciones que también se desplazan hacia las intensidades elevadas, pero casi nunca tienen un desempeño 100 por ciento acertado. De modo que, los pacientes con pérdida sensorioneuronal no comprenden muchas palabras (sin importar cuál sea intensidad de éstas).

Otras técnicas de diagnóstico, que no explicaremos aquí, son la **timpanometría**, en la que con un **timpa-**

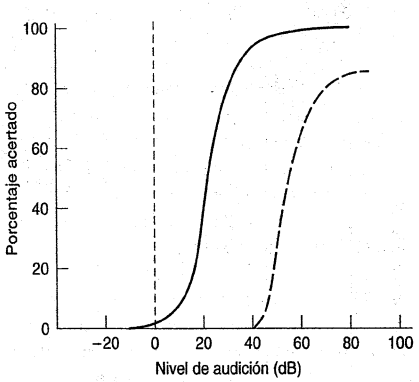


Figura 16.30
Funciones de articulación de un paciente con pérdida conductiva (línea continua) y de uno con pérdida sensorioneuronal (línea punteada). Ambas curvas están desplazadas a la derecha en comparación con la normal, lo que indica que los pacientes necesitan una intensidad mayor que la habitual para reconocer las palabras. Observe también que la curva de la pérdida sensorioneuronal nunca llega al 100 %, cualquiera que sea la intensidad.

nómetro se mide la respuesta del tímpano y de los huesecillos del oído medio a las vibraciones sonoras, así como el umbral acústico reflejo. El **reflejo acústico** es la activación de los músculos del oído medio ante los sonidos muy intensos. Esta activación produce un entumecimiento en la cadena de los huesecillos que amortigua las vibraciones, quizá para proteger el oído interno de una estimulación excesiva. El reflejo acústico puede medirse por medio del timpanómetro.

Además de estas técnicas de diagnostico que permiten el acceso a la audición y al funcionamiento de las estructuras del oído, existen pruebas que miden las respuestas eléctricas del nervio auditivo y de la corteza, las cuales son importantes para detectar una pérdida de la audición, aun cuando las partes del oído muestren un funcionamiento normal. Por lo tanto, estas mediciones electrofisiológicas son útiles para localizar las pérdidas sensorioneuronales.

Manejo de la pérdida auditiva

Las pérdidas auditivas abarcan una gama muy amplia y continua que va del individuo con una deficiencia auditiva menor al que es totalmente sordo y no puede hacer uso de los sonidos para poder comunicarse (figura 16.31). Diferentes individuos necesitan clases diversas de tecnología y estrategias para comunicarse con eficacia.

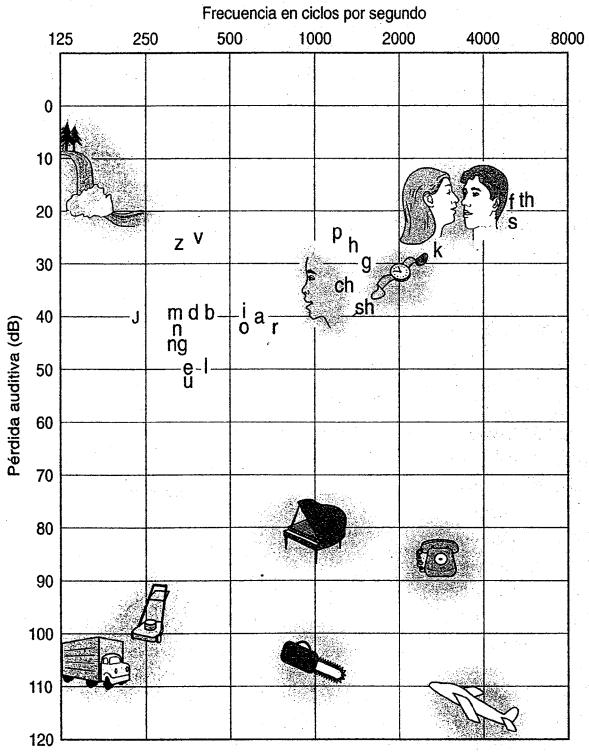


Figura 16.31
Audiograma que muestra las frecuencias y el grado de pérdida auditiva que producen dificultades en la percepción de diversos sonidos del entorno. Las letras representan sonidos articulados. Por ejemplo, una persona con una pérdida auditiva de 100 dB alrededor de los 250 Hz no será capaz de escuchar la podadora de césped. (Tomado de Northern y Downs, 1978.)

La mayoría de los individuos con pérdidas conductivas recibe tratamiento médico. La pérdida se suprime tan pronto como se elimina el trastorno. Los pacientes que no pueden, o no quieren, ser sometidos a procedimientos quirúrgicos o farmacológicos pueden en cambio utilizar algún sistema de amplificación, como los aparatos que se colocan en la oreja, para poder oír. Como mencionamos al explicar las pruebas de reconocimiento de palabras, si el sonido es lo suficientemente fuerte, estos pacientes lo escucharán.

En general, los individuos con pérdidas sensorioneuronales emplean alguna forma de amplificación. Desde principios de la década de los noventa, los aparatos para sordera han cambiado notablemente con la aparición de dispositivos más pequeños que es posible programar automáticamente para que funcionen en diversas condiciones auditivas. Estos aparatos, recetados por los audiometristas, benefician a casi todos los individuos que padecen de pérdida sensorioneuronal.

Las personas con incapacidades auditivas deben también recibir capacitación en la lectura del habla (la lectura de los labios) y en las estrategias de comunicación. Esta capacitación recibe el nombre de **rehabilitación aural** y es llevada a cabo por un audiometrista. Algunos individuos han perdido tanto la audición que la amplificación no les sirve. Muchos de ellos se consideran parte de la comunidad de sordos y son felices de comunicarse mediante el lenguaje de signos. Sin embargo, casi todos los que pierden su capacidad auditiva después de haber oído casi toda su vida desean seguir vinculados con el mundo sonoro. Para ellos, se cuenta con una nueva tecnología *el implante de cóclea*.

En el **implante coclear**, un aparato con electrodos, se implanta en la cóclea para estimular eléctricamente las fibras del nervio auditivo y conseguir la audición. Este instrumento brinda a las personas que han quedado sordas por daños en las células ciliadas la esperanza de recuperar parte del oído. En estos casos, los aparatos para sordera que amplifican los sonidos resultan ineficaces porque no pueden convertir los sonidos en señales eléctricas en las células ciliadas.

El implante coclear evita las células ciliadas dañadas y estimula directamente las fibras nerviosas auditivas. Los componentes básicos del implante coclear (figura 16.32) son los siguientes:

- Un micrófono 1), que se lleva tras la oreja, recibe la señal articulada, la transforma en impulsos eléctricos y los envía al procesador del habla.
- Un procesador de habla 2), que tiene el aspecto de un pequeño radio de transistores, da forma a la señal que genera el micrófono a fin de resaltar la información necesaria para la percepción del habla mediante la división de las frecuencias en varias bandas de frecuencia. Luego envía estas señales, en la forma de un código eléctrico, del procesador al transmisor. Las versiones más recientes del implante coclear presentan al procesador de habla de manera similar a los dispositivos de audición que se llevan detrás de la oreja.
- Un transmisor 3), colocado en el mastoideo, justo detrás de la oreja, envía, a través de la piel, las señales codificadas recibidas del procesador hacia el receptor.
- Un receptor 4) se inserta quirúrgicamente en el mastoideo, debajo de la piel. Capta las señales codificadas del transmisor y convierte el código en otras señales que luego envía a los electrodos implantados en la cóclea 5).

El implante se basa en la observación de Békésy que referimos en el capítulo 10: hay un mapa tonotópico de frecuencias en la cóclea, las frecuencias elevadas están representadas por la actividad en la base del órgano y las altas por la actividad en el ápice. Por lo tanto, los implantes más usados tienen un diseño de varios canales, el cual utiliza diversos electrodos para estimular la cóclea en diferentes sitios por toda su longitud , dependiendo de las frecuencias de los estímulos que el micrófono capta. Esta estimulación eléctrica produce una señal que se envía a la corteza auditiva; el resultado es la audición.

¿Qué escuchan quienes utilizan este sistema? La respuesta está en función del individuo. Casi todos los pacientes son capaces de reconocer unos cuantos sonidos cotidianos, como las bocinas de los automóviles, las puertas que se cierran y el correr del agua. Además, muchos pacientes perciben el habla. En el mejor de los casos, entienden el habla por teléfono. Sin embargo, resulta más común que los pacientes con implante coclear conjuguen los sonidos generados por este aparato con la lectura del habla. En una prueba únicamente de lectura del habla, 24 pacientes obtuvieron una puntuación del 54%, cifra que subió al 83% cuando combinaron esta técnica con los sonidos provenientes del implante. Además, el implante les permitió seguir el habla mucho más rápido: 16 pala-

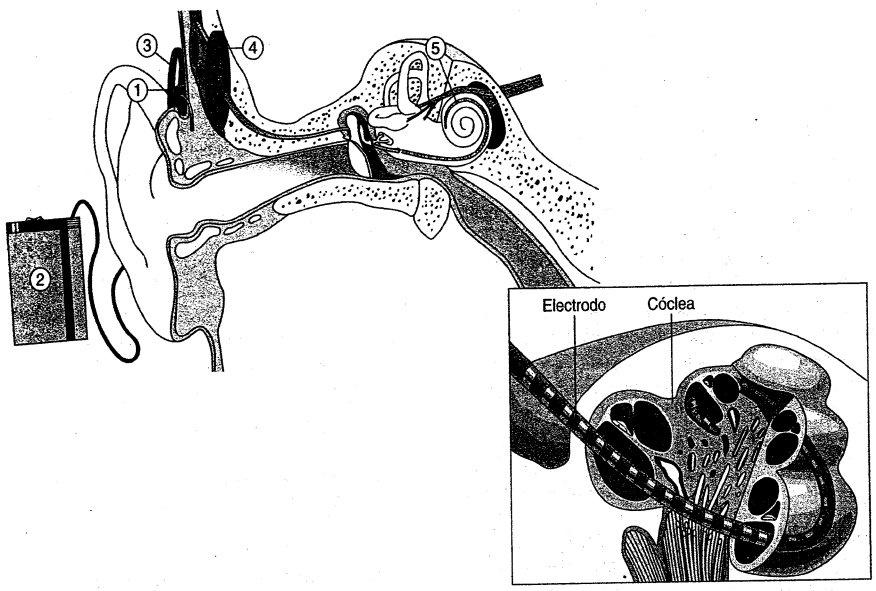


Figura 16.32
Aparato de implante coclear. Vea los detalles en el texto.

bras solamente con la lectura del habla y 44 con la combinación de la lectura y el implante (Brown, Dowell y Clark, 1987; Owens, 1989). En otra prueba se descubrió que los niños sordos, a quienes se les había realizado el implante antes de los 5 años, eran capaces de aprender a generar sonidos articulados con mayor facilidad que los niños a los que se les había realizado el implante cuando eran mayores (Tye-Murray, Spencer y Woodworth, 1995).

Desde 1995, más de 10 000 personas han sido sometidas a implantes cocleares. Los mejores resultados se presentan en los sordos poslingüísticos, es decir, en aquellos que eran capaces de percibir el habla antes de perder el oído. Es más probable que estas personas entiendan los sonidos articulados con la asistencia del implante debido a que ya saben cómo relacionarlos con sus significados. Así, su capacidad de percibir el habla mejora con el tiempo, a medida que vuelven a aprender a vincular los sonidos con sus significados.

Para imprimirle un toque más humano a los efectos de la operación de implante coclear, concluiremos con la historia de Gil McDougald, el destacado jardinero central de los yankees de Nueva York, quien jugó ocho series mundiales en los años cincuenta. McDougald, quien en 1995 tenía 66 años, se había ido quedando sordo de ambos oídos después de que una recta lo golpeara por accidente durante una práctica de bateo en 1955. Por 20 años estuvo casi completamente sordo, capaz apenas de distinguir algunos sonidos pero no palabras inteligibles. Su sordera lo apartó de los demás. Ya no podía hablar por teléfono y dejó de asistir a los encuentros de veteranos con viejos compañeros como Yogi Berra y Mickey Mantle, porque no podía comunicarse con ellos. En las reuniones familiares, dejaba la mesa porque se sentía frustrado de no poder oír lo que se comentaba.

McDougald se enteró de la operación de implante y, en 1995, visitó al especialista Noel Cohen del Centro Médico de la Universidad de Nueva York. Cuando las pruebas mostraron que era un buen candidato para el implante, se sometió a la operación. Seis semanas después, fue a ver a Betsy Bromberg, una audiometrista, para que programara y activara su aparato (figura 16.33). El siguiente pasaje es un fragmento de un artículo periodístico que narra lo que ocurrió en el consultorio (Berkow, 1995):

> En el consultorio, McDougald se sentó junto a un escritorio donde estaba una computadora. Bromberg se colocó frente a él. Su esposa Lucille y su hija Denise se sentaron cerca de él.
>
> Le pusieron un pequeño micrófono tras la oreja y, sobre el sitio del implante, un transmisor con un imán. Un cable se extendía del micrófono hacia el procesador del habla que, debido a que tiene el tamaño de una calculadora manual, se puede llevar en el cinturón o en la bolsa de la camisa.
>
> Bromberg comenzó entonces la prueba que revelaría cuánto había mejorado el oído de McDougald.
>
> Bromberg se cubrió la boca con una hoja de papel para que McDougald no pudiera leerle los labios.
>
> "Dígame —dijo ella— lo que escucha."
>
> Primero le dijo "aah". Él dudó, pero respondió "aah". Ella continúo: "eeh" y él dijo "eeh".
>
> "Hola", dijo ella. "Hola", le contestó. "Voy a contar hasta cinco —le explicó—. ¿Me escucha?"
>
> "Claro —dijo él—. ¡Qué emocionante!"
>
> Su esposa y su hija miraban inmóviles.
>
> Bromberg escribió cuatro palabras en un cuaderno y las pronunció: "fútbol", "banqueta", "vaquero" y "fuera". "Ahora, Gil —le dijo—, voy a cambiar el orden, me voy a tapar la boca y tú deberás decirme qué palabra pronuncié."
>
> "Vaquero", dijo ella. "Vaquero", contestó. "Fuera", "fuera", dijo él. Y comenzó a sollozar; las lágrimas inundaron sus ojos.
>
> "Ésta es la primera vez en...", comenzó Lucille y se calló, incapaz de terminar la oración. "Es increíble."
>
> "Es un milagro", dijo Denise.
>
> Las dos empezaron a llorar.
>
> Bromberg intervino. "No se preocupen. Todos lloran en este momento". Madre e hija se abrazaron; estrecharon a Gil, a Bromberg y a la directora de la unidad, Susan Waltzman, quien había estado observando [...]

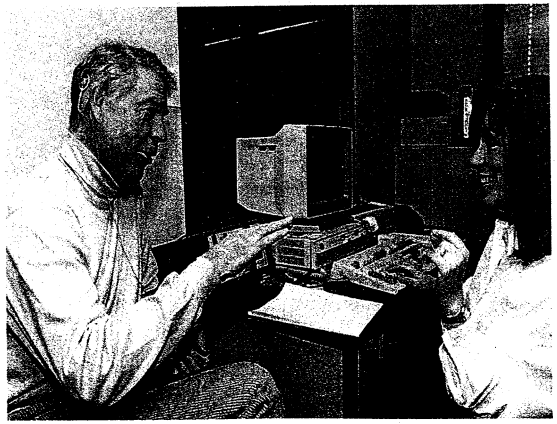


Figura 16.33
Gil McDougald prueba por primera vez su implante coclear con la audiometrista Betsy Bromberg. En el consultorio, McDougald se sentó junto a un escritorio donde estaba una computadora. Bromberg se sentó frente a él, mientras que su esposa Lucille y su hija Denise se sentaron cerca de él.

> Anoche, la casa de los McDougald bullía de niños y nietos. "Todos han venido —explicó Lucille McDougald— a ver al abuelo escuchar." (p. B8)

Los implantes cocleares son una demostración impresionante de los beneficios prácticos que provee la investigación básica. Estos adelantos, los cuales han probado su eficacia al adentrar a niños y adultos sordos al mundo de los sonidos (Kiefer *et al.*, 1996; Tye-Murray *et al.*, 1995) son el resultado final de los descubrimientos que tuvieron lugar en los laboratorios de percepción o de fisiología muchos años atrás. En este caso, las investigaciones de George von Békésy sobre la forma en que la vibración de la membrana basilar depende de la frecuencia del sonido proporcionaron los conocimientos sobre la operación del oído que hicieron posible el implante. Asimismo, se han propuesto sistemas para devolverles la vista a los ciegos por medio de la estimulación de la corteza visual (Dobelle, 1977; Dobelle, Mladejovsky y Girvin, 1974; Dobelle *et al.*, 1976) y para guiarlos en el entorno mediante la aplicación de los principios de la localización auditiva en la realización del diseño de un "sistema de guía personal" (véase el capítulo 11, página 379).

Resulta evidente que el estudio de la psicofísica y la fisiología de la percepción no sólo ha generado conocimientos acerca de la operación de nuestros sentidos, sino también de medios para poder aplicarlos en la creación de nuevos mundos perceptuales para personas como Gil McDougald y muchas otras más.

PLASTICIDAD DE LA PERCEPCIÓN

...ión de la función cortical debido al envejecimiento

A medida que las personas envejecen experimentan disminuciones en la agudeza visual, en la sensibilidad al contraste, en el movimiento y en la longitud de onda. Hemos visto que algunas de estas pérdidas pueden atribuirse a problemas en el "extremo frontal" del sistema visual, como las cataratas, es decir, el enturbiamiento del cristalino que provoca una visión borrosa. Otro problema que ocurre en el ojo es la presbiopía, la pérdida de la capacidad de acomodación. Ambos problemas implican una perturbación de los procesos que normalmente enfocan la luz que entra al ojo. Sin embargo, estos problemas no explican del todo el grado de pérdida de agudeza y de otras funciones que ocurre con el envejecimiento. Para entender el efecto general del envejecimiento en la visión, es necesario considerar la forma en que éste afecta al cerebro.

Matthiew Schmolesky y sus colaboradores (2000) investigaron los cambios corticales causados por el envejecimiento tomando registros de neuronas en el área V1 del mono y determinando cómo la sintonización de estas células a la orientación cambia con la edad. Estos investigadores encontraron que la sintonización más estrecha a la orientación podía ser observada en la mayoría de las neuronas de los monos jóvenes y que ésta era menos común en los monos viejos.

La figura 16.34 muestra la sintonización a la orientación de dos neuronas registradas en monos viejos. La curva (a) es una neurona de sintonización estrecha y la curva (b) es una neurona de sintonización amplia. Sólo 42% de las neuronas en los monos viejos mostraban sintonización estrecha en comparación con 90% de las neuronas en los monos jóvenes. Schmolesky y sus colaboradores proponen que conforme los monos envejecen pierden las conexiones inhibitorias entre las neuronas que son necesarias para crear la sintonización a la orientación.

Lo que sucede con los monos viejos podría asemejarse a lo que ocurre cuando los gatitos o los monos jóvenes son criados en ambientes que contienen una única orientación (vea la página 100). En estos experimentos de crianza selectiva, las neuronas que responden normalmente a las orientaciones que están ausentes pierden su capacidad para hacerlo. Algo similar podría ocurrir con el envejecimiento, a excepción de que las propiedades que cambian con rapidez cuando los animales jóvenes sufren privación visual o son criados en ambientes selectivos cambian con lentitud, en el transcurso de un periodo mucho mayor, durante el envejecimiento.

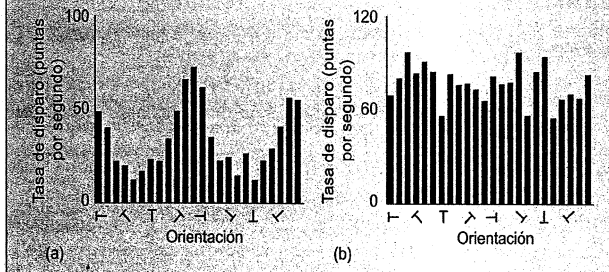


Figura 16.34
Sintonización a la orientación de neuronas del área V1 de un mono viejo: (a) una neurona sintonizada que responde mejor a algunas orientaciones que a otras y (b) una neurona no selectiva que tiene una sintonización amplia y responde casi por igual a todas las orientaciones. (Tomado de Schmolesky *et al.*, 2000).

SORDERA Y ATENCIÓN VISUAL

Existen pruebas que apoyan la idea de que los sentidos están vinculados unos con otros durante el desarrollo (Smith y Katz, 1996). De acuerdo con esta postura, la vista y el oído se desarrollan de manera conjunta, de modo que si durante el crecimiento uno de ellos se vuelve deficiente, es posible que el otro también lo haga. Alexandra Quittner y sus colaboradores (1994) pusieron a prueba la idea de que la pérdida de la audición produce un cambio en la capacidad de atención visual al examinar a tres grupos de niños: sordos, sordos con implante coclear y niños con audición normal. Los investigadores presentaron a los sujetos de cada grupo una secuencia de números, uno de tras de otro, y les pidieron que oprimieran un botón cada vez que vieran un 9 seguido de un 1. Este ejercicio, el cual demanda atención continua, sirve para identificar a los niños con deficiencias graves de atención.

Los resultados del experimento, que se muestran en la figura 16.35, respaldan la idea de la existencia de un vínculo entre la vista y el oído. Los sujetos sordos tuvieron el peor desempeño, seguidos por los de implante coclear y los de audición normal, quienes fueron los que mejor se desenvolvieron. Así, entre mejor oían, mejor realizaban este ejercicio puramente visual.

Quittner verificó este resultado de otra forma. Probó la atención visual de sus sujetos después de 10 meses de usar el implante coclear y una vez más después de 18 meses. Cuando comparó su desempeño con el de un grupo de sujetos sordos a quienes puso a prueba durante los mismos periodos, descubrió que no había diferencia alguna a los 10 meses, pero que a los 18 meses los miembros del grupo con implante tendían menos a cometer "falsas alarmas", es decir, era menos probable que señalaran la presencia del objetivo, o sea, el número 9, cuando en realidad no estaba.

¿Por qué es más probable que los niños sordos se distraigan en un ejercicio de atención visual que los niños con audición normal o que aquellos que gozan de cierta audición gracias al implante coclear? No sabemos la respuesta, pero podemos conjeturar que

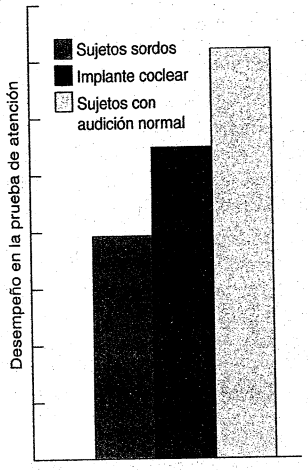


Figura 16.35
Desempeños en una prueba de atención visual de tres grupos de sujetos: sordos, con implante coclear y con audición normal. (Adaptado de Quittner *et al.*, 1994.)

ésta se relaciona con la forma en que la capacidad de escuchar podría influir en la atención en general. Quien percibe un sonido, voltea la cabeza en dirección a la emisión sonora. En una sala llena de gente, donde es posible oír numerosas conversaciones, dirigiremos nuestra atención hacia la persona con la que estemos conversando. En una cafetería donde se escucha música en vivo y a la gente conversar, aprendemos a concentrarnos en el libro que estamos leyendo. Todos estos ejemplos comprenden la concentración de la atención y del oído. A falta de estas experiencias, los sordos carecen de las oportunidades que podrían ayudarlos a dirigir mejor su atención. Así, la pérdida de la capacidad en uno de los sentidos puede constituir una causa indirecta de la disminución de la capacidad en otro sentido .

TABLA SINÓPTICA 16.2

Pérdida conductiva de la audición

La pérdida conductiva de la audición se asocia con la reducción en la transmisión de los estímulos sonoros en la cóclea. Los trastornos del oído externo incluyen daños producidos por introducir objetos en el oído, infecciones y ruptura del tímpano. Los trastornos del oído medio incluyen la otitis media, una infección en la que se genera una acumulación de tejido llamada colesteatoma, y la otosclerosis, una condición hereditaria en la que se presenta un crecimiento óseo en el oído medio.

Pérdida sensorioneuronal de la audición

La pérdida sensorioneuronal de la audición se asocia con el daño del oído interno. La presbiacusia, relacionada con el envejecimiento, es la pérdida de la sensibilidad a las frecuencias altas. La pérdida de la audición inducida por el ruido ocurre cuando los ruidos fuertes provocan la degeneración de las células ciliadas. Esto puede deberse a una exposición a largo plazo a sonidos fuertes o a ruidos explosivos. El tinnitus es un tintineo del oído que puede resultar sumamente incapacitante. La enfermedad de Meniere es causada por la acumulación excesiva del líquido que llena a la cóclea. Todas las condiciones sensorioneuronales descritas afectan al oído interno y a las células ciliadas. La pérdida neuronal de la audición describe las condiciones causadas por el daño al nervio auditivo o a otras estructuras del sistema auditivo.

El examen del oído y la evaluación de la audición

El examen del oído es realizado por otorrinolaringólogos (especialistas en oído, nariz y garganta) y por audiometristas. El examen del oído y la evaluación de la audición constan de los siguientes componentes: el historial médico; la otoscopia, que sirve para verificar la integridad del tímpano; la evaluación de la audición, la cual se mide mediante una audiometría de tonos puros o pruebas de reconocimiento de palabras y, finalmente, la timpanometría, que sirve para supervisar la respuesta de la membrana timpánica.

Manejo de la pérdida auditiva

La pérdida auditiva puede tratarse mediante el uso de aparatos de audición y entrenamiento en la lectura del habla. Para la gente con daño en las células ciliadas, la instalación de un implante coclear representa una opción para recuperar parcialmente la audición.

Plasticidad: disminución en la función cortical debido al envejecimiento

Diversas funciones visuales disminuyen como consecuencia del envejecimiento. La causa de esta pérdida puede deberse a problemas en el ojo y a cambios en la corteza visual. La investigación con monos muestra que muchas de las neuronas del área V1 de los monos viejos han perdido su sintonización a la orientación.

Entre Sentidos: sordera y atención visual

En una prueba de atención visual, los sujetos sordos tuvieron un mal desempeño, mientras que los que tenían implantes cocleares lo hicieron un poco mejor. Sin embargo, los sujetos con audición normal tuvieron el mejor desempeño. La razón de esto podría deberse a que, en los sujetos con audición normal, el sonido a menudo ayuda a orientar la atención visual.

PREGUNTAS DE ESTUDIO

¿Cómo se deteriora la vista?

1. ¿Cuáles son los cuatro principales problemas que causan una mala visión ? (546)

Problemas de enfoque

Miopía

2. ¿Qué es la miopía? ¿dónde se concentran los rayos luminosos paralelos en el ojo miope? ¿cuáles son las causas de este enfoque incorrecto? (547)
3. ¿Cómo podemos hacer que el punto focal quede sobre la retina del ojo miope sin tener que usar lentes correctivas? (547)
4. ¿Qué es el punto lejano? ¿dónde se localiza el punto focal de un objeto que está más lejos del ojo que el punto lejano?, ¿en el punto lejano más cerca?, ¿pueden los miopes enfocar los objetos que están lejos por acomodación? (548)
5. ¿De qué forma las lentes correctivas desvían la luz para que los miopes vean con claridad? (548)
6. ¿Qué son las dioptrías? Explique cómo se calcula la corrección en dioptrías dada la distancia del punto lejano. (548)
7. ¿Cuáles son las dos operaciones quirúrgicas con láser que corrigen la visión miope? (549)

Hipermetropía

8. ¿Qué es la hipermetropía?, ¿dónde se concentran los rayos paralelos en el ojo hipermétrope?, ¿cómo se corrige esta condición? (550)

Presbiopía

9. ¿Qué es la presbiopía?, ¿qué es el punto cercano? ¿Qué ocurre con el punto cercano a medida que envejecemos? (550)

Astigmatismo

10. ¿Qué es el astigmatismo?, ¿a qué se debe?, ¿cómo se corrige? (550)

Transmisión menguada de luz

¿Qué es la ceguera?

11. ¿Cuál es la definición de ceguera? ¿Puede una persona que es prácticamente ciega tener una vista de 20/20? (explique su respuesta). (551)

Enfermedades y lesiones de la córnea

12. La córnea se ocupa de aproximadamente el_____ % del poder de enfoque del ojo. (552)
13. ¿Cuáles son las causas de las enfermedades y las lesiones de la córnea? ¿Cuál es el primer tratamiento? Si este tratamiento falla, ¿qué otra alternativa existe? (552)
14. Explique la operación de trasplante de córnea. ¿ Qué se trasplanta exactamente? ¿Cuál es el porcentaje de éxito de estos trasplantes? (552)

Enturbiamiento del cristalino (cataratas)

15. ¿Qué son las cataratas? ¿Cuál es la clase más común y qué porcentaje de las personas de más de 65 años las padece? ¿Qué porcentaje de las cataratas se considera lo suficientemente grave como para interferir en las actividades diarias? ¿Qué porcentaje requiere cirugía? (553)
16. Describa las operaciones de cataratas. (553)
17. Cuando quitamos el cristalino en las operaciones de cataratas, disminuimos el poder de enfoque del ojo. ¿Por qué los anteojos no representan una solución aceptable ante este problema? ¿Cuál es la verdadera solución? (553)

Daños a la retina

Retinopatía diabética

18. ¿En qué tejido descansa la retina? (554)
19. Explique lo que sucede con la circulación en la retina tanto en la retinopatía diabética leve como en la grave (554)
20. Describa un procedimiento empleado para detener la neovascularización. (555)
21. ¿Qué es la vitrectomía?, ¿qué se logra con esta operación? (555)

Degeneración macular

22. Describa el padecimiento leve y grave de la degeneración macular. ¿Qué tratamiento ayuda a algunos pacientes? (555)

Desprendimiento de retina

23. ¿Qué es el desprendimiento de retina? Enuncie dos razones de que dicho desprendimiento afecte la visión. (556)
24. Describa el procedimiento que se sigue para remediar el desprendimiento de la retina. (556)

Degeneración retiniana congénita

25. ¿Qué es la retinitis pigmentaria? (557)

Daños al nervio óptico: Glaucoma

26. Describa las dos formas de glaucoma. ¿Cuál es su tratamiento? (557)

Examen ocular

¿Quién lleva a cabo el examen ocular?

27. Describa la formación y la capacidad de los oftalmólogos, los optometristas y los técnicos ópticos. (558)

¿Qué sucede durante un examen ocular?

28. ¿Cuáles son los cuatro objetivos básicos del examen ocular? (559)
29. ¿Cómo se determina la agudeza visual? ¿Qué significa tener una vista de 20/200? (559)
30. ¿Qué es la perimetría visual? (560)
31. ¿Cuál es el propósito de la refracción en un examen ocular?, ¿cuáles son sus dos etapas? (561)
32. ¿Cuál es el propósito de un examen externo del ojo? (561)
33. ¿Cuál es el objetivo de un examen con la lámpara de hendidura? (561)
34. ¿Qué mide el examen de tonometría? ¿Qué enfermedad diagnostica? ¿En qué principio básico se basa? (561)
35. ¿Cuál es el principio del oftalmoscopio? Dibuje un diagrama del instrumento. (563)
36. ¿Qué intenta determinar el examinador en la oftalmoscopía? (563)
37. ¿Qué es la angiografía fluorescente y para qué se emplea? (564)

¿Cómo se deteriora el oído?

38. ¿Cuál es la diferencia entre deterioro e incapacidad auditiva? (564)
39. ¿Cuáles son los cuatro aspectos que pueden funcionar mal en el sistema auditivo? (565)

Pérdida conductiva de la audición

40. ¿Qué es la pérdida conductiva de la audición? (566)
41. Describa los trastornos del oído externo y medio. (566)

Pérdida sensorioneuronal de la audición

42. ¿Qué es la pérdida sensorioneuronal de la audición? (567)
43. ¿Cuál es la forma más común de pérdida sensorioneuronal? Explique los efectos del envejecimiento y de la exposición ambiental en este tipo de pérdida. (567)
44. ¿Cuál es el principal daño en la pérdida de audición inducida por ruido? (567)
45. ¿Qué es el tinnitus?, ¿cómo se trata? (568)
46. Explique la enfermedad de Meniere. (568)
47. ¿Qué es la pérdida neuronal de la audición? (569)

Examen del oído y evaluación de la audición

¿Quién examina el oído y evalúa la audición?

48. Explique la formación y la capacidad de los otorrinolaringólogos y los audiometristas. (569)

¿Qué sucede durante un examen del oído y una evaluación de la audición?

49. ¿Cuál es el propósito de la otoscopía y cómo se realiza? (570)
50. Describa la audiometría de tonos puros. ¿Qué son los audiogramas? Explique cómo la gráfica de la pérdida auditiva proporciona información acerca de la naturaleza del problema del paciente. (570)
51. Explique de qué manera se aplica una vibración al mastoideo para distinguir las pérdidas sensorioneuronales de las conductivas. (571)
52. ¿Qué es la función de la articulación? (571)
53. Describa la timpanometría y el reflejo acústico. (571)

Manejo de la pérdida auditiva

54. ¿Cuáles son los tratamientos para las pérdidas sensorioneuronales y para las conductivas? (572)
55. ¿Qué es la rehabilitación aural? (573)
56. Describa el funcionamiento de los implantes cocleares. ¿Qué tan efectivos resultan? (573)

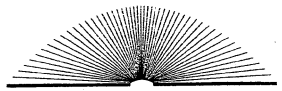
La plasticidad de la percepción: Disminución de la función cortical debido al envejecimiento

57. ¿Qué tipos de pérdidas de la visión se deben al envejecimiento? (577)
58. ¿Cómo contribuyen los problemas del ojo a dichas pérdidas visuales? (577)
59. ¿Qué evidencia obtenida a partir de los experimentos de registros en monos indica que el envejecimiento afecta a las neuronas del área V1? (577)

Entre sentidos: Sordera y atención visual

60. Describa el experimento de Quittner y sus colaboradores que pone a prueba la idea de que las pérdidas auditivas producen un cambio en la capacidad de atención visual. (578)
61. Describa el otro experimento de Quittner en el que sus sujetos utilizaban un implante coclear. (578)
62. ¿Cuál es una posible explicación del hecho de que los niños sordos se distraen más fácilmente en una tarea de atención visual que los niños con audición normal o con implante coclear? (578)

APÉNDICE A



PROCEDIMIENTO Y TEORÍA DE LA DETECCIÓN DE SEÑALES

En el capítulo 1 repasamos varios métodos psicofísicos para determinar el umbral absoluto de los observadores; por ejemplo, si con el método de estímulos constantes presentamos al azar tonos de varias intensidades, encontramos la intensidad a la cual los sujetos dicen "la oigo" 50% de las veces. ¿Pero puede el experimentador estar seguro de que esta intensidad es el verdadero umbral sensorial de sus sujetos? Hay diversas razones para cuestionar la idea de una medida absoluta de la sensibilidad llamada umbral que pueda ser calculada con los métodos psicofísicos clásicos. Empezaremos por examinar por qué se ha puesto en duda la idea de un umbral absoluto y entonces explicaremos una forma de abordar el problema de la medición de la sensibilidad, la llamada teoría de la detección de señales, que da cuenta tanto de las características del sistema sensorial como las del observador.

¿EXISTE UN UMBRAL ABSOLUTO?

Para entender la posición de los investigadores que objetan la idea de umbrales absolutos, hagamos un experimento hipotético en el que apliquemos el método de los estímulos constantes para medir los umbrales de audición de un sonido de dos sujetos. Escogemos cinco intensidades, las presentamos al azar y les pedimos a nuestros sujetos que digan "sí" cuando escuchen el sonido y "no" en caso contrario. Nuestro primer sujeto, Laura, piensa acerca de las instrucciones y decide que quiere parecer supersensible a los sonidos; como sabe que en cada ensayo se presentarán estímulos acústicos, responderá "sí" cada vez que haya la más remota posibilidad de que los oiga. Podemos decir que Laura tiene un criterio liberal de respuesta: está más dispuesta a decir "sí, oigo un sonido" que a informar que no se presentó ninguno. Nuestro segundo sujeto, Cristina, recibe las mismas instrucciones pero es distinta que Laura: no le importa parecer supersensible. De hecho, quiere estar totalmente segura de que oyó el sonido antes de decir "sí". Diremos que Cristina tiene un criterio conservador: no está dispuesta a decir que escuchó el sonido a menos que sea muy fuerte.

En la figura A.1 se muestran los resultados de nuestro experimento hipotético. Laura da más respuestas "sí" que Cristina y por ende termina con un umbral más bajo. Pero dado lo que sabemos de Laura y Cristina, ¿debemos concluir que Laura es más sensible a los sonidos? Bien podría ser que las sensibilidades reales de las dos son exactamente las mismas y

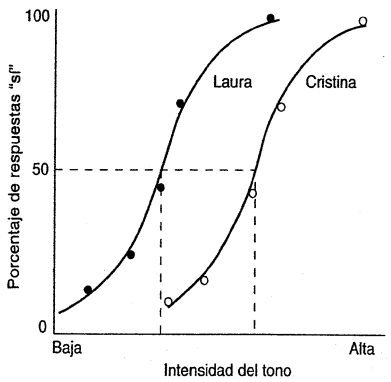


Figura A.1
Datos de experimentos en los que se determina el umbral de audición de un tono de Laura y Cristina por medio del método de los estímulos constantes. Estos datos indican que el umbral de Laura es menor que el de Cristina, pero ¿realmente Laura es más sensible o bien sólo lo parece porque tiene un criterio más liberal de respuesta? La teoría de la detección de señales nos ayuda a encontrar la respuesta.

que el umbral, en apariencia menor, de Laura se debiera a que se inclinaba más que Cristina a decir que había oído un sonido. Una forma de describir este hecho es decir que los dos sujetos tienen **criterios de respuesta** distintos. El criterio de Laura es bajo (dice "sí" a la menor probabilidad de que haya un sonido), mientras que el de Cristina es elevado (dice "sí" sólo cuando está segura de haberlo oído). El que otros factores, aparte de la sensibilidad de los sujetos, tengan un influjo en los resultados de los experimentos psicofísicos ha llevado a muchos investigadores a dudar de la validez del umbral absoluto, según lo determinan estos experimentos, y a concebir nuevos procedimientos basados en la llamada **teoría de la detección de señales (TDS)**.

En la siguiente sección describiremos el procedimiento básico de un experimento de detección de señales y mostraremos de qué manera podemos saber si Cristina y Laura son en realidad igualmente sensibles a los sonidos aunque sus criterios de respuesta sean muy diferentes. Después de referir el experimento de detección de señales, consideraremos la teoría en la que se funda.

Experimento de detección de señales

Recuerde que en los procedimientos psicofísicos, como el método de los estímulos constantes, se presentan por lo menos cinco intensidades y que en cada ensayo se presenta un estímulo. Sin embargo, en un experimento de detección de señales presentamos en algunos ensayos un tono de poca intensidad que es difícil de oír y ningún tono en el resto de los ensayos. Por lo tanto, difiere del experimento psicofísico clásico en dos aspectos: 1) sólo se presenta una intensidad del estímulo y 2) en algunos ensayos no se presenta ningún estímulo. Consideremos los resultados de un experimento de esta clase en el que Laura sea nuestro sujeto. Presentamos un sonido en 100 ensayos y ninguno en otros 100, mezclando ambas modalidades al azar. Los resultados de Laura son los siguientes:

Cuando el tono está presente, Laura:

- Dice "sí" en 90 ensayos. Esta respuesta correcta, decir "sí" cuando el estímulo está presente, se llama **acierto** en la terminología de la detección de señales.
- Dice "no" en 10 ensayos. Esta respuesta incorrecta, decir "no" cuando el estímulo está presente, se denomina **falla**.

Cuando el tono no está presente, Laura:

- Dice "sí" en 40 ensayos. Esta respuesta incorrecta, decir "sí" cuando no hay estímulo, se llama **falsa alarma**.
- Dice "no" en 60 ensayos. Esta respuesta correcta, decir "no" cuando no hay estímulo, recibe el nombre de **rechazo correcto**.

Estos resultados no son muy sorprendentes, dado que sabemos que Laura tiene un criterio bajo y le gusta mucho decir "sí". Esta situación le otorga una puntuación elevada de aciertos de 90%, pero también la hace contestar "sí" en muchos ensayos en los que no hay estímulo, así que su puntuación de 90% de aciertos va junto con una puntuación de 40% de falsas alarmas. Si realizáramos el mismo experimento con Cristina, que tiene un criterio más alto y dice "sí" menos a menudo, veríamos que tiene una puntuación de aciertos más baja (digamos, 60%) pero también de falsas alarmas (por ejemplo, 10%). Observe que aunque Laura y Cristina dicen "sí" en muchos ensayos en los que no hay estímulo, la teoría clásica de los umbrales no predeciría los resultados. Esta teoría diría "sin estímulo no hay respuesta", pero desde luego éste no es el caso.

Al sumar un nuevo truco a nuestro experimento de detección de señales obtenemos otro resultado que tampoco pronosticaría la teoría clásica del umbral. Sin modificar en absoluto la intensidad del sonido, podemos hacer que Laura y Cristina cambien sus porcentajes de aciertos y falsas alarmas. Para ello, manipulamos la motivación de cada sujeto con un **pago**. Veamos cómo influyen los pagos en la respuesta de Cristina. Recuerde que ella tiene un criterio conservador y que duda en decir "sí", pero tomando en cuenta que somos unos experimentadores astutos, podemos hacer que lo diga con más frecuencia si añadimos un aliciente económico al experimento. "Cristina, le explicamos, te vamos a recompensar por tus respuestas correctas y a castigar por las incorrectas" según esta escala:

Acierto:	Gana $100
Rechazo correcto:	Gana $10
Falsa alarma:	Pierde $10
Falla:	Pierde $10

¿Qué haría usted en el lugar de Cristina? Si es listo, analizaría los pagos y se daría cuenta de que la forma de ganar más dinero es decir "sí" más seguido. Usted pierde $10 si una respuesta afirmativa es una falsa alarma, pero esta pequeña pérdida se compensa con los $100 que gana por un acierto. Aunque no diga "sí" en todos los ensayos (después de todo, quiere ser honesto con el experimentador en cuanto a si escucha o no el estímulo), decide dejar de ser conservador, *decide cambiar su criterio para decir "sí"*. Los resultados de este experimento son interesantes. Cristina se vuelve más liberal y dice "sí" mucho más, pues responde con 98% de aciertos y 90% de falsas alarmas.

Este resultado se representa como datos *L* (de respuesta "liberal") en la figura A.2, en la cual usted puede ver una gráfica que compara el porcentaje de aciertos y de falsas alarmas. La curva que pasa por el punto L se llama **característica operativa del receptor (curva COR)**. En un momento veremos por qué esta curva es tan importante, pero antes descubriremos cómo encontrar los otros puntos. El proceso es sencillo: todo lo que tenemos que hacer es cambiar los pagos. Podemos hacer que Cristina aumente su criterio y responda en forma más conservadora mediante los siguientes pagos:

Acierto:	Gana $10
Rechazo correcto:	Gana $100
Falsa alarma:	Pierde $10
Falla:	Pierde $10

Esta tarifa ofrece un gran incentivo a las respuestas conservadoras porque hay una buena remuneración por decir "no" cuando no se presenta el tono. Entonces, el criterio de Cristina se desplaza a un

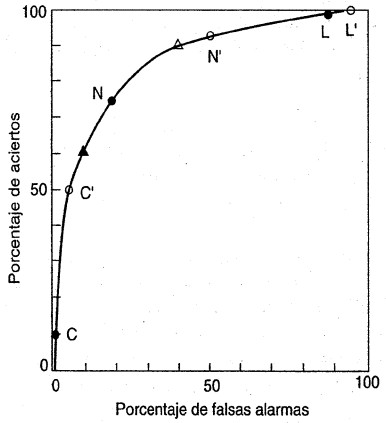


Figura A.2
Característica operativa del receptor (curva COR). El hecho de que todos los puntos de Cristina y Laura se encuentren sobre la curva significa que tienen la misma sensibilidad al tono.

nivel mucho más alto y vuelve a sus costumbres conservadoras y dice "sí" sólo si está bastante segura de que se presentó un sonido; de otro modo, responde "no". El resultado de este conservadurismo de nuevo cuño es una puntuación de aciertos de apenas 10% y uno minúsculo de falsas alarmas de 1 %, como lo indica el punto C (de respuesta "conservadora") en la curva COR. Observemos que si bien Cristina acierta sólo 10% de los ensayos en los que se presenta un tono, obtiene un fenomenal 99% de rechazos correctos en los ensayos en los que no hay estímulo. Este resultado se basa en el hecho de que si hay 100 ensayos en los que no se presenta ningún sonido, entonces los rechazos correctos más las falsas alarmas suman 100. Debido a que hubo una falsa alarma, entonces debe haber 99 rechazos correctos.

Ahora que Cristina es rica, ha decidido comprarse el auto deportivo con el que tanto había soñado. (Hasta este momento ha ganado $8980 por el primer experimento y $9090 por el segundo: ¡un total de $18070! Para verificar que comprende el funcionamiento del sistema de pagos, haga usted mismo los cálculos. Recuerde que la señal se presenta en 100 ensayos y está ausente en otros 100. Sin embargo, le comentamos que tal vez necesite algo más de efectivo para que pague la instalación de su estéreo, bocinas y ecualizador, así que accede a quedarse para otro experimento. Ahora vamos a seguir una tarifa neutral:

Acierto:	Gana $10
Rechazo correcto:	Gana $10
Falsa alarma:	Pierde $10
Falla:	Pierde $10

y marcamos el punto N en la curva COR: 75% de aciertos y 20% de falsas alarmas. Cristina gana otros $1100 y se convierte en la orgullosa propietaria de un auto deportivo con estéreo de reproductor de discos compactos y nosotros somos los orgullosos propietarios de la curva COR más cara del mundo. No le recomendamos que vaya al departamento de psicología en busca del próximo experimento de detección de señales. En la vida real, los pagos son mucho menores que en nuestro ejemplo imaginario.

La curva COR de Cristina muestra que hay otros factores, aparte de la sensibilidad al estímulo, que determinan las respuestas de los sujetos. Recuerde que en los cuatro experimentos la intensidad del tono se mantiene constante. Lo único que cambiamos fue el criterio del sujeto. No obstante, logramos modificar en forma radical sus respuestas.

¿Qué nos indica la curva COR, además de demostrar que los sujetos modificarán sus respuestas ante estímulos sin cambio? Recuerde que al principio dijimos que con un experimento de detección de señales podemos saber si Cristina y Laura son igualmente sensibles al tono. Lo conveniente de la teoría de la detección de señales es que la sensibilidad de los sujetos está indicada por la forma de la curva COR, de modo que si los experimentos de dos sujetos arrojan curvas idénticas, sus sensibilidades deben ser iguales (esta conclusión no es evidente por lo que llevamos dicho; más adelante explicaremos la relación entre la forma de la curva COR y la sensibilidad de los sujetos). Si repetimos los experimentos anteriores con Laura, obtenemos los siguientes resultados (puntos L', N' y C' en la figura A.2):

Pago liberal
Aciertos = 99%
Falsas alarmas = 95%

Pago neutro:
Aciertos =92%
Falsas alarmas = 50%

Conservative payoff:
Aciertos = 50%
Falsas alarmas = 6%

Los datos puntuales de los resultados de Laura son los círculos blancos de la figura A.2. Observe que aunque son diferentes de los de Cristina, se localizan en la misma curva. También graficamos los datos de los primeros experimentos que hicimos con Laura (triángulo blanco) y Cristina (triángulo negro) antes de introducir los pagos. Estos puntos también están sobre la curva COR.

El hecho de que los datos de Cristina y los de Laura estén en la misma curva revela que tienen la misma sensibilidad a los tonos, lo que confirma nuestra sospecha de que el método de los estímulos constantes nos condujo al error de pensar que Laura es más sensible, cuando la verdadera razón de su mayor sensibilidad aparente es su bajo criterio para decir "sí".

Antes de dejar nuestro experimento de detección de señales es importante apuntar que resulta posible seguir sus procedimientos sin los generosos pagos que concedimos a Cristina y Laura. Para determinar si las discrepancias en las respuestas de varios sujetos se deben a diferencias de umbrales o de criterios de respuesta se utilizan procedimientos más breves que analizaremos a continuación.

¿Qué dice la teoría de la detección de señales sobre las curvas de sensibilidad espectral (figura 2.23) y la función de audibilidad (figura 10.9), determinadas de acuerdo con uno de los métodos psicofísicos clásicos? Cuando se aplican estos métodos a la determinación de dichas funciones, por lo regular se da por sentado que los criterios de los sujetos se mantienen constantes durante todo el experimento, de modo que la función medida no obedece a modificaciones en dichos criterios, sino a cambios en las longitudes de onda o en alguna otra propiedad física de los estímulos. Ésta es una buena premisa, puesto que es probable que alterar la longitud de onda de un estímulo tenga poco o ningún efecto en factores como la motivación, la cual en efecto mudaría el criterio de los sujetos. Más aún, experimentos como los que determinan las curvas de sensibilidad espectral suelen aplicarse a sujetos con mucha experiencia, capacitados para dar resultados estables. Por lo tanto, aunque la idea de un "umbral absoluto" no sea correcta en sentido estricto, los experimentos psicofísicos clásicos que se realizan en condiciones bien controladas son todavía una herramienta importante para medir la relación entre los estímulos y la percepción.

Teoría de la detección de señales

En los siguientes apartados analizaremos las bases teóricas de los experimentos de detección de señales que acabamos de referir. Nuestro propósito es explicar los fundamentos teóricos de dos ideas: 1) el porcentaje de aciertos y falsas alarmas depende del criterio del sujeto y 2) la sensibilidad de los sujetos a los estímulos está indicada por la forma de la curva COR. Comenzaremos por describir dos conceptos clave de la teoría de la detección de señales (TDS): la señal y el ruido (véase Swets, 1964).

Señal y ruido

La **señal** es el estímulo que se presenta al sujeto. Así, en el experimento anterior de detección, la señal es el tono. El **ruido** se conforma de todos los demás estímulos del entorno y, puesto que la señal suele ser muy débil, a veces se confunden. Ver lo que parece ser un destello en un cuarto completamente a oscuras es un ejemplo de ruido visual. De acuerdo con la teoría, ver un destello cuando no hay nada es lo que hemos llamado falsa alarma. Las falsas alarmas se deben al ruido. En el experimento anterior, oír un sonido en un ensayo en el que no se había presentado ninguno es un ejemplo de ruido auditivo.

Vamos a considerar el experimento característico de detección, en el que se presenta una señal en algunos ensayos y ninguna en los otros. La teoría de la detección de señales no describe este procedimiento en términos de presentar una señal o ninguna, sino como señal más ruido (S + R) o ruido (R); es decir, el ruido está presente siempre y en ciertos ensayos añadimos una señal. Ambas condiciones pueden dar por resultado el efecto perceptual de oír un sonido. Cuando el sujeto dice "sí", ocurre una falsa alarma si es un ensayo de ruido y un acierto si es una de señal más ruido. Ahora que hemos definido señal y ruido, presentaremos el concepto de distribuciones probabilísticas del ruido y de señal más ruido.

Distribución probabilística

En la figura A.3 se aprecian dos distribuciones probabilísticas. La distribución de la izquierda representa la probabilidad de que determinado efecto perceptual sea causado por ruido (R); la de la derecha es la probabilidad de que sea generado por señal más ruido (S + R). La clave para entender estas distribuciones es advertir que las cifras del "efecto perceptual" en el eje horizontal son lo que experimenta el sujeto en cada ensayo. Así, en un experimento en el que se le pide al sujeto que identifique si está presente o no un tono, el efecto perceptual es el volumen percibido del tono. Recuerde que en un experimento de la TDS este sonido siempre tiene la misma intensidad; en cambio, el volumen puede variar. El sujeto percibe diferencias de volumen en ensayos diferentes ya sea por cambios en la atención

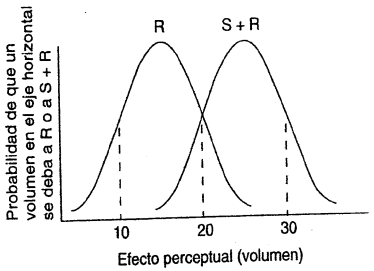


Figura A.3
Distribuciones probabilísticas del ruido solo (R), a la izquierda, y de la señal más ruido (S + R), a la derecha. Para determinar la probabilidad de que cierto efecto perceptual sea causado por el ruido (sin que se presente la señal) o la señal más ruido (se presenta la señal), se localiza el valor del efecto perceptual en el eje horizontal y de ahí se extiende la línea vertical. El lugar en el que se intersecan las distribuciones de (R) y (S + R) indica la probabilidad de que el efecto perceptual sea causado por (R) o bien por (S + R).

entre ensayos o bien por alteraciones del estado del sistema auditivo.

Las distribuciones probabilísticas indican cuáles son las probabilidades de que determinado volumen sonoro se deba a (R) o a (S + R). Por ejemplo, supongamos que un sujeto escucha un tono con un volumen de 10 en un experimento de detección de señales. Al extender la línea punteada sobre 10 en el eje del "efecto perceptual" de la figura A.3, vemos que la probabilidad de que un volumen de 10 se deba a (S + R) es muy baja, puesto que la distribución de (S + R) a este volumen es en esencia cero. Por el contrario, es muy probable que un volumen de 10 se deba a (R), puesto que su distribución es bastante elevada en este punto.

Supongamos que en otro ensayo el sujeto percibe un volumen de 20. Las distribuciones probabilísticas indican que, cuando el volumen del tono es de 20, es igualmente probable que se deba a (R) que a (S + R). También vemos en la figura A.3 que un tono con un volumen percibido de 30 tendría muchas probabilidades de ser causado por (S + R) y poca por (R).

Ahora que ya entendemos las curvas de la figura A.3, podemos apreciar el problema que enfrenta el sujeto. En cada ensayo tiene que decidir si había un tono (S + R) o no lo había (R). Sin embargo, la superposición en las distribuciones probabilísticas de (R) y (S + R) significa que este juicio será difícil que aplique en algunos efectos perceptuales. Como vimos, es igualmente probable que un tono con volumen de 20 se deba a (R) que a (S + R). Por lo tanto, en un ensayo en el que el sujeto escucha un sonido con volumen de 20, ¿cómo decide si la señal estaba presente o no? De acuerdo con la teoría de la detección de señales, la decisión del sujeto depende de su criterio.

El criterio

Si observamos la figura A.4, veremos cuál es el efecto del criterio en la respuesta del sujeto. En la figura hemos indicado tres criterios: liberal (L), neutro (N) y conservador (C). Recuerde que podemos hacer que los sujetos los adopten por medio de diferentes pagos. De acuerdo con la teoría de la detección de señales, una vez que los sujetos adoptan un criterio, aplican la regla siguiente para decidir cómo responder en un ensayo: si el efecto perceptual es mayor (está a la derecha) que el criterio, diré "sí, el tono estaba presente"; si el efecto es menor (está a la izquierda), diré "no, el tono no estaba presente". Consideremos la influencia de los criterios en los aciertos y las falsas alarmas de los sujetos.

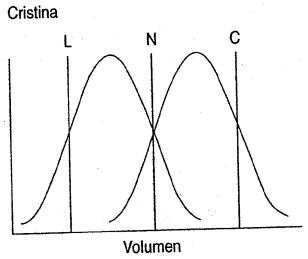


Figura A.4
Las mismas distribuciones de probabilidad de la figura A.3, con los tres criterios: liberal (L), neutro (N) y conservador (C). Cuando el sujeto adopta un criterio, sigue esta regla de decisión: respondo "sí" ("detecto el estímulo") si el efecto perceptual es mayor que el criterio. Respondo "no" ("no detecto el estímulo") si el efecto es menor que el criterio.

Criterio liberal Para determinar el efecto del criterio L en los aciertos y las falsas alarmas del sujeto, veamos lo que ocurre cuando presentamos (R) y (S + R).

1. *(R) presente.* Puesto que la distribución probabilística de (R) cae a la derecha del criterio, hay muchas probabilidades de que presentarlo dé por resultado un volumen en esa misma zona. Esto significa que hay muchas probabilidades de decir "sí" cuando se presenta (R); por lo tanto, la probabilidad de una falsa alarma es elevada.
2. *(S + R) presente.* Como toda la distribución probabilística de (S + R) queda a la derecha del criterio, las probabilidades son excelentes de que presentar (S + R) dé por resultado un volumen en esa zona. Así, hay muchas probabilidades de decir "sí" cuando se presenta la señal; por ende, es elevada la probabilidad de un acierto. Puesto que el criterio L produce muchas falsas alarmas y muchos aciertos, adoptarlo dará lugar al punto L en la curva COR de la figura A.5.

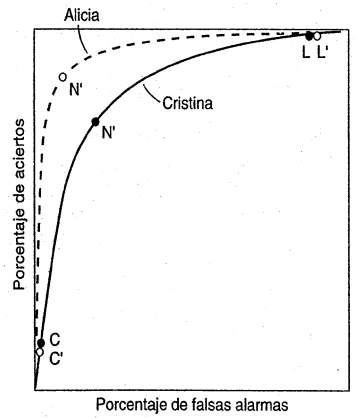


Figura A.5
Curvas COR de Cristina (línea continua) y Alicia (línea punteada).

Criterio neutro

1. *(R) presente.* El sujeto rara vez responderá "sí" cuando esté presente (R), puesto que sólo una parte pequeña de su distribución cae a la derecha del criterio. Por lo tanto, el número de falsas alarmas será escaso.
2. *(S + R) presente.* El sujeto responderá "sí" a menudo cuando esté presente (S + R) porque casi toda su distribución queda a la derecha del criterio. Entonces, el número de aciertos será bastante elevado (aunque no tanto como con el criterio L). El criterio N genera el punto N en la curva COR de la figura A.5.

Criterio conservador

1. *(R) presente.* Las falsas alarmas serán muy escasas, dado que nada de la curva (R) cae a la derecha del criterio.
2. *(S + R) presente.* Los aciertos también serán pocos, ya que sólo una parte pequeña de (S + R) se encuentra a la derecha del criterio. El criterio C da por resultado el punto C en la curva COR de la figura A.5.

Se puede ver que la aplicación de los criterios a las distribuciones probabilísticas genera la curva COR de la figura A.5. ¿Pero por qué se necesitan estas distribuciones probabilísticas? Después de todo, cuando referimos el experimento de Cristina y Laura determinamos la curva COR con sólo graficar los resultados. La razón de la importancia de las distribuciones de (R) y (S + R) radica en que, de acuerdo con la teoría de la detección de señales, la sensibilidad de los sujetos a los estímulos está indicada por la distancia (d') entre los picos de las distribuciones de (R) y (S + R) y esta distancia influye en la forma de la curva COR. Veamos ahora el efecto de la sensibilidad del sujeto en esta forma.

Efecto de la sensibilidad en la curva COR

Podemos entender el efecto de la sensibilidad de los sujetos a los estímulos en la forma de la curva COR si pensamos cómo serían las distribuciones probabilísticas de Alicia, un sujeto con oído supersensible. El

oído de Alicia es tan bueno que el sonido que Cristina apenas logra escuchar a Alicia le parece fuerte. Si presentar (S + R) hace que Alicia oiga un sonido fuerte, esto significa que su distribución (S + R) debe estar muy a la derecha, como se aprecia en la figura A.6. En términos de la teoría de la detección de señales, diríamos que la gran sensibilidad de Alicia está indicada por la notable separación (d′) entre las distribuciones probabilísticas de (R) y (S + R). Para comprender el efecto de esta mayor separación de las distribuciones en la curva COR de Alicia, veamos cómo respondería según los criterios liberal, neutro y conservador.

Criterio liberal

1. *(R) presente.* Muchas falsas alarmas.
2. *(S + R) presente.* Muchos aciertos.

Por lo tanto, el criterio liberal da por resultado el punto *L′* en la curva COR de la figura A.5.

Criterio neutro

1. *(R) presente.* Pocas falsas alarmas. Es importante observar que las falsas alarmas de Alicia —con el criterio neutro— serán menos que las de Cristina, porque sólo una parte pequeña de la distribución (R) de Alicia se encuentra a la derecha del criterio, mientras que sí lo hace buena parte de la distribución de Cristina (figura A.4).
2. *(S + R) presente.* Muchos aciertos. En este caso, los aciertos de Alicia serán más que los de Cristina, porque toda la distribución (S + R) de Alicia queda a la derecha del criterio neutro, lo que no ocurre con la distribución de Cristina (figura A.4). Por consiguiente, este criterio genera el punto N′ en la curva COR de la figura A.5.

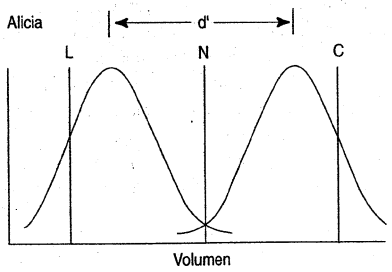


Figura A.6
Distribuciones probabilísticas de Alicia, sujeto muy sensible a la señal. La distribución del ruido es la misma, pero la distribución (S + R) se desplaza a la derecha.

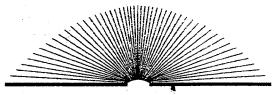
Criterio conservador

1. *(R) presente.* Pocas falsas alarmas.
2. *(S + R) presente.* Pocos aciertos. Por lo tanto, el criterio conservador da por resultado el punto C′ en la curva COR.

La diferencia entre las dos curvas COR de la figura A.5 es evidente, puesto que la curva de Alicia está más "empinada". Pero antes que concluya que las diferencias entre ambas curvas tienen algo que ver con el lugar en el que colocamos los criterios L, N y C de Alicia, vea si puede obtener una curva como la de ella a partir de las dos distribuciones probabilísticas de la figura A.4. Encontrará que, cualquiera que sea el sitio en el que ponga los criterios, no hay modo de llegar a un punto como N′ (con muchos aciertos y pocas falsas alarmas) a partir de las curvas de la figura A.4. Para lograr muchos aciertos y pocas falsas alarmas, habría que separar las dos distribuciones, como en la figura A.6.

Así, al aumentar la distancia (d′) entre las distribuciones probabilísticas de (R) y (S + R), se modifica la forma de la curva COR. Cuando la sensibilidad (d′) del sujeto es muy elevada, la curva COR es más acusada. En la práctica, d′ se encuentra si se compara la curva COR determinada experimentalmente con las curvas COR estandarizadas (véase Gescheider, 1976) o bien si se calcula con las proporciones de aciertos y falsas alarmas de un experimento, por medio de un procedimiento matemático que no explicaremos aquí y que nos capacita para determinar la sensibilidad de los sujetos encontrando sólo un punto en una curva COR. Luego pues, este procedimiento matemático hace posible aplicar los métodos de la detección de señales sin tener que efectuar un gran número de ensayos.

Apéndice B



Determinación de las frecuencias espaciales mediante el análisis de Fourier

En el capítulo 3 vimos que una manera de determinar la frecuencia espacial de un enrejado es medir cuántos de sus ciclos (un par de barras negra y blanca) están contenidos en un grado de ángulo visual. Usamos el enrejado de onda cuadrada de la figura 3.14 para ilustrar cómo medir el contraste del enrejado; asimismo, mencionamos que la frecuenta espacial es una medida útil del grano de los estímulos visuales, ya que podemos determinar la frecuencia espacial no sólo de enrejados sino también de escenas del mundo real.

En este apéndice describiremos la técnica matemática del análisis de Fourier, utilizado para determinar las frecuencias espaciales que componen las escenas visuales y para descomponer los estímulos auditivos complejos en las frecuencias que los componen (véase capítulo 10). Para describir el análisis de Fourier es necesario introducir otro tipo de enrejado, el de onda sinusoidal que se muestra a la derecha de la figura B.1. La distribución de intensidad de este enrejado es una onda sinusoidal, por lo que las transiciones entre las barras negras y blancas son graduales más que abruptas, como en el enrejado de onda cuadrada de la izquierda.

El análisis de Fourier es un procedimiento matemático que nos permite analizar cualquier patrón de intensidades en componentes de onda sinusoidal. La figura B.2 muestra el resultado de este procedimiento matemático aplicado a una onda cuadrada como la de la izquierda de la figura B.1. La distribución de la intensidad de la onda cuadrada, mostrada en la parte superior, se descompone en los siguientes componentes de onda sinusoidal:

- Una onda sinusoidal con amplitud y frecuencia iguales a los de la onda cuadrada. Esto se denomina la fundamental (figura B.2b)
- Una onda sinusoidal con amplitud igual a un tercio de la cuadrada y frecuencia tres veces mayor (figura B.2c), a la que denominamos tercer armónico.
- Una onda sinusoidal con amplitud igual a un quinto de la cuadrada y frecuencia cinco veces mayor (figura B.2d), a la que denominamos quinto armónico.

Cuando sumamos estas ondas sinusoidales obtenemos la curva de la figura B.2e, que tiene cierto parecido con la onda cuadrada. A medida que agregamos los armónicos séptimo y noveno y más armónicos nones (según las ecuaciones de Fourier las ondas cuadradas constan sólo de armónicos nones), el resultado se asemeja cada vez más a nuestra onda cuadrada. Esto muestra que tal onda está compuesta por ondas sinusoidales de frecuencias espaciales diferentes.

Podemos entender por qué la onda cuadrada contiene los armónicos si recordamos que definimos la frecuencia espacial como la rapidez con que cambia un estímulo a lo largo del espacio. Para el enre-

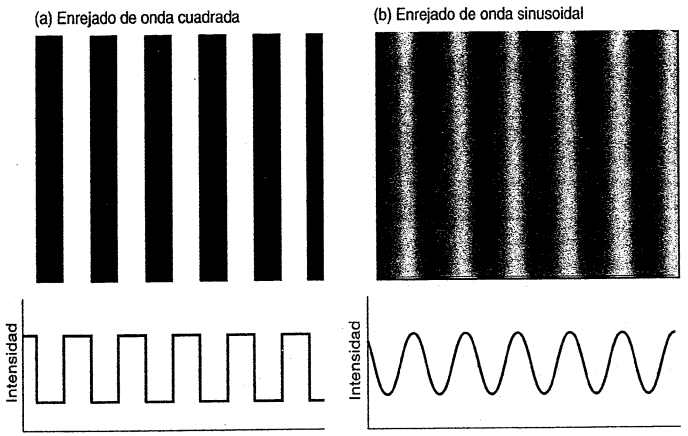


Figura B.1
(a) Enrejado de onda cuadrada y su distribución de intensidad. (b) Enrejado de onda sinusoidal y su distribución de intensidad. Los cambios abruptos de intensidad del enrejado de onda cuadrada se ven como contornos agudos, mientras que los cambios más graduales en la intensidad del enrejado de onda sinusoidal aparecen borrosos.

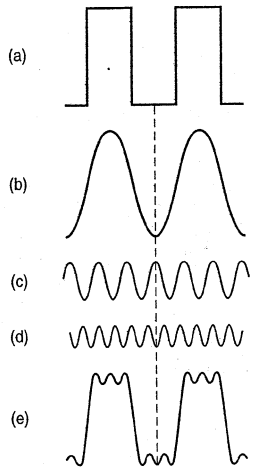


Figura B.2
En la parte superior, componentes sinusoidales del enrejado de onda cuadrada, determinados mediante un análisis de Fourier. Cuando se aplica el análisis al enrejado de onda cuadrada con la distribución de intensidad que se muestra en (a), resultan las ondas sinusoidales señaladas en (b), (c) y (d). La suma de las curvas (b), (c) y (d) da por resultado la distribución de intensidad en (e). La línea punteada resalta que las ondas deben estar alineadas. Vea los detalles en el texto.

jado de onda cuadrada hay dos cosas que causan cambios en el estímulo a través del espacio: 1) la repetición de las barras negras y blancas y 2) los cambios abruptos de intensidad que ocurren en los bordes de esas barras (figura B.3a). La frecuencia fundamental del análisis de Fourier (figura B.2b) indica la frecuencia espacial determinada por la forma en que se repite el enrejado, y los armónicos (B.2c; B.2d) indican las frecuencias que ocurren debido al abrupto cambio de intensidad entre las barras negras y blancas del enrejado.

¿Qué ocurriría si el enrejado de la figura B.2 fuese de onda sinusoidal? En virtud de que la intensidad

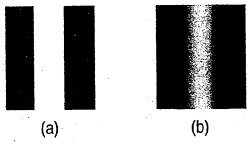
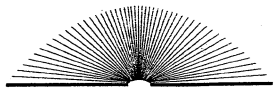


Figura B.3
Acercamientos a los límites entre barras claras y oscuras de (a) un enrejado de onda cuadrada y (b) uno de onda sinusoidal. El cambio abrupto de intensidad en los límites entre las barras clara y oscura en (a) es una fuente de frecuencias espaciales elevadas. Estas frecuencias no aparecen en el enrejado de onda sinusoidal porque la intensidad cambia gradualmente en los límites.

cambia paulatinamente entre las barras de los enrejados sinusoidales (figura B.3b), esperaríamos que tal enrejado no tuviera las frecuencias espaciales superiores que observamos en la onda cuadrada. Para convencernos de esto, realicemos un análisis de Fourier a la onda sinusoidal. Recuerde que este procedimiento separa cualquier patrón en sus componentes de onda sinusoidal. Puesto que nuestro enrejado ya es una onda sinusoidal, el análisis de Fourier arroja únicamente una onda sinusoidal, idéntica a la original y sin componentes de frecuencias más elevadas.

Glosario



El número entre paréntesis al final de cada entrada señala el capítulo en el que se presenta el término. Cuando se indica más de un capítulo, significa que en el segundo también se trata a fondo.

Acierto. En los experimentos de detección de señales, decir "sí, detecto el estímulo" en un ensayo en el que el estímulo está presente (respuesta correcta). (Apéndice 1)

Acomodación (clave de la profundidad). Las sensaciones musculares que se producen cuando el ojo acomoda para enfocar los objetos que se encuentran a diversas distancias proporcionan información sobre éstas. (7)

Acomodación (enfoque). Capacidad del ojo para enfocar los objetos modificando la forma del cristalino. (2)

Acrecentamiento. Descubrimiento de la más alejada de dos superficies, debido al movimiento del observador. (7)

Acromatopsia cerebral. Condición donde la función de los conos es normal pero se pierde la visión cromática debido a una lesión cerebral. (6)

Actividad espontánea. Activación neuronal que ocurre sin la presencia de estímulos ambientales. (1)

Adaptación a la oscuridad. Adaptación visual que tiene lugar cuando aumenta la sensibilidad a la luz. (2)

Adaptación cromática. Percepción del color que cambia por la exposición prolongada a un color cromático. (6)

Adaptación selectiva. Procedimiento en el que una persona o un animal se someten a una exposición selectiva a un estímulo y luego se prueba el efecto con una gama amplia de estimulaciones; por ejemplo, exponer al sujeto a barras verticales y luego probar su sensibilidad a barras de todas las orientaciones. También se realiza con la frecuencia espacial, la longitud de onda y los sonidos del habla. (3)

Afasia. Dificultades para hablar o entender el habla a causa de daños cerebrales. (12)

Afasia de Wernicke. Incapacidad de asimilar u ordenar los sonidos en un discurso coherente. (12)

Agnosia de forma visual. Incapacidad de reconocer los objetos, la cual es originada por un tumor cerebral. (1)

Agnosia del movimiento. Efecto de un daño cerebral que trastorna la capacidad de percibir el movimiento. (8)

Agnosia visual de las formas. Condición en la que el paciente ve con claridad pero tiene dificultades para reconocer lo que ve. Este trastorno, causado por lesiones cerebrales, hace que el paciente no pueda sintetizar en un todo las partes de los objetos. (4)

Agudeza visual. Capacidad de resolver detalles pequeños. (2)

Ajuste (método). Técnica psicofísica en la cual el experimentador u observador cambia lentamente el estímulo hasta que el sujeto lo detecta. (1)

Algoritmo. Procedimiento que garantiza la solución de un problema. (5)

Aliestesia. "Cambio de sensación". Cambio en la reacción a un estímulo, la cual puede ser positiva la primera vez y luego, tras repetidas presentaciones, convertirse en negativa. (14)

Altura del sonido. Propiedad que describe el aumento de la altura que acompaña a los incrementos en la frecuencia. (10)

Altura relativa. Clave de profundidad. Los objetos cuya base se encuentra debajo del horizonte parecen más alejados si están más arriba en el campo visual. Si se hallan arriba del horizonte, se ven más distantes si están más abajo en el campo de visión. (7)

Amacrina (célula). Neurona de la retina que transmite las señales hacia los lados. Hace sinapsis con células bipolares y ganglionares. (2)

Ambliopía. Reducción notable en la agudeza de un ojo. (7)

Ambliopía meridional. Condición en la que el astigmatismo no es corregible con lentes. (3)

Ambliopía por privación de estímulos. Ambliopía debida al cierre de un ojo en una etapa inicial de la vida. (7)

Amígdala. Estructura localizada en las profundidades de la corteza que participa en la respuesta emocional. (14)

Amiloride. Sustancia que bloquea el flujo de sodio en los receptores gustativos. (14)

Amplitud. En el caso de ondas sonoras repetidas, como las sinusoidales de los tonos puros, es la diferencia entre la presión atmosférica y la presión máxima de la onda. (10)

Analgesia producida por estimulación (APE). Efecto que demostró que las señales del cerebro pueden reducir la percepción del dolor. (13)

Análisis de Fourier. Técnica matemática que descompone las ondas periódicas complejas en elementos sinusoidales. (3, 5, 11)

Análisis de la escena auditiva. Proceso por el que se separan los estímulos producidos por las fuentes en percepciones independientes. (11)

Analizadores de frecuencia espacial Neuronas en la corteza estriada que están sintonizadas para responder mejor a ciertas frecuencias espaciales. (3)

Angiografía fluorescente. Técnica que se emplea para escudriñar más de cerca la circulación retiniana en los pacientes con retinopatía diabética. (16)

Ángulo audible mínimo. Menor ángulo entre dos fuentes sonoras que da por resultado la percepción de dos sonidos independientes. (15)

Ángulo de convergencia. Ángulo entre ambos ojos cuando apuntan a un objeto. (7)

Ángulo de disparidad. Ángulo visual entre las imágenes de un objeto en las dos retinas. Si caen en puntos correspondientes, el ángulo es cero; en otro caso, indica el grado de falta de correspondencia. (7)

Ángulo visual. Ángulo entre dos líneas que se extiende desde los ojos del observador, una hacia un extremo de un objeto y la otra hacia el otro extremo. Siempre se determina en relación con el observador; por lo tanto, cambia con la distancia. (3)

Anosmia. Pérdida de la capacidad olfativa por lesiones o infecciones. (14)

Antagonismo centro periferia. Competencia entre las regiones central y periférica de un campo receptivo. (2)

Ápice de la membrana basilar. Extremo libre de la membrana basilar; parte más alejada del oído medio. (10)

Aplanador. Parte del tonómetro de aplanamiento que se oprime contra la córnea del paciente para determinar la presión intraocular. (16)

Área central. Área horizontal con gran densidad de receptores que se encuentra en algunos animales, como las tortugas. (10)

Área centralis. Área horizontal con gran densidad de receptores que se encuentra en algunos animales, como las tortugas. (6)

Área de respuesta auditiva. Área medida en términos psicofísicos que define las frecuencias y los niveles de presión sonora en los que ocurre la audición. Se extiende entre la curva de audibilidad y la curva del umbral de sensación. (10)

Área fusiforme del rostro (AFR). Región que se especializa en responder a los rostros. (4)

Área intraparietal anterior (IPA). Área que proporciona un buen ejemplo de cómo las áreas visual y motora interactúan en el lóbulo parietal antes de transmitir la información. (9)

Área motora (M1). Área que envía instrucciones a los músculos del brazo y de la mano. (9)

Área receptora auditiva primaria Área de la corteza, en el lóbulo temporal, que es la principal receptora de las señales auditivas. (10)

Área receptora auditiva. Área de la corteza, en el lóbulo temporal, que es la principal receptora de las señales auditivas. (10)

Área receptora somatosensorial (SI). Área del lóbulo parietal que recibe señales de la piel y las vísceras relativas a sentidos somáticos, como el tacto, la temperatura y el dolor. Véase Área receptora somatosensorial secundaria (S II). (13)

Área receptora visual (corteza visual). Área del lóbulo occipital que recibe las señales del núcleo geniculado lateral. (2)

Áreas receptoras primarias. Área de la corteza cerebral que recibe primero las señales de los receptores sensoriales. (1)

Armónicos. Componentes de Fourier de los tonos complejos cuyas frecuencias son múltiplos de la fundamental. (10)

Articuladores. Estructuras de la producción del habla: lengua, labios, dientes, mandíbula y paladar suave. (12)

Astigmatismo. Enfermedad causada por una distorsión en la forma de la córnea que da por resultado una imagen fuera de foco, ya sea en lo horizontal o lo vertical. (3)

Ataque. Emisión del sonido al comenzar la nota. (11)

Atención. Proceso de concentrarse en los estímulos de interés. (4)

Audición musical. Factor que se interesa en las cualidades perceptuales de los sonidos, como el tono y el timbre. (11)

Audímetro. Instrumento para medir audiogramas. (16)

Audiograma. Gráfica que compara el umbral de audición y la frecuencia de tonos puros. Este umbral se traza en relación con un "umbral normal", que se sitúa en "cero". Así, la audición normal estaría en la línea horizontal del umbral "cero". (16)

Audiometría de tonos puros. Medición del umbral de audición en función de la frecuencia de los tonos puros. (16)

Audiometristas. Profesionales con maestría o doctorado que miden la capacidad auditiva de niños y adultos e identifican la presencia y la gravedad de los problemas de audición. (16)

Axón o fibra nerviosa. Parte de la neurona que conduce los impulsos nerviosos. También se denomina fibra nerviosa. (1)

Bandas de Mach. Efecto perceptual que produce una banda delgada oscura en el lado oscuro de un borde luminoso y una banda clara en el lado iluminado del borde, aunque no se presenten los cambios correspondientes de intensidad. (2)

Base. Estructura que se localiza cerca del estribo. (10)

Bastones. Receptores de la retina en forma de bastones que dan cuenta de la visión con niveles bajos de iluminación. Son muy sensibles en la oscuridad, pero no resuelven los detalles finos. (2)

Bipolar (célula). Neurona que, estimulada por los receptores visuales, envía señales eléctricas a las células ganglionares de la retina. (2)

Boceto 2 1/2 D. Información que se transforma en una representación tridimensional, que es lo que en realidad vemos. (5)

Borde de iluminación. Borde donde la iluminación cambia. (6)

Borde de reflectancia. Borde donde la reflectancia de dos superficies cambia. (6)

Botones gustativos. Estructura dentro de las papilas que contiene células gustativas. (14)

Bulbo olfatorio. Órgano que recibe directamente las señales de los receptores olfativos. (14)

Búsqueda visual. Procedimiento en el que la tarea del sujeto es encontrar cierto elemento en una representación que contiene varios elementos. (5)

Campo receptivo centro periferia. Campo que consiste en una zona excitatoria más o menos circular rodeada por una inhibitoria, o bien una zona circular inhibitoria rodeada por una excitatoria. (2)

Campo receptivo. En las neuronas, área de la superficie (la retina para la vista y la piel para el tacto) que al ser estimulada influye en la activación de las células nerviosas. Hay algunas excepciones, como los campos receptivos de la percepción del espacio auditivo de la lechuza; en este caso, no son regiones en la superficie de los receptores, sino localizaciones en el espacio. (2)

Canal auditivo. Forma tubular de unos tres centímetros de largo que protege a las delicadas estructuras del oído medio de los peligros del mundo externo. (10)

Captura del movimiento. Efecto en el que pequeños elementos contenidos dentro de una figura mayor parecen moverse junto con ella. (8)

Captura visual o efecto del ventrílocuo. Fenómeno que ocurre cuando los sonidos parecen venir del lugar en el que se ve su fuente, aunque en realidad se originen en otro sitio. (7)

Características indexadas. Características que contienen información sobre aspectos como la edad y el sexo del hablante, su lugar de origen, estado emocional y tono de voz, es decir, si habla en serio o con sarcasmo. (12)

Cascada de enzimas. Secuencia de reacciones excitada por una molécula de pigmento visual activada que da por resultado la transducción. (2)

Cataratas. Opacidad o enturbiamiento del cristalino. (16)

Cataratas congénitas. Cataratas presentes al nacer. (16)

Cataratas secundarias. Cataratas causadas por otra enfermedad ocular. (16)

Cataratas seniles. Cataratas debidas a la vejez. Son la forma más común del trastorno. (16)

Ceguera al cambio. Incapacidad para detectar cambios no atendidos que ocurren en ambientes cambiantes. (4)

Ceguera. Por falta de atención es la situación en la cual no se percibe un estímulo que no es atendido, aunque la persona lo mire directamente. (4)

Ceguera. Definición legal en Estados Unidos: agudeza visual de 20/200 o menos con corrección o bien poca visión periférica. (16)

Célula cortical simple. Neurona de la corteza visual que responde mejor a las barras de determinada orientación. (3)

Células binoculares de profundidad. Neurona de la corteza visual que responde mejor a los estímulos que caen en puntos separados de las retinas con determinado grado de disparidad. (7)

Células binoculares de profundidad o detectores de disparidad. Neuronas que responden mejor a los estímulos que inciden en puntos de la retina separados por cierto ángulo de disparidad. También se denominan células de disparidad binocular. (7)

Células ciliadas. Neuronas de la cóclea que contienen pequeñas protuberancias, los cilios, que desplazan la vibración de la membrana basilar y los fluidos del oído interno. Hay dos clases de células, las interiores y las exteriores. (10)

Células ciliadas externas. Células receptoras auditivas del oído interno que amplifican la respuesta de sus cilios. (10)

Células ciliadas internas. Células receptoras auditivas del oído interno que se ocupan de la transducción y la percepción del tono. (10)

Células corticales complejas. Células que responden mejor a las barras que tienen cierta orientación; sin embargo, mientras que las simples responden a pequeños puntos luminosos o a estímulos fijos, la mayor parte de las complejas responde cuando una barra de orientación adecuada se mueve por todo el campo receptivo. (3)

Células de disparidad nula. Neuronas en la corteza visual que responden mejor cuando las imágenes de un objeto caen en los puntos correspondientes de cada ojo. (7)

Células elaboradas. Neuronas de la corteza IT que responden mejor a estímulos complejos, como las formas específicas o las combinadas con texturas y colores. Véase Células primarias. (4)

Células gustativas. Células localizadas en los botones gustativos que realizan la transducción de la energía química en eléctrica cuando las sustancias químicas hacen contacto con los sitios receptores o los canales que poseen en sus extremos. (14)

Células hipercomplejas. Neuronas corticales que responden mejor a líneas de determinada longitud que se mueven en cierta dirección. (3)

Células K. Células ganglionares cuya función aún no está bien definida. (3)

Células M. Células ganglionares de la retina que poseen cuerpos de tamaño mediano y responden con un disparo constante. Hacen sinapsis en la capa magnocelular del núcleo geniculado lateral. (3)

Células P. Células ganglionares de la retina que tienen cuerpos celulares más grandes que las células M y que responden con breves ráfagas de actividad. Hacen sinapsis en el área parvocelular del NGL. (3)

Células primarias. Neuronas de la corteza IT que responden mejor a estímulos simples, como rendijas, puntos, elipsis y cuadrados. Véase Células elaboradas. (4)

Centro excitatorio periferia inhibitoria. Campo receptivo centro periferia en el que la estimulación de la zona central produce una respuesta excitatoria, en tanto que la estimulación de la periferia causa una reacción inhibitoria. (2)

Centro inhibitorio periferia excitatoria. Campo receptivo en el que la estimulación del centro produce una respuesta inhibitoria y la estimulación de la periferia una excitatoria. (2)

Ciegos al color. Personas que ven todo en sombras brillantes (blanco, gris y negro). (6)

Ciegos al sabor o no catadores. Personas que no perciben el sabor de la feniltiocarbamida (FTC) y tienden a ser menos sensibles a otros sabores. (14)

Cierre de fase. Activación de las neuronas auditivas en sincronía con la fase del estímulo sonoro. (10)

Cilindros de Ruffini. Cápsulas cilíndricas que contienen fibras muy ramificadas. (13)

Cilios. Protuberancias delgadas de las células ciliadas exteriores e interiores en el sistema auditivo. La transducción ocurre a medida que se inclinan. (10)

Cinestesia. Sentido del movimiento de los miembros. (13)

Circuitos lineales. Proceso en el que no hay convergencia entre las neuronas: la señal que genera cada receptor viaja directamente a la neurona siguiente sin que participen otras neuronas (2)

Circuitos neuronales. Neuronas conectadas por sinapsis. (2)

Clasificación de equivalencias. En la percepción del habla, capacidad de ordenar los sonidos vocálicos en clases, aun con diversos hablantes. (15)

Clave de profundidad de la perspectiva lineal. Convergencia perceptual de las líneas paralelas en la escena a medida que se incrementa la distancia. (7)

Claves acústicas invariantes. Características de la señal asociadas con determinados fonemas y que se mantienen constantes aunque tales fonemas aparezcan en contextos diversos o sean emitidos por hablantes distintos. (12)

Claves binaurales. Claves de localización sonora que corresponden a los dos oídos. (11)

Claves binoculares de profundidad. Claves de profundidad que requieren de la participación de ambos ojos. La disparidad binocular es el mejor ejemplo de una clave binocular de profundidad. (7)

Claves espectrales. Claves que dependen de la forma en que la cabeza y el pabellón de la oreja afectan las frecuencias del estímulo sonoro. (11)

Claves monoculares. Son claves que trabajan con un solo ojo. Incluyen la acomodación, las claves pictóricas y las claves basadas en el movimiento. (7)

Claves oculomotrices. Claves de profundidad que dependen de nuestra capacidad para percibir la posición de nuestros ojos y la tensión de los músculos oculares. La acomodación y la convergencia son claves oculomotrices. (7)

Claves pictóricas. Son las fuentes de información sobre la profundidad que es posible plasmar en una imagen, como las ilustraciones de este libro o las imágenes que se forman en la retina. (7)

Claves producidas por el movimiento. Claves que dan la impresión de profundidad a partir del movimiento. Son el paralaje de movimiento y la supresión y acrecentamiento. (7)

Coarticulación. Articulación superpuesta de varios fonemas. (12)

Cóclea. Órgano en forma de caracol y lleno de líquido, que contiene las estructuras del oído interno, de las que las más importantes son la membrana basilar, la membrana tectoria y las células ciliadas. (10)

Codificación distribuida. Representación de estímulos específicos por el patrón de disparo de muchas neuronas. (4)

Codificación específica. Representación de estímulos específicos por el disparo de neuronas especializadas en responder justo a estos estímulos. (4)

Código sensorial. Información contenida en el disparo de neuronas que representa lo que percibimos. (4)

Colículo inferior. Núcleo del sistema auditivo en la vía de la cóclea a la corteza auditiva. Recibe las señales del núcleo de la oliva superior. (10)

Color tonal. Semejanza en la repetición de las letras de las notas que se repiten a medida que nos desplazamos a frecuencias más elevadas en el teclado. (10)

Colores acromáticos. Colores sin matices: blanco, negro y todos los tonos de grises entre esos extremos. (6)

Colores cromáticos. Colores con matiz, como el azul, el amarillo, el rojo o el verde. (6)

Columnas de dominancia ocular. Columnas de la corteza visual que contiene neuronas con la misma dominancia ocular. (3)

Columnas de localización. Columnas de la corteza visual que contiene neuronas cuyos campos receptivos tienen la misma localización que en la retina. (3)

Columnas de orientación. Columna de la corteza visual que contiene neuronas con la misma preferencia de orientación. (3)

Comparador. Estructura hipotética propuesta por la teoría de la descarga corolaria de la percepción del movimiento. La señal de descarga corolaria y la señal sensorial del movimiento se encuentran en esta estructura. (8)

Compresión de la respuesta. Resultado que se obtiene cuando al duplicar la intensidad física de un estímulo su magnitud subjetiva no alcanza a duplicarse. (1)

Conjunciones ilusorias. Combinaciones ilusorias de primitivas que se perciben cuando los estímulos que las contienen se presentan por un instante. (5)

Conos. Receptores de la retina en forma de cono de los que depende la visión de los cuerpos bien iluminados, la visión cromática y la de los detalles. (2)

Constancia de luminosidad. Constancia de nuestra percepción de la luminosidad de un objeto en diferentes intensidades de iluminación. (6)

Constancia del color. Efecto por el que la percepción de la tonalidad de los objetos no cambia aunque se altere la distribución de las longitudes de onda de la iluminación. La constancia del color aproximada significa que nuestra percepción de las tonalidades se modifica un poco cuando la iluminación cambia, si bien no tanto como sería de esperar por la modificación de las longitudes de onda que inciden en el ojo. (6)

Constancia del tamaño. Fenómeno por el que la percepción del tamaño de los estímulos se mantiene constante a pesar de que se observen desde varias distancias. (7)

Constancia parcial del color. Percepción del objeto que se desplaza ligeramente pero no tanto como cuando hay una adaptación cromática. (6)

Contornos ilusorios. Límites percibidos aunque no se encuentren en el estímulo físico. (5)

Contralateral (ojo). Ojo del lado opuesto de la cabeza desde determinada estructura. (3)

Contraste. Diferencia de intensidad luminosa de dos zonas. En los enrejados, es la amplitud de éstas dividida entre su intensidad media. (3)

Contraste simultáneo de brillantez. Efecto que tiene lugar cuando una zona es rodeada por otra más clara o más oscura y con ello altera la luminosidad de la primera. (2)

Contraste simultáneo del color. Efecto que ocurre cuando el color del entorno cambia la apariencia del área central. (6)

Contraste simultáneo. Efecto que ocurre cuando al rodear un color con otro, se modifica su apariencia. (2)

Convergencia (clave de la profundidad). Información sobre la profundidad que proporcionan las sensaciones musculares producidas cuando los ojos se acercan (convergencia) o se separan (divergencia) para ver objetos a diversas distancias. (7)

Convergencia (neuronal). Situación en la que muchas neuronas hacen sinapsis con pocas. (2)

Coordenada acimutal (u horizontal). Referencia que especifica las localizaciones que varían de la izquierda a la derecha del escucha. (11)

Coordenada de distancia. Referencia que indica qué tan lejos de la fuente se encuentra el escucha. (11)

Coordenada de elevación (o vertical). Referencia que señala las localizaciones que están arriba y abajo del escucha. (11)

Córnea. Parte transparente del ojo. Es la primera estructura que atraviesa la luz y es el principal elemento del enfoque. (2)

Corpúsculos de Meissner. Conjuntos de células planas superpuestas ubicados en la dermis, justo debajo de la epidermis; una fibra nerviosa se abre paso hasta estas células. (13)

Corpúsculos de Pacini. Cápsulas, parecidas a las cebollas, es decir, con varias capas que rodean una fibra nerviosa. Se localizan en las profundidades de la piel y también en muchos otros sitios, entre ellos los intestinos y las articulaciones. (13)

Correspondencia multimodal. Capacidad de hacer coincidir las formas presentadas a dos modalidades sensoriales. (15)

Corteza auditiva secundaria. Área auditiva A2, localizada cerca del área auditiva primaria A1. (10)

Corteza cerebral. Capa delgada de neuronas que cubre la superficie del cerebro y que está a cargo de funciones superiores, como la percepción y el pensamiento. (1)

Corteza del opérculo frontal. Una de las áreas del lóbulo frontal. (14)

Corteza estriada. Área receptora visual de la corteza, localizada en el lóbulo occipital. (2)

Corteza extraestriada. Áreas de la corteza cerebral fuera de la corteza estriada. (2, 4)

Corteza olfatoria primaria o corteza piriforme. Uno de los destinos de las señales olfativas que se transmiten de los glomérulos a unos cuantos sitios diferentes en la corteza cerebral. (14)

Corteza olfatoria secundaria o corteza orbitofrontal. Uno de los destinos de las señales olfativas que se transmiten de los glomérulos a unos cuantos sitios diferentes en la corteza cerebral. Esta corteza se localizada en el lóbulo frontal, cerca de los ojos. (14)

Corteza somatosensorial secundaria (S2) Área dentro del lóbulo parietal ubicada junto al área primaria somatosensorial (S1) que procesa las señales neuronales relacionadas con el tacto, la temperatura y el dolor. (13)

Crianza monocular. Mantener a un animal en los primeros años de vida con el uso de un solo ojo. Afecta el desarrollo de las neuronas binoculares de la corteza. (7)

Crianza selectiva Proceso mediante el cual gatos o monos eran criados en ambientes que sólo contenían un tipo de estímulo. (3)

Cruz de Benary Representación en la que dos ondas grisáceas unidas a una cruz blanca se ven diferentes aunque físicamente son las mismas. Este efecto es significativo desde el punto de vista de la percepción ya que las dos áreas que parecen ser diferentes reciben la misma cantidad de inhibición lateral (2)

Cuadrícula de Hermann Representación geométrica resultado de la ilusión de áreas grisáceas en la intersección de dos "corredores" blancos. Esta percepción puede explicarse a partir de la inhibición lateral (2).

Cuarto de Ames. Cuarto distorsionado construido por Adelbert Ames, que genera una percepción errónea de las personas que se encuentran dentro. El cuarto está construido de manera que dos individuos situados en la pared opuesta parecen estar a la misma distancia del observador, aunque en realidad uno está mucho más alejado que el otro. (7)

Cuerpo celular. Parte de la neurona que contiene el aparato metabólico y que recibe las señales de otras neuronas. (1)

Curva de adaptación a la oscuridad. Función que ilustra el curso temporal del aumento de la sensibilidad visual durante la adaptación a la oscuridad. (2)

Curva de audición. Curva que indica el nivel de presión sonora (NPS) en los umbrales de las frecuencias del espectro audible. (10)

Curva de características operativas del receptor (COR). Gráfica en la que los resultados de los experimentos de detección de señales se disponen comparando la proporción de aciertos con la de falsas alarmas de acuerdo con varios criterios de respuesta. (Apéndice 1)

Curva de sensibilidad espectral. Función que relaciona la sensibilidad a la luz del sujeto con su longitud de onda. (2)

Curva de sintonización de frecuencia. Curva que relaciona el umbral de intensidad de estímulo de una neurona con la frecuencia. (10)

Curva de sintonización de la orientación. Función que relaciona la tasa de disparo de una neurona con la orientación del estímulo. (3)

Curva de sintonización psicofísica. Función que indica la intensidad de los tonos de enmascaramiento de diferentes frecuencias que hacen que apenas se distinga un tono puro de baja intensidad. (10)

Curva o gráfica de reflectancia. Porcentaje de luz que los cuerpos reflejan contra la longitud de onda. (6)

Curvas de igual volumen. Curvas que indican el número de decibeles que crean la misma percepción de volumen en frecuencias diferentes. (10)

2-desoxiglucosa (técnica). Técnica anatómica que hace posible ver qué neuronas de una estructura están activas; por ejemplo, se emplea para visualizar las columnas de la corteza visual. (3)

Decaimiento. Finalización del sonido al terminar la nota. (11)

Decibel (dB). Unidad que indica la presencia de un sonido en relación con una presión de referencia: dB = 20 log (p/p0), en la que p es la presión sonora y p0 la de referencia. (10)

Decoloración del pigmento. Proceso que comienza cuando una molécula de pigmento visual absorbe la luz; entonces, cambia de forma y el color rojo del bastón se vuelve transparente. A veces, en las etapas iniciales, tiene lugar la transducción visual. (2)

Deficiencias en la visión cromática. Incapacidad de percibir ciertos colores que la gente con visión cromática normal distingue. (6)

Degeneración macular senil. Degeneración del área macular de la retina asociada con la vejez. (16)

Degeneración macular. Degeneración de la mácula de la retina. (16)

Demostración de la rata y el hombre. Demostración en la que la presentación de un dibujo con aspecto "de rata" o "de hombre" influye en la percepción del observador de otra imagen, que interpreta ya sea como rata o bien como hombre. (1)

Dendritas. Fibras nerviosas del cuerpo celular que reciben la estimulación de otras neuronas. (1)

Dermis. Capa interna de la piel que contiene terminaciones nerviosas y receptores. (13)

Deshabituación. Aumento en el tiempo de visión que ocurre cuando se cambia un estímulo. Esta respuesta se emplea para ver si los infantes son capaces de distinguir dos estímulos. (15)

Desprendimiento de retina. Condición en la que la retina se separa del epitelio pigmentado. (16)

Detectores de características Neuronas corticales que disparan en respuesta a características peculiares del estímulo, como la orientación o la dirección del movimiento. (3)

Detectores de diferencias interaurales de tiempo. Células que responden a diferencias específicas. (11)

Deterioros auditivos. Desviaciones o cambios en la estructura o el funcionamiento del sistema auditivo. (16)

Deuteranopia. Forma de dicromatismo verde rojo causada por la falta del cono del pigmento de las longitudes de onda medias. (6)

Diabetes. Enfermedad en la que el organismo no produce suficiente insulina. Uno de sus efectos es una pérdida de la visión por retinopatía diabética. (16)

Diagramas de correlaciones cruzadas. Esquemas que indican si las neuronas disparan de manera sincronizada. (4)

Dicrómata unilateral. Persona con visión tricromática en un ojo y dicromática en el otro. (6)

Dicrómatas. Personas que requieren dos longitudes de onda para equiparar las demás longitudes de onda del espectro. (6)

Diferencia interaural de nivel. Mayor intensidad sonora en el oído próximo cuando la fuente sonora está localizada más cerca de éste de que del otro oído. Tal efecto es más pronunciado con las frecuencias elevadas.(11)

Diferencia interaural de tiempo. Efecto por el que el sonido, cuando una fuente sonora está localizada más cerca de un oído que del otro, llega ligeramente antes al oído más próximo. (11)

Diferencias interaurales. Disparidades en los estímulos que llegan a los oídos izquierdo y derecho, en particular su frecuencia e intensidad. (11)

Dioptría. Poder de las lentes. Dioptría = 1/punto lejano en metros. (16)

Disociación doble. En los daños cerebrales, cuando la función A está presente y falta la función B, y, en otro paciente, cuando no se encuentra la función A y sí la B. Esta condición significa que ambas funciones tienen mecanismos distintos que operan en forma independiente. (4)

Disociación simple. Cuando, a resultas de un daño cerebral, está presente una función y otra no. Indica que las dos funciones poseen mecanismos distintos, pero que tal vez no sean del todo independientes. (4)

Disociaciones. Situaciones en las que una función está presente y otra no.

Disparidad binocular. Resultado de que las imágenes de los objetos se proyecten en puntos dispares de las retinas. (7)

Disparidad cruzada. Disparidad binocular en la que los objetos se localizan frente al horóptero. Véase disparidad directa. (7)

Disparidad no cruzada. Disparidad binocular que ocurre cuando los objetos se localizan detrás del horóptero. Véase Disparidad cruzada. (7)

Dispersión de Rayleigh. Situación en la cual las longitudes de onda cortas se dispersan más que las largas. (Ensayo a color 3)

División coclear. Estructura que se extiende por casi toda la longitud de la cóclea. (10)

Doctrina de las energías nerviosas específicas Fundamento que afirma que nuestras percepciones dependen de "energías nerviosas" que llegan al cerebro y que, por tanto, la cualidad concreta que experimentamos depende de qué nervios se estimulan. (1)

Dominancia ocular. Grado en el que la estimulación de cada ojo influye en una neurona. Ésta tiene mucha dominancia ocular si responde sólo a la estimulación de un ojo. No hay dominancia si da respuesta por igual a la estimulación de ambos ojos. (3)

Ecolocalización. Término con el que designa el sonar biológico con el que los murciélagos evitan los objetos en la oscuridad. (7)

Efecto de categoría alfanumérica. Situación donde las letras se destacan si aparecen con dígitos, por lo que es posible identificarlas con mayor rapidez cuando están rodeadas por números que cuando están rodeadas por otras letras. (5)

Efecto de la fundamental faltante. Efecto en el que la altura de un tono complejo se mantiene constante aun cuando eliminemos la frecuencia fundamental. (10)

Efecto de la profundidad cinética. Efecto que ocurre cuando la estructura tridimensional de los objetos se hace conspicua y rota su imagen bidimensional. (8)

Efecto de precedencia. Efecto que ocurre cuando dos sonidos idénticos o muy parecidos inciden en los oídos del escucha separados por un lapso de menos de unos 50 a 100 mseg y sólo se percibe el que llega primero. (11)

Efecto de restauración fonémica. Fenómeno que ocurre en la percepción del habla cuando los escuchas perciben un fonema en una palabra aunque otro sonido (como una tos o ruido blanco) oculte esa señal acústica. (12)

Efecto McGurk (percepción audiovisual del habla). Percepción de los sonidos del habla en la que ejerce un efecto la estimulación tanto auditiva como visual, como cuando el sujeto que observa un video de alguien que dice /ga/ pero este sonido se sustituye con /ba/, escucha /da/. (9)

Efecto oblicuo. Sensibilidad hacia los enrejados verticales y horizontales. (3)

Efecto Purkinje Desplazamiento del espectro de sensibilidad de los conos al de los bastones que ocurre durante la adaptación a la oscuridad. (2)

Emetropía. Condición en la que el ojo proyecta las imágenes de los objetos en el foco adecuado sobre la retina. (15)

Emetropización. Proceso en el que el sistema visual ajusta su poder a fin de que la luz se enfoque de manera muy definida en la retina. (15)

Emmert (ley). Ley que afirma que el tamaño de las posimágenes depende de la distancia de la superficie contra la que se ven. Entre mayor sea la distancia, más grande parecen las posimágenes. (7)

Endorfinas. Sustancias químicas generadas por el cerebro y que producen una analgesia. (13)

Enfermedad de Meniere. Condición incapacitante generada debido a la acumulación excesiva del líquido que llena la cóclea o los conductos semicirculares. (16)

Enfoque computacional. Explicación de la percepción de los objetos para la que ésta es el resultado final de un análisis matemático de las imágenes en la retina. (5)

Enfoque ecológico de la percepción. Explicación que destaca el estudio de la percepción en condiciones naturales y, en particular, la función del movimiento del observador. (9)

Enmascarador de tinnitus. Aparato que genera un ruido blanco que sirve para enmascarar el campanilleo en los oídos del tinnitus. (16)

Enmascaramiento auditivo. Técnica psicofísica en la que un sonido presentado disminuye (enmascara) la capacidad de escuchar otro. (10)

Enrejado. Estímulo que consiste en barras alternadas de diferente luminosidad o color. (3)

Envolvente de la onda viajera. Curva que indica el desplazamiento máximo de cada punto de la membrana basilar causado por el desplazamiento de una onda viajera. (10)

Epidermis. Capas externas de la piel, incluida una de células muertas. (13)

Epitelio pigmentado. Capa de células dispuesta en el globo ocular debajo de la retina. (2)

Escalamiento de tamaño y distancia. Mecanismo que opera de acuerdo con la ecuación $T = K(R \times D)$, en la que T es el tamaño percibido del objeto, K es una constante, R es el tamaño de la imagen en la retina y D es la distancia percibida del objeto. (7)

Escena auditiva. Disposición de las fuentes sonoras en el ambiente. (11)

Escucha cotidiana. Escucha que se concentra en sucesos como el zumbido del aire acondicionado o el crujido de una silla. Véase Escucha musical. (11)

Espacio virtual del campo receptivo. Área que indica que una neurona responde cuando el sonido se presenta en un área grande. (11)

Espectro a corto plazo. Efecto que crea una imagen detallada de las frecuencias que aparecen en un tiempo breve. (12)

Espectro de absorción. Gráfica que compara la cantidad de luz que absorbe un pigmento visual con su longitud de onda. (2)

Espectro de frecuencias de Fourier. Elementos sinusoidales que componen las ondas periódicas. Se indica con una línea para cada frecuencia, cuya energía está determinada por la altura de la línea. (10)

Espectro electromagnético. Continuo de energía electromagnética que se extiende de los rayos gamma de ondas muy cortas a las ondas de radio largas. La luz visible es una banda estrecha dentro del espectro. (2)

Espectrograma del sonido. Gráfica del conjunto de intensidades y frecuencias del estímulo del habla. (12)

Esquema melódico. Representación de una melodía conocida guardada en la memoria. (11)

Estereoagudeza. Capacidad de discernir pequeñas diferencias de disparidad. (15)

Estereograma de puntos aleatorios. Estereograma en el que los estímulos son imágenes de puntos al azar. Si una sección del conjunto se desplaza ligeramente en una dirección, la disparidad resultante genera una percepción de profundidad al ver las representaciones con un estereoscopio. (7)

Estereopsia. Impresión de profundidad que resulta de diferencias en las imágenes en las retinas de ambos ojos. (7)

Estereoscopio. Instrumento que presenta imágenes a los ojos izquierdo y derecho de manera que imita la disparidad binocular que se experimenta al presenciar una vista natural. El resultado es una ilusión convincente de profundidad. (7)

Estimación de magnitudes. Método psicofísico en el cual el sujeto asigna a los estímulos cifras proporcionales de su magnitud subjetivamente. (1)

Estímulos constantes (método). Técnica psicofísica en la que varios estímulos con diversas intensidades se presentan repetidamente en orden aleatorio. (1)

Estímulos o señales acústicas. Cambios de presión del aire que dan lugar a la percepción de un sonido. (12)

Estrategia de dirección visual. Técnica en la que los observadores usan la sencilla estrategia de mantener su cuerpo orientado hacia el objetivo. Si se salen del curso, el objetivo se desviará a la izquierda o a la derecha. (9)

Estrategia de trayectoria óptica lineal (TOL). La base de la estrategia TOL es que si el jugador corre de forma que la bola parezca seguir una trayectoria en línea recta, la bola estará siempre directamente arriba, de modo que cuando llegue al suelo, el jardinero estará ahí para atraparla. (9)

Estribo. Último de los tres huesecillos del oído medio. Recibe las vibraciones del yunque y las transmite a la ventana oval del oído interno. (10)

Estructuralismo. Corriente psicológica, destacada a finales del siglo XIX y comienzos del XX, que postula que las percepciones son resultado de la suma de muchas sensaciones elementales. (5)

Etapa de la atención concentrada. Momento en el que las características se combinan para dar lugar a la percepción de un objeto. Una vez que se percibe el objeto, se compara esta percepción con la información almacenada en la memoria para reconocerlo. (5)

Etapa preatentiva. Periodo en el que el sistema visual analiza las imágenes y determina la presencia de características que conforman las unidades básicas de la percepción. (5)

Examen con la lámpara de hendidura. Prueba que verifica la condición de la córnea y del cristalino. (16)

Examen externo del ojo. Prueba en la que el examinador aplica varias pruebas para verificar las condiciones exteriores del ojo. (16)

Excitación. Estado que facilita la generación de impulsos nerviosos. (1)

Expansión de la respuesta. Resultado que tiene lugar cuando al duplicar la intensidad física de los estímulos su magnitud percibida es de más del doble. (1)

Experimentos de igualación de colores. Pruebas en las que se pedía a los observadores que ajustaran las proporciones de tres longitudes de onda de luz mezcladas en un "campo de comparación" hasta que el color de la mezcla fuera idéntico al color de una longitud de onda única en el "campo de prueba". (6)

Facoemulsión. Método de extracción del cristalino que tiene como ventaja la realización de tan sólo una pequeña incisión en el ojo. (16)

Factor de magnificación cortical. Concesión proporcional de mayor espacio en la corteza para la representación de ciertas áreas de los receptores; por ejemplo, una zona pequeña de la retina, cerca o dentro de la fóvea, tiene más espacio que una zona del mismo tamaño en la periferia. Del mismo modo, las yemas de los dedos cuentan con más espacio en la corteza somatosensorial que el antebrazo o la pierna. (3, 14)

Factor de magnificación. Concesión proporcional de mayor espacio en la corteza para la representación de ciertas áreas de los receptores. (13)

Falla. En los experimentos de detección de señales, decir "no, no detecto un estímulo" en un ensayo en que el estímulo se encuentra presente (respuesta incorrecta) (Apéndice 1)

Falsa alarma. En los experimentos de detección de señales, decir "sí, detecto el estímulo" en un ensayo en que éste no se encuentra presente (respuesta incorrecta). (Apéndice 1)

Fibras calientes. Fibras nerviosas que responden a los aumentos de temperatura o a las temperaturas elevadas constantes. (13)

Fibras de adaptación lenta (AL). Fibras mecanorreceptoras de la piel que se adaptan con lentitud a la estimulación continua. Están relacionadas con los receptores de Merkel y los corpúsculos de Ruffini. (13)

Fibras de adaptación rápida (AR). Fibras mecanorreceptoras que se adaptan rápidamente a la estimulación continua de la piel. Están vinculadas a los corpúsculos de Meissner y Pacini. (13)

Fibras de diámetro grande (Fibras G). De acuerdo con la teoría del control de la puerta, fibras cuya actividad cierra el mecanismo de control y por lo tanto disminuye la percepción del dolor. (13)

Fibras de diámetro pequeño (Fibras P). De acuerdo con la teoría del control de la puerta, fibras cuya actividad abre el mecanismo y por lo tanto aumenta la percepción del dolor. (13)

Fibras frías. Fibras nerviosas que responden a los descensos de temperatura o a las temperaturas bajas constantes. (13)

Figura y fondo reversibles. Representación de figura y fondo cuya percepción se invierte al mirarla, de modo que la figura se convierte en el fondo y éste en aquélla. (5)

Fijación binocular. Acto de dirigir simultáneamente las fóveas de ambos ojos al mismo objeto. (15)

Flujo óptico global. Información del movimiento que se produce cuando se desplazan todos los elementos del campo visual. (8)

Flujo óptico global. Información del movimiento que se produce cuando se desplazan todos los elementos del campo visual. (9)

Foco de expansión (FE). Punto en el patrón de flujo causado por el movimiento del observador en el que no hay expansión. De acuerdo con Gibson, siempre está centrado en el destino del observador. (9)

Fonema. Segmento mínimo del habla que, si se modifica, altera el sentido de las palabras. (12)

Formantes. Bandas horizontales de energía en los espectrogramas del habla que forman parte de las vocales. (12)

Fotocoagulación láser. Procedimiento en el que se dirige un haz de láser a los vasos sanguíneos que escurren a causa de la neovascularización. El láser fotocoagula "sella" los vasos y detiene la hemorragia. (16)

Fotocoagulación panretiniana. Procedimiento en el que un láser causa pequeñas quemaduras en la retina. Se emplea en el tratamiento de la neovascularización de la retinopatía diabética. (16)

Fóvea. Pequeña zona de la retina humana que sólo contiene conos receptores. Se localiza en la línea de visión, de modo que cuando se observan directamente los objetos su imagen se proyecta en ella. (2)

Frecuencia característica. Frecuencia a la que las neuronas del sistema auditivo tienen el umbral más bajo. (10)

Frecuencia de resonancia. Frecuencia que más aumenta por resonancia. La frecuencia de resonancia de un tubo cerrado está determinada por la longitud de éste. (10)

Frecuencia espacial. En los enrejados, es la frecuencia con que se repiten por el grado de ángulo visual. En los estímulos naturales, las frecuencias espaciales elevadas corresponden a los detalles finos, mientras que las bajas a las características generales. (3)

Frecuencia fundamental. Punto de partida para crear un tono complejo por síntesis aditiva. (10)

Frecuencia. En las ondas sonoras que se repiten como sinusoidales de tonos puros, número de repeticiones por segundo. (10)

Frontales (ojos). Ojos localizados en la parte delantera de la cabeza, de manera que la vista de ambos se superpone. (7)

Función de articulación. Gráfica que compara el porcentaje de las palabras identificadas con su intensidad. (16)

Función de potencia. Función matemática de la forma $P = Ksn$, en la que P es la magnitud percibida, K una constante, S la intensidad del estímulo y n el exponente. (1)

Función de sensibilidad al contraste (FSC). Gráfica que compara la sensibilidad al contraste y la frecuencia espacial de los enrejados. (3)

Función de transferencia direccional (FTD). Término con el que se establece la diferencia entre el sonido de la fuente y el sonido que en realidad entra a la oreja. (11)

Fusión. Percepción de dos sonidos como uno. (11)

Ganglionar (célula). Neurona de la retina que recibe señales de las células bipolares y amacrinas. Sus axones son las fibras que viajan en el nervio óptico al núcleo geniculado lateral del tálamo. (2)

Geón (ión geométrico). Cada uno de las primitivas volumétricas propuestos por Biederman. (5)

Glaucoma de ángulo abierto. Forma de glaucoma en la que se obstruye la zona por la que drena del ojo el humor acuoso. El iris se mantiene en su posición normal, de manera que el ángulo que forma con la córnea se conserva abierto. (16)

Glaucoma de ángulo cerrado. Rara forma de glaucoma en la que el iris es empujado hacia arriba de modo que el ángulo entre éste y la córnea se cierra y obstruye la salida normal del humor acuoso del ojo. (16)

Glaucoma. Enfermedad de los ojos que consiste en un aumento de la presión intraocular. (16)

Glomérulos. Pequeñas estructuras redondas que se forman cuando los axones de las NRO llegan al bulbo olfatorio. (14)

Gradiente de flujo. En los patrones de flujo, el movimiento del observador en el medio crea un gradiente. La velocidad del desplazamiento es mayor en el primer plano y se vuelve más lenta conforme aumenta la distancia con respecto al observador. (9)

Gradiente de textura. Diseño formado por las superficies regulares que se aleja del observador. Sus elementos se ven más pequeños a medida que aumenta la distancia del observador. (7)

Gráficas de eventos espaciales. Representaciones que indican la eficacia de respuesta de las fibras a los detalles pequeños. (13)

Habituación. Resultado que se da cuando el mismo estímulo se presenta repetidamente; por ejemplo, los infantes miran el estímulo cada vez menos en cada ensayo sucesivo. (15)

Hertz (Hz). Unidad de frecuencia de los tonos. Es igual a un ciclo por segundo. (10)

Heurístico de la luz proveniente de arriba. Suposición de que la luz viene de arriba. (5)

Heurístico de oclusión. Principio que asienta que cuando un objeto grande es ocluido por uno menor, el mayor continúa detrás del oclusor. (5)

Heurístico de oclusión. Regla que afirma que un objeto en movimiento cubrirá y descubrirá el fondo y que cuando este último es cubierto sigue existiendo. (8)

Heurísticos. Reglas generales que proporcionan la mejor solución posible a un problema. (5)

Hipercolumna. Columna de la corteza de aproximadamente un milímetro de lado que contiene una columna de localización para determinada área de la retina, columnas de dominancia ocular izquierda y derecha y un conjunto de columnas de orientación. Es posible considerarla un módulo de procesamiento para cierta localización de la retina. (3)

Hipermetropía (o vista lejana). Incapacidad de ver con claridad los objetos cercanos porque los rayos luminosos paralelos se concentran detrás de la retina. (16)

Hipermetropía. Incapacidad de ver con claridad los objetos cercanos porque los rayos luminosos paralelos se concentran detrás de la retina. (15)

Hipótesis de ocurrencia. Principio que afirma que los estímulos que ocurren juntos tenderán a ser representados por la actividad en las mismas áreas, o áreas vecinas, de la corteza. (5)

Histograma de dominancia ocular. Histograma que indica el grado de dominancia ocular de un grupo grande de neuronas. (7)

Homúnculo. Voz latina que significa hombrecillo. Mapa del cuerpo en la corteza somatosensorial que muestra que algunas zonas de la piel están representadas por un área desproporcionadamente grande del cerebro. (13)

Horizontal (célula). Neurona que transmite las señales de la retina en sentido lateral. Hace sinapsis con los receptores y las células bipolares. (2)

Horóptero. Superficie imaginaria que pasa por el punto de fijación. Los objetos que caen en esta superficie proyectan imágenes sobre puntos correspondientes de las dos retinas. (7)

Huesecillos. Tres huesos pequeños del oído medio que transmiten las vibraciones del oído externo al interno. (10)

Humor vítreo. Sustancia gelatinosa que llena el globo ocular. (16)

Ilusión de la cascada. Posefecto de movimiento que ocurre después de ver un estímulo que se mueve en una dirección, como las cascadas. Los demás objetos parecen moverse en la dirección opuesta. (8)

Ilusión de la escala o canalización melódica. Ilusión que ocurre cuando se presentan en forma alternada a los oídos izquierdo y derecho notas sucesivas de una escala. Aunque cada oído recibe notas cuya frecuencia salta del grave al agudo, el oído percibe una escala uniforme ascendente o descendente. (11)

Ilusión de la Luna. Ilusión por la que la Luna parece más grande cuando está sobre el horizonte que cuando se encuentra en el cenit. (7)

Ilusión de Müller-Lyer. Ilusión que consiste en que dos líneas de la misma longitud parecen diferentes por la adición de "aletas" en los extremos. (7)

Ilusión de Ponzo. Ilusión del tamaño en la que dos rectángulos de las mismas dimensiones dibujados entre dos líneas convergentes parecen diferentes. También se conoce como ilusión de la vía férrea. (7)

Ilusión de White Efecto que se presenta como un rectángulo gris claro (rectángulo B) y un rectángulo gris oscuro (rectángulo A), pero en realidad las barras que crean cada rectángulo reflejan exactamente la misma cantidad de luz. (2)

Ilusión. Situación en la que la percepción que tiene el observador de un estímulo no corresponde a las propiedades físicas de éste; por ejemplo, en la ilusión de Müller-Lyer, dos líneas parecen de distinta longitud a pesar de que sea la misma. (7)

Imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf). Técnica que al igual la TEP, se basa en la medición del flujo sanguíneo. Una ventaja de la IRMf es que el flujo sanguíneo puede medirse sin rastreadores radioactivos. La IRMf aprovecha el hecho de que la hemoglobina, la cual lleva el oxígeno en la sangre, contiene una molécula ferrosa y que, por tanto, tiene propiedades magnéticas. (1)

Implante coclear. Dispositivo con electrodos insertados en la cóclea que producen la audición mediante la estimulación eléctrica de las fibras nerviosas auditivas. Restablece la audición en las personas que la perdieron por daños en las células ciliadas. (16)

Incapacidades auditivas. Desventajas que los deterioros conllevan y que afectan la aptitud de las personas para comunicarse o para llevar su vida diaria. (16)

Influencias cognoscitivas en la percepción Influencia en la percepción de factores como el conocimiento, los recuerdos y las expectativas de una persona ante una situación. (1)

Información invariante. Propiedades del medio que no cambian a medida que el observador se mueve; por ejemplo, el espaciado, o la textura, de los elementos de un gradiente no se alteran mientras el observador lo recorre. Por lo tanto, la textura del gradiente proporciona información invariante para la percepción de la profundidad. (9)

Inhibición lateral. Inhibición que se difunde lateralmente en los circuitos nerviosos. En la retina, la difunden las células horizontales y amacrinas. (2)

Inhibición. Condición que disminuye la probabilidad de que se generen impulsos nerviosos. (1)

Ínsula. Área del lóbulo frontal que recibe las señales del sistema del gusto. (14)

Intervalo entre los estímulos (IEE) Tiempo en el que nuestra percepción de dos destellos cambia a medida que se alarga el tiempo entre ambos. (8)

Invariantes a la vista. Formas cuyas propiedades no cambian al ser vistas desde diversos ángulos. Los geones de la teoría de reconocimiento por componentes son invariantes a la vista. (5)

Iones. Moléculas cargadas que se encuentran en el líquido que rodea las fibras nerviosas. (1)

Ipsilateral (ojo). Ojo del mismo lado de la cabeza desde determinada estructura a la que envía sus señales. (3)

Iridectomía. Tratamiento del glaucoma de ángulo cerrado. Se perfora un orificio pequeño en el iris que abre un conducto por el que escurre el humor acuoso del ojo. (16)

Ishihara (láminas). Representación de puntos coloreados para probar la presencia de deficiencias en la visión cromática. Los puntos están coloreados de tal modo que las personas con visión cromática normal (tricrómatas) perciben números, en tanto quienes tienen deficiencias no los ven o detectan otros. (6)

Isomerización. Cambio de forma de la parte retinal de la molécula de pigmento visual que tiene lugar cuando ésta absorbe un cuanto de luz. (2)

Laterales (ojos). Ojos localizados en los lados opuestos de la cabeza, de modo que sus vistas no se superponen o lo hacen poco, como en la paloma y el conejo. (7)

Lectura de los labios. Técnica a través de la cual la gente sorda observa los movimientos de los labios y del rostro para poder percibir el habla. Estos movimientos son utilizados también por personas no sordas para entender el habla en ambientes ruidosos. (9)

Lentes intraoculares. Lentes de plástico que se colocan dentro del ojo en el lugar que ocupaba el cristalino. (16)

Ley de la buena continuación. Principio que asienta que los puntos que al unirse dan por resultado rectas o curvas suaves parecen pertenecer al mismo conjunto y las líneas tienden a verse de manera tal que parecen seguir el camino más homogéneo. (5)

Ley de la cercanía. Ley de la Gestalt que indica que los cuerpos cercanos parecen agrupados. También se denomina ley de la proximidad. (5)

Ley de la familiaridad. Principio que asienta que las cosas tienden más a formar grupos si éstos parecen familiares o significativos. (5)

Ley de la semejanza. Ley de la Gestalt que establece que los objetos similares parecen agrupados. (5)

Ley de Pragnanz. Postulado principal de la psicología de la Gestalt y que también se conoce como ley de la buena figura o ley de la simplicidad. Esta teoría afirma que todo conjunto de estímulos se percibe de forma tal que la estructura que genera es la más simple.

Ley del destino común. Ley de la Gestalt que indica que los cuerpos que se mueven en la misma dirección parecen estar agrupados. (5)

Límite fonético. Tiempo de inicio de voz cuando la percepción cambia de una categoría a otra en los experimentos de percepción categórica del habla. (12)

Límites (método). Técnica psicofísica que sirve para medir umbrales y en la que el experimentador presenta estímulos en series alternadas ascendentes y descendentes. (1)

Límites destacados. En las representaciones visuales, límites entre dos áreas que se ven casi de inmediato porque resaltan. (5)

Línea de flujo locomotor. Línea de flujo que pasa directamente debajo del observador en movimiento. (9)

Lóbulo occipital Lóbulo ubicado en la parte posterior de la corteza que es la sede del área receptora de la visión. (1)

Lóbulo parietal Lóbulo ubicado en la parte superior de la corteza que es la sede del área receptora del tacto. (1)

Lóbulo temporal Lóbulo ubicado al lado de la corteza, sede del área receptora de la audición. (1)

Localización auditiva. Percepción del origen de las fuentes sonoras. (11)

Localización de la función. Concepto que establece que las diversas funciones del cerebro están situadas en áreas determinadas. (12)

Longitud de onda. En la energía luminosa, distancia entre

Luminosidad. Percepción de la reflectancia que por lo general se asocia con los colores acromáticos: blanco, gris y negro. (6)

Luz monocromática. Luz que contiene una sola longitud de onda. (2)

Luz visible. Banda de energía electromagnética que percibe el sistema visual. En los seres humanos, la luz visible se encuentra entre las longitudes de onda de 400 y 700 nanómetros. (2)

Macrosmático. Animal que posee un sentido agudo del olfato importante para la supervivencia. (14)

Mácula. Zona de unos cinco milímetros de diámetro que rodea y comprende la fóvea. (16)

Magnetoencefalografía (MEG). Técnica que registra las señales magnéticas rápidas generadas por la respuesta de las neuronas y proporciona la velocidad necesaria para observar los potenciales cerebrales rápidos. (9)

Magnocelular. Neuronas de las capas 1 y 2 del núcleo geniculado lateral que reciben las señales de las células ganglionares M. (3)

Mala aplicación del escalamiento de la constancia del tamaño. Principio, propuesto por Gregory, de que cuando se aplican a las representaciones bidimensionales los mecanismos para mantener la constancia del tamaño en el mundo tridimensional, suele producirse una ilusión de tamaño. (7)

Mapa retinotópico. Mapa en una estructura del sistema visual, como el núcleo geniculado lateral o la corteza visual, que indica los sitios que corresponden a los de la retina. Los lugares contiguos en la retina están representados por lugares adyacentes en la estructura. (3)

Mapa somatotópico. Mapa en el área somatosensorial cerebral creado por una disposición de las neuronas de forma tal que las que responden a partes contiguas del cuerpo se sitúan en lugares adyacentes del cerebro. (3)

Mapa tonotópico. Mapa de frecuencias que se forma en una estructura auditiva cuando neuronas con la misma frecuencia característica se agrupan y neuronas con frecuencias próximas se disponen en sitios cercanos. (3)

Mapa tonotópico. Mapa de frecuencias que se forma en una estructura auditiva cuando neuronas con la misma frecuencia característica se agrupan y neuronas con frecuencias próximas se disponen en sitios cercanos. (10)

Martillo. Primero de los huesecillos del oído medio. Recibe las vibraciones del tímpano y las transmite al yunque. (10)

Mecanorreceptores. Fibras que responden a los desplazamientos mecánicos de la piel. Hay dos clases, las de adaptación rápida (las principales son las AR I y CP) y las de adaptación lenta (las principales son AL I y AL II). (13)

Membrana basilar. Membrana que extiende la longitud de la cóclea y controla la vibración de la división coclear. (10)

Membrana tectoria. Membrana que cubre la longitud de la cóclea y que se sitúa directamente sobre las células ciliadas. Las vibraciones del conducto coclear hacen que se frote con las células ciliadas y las estimule. (10)

Memoria de los colores. Idea de que el color característico de los objetos influye en nuestra percepción. (6)

Metamerismo. Situación en la cual dos estímulos físicamente diferentes son perceptualmente idénticos. (6)

Metámeros. Campos idénticos en un experimento de igualación de colores. (6)

Método fenomenológico Método que se emplea para determinar la relación entre los estímulos y la percepción. Durante la aplicación de este método, el investigador cuestiona al sujeto sobre las cosas que percibe. (1)

Métodos psicofísicos clásicos. Métodos de los límites, el ajuste y los estímulos constantes, señalados por Fechner para medir los umbrales. (1)

Mezcla aditiva del color. Resultado de sobreponer luces de diferentes colores. (Ensayo a color 3)

Mezcla óptica del color. Proceso en el que los colores se suman en el ojo cuando se ven a la distancia pequeñas manchas de diferentes colores. (Ensayo a color 3)

Mezcla sustractiva del color. Resultado de combinar pinturas de varios colores. (Ensayo a color 3)

Microelectrodo. Pieza delgada de alambre o cristal que es lo bastante pequeña como para registrar las señales eléctricas de una sola fibra nerviosa. (1)

Microneurografía. Proceso en el que un electrodo minúsculo se inserta bajo la piel de la mano para registrar una sola fibra nerviosa. (13)

Microsmático. Animal cuyo sentido del olfato es débil y que no es crucial para su supervivencia. (14)

Miembro fantasma. Percepción continuada de una extremidad que ha sido amputada. (13)

Miopía (vista corta). Incapacidad de ver con claridad los objetos distantes porque los rayos luminosos paralelos se concentran delante de la retina. (15)

Miopía axial. Miopía causada por el alargamiento del globo ocular. (16)

Miopía refractiva. Miopía que ocurre cuando la córnea y el cristalino desvían en exceso la luz (tienen mucho poder de enfoque). (16)

Modulación contextual. Propiedad de las neuronas del área VI del mono, lo que significa que su respuesta a un estímulo puede ser modulada, o influida, por el contexto que rodea al estímulo. (4)

Modularidad. Especialización del cerebro por la que ciertas áreas corticales procesan la información de determinadas cualidades perceptuales. (4)

Módulo. Estructura que procesa la información de cierta conducta o cualidad perceptual. Por lo regular contiene un gran número de neuronas que responden en forma selectiva a determinada cualidad. (4)

Monocrómata. Persona completamente ciega al color y que por lo tanto lo ve todo en blanco, negro y sombras de grises. Puede igualar cualquier longitud del espectro ajustando la intensidad de cualquier otra. (2, 5)

Monocrómatas. Personas que pueden igualar cualquier longitud de onda del espectro si ajustan la intensidad de otra longitud de onda. (6)

Movimiento aparente (o estroboscópico). Ilusión de movimiento que ocurre entre dos objetos separados que son iluminados brevemente uno y luego el otro, con un pequeño intervalo de tiempo. (5,8)

Movimiento biológico. Desplazamiento de las formas biológicas. Casi todos los experimentos tienen por estímulo seres humanos en marcha con luces fijadas en sus miembros y articulaciones (8)

Movimiento estroboscópico o aparente. Ilusión de movimiento que ocurre entre dos objetos separados que son iluminados brevemente uno y luego el otro, con un pequeño intervalo de tiempo. (8)

Movimiento inducido. Movimiento ilusorio de un objeto causado por el desplazamiento de otro objeto cercano. (8)

Movimiento real. Desplazamiento físico de los estímulos. (8)

Mucosa olfatoria. Región de unos dos centímetros de diámetro localizada en la parte alta de la cavidad nasal que contiene los receptores del olfato y donde ocurre, por lo tanto, la transducción. (14)

Músculos del oído medio. Músculos ligados a los huesecillos del oído medio. Son los músculos esqueléticos más pequeños del cuerpo, se contraen en respuesta a sonidos muy intensos y amortiguan la vibración de los huesecillos. (10)

Naloxona. Sustancia que inhibe la actividad de los opiáceos. Se presume que también inhibe la actividad de las endorfinas. (13)

Narices electrónicas. Dispositivos diseñados por varios investigadores y compañías para detectar e identificar sustancias químicas en el aire. (14)

Naturaleza multimodal del dolor. Referencia a una experiencia sensorial y emocional. (13)

Neovascularización. Formación de nuevos vasos sanguíneos anormales que no suministran la cantidad adecuada de oxígeno a la retina y que, debido a su fragilidad, sangran. (16)

Nervio de la cuerda timpánica. Una de las vías que conduce las señales del frente y los lados de la lengua. (14)

Nervio glosofaríngeo. Una de las vías que conduce señales de la parte posterior de la lengua. (14)

Nervio óptico. Grupo de fibras nerviosas que llevan los impulsos de la retina al núcleo geniculado lateral y otras estructuras. Cada nervio contiene alrededor de un millón de fibras de células ganglionares. (2)

Nervio vago. Estructura que transmite las señales de los receptores de la boca y la laringe. (14)

Nervio. Grupo de fibras nerviosas que viajan juntas. (1)

Neurogénesis. Renovación continua de los receptores. (14)

Neuroimagenología Técnicas, como la tomografía por emisión de positrones (TEP) y la imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf), que han permitido a los investigadores visualizar la actividad y respuestas del cerebro humano a ciertos estímulos. (1)

Neurona del movimiento real. Neurona que sólo responde cuando el estímulo se desplaza y no cuando los ojos se mueven, aunque en ambas situaciones la imagen en la retina sea la misma. (8)

Neurona receptora olfatoria (NRO) Lugar en donde ocurre la transducción (la transformación de las sustancias químicas en señales eléctricas). (14)

Neurona sensible a la colisión. Llamada así porque responde bien cuando la esfera está en un curso de colisión, pero responde poco cuando no lo está. (9)

Neurona. Célula del sistema nervioso que genera y transmite los impulsos nerviosos. (1)

Neuronas bimodales. Neuronas que responden a la estimulación de dos sentidos; por ejemplo, a la estimulación táctil y visual. (4)

Neuronas centradas en el cuerpo. Neuronas que tienen un campo receptivo visual y que responden a un estímulo visual que se presenta cerca de una parte específica del cuerpo. (4)

Neuronas espejo. Neuronas que responden cuando el mono toma un objeto pero también cuando observa a alguien más (otro mono o al experimentador) tomar objeto. (9)

Neuronas invariantes a la localización. Neuronas que responden a un objeto sin importar dónde se encuentre en el campo visual. (4)

Neuronas invariantes a la vista. Neuronas que responden a un objeto sin importar el punto de vista desde el que lo veamos. (4)

Neuronas invariantes al tamaño. Neuronas que responden a un objeto sin importar cuál sea su tamaño en la retina. (4)

Neuronas motoras dominantes. Neuronas que responden bien a la presión de un botón en la luz y en la oscuridad, pero no responden a la vista del botón. (9)

Neuronas multimodales. Neuronas que responden a la estimulación de dos o más sentidos. (4)

Neuronas oponentes. Neuronas que dan una respuesta excitatoria a las longitudes de una parte del espectro y una respuesta inhibitoria a las de la otra parte. (6)

Neuronas panorámicas. Neuronas del sistema auditivo que se activan ante los sonidos que se originan en cualquier dirección y que indican sus ubicaciones con su patrón temporal de activación. (11)

Neuronas visuales dominantes. Neuronas que responden a la presión del botón en la luz pero no en la oscuridad y responden mejor a la sola vista del botón (9)

Neuronas visuales y motoras. Neuronas que responden a la presión del botón en la luz, pero presionarlo en la oscuridad o sólo mirarlo produce una respuesta menor. (9)

Neuropsicología. Estudio del efecto de los daños cerebrales en la conducta. (1)

Neuropsicología. Estudio del efecto en la conducta de los daños cerebrales. (4)

Neurotransmisor. Sustancia química almacenada en las vesículas sinápticas que se libera en respuesta a un impulso nervioso y que tiene un efecto excitatorio o inhibitorio en otra neurona. (1)

Nivel de análisis. La idea que subyace a este concepto sostiene que podemos observar procesos en escalas diferentes. La percepción puede estudiarse desde un nivel psicofísico o bien fisiológico. (1)

Nivel de presión sonora. Designación con la que se indica que la presión de referencia para calcular los decibeles de un sonido se sitúa en 2 _ 10-5 micropascales, cerca del umbral en el intervalo de frecuencias más sensible del oído. (10)

Nivel del sonido. Término que se refiere a los decibeles o a la presión sonora de un sonido. (10)

Nivel psicofísico de análisis Estudio y análisis de la percepción que determina el modo en el que la percepción de un individuo se relaciona con la estimulación del ambiente. Este enfoque se especializa en determinar las relaciones entre los estímulos del ambiente y la respuesta perceptual. (1)

Nociceptores. Elementos que responden a estimulaciones como la presión o la temperatura extremas o a substancias abrasivas que dañan la piel. (13)

Núcleo coclear. Núcleo de la primera sinapsis de las fibras nerviosas de la cóclea. (10)

Núcleo de la oliva superior. Núcleo de la vía auditiva que va de la cóclea a la corteza auditiva. Recibe las señales del núcleo coclear. (10)

Núcleo del conducto solitario (NCS). Núcleo del tallo cerebral que recibe señales de la lengua, la boca y la laringe, transmitidas por los nervios de la cuerda timpánica, glosofaríngeo y vago. (14)

Núcleo geniculado lateral. Núcleo del tálamo que recibe las señales del nervio óptico y envía fibras al área cortical receptora de la visión. (2)

Núcleo geniculado medial. Núcleo del sistema auditivo en la vía que va de la cóclea a la corteza auditiva. Recibe las señales del colículo inferior. (10)

Núcleo ventral posterior. Núcleo del tálamo que recibe las señales del sistema somatosensorial, en particular de las vías espinotalámica y del lemnisco. (13)

Obstrucción pupilar. Obstrucción que restringe la apertura entre el iris y el cristalino y que dificulta la salida del humor acuoso. Se debe a que en el glaucoma de ángulo cerrado el iris es impulsado hacia arriba.(16)

Oclusión. Clave de profundidad en la que un objeto esconde a la vista parte de otro, con lo que éste se ve más lejano. (7)

Octava. Nota cuya frecuencia es un múltiplo de otra; por ejemplo, la nota de 800 Hz es la octava superior de la nota de 400 Hz. (10)

Odotopo. Término empleado para señalar a un grupo de odoríferos que comparten una característica química específica. (14)

Oftalmólogo. Especialista en el tratamiento médico de los ojos que ha cursado cuatro años o más de estudios después de titularse. (16)

Oftalmoscopio. Instrumento con el que el examinador observa la retina y la circulación dentro del ojo. (16)

Oído externo. Pabellón de la oreja y meato auditivo. (10)

Oído interno. División más profunda del oído, que comprende la cóclea y los receptores de la audición. (10)

Oído medio. Cavidad de unos 2cm2 que separa el oído externo del interno. (10)

Ojo Globo ocular y su contenido, que incluyen los elementos de enfoque, la retina y las estructuras de soporte. (2)

Olfatómetro. Instrumento que presenta los estímulos olfativos con gran precisión. (14)

Omatidio. Estructura en el ojo del Limulus que contiene un pequeño cristalino localizado sobre un receptor visual. El ojo del Limulus está compuesto de cientos de omatidios. (2)

Onda viajera. En el sistema auditivo, vibración de la membrana basilar en la que el pico vibratorio se desplaza de la base al ápice. (10)

Ondas sonoras. Cambios de presión en el medio. Casi todos los sonidos que escuchamos se deben a cambios de presión del aire. (10)

Opsina. Parte proteínica de la molécula de pigmento visual a la que se enlaza la molécula de retinal, sensible a la luz. (2)

Optometrista. Especialista doctorado en optometría después de haber cursado cuatro años de estudios de posgrado. (16)

Orden óptico. Estructura creada por las superficies, texturas y contornos del ambiente. (8)

Orden óptico. Estructura de las luces del medio por la presencia de objetos, texturas y superficies. (9)

Orejas. Estructuras que sobresalen a los lados de la cabeza. (10)

Organización modular. Organización de funciones determinadas en estructuras específicas del cerebro. (1)

Organización perceptual (leyes). Reglas propuestas por los psicólogos de la Gestalt que explican cómo organizamos las partes en un todo. (5)

Organización perceptual. Forma en la que elementos pequeños se agrupan en objetos mayores. (5)

Órgano de Corti. Principal estructura del conducto coclear que contiene la membrana basilar, la membrana tectoria y los receptores de la audición. (10)

Orientación. Ángulo de los estímulos en relación con la vertical. (3)

Otitis media. Infección del oído medio. (16)

Otorrinolaringólogos. Médicos titulados que se especializan en el tratamiento de las enfermedades y los trastornos que afectan al oído, la nariz y la garganta. (16)

Otosclerosis. Condición hereditaria en la que hay una excreción ósea en el oído medio. (16)

Otoscopio. Instrumento para observar la membrana timpánica. (16)

Pagos. Sistema de remuneraciones y castigos para influir en la motivación de los sujetos en los experimentos de detección de señales. (Apéndice 1)

Papilas. Elevaciones y depresiones de la lengua, de las que algunas contienen botones gustativos. Hay cuatro clases: filiformes, fungiformes, foliadas y circunvaladas. (14)

Paralaje del movimiento. Clave de profundidad. Cuando el observador se mueve, los objetos cercanos parecen desplazarse con más rapidez que los lejanos. (7)

Parpadeo de la atención. Incapacidad para ver un segundo estímulo objetivo que se presenta como parte de una serie de estímulos presentados brevemente en aproximadamente medio segundo después del primer estímulo objetivo. (4)

Parvocelular. Neuronas de las capas 3, 4, 5 y 6 del núcleo geniculado lateral. Reciben las señales de las células ganglionares P. (3)

Patrones entre fibras. Término con el que también se le conoce a la codificación distribuida. (14)

Percepción categórica. En la percepción del habla, se refiere al hecho de distinguir un sonido con tiempos de inicio de voz breves y otro con tiempos largos. El escucha percibe sólo dos categorías de toda la gama de tiempos. (12)

Percepción doble. Resultado de dividir en dos la señal acústica de un sonido y presentar una parte a cada oído. (12)

Percepción Experiencia sensorial consciente. (1)

Percepción háptica. Percepción de los cuerpos sólidos con el tacto. (13)

Percepción multimodal del habla. Concepto que establece que la percepción recibe la influencia de la información de otros sentidos. (12)

Percepción verídica. Percepción que corresponde a la situación física real. (7)

Pérdida conductiva de la audición. Sordera que se produce cuando las vibraciones del estímulo sonoro no se conducen en forma normal del oído externo a la cóclea. (16)

Pérdida de audición inducida por el ruido. Forma de pérdida sensorio-neuronal de la audición que ocurre cuando los ruidos fuertes causan la degeneración de las células ciliadas. (16)

Perimetría. Técnica en la que se presenta un punto luminoso pequeño a varias zonas del campo visual para determinar aquellas en las que el sujeto no lo percibe. Se emplea para determinar el sitio y la extensión de los escotomas. (16)

Periodicidad del tono. Repetición constante de las características de una onda sonora. (10)

Periodo refractario. Lapso de aproximadamente un milésimo de segundo que requieren las fibras nerviosas para recuperarse de la conducción de un impulso. Mientras dura, no se generan nuevos impulsos. (1)

Periodo sensible. Tiempo, por lo regular en las primeras etapas de vida, durante el cual los cambios en el ambiente tienen un efecto duradero en la fisiología o el comportamiento. (7)

Permeabilidad. Propiedad de las membranas que permite el paso de las moléculas. Si es elevada, las moléculas cruzan con más facilidad. (1)

Perspectiva atmosférica. Hace que veamos los objetos distantes menos definidos porque los observamos a través del aire, el cual contiene partículas diminutas de polvo, gotitas de agua y varias formas de contaminación. (7)

Perspectiva lineal. Clave de la profundidad. Efecto visual de que las líneas paralelas (como las vías férreas) convergen a medida que se alejan. Es una clave de profundidad: a mayor convergencia, mayor distancia. (7)

Pigmento de ondas cortas. Pigmento visual de cono que absorbe el máximo de luz en las ondas cortas. En los seres humanos, aproximadamente a los 419 nm. (2)

Pigmento de ondas largas. Pigmento visual de cono que absorbe el máximo de luz en el extremo de las ondas cortas del espectro. En los seres humanos, la absorción máxima del pigmento se da a los 558 nm. (2)

Pigmento de ondas medias. Pigmento visual de cono que absorbe el máximo de luz en la parte media del espectro. En los seres humanos, a los 531 nm. (2)

Placebo. Sustancia que el paciente cree que aliviará sus síntomas (como el dolor) pero que en realidad no contiene ningún agente activo para combatirlos. (13)

Planteamiento ecológico de la percepción auditiva Explicación de la percepción que destaca su estudio en condiciones naturales y, en particular, la función del movimiento del observador.

Plasticidad. Se refiere a la forma en que la estimulación moldea y cambia a nuestro sistema perceptual. En otras palabras, la plasticidad se sustenta en la idea de que la estructura y el funcionamiento del sistema visual, o de cualquier otro sistema sensorial, pueden ser moldeados por la experiencia perceptual del animal o de la persona. (3)

Poder de enfoque. Grado al que la córnea o el cristalino desvían la luz. Entre mayor sea, más se desvía la luz. (2)

Poro gustativo. Abertura en los botones gustativos por la que se proyectan los extremos de las células gustativas. Cuando ingresan las sustancias químicas, estimulan las células gustativas y se produce la transducción. (14)

Posefecto del movimiento en espiral. Efecto que, como una espiral cuando se hace girar, parece moverse hacia adentro. Cuando se mira hacia otro lado después de ver este movimiento en espiral, las cosas parecen extenderse. (8)

Posefecto del ventriloquismo. Efecto de ventriloquismo persistente demostrado por Gregg Recanzone. (11)

Potencial de acción. Aumento rápido de la carga positiva que se propaga por la fibra nerviosa. También se denomina impulso nervioso. (1)

Potencial de reposo. Diferencia de carga entre el interior y el exterior de una fibra nerviosa cuando no conduce señales eléctricas. (1)

Potencial visual evocado (PVE). Respuesta eléctrica a la estimulación visual registrada con electrodos puestos en la nuca. Refleja la actividad de un grupo grande de neuronas de la corteza visual. (15)

Potenciales evocados (Vea Potencial visual evocado (PVE).

Presbiacusia (oído viejo). Pérdida de la sensibilidad, propia de la vejez y afecta más a los hombres que a las mujeres. (16)

Presbiopía (por "ojo anciano") Enfermedad que se origina debido a que el envejecimiento ocasiona una pérdida en la capacidad de acomodamiento. (2)

Presentación visual serial rápida (PVSR). Procedimiento en el que se presenta una serie de 10 a 20 estímulos, los cuales pueden ser letras, números, palabras o imágenes, dependiendo del experimento, por alrededor de 100 milisegundos (1/10 segundo) cada uno. (4)

Presión intraocular. Presión dentro del globo del ojo. (16)

Primer boceto. En el planteamiento computacional de Marr, esbozo general de los objetos en el que se superpone las regiones oscuras y claras de las imágenes y que consta de sus primitivas y sus bordes. Ocurre en una etapa inicial del procesamiento de las imágenes y no está al alcance de la conciencia. (5)

Primitivas volumétricas. Formas tridimensionales que corresponden a las partes de los objetos. (5)

Principio de conexión de elementos. Teoría que establece que las cosas que están físicamente conectadas se perciben como una unidad. (5)

Principio de la proporción. Principio que asienta que dos áreas que reflejan diferentes cantidades de luz se verán iguales si la proporción de sus intensidades y la del entorno son las mismas. (6)

Principio de la recuperación por componentes. Principio que subyace en nuestra habilidad para identificar objetos del ambiente natural aunque algunas de sus partes estén ocultadas por otros objetos. (5)

Principio de la región común. Teoría que establece que los elementos que están dentro de la misma región de espacio se agrupan. (5)

Principio de pertenencia Teoría que afirma que la apariencia de un área es influida por la parte del contorno a la cual dicha área parezca pertenecer. Este principio se ha utilizado para explicar la percepción de brillantez en la cruz de Benary y la ilusión White. (2)

Principio de sincronía. Argumento que afirma que los eventos visuales que ocurren al mismo tiempo se perciben juntos. (5)

Principio de univarianza. El hecho de que la absorción de un fotón cause el mismo efecto sin importar cuál sea la longitud de onda. (6)

Problema de la conjunción. Dificultad para reunir información señalada en áreas del sistema visual físicamente separadas. (4)

Problema de la correspondencia. Coincidencia en el sistema visual de los puntos de una imagen con los puntos de la otra para dar lugar a la disparidad binocular. (7)

Problema de la proyección inversa. Una imagen particular en la retina pudo haber sido causada por un número infinito de objetos diferentes. Por lo tanto, la imagen en la retina no especifica un estímulo. (5)

Problema de la segmentación. Falta de separación entre la señal de cada palabra. (12)

Procedimientos de exploración (PE). Movimientos de manos y dedos al identificar con el tacto los cuerpos sólidos. (13)

Procesador central de tono. Mecanismo central hipotético que analiza el conjunto de armónicos de una nota y elige la frecuencia fundamental más probable del grupo. (10)

Procesamiento ascendente. Procesamiento en el que, para dar lugar a la percepción, primero se analizan las unidades pequeñas, como las primitivas. Un ejemplo es la etapa preatentiva de procesamiento de Treisman, en la que los estímulos se descomponen en partes. (1)

Procesamiento descendente. Procesamiento que inicia con el análisis de la información de nivel alto, como el contexto en el que se perciben los estímulos. (1)

Procesamiento neuronal Conjunto de las operaciones que transforman las señales eléctricas en las redes de neuronas. (1)

Proceso de la percepción Secuencia de pasos que conducen del ambiente a la percepción de un estímulo particular, a su reconocimiento y a la acción relacionada con el estímulo. (1)

Prominencia. Grado en el que los objetos destacan (4)

Propiocepción. Sentido de la ubicación de los miembros. (13)

Prosopagnosia Condición en la cual la persona tiene dificultades para reconocer los rostros de gente que podría resultarle familiar. Esta condición afecta incluso a los rostros más allegados. (4)

Protanopia. Forma de dicromatismo rojo verde causada por la falta de pigmentos de conos de ondas largas. (6)

Proteínas olfatorias de enlace (POE). Proteínas que transportan los odoríferos a través de la mucosa hasta los receptores. (14)

Prueba de retinoscopía. Examen de la vista que se realiza con un instrumento llamado retinoscopio, el cual proyecta en el ojo una luz que se refleja al examinador. (16)

Psicofísica. Métodos para medir en forma cuantitativa la relación entre las propiedades del estímulo y la experiencia del sujeto. (1)

Puntillismo. Técnica empleada por pintores franceses como George Seurat y Paul Signac para crear efectos de mezcla óptica del color y efectos relucientes que suelen asociarse con la luz natural. (Ensayo a color 3)

Punto cercano Distancia a la que el cristalino ya no puede acomodarse para colocar en foco los objetos cercanos. Es necesario usar lentes correctivas para poner en foco los objetos que están a menor distancia que el punto cercano. (2)

Punto ciego. Zona pequeña en la que el nervio óptico sale del ojo. Como no posee receptores, no se ven las imágenes que inciden en el punto. (2)

Punto lejano. Distancia a la que los rayos de una fuente luminosa se concentran sobre la retina del ojo sin acomodación. En las personas de vista normal, la distancia se extiende al infinito. En los miopes, el punto debe acercarse al ojo para concentrar la imagen en la retina. (16)

Punto neutral. Longitud de onda que los dicrómatas perciben como gris. (6)

Puntos no correspondientes (dispares). Dos puntos, uno en cada retina, que no coincidirían si éstas se superpusieran. (7)

Puntos retinianos correspondientes. Sitios de cada retina que se conectan a los mismos lugares de la corteza visual. (7)

Queratomileusis asistida con láser in situ (QALIS). Procedimiento en el que es necesario darle forma a la córnea con un láser excimer, pero antes de ello, se requiere cortar una pequeña tapa, menor que el grosor de un cabello humano, en la superficie de la córnea. (16)

Queratotomía fotorrefractiva láser. Procedimiento quirúrgico en el que un láser excimer cambia la forma de la córnea para mejorar la vista de personas miopes o hipermétropes. (16)

Quimioestesia. Sentido que detecta las sustancias químicas irritantes o que poseen un componente táctil. También se llama sentido químico común. (14)

Receptor olfatorio (RO). Sitio exacto donde ocurre la transducción. (14)

Receptor. Neurona sensible a la energía del ambiente que la convierte en señales eléctricas en el sistema nervioso. (1)

Receptores de Merkel. Se trata de receptores con forma de disco, localizados cerca del límite entre la epidermis y la dermis. (13)

Rechazo correcto. En los experimentos de detección de señales, decir "no, no detecto el estímulo" en un ensayo en el que éste no se encuentra presente (una respuesta correcta). (Apéndice 1)

Reconocimiento Capacidad de situar los objetos en categorías que les confieren un significado. (1)

Reconocimiento por componentes (RPC). Mecanismo de la percepción de objetos propuesto por Biederman con el que reconocemos los objetos descomponiéndolos en primitivas volumétricas llamadas geones. (5)

Reflejo acústico. Activación de los músculos del oído medio en respuesta a los sonidos intensos. (16)

Reflexión selectiva. Propiedad de reflejar algunas longitudes de onda más que otras, característica de los colores cromáticos. (6)

Refracción. Procedimiento para determinar el poder de las lentes correctivas necesario para conseguir una visión clara. (16)

Regeneración del pigmento. Recuperación de la molécula de pigmento visual de su estado de coloración a su estado original. (2)

Rehabilitación aural. Capacitación para los sordos que consiste en lectura del habla y otras estrategias de comunicación. (16)

Representación espectral corrida. Combinación de una serie de espectros a corto plazo. (12)

Resonancia. Mecanismo que aumenta la intensidad de ciertas frecuencias por el reflejo de las ondas sonoras en un tubo cerrado. Tiene lugar en el conducto auditivo. (10)

Respuesta de apagado. Ráfaga de activación que se da cuando se suspende un estímulo. (2)

Respuesta excitatoria. Respuesta de las fibras nerviosas en la que aumenta la tasa de disparo. (2)

Respuesta inhibitoria. Respuesta de las fibras nerviosas en la que la tasa de disparo disminuye por la inhibición de otra neurona. (1)

Respuesta móvil. Movimiento que afecta la vibración de la membrana basilar. Además, es una ligera inclinación y un cambio de longitud. (10)

Respuesta propagada. Respuesta, como un impulso nervioso, que viaja por toda la fibra sin que disminuya su amplitud. (1)

Restricción del camino más corto. Principio según el cual el movimiento aparente sigue el camino más corto entre los dos estímulos que lo causan cuando destellan con la sincronía adecuada. (8)

Restricciones naturales. Propiedades básicas del entorno, como el hecho de que la intensidad luminosa cambia gradualmente en las orillas de las sombras. De acuerdo con algunas teorías de la percepción de los objetos, nuestro sistema perceptual toma en cuenta estas propiedades como parte del proceso. (5)

Retina periférica. Toda la retina excepto la fóvea y la estrecha región que rodea a ésta. (2)

Retinal. Parte sensible a la luz de la molécula de pigmento visual. (2)

Retinitis pigmentaria. Degeneración retiniana que se transmite de una generación a la siguiente. (16)

Retinopatía diabética. Daño a la retina a consecuencia de la diabetes. Produce una neovascularización, es decir, la formación de vasos sanguíneos anormales que no suministran suficiente oxígeno a la retina y que sangran en el humor vítreo. (16)

Reuniones de células Grupos de neuronas que tienen mayor probabilidad de disparar ante un estímulo aprendido o un recuerdo. (3)

Rinofaringe. Pasaje que conecta las cavidades nasal y oral (14)

Rivalidad binocular. Situación que ocurre cuando dos imágenes diferentes se presentan al ojo izquierdo y el derecho y la percepción alterna entre una y otra. (4)

Ruido. Todos los estímulos del ambiente que no son señales. También puede generarse en el sistema nervioso. Su percepción en los experimentos de detección de señales genera a veces la detección errónea de una señal. (Apéndice 1)

Ruptura de bastones y conos. Punto en la curva de adaptación a la oscuridad en la que la visión cambia de los conos a los bastones. (2)

Ruta retronasal. Camino a través del cual los estímulos olorosos de los alimentos llegan a la mucosa olfatoria. (14)

Sabor. Percepción que ocurre por la combinación del gusto y el olfato. (14)

Saciedad sensorial específica. Mecanismo de acción rápida que puede cambiar el carácter placentero de la comida. (14)

Saturación (color). Cantidad relativa de blanco en los colores cromáticos. Entre menos blanco contengan, más saturados están. (6)

Segregación de flujos auditivos. Separación de estímulos acústicos que inciden en el oído en flujos perceptuales distintos. (11)

Segregación figura-fondo. Término empleado para indicar que cuando vemos un objeto separado, por lo regular se le ve como una figura que sobresale de un segundo plano al que se le denomina fondo.

Segregación perceptual. Organización perceptual en la que un objeto se ve separado de otros. (5)

Señal de descarga corolaria (SDC). Copia de las señales del área motriz del cerebro enviadas a los músculos oculares. Esta señal no se envía a este mismo destino, sino a un comparador hipotético postulado por la teoría de la descarga corolaria. (8)

Señal de movimiento de la imagen. En la teoría de la descarga corolaria, señal que ocurre cuando una imagen estimula los receptores al moverse entre ellos. (8)

Señal motriz (SM). En la teoría de la descarga corolaria, señal enviada a los músculos oculares cuando el observador se mueve o trata de mover los ojos. (8)

Señal. Estímulo presentado al sujeto. Concepto de la teoría de la detección de señales. (Apéndice 1)

Sensación referida. Fenómeno donde la estimulación de una parte del cuerpo (en este caso el rostro) origina una sensación en otra parte del cuerpo (en este caso el brazo fantasma). (13)

Sensaciones cutáneas. Sensaciones que se basan en la estimulación de los receptores de la piel. (13)

Sensaciones. Elementos primarios que, de acuerdo a los estructuralistas, se combinan para crear percepciones. (5)

Sensibilidad adaptada a la luz. Sensibilidad del ojo adaptado a la luz. (2)

Sensibilidad adaptada a la oscuridad. Sensibilidad del ojo después de que se ha adaptado por completo a la oscuridad. (2)

Sensibilidad al contraste. Sensibilidad a la diferencia de intensidades de dos regiones contiguas. Se mide tomando el recíproco de la diferencia mínima de intensidad entre dos barras de un enrejado que es necesaria para distinguirlas. (3)

Sensibilidad espectral. Sensibilidad de los receptores visuales a las partes del espectro visible. Véase curva de sensibilidad espectral. (2)

Sensibilidad. Resultado de dividir 1.0 entre el umbral de detección de un estímulo. Así, a umbrales más bajos corresponden sensibilidades más elevadas. (2)

Sincronía menstrual. Fenómeno por el que mujeres que viven juntas inician su periodo menstrual aproximadamente al mismo tiempo. (14)

Sinestesia. Fenómeno que ocurre cuando la estimulación de una modalidad conduce a una experiencia perceptual en otra, como cuando oír sonidos da por resultado la percepción de colores. (10)

Síntesis aditiva. Técnica que se emplea para programar sintetizadores electrónicos a fin de que produzca sonidos parecidos a los de diversos instrumentos musicales. (10)

Sistema de sustitución sensorial. Sistema que consistía en un conjunto de 400 vibradores diminutos que generaban pautas vibratorias en la espalda del individuo que correspondían a la disposición de luces y sombras de las imágenes tomadas por una cámara de televisión. (5)

Sistema somatosensorial. Sistema que comprende los sentidos cutáneos (los que atañen a la piel), la propiocepción (el sentido de la posición de los miembros del cuerpo) y la cinestesia (el sentido del movimiento de las extremidades). (13)

Sitios receptores. Regiones pequeñas de las neuronas posinápticas sensibles a ciertos neurotransmisores. (1)

Sitios receptores. Regiones pequeñas de las neuronas posinápticas sensibles a ciertos neurotransmisores. (14)

Sombra acústica. Obstáculo que presenta la cabeza a los sonidos de frecuencias elevadas que impide que alcancen el oído opuesto. (11)

Sombreado. Técnica empleada por Miller e Isard que consistía en presentar las oraciones a los sujetos a través de audífonos y pedirles que repitieran en voz alta lo que oían. (12)

Sonido directo. Sonido que incide en los oídos directamente de la fuente acústica. (11)

Sonido indirecto. Sonido que llega a los oídos reflejado por las superficies, como las paredes de un cuarto. (11)

Sonido. Experiencia de la audición. También se refiere al estímulo físico del oído. Para evitar confusiones, el término estímulo sonoro o acústico denota el estímulo físico del sonido. (10)

Stevens (ley de la potencia). Ley que establece la relación entre la intensidad física de los estímulos y la percepción de su magnitud subjetiva. Expresa que $P = KE^n$, en la que P es la magnitud percibida, K una constante, E el estímulo y n el exponente. (1)

Suma espacial. Suma o acumulación del efecto de la estimulación en una zona amplia. (2)

Sumación espacial. Proceso en el que la actividad perceptual se suma a lo largo de un espacio grande, que es exactamente lo que podría esperarse en el caso de que

neuronas con campos receptivos grandes señalaran el flujo. (9)

Supresión. Ocultamiento de la más lejana de dos superficies al moverse el observador. Brinda información de la profundidad. (8)

Sustancia gelatinosa. Núcleo de la médula espinal que, de acuerdo con la teoría del control de la puerta, recibe las señales de las fibras S y L y envía señales inhibitorias a Células de transmisión (células T). De acuerdo con la teoría del control de la puerta, célula que recibe las señales de las fibras L y S. Su actividad determina la percepción del dolor. (13)

Tacto activo. Tacto consciente y deliberado con el que el observador explora objetos, por lo general con las manos. (13)

Tacto pasivo. Tipo de estimulación en la que un sujeto es estimulado por alguien más. (13)

Tadoma. Método de percepción táctil del habla por el que se reconocen los sonidos sintiendo al tacto las vibraciones de las cuerdas vocales. (12)

Tamaño familiar. Clave de profundidad. Nuestro conocimiento del tamaño real de los objetos suele influir en nuestra percepción de su distancia. (7)

Tamaño relativo. Clave de la percepción de la profundidad. Si dos objetos son del mismo tamaño, el más distante cubre menos del campo visual. (7)

Tarea de discriminación de la repetición. Situación en la que se le pide a varios sujetos ver una serie de objetos y responder lo más pronto posible cuando perciban dos formas idénticas seguidas. La respuesta es más rápida si las formas integran un grupo perceptual. (5)

Técnica de la vista preferencial (VP). Método empleado para medir la percepción de los infantes. Se presentan dos estímulos y se vigila la mirada de los niños para medir el tiempo que dedican a cada uno. (15)

Técnica de sustracción. Método mediante el cual la actividad cerebral se mide primero en un "estado de control" antes de que se presente la estimulación, y luego se mide mientras está presente el estímulo. La actividad durante la estimulación menos la actividad en el estado de control indica el sitio de la actividad debida a la estimulación. (1)

Técnicos ópticos. Personas capacitadas para fabricar y entregar gafas y, en ocasiones, lentes de contacto, de acuerdo con la receta de un oftalmólogo u optometrista. (16)

Teoría de la descarga corolaria. Teoría de la percepción del movimiento según la cual la señal de descarga corolaria se envía a una estructura llamada comparador, donde la información se compara con la señal del movimiento de la imagen. Si no se cancelan las dos señales, se percibe movimiento. (8)

Teoría de la detección de señales (TDS). Teoría que afirma que la detección de los estímulos depende tanto de la sensibilidad del sujeto como de sus criterios de respuesta. (Apéndice 1)

Teoría de la distancia aparente. Explicación de la ilusión de la Luna que se basa en la idea de que cuando la Luna está sobre el horizonte, y que por lo tanto se ve entre el espacio ocupado del terreno, debe aparecer más distante que en el cenit. La teoría asienta que, como la Luna tiene el mismo ángulo visual en el horizonte y el cenit, en el primer caso debe verse más grande. (7)

Teoría de la integración de características (TIC). Principio que propone que la percepción de los objetos sigue las etapas preatentiva y la de atención concentrada. (5)

Teoría de la visión cromática de Young y Helmholtz. Principio que afirma que la visión cromática depende de tres mecanismos receptores, cada uno con su propia sensibilidad espectral. (6)

Teoría de las claves contradictorias. Teoría de las ilusiones ópticas propuesta por R. H. Day, según la cual nuestra percepción de la longitud de las líneas depende de la integración de la medida real de éstas y la magnitud total de la figura. (7)

Teoría de las claves de la percepción de la profundidad. Se ocupa de identificar la información de la imagen en la retina que corresponde a la profundidad de las escenas. (7)

Teoría de las claves. Principio a partir del que aprendemos la relación entre esta clave y la profundidad por medio de nuestra experiencia con el entorno. (7)

Teoría del contraste del tamaño angular. Explicación de la ilusión de la Luna que afirma que el tamaño percibido de este cuerpo está determinado por las dimensiones de los objetos que se aprecian cerca. De acuerdo con esta idea, la Luna se ve pequeña cuando aparece cerca de objetos grandes, como la extensión del cielo cuando está en el cenit. (7)

Teoría del control de la puerta. Principio expuesto por Melzak y Wall que establece que nuestra percepción

del dolor está controlada por un circuito neuronal que toma en cuenta el grado de actividad de las fibras de grande y pequeño.

Teoría del lugar de la audición. Principio propuesto por Békésy que sostiene que la frecuencia de un sonido es indicada por el lugar del órgano de Corti donde el disparo neuronal es más alto. (10)

Teoría del proceso oponente de la visión del color. Principio que afirma que la visión del color es causada por respuestas opuestas generadas por el azul y el amarillo, y por el rojo y el verde. (6)

Teoría tricromática de la visión del color. Principio que establece que la visión cromática depende de la actividad de tres diferentes mecanismos receptores. (6)

Termorreceptores. Receptores de la piel que responden a ciertas temperaturas o cambios en la misma. (13)

Tiempo de inicio de voz. En la producción del habla, retraso entre el comienzo del sonido y el inicio de las vibraciones de las cuerdas vocales. (12)

Tiempo de reverberación. Tiempo que tarda un sonido producido en un espacio cerrado en disminuir a un milésimo de su presión original. (11)

Timbre. Cualidad de los sonidos. Los instrumentos musicales tienen timbres diferentes, de modo que cuando tocan la misma nota, tiene la misma altura pero suena distinta. (10)

Tímpano. Término común de la membrana timpánica. Se localiza al final del canal auditivo y vibra en respuesta a los sonidos. (10)

Timpanometría. Procedimiento que se hace para medir la repuesta del tímpano y los huesos del oído medio a las vibraciones sonoras. (16)

Timpanómetro. Instrumento que sirve para medir la respuesta del tímpano y los huesos del oído medio a las vibraciones sonoras. (16)

Tinnitus. Condición causada por un daño en el oído interno que hace percibir un constante campanilleo. (16)

Tomografía por emisión de positrones. Técnica que se aplica en seres humanos conscientes para determinar qué áreas del cerebro se activan al realizar diferentes tareas. (1)

Tono puro. Tono con cambios de presión que es posible describir con una sola onda sinusoidal. (10)

Tono. Se refiere a la propiedad grave o aguda del sonido. (10)

Tonometría. Técnica que mide la presión intraocular y, por lo tanto, es una prueba de glaucoma. (16)

Tonómetro. Instrumento que sirve para medir la presión intraocular. (16)

Transducción Transformación de una forma de energía en otra. (1)

Transducción visual. Transformación de la energía luminosa en eléctrica que ocurre en los conos y bastones de la retina. (2)

Transiciones de formantes. Cambios repentinos de frecuencia que siguen o anteceden a los formantes se llaman y corresponden a las consonantes. (12)

Trauma acústico. Daño al oído interno causado por ruidos estruendosos, como los de explosiones o máquinas. (16)

Tricrómatas anómalos. Personas que precisan tres longitudes de onda para igualar cualquier otra, como hacen los tricrómatas normales. (6)

Tritanopia. Forma de dicromatismo causada por la falta de los pigmentos de conos de ondas cortas. (6)

Umbral absoluto. Mínima energía del estímulo necesaria para que el observador lo detecte. (1)

Umbral de dos puntos. Menor separación de dos puntos sobre la piel que se percibe como, justamente, dos puntos; medida de la agudeza de la piel. (13)

Umbral del contraste Diferencia, apenas detectable, entre la intensidad de las barras claras y las oscuras hasta llegar al grado mínimo en que el observador puede detectar la diferencia entre ambas.

Umbral del eco. Separación temporal en que dos sonidos ya no se fusionan, de modo que se escuchan dos sonidos separados. (11)

Umbral diferencial. Mínima diferencia detectable entre dos estímulos. (1)

Vectión. Tipo de movimiento inducido en el que la persona siente que se está moviendo. (8)

Ventana de Alberti. Superficie transparente en la que los pintores trazan lo que ven a través de ella con el fin de dibujar en perspectiva (lineal). (7)

Ventana oval. Pequeño orificio en la cóclea cubierto por una membrana que recibe las vibraciones del estribo. (10)

Vía del "cómo" o vía de la acción Términos que según Milner y Goodale describen mejor la corriente dorsal, puesto que ésta determina la manera en que una persona realiza una acción. (4)

Vía del "dónde" o del "cómo" Vea Vía dorsal

Vía del "qué" Vea Vía ventral

Vía del lemnisco medial. Vía de la médula espinal que transmite las señales de la piel al tálamo. (13)

Vía dorsal. Vía que conduce las señales de la corteza estriada al lóbulo parietal. Ha sido llamada la vía del "dónde" o del "cómo". (2, 4)

Vía espinotalámica. Una de las vías nerviosas de la médula espinal que conducen los impulsos de la piel al área somatosensorial del tálamo. (13)

Vía ventral. Vía que conduce las señales de la corteza estriada al lóbulo temporal. También se ha llamado vía del "qué". (2, 4)

Videomicroscopía. Técnica que reúne la tecnología del video y la microscopía que permite a los investigadores contar los botones gustativos de la lengua. (14)

Visión de túnel. Resultado de enfermedades que afectan a la retina, como el glaucoma avanzado o la retinitis pigmentaria. (16)

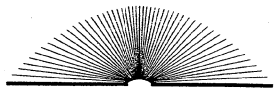
Vitrectomía. Procedimiento en el que una aguja insertada en el ojo retira el humor vítreo y lo remplaza con una solución salina. Se aplica si el humor está lleno de sangre a causa de la neovascularización. (16)

Volumen. Magnitud de la sensación auditiva. (10)

Weber (ley). Ley que afirma que la diferencia apenas perceptible (DAP) es igual a una constante, K (llamada fracción de Weber), por el tamaño del estímulo, E. Se expresa en la forma K = DAP/E. (1)

Yunque. Segundo de los tres huesecillos del oído medio. Transmite las vibraciones del martillo al estribo. (10)

Referencias



Abbott, L. F., Rolls, E. T., & Tovee, M. J. (1996). Representational capacity of face coding in monkeys, en *Cerebral Cortex*, 6, 498–505.

Abeles, M., & Goldstein, M. H. (1970). Functional architecture in cat primary auditory cortex, Columnar organization and organization according to depth, en *Journal of Neurophysiology*, 33, 172–187.

Abramov, I., & Gordon, J. (1994). Color appearance, On seeing red, or yellow, or green, or blue, en *Annual Review of Psychology*, 45, 451–485.

Abramov, I., Gordon, J., Hendrickson, A., Hainline, L., Dobson, V., & LaBossiere, E. (1982). The retina of the newborn human infant, en *Science*, 217, 265–267.

Ache, B. W. (1991). Phylogeny of smell and taste. In T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (eds.), *Smell and taste in health and disease* (pp. 3–18). Nueva York, Raven Press.

Ackerman, D. (1990). *A natural history of the senses*. Nueva York, Vintage Books.

Ackerman, D. (1995). *Mystery of the senses, Taste*. Boston, WGBH-TV and Washington, DC, WETA-TV.

Adelson, E. H. (1999). Light perception and lightness illusions, en M. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences*. Cambridge, MA, MIT Press, pp. 339–351.

Adelson, E. H. (1993). Perceptual organization and the judgment of brightness, en *Science*, 262, 2042–2044.

Adrian, E. D. (1928). *The basis of sensation*. Nueva York, Norton.

Adrian, E. D. (1932). *The mechanism of nervous action*. Philadelphia, University of Pennsylvania Press.

Ahissar, M., Ahissar, E., Bergman, H., & Vaadia, E. (1992). Encoding of sound-source location and movement, Activity of single neurons and interactions between adjacent neurons in the monkey auditory cortex, en *Journal of Neurophysiology*, 67, 203–215.

Albrecht, D. G., DeValois, R. L., & Thorell, L. G. (1980). Visual cortical neurons, Are bars or gratings the optimal stimuli?, en *Science*, 207, 88–90.

Albright, T. (1994). Why do things look as they do?, en *Trends in Neurosciences*, 17, 175–177.

Albright, T. D., Desimone, R., & Gross, C. A. (1984). Columnar organization of directionally selective cells in visual area MT of the macaque, en *Journal of Neurophysiology*, 51, 16–31.

Alpern, M., Kitahara, K., & Krantz, D. H. (1983). Perception of color in unilateral tritanopia, en *Journal of Physiology*, 335, 683–697.

Andersen, R. A., Snyder, L. H., Bradley, D. C., & Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements, en *Annual Review of Neuroscience*, 20, 303–330.

Anderson, R. A., & Bradley, D. C. (1998). Perception of three-dimensional structure from motion, en *Trends in Cognitive Sciences*, 2, 222–228.

Arnheim, R. (1974). *Art and visual perception* 2a edición Berkeley, University of California Press.

Ashmead, D. H., Davis, D. L., Whalen, T., & Odom, R. (1991). Sound localization and sensitivity to interaural time differences in human infants, en *Child Development*, 62, 1211–1226.

Ashmead, D. H., DeFord, L., & Odom, R. D. (1990). Perception of relative distances of nearby sound sources, en *Perception and Psychophysics*, 47, 326–331.

Aslin, R. N. (1977). Development of binocular fixation in human infants, en *Journal of Experimental Child Psychology*, 23, 133–150.

Aslin, R. N. (1981). Development of smooth pursuit in infants, en D. F. Fisher, R. A. Monty, & J. W. Senders (eds.), *Eye movements, Cognition and visual perception*. Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Aubert, H. (1886). Die Bewegungsempfindung, en *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 39, 347–370.

Au, W. W. L. (1993). *The sonar of dolphins*. Nueva York, Academic Press.

Au Eong, K. G., Tay, T. H., & Lim, M. K. (1993). Race, culture and myopia in 110,236 young Singaporean males, en *Singapore Medical Journal*, 34, 29–32.

Awaya, S., Miyake, Y., Imayuni, Y., Shiose, Y., Kanda, T., & Komuro, K. (1973). Amblyopia in man, suggestive of stimulus deprivation amblyopia, en *Japanese Journal of Ophthalmology*, 17, 69–82.

Axel, R. (1995, April). The molecular logic of smell, en *Scientific American* 273, 154–159.

Azzopardi, P., & Cowey, A. (1993). Preferential representation of the fovea in the primary visual cortex, en *Nature*, 361, 719–721.

Bach-y-Rita, P. (1972). *Brain mechanisms in sensory substitution*. Nueva York, Academic Press.

Bach-y-Rita, P., Collins, C. C., Saunders, F., White, B., & Scadden, L. (1969). Vision substitution by tactile image projection, en *Nature*, 221, 963– 964.

Bach-y-Rita, P., Collins, C. C., Scadden, C., Holmlund, G. W., & Hart, B. K. (1970). Display techniques in a tactile vision substitution system, en *Medical and Biological Illustration*, 20, 6–12.

Backhaus, W. G. K. (1998). Physiological and psychophysical simulations of color vision in humans and animals, en W. G. K. Backhaus, R. Kliegl, & J. S. Werner (eds.), *Color vision, Perspectives from different disciplines*. Nueva York, Walter de Gruyter, pp. 45–77.

Backus, J. (1977). *The acoustical foundations of music* 2a edición. Nueva York, Norton.

Baird, J. C., Wagner, M., & Fuld, K. (1990). A simple but powerful theory of the moon illusion, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 16, 675–677.

Balogh, R. D., & Porter, R. H. (1986). Olfactory preferences resulting from mere exposure in human neonates, en *Infant Behavior and Development*, 9, 395–401.

Banks, M. S. (1982). The development of spatial and temporal contrast sensitivity, en *Current Eye Research*, 2, 191–198.

Banks, M. S., & Bennett, P. J. (1988). Optical and photoreceptor immaturities limit the spatial and chromatic vision of human neonates, en *Journal of the Optical Society of America*, A5, 2059–2079.

Banks, M. S., & Salapatek, P. (1978). Acuity and contrast sensitivity in 1-, 2-, and 3-month-old human infants, en *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 17, 361–365.

Banks, M. S., & Salapatek, P. (1981). Infant pattern vision, A new approach based on the contrast sensitivity function, en *Journal of Experimental Child Psychology*, 31, 1–45.

Bannister, H., & Blackburn, J. M. (1931). An eye factor affecting proficiency at ball games, en *British Journal of Psychology*, 21, 382–384.

Bardy, B. G., & Laurent, M. (1998). How is body orientation controlled during somersaulting?, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 24, 963–977.

Barinaga, M. (1994). Neurons tap out a code that may help locate sounds, en *Science*, 264, 775.

Barlow, H. B., Blakemore, C., & Pettigrew, J. D. (1967). The neural mechanism of binocular depth discrimination, en *Journal of Physiology*, 193, 327–342.

Barlow, H. B., & Mollon, J. D. (Eds.). (1982). *The senses*. Cambridge, England, University of Cambridge Press.

Barrow, H. G., & Tannenbaum, J. M. (1986). Computational approaches to vision, en K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (eds.), *Handbook of perception and human performance* (capítulo 35) Nueva York, Wiley.

Bartoshuk, L. M. (1971). The chemical senses, I. Taste, en J. W. Kling & L. A. Riggs (eds.), *Experimental psychology* 3a edición. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston.

Bartoshuk, L. M. (1979). Bitter taste of saccharin, Related to the genetic ability to taste the bitter substance propylthioural (PROP), en *Science*, 205, 934–935.

Bartoshuk, L. M. (1980, September). Separate worlds of taste, en *Psychology Today*, 243, 48–56.

Bartoshuk, L. M., & Beauchamp, G. K. (1994). Chemical senses, en *Annual Review of Psychology*, 45, 419–449.

Bartoshuk, L. M., Cain, W. S., & Pfaffmann, C. (1985). Taste and olfaction, en G. A. Kimble & K. Schlesinger (eds.), *Topics in the history of psychology* (Vol. 1, pp. 221–260). Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Battaglini, P. P., Galletti, C., & Fattori, P. (1996). Cortical mechanisms for visual perception of object motion and position in space, en *Behavioural Brain Research*, 76, 143–154.

Baumgart, F., Gaschler-Markefski, B., Woldorff, M. G., Heinze, H-J., Scheich, H. (1997). A movement-sensitive area in auditory cortex, en *Nature*, 400, 724–726.

Baylis, G. C., & Driver, J. (1995). One-sided edge assignment in vision, 1. Figure–ground segmentation and attention to objects, en *Current Directions in Psychological Science*, 4, 140–146.

Baylor, D. (1992). Transduction in retinal photoreceptor cells, en P. Corey & S. D. Roper (eds.), *Sensory transduction* (pp. 151–174). Nueva York, Rockefeller University Press.

Beauchamp, G. K., Bertino, M., & Engelman, K. (1991). Human salt appetite, en M. I. Friedman, M. G. Tordoff, & M. R. Kare (eds.), *Chemical senses* (Vol. 4, pp. 85–108). Nueva York, Marcel Dekker.

Beauchamp, G. K., Cowart, B. J., & Moran, M. (1986). Developmental changes in salt acceptability in human infants, en *Developmental Psychobiology*, 19, 17–25.

Beauchamp, G. K., Cowart, B. J., & Schmidt, H. J. (1991). Development of chemosensory sensitivity and preference, en T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (eds.), *Smell and taste in health and disease* (pp. 405–416). Nueva York, Raven Press.

Beauchamp, M. S., Hazby, J. V., Jennings, J. E., & DeYoe, E. A. (1999). An fMRI version of the Farnsworth-Munsell 100-hue test reveals multiple color-selective areas in human ventral occipitotemporal cortex, en *Cerebral Cortex*, 9, 257–263.

Beck, J. (1982). Textural segmentation, en J. Beck (ed.), *Organization and representation in perception*. Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Beck, J., Hope, B., & Rosenfeld, A. (Eds.). (1983). *Human and machine vision*. Nueva York, Academic Press.

Békésy, G. von (1960). *Experiments in hearing*. Nueva York, McGraw-Hill.

Benary, W. (1924). Beobachtungen zu einem. Experiment uber Helligkeitz-kontrast (Observations concerning an experiment on brightness contrast), en *Psychologische Forschung*, 5, 131–142.

Beranek, L. L. (1996). *Concert and opera halls, How they sound. Woodbury*, NY, Acoustical Society of America.

Berger, K. W. (1964). Some factors in the recognition of timbre, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 36, 1881–1891.

Berkow, I. (1995, January 5). The sweetest sound of all, en *New York Times*, p. B8.

Berlucchi, G., & Agloti, S. (1997). The body in the brain, neural bases of corporeal awareness, en *Trends in Neurosciences*, 20, 560–564.

Bertenthal, B. I., Proffitt, D. R., Spetner, N. B., & Thomas, M. A. (1985). The development of infant sensitivity to biomechanical motions, en *Child Development*, 56, 531–543.

Berthenthal, B. I., Rose, J. L., & Bai, D. L. (1997). Perception-action coupling in the development of visual control of posture, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 23, 1631–1643.

Bhalla, M., & Proffitt, D. R. (1999). Visual-motor recalibration in geographical slant perception, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 25, 1076–1096.

Biederman, I. (1987). Recognition-by-components, A theory of human image understanding, en *Psychological Review*, 94, 115–147.

Biederman, I., & Cooper, E. E. (1991). Priming contour-deleted images, Evidence for intermediate representations in visual object recognition, en *Cognitive Psychology*, 23, 393–419.

Biederman, I., Cooper, E. E., Hummel, J. E., & Fiser, J. (1993). Geon theory as an account of shape recognition in mind, brain, and machine, en J. Illingworth (ed.), *Proceedings of the Fourth British Machine Vision Conference* (pp. 175–186). Guildford, Surrey, U.K., BMVA Press.

Birnberg, J. R. (1988). My turn, en *Newsweek*, 21 de marzo.

Blake, R., & Hirsch, H. V. B. (1975). Deficits in binocular depth perception in cats after alternating monocular deprivation, en *Science*, 190, 1114–1116.

Blake, R., & Wilson, H. R. (1991). Neural models of stereoscopic vision, en *Trends in Neuroscience*, 14, 445–452.

Blakemore, C., & Cooper, G. G. (1970). Development of the brain depends on the visual environment, en *Nature*, 228, 477–478.

Blakemore, C., & Tobin, E. A. (1972). Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex, en *Experimental Brain Research*, 15, 439–440.

Blauert, J. (1997). *Spatial hearing, The psychophysics of human sound localization. Edición revisada*. Cambridge, MA, MIT Press.

Bloom, F., Lazerson, A., & Hofstadter, L. (1985). *Brain, mind, and behavior.* Nueva York, Freeman.

Blumstein, S. E., & Stevens, K. N. (1979). Acoustic invariance in speech production, Evidence from measurements of the spectral characteristics of stop consonants, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 66, 1001–1007.

Bolanowski, S. J., Gescheider, G. A., & Verrillo, R. T. (1994). Hairy skin, Psychophysical channels and their physiological substrates, en *Somatosensory and Motor Research*, 11, 279–290.

Bolanowski, S. J., Gescheider, G. A., Verrillo, R. T., & Checkosky, C. M. (1988). Four channels mediate the mechanical aspects of touch, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 84, 1680–1694.

Bonda, E., Petrides, M., Ostry, D., & Evans, A. (1996). Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological motion, en *Journal of Neuroscience*, 161, 3737–3744.

Boring, E. G. (1942). *Sensation and perception in the history of experimental psychology.* Nueva York, Appleton-Century-Crofts.

Bornstein, M. H., Kessen, W., & Weiskopf, S. (1976). Color vision and hue categorization in young human infants, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 2, 115–119.

Boussourd, D., Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (1990). Pathways for motion analysis, Cortical connections of the medial superior temporal and fundus of the superior temporal visual areas in the macaque, en *Journal of Comparative Neurology*, 296, 462–495.

Bowmaker, J. K., & Dartnall, H. J. A. (1980). Visual pigments of rods and cones in a human retina, en *Journal of Physiology*, 298, 501–511.

Boynton, R. M. (1979). *Human color vision*, Nueva York, Holt, Rinehart and Winston.

Bozza, T. C. & Kauer, J. S. (1998). Odorant response properties of convergent olfactory receptor neurons, en *Journal of Neuroscience*, 18, 4560–4569.

Bradley, D. R., & Petry, H. M. (1977). Organizational determinants of subjective contour, The subjective Necker cube, en *American Journal of Psychology*, 90, 253–262.

Brainard, D. H., & Wandell, B. A. (1986). Analysis of the retinex theory of color vision, en *Journal of the Optical Society of America*, A3, 1651–1661.

Bregman, A. (1981). Asking the "what for" question in auditory perception, en M. Kubovy & J. R. Pomerantz (eds.), *Perceptual organization*. Hillsdale, NJ, Erlbaum, pp. 99–119.

Bregman, A. S. (1990). *Auditory scene analysis.* Cambridge, MIT Press.

Bregman, A. S. (1993). Auditory scene analysis, Hearing in complex environments, en S. McAdams & E. Bigand (eds.), Thinking in sound, *The cognitive psychology of human audition* (pp. 10–36). Oxford, England, Oxford University Press.

Bregman, A. S., & Campbell, J. (1971). Primary auditory stream segregation and perception of order in rapid sequence of tones, en *Journal of Experimental Psychology*, 89, 244–249.

Bregman, A. S., & Pinker, S. (1978). Auditory streaming and the building of timbre, en *Canadian Journal of Psychology*, 32, 19–31.

Bregman, A. S., & Rudnicky, A. I. (1975). Auditory segregation, Stream or streams?, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 1, 263–267.

Bridgeman, B., & Stark, L. (1991). Ocular proprioception and efference copy in registering visual direction, en *Vision Research*, 31, 1903–1913.

Britten, K. H., Shadlen, M. N., Newsome, W. T., & Movshon, J. A. (1993). Responses of neurons in macaque MT to stochastic motion signals, en *Visual Neuroscience*, 10, 1157–1169.

Brosch, M., Bauer, R., & Eckhorn, R. (1997). Stimulus-dependent modulations of correlated high-frequency oscillations in cat visual cortex, en *Cerebral Cortex*, 7, 70–76.

Brown, A. A., Dowell, R. C., & Clark, G. M. (1987). Clinical results for postlingually deaf patients implanted with multichannel cochlear prosthetics, en *Annals of Otology, Rhinology, and Laryngology*, 96(Suppl. 128), 127–128.

Brown, C. M. (1984). Computer vision and natural constraints, en *Science*, 224, 1299–1305.

Brown, K. T. (1969). A linear *area centralis* extending across the turtle retina and stabilized to the horizon by non-visual cues, en *Vision Research*, 9, 1053–1062.

Brown, P. K., & Wald, G. (1964). Visual pigments in single rods and cones of the human retina, en *Science*, 144, 45–52.

Brownell, W. E., Bader, C. R., Bertrand, D., & Ribaupierre, Y. D. (1985). Evoked mechanical responses of isolated cochlear outer hair cells, en *Science*, 227, 194–196.

Bruce, C., Desimone, R., & Gross, C. G. (1981). Visual properties of neurons in a polysensory area in the superior temporal sulcus of the macaque, en *Journal of Neurophysiology*, 46, 369–384.

Brugge, J. F., & Merzenich, M. M. (1973). Responses of neurons in auditory cortex of the macaque monkey to monaural and binaural stimulation, en *Journal of Neurophysiology*, 36, 1138–1158.

Brugge, J. F., Reale, R. A., & Hind, J. E. (1997). Auditory cortex and spatial hearing, en R. H. Kilkey & T. R. Anderson. (eds.) *Binaural and spatial hearing in real and virtual environments*. Hillsdale, NJ, Erlbaum pp. 447–473.

Brugger, P., Kollias, S. S., Muri, R. M., Crelier, G., Hepp-Reymond, M-C., & Regard, M. (2000). Beyond remembering, Phantom sensations of congenitally absent limbs, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 6167–6172.

Brungart, D. S., Durlach, N. I., & Rabinowitz, W. M. (1999). Auditory localization of nearby sound sources II, Localization of a broadband source, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 106, 1956–1968.

Bruno, N., & Cutting, J. E. (1988). Minimodularity and the perception of layout, en *Journal of Experimental Psychology, General*, 117, 161–170.

Buchsbaum, G., & Gottschalk, A. (1983). Trichromacy, opponent colours coding and optimum colour information transmission in the retina, *Proceedings of the Royal Society of London*, B220, 89–110.

Buck, L., & Axel, R. (1991). A novel multigene family may encode odorant receptors, A molecular basis for odor recognition, en *Cell*, 65, 175–187.

Bugelski, B. R., & Alampay, D. A. (1961). The role of frequency in developing perceptual sets, en *Canadian Journal of Psychology*, 15, 205–211.

Bunch, C. C. (1929). Age variations in auditory acuity, en *Archives of Otolaryngology*, 9, 625–626.

Burr, D. C., Morrone, M. C., & Vaina, L. M. (1998). Large receptive fields for optic flow detection in humans. *Vision Research*, 38, 1731–1743.

Burton, A. M., Young, A. W., Bruce, V., Johnston, R. A., & Ellis, A. W. (1991). Understanding covert recognition, en *Cognition*, 39, 129–166.

Bushnell, E. W., & Weinberger, N. (1987). Infants' detection of visual–tactual discrepancies, Asymmetries that indicate a directive role of visual information, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 13, 601–608.

Bushnell, I. W. R., Sai, F., & Mullin, J. T. (1989). Neonatal recognition of the mother's face, en *British Journal of Developmental Psychology*, 7, 3–15.

Cabanac, M. (1971). Physiological role of pleasure, en *Science*, 173, 1103–1107.

Cabanac, M. (1979). Sensory pleasure, en *Quarterly Review of Biology*, 54, 1–29.

Cabanac, M., & Fantino, M. (1977). Origin of olfacto-gustatory alliesthesia, Intestinal sensitivity to carbohydrate concentration?, en *Physiology & Behavior*, 18, 1039–1045.

Cain, W. S. (1977). Differential sensitivity for smell, "Noise" at the nose, en *Science*, 195, 796–798.

Cain, W. S. (1979). To know with the nose, Keys to odor identification, en *Science*, 203, 467–470.

Cain, W. S. (1980). *Sensory attributes of cigarette smoking* (Branbury Report, 3. A safe cigarette?, pp. 239–249). Cold Spring Harbor, NY, Cold Spring Harbor Laboratory.

Cain, W. S. (1988). Olfaction, en R. A. Atkinson, R. J. Hernstein, G. Lindzey, & R. D. Luce (eds.), *Stevens' handbook of experimental psychology, Vol. 1. Perception and motivation* (Rev. ed., pp. 409–459). Nueva York, Wiley.

Calvert, G. A., Bullmore, E. T., Brammer, M. J., Campbell, R., Williams, S. C. R., McGuire, P. K., Woodruff, P. W. R., Iversen, S. D., & David, A. S. (1997). Acitvation of auditory cortex during silent lipreading, en *Science*, 276, 593–595.

Campbell, F. W., Kulikowski, J. J., & Levinson, J. (1966). The effect of orientation on the visual resolution of gratings, en *Journal of Physiology (Londres)*, 187, 427–436.

Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings, en *Journal of Physiology*, 197, 551–566.

Carello, C., Anderson, K. L., & Kunkler-Peck, A. J. (1998). Perception of object length by sound, en *Psychological Science*, 9, 211–214.

Casagrande, V. A. (1994). A third parallel visual pathway to primate area V1, en *Trends in Neuroscience*, 17, 305–310.

Casagrande, V. A., & Norton, T. T. (1991). Lateral geniculate nucleus, A review of its physiology and function, en J. R. Coonley-Dillon (Vol. Ed.) & A. G. Leventhal (Ed.), *Vision and visual dysfunction, The neural basis of visual function* (Vol. 4, pp. 41–84). Londres, Macmillan.

Cernoch, J. M., & Porter, R. H. (1985). Recognition of maternal axillary odors by infants, en *Child Development*, 56, 1593–1598.

Chairello, C. (1991). Interpretation of word meanings by the cerebral hemispheres, One is not enough, en P. J. Schwanenflugel (ed.). *The psychology of word meanings*. Hillsdale, NJ, Erlbaum, pp. 251–276.

Chapman, C. R., (1995). The affective dimension of pain, A model, en B. Bromm & J. Desmedt (eds.), *Pain and the brain, From nociception to cognition, Advances in pain research and therapy, Volume* 22. Nueva York, Raven, pp. 283–301.

Chatterjee, S. H., Freyd, J. J., & Shiffrar, M. (1996). Configural processing in the perception of apparent biological meotion, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 22, 916–929.

Chino, Y., Smith, E., Hatta, S., & Cheng, H. (1997). Postnatal development of binocular disparity sensitivity in neurons of the primate visual cortex, en *Journal of Neuroscience*, 17, 296–307.

Chodosh, L. A., Lifson, L. E., & Tabin, C. (1995). Play ball!, en *Science*, 268, 1682–1683.

Churchland, P. S., & Ramachandran, V. S. (1996). Filling in, Why Dennett is wrong, en K. Atkins (ed.), *Perception*. Oxford, Inglaterra, Oxford University Press.

Cinelli, A. R. (1993). Review of "Science of olfaction.", en *Trends in Neurosciences*, 16, 123–124.

Clark, V. P., Keil, K., Maisog, J. M., Courtney, S. M., Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1996). Functional magnetic resonance imaging of human visual corex during face matching, A comparison with positron emission tomography, en *NeuroImage*, 4, 1–15.

Clark, W. C., & Clark, S. B. (1980). Pain responses in Nepalese porter, en *Science*, 209, 410–412.

Clulow, F. W. (1972). *Color, Its principles and their applications.* Nueva York, Morgan & Morgan.

Cohen, L. B. (1991). Infant attention, An information processing approach, en M. J. Weiss & P. R. Zelazo (eds.), *Newborn attention, Biological constraints and the influence of experience* (pp. 1–21). Norwood, NJ, ABLEX.

Colby, C. L., Duhamel, J.-R, & Goldberg, M. E. (1995). Oculocentric spatial representation in parietal cortex, en *Cerebral Cortex*, 5, 470–481.

Collett, T. S. (1978). Peering—A locust behavior pattern for obtaining motion parallax information, en *Journal of Experimental Biology*, 76, 237–241.

Collett, T. S., & Harkness, L. I. K. (1982). Depth vision in animals, en D. J. Ingle, M. A. Goodale, & R. J. W. Mansfield (eds.), *Analysis of visual behavior* (pp. 111–176). Cambridge, MA, MIT Press.

Coltheart, M. (1970). The effect of verbal size information upon visual judgments of absolute distance, en *Perception and Psychophysics*, 9, 222–223.

Comel, M. (1953). *Fisiologia normale e patologica della cute umana.* Milan, Fratelli Treves Editori.

Cometto-Muniz, J. E., & Cain, W. S. (1984). Temporal integration of pungency, en *Chemical Senses*, 8, 315–327.

Conel, J. L. (1939). *The postnatal development of the cerebral cortex* (Vol. 1). Cambridge, Harvard University Press.

Conel, J. L. (1947). *The postnatal development of the cerebral cortex* (Vol. 2). Cambridge, Harvard University Press.

Conel, J. L. (1951). *The postnatal development of the cerebral cortex* (Vol. 3). Cambridge, Harvard University Press.

Connolly, M., & Van Essen, D. (1984). The representation of the visual field in parvocellular and magnocellular layers of the lateral geniculate nucleus in the macaque monkey, en *Journal of Comparative Neurology*, 226, 544–565.

Coppola, D. M., White, L. E., Fitzpatrick, D., & Purves, D. (1998). Unequal distribution of cardinal and oblique contours in ferret visual cortex, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95, 2621–2623.

Costanzo, R. M., & Gardner, E. B. (1980). A quantitative analysis of responses of direction-sensitive neurons in somatosensory cortex of awake monkeys, en *Journal of Neurophysiology*, 43, 1319–1341.

Cowart, B. J., & Rawson, N. E. (2001). Olfaction, en E. B. Goldstein (ed.) *Blackwell handbook of perception*. Oxford, UK, Blackwell, pp. 567–600.

Cowey, A., & Heywood, C. A. (1995). There's more to color than meets the eye, en *Behavioral and Brain Research*, 71, 89–100.

Craig, J. C., & Johnson, K. O. (2000). The two-point threshold, Not a measure of tactile spatial resolution, en *Current Directions in Psychological Science*, 9, 29–32.

Craton, L. G., & Yonas, A. (1990). The role of motion in infants' perception of occlusion, en J. T. Enns (ed.), *The development of attention, Research and theory* (pp. 21 –46). Londres, Elsevier.

Critchley, H. D., & Rolls, E. T. (1996a). Olfactory neuronal responses in the primate orbitofrontal cortex, Analysis in an olfactory discrimination task, en *Journal of Neurophysiology*, 75, 1659–1672.

Critchley, H. D., & Rolls, E. T. (1996b). Hunger and satiety modify the responses of olfactory and visual neurons in the primate orbitofrontal cortex, en *Journal of Neurophysiology*, 75, 1673–1686.

Culler, E. A., Coakley, J. D., Lowy, K., & Gross, N. (1943). A revised frequency-map of the guinea-pig cochlea, en *American Journal of Psychology*, 56, 475–500.

Cumming, B. G., & Parker, A. J. (1999). Binocular neurons in V1 of awake monkeys are selective for absolute, not relative, disparity, en *Journal of Neuroscience*, 19, 5602–5618.

Cutting, J. E., & Vishton, P. M. (1995). Perceiving layout and knowing distances, The integration, relative potency, and contextual use of different information about depth, en W. Epstein & S. Rogers (eds.), *Handbook of perception and cognition, Perception of space and motion* (pp. 69–117). Nueva York, Academic Press.

Cynader, M., Timney, B. N., & Mitchell, D. E. (1980). Period of susceptibility of kitten visual cortex to the effects of monocular deprivation extends beyond six months of age, en *Brain Research*, 191, 545–550.

Dallos, P. (1996). Overview, Cochlear neurobiology, en P. Dallos, A. N. Popper, & R. R. Fay (eds.), *The cochlea* (pp. 1–43). Nueva York, Springer.

Dalton, J. (1948). Extraordinary facts relating to the vision of colour: With observations, en W. Dennis (ed.), *Readings in the history of psychology* (pp. 102–111). Nueva York, Appleton-Century-Crofts. (Trabajo original publicado en 1798)

Dartnall, H. J. A., Bowmaker, J. K., & Mollon, J. D. (1983). Human visual pigments, Microspectrophotometric results from the eyes of seven persons, en *Proceedings of the Royal Society of London, 220B*, 115–130.

Davis, R. G. (1981). The role of nonolfactory context cues in odor identification, en *Perception and Psychophysics*, 30, 83–89.

Day, R. H. (1989). Natural and artificial cues, perceptual compromise and the basis of veridical and illusory perception, en D. Vickers & P. L. Smith (eds.), *Human information processing: Measures and mechanisms* (pp. 107–129). North Holland, The Netherlands, Elsevier Science.

Day, R. H. (1990). The Bourdon illusion in haptic space, en *Perception and Psychophysics*, 47, 400–404.

DeAngelis, G. C., Cumming, B. G., & Newsome, W. T. (2000). A new role for cortical area MT: The perception of stereoscopic depth, en M. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences*. Cambridge, MA, MIT Press, pp. 305–314.

DeCasper, A. J., & Fifer, W. P. (1980). Of human bonding, Newborns prefer their mothers' voices, en *Science*, 208, 1174–1176.

DeCasper, A. J., Lecanuet, J.-P., Busnel, M.-C., Deferre-Granier, C., & Maugeais, R. (1994). Fetal reactions to recurrent maternal speech, en *Infant Behavior and Development*, 17, 159–164.

DeCasper, A. J., & Spence, M. J. (1986). Prenatal maternal speech influences newborn's perception of speech sounds, *Infant Behavior and Development*, 9, 133–150.

Deibert, E., Kraut, M., Kremen, S., & Hart, J. Jr. (1999). Neural pathways in tactile object recognition, *Neurology*, 52, 1413–1417.

Delgutte, B., & Kiang, N. Y. S. (1984a). Speech coding in the auditory nerve, 1. Vowel-like sounds, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 75, 887–896.

Delgutte, B., & Kiang, N. Y. S. (1984b). Speech coding in the auditory nerve, 3. Voiceless fricative consonants, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 75, 887–896.

DeLucia, P., & Hochberg, J. (1985). Illusions in the real world and in the mind's eye [Resumen], en *Proceedings of the Eastern Psychological Association*, 56, 38.

DeLucia, P., & Hochberg, J. (1986). Real-world geometrical illusions, Theoretical and practical implications [Resumen], en *Proceedings of the Eastern Psychological Association*, 57, 62.

DeLucia, P., & Hochberg, J. (1991). Geometrical illusions in solid objects under ordinary viewing conditions, en *Perception and Psychophysics*, 50, 547–554.

Denes, P. B., & Pinson, E. N. (1993). *The speech chain 2a edición.* Nueva York, Freeman.

Derbyshire, S. W. G., Jones, A. K. P., Gyulia, F., Clark, S., Townsend, D., & Firestone, L. L. (1997). Pain processing during three levels of noxious stimulation produces differential patterns of central activity, en *Pain*, 73, 431–445.

Desor, J. A., & Beauchamp, G. K. (1974). The human capacity to transmit olfactory information, en *Perception and Psychophysics*, 13, 271–275.

Deutsch, D. (1975). Two-channel listening to musical scales, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 57, 1156–1160.

Deutsch, D. (1996). The perception of auditory patterns, en W. Prinz & B. Bridgeman (eds.), *Handbook of perception and action* (Vol. 1, pp. 253–296). San Diego, CA, Academic Press.

DeValois, K. K., DeValois, R. L., & Yund, E. W. (1979). Responses of striate cortex cells to gratings and checkerboard patterns, en *Journal of Physiology*, 291, 483–505.

DeValois, R. L. (1960). Color vision mechanisms in monkey, en *Journal of General Physiology*, 43, 115–128.

DeValois, R. L., Abramov, I., & Jacobs, G. H. (1966). Analysis of response of LGN cells, en *Journal of the Optical Society of America*, 56, 966–977.

DeValois, R. L., & DeValois, K. K. (1993). A multistage color model, en *Vision Research*, 33, 1053– 1065.

DeValois, R. L., & Jacobs, G. H. (1968). Primate color vision, en *Science*, 162, 533–540.

DeValois, R. L., Yund, E. W., & Hepler, N., (1982). The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex, en *Vision Research*, 22, 531–544.

deVries, H., & Stuiver, M. (1961). The absolute sensitivity of the human sense of smell, en W. A. Rosenblith (ed.), *Sensory communication*. Cambridge, MA, MIT Press.

deWeid, M. & Verbaten, M. N. (2001). Affective pictures processing, attention, and pain tolerance, en *Pain*, 90, 163–172.

Dobelle, W. H. (1977). Current status of research on providing sight to the blind by electrical stimulation of the brain, en *Journal of Visual Impairment and Blindness*, 71, 290–297.

Dobelle, W. H., Mladejovsky, M. G., Evans, J. R., Roberts, T. S., & Girvin, J. P. (1976). "Braille" reading by a blind volunteer by visual cortex stimulation, en *Nature*, 259, 111–112.

Dobelle, W. H., Mladejovsky, M. G., & Girvin, J. P. (1974). Artificial vision for the blind, Electrical stimulation of visual cortex offers hope for a functional prosthesis, en *Science*, 183, 440–444.

Dobson, V., & Teller, D. (1978). Visual acuity in human infants: Review and comparison of behavioral and electrophysiological studies, en *Vision Research*, 18, 1469–1483.

Dodd, B., & Campbell, R. (Eds.) (1987). *Hearing by eye: The psychology of lip-reading*. Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Dodd, G. G., & Squirrell, D. J. (1980). Structure and mechanism in the mammalian olfactory system, en *Symposium of the Zoology Society of London*, 45, 35–56.

Dodd, J., & Castellucci, V. F. (1991). Smell and taste: The chemical senses, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (eds.), *Principles of neural science* 3a edición, pp. 512–529. Nueva York, Elsevier.

Dong, W. K., Chudler, E. H., Sugiyama, K., Roberts, V. J., & Hayashi, T. (1994). Somatosensory, multisensory, and task-related neurons in cortical area 7b (PF) of unanesthetized monkeys, en *Journal of Neurophysiology*, 72, 542–564.

Doty, R. L. (Ed.). (1976). *Mammalian olfaction, reproductive processes and behavior*. Nueva York, Academic Press.

Doty, R. L. (1991). Olfactory system, en T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (eds.), *Smell and taste in health and disease* (pp. 175–203). Nueva York, Raven Press.

Doty, R. L. (1995). Intranasal trigeminal chemoreception, en R. L. Doty (ed.), *Handbook of olfaction and gustation* (pp. 821–833). Nueva York, Marcel Dekker.

Doty, R. L., Green, P. A., Ram, C., & Yankell, S. L. (1982). Communication of gender from human breath odors: Relationship to perceived intensity and pleasantness, en *Hormones and Behavior*, 16, 13–22.

Dowling, J. E., & Boycott, B. B. (1966). Organization of the primate retina, en *Proceedings of the Royal Society of London*, 166B, 80–111.

Dowling, W. J. (1973). The perception of interleaved melodies, en *Cognitive Psychology*, 5, 322–337.

Dowling, W. J., & Harwood, D. L. (1986). *Music cognition*. Nueva York, Academic Press.

DuBose, C. N., Cardello, A. V., & Maller, O. (1980). Effects of colorants and flavorants on identification, perceived flavor intensity, and hedonic quality of fruit-flavored beverages and cake, *Journal of Food Science*, 45, 1393–1400.

Duchamp-Viret, P., Chaput, M. A., & Duchamp, A. (1999). Odor response properties of rat olfactory receptor neurons, en *Science*, 284, 2171–2174.

Duclaux, R., & Kenshalo, D. R. (1980). Response characteristics of cutaneous warm fibers in the monkey, en *Journal of Neurophysiology*, 43, 1–15.

Duffy, C. J., & Wurtz, R. H. (1991). Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli: 2. Mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli, en *Journal of Neurophysiology*, 65, 1346–1359.

Durlach, N. I., & Colburn, H. S. (1978). Binaural phenomena, en E. C. Carterette & M. P. Friedman (eds.), *Handbook of perception* (Vol. 4, pp. 365–466). Nueva York, Academic Press.

Durrant, J., & Lovrinic, J. (1977). *Bases of hearing science*. Baltimore, Williams & Wilkins.

Egan, J. P., & Hake, H. W. (1950). On the masking pattern of a simple auditory stimulus, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 22, 622–630.

Eimas, P. D., & Corbit, J. D. (1973). Selective adaptation of linguistic feature detectors, en *Cognitive Psychology*, 4, 99–109.

Eimas, P. D., & Quinn, P. C. (1994). Studies on the formation of perceptually based basic-level categories in young infants, *Child Development*, 65, 903–917.

Eimas, P. D., Siqueland, E. R., Jusczyk, P., & Vigorito, J. (1971). Speech perception in infants, en *Science*, 171, 303–306.

Eisenberg, A. (2000). What's next, computer controls? Save your breath. *Nueva York Times, November 2. (Circuits)*.

Elbert, T., Pantev, C., Wienbruch, C., Rockstroh, B., & Taub, E. (1995). Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players, en *Science*, 270, 305–307.

Emmert, E. (1881). Grossenverhaltnisse der Nachbilder. *Klinische Monatsblaetter fuer Augenheilkunde*, 19, 443–450.

Engel, A. K., Konig, P., Kreiter, A. K., Schillen, T. B., & Singer, W. (1992). Temporal coding in the visual cortex: New vistas on integration in the nervous system, en *Trends in Neurosciences*, 15, 218–226.

Engel, A. K., Konig, P., Kreiter, A. K., & Singer, W. (1991). Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex, en *Science*, 252, 1177–1179.

Engel, A. K., Konig, P., & Singer, W. (1991). Direct physiological evidence for scene segmentation by temporal coding, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88, 9136–9140.

Engel, S., Zhang, X., & Wandell, B. (1997). Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging, en *Nature*, 388, 68–71.

Engen, T. (1972). Psychophysics, en J. W. Kling & L. A. Riggs (eds.), *Experimental psychology* 3a edición, pp. 1–46. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston.

Engen, T., & Pfaffmann, C. (1960). Absolute judgments of odor quality, *Journal of Experimental Psychology*, 59, 214–219.

Epstein, W. (1965). Nonrelational judgments of size and distance, en *American Journal of Psychology*, 78, 120–123.

Epstein, W. (1977). What are the prospects for a higher-order stimulus theory of perception?, en *Scandinavian Journal of Psychology*, 18, 164–171.

Erickson, R. (1975). *Sound structure in music*. Berkeley, University of California Press.

Erickson, R. P. (1963). Sensory neural patterns and gestation, en Y. Zotterman (ed.), *Olfaction and taste* (Vol. 1, pp. 205–213). Oxford, England, Pergamon Press.

Evans, E. F. (1978). Place and time coding of frequency in the peripheral auditory system: Some physiological pros and cons. *Audiology*, 17, 369–420.

Exner, S. (1875). Uber das Sehen von Bewegung und die Theorie des zasammengestzten Auges. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien*, 72, 156–190.

Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation, A magnetic stimulation study, en *Journal of Neurophysiology*, 73, 2608–2611.

Fagan, J. F. (1976). Infant's recognition of invariant features of faces, en *Child Development*, 47, 627–638.

Fantz, R. L., & Nevis, S. (1967). Pattern preferences and perceptual-cognitive development in early infancy. *Merrill-Palmer Quarterly*, 13, 77–108.

Fantz, R. L., Ordy, J. M., & Udelf, M. S. (1962). Maturation of pattern vision in infants during the first six months, en *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 907–917.

Feddersen, W. E., Sandel, T. T., Teas, D. C., & Jeffress, L. A. (1957). Localization of high frequency tones, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 5, 82–108.

Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex, en *Cerebral Cortex*, 1, 1–47.

Fernald, R. D. (2000). Evolution of eyes, en *Current Opinion in Neurobiology*, 10, 444–450.

Fields, H. L., & Basbaum, A. I. (1999). Central nervous system mechanisms of pain modulation, en P. D. Wall & R. Melzak (eds.) *Textbook of pain*. Nueva York, Churchill Livingstone, pp. 309–328.

Finger, T. E. (1987). Gustatory nuclei and pathways in the central nervous system, en T. E. Finger & W. L. Silver (eds.), *Neurobiology of taste and smell* (pp. 331–353). Nueva York, Wiley.

Fiorentini, A., & Maffei, L. (1973). Contrast in night vision, en *Vision Research*, 13, 73–80.

Firestein, S. (1992). Physiology of transduction in the single olfactory sensory neuron, en D. P. Corey & S. D. Roper (eds.), *Sensory transduction* (pp. 61–71). Nueva York, Rockefeller University Press.

Fletcher, H., & Munson, W. A. (1933). Loudness, Its definition, measurement, and calculation, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 5, 82–108.

Flor, H., Elbert, T., Knecht, S., Weinbruch, C., Pantev, C., Birbaumer, N., Larbig, W., & Taub, E. (1995). Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation, en *Nature*, 375, 482–484.

Fodor, J. A. (1984). *The modularity of mind*. Cambridge, MA, MIT Press.

Fowler, C. A., & Dekle, D. J. (1991). Listening with eye and hand, Cross-modal contributions to speech perception, *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 17, 816–828.

Fowler, C. A., & Rosenblum, L. D. (1990). Duplex perception, A comparison of monosyllables and slamming doors, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 16, 742–754.

Fox, C. R. (1990). Some visual influences on human postural equilibrium, Binocular versus monocular fixation, en *Perception and Psychophysics*, 47, 409–422.

Fox, R., Aslin, R. N., Shea, S. L., & Dumais, S. T. (1980). Stereopsis in human infants, en *Science*, 207, 323–324.

Fox, R., Lehmukuhle, S. W., & Westendorf, D. H. (1976). Falcon visual acuity, en *Science*, 192, 263–265.

Fox, R., & McDaniel, C. (1982). The perception of biological motion by human infants, en *Science*, 218, 486–487.

Frank, M. E. (2000). Neuron types, receptors, behavior, and taste quality, en *Physiology and Behavior*, 69, 53–62.

Frank, M. E., Bieber, S. L., & Smith, D. V. (1988). The organization of taste sensibilities in hamster chorda tympani nerve fibers, en *Journal of General Physiology*, 91, 861–896.

Frank, M. E., & Rabin, M. D. (1989). Chemosensory neuroanatomy and physiology, en *Ear, Nose and Throat Journal*, 68, 291–292, 295–296.

Freeman, R. D., & Pettigrew, J. D. (1973). Alterations of visual cortex from environmental asymmetries, en *Nature*, 246, 359–360.

Fujita, I., Tanaka, K., Ito, M., & Cheng, K. (1992). Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex, en *Nature*, 360, 343–346.

Fuld, K., Wooten, B. R., & Whalen, J. J. (1981). Elemental hues of short-wave and spectral lights, en *Perception and Psychophysics*, 29, 317–322.

Furmanski, C. S., & Engel, S. A. (2000). An oblique effect in human primary visual cortex, en *Nature Neuroscience*, 3, 535–536.

Fuzessery, Z. M., & Feng, A. S. (1983). Mating call selectivity in the thalamus and midbrain of the leopard frog (Rana p. pipiens), Single and multiunit analyses, en *Journal of Comparative Physiology*, 150A, 333–344.

Galletti, C., Battaglini, P. P., & Fattori, P. (1990). "Real-motion" cells in area V3A of macaque visual cortex, *Experimental Brain Research*, 82, 67–76.

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex, *Brain*, 119, 593–609.

Gamble, A. E. McC. (1898). The applicability of Weber's law to smell, en *American Journal of Psychology*, 10, 82–142.

Ganchrow, J. R. (1995). Ontogeny of human taste perception, en R. L. Doty (ed.), *Handbook of olfaction and gustation* (pp. 715–729). Nueva York, Marcel Dekker.

Ganchrow, J. R., Steiner, J. E., & Daher, M. (1983). Neonatal facial expressions in response to different qualities and intensities of gustatory stimuli, en *Infant Behavior and Development*, 6, 473–484.

Gardner, E. P., & Costanzo, R. M. (1980). Neuronal mechanisms underlying direction sensitivity of somatosensory cortical neurons in awake monkeys, en *Journal of Neurophysiology*, 43, 1342–1354.

Gardner, E. P., Palmer, C. I., Hamalainen, H. A., & Warren, S. (1992). Simulation of motion on the skin, V. Effect of stimulus temporal frequency on the representation of moving bar patterns in primary somatosensory cortex of monkeys, en *Journal of Neurophysiology*, 67, 37–63.

Gardner, M. B., & Gardner, R. S. (1973). Problem of localization in the median plane, Effect of pinnae cavity occlusion, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 53, 400–408.

Gauthier, I. (1999). What constrains the organization of the ventral temporal cortex?, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 9379–9384.

Gauthier, I., Skudlarski, P., Gore, J. C., & Anderson, A. W. (2000). Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition, en *Nature Neuroscience*, 3, 191–197.

Gauthier, I., Tarr, M. J., Anderson, A. W., Skudlarski, P., & Gore, J. C. (1999). Activation of the middle fusiform "face area" increases with expertise in recognizing novel objects, en *Nature Neuroscience*, 2, 568–573.

Gaver, W. W. (1993a). How do we hear in the world?, Explorations in ecological acoustics, en *Ecological Psychology*, 5, 285–313.

Gaver, W. W. (1993b). What in the world do we hear? An ecological approach to auditory event perception, en *Ecological Psychology*, 5, 1–29.

Gescheider, G. A. (1976). *Psychophysics: Method and theory.* Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Geschwind, N. (1979, September). Specializations of the human brain, en *Scientific American*, 241, 108–119.

Getty, D. J., & Howard, J. H. (Eds.). (1981). *Auditory and visual pattern recognition.* Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Gibson, J. J. (1950). *The perception of the visual world.* Boston, Houghton Mifflin.

Gibson, J. J. (1962). Observations on active touch, en *Psychological Review*, 69, 477–491.

Gibson, J. J. (1966). *The senses considered as perceptual systems.* Boston, Houghton Mifflin.

Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception.* Boston, Houghton Mifflin.

Gilbert, C. D., & Wiesel, T. N. (1989). Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex, en *Journal of Neuroscience*, 9, 2432–2442.

Gilchrist, A., Kossyfidis, C., Agostini, T., Li, Xiaojun, Bonato, F., Cataliotti, J., Spehar, B., Annan, V., & Economou, E. (1999). An anchoring theory of lightness perception, en *Psychological Review*, 106, 795–834.

Gilchrist, A. L. (Ed.) (1994). *Lightness, brightness, and transparency.* Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Gilinsky, A. S. (1951). Perceived size and distance in visual space, en *Psychological Review*, 58, 460–482.

Gillam, B. (1995). The perception of spatial layout from static optical information, en W. Epstein & S. Rogers (eds.), *Handbook of perception and cognition, Perception of space and motion* (pp. 23–67). Nueva York, Academic Press.

Ginsburg, A. (1983). *Contrast perception in the human infant.* Material aún no publicado.

Glanz, J. (2000). Art + physics = beautiful music. *New York Times, 18 de abril del.* D1–D4.

Glickstein, M. (1988, September). The discovery of the visual cortex, en *Scientific American*, 259, 118–127.

Goldstein, E. B. (2001a). Cross-talk between psychophysics and physiology in the study of perception, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell handbook of perception.* Oxford, UK, Blackwell, pp. 1–23.

Goldstein, E. B. (2001b). Pictorial perception and art. In E. B. Goldstein (Ed.), *Blackwell handbook of perception.* Oxford, UK: Blackwell, pp. 344–378.

Goldstein, J. L. (1978). Mechanisms of signal analysis and pattern perception in periodicity pitch, en *Audiology*, 17, 421–445.

Goodale, M. A., & Humphrey, G. K. (2001). Separate visual systems for action and perception, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell handbook of perception.* Oxford, UK, Blackwell, pp. 311–343.

Goodwin, A. W. (1998). Extracting the shape of an object from the responses of peripheral nerve fibers, en J. W. Morley (ed.). *Neural aspects of tactile sensation.* Nueva York, Elsevier Science, pp. 55–87.

Gordon, J., & Abramov, I. (1988). Scaling procedures for specifying color appearance, en *Color Research Applications*, 13, 146–152.

Gordon, J., & Abramov, I. (2001). *Color vision, en* E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell Handbook of Perception.* Oxford, Blackwell Publishers, pp. 92–127.

Gouras, P. (1991). Color vision, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (eds.), *Principles of neural science* 3a edición, pp. 467–480. Nueva York, Elsevier.

Graham, C. H. (1965). Perception of movement, en C. Graham (ed.), *Vision and visual perception* (pp. 575–588). Nueva York, Wiley.

Graham, C. H., Sperling, H. G., Hsia, Y., & Coulson, A. H. (1961). The determination of some visual functions of a unilaterally color-blind subject: Methods and results, en *Journal of Psychology*, 51, 3–32.

Granrud, C. E., Haake, R. J., & Yonas, A. (1985). Infants' sensitivity to familiar size: The effect of memory on spatial perception, en *Perception and Psychophysics*, 37, 459–466.

Granrud, C. E., & Yonas, A. (1984). Infants' perception of pictorially specified interposition, en *Journal of Experimental Child Psychology*, 37, 500–511.

Granrud, C. E., Yonas, A., & Opland, E. A. (1985). Infants' sensitivity to the depth cue of shading, en *Perception and Psychophysics*, 37, 415–419.

Gray, C. M., & Singer, W. (1989). Stimulus specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86, 1698–1702.

Gray, R., & Regan, D. (1998). Accuracy of estimating time to collision using binocular and monocular information, *Vision Research*, 38, 499–512.

Graziadei, P. P. C. (1976). Functional anatomy of the mammalian chemoreceptor system, en D. Muller-Schearze & M. Mozell (eds.), *Chemical signals in vertebrates* (pp. 435–454). Nueva York, Plenum Press.

Graziano, M. S. A., Andersen, R. A., & Snowden, R. J. (1994). Tuning of MST neurons to spiral motions, en *Journal of Neuroscience*, 14, 54–67.

Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (1995). The representation of extrapersonal space: A possible role for bimodal, visual-tactile neurons, en M. S. Gazzaniga (ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 1021–1034).Cambridge, MA, MIT Press.

Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (1998). Spatial maps for the control of movement, en *Current Opinion in Neurobiology*, 8, 195–201.

Graziano, M. S. A., Hu, X. T., & Gross, C. G. (1997). Coding the locations of objects in the dark, en *Science*, 277, 239–241.

Graziano, M. S. A., Reiss, L. A., J., & Gross, C. G. (1999). A neuronal representation of the location of nearby sounds, en *Nature*, 397, 428–430.

Gregory, R. L. (1966). *Eye and brain.* Nueva York, McGraw-Hill.

Griffin, D. R. (1944). Echolocation by blind men and bats, en *Science*, 100, 589–590.

Griffiths, T. D., Rees, A., Witton, C., Shakir, R. A., Henning, G. B., & Green, G. G. R. (1996). Evidence for a sound movement area in the human cerebral cortex, en *Nature*, 383, 425–427.

Grimes, J. (1996). On the failure to detect changes in scenes across saccades, en K. Akins (ed.), *Perception* (pp. 89–110). Nueva York, Oxford University Press.

Gross, C. G. (1992). Representation of visual stimuli in inferior temporal cortex, en *Transactions of the Royal Society of London, B335*, 3–10.

Gross, C. G. (1994). How inferior temporal cortex became a visual area, en *Cerebral Cortex*, 5, 455–469.

Gross, C. G., Bender, D. B., & Rocha-Miranda, C. E. (1969). Visual receptive fields of neurons in inferotemporal cortex of the monkey, en *Science*, 166, 1303–1306.

Gross, C. G., Rocha-Miranda, C. E., & Bender, D. B. (1972). Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque, en el *Journal of Neurophysiology*, 35, 96–111.

Gulick, W. L. (1971). *Hearing.* Nueva York, Oxford University Press.

Gulick, W. L., Gescheider, G. A., & Frisina, R. D. (1989). *Hearing.* Nueva York, Oxford University Press.

Gwiazda, J., & Birch, E. E. (2001). Perceptual development: Vision, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell handbook of perception*. Oxford, UK, Blackwell, pp. 636–668.

Gwiazda, J., Thorn, F., Bauer, J., & Held, R. (1993). Emmetropization and the progression of manifest refraction in children followed from infancy to puberty, en *Clinical Visual Science*, 8, 337–344.

Gyr, J. W. (1972). Is a theory of direct perception adequate?, en *Psychological Bulletin*, 77, 246–261.

Hagen, M. A. (Ed.). (1979). *The perception of pictures* (Vols. 1, 2). Nueva York, Academic Press.

Hagen, M. A. (1986). *Varieties of realism.* Cambridge, England, Cambridge University Press.

Haith, M. M. (1983). Spatially determined visual activity in early infancy, en A. Hein & M. Jeannerod (eds.), *Spatially oriented behavior*. Nueva York, Springer.

Hall, E. G., & Davies, S. (1991). Gender differences in perceived intensity and affect of pain between athletes and nonathletes, en *Perceptual and Motor Skills*, 73, 779–786.

Hall, J. L. (1965). Binaural interaction in the accessory superior-olivary nucleus of the cat, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 37, 814–823.

Hall, M. D., & Pastore, R. E. (1992). Musical duplex perception: Perception of figurally good chords with subliminal distinguishing tones, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 18, 752–762.

Hall, M. J., Bartoshuk, L. M., Cain, W. S., & Stevens, J. C. (1975). PTC taste blindness and the taste of caffeine, en *Nature*, 253, 442–443.

Halpern, B. (1997). Psychophysics of taste, en G. K. Beauchamp & L. Bartoshuck (eds.), *Tasting and smelling. Handbook of perception and cognition 2a edición*. San Diego, CA, Academic Press, pp. 72–123.

Halpern, D. L., Blake, R., & Hillenbrand, J. (1986). Psychoacoustics of a chilling sound, en *Perception and Psychophysics*, 39, 77–80.

Hamer, R. D., Alexander, K. R., & Teller, D. Y. (1982). Rayleigh discriminations in young human infants, en *Vision Research*, 22, 575–587.

Handel, S. (1995). Timbre perception and auditory object identification, en B. C. J. Moore (ed.), *Hearing* (pp. 425–461). San Diego, CA, Academic Press.

Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenious, S., & Rizzolatti, G. (1998). Activation of human primary motor cortex during action observation: A neuromagnetic study, en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95, 15061–15065.

Hari, R., Levanen, S., & Raij, T. (2000). Timing of human cortical functions during cognition, Role of MEG, en *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 455–462.

Harris, J. M. (2001). The future of flow, en *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 7.

Harris, J. M., & Rogers, B. J. (1999). Going against the flow, en *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 449–450.

Harris, L., Atkinson, J., & Braddick, O. (1976). Visual contrast sensitivity of a 6-month-old infant measured by the evoked potential, en *Nature*, 246, 570–571.

Hartline, H. K., Wagner, H. G., & Ratliff, F. (1956). Inhibition in the eye of *Limulus*, *en Journal of General Physiology*, 39, 651–673.

Haxby, J. V., Horwitz, B., Ungerleider, L. G., Maisog, J. M., Pietrini, P., & Grady, C. L. (1994). The functional organization of human extrastriate cortex: A PET-rCBF study of selective attention to faces and locations, en *Journal of Neuroscience*, 14, 6336–6353.

Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior.* Nueva York, Wiley.

Hecaen, H., & Angelerques, R. (1962). Agnosia for faces (prosopagnosia), *Archives of Neurology*, 7, 92–100.

Hecht, S., Shlaer, S., & Pirenne, M. H. (1942). Energy, quanta, and vision, en *Journal of General Physiology*, 25, 819–840.

Heffner, H. E. (1983). Hearing in large and small dogs. Absolute thresholds and size of the tympanic membrane, en *Behavioral Neuroscience*, 97, 310–318.

Heffner, H. E., & Masterton, R. B. (1980). Hering in glires: Domestic rabbit, cotton rat, feral house mouse, and kangaroo rat, *Journal of the Acoustical Society of America*, 68, 1584–1599.

Heffner, R. S., & Heffner, H. E. (1980). Hearing in the elephant (Elephas maximus), en *Science*, 208, 518–520.

Heffner, R. S., & Heffner, H. E. (1985). Hearing in mammals, The least weasel, en *Journal of Mammalogy*, 66, 745–755.

Heise, G. A., & Miller, G. A. (1951). An experimental study of auditory patterns, en *American Journal of Psychology*, 57, 243–249.

Held, R., Birch, E. E., & Gwiazda, J. (1980). Stereoacuity of human infants, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77, 5572–5574.

Helmholtz, H. von (1852). On the theory of compound colors, en *Philosophical Magazine*, 4, 519– 534.

Helmholtz, H. von (1911). *Treatise on physiological optics* (J. P. Southall, ed. & Trans.) (3rd ed., Vols. 2 & 3). Rochester, NY, Optical Society of America. (Trabajo original publicado en 1866)

Helson, H. (1933). The fundamental propositions of Gestalt psychology, en *Psychological Review*, 40, 13–32.

Helson, H., Judd, D. B., & Wilson, M. (1956). Color rendition with fluorescent sources of illumination, en *Illuminating Engineering*, 51, 329–346.

Hering, E. (1878). *Zur Lehre vom Lichtsinn.* Vienna, Gerold.

Hering, E. (1905). Grundzuge der Lehre vom Lichtsinn, en *Handbuch der gesamter Augenheilkunde* (Vol. 3, capítulo 13). Berlin.

Hering, E. (1964). *Outlines of a theory of the light sense* (L. M. Hurvich & D. Jameson, Trans.). Cambridge, MA, Harvard University Press.

Hershenson, M. (Ed.). (1989). *The moon illusion.* Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Hettinger, T. P., Myers, W. E., & Frank, M. E. (1990). Role of olfaction in perception of nontraditional "taste" stimuli, en *Chemical Senses*, 15, 755–760.

Heywood, C. A., Cowey, A., & Newcombe, F. (1991). Chromatic discrimination in a cortically colour blind observer, *European Journal of Neuroscience*, 3, 802–812.

Heywood, C. A., Gadotti, A., & Cowey, A. (1992). Cortical area V4 and its role in the perception of color, en *Journal of Neuroscience*, 12, 4056–4065.

Hochberg, J. E. (1971). Perception, en J. W. Kling & L. A. Riggs (eds.), *Experimental psychology* 3a edición, pp. 396–550. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston.

Hochberg, J. E. (1987). Machines should not see as people do, but must know how people see, en *Computer Vision, Graphics and Image Processing*, 39, 221–237.

Hoffman, E. J., Phelps, M. E., Mullani, N. A., Higgins, C. S., & Ter-Pogossian, M. M. (1976). Design and performance characteristics of a whole-body positron tranxial tomography, en *Journal of Nuclear Medicine*, 17, 493–502.

Hoffman, H. G., Doctor, J. N., Patterson, D. R., Carrougher, G. J., & Furness, T. A. III (2000). Virtual reality as an adjunctive pain control during burn wound care in adolescent patients, *Pain*, 85, 305–309.

Holley, A. (1991). Neural coding of olfactory information, en V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (eds.), *Smell and taste in health and disease* (pp. 329–343). Nueva York, Raven Press.

Holway, A. H., & Boring, E. G. (1941). Determinants of apparent visual size with distance variant, en *American Journal of Psychology*, 54, 21–37.

Hoon, M. A., Adler, E., Lindemeier, J., Battey, J. F., Ryba, N. J. P., & Zuker, C. S. (1999). Putative mammalian taste receptors: A class of taste-specific GPCRs with distinct topographic selectivity, en *Cell*, 96, 541–551.

Houtsma, A. J. M., & Goldstein, J. L. (1972). Perception of musical intervals: Evidence for the central origin of the pitch of complex tones, en *Journal of the Optical Society of America*, 51, 520–529.

Hoyle, F. (1957). *The black cloud.* Nueva York, The New American Library.

Hsiao, S. S., Johnson, K. O., Twombly, A., & DiCarlo, J. (1996). Form processing and attention effects in the somatosensory system, en O. Franzen, R. Johannson, & L. Terenius (eds.), *Somesthesis and the neurobiology of the somatosensory cortex* (pp. 229–247). Basel, Biorkhauser Verlag.

Hsiao, S. S., O'Shaughnessy, D. M., & Johnson, K. O. (1993). Effects of selective attention on spatial form processing in monkey primary and secondary somatosensory cortex, en *Journal of Neurophysiology*, 70, 444–447.

Hubel, D. H. (1982). Exploration of the primary visual cortex, 1955–1978, en *Nature*, 299, 515–524.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex, en *Journal of Physiology*, 148, 574–591.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1961). Integrative action in the cat's lateral geniculate body, en *Journal of Physiology*, 155, 385–398.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1963). Receptive fields of cells in striate cortex of very young, visually inexperienced kittens, en *Journal of Neurophysiology*, 26, 994–1002.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat, en *Journal of Neurophysiology*, 28, 229–289.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1970). Cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex, en *Nature*, 225, 41–42.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1977). Functional architecture of macaque monkey cortex, en *Proceedings of the Royal Society of London*, 198, 1–59.

Hubel, D. H., Wiesel, T. N., & Stryker, M. P. (1978). Anatomical demonstration of orientation columns in macaque monkey, en *Journal of Comparative Neurology*, 177, 361–379.

Hudspeth, A. J. (1983). The hair cells of the inner ear, en *Scientific American*, 248(1), 54–64.

Hudspeth, A. J. (1989). How the ear's works work, en *Nature*, 341, 397–404.

Humphrey, A. L., & Saul, A. B. (1994). The temporal transformation of retinal signals in the lateral geniculate nucleus of the cat, Implications for cortical function, en D. Minciacchi, M. Molinari, G. Macchi, & E. G. Jones (eds.), *Thalamic networks for relay and modulation* (pp. 81–89). Nueva York, Pergamon Press.

Hurvich, L. (1981). *Color vision*. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Hyman, A. (1983). The influence of color on the taste perception of carbonated water preparations, en *Bulletin of the Psychonomic Society*, 21, 145–148.

Hyvarinin, J., & Poranen, A. (1978). Movement-sensitive and direction and orientation-selective cutaneous receptive fields in the hand area of the postcentral gyrus in monkeys, en *Journal of Physiology*, 283, 523–537.

Iacobini, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanism of human imitation, en *Science*, 286, 2526–2528.

Ilg, U. J., Bridgeman, B., & Hoffmann, K. P. (1989). Influence of mechanical disturbance on oculomotor behavior, en *Vision Research*, 29, 545–551.

Irving, E. L., Sivak, J. G., & Callender, M. G. (1992). Refractive plasticity of the developing chick eye, en *Ophthalmology and Physiological Optics*, 12, 448–456.

Ito, M., Tamura, H., Fujita, I., & Tanaka, K. (1995). Size and position invariance of neuronal responses in monkey inferotemporal cortex, en *Journal of Neurophysiology*, 73, 218–226.

Ittleson, W. H. (1952). *The Ames demonstrations in perception*. Princeton, NJ, Princeton University Press.

Iverson, P., & Kuhl, P. K. (1996). Influences of phonetic identification and category goodness on American listeners' perception of /r/ and /l/, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 99, 1130–1140.

Iwamura, Y. (1998). Representation of tactile functions in the somatosensory cortex, en J. W. Morley (ed.). *Neural aspects of tactile sensation*. Nueva York, Elsevier Science, pp. 195–238.

Jackson, S. R., & Hausain, M. (1997). Visual control of hand action, en *Trends in Cognitive Sciences*, 1, 310–317.

Jacobs, K. M., Mark, G. P., & Scott, T. R. (1988). Taste responses in the nucleus tractus solitarius of sodium-deprived rats, en *Journal of Physiology*, 406, 393–410.

Jacobs, T. M., Lawrence, M. D., Hong, K., Giordano, N., Jr., Giordano, N., Sr. (1996). On catching fly balls, en *Science*, 273, 257–258.

Jacobson, A., & Gilchrist, A. (1988). The ratio principle holds over a million-to-one range of illumination, en *Perception and Psychophysics*, 43, 1–6.

James, W. (1890/1981). *The principles of psychology. Edición revisada*. Cambridge, MA, Harvard University Press. (Trabajo original publicado en 1890.

Jameson, D. (1985). Opponent-colors theory in light of physiological findings, en D. Ottoson & S. Zeki (eds.), *Central and peripheral mechanisms of color vision* (pp. 8–102). Nueva York, Macmillan.

Jenkins, W. M., & Merzenich, M. M. (1984). Role of cat primary auditory cortex for sound-localization behavior. *Journal of Neurophysiology*, 52, 819–847.

Jenkins, W. M., & Merzenich, M. M. (1987). Reorganization of neocortical representations after brain injury: A neurophysiological model of the bases of recovery from stroke, en *Progress in Brain Research*, 71, 249–266.

Jensen, T. S., & Nikolajsen, L. (1999). Phantom pain and other phenomena after amputation, en P. D. Wall & R. Melzak (eds.), *Textbook of pain*. Nueva York, Churchill Livingstone, pp. 799–814.

Jessell, T. M., & Kelly, D. D. (1991). Pain and analgesia, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (eds.), *Principles of neural science* 3a edición pp. 385–399. Nueva York, Elsevier.

Jin, E. W., & Shevell, S. K. (1996). Color memory and color constancy, en *Journal of the Optical Society of America*, A, 13, 1981–1991.

Johansson, G. (1975). Visual motion perception, en *Scientific American*, 232, 76–89.

Johansson, R. S., & Vallbo, A. B. (1983). Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand, en *Trends in Neuroscience*, 6, 27–31.

Johnson, K. O., & Lamb, G. D. (1981). Neural mechanisms of spatial tactile discrimination: Neural patterns evoked by braille-like dot patterns in the monkey, en *Journal of Physiology*, 310, 117–144.

Johnson, S. P., & Aslin, R. N. (1995). Perception of object unity in 2-month-old infants, en *Developmental Psychology*, 31, 739–745.

Johnstone, B. M. & Boyle, A. J. F. (1967): Basilar membrane vibrations examined with the Mossbauer technique, en *Science*, 158, 390–391.

Jones, K. R., Spear, P., & Tong, L. (1984). Critical periods for effects of monocular deprivation differences between striate and extrastriate cortex, en *Journal of Neuroscience*, 4, 2543–2552.

Jones, M. R., & Yee, W. (1993). Attending to auditory events: The role of temporal organization, en S. McAdams & E. Bigand (eds.), *Thinking in sound: The cognitive psychology of human audition* (pp. 69–112). Oxford, Inglaterra, Oxford University Press.

Judd, D. B., MacAdam, D. L., & Wyszecki, G. (1964). Spectral distribution of typical daylight as a function of correlated color temperature, en *Journal of the Optical Society of America*, 54, 1031–1040.

Julesz, B. (1971). *Foundations of cyclopean perception*. Chicago, University of Chicago Press.

Julesz, B. (1981). Textons, the elements of texture perception, and their interactions, en *Nature*, 290, 91–97.

Julesz, B. (1984). A brief outline of the texton theory of human vision, en *Trends in Neuroscience*, 7, 41–45.

Kaas, J. H. (1991). Plasticity of sensory and motor maps in adult mammals, en *Annual Review of Neuroscience*, 14, 137–167.

Kaas, J. H., Hackett, T. A., & Tramo, M. J. (1999). Auditory processing in primate cerebral cortex, en *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 164–170.

Kaas, J. H., Merzenich, M. J., & Killackey, H. P. (1983). The reorganization of somatosensory cortex following peripheral nerve damage in adult and developing mammals, en *Annual Review of Neuroscience*, 6, 325–356.

Kaas, J. H., & Pons, T. P. (1988). The somatosensory system of primates, en H. D. Steklis & J. Erwin (eds.), *Comparative primate biology* (Vol. 4, pp. 421–468). Nueva York, Liss.

Kalat, J. W. (2001). *Biological psychology, 7a edición*. Belmont, CA, Wadsworth.

Kandel, E. R., & Jessell, T. M. (1991). Touch, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (eds.), *Principles of neural science* 3a edición, pp. 367–384. Nueva York, Elsevier.

Kanwisher, N., McDermott, J., Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception, en *Journal of Neuroscience*, 17, 4302–4311.

Kapadia, M. K., Ito, M., Gilbert, C. D., & Westheimer, G. (1995). Improvement in visual sensitivity by changes in local context: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys, en *Neuron*, 15, 843–856.

Kaplan, E., Mukherjee, P., & Shapley, R. (1993). Information filtering in the lateral geniculate nucleus, en R. Shapley & D. Man-Kit Lam (eds.), *Contrast sensitivity* (Vol. 5). Cambridge, MA, MIT Press.

Kaplan, G. (1969). Kinetic disruption of optical texture: The perception of depth at an edge. *Perception and Psychophysics*, 6, 193–198.

Katoh, K., Koshimoto, H., Tani, A., & Mori, K. (1993). Coding of odor molecules by mitral/tufted cells in rabbit olfactory bulb. II. Aromatic compounds, en *Journal of Neurophysiology*, 70, 2161–2175.

Katz, J. & Gagliese, L. (1999). Phantom limb pain: A continuing puzzle, en R. J. Gatchel & D. C. Turk (eds.) *Psychosocial factors in pain*. Nueva York, Guilford, pp. 284–300.

Kauer, J. S. (1987). Coding in the olfactory system, en T. E. Finger & W. C. Silver (eds.), *Neurobiology of taste and smell* (pp. 205–231). Nueva York, Wiley.

Kaufman, L., & Rock, I. (1962a). The moon illusion, en *Science*, 136, 953–961.

Kaufman, L., & Rock, I. (1962b). The moon illusion, en *Scientific American*, 207, 120–132.

Kawase, T., Delgutte, B., & Liberman, M. C. (1993). Antimasking effects of the olivocochlear reflex, II. Enhancement of auditory-nerve response to masked tones, en *Journal of Neurophysiology*, 70, 2533–2549.

Kaye, K. L., & Bower, T. G. R. (1994). Learning and intermodal transfer of information in newborns, en *Psychological Science*, 5, 286–288.

Kellman, P., & Spelke, E. (1983). Perception of partly occluded objects in infancy, en Cognitive *Psychology*, 15, 483–524.

Kelly, J. P. (1991). Hearing, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (eds.), *Principles of neural science* 3a edición, pp. 481–499. Nueva York, Elsevier.

Kemp, M. (1989). *The science of art*. New Haven, CT, Yale University Press.

Kenshalo, D. R. (1976). Correlations of temperature sensitivity in man and monkey, a first approximation, en Y. Zotterman (ed.), *Sensory functions of the skin in primates, with special reference to man* (pp. 305–330). Nueva York, Pergamon Press.

Kevan, P. G., & Backhaus, W. G. K. (1998). Color vision, ecology and evolution in making the best of the photic environment, en W. G. K. Backhaus, R. Kliegl, & J. S. Werner (eds.) *Color vision, Perspectives from different disciplines*. Nueva York, Walter de Gruyter, pp. 163–183.

Kewley-Port, D. (1983). Time-varying features as correlates of place of articulation in stop consonants, en *Journal of the Acoustical Society of America, 73*, 322–335.

Kewley-Port, D., & Luce, P. A. (1984). Time-varying features of initial stop consonants in auditory running spectra: A first report, *Perception and Psychophysics, 35*, 353–360.

Khanna, S. M., & Leonard, D. G. B. (1982). Basilar membrane tuning in the cat cochlea, *Science, 215*, 305–306.

Kiang, N. Y. S. (1975). Stimulus representation in the discharge patterns of auditory neurons, en E. L. Eagles (ed.), *The nervous system*, Vol. 3. Nueva York, Raven, pp. 81–96.

Kiefer, J, von Ilberg, C., Reimer, B., Knecht, R., Gall, V., Diller, G., Sturzebecher, E., Pfenningdorff, T., & Spelsberg, A. (1996). Results of cochlear implantation in patients with severe to profound hearing loss: Implications for the indications, en *Audiology, 37*, 382–395.

Kimura, D. (1961). Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli, en *Canadian Journal of Psychology*, 15, 166–171.

King, W. L., & Gruber, H. E. (1962). Moon illusion and Emmert's law, en *Science, 135*, 1125–1126.

Kinnamon, S. C. (1988). Taste treanduction: A diversity of mechanisms, en *Trends in Neurosciences, 11*, 491–496.

Kirman, J. H. (1974). Tactile apparent movement: The effects of interstimulus onset interval and stimulus duration, en *Perception and Psychophysics*, 15, 1–6.

Klatzky, R. L., Lederman, S. J., & Metzger, V. A. (1985). Identifying objects by touch: An "expert system", en *Perception and Psychophysics*, 37, 299–302.

Kleffner, D. A., & Ramachandran, V. S. (1992). On the perception of shape from shading, en *Perception and Psychophysics*, 52, 18–36.

Klingon, G. H., & Bontecou, D. C. (1966). Localization in auditory space, en *Neurology*, 16, 879–886.

Klinke, R., Kral, A., Heid, S., Tillein, J., & Hartmann, R. (1999). Recruitment of the auditory cortex in congenitally deaf cats by long-term cochlear electrostimulation, en *Science, 285*, 1729–1733.

Knecht, S., Henningsen, H., Elbert, T., Flor, H., Hohling, C., Pantev, C., & Taub, E. (1996). Reorganizational and perceptual changes after amputation, en *Brain, 119*, 1213–1219.

Knecht, S., Henningsen, H., Hohling, C., Elbert, T., Flor, H., Pantev, C., & Taub, E. (1998). Plasticity of plasticity? Changes in the pattern of perceptual correlates of reorganization after amputation, en *Brain, 121*, 717–724.

Knill, D. C., & Kersten, D. (1991). Apparent surface curvature affects lightness perception, en *Nature, 351*, 228–230.

Knudsen, E. I., & Konishi, M. (1978a). Center-surround organization of auditory receptive fields in the owl, en *Science, 202*, 778–780.

Knudsen, E. I., & Konishi, M. (1978b). A neural map of auditory space in the owl, en *Science, 200*, 795–797.

Kobatake, E., & Tanaka, K. (1994). Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex, en *Journal of Neurophysiology, 71*, 856–867.

Kobatake, E., Wang, G., & Tanaka, K. (1998). Effects of shape-discrimination training on the selectivity of inferotemporal cells in adult monkeys, en *Journal of Neurophysiology, 80*, 324–330.

Kolb, B., & Whishaw, I. Q. (1985). *Fundamentals of human neuropsychology* 2a edición. Nueva York, Freeman.

Kolers, P. S. (1964). The illusion of movement, en *Scientific American, 211*, 98–106.

Konishi, M. (1984). Spatial receptive fields in the auditory system, en L. Bolis, R. D. Keynes, & S. H. Maddrell (eds.), *Comparative physiology of sensory systems* (pp. 103–113). Cambridge, England, Cambridge University Press.

Kosaki, H., Hashikawa, T., He, J., & Jones, E. G. (1997). Tonotopic organization of auditory cortical fields delineated by parvalbumin immunoreactivity in Macaque monkeys, en *Journal of Comparative Neurology*, 386, 304–316.

Kosslyn, S. M. (1994). *Image and brain: The resolution of the imagery debate*. Cambridge, MA, MIT Press.

Kreithen, M. L., & Quine, D. B. (1979). Infrasound detection by the homing pigeon: A behavioral audiogram, en *Journal of Comparative Physiology, 129*, 1–4.

Kremenitzer, J. P., Vaughn, H. G., Kurtzberg, D., & Dowling, K. (1979). Smooth-pursuit eye movements in the newborn infant, en *Child Development, 50*, 442–448.

Kroner, T. (1881). Über die Sinnesempfindungen der Neugeborenen: *Breslauer aerzliche Zeitschrift*. (Citado en Peterson, F., & Rainey, L. H. (1910–1911). The beginnings of mind in the newborn, incluido en el *Bulletin of the Lying-In Hospital*, 7, 99–122.

Kruger, L. E. (1970). David Katz, Der Aufbau der Tastwelt [The world of touch: A synopsis], en *Perception and Psychophysics*, 7, 337–341.

Kubovy, M. (1986). *The psychology of perspective and Renaissance art*. Cambridge, England, Cambridge University Press.

Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina, en *Journal of Neurophysiology, 16*, 37–68.

Kuhl, P. K. (1983). Perception of auditory equivalence classes for speech in early infancy, en *Infant Behavior and Development, 6*, 263–285.

Kuhl, P. K. (1989). On babies, birds, modules, and mechanisms: A comparative approach to the acquisition of vocal communication, en R. J. Dooling & S. H. Hulse (eds.), *Comparative psychology of audition* (pp. 379–419). Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Kuhl, P. K. (2000). Language, mind and brain: Experience alters perception, en M. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences*. Cambridge, MA, MIT Press, pp. 99–115.

Kuhl, P. K., Kirtani, S., Deguchi, T., Hayashi, A., Stevens, E. B., Dugger, C. D., & Iverson, P. (1997). Effects of language experience on speech perception: American and Japanese infants' perception of /ra/ and /la/, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 102, 3125.

Kuhl, P. K., Williams, K. A., Lacerda, F., Stevens, K. N., & Lindblom, B. (1992). Linguistic experience alters phonetic perception in infants by 6 months of age, en *Science*, 255, 606–608.

Kunnapas, T. (1957). Experiments on figural dominance, en *Journal of Experimental Psychology, 53*, 31–39.

Kwee, I., Fujii, Y., Matsuzawa, H., & Nakada, T. (1999). Perceptual processing of stereopsis in humans: GH High-field (3.0 tesla) functional MRI study, en *Neurology*, 53, 1599–1601.

LaBarbera, J. D., Izard, C. E., Vietze, P., & Parisi, S. A. (1976). Four- and six-month-old infants' visual responses to joy, anger, and neutral expressions, en *Child Development, 47*, 535–538.

Laing, D. D., Doty, R. L., & Breipohl, W. (Eds.). (1991). *The human sense of smell*. Nueva York, Springer.

Lamme, V. A. F., & Roelfesma,, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing, en *Trends in Neurosciences*, 23, 571–579.

Lancet, D. (1992). Olfactory reception: From transduction to human genetics, en D. P. Corey & S. D. Roper (eds.), *Sensory transduction* (pp. 73–91). Nueva York, Rockefeller University Press.

Land, E. H. (1983). Recent advances in retinex theory and some implications for cortical computations: Color vision and the natural image, en *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 80*, 5163–5169.

Land, E. H. (1986). Recent advances in retinex theory, en *Vision Research, 26*, 7–21.

Land, E. H., & McCann, J. J. (1971). Lightness and retinex theory, en *Journal of the Optical Society of America, 61*, 1–11.

Land, M., & Horwood, J. (1995). Which parts of the road guide steering?, en *Nature*, 377, 339–340.

Land, M. F., & Lee, D. N. (1994). Where we look when we steer, en *Nature*, 369, 742–744.

Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination: In defense of weak fusion, en *Vision Research*, 35, 389–412.

Lawless, H. (1980). A comparison of different methods for assessing sensitivity to the taste of phenylthiocarbamide PTC, en *Chemical Senses, 5*, 247–256.

Lawless, H. (2001). Taste, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell handbook of perception*. Oxford, UK, Blackwell, pp. 601–635.

Lederman, S. J., & Klatzky, R. L. (1987). Hand movements: A window into haptic object recognition, en *Cognitive Psychology, 19*, 342–368.

Lederman, S. J., & Klatzky, R. L. (1990). Haptic classification of common object: Knowledge-driven exploration, en *Cognitive Psychology*, 22, 421–459.

Lee, D. N. (1974). Visual information during locomotion, en R. B. MacLeod & H. L. Pick, Jr. (eds.), *Perception, Essays in honor of J. J. Gibson* (pp. 250–267). Ithaca, NY, Cornell University Press.

Lee, D. N. (1976). A theory of visual control of braking based on information about time to collision, en *Perception, 5*, 437–459.

Lee, D. N. (1980). The optic flow field: The foundation of vision, en *Transactions of the Royal Society, 290B*, 169–179.

Lee, D. N., & Aronson, E. (1974). Visual proprioceptive control of standing in human infants, en *Perception and Psychophysics, 15*, 529–532.

Lee, D. N. & Reddish, P. E. (1976). Plummeting gannets: A paradigm of ecological optics, en *Nature*, 293, 293–294.

LeGrand, Y. (1957). *Light, color and vision*. London, Chapman & Hall.

Lehrer, M., Srinivasan, M. V., Zhang, S. W., & Horridge, G. A. (1988). Motion cues provide the bee's visual world with a third dimension, en *Nature*, 332, 356–357.

Lennie, P., Krauskopf, J., & Sclar, G. (1990). Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque, en *Journal of Neuroscience*, 649–669.

Lerman, S. (1966). *Basic ophthalmology*. Nueva York, McGraw-Hill.

LeVay, S., & Voigt, T. (1988). Ocular dominance and disparity coding in cat visual cortex, en *Visual Neuroscience, 1*, 395–414.

Leventhal A. G., Thompson, K. G., Liu, D., Zhou, Y., & Ault, S. J. (1995). Concomitant sensitivity to orientation, direction, and color of cells in layers 2, 3, and 4 of monkey striate cortex, en *Journal of Neuroscience, 15*, 1808–1818.

Levin, D. & Simons, D. (1997). Failure to detect changes in attended objects in motion pictures, en *Psychonomic Bulletin and Review, 4*, 501–506.

Lewis, E. R., Zeevi, Y. Y., & Werblin, F. S. (1969). Scanning electron microscopy of vertebrate visual receptors, en *Brain Research, 15*, 559–562.

Li, S., Logan, R., & Pastore, R. (1991). Perception of acoustic source characteristics: Walking sounds, en *Journal of the Acoustical Society of America, 90*, 3036–3049.

Liberman, A. M., Cooper, F. S., Shankweiler, D. P., & Studdert-Kennedy, M. (1967). Perception of the speech code, en *Psychological Review, 74*, 431–461.

Liberman, A. M., & Mattingly, I. G. (1989). A specialization for speech perception, en *Science, 243*, 489–494.

Lin, L. L., Chen, C. J., Hung, P. T., & Ko, L. S. (1988). Nation-wide survey of myopia among school-children in Taiwan, en *Acta Ophthalmol, 185*(Suplemento), pp. 29–33.

Lindsay, P. H., & Norman, D. A. (1977). *Human information processing* 2a edición. Nueva York, Academic Press.

Litovsky, R. Y., Colburn, H. S., Yost, W. A., & Guzman, S. J. (1999). The precedence effect, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 106, 1633–1654.

Litovsky, R. Y., Rakerd, B., Yin, T. C. T., & Hartmann, W. M. (1997). Psychophysical and physiological evidence for a precedence effect in the median saggital plane, en *Journal of Neurophysiology*, 77, 2223–2226.

Litovsky, R. Y., & Yin, T. C. T. (1998). Physiological studies of the precedence effect in the inferior colliculus of the cat, en *Journal of Neurophysiology*, 80, 1302–1316.

Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy physiology and perception, en *Science, 240*, 740–749.

Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy, physiology, and perception, en *Science, 240*, 740–749.

Logothetis, N. K., & Pauls, J. (1995). Psychophysical and physiological evidence for viewer-centered object representations in the primate, en *Cerebral Cortex, 5*, 270–288.

Logothetis, N. K., Pauls, J., Bulthoff, H. H., & Poggio, T. (1994). View-dependent object recognition by monkeys, en *Current Biology, 4*, 401–414.

Logothetis, N. K., Pauls, J., & Poggio, T. (1995). Shape representation in the inferior temporal cortex of monkeys, en *Current Biology, 5*, 552–563.

Loomis, J. M., DaSilva, J. A., Fujita, N., & Fulusima, S. S. (1992). Visual space perception and visually directed action, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance, 18*, 906–921.

Loomis, J. M., DaSilva, J. A., Philbeck, J. W., & Fukusima, S. S. (1996). Visual perception of location and distance, en *Current Directions in Psychological Science, 5*, 72–77.

Loomis, J. M., Golledge, R. G., Klatzky, R. L., Speigle, J. M., & Tietz, J. (1994). *Personal guidance system for the visually impaired.* Extractos de la primera conferencia anual sobre tecnología de asistencia ACM/SIGCAPH, Marina del Rey, CA.

Loomis, J. M., Hebert, C., & Cicinelli, J. G. (1990). Active localization of virtual sounds, en *Journal of the Acoustical Society of America, 88*, 1757–1764.

Loomis, J. M., Klatzky, R. L., & Golledge, R. G. (1999). Auditory distance perception in real, virtual, and mixed environments, en Y. Hota & H. Tamura (eds.) *Mixed reality, merging real and virtual worlds.* Tokyo, Ohmsha, pp. 201–214.

Loomis, J. M., Klatzky, R. L., Philbeck, J. W., & Golledge, R. G. (1998). Assessing auditory distance perception using perceptually directed action, en *Perception & Psychophysics, 60*, 966–980.

Lowenstein, W. R. (1960). Biological transducers, en *Scientific American*, 203, 98–108.

Lumer, E. D., Friston, K. J., & Rees, G. (1998). Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain, en *Science, 280*, 1930–1934.

Lundstrom, I. (2000). Picture the smell, en *Nature, 406*, 682–683.

Luria, A. R. (1968). *The mind of a mnemonist.* Nueva York, Basic Books.

Macefield, V. G. (1998). The signaling of touch, finger movements and manipulation forces by mechanoreceptors in human skin, en J. W. Morley (ed.), *Neural aspects of tactile sensation.* Nueva York, Elsevier Science, pp. 89–130.

Macfarlane, A. (1975). Olfaction in the development of social preferences in the human neonate, en A. Macfarlane (ed.), *Ciba Foundation Symposium, 33*, 103–117.

Mack, A., & Rock, I. (1998). *Inattentional blindness.* Cambridge, MA, MIT Press.

Maffei, L., & Fiorentini, A. (1973). The visual cortex as a spatial frequency analyzer, en *Vision Research, 13*, 1255–1267.

Makous, J. C., & Middlebrooks, J. C. (1990). Two-dimensional sound localization by human listeners, en *Journal of the Acoustical Society of America, 87*, 2188–2200.

Malnic, B., Hirono, J., Sata, T., & Buck, L. B. (1999). Combinatorial receptor codes for odors, en *Cell, 96*, 713–723.

Mamassian, P., Knill, D., & Kersten, D. (1998). The perception of cast shadows, en *Trends in Cognitive Sciences, 2*, 288–295.

Marean, G. C., Werner, L. A., & Kuhl, P. K. (1992). Vowel categorization by very young infants, en *Developmental Psychology, 28*, 396–405.

Margoliash, D. (1983). Acoustic parameters underlying the responses of song-specific neurons in the white-crowned sparrow, en *Journal of Neuroscience*, 3, 1029–1057.

Markowtiz, J. A. (1996). *Using speech recognition.* Upper Saddle River, NJ, Prentice-Hall.

Marks, L. E. (1974). On associations of light and sound: The mediation of brightness, pitch, and loudness, en *American Journal of Psychology*, 87, 173–188.

Marks, L. E. (1975). On colored-hearing synesthesia: Cross-modal translations of sensory dimensions, en *Psychological Bulletin*, 82, 303–331.

Marr, D. (1976). Early processing of visual information, en *Transactions of the Royal Society of London, 275B*, 483–524.

Marr, D. (1982). *Vision.* San Francisco, Freeman.

Marr, D., & Hildreth, E. (1980). Theory of edge detection, en *Proceedings of the Royal Society of London, 207B*, 187–207.

Marr, D., & Nishihara, H. K. (1978). Representation and recognition of the spatial organization of three-dimensional shapes, en *Proceedings of the Royal Society of London, 200B*, 269–294.

Martin, J. H., & Jessell, T. M. (1991). Modality coding in the somatic sensory system, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (eds.), *Principles of neural science* 3a edición pp. 339–352. Norwalk, CT, Appleton & Lange.

Masland, R. H. (1988). Amacrine cells, en *Trends in Neuroscience*, 9, 405–410.

Matin, L., Picoult, E., Stevens, J., Edwards, M., & MacArthur, R. (1982). Oculoparalytic illusion: Visual-field dependent spatial mislocations by humans partially paralyzed with curare, en *Science, 216*, 198–201.

Mattingly, I., & Studdert-Kennedy, M. (Eds.). (1991). *Modularity and the motor theory of speech perception.* Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Maunsell, J. H. R., & McAdams, C. J. (2000). Effects of attention on neuronal reponse properties in visual cerebral cortex, en M. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences.* Cambridge, MA, MIT Press, pp. 315–324.

Maunsell, J. H. R., Nealey, T. A., & DePriest, D. D. (1990). Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey, en *Journal of Neuroscience, 10*, 363–401.

Mayer, D. J. (1979). Endogenous analgesia systems, Neural and behavioral mechanisms, en J. J. Bonica (ed.), *Advances in pain research and therapy* (Vol. 3, pp. 385–410). Nueva York, Raven Press.

McArthur, D. J. (1982). Computer vision and perceptual psychology, en *Psychological Bulletin*, 92, 283–309.

McBeath, M. K., Shaffer, D. M., & Kaiser, M. K. (1995). How baseball outfielders determine where to run to catch fly balls, en *Science, 268*, 569–573.

McBurney, D. H. (1969). Effects of adaptation on human taste function, en C. Pfaffmann (ed.), *Olfaction and taste* (pp. 407–419). Nueva York, Rockefeller University Press.

McBurney, D. H., Levine, J. M., & Cavanaugh, P. H. (1977). Psychophysical and social ratings of human body odor, en *Personality and Social Psychology Bulletin*, 3, 135–138.

McClintock, M. K. (1971). Menstrual synchrony and suppression, en *Nature, 229*, 244–245.

McCutcheon, N. B. (1992). Human psychophysical studies of saltiness suppression by amiloride, en *Physiology and Behavior, 51*, 1069–1074.

McFadden, S. A. (1987). The binocular depth stereoacuity of the pigeon and its relation to the anatomical resolving power of the eye, en *Vision Research, 27*, 1967–1980.

McFadden, S. A., & Wild, J. M. (1986). Binocular depth perception in the pigeon, en *Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 45*, 149–160.

McGurk, H., & MacDonald, T. (1976). Hearing lips and seeing voices, en *Nature, 264*, 746–748.

McKeefry, D. J., & Zeki, S. (1997). The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging, en *Brain, 120*, 2229–2242.

McKenzie, D. (1923). *Aromatics and the soul:* A study of smells. Nueva York, Hoeber.

McLean, J. H., & Shipley, M. T. (1992). Neuroanatomical substrates of olfaction, en M. J. Serby & K. L. Chobor (eds.), *Science of olfaction* (pp. 126–171). Nueva York, Springer-Verlag.

McLeod, R. W., & Ross, H. E. (1983). Optic-flow and cognitive factors in time-to-collision estimates, en *Perception, 12*, 417–423.

Meddis, R., & Hewitt, M. J. (1991). Virtual pitch and phase sensitivity of a computer model of the auditory periphery, I. Pitch identification, en *Journal of the Acoustical Society of America, 89*, 2866–2882.

Mehler, J. (1981). The role of syllables in speech processing: Infant and adult data, en *Transactions of the Royal Society of London, B295*, 333–352.

Meltzoff, A. N., & Borton, R. W. (1979). Intermodal matching by human neonates, en *Nature, 282*, 403–404.

Melzack, R. (1992). Phantom limbs, en *Scientific American, 266*, 121–126.

Melzack, R. (1999). From the gate to the neuromatrix, en *Pain, Suplemento núm. 6*, S121–S126.

Melzack, R., & Wall, P. D. (1965). Pain mechanisms: A new theory, en *Science, 150*, 971–979.

Melzack, R., & Wall, P. D. (1983). *The challenge of pain.* Nueva York, Basic Books.

Melzack, R., & Wall, P. D. (1988). *The challenge of pain* (edición revisada). Nueva York, Penguin Books.

Menzel, R., & Backhaus, W. (1989). Color vision in honey bees: Phenomena and physiological mechanisms, en D. G. Stavenga & R. C. Hardie (eds.), *Facets of vision* (pp. 281–297). Berlin, Springer-Verlag.

Menzel, R., Ventura, D. F., Hertel, H., deSouza, J., & Greggers, U. (1986). Spectral sensitivity of photoreceptors in insect compound eyes: Comparison of species and methods, en *Journal of Comparative Physiology, 158A*, 165–177.

Merigan, W. H., & Maunsell, J. H. R. (1993). How parallel are the primate visual pathways?, en *Annual Review of Neuroscience, 16*, 369–402.

Mershon, D. H., & Bowers, J. N. (1979). Absolute and relative cues for the auditory perception of egocentric distance, en *Perception, 8*, 311–322.

Merskey, H. (1991). The definition of pain, en *European Journal of Psychiatry, 6*, 153–159.

Merzenich, M. M., Recanzone, G., Jenkins, W. M., Allard, T. T., & Nudo, R. J. (1988). Cortical representational plasticity, en P. Rakic & W. Singer (eds.), *Neurobiology of neocortex* (pp. 42–67). Berlin, Wiley.

Merzlyak, M. N., Gitelson, A. A., Chivkunova, O. B., & Raktin, V. Y. (1999). Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening, en *Physiologia Plantarum, 106*, 135–141.

Meyer, R. A., & Campbell, J. N. (1981). Myelinated nociceptive affeerents account for the hyperalgesia that follows a burn to the hand, en *Science, 213*, 1527–1529.

Middlebrooks, J. C. (1997). Spectral shape cues for sound localization, en R. H. Gilkey and T. R. Anderson (eds.) Hillsdale, NJ, Erlbaum, pp. 77–97.

Middlebrooks, J. C. (2000). Cortical representations of auditory space, en M. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences.* Cambridge, MA, MIT Press, pp. 425–436.

Middlebrooks, J. C., Clock, A. E., Xu, L., & Green, D. M. (1994). A panoramic code for sound location by cortical neurons, en *Science, 264*, 842–844.

Middlebrooks, J. C., & Green, D. M. (1991). Sound localization by human listeners, en *Annual Review of Psychology, 42*, 135–159.

Middlebrooks, J . C., Xu, L., Eddins, C., & Green, D. M. (1998). Codes for sound-source location in nontonotopic auditory cortex, en *Journal of Neurophysiology, 80*, 863–881.

Mikami, A., Newsome, W. T., & Wurtz, R. H. (1986). Motion selectivity in macaque visual cortex, I. Mechanisms of direction and speed selectivity in extrastriate area MT, en *Journal of Neurophysiology, 55*, 1308–1327.

Miller, G. A., & Heise, G. A. (1950). The trill threshold, en *Journal of the Acoustical Society of America, 22*, 637–683.

Miller, G. A., & Isard, S. (1963). Some perceptual consequences of linguistic rules, en *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior, 2*, 212–228.

Miller, I. J. (1995). Anatomy of the peripheral taste system, en R. L. Doty (ed.), *Handbook of olfaction and gustation* (pp. 521–548). Nueva York, Marcel Dekker.

Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). *The visual brain in action.* Nueva York, Oxford University Press.

Mishkin, M. (1986, January 24). *Two visual systems.* Ponencia presentada en el Western Psychiatric Institute and Clinic, Pittsburgh.

Mishkin, M., Ungerleider, L. G., & Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: Two central pathways, en *Trends in Neuroscience, 6*, 414–417.

Mitchell, D. E., & Timney, B. (1984). Postnatal development of function in the mammalian visual system, en J. M. Brookhart & V. B. Mountcastle (eds.), *Handbook of physiology, The nervous system III* (pp. 507–555). Bethesda, MD, American Physiological Society.

Mitchell, D. E., & Wilkinson, F. (1974). The effect of early astigmatism on the visual resolution of gratings, en *Journal of Physiology, 243*, 739–756.

Mollon, J. D. (1989). "Tho' she kneel'd in that place where they grew...", en *Journal of Experimental Biology, 146*, 21–38.

Mollon, J. D. (1990). The club-sandwich mystery, en *Nature, 343*, 16–17.

Mollon, J. D. (1993). Mixing genes and mixing colours, en *Current Biology, 3*, 82–85.

Mollon, J. D. (1997). "Tho she kneel'd in that place where they grew..." The uses and origins of primate colour visual information, en A. Byrne & D. R. Hilbert (eds.), *Readings on color, vol. 2, The science of color.* Cambridge, MA, MIT Press, pp. 379–396.

Montagna, W., & Parakkal, P. F. (1974). *The structure and function of skin* 3a edición. Nueva York, Academic Press.

Mon-Williams, M., & Tresilian, J. R. (1999). Some recent studies on the extraretinal contribution to distance perception, en *Perception, 28*, 167–181.

Moon, C., Cooper, R. P., & Fifer, W. P. (1993). Two-day-olds prefer their native language, en *Infant Behavior and Development, 16*, 495–500.

Moore, B. C. J. (2001). Loudness, pitch and timbre, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell handbook of perception.* Oxford, Reino Unido, Blackwell, pp. 408–436.

Moore, C., & Engel, S. A. (1999). Neural response to 2D and 3D objects measured with fMRI, en *Investigative Ophthalmology and Visual Science, 40*, S351.

Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex, en *Science, 229*, 782–784.

Mori, K., Nagao, H., & Yoshihara, Y. (1999). The olfactory bulb: Coding and processing of odor molecule information, en *Science, 286*, 711–715.

Mori, K., & Yoshihara, Y. (1995). Molecular recognition and olfactory processing in the mammalian olfactory system, en *Progress in Neurobiology, 45*, 585–619.

Morrison, E. E., & Moran, D. T. (1995). Anatomy and ultrastructure of the human olfactory neuroepithelium, en R. L. Doty (ed.), *Handbook of olfaction and gustation* (pp. 75–101). Nueva York, Marcel Dekker.

Morrongiello, B. A. (1988). Infants' localization of sounds along the horizontal axis: Estimates of minimum audible angle, en *Developmental Psychology, 24*, 8–13.

Morrongiello, B. A., Fenwick, K. D., & Chance, G. (1990). Sound localization acuity in very young infants: An observer-based testing procedure, en *Developmental Psychology, 26*, 75–84.

Moulton, D. G. (1977). Minimum odorant concentrations detectable by the dog and their implications for olfactory receptor sensitivity, en D. Miller-Schwarze & M. M. Mozell (eds.), *Chemical signals in vertebrates* (pp. 455–464). Nueva York, Plenum Press.

Mountcastle, V. B., & Powell, T. P. S. (1959). Neural mechanisms subserving cutaneous sensibility, with special reference to the role of afferent inhibition in sensory perception and discrimination, en *Bulletin of the Johns Hopkins Hospital, 105*, 201–232.

Movshon, J. A., & Newsome, W. T. (1992). Neural foundations of visual motion perception, en *Current Directions in Psychological Science, 1*, 35–39.

Mozell, M. M., Smith, B. P., Smith, P. E., Sullivan, R. L., & Swender, P. (1969). Nasal chemoreception in flavor identification, en *Archives of Otolaryngology, 90*, 131–137.

Muir, D., & Field, J. (1979). Newborn infants orient to sounds, en *Child Development, 50*, 431–436.

Murata, A., Gallese, V., Kaseda, M., & Sakata, H. (1996). Parietal neurons related to memory-guided hand manipulation, en *Journal of Neurophysiology, 75*, 2180–2186.

Murphy, C., & Cain, W. S. (1980). Taste and olfaction, Independence vs. interaction, en *Physiology and Behavior, 24*, 601–606.

Murphy, K. J., Racicot, C. I., & Goodale, M. A. (1996). The use of visuomotor cues as a strategy for making perceptual judgements in a patient with visual form agnosia, en *Neuropsychology, 10*, 396–401.

Mutti, D. O., Zadnik, K., & Adams, A. J. (1996). Myopia: The nature versus nurture debate goes on, en *Investigative Ophthalmology and Visual Science, 37*, 952–957.

Nagodawithana, T. W. (1995). *Sensory flavors.* Milwaukee, WI, Esteekay Associates.

Nakamura, H., Gattass, R., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1993). The modular organization of projections from areas V1 and V2 to areas V4 and TEO in macaques, en *Journal of Neuroscience, 13*, 3681–3691.

Narayan, S. S., Temchin, A. N., Recio, A., & Ruggero, M. A. (1998). Frequency tuning of basilar membrane and auditory nerve fibers in the same cochleae, en *Science, 282*, 1882–1884.

Nathans, J., Thomas, D., & Hogness, D. S. (1986). Molecular genetics of human color vision: The genes encoding blue, green, and red pigments, en *Science, 232*, 193–202.

Neitz, M., Neitz, J., & Jacobs, G. H. (1991). Spectral tuning of pigments underlying red–green color vision en *Science, 252*, 971–974.

Nelson, C. A., & Horowitz, F. D. (1987). Visual motion perception in infancy: A review and synthesis, en P. Salapatek & L. Cohen (eds.), *Handbook of infant perception* (Vol. 2, pp. 123–153). Nueva York, Academic Press.

Nelson, M. E., & Bower, J. M. (1990). Brain maps and parallel computers, en *Trends in Neuroscience, 13*, 403–408.

Nelson, P. G., Erulkar, S. D., & Bryan, S. S. (1966). Responses of units of the inferior colliculus to time-

varying acoustic stimuli, en *Journal of Neurophysiology*, 29, 834–860.

Nelson, R. J., Sur, M., Felleman, D. J., & Kaas, J. H. *(1980).* Representations of the body surface in postcentral parietal cortex of *Macaca fasicularis, en Journal of Comparative Neurology*, 192, 611–643.

Neuenschwander, S., & Singer, W. *(1996).* Long-range synchronization of oscillatory light responses in the cat retina and lateral geniculate nucleus, en *Nature*, 379, 728–733.

Newsome, W. T., Britten, K. H., & Movshon, J. A. *(1989).* Neuronal correlates of a perceptual decision, en *Nature*, 341, 52–54.

Newsome, W. T., Mikami, A., & Wurtz, R. H. *(1986).* Motion selectivity in macaque visual cortex, III. Psychophysics and physiology of apparent motion, en *Journal of Neurophysiology*, 55, 1340–1351.

Newsome, W. T., & Paré, E. B. *(1988).* A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT), en *Journal of Neuroscience*, 8, 2201–2211.

Newsome, W. T., Shadlen, M. N., Zohary, E., Britten, K. H., & Movshon, J. A. *(1995).* Visual motion: Linking neuronal activity to psychophysical performance, en M. S. Gazzaniga (ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 401–414). Cambridge, MA, MIT Press.

Newton, I. *(1704). Optiks.* Londres, Smith and Walford.

Nishitani, N., & Hari, R. *(2000).* Temporal dynamics of cortical representation for action, en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, 913–918.

Nordby, K. *(1990).* Vision in a complete achromat: A personal account, en R. F. Hess, L. T. Sharpe, & K. Nordby (eds.), *Night vision* (pp. 290–315). Cambridge, Inglaterra, Cambridge University Press.

Northern, J., & Downs, M. *(1978). Hearing in children* 2a edición. Baltimore, MA, Williams & Wilkins.

Norton, S. J., Schultz, M. C., Reed, C. M., Briada, L. D., Durlach, N. L., & Rabinowitz, W. M. *(1977).* Analytic study of the Tadoma method: Background and preliminary results, en *Journal of Speech and Hearing Research*, 20, 574–595.

Nothdurft, H. C. *(1990).* Texton segregation by associated differences in global and local luminance distribution, en *Proceedings of the Royal Society of London*, B239, 295–320.

Nygaard, L. C., & Pisoni, D. B. *(1995).* Speech perception, New directions in research and theory, en J. L. Miller & P. D. Eimas (eds.), *Speech, language, and communication* (pp. 63–97). San Diego, CA, Academic Press.

Nygaard, L. C., Sommers, M. S., & Pisoni, D. B. *(1994).* Speech perception as a talker-contingent process, en *Psychological Science*, 5, 42–46.

Ohzawa, I. *(1998).* Mechanisms of stereoscopic vision: The disparity energy model, en *Current Opinion in Neurobiology*, 8, 509–515.

Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., & Freeman, R. D. *(1996).* Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex, en *Journal of Neurophysiology*, 75, 1779–1805.

Olsen, J. F., & Suga, N. *(1991a).* Combination sensory neurons in the medial geniculate body of the mustache bat: Encoding of relative velocity information, en *Journal of Neurophysiology*, 65, 1254–1273.

Olsen, J. F., & Suga, N. *(1991b).* Combination sensory neurons in the medial geniculate body of the mustache bat: Encoding of target range information, en *Journal of Neurophysiology*, 65, 1275–1296.

Olsho, L. W., Koch, E. G., Carter, E. A., Halpin, C. F., & Spetner, N. B. *(1988).* Pure-tone sensitivity of human infants, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 84, 1316–1324.

Olsho, L. W., Koch, E. G., Halpin, C. F., & Carter, E. A. *(1987).* An observer-based psychoacoustic procedure for use with young infants, en *Developmental Psychology*, 23, 627–640.

Olson, C. R., & Freeman, R. D. *(1980).* Profile of the sensitive period for monocular deprivation in kittens, en *Experimental Brain Research*, 39, 17–21.

Olson, H. *(1967). Music, physics, and engineering* 2a edición. Nueva York, Dover.

Oram, M. W., & Perrett, D. I. *(1994).* Responses of anterior superior temporal polysensory (STPa) neurons to "biological motion" stimuli, en *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6, 99–116.

Orban, G. A., Lagae, L., Verri, A., Raiguel, S., Xiao, D., Maes, H., & Torre, V. *(1992).* First-order analysis of optical flow in monkey brain, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89, 2595–2599.

Orban, G. A., Vandenbussche, E., & Vogels, R. *(1984).* Human orientation discrimination tested with long stimuli, en *Vision Research*, 24, 121–128.

O'Shea, R. P. *(1991)* Thumb's rule tested: Visual angle of thumb's width is about 2 deg. *Perception*, 20, 415-418.

Owen, D. *(2000).* The chosen one, en *The New Yorker*, 21 y 28 de agosto, 106–119.

Owens, E. *(1989).* Present status of adults with cochlear implants, en E. Owens & D. K. Kessler (eds.), *Cochlear implants in young deaf children* (pp. 25–52). Boston, Little, Brown.

Oxford American Dictionary. *(1980).* Nueva York, Oxford University Press.

Oyama, T. *(1960).* Figure-ground dominance as a function of sector angle, brightness, hue, and orientation, en *Journal of Experimental Psychology*, 60, 299–305.

Palmer, S. E. *(1975).* The effects of contextual scenes on the identification of objects, en *Memory and Cognition*, 3, 519–526.

Palmer, S. E. *(1999). Vision science.* Cambridge, MA, MIT Press.

Palmeri, T. J., Goldinger, S. D., & Pisoni, D. B. *(1993).* Episodic encoding of voice attributes and recognition memory for spoken words, en *Journal of Experimental Psychology, Learning Memory and Cognition*, 19, 309–328.

Pantev, C., Oostenveld, R., Engelien, A., Ross, B., Roberts, L. E., & Hoke, M. *(1998).* Increased auditory cortical representation in musicians, en *Nature*, 392, 811–814.

Parkin, A. J. *(1996). Explorations in cognitive neuropsychology.* Oxford, Inglaterra, Blackwell.

Pascalis, O., deSchonen, S., Morton, J., Deruelle, C., & Fabre-Grenet, M. *(1995).* Mother's face recognition by neonates: A replication and an extension, en *Infant Behavior and Development*, 18, 79–85.

Pascual-Leone, A., & Torres, F. *(1993).* Plasticity of sensorimotor cortex reprsentation of the reading finger in Braille readers, en *Brain*, 116, 39–52.

Pasternak, T. *(1990).* Vision following loss of cortical directional selectivity, en M. A. Berkley & W. C. Stebbins (eds.), *Comparative perception* (Vol. 1, pp. 407–428). Nueva York, Wiley.

Pasternak, T., & Merigan, E. H. *(1994).* Motion perception following lesions of the superior temporal sulcus in the monkey, *Cerebral Cortex*, 4, 247–259.

Patuzzi, R. *(1996).* Cochlear micromechanics and macromechanics, en P. Dallos, A. N. Popper, & R. R. Fay (eds.), *The cochlea* (pp. 186–257). Nueva York, Springer.

Paulesu, E., Harrison, J., Baron-Cohen, S., Watson, J. D. G., Goldstein, L., Heather, J., Frackowiak, R. S. J., & Frith, C. D. *(1995).* The physiology of colored hearing, en *Brain*, 118, 661–676.

Pelosi, P. *(1996).* Odorant-binding proteins, *Current Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 29, 199–228.

Penfield, W., & Rasmussen, T. *(1950). The cerebral cortex of man.* Nueva York, Macmillan.

Perl, E. R., & Kruger, L. *(1996).* en L. Kruger (ed.), *Pain and touch* (pp. 179–221). San Diego, CA, Academic Press.

Perrett, D. I., Harries, M. H., Benson, P. J., Chitty, A. J., & Mistlin, A. J. *(1990).* Retrieval of structure from rigid and biological motion: An analysis of the visual responses of neurones in the macaque temporal cortex, en A. Blake & T. Troscianko (eds.), *AI and the eye* (pp. 181–200). Nueva York, Wiley.

Perrett, D. I., Hietanen, J. K., Oram, M. W., & Benson, P. J. *(1992).* Organization and function of cells responsive to faces in the temporal cortex, en *Transactions of the Royal Society of London*, B225, 23–30.

Perrett, D. I., & Oram, M. W. *(1993).* Neurophysiology of shape processing, en *Image and visual computing*, 11, 317–333.

Peterson, F., & Rainey, L. H. *(1911).* The beginnings of mind in the newborn, en *Bulletin of the Lying-In Hospital*, 7, 99–122.

Peterson, M. A. *(1994).* Object recognition processes can and do operate before figure-ground organization, en *Current Directions in Psychological Science*, 3, 105–111.

Pettit, M. J., & Schwark, H. D. *(1993).* Receptive field reorganization in dorsal column nuclei during temporary denervation, en *Science*, 262, 2054–2056.

Pevsner, J., Hou, V., Snowman, A. M., & Snyder, S. H. *(1990).* Odorant-binding protein: Characterization of ligand binding, en *Journal of Biological Chemistry*, 265, 6118–6125.

Pevsner, J., Trifletti, R. R., Strittmatter, S. M., & Snyder, S. H. *(1985).* Isolation and characterization of an olfactory protein for odorant pyrazines, en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 82, 3050–3054.

Pfaffmann, C. *(1974).* Specificity of the sweet receptors of the squirrel monkey, en *Chemical Senses*, 1, 61–67.

Pfeiffer, C. A., & Johnston, R. E. *(1994).* Hormonal and behavioral responses of male hamsters to females and female odors: Roles of olfaction, the vemeronasal system, and sexual experience, en *Physiology and Behavior*, 55, 129–138.

Philbeck, J. W., Loomis, J. M., & Beall, A. C. *(1997).* Visually perceived location is an invariant in the control of action, en *Perception & Psychophysics*, 59, 601–612.

Pirchio, M., Spinelli, D., Fiorentini, A., & Maffei, L. *(1978).* Infant contrast sensitivity evaluated by evoked potentials, en *Brain Research*, 141, 179–184.

Plack, C. J., & Carlyon, R. P. *(1995).* Loudness perception and intensity coding, en B. C. J. Moore (ed.), *Hearing* (pp. 123–160). San Diego, Academic Press.

Plug, C., & Ross, H. E. *(1994).* The natural moon illusion: A multifactor account, en *Perception*, 23, 321–333.

Poggio, G. F. (1990). Cortical neural mechanisms of stereopsis studied with dynamic random-dot stereograms, en *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 55*, 749–758.

Poggio, G. F. (1995). Mechanisms of stereopsis in monkey visual cortex, en *Cerebral Cortex, 5*, 193–204.

Poggio, T. (1984, April). Vision by man and machine, en *Scientific American*, 106–116.

Pokorny, J., Shevell, S. K., & Smith, V. C. (1991). Color appearance and color constancy, en P. Gouras (ed.), *The perception of color, Vol. 6. Vision and visual dysfunction* (pp. 43–61). Boca Raton, FL, CRC Press.

Polk, T. A., & Farah, M. J. (1998). The neural development and organization of letter recognition: Evidence from functional neuroimaging, computational modeling, and behavioral studies, en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 95*, 847–852.

Pons, T. P., Garraghty, P. E., Ommaya, A. K., Kaas, J. H., Taub, E., & Mishkin, M. (1991). Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques, en *Science, 252*, 1857–1860.

Porter, R. H., Makin, J. W., Davis, L. B., & Christensen, K. M. (1992). Breast-fed infants respond to olfactory cues from their own mother and unfamiliar lactating females, en *Infant Behavior and Development, 15*, 85–93.

Porter, R. H., & Schaal, B. (1995). Olfaction and development of social preferences in neonatal organisms, en R. L. Doty (ed.), *Handbook of olfaction and gustation* (pp. 299–321). Nueva York, Marcel Dekker.

Preti, G., Cutler, W. B., Garcia, C. R., Huggins, G. R., & Lawley, H. J. (1986). Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: The role of donor extract from females, en *Hormones and Behavior, 20*, 474–482.

Price, D. D. (2000). Psychological and neural mechanisms of the affective dimension of pain, en *Science, 288*, 1769–1772.

Price, J. L., Carmichael, S. T., Carnes, K. M., Clugnet, M. C., Kuroda, M., & Ray, J. P. (1991). Olfactory output to the prefrontal cortex, en J. L. Davis & H. Eichenbaum (eds.), *Olfaction: A model system for computational neuroscience* (pp. 101–120). Cambridge, MA, MIT Press.

Proffitt, D. R., Bhalla, M., Gossweiler, R., & Midgett, J. (1995). Perceiving geographical slant, en *Psychonomic Bulletin & Review, 2*, 409–428.

Proffitt, D. R., & Kaiser, M. K. (1995). Perceiving events, en W. Epstein & S. Rogers (eds.), *Perception of space and motion* (pp. 227–261). San Diego, CA, Academic Press.

Ptito, A., Zatorre, R. J., Petrides, M., Frey, S., Salivisatos, B., & Evans, A. C. (1993). Localization and lateralization of stereoscopic processing in the human brain, en *Neuroreport, 4*, 1155–1158.

Puce, A., Allison, T., Asgari, M., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1995). Face-sensitive regiions in extrastriate cortex studied by functional MRI, en *Journal of Neurophysiology, 74*, 1192–1199.

Puce, A., Allison, T., Asgari, M., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1996). Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures, A functional magnetic resonsnce imaging study, en *Journal of Neuroscience, 16*, 5205–5215.

Quinn, P. C., Burke, S., & Rush, A. (1993). Part–whole perception in early infancy, Evidence for perceptual grouping produced by lightness similarity. *Infant Behavior and Development, 16*, 19–42.

Quinn, P. C., Rosano, J. L., & Wooten, B. R. (1988). Evidence that brown is not an elemental color, en *Perception and Psychophysics, 43*, 156–164.

Quittner, A. L., Smith, L. B., Osberger, M. J., Mitchell, T. V., & Katz, D. B. (1994). The impact of audition on the development of visual attention, en *Psychological Science, 5*, 347–353.

Rainville , P., Duncan, G. H., Price, D. D., Carrier, B., & Bushnell, C. (1997). Pain affect encoded in human anterior cingulate but not somatosensory cortex, en *Science, 277*, 968–971.

Rakow, N. A., & Suslick, K. S. (2000). A colorimetric sensory array for odour visualization, en *Nature, 406*, 710–713.

Ramachandran, V. S. (1992, May). Blind spots, en *Scientific American*, 86–91.

Ramachandran, V. S., & Anstis, S. M. (1986, May). The perception of apparent motion, en *Scientific American*, 102–109.

Ramachandran, V. S., Armel, C., Foster, C., & Stoddard, R. (1998). Object recognition can drive motion perception, en *Nature, 395*, 852–853.

Ramachandran, V. S., & Hirstein, W. (1998). The perception of phantom limbs, en *Brain, 121*, 1603–1630.

Ramachandran, V. S., & Rogers-Ramachandran, D. (1996). Synaesthesia in phantom limbs induced with mirrors, en *Proceedings of the Royal Society of London. B., 263*, 377–386.

Ranganathan, R., Harris, W. A., & Zuker, C. S. (1991). The molecular genetics of invertebrate phototransduction, en *Trends in Neurosciences, 14*, 486–493.

Ratliff, F. (1965). *Mach bands, Quantitative studies on neural networks in the retina.* Nueva York, Holden-Day.

Ratner, C., & McCarthy, J. (1990). Ecologically relevant stimuli and color memory, en *Journal of General Psychology, 117*, 369–377.

Rauschecker, J. P. (1997). Processing of complex sounds in the auditory cortex of cat, monkey, and man, en *Acta Otolaryngol, Suppl 532*, 34–38.

Rauschecker, J. P. (1998). Cortical processing of complex sounds, en *Current Opinion in Neurobiology, 8*, 516–521.

Rauschecker, J. P., & Korte, M. (1993). Auditory compensation for early blindness in cat cerebral cortex, en *Journal of Neuroscience, 13*, 4538–4548.

Rauschecker, J. P., Tian, B., & Hauser, M. (1995). Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex, en *Science, 268*, 111–114.

Reale, R. A., & Imig, T. J. (1980). Tonotopic organization in auditory cortex of the cat, en *Journal of Comparative Neurology, 192*, 265–291.

Recanzone, G. H. (1998). Rapidly induced auditory plasticity, The ventriloquism aftereffect, en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 95*, 869–875.

Recanzone, G. H., Schreiner, C. E., & Merzenich, M. M. (1993). Plasticity in the frequency representation of primary auditory cortex following discrimination training in adult owl monkeys, en *Journal of Neuroscience, 13*, 87–103.

Reddy, D. R. (1976). Speech recognition by machine: A review. *Proceedings of the Institute of Electrical and Electronic Engineers, 64*, 501–531.

Reed, C. M., Durlach, N. I., Braida, L. D., & Schultz, M. C. (1982). Analytic study of the Tadoma method: Identification of consonants and vowels by an experienced Tadoma user, en *Journal of Speech and Hearing Research, 25*, 108–116.

Reed, R. R., Bakalyar, H. A., Cunningham, A. M., & Levy, N. S. (1992). The molecular basis of signal transduction in olfactory sensory neurons, en D. P. Corey & S. D. Roper (eds.), *Sensory transduction* (pp. 53–60). Nueva York, Rockefeller University Press.

Regan, D. (1986). Luminance contrast: Vernier discrimination, en *Spatial Vision, 1*, 305–318.

Regan, D., & Cynader, M. (1979). Neurons in area 18 of cat visual cortex selectively sensitive to changing size: Nonlinear interactions between responses to two edges, en *Vision Research, 19*, 699–711.

Regan, D., & Vincent, A. (1995). Visual processing of looming and time to contact throughout the visual field, en *Vision Research, 35*, 1845–1857.

Reichardt, W. (1961). Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system, en W. A. Rosenblith (ed.), *Sensory communication* (pp. 303–318). Nueva York, Wiley.

Reichl, R. (1994, March 11). Dining in Nueva York, en *Nueva York Times.*

Rensink, R. A., O'Regan, J. K., & Clark, J. J. (1995). Image flicker is as good as saccades in making large scene changes invisible, en *Perception, 24*(suplemento), 26–27.

Rensick, R. A., O'Regan, J. K., & Clark, J. J. (1996). To see or not to see: The need for attention to perceive changes in scenes, en *Investigative Opthalmology and Visual Science, 37*, S215.

Reymond, L. (1985). Spatial visual acuity of the eagle Aquila audax: A behavioral, optical and anatomical investigation, en *Vision Research, 25*, 1477–1491.

Reynolds, D. V. (1969). Surgery in the rat during electrical analgesia induced by focal brain stimulation, en *Science, 164*, 444–445

Rhoorda, A., & Williams, D. R. (1999). The arrangement of the three cone classes in the living human eye, en *Nature, 397*, 520–522.

Ribaupierre, F. de. (1997). Acoustical information processing in the auditory thalamus and cerebral cortex, en G. Ehret & R. Romand (eds.), *The central auditory system* (pp. 317–398). Nueva York, Oxford University Press.

Riggs, L. A. (1965). Visual acuity, en C. Graham (ed.), *Vision and visual perception.* Nueva York, Wiley.

Rind, F. C., & Simmons, P. J. (1999). Seeing what is coming: Building collision-sensitive neurons, en *Trends in Neurosciences, 22*, 215–220.

Risset, J. C., & Mathews, M. W. (1969). Analysis of musical instrument tones, en *Physics Today, 22*, 23–30.

Rizzolatti, G., Forgassi, L., & Gallese, V. (2000). Cortical mechanisms subserving object grasping and action recognition: A new view on the cortical motor functions, en M. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences.* Cambridge, MA, MIT Press, pp. 539–552.

Robbins, J. (2000). Virtual reality finds a real place, en *Nueva York Times,* July 4.

Robinson, D. L., & Wurtz, R. (1976). Use of an extra-retinal signal by monkey superior colliculus neurons to distinguish real from self-induced stimulus movement, en *Journal of Neurophysiology, 39*, 852–870.

Robson, J. G., Tolhurst, D. J., Freeman, R. D., & Ohzawa, I. (1988). Simple cells in the visual cortex of the cat can be narrowly tuned for spatial frequency, en *Visual Neuroscience, 1*, 415–419.

Rock, I., & Kaufman, L. (1962). The moon illusion: Part 2, en *Science, 136*, 1023–1031.

Roland, P. (1992). Cortical representation of pain, en *Trends in Neuroscience, 15*, 3–5.

Rollman, G. B. (1991). Pain responsiveness, en M. A. Heller & W. Schiff (eds.), *The psychology of touch* (pp. 91–114). Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Rolls, B. J., Rolls, E. T., Rowe, E. A., & Sweeney, K. (1981). Sensory specific satiety in man, en *Physiology and Behavior*, 27, 137–142.

Rolls, E. D. (1996). The orbitofrontal cortex, en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 351, 1433–1444.

Rolls, E. T. (1992). Neurophysiological mechanisms underlying face processing within and beyond the temporal cortical visual areas, en *Transactions of the Royal Society of London*, B335, 11–21.

Rolls, E. T. (2000). The orbitofrontal cortex and reward, en *Cerebral Cortex*, 10, 284–294.

Rolls, E. T., and Baylis, L. L. (1994). Gustatory, olfactory, and visual convergence within the primate orbito-frontal cortex, en *Journal of Neuroscience*, 14, 5437–5452.

Rolls, E. T., Critchley, H. D., Mason, R., & Wakeman, E. A. (1996b). Orbitofrontal cortex neurons: Role in olfactory and visual association learning, en *Journal of Neurophysiology*, 75, 1970–1981.

Rolls, E. T., Critchley, H. D., & Treves, A. (1996a). Representation of olfactory information in the primate orbitofrontal cortex, en *Journal of Neurophysiology*, 75, 1982–1996.

Rolls, E. T., & Rolls, J. H. (1997). Olfactory sensory-specific satiety in humans. *Physiology & Behavior*, 61, 461–473.

Rolls, E. T., Sienkiewicz, Z. J., & Yaxley, S. (1989). Hunger modulates the responses to gustatory stimuli of single neurons in the caudolateral orbitofrontal cortex of the macaque monkey, en *European Journal of Neuroscience*, 1, 53–60.

Rolls, E. T., & Tovee, M. J. (1995). Sparseness of the neuronal representation of stimuli in the primate temporal visual cortex, en *Journal of Neurophysiology*, 73, 713–726.

Romo, R., Hernandez, A., Zainos, A., & Salinas, E. (1998). Somatosensory discrimination based on cortical microstimulation, en *Nature*, 392, 387–390.

Romo, R., & Salinas, E. (1999). Sensing and deciding in the somatosensory system, en *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 487–493.

Rosenstein, D., & Oster, H. (1988). Differential facial responses to four basic tastes in newborns, en *Child Development*, 59, 1555–1568.

Rosenthal, E. (1992, December 29). Chronic pain fells many yet lacks clear cause, en *Nueva York Times*, pp. B5, B6.

Roskies, A. L. (1999). The binding problem, en *Neuron*, 24, 7–9.

Rosowski, J. J. (1996). Models of external–and middle-ear function en H. Hawkins, T. A. McMullen, A. N. Popper, & R. R. Fay (eds.), *Auditory computation* (pp. 15–61). Nueva York, Springer-Verlag.

Rossiter, K. J. (1996). Structure–odor relationships, en *Chemical Reviews*, 96, 3201–3240.

Rouiller, E. M. (1997). Functional organization of the auditory pathways, en G. Ehret & R. Romand (eds.), *The central auditory system* (pp. 3–96). Oxford, Inglaterra, Oxford University Press.

Rowe, M. J., Turman, A. A., Murray, G. M., & Zhang, H. Q. (1996). Parallel processing in somatosensory areas I and II of the cerebral cortex, en O. Franzen, R. Johansson, & L. Terenius (eds.), *Somesthesis and the neurobiology of the somatosensory cortex*. Basel, Birkhauser Verlag, pp. 197–212.

Royden, C. S., Banks, M. S., & Crowell, J. A. (1992). The perception of heading during eye movements, en *Nature*, 360, 583–585.

Rozin, P. (1976). The selection of foods by rats, humans, and other animals, en J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, & C. Beer (eds.), *Advances in the study of behavior*. Nueva York, Academic Press.

Rozin, P. (1982). "Taste–smell confusions" and the duality of the olfactory sense, en *Perception and Psychophysics*, 31, 397–401.

Rozin, P. (1990). Development in the food domain, en *Developmental Psychology*, 26, 555–562.

Rubin, B. D., & Katz, L. C. (1999). Optical imaging of odorant representations in the mammalian olfactory bulb, en *Neuron*, 23, 499–511.

Rubin, E. (1915). Synoplevde Figurer. Copenhagen, Gyldendalske.

Rubin, P., Turvey, M. T., & Van Gelder, P. (1976). Initial phoneme are detected faster in spoken words than in spoken nonwords, *Perception and Psychophysics*, 19, 394–398.

Rushton, S. K., Harris, J. M., Lloyd, M. R., & Wann, J. P. (1998). Guidance of locomotion on foot uses perceived target location rather than optic flow, en *Current Biology*, 8, 1191–1194.

Rushton, S. K., & Salvucci, D. D. (2001). An egocentric account of the visual guidane of locomotion, en *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 6–7.

Rushton, W. A. H. (1961). Rhodopsin measurement and dark adaptation in a subject deficient in cone vision, en *Journal of Physiology*, 156, 193–205.

Rushton, W. A. H. (1964). Color blindness and cone pigments, en *American Journal of Optometry and Archives of the American Academy of Optometry*, 41, 265–282.

Russell, I. J., & Sellick, P. M. (1977). Tuning properties of cochlear hair cells, en *Nature*, 267, 858–860.

Russell, M. J. (1976). Human olfactory communication, en *Nature*, 260, 520–522.

Russell, M. J., Switz, G. M., & Thompson, K. (1980). Olfactory influence on the human menstrual cycle, en *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 13, 737–738.

Ryan, A., & Dallos, P. (1975). Absence of cochlear outer hair cells, Effect on behavioral auditory threshold, en *Nature*, 253, 44–46.

Sachs, M. B., Young, E. D., & Miller, M. I. (1981). Encoding of speech features in the auditory nerve, en R. Carson & B. Grandstrom (eds.), *The representation of speech in the peripheral auditory system* (pp. 115–139). Nueva York, Elsevier.

Sackett, B. (1972). Counting every quantum en *Journal of Physiology*, 223, 131–150.

Sacks, O. (1985). The man who mistook his wife for a hat. Londres, Duckworth.

Sadato, N., Pascual-Leone, A., Grafman, J., Ibanez, V., Deiber, M-P., Dold, G., & Hallett, M. (1996). Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects, en *Nature*, 380, 526–528.

Sakada, H., Taira, M., Kusunoki, M., Murata, A., & Tanaka. (1997). The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action, en *Trends in Neurosciences*, 20, 350–357.

Sakata, H., & Iwamura, Y. (1978). Cortical processing of tactile information in the first somatosensory and parietal association areas in the monkey, en G. Gordon (ed.), *Active touch* (pp. 55–72). Elmsford, NY, Pergamon Press.

Sakata, H., Taira, M., Mine, S., & Murata, A. (1992). Hand-movement-related neurons of the posterior parietal cortex of the monkey: Their role in visual guidance of hand movements, en R. Caminiti, P. B. Johnson, & Y. Burnod (eds.), *Control of arm movement in space, Neurophysiological and computational approaches* (pp. 185–198). Berlin, Springer-Verlag.

Salapatek, P., & Banks, M. S. (1978). Infant sensory assessment: Vision, en F. D. Minifie & L. L. Lloyd (eds.), *Communicative and cognitive abilities: Early behavioral assessment* (pp. 61–106). Baltimore, University Park Press.

Salapatek, P., Bechtold, A. G., & Bushnell, E. W. (1976). Infant visual acuity as a function of viewing distance, en *Child Development*, 47, 860–863.

Salasoo, A., & Pisoni, D. B. (1985). Interaction of knowledge sources in spoken word identification, en *Journal of Memory and Language* 24, 210–231.

Samson, F. K., Barone, P., Irons, W. A., Clarey, J. C., Poirier, P., & Imig, T. J. (2000). Directionality derived from differential sensitivity to monaural and binaural cues in the cat's medial geniculate body, en *Journal of Neurophysiology*, 84, 1330–1345.

Samuel, A. G. (1981). Phonemic restoration: Insights from a new methodology, en *Journal of Experimental Psychology, General*, 110, 474–494.

Samuel, A. G. (1990). Using perceptual-restoration effects to explore the architecture of perception, en G. T. M. Altmann (ed.), *Cognitive models of speech processing* (pp. 295–314). Cambridge, MA, MIT Press.

Sato, M., & Ogawa, H. (1994). Neural coding of taste in macaque monkeys, en K. Kurihara, N. Suzuki, & H. Ogawa (eds.), *Olfaction and taste* (Vol. 11, pp. 388–392). Tokyo, Springer-Verlag.

Sato, M., Ogawa, H., & Yamashita, S. (1994). Gustatory responsiveness of chorda tympani fibers in the cynomolgus monkey, en *Chemical Senses*, 19, 381–400.

Schacter, D. L., Reiman, E., Uecker, A., Polster, M. R., Yun, L. S., & Cooper, L. A. (1995). Brain regions associated with retrieval of structurally coherent visual information, en *Nature*, 376, 587–590.

Schiff, W., & Detwiler, M. L. (1979). Information used in judging impending collision, en *Perception*, 8, 647–658.

Schiffman, H. R. (1967). Size-estimation of familiar objects under informative and reduced conditions of viewing, en *American Journal of Psychology*, 80, 229–235.

Schiffman, S. S., & Erickson, R. P. (1971). A psychophysical model for gustatory quality, en *Physiology and Behavior*, 7, 617–633.

Schiffman, S. S., & Erickson, R. P. (1993). Psychophysics, Insights into transduction mechanisms and neural coding, en S. A. Simon & S. D. Roper (eds.), *Mechanisms of taste transduction* (pp. 395–424). Boca Raton, FL, CRC Press.

Schiller, P. H. (1992). The on and off channels of the visual system, en *Trends in Neurosciences*, 15, 86–92.

Schiller, P. H., Logothetis, N. K., & Charles, E. R. (1990). Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system, en *Nature*, 343, 68–70.

Schmolesky, M. T., Wang, Youngchange, Pu, Mingliang, & Leventhal, A. G. (2000). Degradation of stimulus selectivity of visual cortical cells in senescent rhesus monkeys, en *Nature Neuroscience*, 3, 384–390.

Schnapf, J. L., Kraft, T. W., & Baylor, D. A. (1987). Spectral sensitivity of human cone photoreceptors, en *Nature*, 325, 439–441.

Schreiner, C. H., & Mendelson, J. R. (1990). Functional topography of cat primary auditory cortex: Distribution

of integrated excitation, en *Journal of Neurophysiology, 64*, 1442–1459.

Schubert, E. D. (1980). *Hearing: Its function and dysfunction.* Wien, Springer-Verlag.

Schwind, R. (1978). Visual system of Notonecta glaucia: A neuron sensitive to movement in the binocular visual field, en *Journal of Comparative Physiology, 123*, 315–328.

Scott, T. R. (1987). Coding in the gustatory system, en T. E. Finger & W. L. Silver (eds.), *Neurobiology of taste and smell* (pp. 355–378). Nueva York, Wiley.

Scott, T. R., & Giza, B. K. (1990). Coding channels in the taste system of the rat, en *Science, 249*, 1585–1587.

Scott, T. R., & Giza, B. K. (2000). Issues of gustatory neural coding: Where they stand today, en *Physiology and Behavior, 69*, 65–76.

Scott, T. R., & Plata-Salaman, C. R. (1991). Coding of taste quality, en T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (eds.), *Smell and taste in health and disease* (pp. 345–368). Nueva York, Raven Press.

Searle, C. L., Jacobson, J. Z., & Rayment, S. G. (1979). Stop consonant discrimination based on human audition, en *Journal of the Acoustical Society of America, 65*, 799–809.

Sedgwick, H. (2001). Visual space perception, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell Handbook of Perception.* Oxford, Blackwell Publishers, pp. 128–167.

Segui, J. (1984). The syllable: A basic perceptual unit in speech processing?, en H. Bouma & D. G. Gouwhuis (eds.), *Attention and performance* X (pp. 165–181). Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Shapiro, K. L., Arnell, K. M., & Raymond, J. E. (1997). The attentional blink: A view on attention and glimpse on consciousness, en *Trends in Cognitive Science, 1*, 291–296.

Shapley, R., & Ringach, D. (2000). Dynamics of responses in visual cortex, en M. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences.* Cambridge, MA, MIT Press, pp. 253–261.

Shein, S. J., & DeSimone, R. (1990). Spectral properties of V4 neurons in the Macaque, en Journal of *Neuroscience, 10*, 3369–3389.

Sheinberg, D. L., & Logothetis, N. K. (1997). The role of temporal cortical areas in perceptual organization, en *Proceedings of the National Academy of Sciences, 94*, 3408–3413.

Shepherd, G. M. (1991). Sensory transduction: Entering the mainstream of membrane signaling, en *Cell, 67*, 845–851.

Shepherd, G. M. (1992a). Modules for molecules, en *Nature, 358*, 457–458.

Shepherd, G. M. (1992b). Toward a consensus working model for olfactory transduction, en D. P. Corey & S. D. Roper (eds.), *Sensory transduction* (pp. 19–37). Nueva York, Rockefeller University Press.

Shepherd, G. M. (1994). Discrimination of molecular signals by the olfactory receptor neuron, en *Neuron, 13*, 771–790.

Shepherd, G. M. (1995). Toward a molecular basis for sensory perception, en M. S. Gazzaniga (ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 105–118). Cambridge, MA, MIT Press.

Shepherd, G. M., & Firestein, S. (1991). Making scents of olfactory transduction, en *Current Biology, 1*, 204–206.

Sherk, H., & Stryker, M. P. (1976). Quantitative study of cortical orientation selectivity in visually inexperienced kittens, en *Journal of Neurophysiology, 39*, 63–70.

Sherman, S. M., & Koch, C. (1986). The control of retinogeniculate transmission in the mammalian lateral geniculate nucleus, en *Experimental Brain Research, 63*, 1–20.

Sherrick, C. E. (1968). Bilateral apparent haptic movement, en *Perception and Psychophysics, 4*, 159–160.

Sherrick, C. E., & Rogers, R. (1966). Apparent haptic movement, en *Perception and Psychophysics, 1*, 175–180.

Shiffrar, M. (1994). When what meets where, en *Current Directions in Psychological Science, 3*, 96– 100.

Shiffrar, M., & Freyd, J. J. (1990). Apparent motion of the human body, en *Psychological Science, 1*, 257–264.

Shiffrar, M., & Freyd, J. J. (1993). Timing and apparent motion path choice with human body photographs, en *Psychological Science, 4*, 379–384.

Sicard, G., & Holley, A. (1984). Receptor cell responses to odorants: Similarities and differences among odorants, en *Brain Research, 292*, 283–296.

Silver, W. L., & Finger, T. E. (1991). The trigeminal system, en T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (eds.), *Smell and taste in health and disease* (pp. 97–108). Nueva York, Raven Press.

Sinai, M. J., Ooi, T. L., & He, Z. J. (1998). Terrain influences the accurate judgement of distance, en *Nature, 395*, 497–500.

Singer, W., Artola, A., Engel, A. K., Konig, P., Kreiter, A. K., Lowel, S., & Schillen, T. B. (1993). Neuronal representations and temporal codes, en T. A. Poggio & D. A. Glaser (eds.), *Exploring brain functions, Models in neuroscience* (pp. 179–194). Nueva York, Wiley.

Slater, A. M., & Findlay, J. M. (1975). Binocular fixation in the newborn baby, en *Journal of Experimental Child Psychology, 20*, 248–273.

Slater, A. M., Morison, V., & Rose, D. (1984). Habituation in the newborn, en *Infant Behavior and Development, 7*, 183–200.

Slater, A. M., Morison, V., Somers, M., Mattock, A., Brown, E., & Taylor, D. (1990). Newborn and older infants' perception of partly occluded objects, en *Infant Behavior and Development, 13*, 33–49.

Sloan, L. L., & Wollach, L. (1948). A case of unilateral deuteranopia, en *Journal of the Optical Society of America, 38*, 502–509.

Smith, D., Van Buskirk, R. L., Travers, J. B., & Bieber, S. L. (1983). Coding of taste stimuli by hamster brain stem neurons, en *Journal of Neurophysiology, 50*, 541–558.

Smith, D. V., St. John, S. J., & Boughter, J. D. Jr. (2000). Neuronal cell types and taste quality coding, en *Physiology & Behavior, 69*, 77–85.

Smith, L. B., & Katz, D. B. (1996). Activity-dependent processes in perceptual and cognitive development, en R. Gelman (ed.), *Perceptual and cognitive development* (pp. 413–445). San Diego, CA, Academic Press.

Snowden, R. J., & Milne, A. B. (1997). Phantom motion aftereffects—Evidence of detectors for the analysis of optic flow, en *Current Biology, 7*, 717–722.

Sobel, E. C. (1990). The locust's use of motion parallax to measure distance, en *Journal of Comparative Physiology, 167*, 579–588

Sobel, N., Prabhakaran, V., Desmond, J. E., Glover, G. H., Goode, R. L., Sullivan, E. V. and Gabrieli, D. E. (1998). Sniffing and smelling: Separate subsystems in the human olfactory cortex, en *Nature, 392*, 282–286.

Sobel, N., Prabhakaran, V., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., Sullivan, E. V., & Gabrieli, J. D. E. (2000). Time course of odorant-induced activation in the human primary olfactory cortex, en *Journal of Neurophysiology, 83*, 537–551.

Spear, P. D., Kim, C. B-Y., Ahmad, A., & Tom, B. W. (1996). Relationship between numbers of retinal ganglion cells and lateral geniculate neurons in the rhesus monkey, en *Visual Neuroscience, 13*, 199–203.

Spelke, E. S., Gutheil, G., & Van de Walle, G. (1995). The development of object perception, en S. M. Kosslyn & D. N. Osherson (eds.), *Visual cognition* (pp. 297–330). Cambridge, MA, MIT Press.

Sperduto, R. D., Siegel, D., Roberts, J., & Rowland, M. (1983). Prevalence of myopia in the United States, en *Archives of Ophthalmology, 101*, 405–407.

Srivinisan, M V., Chahl, J. S., Nagle, M. G., & Zhang, S. W. (1997). Embodying natural vision into machines, en M. V. Srinivasan & S. Ventatesh (Eds.) *From living eyes to seeing machines.* Nueva York, Oxford.

Srinivasan, M. V., & Ventatesh, S. (Eds.) (1997). *From living eyes to seeing machines.* Nueva York, Oxford.

Srulovicz, P., & Goldstein, J. L. (1983). A central spectrum model: A synthesis of auditory-nerve timing and place cues in monaural communication of frequency spectrum, en *Journal of the Acoustical Society of America, 73*, 1266–1276.

Stark, L., & Bridgeman, B. (1983). Role of corollary discharge in space constancy, en *Perception and Psychophysics, 34*, 371–380.

Steiner, J. E. (1974). Innate, discriminative human facial expressions to taste and smell stimulation, en *Annals of the Nueva York Academy of Sciences, 237*, 229–233.

Steiner, J. E. (1979). Human facial expressions in response to taste and smell stimulation, en *Advances in Child Development and Behavior, 13*, 257– 295.

Steinmetz, P. N., Roy, A., Fitzgerald, P. J., Hsiao, S. S., Johnson, K. O., & Niebur, E. (2000). Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex, en *Nature, 404*, 187–189.

Stevens, J. A., Fonlupt, P., Shiffrar, M., & Decety, J. (2000). New aspects of motion perception, Selective neural encoding of apparent human movements, en *NeuroReport, 11*, 109–115.

Stevens, J. K., Emerson, R. C., Gerstein, G. L., Kallos, T., Neufeld, G. R., Nichols, C. W., & Rosenquist, A. C. (1976). Paralysis of the awake human: Visual perceptions, en *Vision Research, 16*, 93–98.

Stevens, K. N., & Blumstein, S. (1978). Invariant cues for place of articulation in stop consonants, en *Journal of the Acoustical Society of America, 64*, 1358–1368.

Stevens, K. N., & Blumstein, S. (1981). The search for invariant acoustic correlates of phonetic features, en P. D. Eimas & L. L. Miller (eds.), *Perspectives on the study of speech.* Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Stevens, S. S. (1957). On the psychophysical law, en *Psychological Review, 64*, 153–181.

Stevens, S. S. (1961). To honor Fechner and repeal his law, en *Science, 133*, 80–86.

Stevens, S. S. (1962). The surprising simplicity of sensory metrics, en *American Psychologist, 17*, 29–39.

Stiles, W. S. (1953). Further studies of visual mechanisms by the two-color threshold method. Coloquio sobre problemas opticos de la vision. Madrid, *Union Internationale de Physique Pure et Appliqué, 1*, 65.

Stoerig, P. (1998). Wavelength information processing versus color perception: Evidence from blindsight and color-blind sight, en W. G. K. Backhaus, R. Kliegl, &

J. S. Werner (eds.) *Color vision, perspectives from different disciplines*. Nueva York, Walter de Gruyter, pp. 131–147.

Stoffregen, T. A., Smart, J. L., Bardy, B. G., & Pagulayan, R. J. (1999). Postural stabilization of looking, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 25, 1641–1658.

Stone, H., & Bosley, J. J. (1965). Olfactory discrimination and Weber's law, en *Perceptual and Motor Skills*, 20, 657–665.

Stone, J. (1965). A quantitative analysis of the distribution of ganglion cells in the cat's retina, en *Journal of Comparative Neurology*, 124, 277–352.

Strange, W. (Ed.)(1995). *Speech perception and linguistic experience: Issues in cross-language research*. Timonium, MD, York.

Stryer, L. (1986). Cyclic GMP cascade of vision, en *Annual Review of Neuroscience*, 9, 87–119.

Stryker, M. P. (1989). Is grandmother an oscillation?, en *Nature*, 338, 297–298.

Suga, N. (1990, *June*). Biosonar and neural computation in bats, en *Scientific American*, 60–68.

Sussman, H. M., Hoemeke, K. A., & Ahmed, F. S. (1993). A cross-linguistic investigation of locus equations as a phonetic descriptor for place of articulation, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 94, 1256–1268.

Sussman, H. M., McCaffrey, H. A., & Matthews, S. A. (1991). An investigation of locus equations as a source of relational variance for stop place categorization, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 90, 1309–1325.

Svaetichin, G. (1956). Spectral response curves from single cones, en *Acta Physiologica Scandinavica Supplementum*, 134, 17–46.

Swets, J. A. (1964). *Signal detection and recognition by human observers*. Nueva York, Wiley.

Taira, M., Mine, S., Georgopoulos, A. P., Murata, A., & Sakata, H. (1990). Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement, en *Experimental Brain Research*, 83, 29–36.

Takagi, S. F. (1980). Dual nervous systems for olfactory functions in mammals, en H. Van der Starre (ed.), *Olfaction and taste* (Vol. 7, pp. 275–278). London, IRC Press.

Tanaka, K. (1993). Neuronal mechanisms of object recognition, en *Science*, 262, 684–688.

Tanaka, K., Siato, H.-A., Fukada, Y., & Moriya, M. (1991). Coding visual images of objects in inferotemporal cortex of the Macaque monkey, en *Journal of Neurophysiology*, 66, 170–189.

Tarr, M. J. (1994). Visual representation, en V. Ramachandran (ed.), *Encyclopedia of human behavior* (Vol. 4, pp. 503–512). Nueva York, Academic Press.

Teghtsoonian, R., Teghtsoonian, M., Berglund, B., & Berglund, U. (1978). Invariance of odor strength with sniff vigor: An olfactory analogue to size constancy, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 4, 144–152.

Teller, D. Y. (1990). The domain of visual science, en L. Spellman & J. S. Werner (eds.), *Visual perception: The neurophysiological foundations* (pp. 11–21). San Diego, CA, Academic Press.

Teller, D. Y. (1997). First glances: The vision of infants, en *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 38, 2183–2199.

Ter-Pogossian, M. M., Phelps, M. E., Hoffman, E. J., & Mullani, N. A. (1975). A positron-emission tomograph for nuclear imaging (PET), en *Radiology*, 114, 89–98.

Terwogt, M. M., & Hoeksma, J. B. (1994). Colors and emotions: Preferences and combinations, en *Journal of General Psychology*, 122, 5–17.

Tessier-Lavigne, M. (1991). Phototransduction and information processing in the retina, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (eds.), *Principles of neural science* (3rd ed., pp. 400–417). Nueva York, Elsevier.

Teuber, H. L. (1960). Perception, en J. Field, H. W. Magoun, & V. E. Hall (eds.), *Handbook of physiology* (Sect. 1, Vol. 3). Washington, DC, American Physiological Society.

Tittle, J. S., & Braunstein, M. L. (1993). Recovery of depth from binocular disparity and structure from motion, en *Perception and Psychophysics*, 54, 509–523.

Tonndorf, J. (1960). Shearing motion in scala media of cochlear models, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 44, 1546–1554.

Tonndorf, J., & Khanna, S. M. (1968). Submicroscopic displacement amplitudes of the tympanic membrane (cat) measured by laser interferometer, en *Journal of the Acoustical Society of America*, 44, 1546–1554.

Treisman, A. (1986). Features and objects in visual processing, en *Scientific American*, 255, 114B–125B.

Treisman, A. (1987). Properties, parts, and objects, en K. R. Boff, L. Kaufman, & F. P. Thomas (eds.), *Handbook of perception and human performance* (capítulo 35). Nueva York, Wiley.

Treisman, A. (1992). Perceiving and re-perceiving objects, en *American Psychologist*, 47, 862–875.

Treisman, A. (1993). The perception of features and objects, en A. Baddeley & L. Weiskrantz (eds.), *Attention, Selection, awareness, and control* (pp. 5–34). Oxford, Inglaterra, Clarendon Press.

Treisman, A. (1998). The perception of features and objects, en R. D. Wright (ed.), *Visual attention*. Nueva York, Oxford University Press, pp. 26–54.

Treisman, A. (1999). Solutions to the binding problem: Progress through controversy and convergence, en *Neuron*, 24, 105–110.

Tresilean, J. R. (1999). Visual timed action: Time-out for "tau"? *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 301–309.

Tresilian, J., R., Mon-Williams, M., & Kelly, B. (1999). Increasing confidence in vergence as a cue to distance, en *Proceedings of the Royal Society of London*, 266B, 39–44.

Trevor-Roper, P. (1970). *The world through blunted sight*. Indianapolis, IN, Bobbs-Merrill.

Truax, B. (1984). *Acoustic communication*. Norwood, NJ, ABLEX.

Turk, D. C., & Flor, H. (1999). Chronic pain, a biobehavioral perspective, en R. J. Gatchel & D. C. Turk (eds.), *Psychosocial factors in pain*. Nueva York, Guilford, pp. 18–34.

Turman, A. B., Morley, J. W., & Rowe, M. J. (1998). Functional organization of the somatosensory cortex in the primate, en J. W. Morley (ed.), *Neural aspects of tactile sensation*. Nueva York, Elsevier Science, pp. 167–193.

Tye-Murray, N., Spencer, L., & Woodworth, G. G. (1995). Acquisition of speech by children who have prolonged cochlear implant experience, en *Journal of Speech and Hearing Research*, 38, 327–337.

Tyler, C. W. (1990). A stereoscopic view of visual processing streams, en *Vision Research*, 30, 1877–1895.

Tyler, C. W. (1997a). Analysis of human receptor density, en V. Lakshminarayanan (ed.), *Basic and clinical applications of vision science* (pp. 63–71). Norwell, MA, Kluwer Academic.

Tyler, C. W. (1997b). *Human cone densities: Do you know where all your cones are?* Manuscrito aún no publicado.

Uchikawa, K., Uchikawa, H., & Boynton, R. M. (1989). Partial color constancy of isolated surface colors examined by a color-naming method, en *Perception*, 18, 83–91.

Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). "What" and "where" in the human brain, en *Current Opinion in Neurobiology*, 4, 157–165.

Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems, en D. J. Ingle, M. A. Goodale, & R. J. Mansfield (eds.), *Analysis of visual behavior* (pp. 549–580). Cambridge, MA, MIT Press.

Valdez, P., & Mehribian, A. (1994). Effect of color on emotions, en *Journal of Experimental Psychology, General*, 123, 394–409.

Vallbo, A. B., & Hagbarth, K. E. (1967). Impulses recorded with microelectrodes in human muscle nerves during stimulation of mechano-receptors and voluntary contractions, en *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 23, 392.

Vallbo, A. B., & Johansson, R. S. (1978). The tactile sensory innervation of the glabrous skin of the human hand, en G. Gordon (ed.), *Active touch* (pp. 29–54). Nueva York, Oxford University Press.

Van Essen, D. C., & Anderson, C. H. (1995). Information processing strategies and psthways in the primate visual system. S. F. Zornetzer, J. L. Davis, & C. Lau (*eds*), *An introduction to neural and electronic networks 2a edición*. San Diego, Academic Press, pp. 45–75.

Van Essen, D. C., & DeYoe, E. A. (1995). Concurrent processing in the primary visual cortex, en M. S. Gazzaniga (ed.), *The cognitive neurosciences*. Cambridge, MA, MIT Press, pp. 383–400.

Varner, D., Cook, J. E., Schneck, M. E., McDonald, M., & Teller, D. Y. (1985). Tritan discriminations by 1- and 2-month-old human infants, en *Vision Research*, 25, 821–831.

Vecera, S. P., & O'Reilly, R. C. (2000). Graded effects in hierarchical figure-ground organization: Reply to Patterson (1999), en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 26, 1221–1231.

Vega-Bermudez, F., Johnson, K. O., & Hsiao, S. S. (1991). Human tactile pattern recognition: Active versus passive touch, velocity effects, and patterns of confusion, en *Journal of Neurophysiology*, 65, 531–546.

Vermeij, G. (1997). *Privileged hands: A scientific life*. Nueva York, Freeman.

Vogten, L. L. M. (1974). Pure-tone masking: A new result from a new method, en E. Zwicker & E. Terhardt (eds.), *Facts and models in hearing*. Berlin, Springer-Verlag, pp. 142-155.

Von der Emde, G., Schwarz, S., Gomez, L., Budelli, R., & Grant, K. (1998). Electric fish measure distance in the dark, en *Nature*, 395, 890–894.

von Holst, E. (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs, en *British Journal of Animal Behaviour*, 2, 89–94.

von Noorden, G. K., & Maumanee, A. E. (1968). Clinical observations on stimulus deprivation amblyopia (amblyopia ex anopsia), en *American Journal of Ophthalmology*, 65, 220–224.

Wachmuth, E., Oram, M. W., & Perrett, D. I. (1994). Recognition of objects and their component parts: Responses of single units in the temporal cortex of the macaque, en *Cerebral Cortex, 4*, 509–522.

Wald, G. (1964). The receptors of human color vision, en *Science, 145*, 1007–1017.

Wald, G., & Brown, P. K. (1958). Human rhodopsin, en *Science, 127*, 222–226.

Waldrop, M. M. (1988). A landmark in speech recognition, en *Science, 240*, 1615.

Wall, P. D., & Melzack, R. (Eds.). (1994). *Textbook of pain* 3a edición. Edinburgh, Reino Unido, Churchill Livingstone.

Wallace, M. A. (1994). Implicit perception in visual neglect: Implications for theories of attention, en M. J. Farah & G. Ratcliff (eds.), *Neuropsychology of high level vision* (pp. 359–370). Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Wallach, H. (1963). The perception of neutral color, en *Scientific American, 208*(1), 107–116.

Wallach, H., Newman, E. B., & Rosenzweig, M. R. (1949). The precedence effect in sound localization, en *American Journal of Psychology, 62*, 315–336.

Wallach, H., & O'Connell, D. N. (1953). The kinetic depth effect, en *Journal of Experimental Psychology, 45*, 205–217.

Walls, G. L. (1942). *The vertebrate eye.* Nueva York, Hafner. (Reimpreso en 1967)

Walls, G. L. (1953). *The lateral geniculate nucleus and visual histophysiology.* Berkeley, University of California Press.

Walton, G. E., Bower, N. J. A., & Power, T. G. R. (1992). Recognition of familiar faces by newborns, en *Infant Behavior and Development, 15*, 265–269.

Wang, Y., & Frost, B. J. (1992). Time to collision is signalled by neurons in the nucleus rotundus of pigeons, en *Nature, 356*, 236–238.

Wann, J., & Land, M. (2000). Steering with or without the flow: Is the retrieval of heading necessary?, en *Trends in Cognitive Science, 4*, 319–324.

Ward, W. D., & Glorig, A. (1961). A case of firecracker-induced hearing loss, en *Laryngoscope, 71*, 1590–1596.

Warren, R. M. (1970). Perceptual restoration of missing speech sounds, en *Science, 167*, 392–393.

Warren, R. M., Kay, B. A., Zosh, W. D., Duchon, A. P., & Suhac, S. (2001). Optic flow is used to control human walking, en *Nature Neuroscience, 4*, 213–216.

Warren, R. M., Obuseck, C. J., & Acroff, J. M. (1972). Auditory induction of absent sounds, en *Science, 176*, 1149.

Warren, S., Hamalainen, H., & Gardner, E. P. (1986). Objective classification of motion- and direction-sensitive neurons in primary somatosensory cortex of awake monkeys, en *Journal of Neurophysiology, 56*, 598–622.

Warren, W. H. (1995). Self-motion: Visual perception and visual control, en W. Epstein & S. Rogers (eds.), *Handbook of perception and cognition, Perception of space and motion* (pp. 263–323). Nueva York, Academic Press.

Warren, W. H., Kay, B. A., Yilmaz, E. H. (1996). Visual control of posture during walking: Functional specificity, en *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance, 22*, 818–838.

Wassle, H., Grunert, U., Rohrenbeck, J., & Boycott, B. B. (1990). Retinal ganglion cell density and cortical magnification factor in the primate, en *Vision Research, 30*, 1897–1911.

Watkins, C. R., & Mayer, D. J. (1982). Organization of endogenous opiate and nonopiate pain control system, en *Science, 176*, 1149.

Webster's new collegiate dictionary. (1956). Springfield, MA, Merriam.

Weinstein, S. (1968). Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex, and laterality, en D. R. Kenshalo (ed.), *The skin senses* (pp. 195–218). Springfield, IL, Thomas.

Weisenberg, M. (1977). Pain and pain control, en *Psychological Bulletin, 84*, 1008–1044.

Weissberg, M. (1999). Cognitive aspects of pain, en P. D. Wall and R. Melzak (eds). *Textbook of pain 4a edición.* Nueva York, Churchill Livingstone, pp. 345–358.

Werker, J. (1991). The ontogenty of speech perception, en I. G. Mattingly & M. Studdert-Kennedy (eds.), *Modularity and the motor theory of speech perception* (pp. 91–109). Hillsdale, NJ, Erlbaum.

Werker, J. F., & Tees, R. C. (1984). Cross-language speech perception: Evidence for perceptual reorganization during the first year of life, en *Infant Behavior and Development, 7*, 49–63.

Werner, L. A., & Bargones, J. Y. (1992). Psychoacoustic development of human infants, en C. Rovee-Collier & L. Lipsett (eds.), *Advances in infancy research* (Vol. 7, pp. 103–145). Norwood, NJ, ABLEX.

Werner, L. A., & Bernstein, I. L. (2001). Development of the auditory, gustatory, olfactory, and somatosensory systems, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell handbook of perception.* Oxford, Reino unido, Blackwell, pp. 669–708.

Wertheimer, M. (1912). Experimentelle Stuidien uber das Sehen von Beuegung, en *Zeitchrift fuer Psychologie, 61*, 161–265.

Wessel, D. L. (1979). Timbre space as a musical control structure, en *Computer Music Journal, 3*, 45–52.

Wever, E. G. (1949). *Theory of hearing.* Nueva York, Wiley.

Whalen, D. H., & Liberman, A. M. (1987). Speech perception takes precedence over non-speech perception, en *Science, 237*, 169–171.

White, J. (1968). *The birth and rebirth of pictorial space* 2a edición. Londres, London, Faber & Faber.

White, M. (1981). The effect of the nature of the surround on the perceived lightness of grey bars within square-wave test gratings, en *Perception, 10*, 215–230.

Whitsel, B. L., Roppolo, J. R., & Werner, G. (1972). Cortical information processing of stimulus motion on primate skin, en *Journal of Neurophysiology, 35*, 691–717.

Wiesel, T. N., & Hubel, D. H. (1963). Single cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye, en *Journal of Neurophysiology, 26*, 1003–1017.

Wiesel, T. N., & Raviola, E. (1977). Myopia and eye enlargement after neonatal lid fusion in monkeys, en *Nature, 266*, 66–68.

Wightman, F. L. (1973). Pitch and stimulus fine structure, en *Journal of the Acoustical Society of America, 54*, 397–406.

Wightman, F. L., & Jenison, R. (1995). Auditory spatial layout, en W. Epstein & S. Rogers (eds.), *Perception of space and motion* (pp. 365–400). San Diego, CA, Academic Press.

Wightman, F. L., & Kistler, D. J. (1993). Sound localization, en W. Yost, R. R. Fay, & A. N. Popper (eds.), *Human psychophysics* (pp. 155–192) Nueva York, Springer-Verlag.

Wildsoet, C. F. (1997). Active emmetropization–evidence for its existence and ramifications for clinical practice en *Ophthalmology and Physiological Optics, 17*, 279–290.

Williams, S. M., McCoy, A. N., & Purves, D. (1998). The influence of depicted illumination on brightness, en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 95*, 13296–13300.

Wilson, D. A. (1998). Synaptic correlates of odor habituation in the rat anterior piriform cortex, en *Journal of Neurophysiology, 80*, 998–1001.

Wilson, J. R., Friedlander, M. J., & Sherman, M. S. (1984). Ultrastructural morphology of identified X- and Y-cells in the cat's lateral geniculate nucleus, en *Proceedings of the Royal Society, B211*, 411–436.

Wolfe, J. M. (1997). Inattentional amnesia, en V. Goltheart (ed.), *Fleeting memories.* Cambridge, MA, MIT Press.

Wood, R. M., Harvey, M. A., Young, C. E., Beedie, A., & Wilson, T. (2000). Weighting to go with the flow, en *Current Biology, 10*, 545R–546R.

Wysecki, G., & Stiles, W. S. (1965). *Color science: Concepts and methods, quantitative data and formulae.* Nueva York, Wiley.

Xu, F., & Carey, S. (1994, June). *Infants' ability to individuate and trace the identity of objects.* Estudio presentado en la Conferencia internacional sobre estudios de infantes, París.

Ye, Q., Heck, G., & DeSimone, J. A. (1991). The anion paradox in sodium taste reception: Resolution by voltage-clamp studies, en *Science, 254*, 724–726.

Yonas, A., Granrud, C. E., Arterberry, M. E., & Hanson, B. L. (1986). Infant's distance from linear perspective and texture gradients, en *Infant Behavior and Development, 9*, 247–256.

Yonas, A., Pettersen, L., & Granrud, C. E. (1982). Infant's sensitivity to familiar size as information for distance, en *Child Development, 53*, 1285–1290.

Yost, W. A. (1997). The cocktail party problem: Forty years later, en R. H. Kilkey & T. R. Anderson. (eds.) *Binaural and spatial hearing in real and virtual environments.* Hillsdale, NJ, Erlbaum, pp. 329–347.

Yost, W. A. (2001). Auditory localization and scene perception, en E. B. Goldstein (ed.), *Blackwell handbook of perception.* Oxford, Reino Unido, Blackwell, pp. 437–468.

Yost, W. A., & Guzman, S. J. (1996). Auditory processing of sound sources, Is there an echo in here?, en *Current Directions in Psychological Science, 5*, 125–131.

Yost, W. A., & Sheft, S. (1993). Auditory processing, en W. A. Yost, A. N. Popper, & R. R. Fay (eds.), *Handbook of auditory research* (Vol. 3). Nueva York, Springer-Verlag.

Young, M. P. (1995). Open questions about the neural mechanisms of visual pattern recognition, en M. S. Gazzaniga (ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 463–474). Cambridge, MA, MIT Press.

Young, R. S. L., Fishman, G. A., & Chen, F. (1980). Traumatically acquired color vision defect, en *Investigative Ophthalmology and Visual Science, 19*, 545–549.

Young, T. (1802). On the theory of light and colours, en *Transactions of the Royal Society of London, 92*, 12–48.

Young-Browne, G., Rosenfield, H. M., & Horowitz, F. D. (1977). Infant discrimination of facial expression, en *Child Development, 48*, 555–562.

Yuodelis, C., & Hendrickson, A. (1986). A qualitative and quantitative analysis of the human fovea during development, en *Vision Research, 26*, 847–855.

Zadnik, K., Satariano, W. A., Mutti, D. O., Sholtz, R. I., & Adama, A. J. (1994). The effect of parental history of myopia on children's eye size, en *Journal of the American Medical Association, 271*, 1323–1327.

Zapadia, M. K., Ito, M., Gilbert, C. G., & Westheimer, G. (1995). Improvement in visual sensitivity by changes in local context: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys, en *Neuron, 15,* 843–856.

Zatorre, A. J. (1988). Pitch perception of complex tones and human temporal-lobe function, en *Journal of the Acoustical Society of America, 84,* 566–572.

Zatorre, A. J., Evans, A. C., & Meyer, E. (1994). Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch, en *Journal of Neuroscience, 14,* 1908–1919.

Zatorre, A. J., Evans, A. C., Meyer, E., & Gjedde, A. (1992). Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing, en *Science, 256,* 846–849.

Zeki, S. (1990). A century of cerebral achromatopsia, en *Brain, 113,* 1721–1777.

Zeki, S., Watson, J. D. G., Lueck, C. J., Friston, K. J., Kennard, C., & Frackowiak, R. S. J. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex, en *Journal of Neuroscience, 11,* 641–649.

Zellner, D. A., Bartoli, A. M., & Eckard, R. (1991). Influence of color on odor identification and liking ratings, en *American Journal of Psychology, 104,* 547–561.

Zenner, H. P. (1986). Motile responses in outer hair cells, en *Hearing Research, 22,* 83–90.

Zihl, J., von Cramon, D., & Mai, N. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage, en *Brain, 106,* 313–340.

Zihl, J., von Cramon, D., Mai, N., & Schmid, C. (1991). Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage, en *Brain, 114,* 2235–2252.

Zipser, K., Lamme, V. A. F., & Schiller, P. H. (1996). Contextual modulation in primary visual cortex, en *Journal of Neuroscience, 15,* 7376–7389.

Zohary, E., Celebrini, S., Britten, K. H., Newsome, W. T. (1994). Neuronal plasticity that underlies improvement in perceptual performance, en *Science, 263,* 1289–1292.

Zylbermann, R., Landau, D., & Berson, D. (1993). The influence of study habits on myopia in Jewish teenagers, en *Journal of Pediatric Ophthalmology and Strabismus,* 30, 319–322.

ÍNDICE DE AUTORES

Abbott, L. F., 125
Abeles, M., 362
Abramov, I., 189, 196, 200, 515
Ache, B. W., 475
Ackerman, D., 344, 475, 568
Acroff, J. M., 400
Adelson, E. H., 70, 211, 214
Adrian, E. D., 20
Agloti, S., 458
Ahissar, E., 386
Ahissar, M., 386
Ahmed, F. S., 416
Alampay, D. A., 8, 10, 12
Alberti, L. B., 230
Albrecht, D. G., 91
Albright, T. D., 69, 278
Alexander, K. R., 522, 523
Alpern, M., 202, 203
Ames, A., 258
Andersen, R. A., 264, 288, 318
Anderson, C. H., 95
Angelerques, R., 123
Anstis, S. M., 291
Aristotle, 18
Arnell, K. M., 131
Arnheim, R., 148
Aronson, E., 311
Ashmead, D. H., 382, 531
Aslin, R. N., 263, 519, 524, 527
Atkinson, J., 513
Au, W. W. L., 340
Aubert, H., 272
Au Eong, K. G., 539
Awaya, S., 262
Axel, R., 476, 480
Azzopardi, P., 96

Bach, J. S., 397
Bach-y-Rita, P., 179
Backhaus, W. G. K., 189, 206, 216
Baird, J. C., 260
Balogh, R. D., 534
Banks, M. S., 513, 515, 516
Bannister, H., 314
Bardy, B. G., 315
Bargones, J. Y., 529
Barinaga, M., 387
Barlow, H. B., 56, 240
Barrow, H. G., 174
Bartoli, A. M., 218
Bartoshuk, L. M., 489, 491, 496
Basbaum, A. I., 465
Battaglini, P., 282
Bauer, R., 136
Baumgart, F., 386
Baylis, L. L., 499, 500
Bayliss, G. C., 159
Baylor, D. A., 48, 56, 191
Beall, A. C., 309
Beauchamp, G. K., 476, 491, 534, 536
Beauchamp, M. S., 201
Bechtold, A. G., 513
Beck, J., 155, 165, 174
Békésy, G. von, 351, 352, 353, 576
Bell, A. G., 336
Benary, W., 69
Bennett, P. J., 515
Beranek, L., 393
Berger, K. W., 392
Bergman, H., 386
Berkow, I., 575
Berlucchi, G., 458
Bernstein, I. L., 528
Berson, D., 539
Bertenthal, B. I., 312, 527
Bertino, M., 536
Bhalla, M., 319
Bieber, S. L., 493
Biederman, I., 168, 169, 170, 171
Birch, E. E., 513, 524, 525, 538
Birnberg, J. R., 475
Blackburn, J. M., 314
Blake, R., 242, 243, 261, 395
Blakemore, C., 100, 101, 240, 276
Blakeslee, A. F., 491
Blauert, J., 385
Bloom, F., 18
Blumstein, S. E., 416
Boell, E., 435
Bolanowski, S. J., 438
Bonda, E., 286
Bontecou, D. C., 385
Boring, E. G., 147, 248, 249, 250
Bornstein, M. H., 521, 522
Borton, R., 540
Bosley, J. J., 476
Boussourd, D., 114
Bower, J. M., 18
Bower, T. G. R., 540, 541
Bowers, J. N., 382
Bowmaker, J. K., 54, 522
Boycott, B. B., 41
Boyle, A. J. F., 354
Boynton, R. M., 203
Bozza, T. C., 482
Braddick, O., 513
Bradley, D. C., 288
Bradley, D. R., 147
Brainard, D. H., 209
Braunstein, M. L., 244
Bregman, A. S., 175, 395, 397, 398
Breipohl, W., 475
Bridgeman, B., 282

Britten, K., 278
Bromberg, B., 575
Brosch, M., 136
Brown, A. A., 574
Brown, C. M., 175
Brown, K. T., 216
Brown, P. K., 53, 54, 191
Brownell, W. E., 359
Bruce, C., 120
Brugge, J. F., 385
Brugger, P., 458
Brungart, D. S., 382
Bruno, N., 244
Bryan, S. S., 426
Buchsbaum, G., 200
Buck, L., 480
Bugelski, B. R., 8, 10, 12
Bunch, C. C., 568
Burke, S., 518
Burr, D. C., 317
Burton, A. M., 123
Bushnell, E. W., 513, 541
Bushnell, I. W. R., 517

Cabanac, M., 498
Cain, W. S., 218, 474, 476, 477, 496, 497, 498
Callender, M. G., 539
Calvert, G. A., 420
Campbell, F. W., 89, 92
Campbell, J., 397
Campbell, J. N., 461
Campbell, R., 325, 420
Carello, C., 395
Carey, S., 520, 521
Carlyon, R. P., 339
Casagrande, V. A., 78, 81, 427
Castellucci, V. F., 482
Cavanaugh, P. H., 477
Cernoch, J. M., 477, 534
Chairello, C., 426
Chance, G., 531
Chapman, T., 430
Charles, E. R., 81
Chatterjee, S. H., 293
Chen, C. J., 539
Chen, F., 186
Chikiris, M., 235
Chino, Y., 127
Chodosh, L. A., 314
Churchland, P. S., 45
Cicinelli, J. G., 379
Cinelli, A. R., 482
Clark, G. M., 574
Clark, J. J., 133
Clark, S. B., 463
Clark, V. P., 123
Clark, W. C., 463
Clulow, F. W., 188
Cohen, L. B., 510
Cohen, N., 575
Colburn, H. S., 378
Colby, C., 133, 134
Cole, R., 418
Collett, T. S., 244, 245
Coltheart, M., 230
Comel, M., 437
Conel, J. L., 514, 515
Connolly, M., 81
Cooper, E. E., 170
Cooper, G. G., 100, 101
Cooper, R. P., 529
Coppola, D. M., 89
Corbit, J. D., 418, 419
Costanzo, R. M., 450
Cowart, B. J., 484, 534, 536
Cowey, A., 96, 186
Craig, J. C., 444
Cramon, D., 271
Craton, L., 518
Critchley, H. D., 485, 501
Culler, E. A., 354
Cumming, B. G., 241, 242
Cutting, J. E., 227, 244
Cynader, M., 262, 317

Daher, M., 536
Dallos, P., 348, 359
Dalton, J., 200
Dartnall, H. J. A., 54, 191, 522
Davies, S., 464
Davis, R. G., 218
Day, R. H., 257
DeAngelis, G. C., 241, 242, 243
DeCasper, A., 529
Deibert, E., 455
Dekle, D. J., 428, 430
Delgutte, B., 426
DeLucia, P., 256, 257
Denes, P. B., 348, 412, 421
DePriest, D. D., 114
Derbyshire, S. W. G., 461
Descartes, R., 18
DeSimone, J. A., 489
Desimone, R., 114, 120, 133, 200, 278
Desor, J. A., 476
Detwiler, M. L., 313
Deutsch, D., 399, 400
DeValois, K. K., 91, 199
DeValois, R. L., 89, 91, 197, 198, 199
deVries, H., 476
deWeid, M., 463
DeYoe, E. A., 241
Dobelle, W. H., 576
Dobson, V., 512, 513
Dodd, B., 325, 420
Dodd, G. G., 476
Dodd, J., 482
Dong, W. K., 461
Doolittle, B., 152, 153
Doty, R. L., 474*n*, 475, 477, 534
Dowell, R. C., 574
Dowling, J. E., 41
Dowling, W. J., 364, 400
Downs, M., 572
Driver, J., 159
DuBose, C. N., 218
Duchamp-Viret, P., 482, 483
Duclaux, R., 443
Duffy, C. J., 317
Durlach, N. I., 378, 382
Durrant, J., 345, 347

Eckard, R., 218
Eckhorn, R., 136
Egan, J. P., 355, 356
Eimas, P. D., 418, 419, 520, 531, 532
Elbert, T., 368, 456
Emmert, E., 252
Engel, A. K., 135, 136
Engel, S., 201
Engel, S. A., 71, 89
Engelman, K., 536
Engen, T., 16, 476
Epstein, W., 229
Erickson, R., 392
Erickson, R. P., 490, 492, 493
Erulkar, S. D., 426
Evans, A. C., 365
Evans, E. F., 364
Exner, S., 272

Fadiga, L., 323
Fagan, J. F., 512
Fantino, M., 498
Fantz, R. L., 511, 526
Farah, M., 178
Fattori, P., 282
Fechner, G., 9, 12–13, 15, 16
Feddersen, W. E., 378
Felleman, D. J., 118
Feng, A. S., 426
Fenwick, K. D., 531
Fernald, R. D., 217
Field, J., 529, 530
Fields, H. L., 465
Fifer, W., 529
Findlay, J. M., 524
Finger, T. E., 474*n*, 489
Fiorentini, A., 91, 516
Firestein, S., 480, 485
Fishman, G. A., 186
Fletcher, H., 340
Flor, H., 458, 462, 465
Fodor, J. A., 118*n*
Forgassi, L., 322, 323
Fourier, A., 338
Fowler, C. A., 428, 430
Fox, A. C., 491
Fox, C. R., 312
Fox, R., 216, 524, 525, 527
Frank, M. E., 482, 489, 490, 493, 495, 497
Freeman, R. D., 101, 262
Freyd, J., 292, 293
Friedlander, M. J., 79
Frisina, R. D., 341, 349, 379
Friston, K. J., 130
Frost, B., 315, 316, 317
Fujita, I., 121
Fuld, K., 189, 260
Furmanski, C. S., 89
Fuzessery, Z. M., 426

Gagliese, L., 457
Galen, 18
Gallese, V., 322, 323
Galletti, C., 282
Gamble, A. E. McC., 476
Ganchrow, J. R., 536
Gardner, E. B., 450
Gardner, E. P., 295, 296, 450
Gardner, M. B., 381
Gardner, R. S., 381
Gauthier, I., 128, 129
Gaver, W. W., 393
Gescheider, G. A., 16, 341, 349, 379, 590
Geschwind, N., 426
Getty, D. J., 364
Gibson, J. J., 282, 302, 306, 307, 394, 452
Gilbert, C. D., 135
Gilchrist, A., 70, 210, 211
Gilinsky, A. S., 250
Gillam, B., 238
Girvin, J. P., 576
Giza, B. K., 474, 493, 495
Glanz, J., 393
Glickstein, M., 39, 81
Glorig, A., 568
Goldinger, S. D., 425
Goldstein, E. B., 11, 48, 227
Goldstein, J. L., 364
Goldstein, M. H., 362
Golgi, C., 23
Golledge, R. G., 380, 382
Goodale, M. A., 6, 115, 116, 117
Goodwin, A. W., 454
Gordon, J., 189, 196, 200
Gottschalk, A., 200
Couras, P., 189
Graham, C. H., 202, 273
Granrud, C. E., 525, 526, 527
Gray, C. M., 135
Gray, R., 313
Graziadei, P. P. C., 475
Graziano, M. S. A., 138, 139, 317, 318, 320, 321, 326, 387
Green, D. M., 376
Green, K., 409*n*, 413
Gregory, R. L., 252, 255
Griffin, D. R., 246
Griffiths, T. D., 386
Grimes, J., 133
Gross, C. A., 278
Gross, C. G., 110, 120, 121, 138, 139, 317, 320, 321, 326, 387
Gruber, H. E., 260
Gulick, W. L., 341, 349, 379
Gutheil, G., 520
Guzman, S. J., 385
Gwiazda, J., 513, 524, 525, 538, 539
Gyr, J. W., 279

Haake, R. J., 525, 526, 527
Hackett, T. A., 361, 362
Hagbarth, K. E., 439
Hagen, M. A., 230
Haith, M. M., 526
Hake, H. W., 355, 356
Hall, E. G., 464
Hall, J. L., 385
Hall, M. D., 428
Hall, M. J., 491
Halpern, B., 490
Halpern, D. L., 395
Hamalainen, H., 450
Hamer, R. D., 522, 523
Handel, S., 391
Hari, R., 323, 324
Harkness, L. I. K., 244, 245
Harris, J. M., 309
Harris, L., 513
Harris, W. A., 48
Hartline, K., 63
Harwood, D. L., 364, 400
Hausain, M., 321
Hauser, M., 364, 426
Haxby, J. V., 114
He, Z. J., 231, 232
Hebb, D. O., 100
Hebert, C., 379
Hecaen, H., 123
Hecht, S., 46
Heck, G., 489
Heffner, H. E., 340
Heffner, R. S., 340
Heise, G. A., 397
Held, R., 524, 525
Helmholtz, H. von, 190–191, 231, 232, 563
Helson, H., 152, 207
Hendrickson, A., 515
Hering, E., 195, 197
Hershenson, M., 260

Hettinger, T., 497
Hewitt, M. J., 364
Heywood, C. A., 186, 201
Hildreth, E., 160
Hillenbrand, J., 395
Hind, J. E., 385
Hirsch, H. V. B., 242, 261
Hirstein, W., 457
Hochberg, J. E., 152, 158, 256, 257
Hoeksma, J. B., 185
Hoemeke, K. A., 416
Hoffman, E. J., 26
Hoffman, H. G., 463
Hofstadter, L., 18
Hogness, D. S., 191
Holley, A., 475, 482, 483
Holway, A. H., 248, 249, 250
Hoon, M. A., 489
Hope, B., 174
Horowitz, F. D., 516, 526
Horwood, J., 309
Houtsma, A. J. M., 364
Howard, J. H., 364
Hoyle, F., 313
Hsiao, S. S., 442, 443, 454, 455
Hu, X. T., 321
Hubel, D. H., 62, 79, 82, 83, 84, 85, 97, 98, 100, 171, 200, 240, 261, 262, 276
Hudspeth, A. J., 350, 358
Humphrey, A. L., 78
Humphrey, G. K., 115
Hung, P. T., 539
Hurvich, L., 189, 207
Hyman, A., 218
Hyvarinin, J., 450

Iacobini, M., 323
Imig, T. J., 362
Irving, E. L., 539
Isard, S., 423
Ito, M., 119
Ittleson, W. H., 258
Iverson, P., 429
Iwamura, Y., 454, 455

Jackson, S. R., 321
Jacobs, G. H., 198, 204
Jacobs, K., 493
Jacobs, T. M., 314
Jacobson, A., 210
Jacobson, J. Z., 416
James, R. C., 149
James, W., 130
Jameson, D., 207
Jenison, R., 382
Jenkins, W. M., 385, 456
Jensen, T. S., 457
Jessell, T. M., 441, 448, 449
Jin, E. W., 209
Johansson, G., 286
Johansson, R. S., 440, 446
Johnson, K. O., 441, 442, 443, 444
Johnson, S. P., 519
Johnston, R. E., 475
Johnstone, B. M., 354
Jones, K. R., 262
Jones, M. R., 397
Judd, D. B., 206
Julesz, B., 164, 165, 239

Kaas, J. H., 361, 362, 447, 448, 456
Kaiser, M. K., 313, 314
Kalat, J. W., 21*n*
Kandel, E. R., 448, 449
Kanwisher, N., 123
Kaplan, E., 78
Kaplan, G., 233
Katoh, K., 484
Katz, D. B., 578
Katz, J., 457
Katz, L. C., 483
Kauer, J. S., 474, 482
Kaufman, L., 260
Kaye, K. L., 540, 541
Keller, H., 333
Kellman, P., 519
Kelly, J. P., 348
Kemp, M., 230
Kenshalo, D. R., 443, 444
Kepler, J., 19
Kersten, D., 70, 215, 229
Kessen, W., 521, 522
Kevan, P. G., 216
Kewley-Port, D., 416, 418
Khanna, S. M., 350, 354
Kiang, N. Y. S., 426
Kiefer, J., 576
Killackey, H. P., 456
King, W. L., 260
Kinnamon, S. C., 489
Kirman, J. H., 295, 296
Kistler, D. J., 381
Kitihara, K., 202
Klatzky, R. L., 380, 382, 452, 453
Kleffner, D. A., 176
Klingon, G. H., 385
Klinke, R., 366
Knecht, S., 458
Knill, D. C., 70, 215, 229
Knudesen, E. I., 388, 389
Kobatake, E., 119, 128
Koch, C., 79
Koffka, K., 147
Kohler, I., 147
Kolb, B., 426, 427
Kolers, P. S., 295
Konig, P., 135
Konishi, M., 388, 389, 390
Korte, M., 402
Kosaki, H., 363
Kosslyn, S. M., 8*n*
Kraft, T. W., 191
Krantz, D. H., 202
Kremenitzer, J. P., 526
Kroner, T., 534
Kruger, L. E., 452, 465
Kubovy, M., 230
Kuffler, S. W., 62
Kuhl, P. K., 429, 532, 533, 534
Kunnapas, T., 158
Kwee, I., 242

LaBarbera, J. D., 516
Laing, D. D., 475
Lamb, G. D., 441, 442
Lamme, V. A. F., 111, 134
Lancet, D., 480
Land, E. H., 209
Land, M. F., 308, 309, 310
Landau, D., 539
Landy, M. S., 244
Laurent, M., 315
Lawless, H., 491, 496
Lazerson, A., 18
Lederman, S. J., 452, 453
Lee, D. N., 308, 309, 310, 311, 312, 313
LeGrand, Y., 202
Lehmukuhle, S. W., 216
Lehrer, M., 246
LeMond, G., 235, 243
Lennie, P., 200
Leonard, D. G. B., 354
Leonard, S. R., 556
Lerman, S., 552
LeVay, S., 241
Leventhal, A. G., 200
Levin, D., 132
Levine, J. M., 477
Lewis, E. R., 43
Li, S., 395
Liberman, A. M., 414, 427, 428, 531
Lim, M. K., 539
Lin, L. L., 539
Lindsay, P. H., 38, 44, 344
Litovsky, R. Y., 383, 384, 385
Livingstone, M. S., 79, 200
Loewenstein, W., 440, 441
Logan, R., 395
Logothetis, N. K., 81, 127, 128, 129, 130
Loomis, J. M., 309, 379, 380, 382
Lovrinic, J., 345, 347
Luce, P. A., 416, 418
Lumer, E. D., 130
Luria, A. R., 368
Lusk, E., 332

MacAdam, D. L., 206
MacDonald, T., 419
Macefield, V. G., 439
Macfarlane, A., 477, 534
Mach, E., 66
Mack, A., 131
Macko, K. A., 113
Maffei, L., 91, 516
Mai, N., 271
Makous, J. C., 376
Malnic, B., 482
Mamassian, P., 229
Marean, G. C., 534
Margoliash, D., 426
Mark, G., 493
Markowitz, J. A., 410
Marks, L. E., 368, 369
Marr, D., 160, 162, 171
Martin, J. H., 441
Masland, R. H., 56
Masterson, R. B., 340
Mathews, M. W., 392
Matin, L., 282
Matthews, S. A., 416
Mattingly, I., 427, 428
Maumanee, A. E., 263
Maunsell, J. H. R., 114, 118, 134
Mayer, D. J., 465
McAdams, C. J., 134
McArthur, D. J., 175
McBeath, M. K., 314
McBurney, D. H., 477, 490
McCaffrey, H. A., 416
McCann, J. J., 209
McCarthy, J., 209
McClintock, M. K., 478
McCoy, A. N., 70
McCutcheon, N. B., 493
McDaniel, C., 527
McDougald, G., 574–576
McFadden, S. A., 245
McGurk, H., 419
McKeefry, D. J., 201, 204
McKenzie, D., 477
McLean, J. H., 482
McLeod, R. W., 313
Meddis, R., 364
Mehler, J., 411
Mehribian, A., 185
Meltzoff, A., 540
Melzack, R., 437, 457, 460, 464
Mendelson, J. R., 362
Menzel, R., 206
Merigan, W. H., 114, 118
Mershon, D. H., 382
Merskey, H., 460
Merzenich, M. J., 456
Merzenich, M. M., 385, 456, 457
Merzlyak, M. N., 187
Metzger, V. A., 452
Meyer, E., 365
Meyer, R. A., 461
Middlebrooks, J. C., 376, 381, 387
Mikami, A., 296
Miller, G. A., 397, 423
Miller, I. J., 489
Miller, M. I., 426
Milne, A. B., 318
Milner, A. D., 6, 115, 116
Mishkin, M., 110, 112, 113
Mitchell, D. E., 100, 102, 262
Mladejovsky, M. G., 576
Mollon, J. D., 54, 56, 80, 187, 191, 216, 522
Mondrian, P., 209
Montagna, W., 437
Mon-Williams, M., 227
Moon, C., 529
Moore, B. C. J., 358
Moore, C., 71
Moran, D. T., 478
Moran, J., 133
Moran, M., 536
Mori, K., 481, 484
Morison, V., 512
Morrison, E. E., 478
Morrongiello, B. A., 531
Moulton, D. G., 476
Mountcastle, V. B., 450
Movshon, J. A., 118, 278
Mozell, M., 497
Mueller, J., 19
Muir, D., 529, 530
Mukherjee, P., 78
Mullin, J. T., 517
Munson, W. A., 340
Murata, A., 321
Murphy, C., 497, 498
Murphy, K. J., 117
Mutti, D. O., 538, 539
Myers, W., 497

Nagao, H., 484
Nagodawithana, T. W., 490
Nakamura, H., 114
Narayan, S. S., 354
Nathans, J., 191, 203, 204
Nealey, T. A., 114
Neitz, J., 204
Neitz, M., 204
Nelson, C. A., 526
Nelson, M. E., 18
Nelson, P. G., 426
Nelson, R. J., 449
Neuenschwander, S., 136
Nevis, S., 526
Newcombe, F., 186
Newman, E. B., 383
Newsome, W. T., 118, 119, 125, 241, 242, 278, 296
Newton, I., 205

Nikolajsen, L., 457
Nishihara, H. K., 160
Nishitani, N., 324
Nordby, K., 186, 187
Norman, D. A., 38, 44, 344
Northern, J., 572
Norton, S. J., 430
Norton, T. T., 78
Nothdurft, H. C., 164
Nygaard, L. C., 416, 425

Obuseck, C. J., 400
O'Connell, D. N., 287, 288
Ogawa, H., 493, 494
Ohzawa, I., 241, 243
Olsen, J. F., 426
Olsho, L. W., 529, 530
Olson, C. R., 262
Olson, H., 391, 392
Ooi, T. L., 231, 232
Opland, E. A., 525
Oram, M. W., 120, 121, 126, 170, 286, 287
Orban, G. A., 89, 317
Ordy, J. M., 511
O'Regan, J. K., 133
O'Reilly, R. C., 159
Oster, H., 536
Owen, D., 323
Owens, E., 574
Owens, M., 475
Oyama, T., 158

Palmer, S. E., 155, 177
Palmeri, T. J., 424
Pantev, C., 368
Parakkal, P. F., 437
Paré, E. B., 118, 119, 278
Parker, A. J., 241
Parkin, A. J., 115, 123
Pascalis, O., 517
Pasternak, T., 118, 294
Pastore, R. E., 395, 428
Patuzzi, R., 359
Paulesu, E., 368
Pauls, J., 127, 128
Pelosi, P., 480
Penfield, W., 449
Perl, E. R., 465
Perrett, D. I., 120, 121, 126, 170, 286, 287, 427
Peterson, F., 534
Peterson, M., 159, 160
Petry, H. M., 147
Pettersen, L., 525
Pettigrew, J. D., 101, 240
Pettit, M. J., 456
Pevsner, J., 480
Pfaffmann, C., 476, 495, 496
Pfeiffer, C. A., 475
Philbeck, J. W., 309, 310
Pinker, S., 397
Pinson, E. N., 348, 412, 421
Pirchio, M., 514, 516
Pirenne, M., 46
Pisoni, D. B., 413, 415, 416, 424, 425
Plack, C. J., 339
Plata-Salaman, C. R., 493, 495
Plug, C., 260
Poggio, T., 127, 175, 241
Pokorny, J., 209, 462
Polk, T., 178
Pons, T. P., 448, 456, 458
Poranen, A., 450
Porter, E. S., 273
Porter, R. H., 477, 534, 535
Powell, T. P. S., 450
Preti, G., 478
Price, D. D., 461
Price, J. L., 482
Proffitt, D. R., 313, 318, 319
Ptito, A., 242
Puce, A., 123
Purkinje, J., 53
Purves, D., 70

Quinn, P. C., 189, 518, 520
Quittner, A. L., 578

Rabin, M. D., 482, 489, 490
Rabinowitz, W. M., 382
Racicot, C. I., 117
Rainey, L. H., 534
Rainville, P., 461, 462
Rakow, N., 503
Ramachandran, V. S., 45, 176, 291, 292, 457, 458
Ramon y Cajal, S., 23
Ranganathan, R., 48
Rasmussen, T., 449
Ratliff, F., 63, 64
Ratner, C., 209
Rauschecker, J. P., 361, 364, 365, 402, 426
Raviola, E., 539
Rawson, N. E., 484
Rayment, S. G., 416
Raymond, J. E., 131
Reale, R. A., 362, 385
Recanzone, G. H., 367, 403
Reddish, P. E., 313
Reddy, R., 422
Reed, C. M., 430
Reed, R. R., 480
Rees, G., 130
Regan, D., 285, 313, 317
Reichardt, W., 277
Reichl, R., 495
Reiss, L. A. J., 326, 387
Rensink, R. A., 133
Reymond, L., 216
Reynolds, D. V., 465
Ribaupierre, F. de, 362
Riggs, L. A., 57
Rind, F. C., 316, 317
Ringach, D., 111
Risset, J. C., 392
Rizzolatti, G., 322, 323
Robbins, J., 332, 462
Robinson, D. L., 282
Robson, J. G., 92
Rock, I., 131, 155, 260
Roelfesma, P. R., 134
Rogers, B. J., 309
Rogers, R., 295
Rogers-Ramachandran, D., 458
Roland, P., 443
Rollman, G. B., 437
Rolls, E. T., 121, 122, 125, 482, 485, 489, 498, 499, 500, 501, 502
Rolls, J. H., 498, 499
Romo, R., 443, 450, 455
Roppolo, J. R., 450
Rosano, J. L., 189
Rose, D., 512
Rosenblum, L. D., 428
Rosenfeld, A., 174
Rosenfield, H. M., 516

Rosenstein, D., 536
Rosenzweig, M. R., 383
Roskies, A. L., 136
Ross, H. E., 260, 313
Rossiter, K. J., 475
Rowe, M. J., 447
Rozin, P., 498
Rubin, B. D., 483
Rubin, E., 156
Rubin, P., 423
Rudnicky, A. I., 398
Rush, A., 518
Rushton, S. K., 309
Rushton, W. A. H., 51, 52, 204
Russell, I. J., 354, 355
Russell, M. J., 477, 478
Ryan, A., 359

Sachs, M. B., 426
Sackett, B., 48
Sacks, O., 6, 186
Sadato, N., 456
Sai, F., 517
Sakada, H., 321, 322
Sakata, H., 115, 455
Salapatek, P., 513, 516
Salasoo, A., 424
Salinas, E., 443, 455
Salvucci, D. D., 309
Samson, F. K., 385
Samuel, A., 423
Sato, M., 493, 494
Saul, A. B., 78
Sawusch, J., 417
Schaal, B., 535
Schacter, D. L., 170
Schiff, W., 313
Schiffman, H. R., 230
Schiffman, S. S., 490, 493
Schiller, P. H., 62, 81
Schmid, C., 271
Schmidt, H. J., 534
Schmolesky, M. T., 577
Schnapf, J. L., 191
Schreiner, C. H., 362
Schubert, E. D., 344, 345, 347, 353
Schultze, M., 43
Schwark, H. D., 456
Schwind, R., 245, 246
Scott, T. R., 474, 490, 493, 495
Searle, C. L., 416
Sedgwick, H., 258
Segui, J., 411
Sellick, P. M., 354, 355
Shaffer, D. M., 314
Shapiro, K. L., 131
Shapley, R., 78, 111
Sheft, S., 397
Shein, S. J., 200
Sheinberg, D. L., 129, 130
Shepherd, G. M., 480, 482, 485
Sherk, H., 100
Sherman, M. S., 79
Sherman, S. M., 79
Sherrick, C. E., 295
Shevell, S. K., 209
Shiffrar, M., 292, 293
Shipley, M. T., 482
Shlaer, S., 46
Sicard, G., 482, 483
Silver, W. L., 474*n*
Simmons, P. J., 316, 317
Simons, D., 132
Simpson, O., 430
Sinai, M. J., 231, 232
Singer, W., 135
Sivak, J. G., 539
Slater, A. M., 512, 519, 524
Sloan, L. L., 202
Smith, D. V., 493
Smith, L. B., 578
Smith, V. C., 209
Snowden, R. J., 318
Sobel, E. C., 246
Sobel, N., 486
Sommers, M. S., 425
Spear, P. D., 82, 262
Spelke, E. S., 519, 520
Spence, M. J., 529
Spencer, L., 574
Sperduto, R. D., 538
Squirrel, D. J., 476
Srinivasan, M. V., 175, 233, 245, 246
Srulovicz, P., 364
Stark, L., 282
Steinback, J., 325
Steiner, J. E., 534, 535, 536
Steinmetz, P. N., 455
Stevens, J. A., 276, 282, 294
Stevens, K. N., 416
Stevens, S. S., 16, 17, 341
Stiles, W. S., 54, 189
Stills, S., 567
Stoerig, P., 204
Stoffregen, T. A., 312
Stone, H., 476
Stone, J., 95
Strange, W., 429
Stryer, L., 48
Stryker, M. P., 97, 98, 100, 136
Studdert-Kennedy, M., 428
Stuiver, M., 476
Suga, N., 246, 426
Sushick, K., 503
Sussman, H. M., 416
Svaetichin, G., 197
Swets, J. A., 587
Switz, G. M., 478

Taira, M., 115
Takagi, S. F., 482
Tanaka, K., 119, 126
Tannenbaum, J. M., 174
Tarr, M. J., 166
Tay, T. H., 539
Tees, R. C., 534
Teghtsoonian, R., 486
Teller, D. Y., 58, 513, 522, 523
Ter-Pogossian, M. M., 26
Terwogt, M. M., 185
Tessier-Lavigne, M., 48
Teuber, H. L., 279
Thomas, D., 191
Thompson, K., 478
Tian, B., 364, 426
Timney, B. N., 100, 262
Tittle, J. S., 244
Tobin, E. A., 276
Tong, L., 262
Tonndorf, J., 350, 352
Tovee, M. J., 121, 122, 125
Townsend, P., 567
Tramo, M. J., 361, 362
Treisman, A., 136, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 171
Tresilian, J. R., 227, 313
Treves, A., 485
Trevor-Roper, P., 102, 551
Truax, B., 364

Turk, D. C., 462, 465
Turman, A. A., 447
Turvey, M. T., 423
Tye-Murray, N., 574, 576
Tyler, C. W., 44, 241

Uchikawa, K., 208
Udelf, M. S., 511
Ungerleider, L. G., 112, 113, 114

Vaadia, E., 386
Valdez, P., 185
Vallbo, A. B., 439, 440, 446
Van de Walle, G., 520
Van Essen, D. C., 82, 95, 118, 241
Van Gelder, P., 423
Varner, D., 523
Vecera, S. P., 159
Vega-Bermudez, F., 442
Ventatesh, S., 175
Verbaten, M. N., 463
Vermeij, G., 179, 435–436
Vernon, J., 568
Vincent, A., 313
Vishton, P. M., 227, 244
Vogten, L. L. M., 357
Voigt, T., 241
Von der Emde, G., 246
Von Holst, E., 279
Von Noorden, G. K., 263

Wachsmuth, E., 120, 121
Wagner, H., 63
Wagner, M., 260
Wald, G., 53, 54, 191
Waldrop, M. M., 415
Wall, P. D., 437, 464
Wallace, M. A., 130
Wallach, H., 210, 287, 288, 383
Walls, G. L., 80, 187
Walton, G., 517
Wandell, B. A., 201, 209
Wang, Y., 315, 316, 317
Wann, J., 308, 309
Ward, W. D., 568
Warren, R. M., 400, 423
Warren, S., 450
Warren, W. H., 308, 309, 312
Wassle, H., 95
Watkins, C. R., 465
Weber, E., 15
Weinberger, N., 541
Weinstein, S., 445
Weisenberg, M., 462
Weiskopf, S., 521, 522
Weissberg, M., 465
Werblin, F. S., 43
Werker, J. F., 534
Werner, G., 450
Werner, L. A., 528, 529, 534
Wertheimer, M., 147, 171, 272
Wessel, D. L., 396, 397
Westendorf, D. H., 216
Wever, E. G., 351
Whalen, D. H., 428
Whalen, J. J., 189
Wheatstone, C., 234
Whishaw, I. Q., 426, 427
White, J., 230
White, M., 69
Whitsel, B. L., 450
Wiesel, T. N., 62, 82, 83, 84, 85, 97, 98, 100, 135, 171, 240, 261, 262, 276, 539
Wightman, F. L., 364, 381, 382
Wild, J. M., 245
Wilkinson, F., 102
Williams, R., 186*n*
Williams, S. M., 70
Wilson, D. A., 485
Wilson, H. R., 243
Wilson, J. R., 79
Wolfe, J. M., 133
Wollach, L., 202
Wood, R. M., 309
Woods, E., 323
Woods, T., 323
Woodworth, G. G., 574
Wooten, B. R., 189
Wundt, W., 146
Wurtz, R., 282
Wurtz, R. H., 317
Wyszecki, G., 189, 206

Xu, F., 520, 521

Yamashita, S., 493
Ye, Q., 489
Yee, W., 397
Yin, T. C. T., 385
Yonas, A., 518, 525, 526, 527
Yoshihara, Y., 484
Yost, W. A., 381, 385, 395, 396, 397
Young, E. D., 426
Young, M. P., 120
Young, R. S. L., 186
Young, T., 190–191
Young-Brown, G., 516
Yund, E. W., 91
Yuodelis, C., 515

Zadnik, K., 539
Zapadia, M. K., 110, 172
Zatorre, A. J., 364, 365, 427
Zeevi, Y. Y., 43
Zeki, S., 186, 200, 201, 204
Zellner, D. A., 218
Zenner, H. P., 359
Zhang, X., 201
Zihl, J., 270
Zipser, K., 111, 112
Zohary, E., 137
Zuker, C. S., 48
Zylbermann, R., 539

ÍNDICE TEMÁTICO

abejas, 206, 246
absorción, espectro de, 53-54
acción, 6, 13, 28, 301-329
  audición y visión vinculadas con la, 325-326
  control visual de la, 307-320
  el observador en movimiento y, 302-307
  exámenes cerebrales de, 324
  potencial de, 21, 22-23, 30
  preguntas de estudio sobre la, 327-329
  sistema motor y, 320-323
  vía de la, 117
aciertos, detección de señales, 584
acomodación, 42, 227
acrecentamiento, 233, 234
acromatopsia cerebral, 204
actividad espontánea, actividad, 23
acuoso, humor, 558
acústica arquitectónica, 392-393, 394
acústica, 392-393, 394
adapatación selectiva, 85-87
  estímulo para la medición de la, 86-87
  experimentos sobre, 86-87
  frecuencias espaciales y, 93
  lógica de la, 85-86
adaptación
  a la oscuridad, 49-52
  frecuencia espacial, 92-94
  selectiva, 85-87
  visión de color como, 216-217
adaptación a la oscuridad, 49-52
adaptación a la oscuridad, curva de, 49-50, 51
afasia, 426
agarrar objetos, 320-323, 326
  mecanorreceptores activados por, 443
agnosia de forma visual, 6, 115
agrupamiento auditivo
  experiencia previa y, 400-401
  principios de, 396-400
agrupamiento, efectos, 150
  medición cuantitativa de, 155-156
agudeza táctil, 444-446, 451
  campos receptivos y, 445-446, 450
  partes del cuerpo y, 444-445
agudeza visual, 57-58
  desarrollo de la, 513-516
  prueba de, 559-560
agudeza. *Véase* Agudeza visual
Alberti, ventana de, 230-231
alfanumérica, efecto de categoría, 178
algoritmos, 154
aliestesia, 498-499
altavoces, 334-335
altura del tono, 342-343
altura relativa, 228
amacrinas, células, 40
ambiente
  miopía ligada al, 539
  visión cromática como adaptación al, 216-217
ambiente óptico, arreglo, 304-305
ambliopía meridional, 101
ambliopía por privación de estímulo, 263
ambliopía, 262-263
Ames, cuarto de, 258-259
amígdala, 482
amiloride, 493
amodal, representación, 541
amplitud, 335-337
amputación, 457-459
analgesia producida por la estimulación (APE), 465, 466
análisis de la escena auditiva, 395-401, 405
  agrupamiento auditivo y, 396-401
  preguntas de estudio sobre el, 407
  problema del, 395-396
analizadores de frecuencia espacial
  fisiología de los, 91
  psicofísica de los, 92-95
Angiografía fluorescente, 564
angular, teoría del contraste del tamaño, 260
ángulo audible mínimo, 531
ángulo de disparidad, 238
ángulo visual
  frecuencia espacial y, 88-90
  percepción de tamaño y, 248-250, 251
animales
  audición en los, 340
  crianza monocular de, 261-262
  crianza selectiva para la orientación en, 100-101
  estudios que usan, 9*n*
  olfato en, 475
  percepción de profundidad en los, 244-247
  visión de color en los, 216-217
anómalo, tricromatismo, 202
anosmia, 475
apagado, respuesta de, 62
ápice de la división de la cóclea, 347
aplanador, 562
área centralis, 216
área de respuesta auditiva, 339, 340
área del rostro fusiforme (AFR), 121, 128-129
área interparietal anterior (IPA), 321, 322, 326
área motora (M1), 321
área premotora, (PM), 321
área receptora auditiva primaria, 361, 363
área receptora auditiva, 350
área receptora somatosensorial, 447
área receptora visual, 39
área temporal medial (TM), 277-278
área temporal medial superior (TMS), 316-317, 318
áreas receptoras primarias, 25, 26
armónicos, 337-338, 391-392
arreglo óptico, 283-284, 305, 316
  efecto del movimiento sobre, 305
  flujo óptico global y, 283-284
  perturbaciones locales en, 283
articulación, funciones de la, 571
articuladores, 411

ascendente, procesamiento, 8, 13, 422
asincronía del comienzo del estímulo (ACE), 293
astigmatismo, 101-102, 550-551
ataque, tono, 392
atención, 130
deterioro de la audición y, 578-579
enfocada, 167-168
parpadeo de la, 131
percepción del dolor y, 462-463
percepción del tacto y, 454-455
preguntas de estudio sobre, 142-143
procesamiento visual y, 131-133
respuesta neuronal y, 133-134
selectividad de, 130-131
atrapar bolas elevadas, 314-315, 316
audición
cotidiana, 393-395
musical, 393
Véase también Audición
audición
aspectos clínicos de la, 564-576
desarrollo de la, 529-534, 542
evaluación de la, 569-572, 579
funciones de la, 332-334, 343
localización del sonido y, 376-390
percepción de objetos y, 180
percepción del habla y, 409-434
percepción del movimiento y, 296
percepción infantil y, 529-534, 542
preguntas de estudio sobre la, 371-372, 406-407
problemas con la, 564-576
rango de, 339, 340, 343
relación de la visión con la, 264, 402-404, 578-579
relación del tacto con la, 430
teoría de lugar de la, 351-354
timbre y, 343
tono y, 342-343
Véase también Sistema auditivo
volumen y, 339, 341-342
audición cotidiana, 393-395
audición musical, 393
audiogramas, 570-571, 572
audiometría del habla, 570
audiometrista, 569
audiómetro, 571
audiovisual, percepción del habla, 420
auditiva, incapacidad, 564-565
aural, rehabilitación, 573
aves
Black Cloud, The (Hoyle), 313
evitación de la colisión en, 313
percepción de color en, 216
percepción de profundidad en, 245
axón, 19

base de la división de la cóclea, 347
bastones, 40
adaptación a la oscuridad de los, 49-52
convergencia de la señal y, 54-58
estimulación de los, 43-45
sensibilidad espectral de los, 52-54
Véase también Conos
Benary, cruz de, 69, 70
bimodales, neuronas, 138-139, 140, 499
binaurales, claves, 377, 379-380, 390
bipolares, células, 40
boceto 2 $^{1}/_{2}$ D, 162
botones gustativos, 489
braille, 436
Broca, área de, 426
buena continuación, ley de la, 150, 151, 400
buena figura, ley de la, 148-149
búsqueda, 18, 30

calidad del sonido, 391-395, 405
acústica arquitectónica y, 392-393
características de la fuente de sonido y, 391-392
identificación del sonido ambiental y, 393-395
preguntas de estudio sobre la, 407
campos receptivos, 60-63, 73
auditivo, 388-390
célula ganglionar, 60-61, 85
centro-periferia, 62
corteza estriada, 82-85, 94
espacio virtual, 385
táctil, 445-446, 450
canal auditivo, 344
canalización melódica, 399
capas parvocelulares (o parvo), 81
captura visual, 264
carácter de la percepción indirecto, lo, 72, 73
características del hablante, 424-425, 431
características indexadas, 424-425
características vocales, 424-425
cataratas congénitas, 553
cataratas secundarias, 553
cataratas seniles, 553
cataratas traumáticas, 553
Cataratas, 553-554
categorías de respuesta binocular, 261
ceguera al cambio, 132-133
ceguera al color, 186, 200, 202-204
ceguera al sabor, 491
ceguera por falta de atención, 131
ceguera, 551-552, 565
al cambio, 132-133
percepción del tacto y, 435-436
por falta de atención, 131
sistema de guía personal para, 379-380
celular, cuerpo, 19
células ciliadas externas, 348, 349
células ciliadas internas, 348, 349
células ciliadas, 348, 349, 354-355
células corticales complejas, 84, 85
células corticales simples, 83-84, 85
células de profundidad binoculares, 240-243
células de transmisión (células T), 464
células elaboradas, 119
células ganglionares, 40
campo receptivo de las, 60-61, 85
transmisión de señales al NGL, 80-81
células gustativas, 489
células hipercomplejas, 84-85
células horizontales, 40
células K, 81
células M, 80-81
células P, 80-81
células primarias, 119
células, reuniones de, 100
central, área, 361
centro de color, 200
centro excitatorio-periferia
inhibitoria, campos receptivos, 62
centro inhibitorio-periferia
excitatoria, campos receptivos, 62
centro-periferia, antagonismo, 62
centro-periferia, campos receptivos, 62
cercanía, ley de, 151
cerebro
estructura básica del, 24-25, 26
estudio en humanos, 26-28
localización de la función en, 426
cilios, 348, 349, 350
cinestesia, 437
circuito lineal, 59
circuitos neuronales, 58-60
círculo de color, 189
claves acimutales, 377-380
claves acústicas invariantes, 416-417, 421
claves de distancia, 381-382
claves de elevación, 380-381
claves de profundidad binoculares, 233-244, 247
disparidad binocular y, 233-237
estereograma de puntos aleatorios y, 239-240
estereopsia y, 234-237, 242
problema de correspondencia y, 243-244
puntos correspondientes en la retina y, 237-239
claves de profundidad monoculares, 227-233, 247
claves pictóricas y, 227-231
claves producidas por el movimiento y, 231-233
claves de profundidad
oculomotrices, 226-227, 247
claves de profundidad, 226
altura, 228
auditivas, 264
binoculares, 233-244, 264, 523-525
gradiente de textura, 231
información de la disparidad, 240-243
monoculares, 227-233
oclusión, 227-228
oculomotrices, 226-227
perspectiva atmosférica, 230
perspectiva lineal, 230-231
pictóricas, 227
producidas por el movimiento, 231-233
rango de efectividad de las, 244
superposición, 526
tamaño, 229-230, 526
claves espectrales, 380-381, 390
claves pictóricas, 227-231, 525
claves, teoría de las, 226
coarticulación, 414
cóclea, 346, 347-348
análisis de frecuencias en la, 351-360
codificación de lugar y, 351-355
mapas tonotópicos en, 354
coclear, división, 346, 347-348, 352
coclear, implante, 573-576
coclear, núcleo, 350
codificación
distribuida, 124-126, 140
especificada, 124, 125, 140
Véase también Código neuronal
codificación de lugar
descripción de la, 351-354
enmascaramiento psicofísico y, 355-356, 361
evidencia fisiológica de la, 354-355, 361
codificación distribuida, 124-126, 140
para el gusto, 492-493, 495
para la visión, 124-126
codificación especificada, 124, 140
para el gusto, 493, 494
para la percepción del movimiento, 278
para la visión, 124, 125
código neuronal
gusto y, 491-495, 505
olfato y, 482-485
percepción del color y, 189-190
percepción del movimiento y, 276-279
Véase también Código sensorial
código sensorial, 123-126, 140
codificación distribuida y, 124-126
codificación especificada y, 124, 125
percepción del color y, 189-190, 200
preguntas de estudio sobre el, 142
Véase también Código neuronal
cognición
agrupamiento auditivo y, 400-401
atención y, 130
clave de profundidad del tamaño familiar y, 229-230, 526
identificación de olores y, 218, 477
identificación del gusto y, 218
percepción del dolor y, 462-464
percepción del habla y, 421-425, 431
percepción del movimiento y, 221, 292, 297
percepción háptica y, 452-453
percepción infantil y, 526
percepción influida por, 9-11, 13
reconocimiento de objetos y, 7-8, 172, 177
colesteatoma, 567
colículo inferior, 350
colisión, neuronas sensibles a la, 315-316, 317
colisiones, juicio de, 312-314, 316, 326
color
acromático, 187
cromático, 187-188
curvas de reflectancia, 187-188, 201
descripción y creación, 189
sonidos asociado con el, 368-369
color no saturado, 189
color tonal, 342-343
colores acromáticos, 187
colores cromáticos, 187-188
colorométrica, nariz electrónica, 503-504
columnas de dominancia ocular, 98
comida
apariencia de la, 218
sabor de la, 495-501
comparador, 280
componentes de la onda sinusoidal, 591-593
computacional, enfoque, 160-163, 171, 181
computadoras
percepción de objetos y, 172-175
reconocimiento del habla y, 410
conjunción, problema de la, 134-136, 140
Conjunciones ilusorias, 166
conocimiento, 7-8, 10
Véase también Cognición
conos, 40
adaptación a la oscuridad de, 49-52
convergencia de la señal y, 54-58
deficiencia de, 203-204
desarrollo de, 515-516
estimulación de, 43-45
percepción de color y, 191-195, 198-199, 203-204
sensibilidad espectral y, 52-54
Véase también Bastones
conservador, criterio, 589, 590
constancia
de color, 206-209, 219
de luminosidad, 209-215, 219

de tamaño, 250-252, 265
percepción del habla, 417-419
constancia de color parcial, 209
constancia de color, 206-209, 219
adaptación cromática y, 207-209
demostraciones de, 207-208, 209
efecto del entorno en la, 209
explicación de la, 206-207
iluminación y, 206-207
memoria y, 209
parcial, 209
preguntas de estudio sobre la, 222
constancia de la luminosidad, 209-215, 219
curvatura de la superficie y, 214-215
demostraciones de la, 212-213, 214
escenas tridimensionales y, 210-214
explicación de la, 209-210
percepción infantil y, 518
preguntas de estudio sobre la, 222-223
principio de la proporción y, 210
sombras y, 211-214
constancia de tamaño, 250-252, 265
escalamiento tamaño-distancia y, 252-254
mala aplicación del escalamiento y, 255
percepción verídica y, 254
constancia perceptual, 418, 419
contexto
percepción del color y, 209
percepción del habla y, 414, 423-424
percepción del movimiento y, 272
percepción del tamaño y, 253-254
Contornos ilusorios, 147-148
contornos y segregación figura-fondo, 158-159
contradictorias, teoría de las claves, 257
contralateral, ojo, 79
contrapunto, 397
contraste, 68-70, 195, 196
de color simultáneo, 196
de luminosidad simultáneo, 68-69
contraste, 87
enrejados que ilustran el, 86
función de sensibilidad al (FSC), 92, 516
percepción infantil del, 516
sensibilidad al, 87
simultáneo, 68-70, 195, 196
umbral de, 87
convergencia, 54-58, 73, 226-227
ángulo de, 227
co-ocurrencia, hipótesis de, 178, 181
coordenadas acimutales, 376
coordenadas de distancia, 376
coordenadas de elevación, 376
córnea, 40
enfermedades y lesiones de la, 552
transplantes de, 552
corolaria
señal de descarga (SDC), 279
teoría de la descarga, 279-283
correlaciones cruzadas, diagrama de, 136
correspondencia multimodal, 540
correspondencia, problema de la, 243-244, 247
correspondientes, puntos retinianos, 237-239
corteza
auditiva primaria, 361
auditiva secundaria, 361
cambios relacionados con la edad, 577
estriada, 39, 81-99
extraestriada, 110
inferotemporal, 118-123
olfatoria, 482
somatosensorial, 447-449
temporal medial, 118
corteza auditiva no primaria, 361
corteza auditiva primaria, 361
corteza auditiva secundaria, 361
corteza auditiva, 361, 370
análisis de frecuencias en la, 361-365
área del movimiento en la, 386
cambios de estimulación en la, 366-367
lectura silente de los labios y, 420
localización del sonido y, 385
músicos y la, 368
preguntas de estudio sobre la, 373-374
procesamiento de tonos simples en la, 361-362
procesamiento del sonido complejo en la, 362-365
corteza cerebral, 24
corteza cingulada anterior (CCA), 461, 462
corteza de asociación auditiva, 361
corteza del opérculo frontal, 489
corteza estriada, 39, 81-99
campos receptivos en la, 82-85, 94
columnas de dominancia ocular en la, 98
columnas de localización en la, 96
columnas de orientación en la, 96-97, 98
efecto oblicuo en la, 89
hipercolumnas en la, 98-99
mapa retinotópico en la, 95-96, 104
organización de la, 95-99, 104
preguntas de estudio sobre la, 105-107, 141
procesamiento de información en la, 81-94
procesamiento de nivel superior en la, 110-112, 124
representación de objetos en la, 99, 104
corteza extraestriada, 39, 110, 112-123
corrientes de procesamiento en la, 112-117, 124
modularidad en la, 117-123
preguntas de estudio sobre la, 141-142
corteza inferotemporal, 118-123
corteza olfatoria primaria, 482
corteza olfatoria secundaria, 482
corteza orbital frontal (COF), 485
asociaciones olfato-gusto y, 502
influencia del hambre sobre la, 500-501
naturaleza multimodal de la, 499-500
corteza orbitofrontal, 482
corteza piriforme, 482
corteza somatosensorial
características importantes de la, 447
efecto de la atención en la, 454-455
mapa del cuerpo en la, 447-449, 456
percepción del dolor y, 461
preguntas de estudio sobre la, 469
reconocimiento táctil de los objetos y, 455
corteza somatosensorial secundaria, 447
corteza temporal medial 118
corto de vista, 538-539, 542, 547-549
crianza monocular, 261-262
crianza selectiva
para la orientación, 100-102, 104
percepción del movimiento y, 294, 297
criterio liberal, 589, 590
criterio neutro, 589, 590
criterio, detección de señales, 588-589, 590
cromática, adaptación, 207-209
curva de audibilidad 339, 340
Curva de las características
operativas del receptor (COR), 585-586
efecto de la sensibilidad sobre la, 589-590
curva de sensibilidad espectral, 52-53, 54
curva de sintonización psicofísica, 357-358
curvas de igual volumen, 341-342
curvas de sintonización
frecuencia, 354-355, 359
orientación, 83-84, 577
psicofísica, 357-358

2-desoxiglucosa, técnica (2-DG), 97, 98, 484
daltonismo, 200
decaimiento, tono, 392
decibeles, 336, 341-342
deficiencia cromática, 186, 200, 202-204, 219
basada en los receptores, 203-204, 219
cortical, 204
dicromatismo, 202, 203
mecanismos fisiológicos de la, 203-204, 219
monocromatismo, 202-203
preguntas de estudio sobre la, 221-222
pruebas para la, 200, 202
tricromatismo anómalo, 202
degeneración macular senil, 555-556
demostración de la rata y el hombre, 8
dendritas, 19
dermis, 437
desarrollo de la percepción. *Véase también* Desarrollo perceptual
desarrollo de la visión binocular, 261-263
desarrollo perceptual, 509-544
audición y, 529-534
gusto y, 536
hitos en el, 537
medición en infantes, 510-513
olfato y, 534-536
percepción de objetos y, 516-521
percepción de profundidad y, 523-526
percepción del color y, 521-523
percepción del habla y, 531-534
percepción del movimiento y, 526-528
preguntas de estudio sobre el, 543-544
visión y, 513-528, 538-539
descripción, 12
deshabituación, 512-513
desprendimiento de retina, 556-557
destino común, ley del, 151-152
detección
de estímulos, 12-16, 30
de señales, 583-590
detectores
de características, 84
de movimiento, 118, 119
de orientación, 85-87
molécula, 474
detectores de características táctiles, 449-450
detectores de características, 84
percepción de objetos y, 171
percepción del movimiento y, 276-279, 284
percepción del tacto y, 449-450
detectores de la diferencia interaural de tiempo, 385
deterioros auditivos, 564-576
atención visual y, 578-579
exámenes para detectar, 569- 572
función cortical y, 577
manejo de los, 572-576, 579
pérdida conductiva de la audición, 566-567
pérdida sensorioneuronal de la audición, 567-569
preguntas de estudio sobre, 581-582
relacionados con la edad, 567, 568, 577
tipos de, 564-566
deterioros visuales, 546-564
cataratas, 553-554
ceguera al color, 186, 200, 202-204
ceguera, 551-552
daño a la retina, 554-557
degeneración hereditaria de la retina, 557
degeneración macular, 555-556
desprendimiento de retina, 556-557
enfermedades y lesiones de la córnea, 552
exámenes para la detección de, 558-564
función cortical y, 577
glaucoma, 557-558
preguntas de estudio sobre los, 580-581
problemas de enfoque, 547-551
relacionados con la edad, 43, 550, 551, 555-556, 577
retinopatía diabética, 554-555
tipos de, 546-547
transmisión menguada de la luz, 551-554
deuteranopia, 203
diabetes, 554
diapasones, 335
dibujo, sistema de, perspectiva lineal, 230
dicromatismo unilateral, 202
dicromatismo, 202, 203
diferencia de nivel interaural (DIN), 378-379, 382
diferencia de tiempo interaural, 377-378, 385
diferencias interaurales, 377
dioptrías, 548-549
discriminables, 169
disociación doble, 115, 116
disociación simple, 115, 117
disociaciones, 115
disparidad
ángulo de, 238
células para detectar, 240-243
cero, 241
cruzada y no cruzada, 238-239
detectores de, 240-243
neuronas selectivas a la, 241
problema de correspondencia y, 243
disparidad binocular, 233-237, 247, 523-525
disparidad cero, 241
disparidad cruzada, 238-239
disparidad no cruzada, 238
distancia aparente, teoría de la, 259-260
doctrina de las energías nerviosas específicas, 19
dominancia ocular, 98
dos puntos, umbral de, 444-445

ecolocalización, 246
efecto de la fundamental faltante, 363
efecto de profundidad cinética, 286-288
efecto de restauración fonémica, 423
efecto destacado, 165
efecto oblicuo, 89, 94
electricidad y transducción visual, 46-48
electrorretinograma, 564
elementos, principio de conexión de, 155
Elements of Psychophysics (Fechner), 12
emetropia, 538
emetropización, 538
Emmert, ley de, 252-253
Emociones
  detectadas por los infantes, 516
  percepción del dolor y, 461, 462, 463
encendido, respuesta de, 61-62
endorfinas, 465-466, 468
enfoque de la percepción fisiológico, 18-28
  definición resumida del, 30
  preguntas de estudio sobre el, 32-33
enfoque de las claves de la percepción de profundidad, 226-244
  claves binoculares y, 233-244
  claves monoculares y, 227-233
  claves oculomotrices y, 226-227
enfoque psicofísico,
  definición resumida del, 30
  percepción, 11-18
  preguntas de estudio sobre, 32
enfoque, problemas de, 547-551, 565
  astigmatismo, 550-551
  hipermetropía, 550
  miopía, 547-549
  presbiopía, 550
enmascaramiento auditivo, 355
enrejado de onda cuadrada, 591-592
enrejado de onda sinusoidal, 592-593
enrejados
  frecuencia espacial de, 88, 591-593
  orientación y contraste de, 86-87
enturbiamiento del cristalino, 553-554
envejecimiento
  deterioros de la audición y, 567, 568
  deterioros visuales y, 43, 550, 551, 555-556
  función cortical y, 577
envolvente de la onda viajera, 352-353
enzimas, cascada de, 48
epidermis, 437
epitelio pigmentado, 45
equilibrio, 310-312, 316
equivalencia, clasificación de, 532
escala, ilusión de la, 399
escalamiento tamaño-distancia, 252-254
escena auditiva, 395
espacio
  mapa topográfico del, 388-390
  visual y auditivo, 264, 265
espacio auditivo, 264, 265
espacio virtual del campo receptivo, 385
espacio visual, 264, 265
especialistas en ONG (oído, nariz y garganta), 569
especialización de neuronas, 127-129, 140
espectro a corto plazo, 416, 417, 426
espectro electromagnético, 37, 38
estereoagudeza, 524-525
estereograma de puntos aleatorios, 239-240, 247
estereopsia, 234-237, 242, 247
estereoscopio, 234, 235, 236-237
estímulo
  ambiental, 4
  atendido, 4
  del habla, 410-416
  del sonido, 334-339, 343, 366-367
  receptores y, 4-5
  visual, 37-39
estímulo acústico, 411
estimulo ambiental, 4
estímulo atendido, 4
estímulo de puntos resaltados, 441-4442
estímulo del habla, 410-412, 421
  problemas planteados por el, 413-416
estímulo efectivo, 130
estímulo inefectivo, 130
estímulos constantes, método de los, 14
estrategia de dirección visual, 309
estrategia óptica lineal (EOL), 314
estribo, 345
estructuralismo, 146-147
Estudios IRMf. *Véase también* Imagenología por resonancia magnética funcional
etapa de atención concentrada, 163, 167-168, 181
etapa preatentiva, 163, 166-167, 181
evolución
  percepción de color y, 187, 216
  selectividad neuronal y, 127
  sistema visual y, 127, 187, 216
examen con la lámpara de hendidura, 561-562
examen del ojo externo, 561
excitación, 24, 25, 73
excitatoria, respuesta, 61-62
expectativas
  percepción del dolor y, 462
  percepción influida por las, 8
experiencia
  agrupamiento auditivo y, 400-401
  percepción del habla y, 534
  selectividad neuronal y, 127-129
experiencia multimodal, 368-369
experimento de escalamiento de color, 196
experimentos de caminata a ciegas, 309-310
experimentos de igualación de color, 190, 191
Experimentos del cuarto balancín, 311-312

facoemulsión, 553
factor de amplitud, 393
factor de magnificación cortical, 95-96
fallas, detección de señales, 584
falsa alarma, detección de señales, 584
familiar, tamaño, 229-230
familiaridad, ley de, 152
fase, cierre de, 359-360
feniltiocarbamida (FTC), 491
fenomenológico, método, 12, 30
fibras calientes, 443
fibras de adaptación lenta (AL), 439
fibras de adaptación rápida (AR), 439
fibras de diámetro grande (fibras G), 465
fibras de diámetro pequeño (fibras P), 465
fibras frías, 443
fibras nerviosas, 19
figura-fondo reversible, 156-157
fijación binocular, 523-524
fijación visual, 133-134
flujo óptico global, 283-284
flujo óptico, 305-307, 316
  colisiones y, 312-314
  equilibrio y, 310-312
  foco de expansión y, 305-306
  información autoproducida y, 307
  información invariante y, 306-307
  neuronas sensibles al, 316-317
  preguntas de estudio sobre el, 327
  sumación espacial y, 317-318
  uso de la información del, 308-310
Flujo. *Véase también* Flujo óptico
foco de expansión (FE), 305-306
fonador, aparato, 409, 410, 411-412
fondo. *Véase también* Segregación figura-fondo
fonemas, 410-411
  problema de la variabilidad y, 414
  significado y percepción de, 423, 531
forma, módulo para el procesamiento de, 118-123, 124
formantes, 411-412
  transición de, 412
fotocoagulación láser, 555
fotocoagulación panretiniana, 555
Fourier
  análisis de, 90-91, 338, 591-593
  espectro de frecuencias de, 338, 339, 391, 392
fóvea, 44, 57, 216, 552
frecuencia característica, 355
frecuencia espacial, 88-95
  adaptación a la, 93
  análisis de Fourier y, 90-91, 591-593
  ángulo visual y, 88-90
  explicación de la, 88
  preguntas de estudio sobre la, 106
frecuencia resonante, 344
frecuencia, 335, 337-339
  análisis de la, en el sistema auditivo, 351-360, 361
  curvas de sintonización de, 354-355, 359
fundamental, 337
  información de distancia basada en la, 382
  procesamiento cortical de la, 361-365
función de transferencia direccional (FTD), 381
función de transferencia relacionada con la cabeza (FTRC), 381
fusiforme, giro, 123
fusión, 383

gatitos
  crianza monocular de, 261-262
  crianza selectiva para la orientación en, 100-101
genética
  degeneración retiniana y, 557
  gusto y, 491
  miopía y, 538-539
  visión de color y, 203
geones, 168
Gestalt, psicología de la, 146-160, 171
  heurísticos en la, 153-155
  inicios de la, 146-148, 161
  leyes y principios de la organización perceptual, 148-155, 161
  medición de los efectos de agrupamiento, 155-156
  preguntas de estudio sobre la, 182
  segregación figura-fondo en la, 156-160, 161
gimnastas, 315, 325
glaucoma de ángulo abierto, 558
glaucoma de ángulo cerrado, 557-558
glaucoma, 557-558
glomérulos, 481-482, 483-484
gradiente de textura, 231
gráficas de eventos espaciales, 442
graves, proporción de, 393
greebles, experimentos con, 128-129
guardianes, 474
gusto, 487-501, 505
  aprendizaje de asociaciones olfativas con el, 502
  código neuronal para el, 491-495
  cualidades del, 490
  desarrollo del, 536
  diferencias genéticas y, 491
  función de guardián del, 474
  percepción de color y, 218
  percepción del sabor y, 495-501
  percepción infantil del, 536, 542
  perspectiva general del, 473-475
  preguntas de estudio sobre el, 507-508
  sistema del,
habituación, 511-513
habla
  lectura del, 325, 569
  software para el reconocimiento del, 410
herencia. *Véase también* Genética
Hermann, cuadrícula de, 64-66
Hertz (Hz), 335
heurísticos, 154
  comparación con los algoritmos, 154
  luz que proviene de arriba, 176-177
  oclusión, 175-176, 291-292
  origen de, 155
  percepción de objetos y, 153-155, 175-177, 181
  percepción del movimiento y, 290-292, 297
  preguntas de estudio sobre, 182, 184
  principios de la Gestalt como, 154
hipercolumnas, 98-99
hipermetropía, 538, 550
histogramas de dominancia ocular, 261, 262
historial médico
  examen de los ojos, 559
  examen del oído, 569-570
homúnculo, 447-449
horóptero, 237-238
huesecillos, 345, 346

iluminación
  borde de, 211
  constancia de color e, 206-207
  constancia de luminosidad e, 209-215
ilusión de cascada, 275, 276
ilusiones
  de movimiento, 147, 275, 276
  de tamaño, 254-260, 265
  Véase también Ilusiones visuales
ilusiones visuales, 254-260
  cuarto de Ames, 258-259
ilusión de cascada, 275, 276
  ilusión de la Luna, 259-260
  ilusión de Müller-Lyer, 254-257
  ilusión de Ponzo, 257-258
  preguntas de estudio sobre las, 267-268
imágenes tridimensionales
  ilusión de Müller-Lyer e, 256-257

percepción de luminosidad y, 210-214
percepción de profundidad y, 236
representación cerebral de, 170, 181
imagenología cerebral
actividad cerebral rápida, 324
área del movimiento en la corteza auditiva, 386
área del rostro humano, 123, 128
áreas auditivas de los músicos, 368
efecto oblicuo, 89
estereopsia, 242
estímulos auditivos complejos, 365
experiencia perceptual, 130
lectura silente de los labios, 420
luces andantes, 286
magnetoencefalográfica, 324
movimiento aparente, 294
neuronas espejo, 323
percepción del color, 201
percepción del dolor, 462
percepción del habla, 420, 427
percepción visual, 71
representación tridimensional, 170
respuestas de olfateo, 486
sinestesia, 368
técnicas usadas para la, 26-28
vías paralelas, 114
imagenología de resonancia magnética funcional (IRMf), 27-28 *Véase también* Imagenología cerebral
imitación, 323
impulsos nerviosos, 20
infantes
hitos en el desarrollo perceptual de, 537
medición de la percepción en, 510-513
percepción de color en, 521-523
percepción de la audición en, 529-534
percepción de objetos en, 516-521
percepción de profundidad en, 523-526
percepción del gusto en, 536
percepción del movimiento en, 526-528
percepción multimodal en, 540-541
percepción olfativa en, 534-535
percepción visual en, 513-528
preguntas de estudio sobre la percepción en, 543-544
Véase también Niños
Información
ambiental, 303-305
autoproducida, 307
disparidad, 240-243
invariante, 306-307
problema de combinación, 134-136
información ambiental
evitación de la colisión y, 312-314
información de la retina e, 303-304
movimiento por el ambiente e, 308-310
óptica ecológica e, 304-305
postura y equilibrio e, 310-312
preguntas de estudio sobre la, 327
información autoproducida, 307
información invariante, 306-307
inhibición lateral, 63, 64, 73
inhibición, 24, 25, 73
bandas de Mach e, 66-68
contraste simultáneo e, 68-70
cuadrícula de Hermann y la, 64-66
insectos, 245-246
instrumentos musicales, 391-392
ínsula, 489
intensidad, relaciones, 210
intervalo entre estímulos (IEE), 273
intimidad, tiempo de, 393
intraocular
lente, 553, 554
presión, 558
inversa, problema de la proyección, 173
iones de sodio, 20-22
iones, 20
iridectomía, 558
IRM, exámenes. *Véase también* Imagenología por resonancia magnética funcional
Ishihara, láminas de, 200
isomerización, 46

juicio de la inclinación, 318-320, 326

Landolt, anillos de, 57
langosta, 245-246
lateralización, 426
lechuzas, 388-390
lechuzas, 388-390
lectura de labios silente, 420
lectura de los labios, 420, 569
lengua, 487-489
leyes
de buena continuación, 150, 151, 400
de buena figura, 148-149
de destino común, 151-152
de familiaridad, 152
de organización perceptual, 148-153, 161
de Pragnanz, 148-149
de proximidad o cercanía, 151
de semejanza, 149-150
de simplicidad, 148-149
Véase también Principios
límite fonético, 418, 531
límites destacados, método de los, 164
límites, método de los, 13, 14
Limulus, 63, 64
línea de flujo locomotor, 309
lóbulo occipital, 25
lóbulo parietal, 448
lóbulo temporal, 25
localización
columnas de, 96
neuronas específicas a la, 126
neuronas invariantes a la, 125, 126
localización auditiva, 376-390
base fisiológica para la, 385-390
desarrollo de la, 531
efecto de precedencia y, 382-385
infantes y, 531
información de distancia para la, 381-382
información de elevación para la, 380-381
información del acimut para la, 377-380
posefecto de ventriloquismo y, 403-404
preguntas de estudio sobre la, 406
sistemas de coordenadas usados para la, 376, 377
localización de la función, principio de, 426
localización del sonido. *Véase también* Localización auditiva
longitud de onda, 37
luces andantes, 285-286, 287, 527-528
luminosidad, 210
Luna, ilusión de la, 259-260
luz monocromática, 52
Luz que proviene de arriba, heurístico, 176-177
luz, 37-39
monocromática, 52
problemas de transmisión, 551-554, 565
reflejada, 187-188
sensibilidad adaptada a la, 50
transducción de la, 46-48
visible, 37, 38, 39

Mach, bandas de, 66-68
macrosmático, 475
macular, degeneración, 555-556
magnetoencefalografía (MEG), 324
magnificación, factor de, 448
magnitud, estimación de la, 16-18, 30
magnocelular (o magna), capa, 81
mala aplicación del escalamiento de la constancia del tamaño, 255
Man Who Mistook His Wife for a Hat, The (Sacks), 6
mapa retinotópico, 103
en el NGL, 80
en la corteza, 95-96
mapas en el sistema nervioso, 103-104
olfatorio, 485
retinotópico, 80, 95-96, 103
somatotópico, 103, 447-449, 456
tonotópico, 104, 354, 361-362, 363
martillo, 345
matiz, 187n
McGurk, efecto de, 325-326, 419-420
mecanorreceptores, 437-443
determinantes de la respuesta para, 439-440
fisiología de, 439
percepción de los detalles y, 441-443, 444-446
propiedades de, 439
psicofísica de, 438-438
tacto activo y, 453-454
medición
adaptación selectiva a la orientación, 86-87
desarrollo perceptual en los infantes, 510-513
efectos de agrupamiento, 155-156
reconocimiento del estímulo, 12
Meissner, corpúsculos de, 437, 438, 439, 440, 442
melodía, esquema de la, 401
membrana basilar
análisis de frecuencias y, 356-359
codificación de lugar y, 352-354
respuesta a los tonos complejos de la, 358-359
memoria
identificación de olores y, 477
percepción de color y, 209
percepción de objetos y, 163
Meniere, enfermedad de, 568-569
Merkel, receptores de, 437, 438, 439, 440, 442
mesencéfalo lateral dorsal (MLD), 388-390
metamerismo, 192
metámeros, 192
método del ajuste, 13-14
métodos psicofísicos clásicos, 13-16
microelectrodos, 20
microneurografía, 439
microsmático, 475
miembro fantasma, 457-459
miopía axial, 547
miopía refractiva, 547
miopía, 538-539, 542, 547-549
modulación contextual, 111
modularidad, 117-123
Modularity of Mind (Fodor), 118n
para el movimiento, 118
para la forma, 118-123
módulos, 118
moléculas, detectores de, 474
monocrómata por bastones, 50
monocromatismo, 202-203
monos
neuronas para llamadas, 364
selectividad neuronal en, 127-128
movimiento
agnosia de, 270
aparente, 12, 147, 272-273, 274
arreglo óptico y, 283-284
biológico, 286, 527-528
captura del, 288-289, 290
claves de profundidad producidas por el, 231-233
creación del, 272-276
crianza selectiva y, 294, 297
desarrollo del, 526-528
detección de, 118, 119
detectores neuronales de características y, 276-279, 284
estimulación táctil y, 295-296
estudio del, 275-276
heurísticos y, 290-292, 297
inducido, 273-275
infantes y, 526-528
información del flujo óptico y, 308-310
inteligencia y, 290-293
juzgar la dirección de, 277-279
módulo para el procesamiento del, 118, 119, 124
movimiento ocular y, 280-282
organización perceptual y, 285-290, 297
paralaje de, 232-233, 245, 382
percepción del, 269-300
pérdida del, 269-270
posefectos, 275, 276
posefectos del, 275, 276
postura y equilibrio en, 310-312
preguntas de estudio sobre el, 298-300
principios básicos del, 270-271
real, 272
significado y, 292, 297
sonido, 386
teoría de la descarga corolaria y, 279-283
movimiento aparente táctil, 295
movimiento aparente, 12, 147, 272-273, 274
actividad cerebral durante el, 294
preguntas de estudio sobre el, 298
restricción del camino más corto y, 292-293
táctil, 295
movimiento biológico, 286, 527-528
movimiento de la onda sinusoidal, 335
movimiento estroboscópico, 272
movimiento inducido, 273-275
movimiento real, 272
mucosa olfatoria, 478-481
Müller-Lyer, ilusión de, 254-257, 265
Munsell Book of Colors, 189
murciélagos, 246-247
músicos, 368

naloxona, 465, 466
nariz electrónica, 503-504
naturaleza multimodal
de la percepción del dolor, 460
de la percepción del habla, 419-420, 421, 430

de la percepción del sabor, 499-500
neovascularización, 554-555
nervio auditivo
cierre de fase y, 359-360
sintonización de frecuencia y, 354-355
nervio de la cuerda timpánica, 489
nervio glosofaríngeo, 489
nervio óptico, 49, 557-558, 565
nervio vago, 489
nervios, 19
neurogénesis, 474
neuroimagenología, 26
neurona postsináptica, 24
neurona presináptica, 24
neuronas
bimodales, 138-139, 140, 499
centradas en el cuerpo, 139
especialización de, 127-129, 140
espejo, 321-323, 324
estructura de, 19-20
invariantes, 125-126
motoras dominantes, 321, 322
movimiento real, 282-283
multimodales, 138, 264
olfatorias, 479, 480-481, 482-485
oponentes, 197-198
panorámicas, 385, 387
potenciales de acción y, 22-23
selectivas a la dirección, 277, 386
selectivas a la disparidad, 241
sensibles a la colisión, 315-316, 317
señales eléctricas en, 20-22, 30
terminología usada para, 62
transmisión sináptica entre, 23-24
visuales dominantes, 321, 322
visuales y motoras, 321, 322
neuronas centradas en el cuerpo, 139
neuronas cercanas a la cabeza, 387-388
neuronas de movimiento real, 282-283
neuronas específicas al tamaño, 126
neuronas espejo, 321-323, 324
neuronas invariantes al tamaño, 125, 126
neuronas invariantes, 125-126
neuronas motoras dominantes, 321, 322
neuronas multimodales, 138, 264
neuronas panorámicas, 385, 387
neuronas receptoras olfatorias (NRO), 479, 480-481
organización de las, 480, 481
respuesta neuronal de las, 482-483
neuronas selectivas a la dirección, 277, 386
neuronas visuales dominantes, 321, 322
neuronas visuales y motoras, 321, 322
neuropsicología, 25, 115, 124
neurotransmisores, 24
niños
crianza monocular de, 262-263
crianza selectiva para la orientación en, 101-102
Véase también Infantes
nivel de análisis fisiológico, 9, 10
nivel de análisis psicofísico, 9, 10
nivel de presión sonora (NPS), 336
niveles de análisis, 8-9, 10, 13
fisiológico, 9, 10, 18-28
intercambio entre, 11, 13
psicofísico, 9, 10, 11-18
no catadores, 491
nociceptores, 461
Notonecta, 245, 246
núcleo de la oliva superior, 350
núcleo del conducto solitario (NCS), 489, 490
núcleo geniculado lateral (NGL), 39, 78-81
campos receptivos en el, 85
flujo de información en el, 78-79, 94
organización en el, 79-81, 94
preguntas de estudio sobre el, 105
núcleo geniculado medial, 350
núcleo ventral posterior, 447

objetos ocultos, 174
observador en movimiento, 302-303
obstrucción pupilar, 557
oclusión, 227-228
heurístico, 175-176, 291-292
percepción infantil y, 518-520
octavas, 343
odotopo, 484
oftalmólogo, 559
oftalmoscopia, 562-564
oftalmoscopio, 563
oído externo, 344-345
trastornos del, 566
oído interno, 347-350
oído medio, 345-347
músculos del, 347
trastornos del, 567
oídos
estructura del, 343-351
examen de, 569-572, 579
externo, 344-345
interno, 347-350
medio, 345-347
Véase también Sistema auditivo
vías auditivas y, 350-351
ojo ipsilateral, 79
ojos, 39
adaptación a la oscuridad de los, 49-52
estructura de los, 40, 41
examen de los, 558-564, 565
frontal y lateral, 216-217, 245
ipsilateral y contralateral, 79-80
percepción del movimiento y, 279-283
poder de enfoque de los, 40, 41, 42-43
punto ciego de los, 45
receptores visuales de los, 43-45
sensibilidad espectral de los, 52-54
tipos de problemas con los, 546-547
ojos frontales, 245
ojos laterales, 245
Véase también Sistema visual
Olfateo, respuestas de, 486, 487
olfato, 475-487
aprendizaje de asociaciones del gusto con el, 502
desarrollo del, 534-535, 542
fisiología del, 478-487
función de guardián del, 474
hechos acerca del, 475-478, 487
importancia del, 475, 487
percepción de objetos y, 180
percepción del color y, 218
percepción del sabor y, 495-501
percepción infantil del, 534-535, 542
perspectiva general del, 473-475
preguntas de estudio sobre el, 506-507
respuestas de olfateo y, 486
visión y, 503-504
olfatómetro, 476
olfatorio
bulbo, 481-482, 485
código, 484-485
olores
detección de, 476
identificación de, 218, 476-477
reconocimiento de, 534-536
omatidios, 63
onda viajera, 352
ondas sonoras, 334-335, 379
opsina, 46, 191
optacón, 179
óptica ecológica, 304-305
optometrista, 559
oreja, pabellón de la, 344
organización en columnas, 104
columnas de dominancia ocular, 98
columnas de localización, 96
columnas de orientación, 96-97, 98
hipercolumnas, 98-99
sistema auditivo, 104, 362
sistema somatosensorial, 104, 448
sistema visual, 96-99, 104
Organización medular, 25
organización perceptual, 148
leyes y principios de la, 148-155
percepción del movimiento y, 285-290, 297
Órgano de Corti, 348, 349, 359
orientación, 87
adaptación a la, 86-87, 94
columnas de, 96-97, 98
crianza selectiva para la, 100-102, 104
curva de sintonización a la, 83-84, 577
detectores de, 85-87
percepción figura-fondo y, 158
otitis media, 567
otorrinolaringólogo, 569
otosclerosis, 567
otoscopía, 570

Pacini, corpúsculos de, 438, 439, 440, 441, 442
pagos, detección de señales, 585
pantone, sistema de igualación, 189
papilas circunvaladas, 487, 488
papilas filiformes, 487, 488
papilas foliadas, 487, 488
papilas fungiformes, 487, 488, 489
papilas, 487-489
patrones entre fibras, 492
penumbra, 212
percepción
acción y, 301-329
carácter indirecto de la, 72, 73
categórica, 417-419, 421, 531-532
complejidad de la, 2
definición de, 6
desarrollo de la, 509-544
enfoque fisiológico de la, 18-28
enfoque psicofísico de la, 11-18, 30
estudio de la, 8-11, 30
importancia de la, 2-3
influencias cognoscitivas en la, 9-11, 13
información ambiental y, 303-305, 316
multimodalidad, 368-369
niveles de análisis en el estudio de la, 8-9, 10
planteamiento ecológico de la, 302-307, 316
plasticidad de la, 28
procesamiento neuronal y, 64-70, 129-130
procesos de la, 4-8
sistema motor y, 320-323
percepción categórica, 417-419, 421, 531-532
percepción de los detalles
desarrollo de la, 513-516
tacto y, 441-443, 444-446, 448
visión y, 57-58, 444, 513-516
percepción de objetos, 145-184
desarrollo de la, 516-521
enfoque computacional de la, 160-163
enfoque de la Gestalt de la, 146-160
enfoque de reconocimiento por componentes de la, 168-171
entre sentidos, 179-180
estructuras tridimensionales y, 170
heurísticos y, 153-155, 175-177
infantes y, 516-521
inteligencia de la, 172-178
preguntas de estudio sobre la, 182-184
procesamiento descendente y, 177-178
resumen de enfoques de la, 171-172
segregación figura-fondo y, 156-160
tacto y, 451-455
teoría de la integración de características de la, 163-168
percepción de palabras, 423-424
percepción de profundidad, 225-247
animales y, 244-247
claves binoculares y, 233-244
claves monoculares y, 227-233
claves oculomotrices y, 226-227
desarrollo de la, 523-526
espacio visual y auditivo en la, 264
infantes y, 523-526
percepción de tamaño y, 248-254, 526
periodos sensibles en el desarrollo de la, 261-263, 265
preguntas de estudio sobre la, 266-267
problema de, 225-226, 247
teoría de las claves y, 226
percepción de temperatura, 443-444
percepción del color, 185-223
adaptación ambiental y, 216-217, 219
código neuronal para la, 189-190, 200, 201
constancia de color y, 206-209
constancia de luminosidad y, 209-215
deficiencia de la, 186, 200, 202-204
desarrollo de la, 521-523
efecto del entorno en la, 209
efecto en el gusto y el olfato, 218
estudios de imagenología cerebral de la, 201
experiencia de la, 189, 201, 204-206, 219
funciones de la, 186-187, 201
infantes y, 521-523
memoria y, 209
preguntas de estudio sobre la, 220-223
reflexión de la luz y, 187-188
teoría del proceso oponente de la, 195-200
teoría tricromática de la, 190-195
percepción del dolor, 460-466
anatomía de la, 461-462
aspectos de la experiencia de la, 462-464
cognición y, 462-464
componentes emocionales de la, 461, 462, 463
definición de dolor, 460
diferencias individuales en la, 463-464
endorfinas y, 465-466
miembros fantasma y, 458-459
naturaleza multimodal de la, 460

preguntas de estudio sobre la, 470-471
teoría de control de la puerta de la, 464-465
Véase también Percepción táctil
percepción del habla, 409-434
audiovisual, 420
carácter especial de la, 427-428, 431
características del hablante y, 424-425
claves acústicas invariantes y, 416-417
cognición y, 421-425, 431
constancia perceptual en la, 417-419
desarrollo de la, 531-534, 542
dimensiones cognoscitivas de la, 421-425
dimensiones del estímulo de la, 416-421
efectos de la experiencia en la, 534
fisiología de la, 425-427, 431
fonemas y, 410-411, 414, 423
función cerebral y, 426-427
infantes y, 531-534, 542
naturaleza multimodal de la, 419-420, 430
percepción categórica y, 417-419
plasticidad de la, 429, 431
preguntas de estudio sobre la, 432-433
problema de la segmentación y, 413-414
problema de la variabilidad y, 414-416
respuesta neuronal y, 425-426
señal acústica y, 411-412
percepción del sabor, 495-501, 505
cambios en, 498-499
fisiología de, 499-501
olfato y, 496-498
preguntas de estudio sobre, 507-508
Véase también Gusto
percepción del tacto, 435-471
audición y, 430
ciegos y, 435-436
detectores de características y, 449-450
importancia de la, 436-437
mapa somatotópico y, 103
mecanorreceptores y, 437-443
neuronas bimodales y, 138-139
percepción de los detalles y, 441-443, 444-446, 448
percepción de objetos y, 179, 451-455
percepción del dolor y, 460-466
percepción del movimiento y, 295-296
percepción visual y, 467, 540-541
plasticidad de la, 456-459
preguntas de estudio sobre la, 469-471
procesamiento neuronal para la, 444-450
receptores de la piel y, 437-443
tacto activo y, 452, 453-455
tacto pasivo y, 451-452
termorreceptores y, 443-444
Véase también Sistema somatosensorial
percepción del tamaño, 248-260, 265
ángulos visuales y, 248-250, 251
constancia de tamaño y, 250-252
escalamiento tamaño-distancia y, 252-254
ilusiones de la, 254-260, 265
percepción de profundidad y, 248-254, 526
preguntas de estudio sobre la, 267
percepción doble, 427-428
percepción háptica, 452-453
percepción multimodal, 540-541
percepción táctil
de detalles, 444-446
de objetos, 451-455
del habla, 430
Véase también Percepción del tacto
percepción verídica, 254
pérdida de audición neuronal, 569
pérdida de audición sensorioneuronal, 567-569, 579
pérdida de la audición conductiva, 566-567, 579
periodicidad del tono, 363-364
periodo para la visión binocular sensible, 261-263
periodo refractario, 23
permeabilidad, 21-22
personal, sistema de guía, 379-380
perspectiva atmosférica, 230
perspectiva lineal, 230-231
pertenencia, 70
piel, 437-444, 451
capas de la, 437
mecanorreceptores en, 437-443
preguntas de estudio sobre la, 469
termorreceptores en la, 443-444
pigmento
decoloración, 52
espectro de absorción, 53-54
regeneración, 52
pigmento de longitud de onda corta, 54, 523
pigmento de longitud de onda larga, 54, 522
pigmento de longitud de onda media, 54
pigmentos visuales, 48-54
adaptación a la oscuridad y, 49-52
percepción de color y, 191, 203-204
regeneración de los, 52
sensibilidad espectral y, 52-54
placebos, 462, 465-466
planteamiento ecológico, 302-307, 316
información ambiental y, 303-305
información autoproducida y, 305-307
inicios del, 303
percepción auditiva y, 394
plasticidad de la percepción, 28, 100
aprendizaje de asociaciones gusto-olfato, 502
cambios corticales relacionados con la edad, 577
crianza selectiva para la orientación, 100-102, 104
desarrollo de la miopía, 538-539
desarrollo de la visión binocular, 261-263
efecto de co-ocurrencia, 178, 181
efecto de la visión en la audición, 402-404
estimulación de la corteza auditiva, 366-367
experimentos con los greebles, 128-129
fenómeno del miembro fantasma, 457-459
percepción del habla, 429
percepción del movimiento, 294
respuesta neuronal y percepción, 137
selectividad neuronal, 127-128
sistema cutáneo, 456-459
visión de color y adaptación, 216-217
plasticidad neuronal *Véase también* Plasticidad de la percepción
plasticidad perceptual. *Véase también* Plasticidad de la percepción
plasticidad táctil, 456-459
poder de enfoque, 40, 41, 42-43
polifonía implicada, 397
Ponzo, ilusión de, 257-258
poros gustativos, 489
posefecto del movimiento en espiral, 275
posimágenes
percepción de movimiento y, 275, 276, 280-281
percepción de tamaño y, 252-253
visión de color y, 195-196
postura, 310-312
potasio, iones de, 20-22
potencia, funciones de, 17
potencial visual evocado (PVE), 513-514
potenciales evocados, 26
Pragnanz, ley de, 148-149
precedencia, efecto de, 382-385, 390
preguntas de estudio
sobre deterioros auditivos, 581-582
sobre deterioros visuales, 580-581
sobre el código sensorial, 142
sobre el desarrollo perceptual, 543-544
sobre el enfoque fisiológico de la percepción, 32-33
sobre el enfoque psicofísico de la percepción, 32
sobre el gusto, 507-508
sobre el núcleo geniculado lateral, 105
sobre el olfato, 506-507
sobre el sistema auditivo, 372-374, 406
sobre el sistema visual, 74-76, 105-107, 141-143
sobre el sonido y la audición, 371-372, 406-407
sobre la acción y la percepción, 327-329
sobre la corteza estriada, 105-107, 141
sobre la corteza extraestriada, 141-142
sobre la frecuencia espacial, 106
sobre la localización del sonido, 406
sobre la percepción de objetos, 182-184
sobre la percepción de profundidad, 266-267
sobre la percepción del color, 220-223
sobre la percepción del dolor, 470-471
sobre la percepción del habla, 432-433
sobre la percepción del movimiento, 298-300
sobre la percepción del tamaño, 267
sobre la percepción táctil, 469-471
sobre la selectividad neuronal, 142
presbiacusia, 567, 568
presbiopia, 43, 550
presentación visual serial rápida (PVSR), 131
primer boceto, 161-162
principio de la recuperación por componentes, 169-170
principio de univarianza, 193
principios
de conexión de elementos, 155
de organización perceptual, 155, 161
de pertenencia, 70
de recuperación por componentes, 169-170
de región común, 155
de sincronía, 155
de univarianza, 193
Véase también Leyes
probabilidad, distribuciones de, 587-588, 590
problema de variabilidad, 414-416
problemas clínicos, 545-582
deterioro cortical relacionado con la edad, 577
deterioro visual, 546-564
deterioros de la audición, 564-576
preguntas de estudio sobre los, 580-582
procedimiento de búsqueda visual, 164
procedimientos de exploración (PE), 453
procesador central del tono, 364
procesamiento descendente, 8, 13
percepción de objetos y, 177-178, 181
percepción del habla y, 422
procesamiento neuronal, 5-6
codificación distribuida y, 124-126
codificación especificada y, 124, 126
convergencia y, 54-58, 73
excitación e inhibición en el, 58-64
percepción táctil y, 444-450
percepción y, 64-70, 129-130
procesamiento, corrientes de, 112-117
Proceso oponente, teoría de la visión cromática, 195-200, 202
descripción de, 197
fisiología de, 197-200, 202
observaciones fenomenológicas y, 195-197
preguntas de estudio sobre, 221
proceso perceptual
demostración del, 7-8
descripción del, 4-8
estudio del, 8-11
resumen del, 13
prominencia, 111
propiocepción, 437
prosopagnosia, 123
protanopia, 203
proteínas de enlace olfatorias, 480
proximidad temporal, 399
proximidad, ley de, 151
psicofísica, 9
pulgar, método del, 90
punto cercano, 43
punto ciego, 45
punto lejano, 547-548
punto neutral, 203
puntos no correspondientes (dispares), 238
Purkinje, efecto de, 53

queratomileusis asistida con láser in situ (QALIS), 549
queratotomía fotorrefractiva (QFR), 549
quimioestesia, 474n

rayos paralelos, 42
receptores olfatorios (RO), 479, 480
receptores opiáceos, 465
receptores, 20
de la piel, 437-444
del gusto, 474, 475
del olfato, 474, 475

estímulo sobre, 4-5
sitios, 24, 489
visuales, 43-45
rechazo correcto, detección de señales, 584
recién nacidos. *Véase también* Infantes
Reconocimiento por componentes (RPC), 168-171, 181
reconocimiento, 6, 13, 30
percepción del movimiento y, 292
percepción del olor y, 534-536
percepción infantil y, 517, 529, 534, 536
procedimiento para medir el, 12
segregación figura-fondo y, 159
reflectancia, 187
borde de, 211
curva de, 187-188
reflejo acústico, 572
reflexión
de la luz, 187-188
del sonido, 382
selectiva, 188
reflexión selectiva, 188
refracción, 560-561
región común, principio de, 155
repetición, tarea de discriminación de la, 156
reposo, potencial de, 20
representación espectral corrida, 416, 418
resistencia al ruido visual, 169
resolución espacial, 446
resonancia, 344
respuesta
compresión de, 17
criterio de, 584
expansión de, 17
respuesta inhibitoria, 62
respuesta móvil, 359, 360
respuesta neuronal
atención y, 133-134
efectos de la experiencia en, 127-129
habla y, 425-426
plasticidad de la percepción y, 137
rostros y, 121-123
respuesta propagada, 22
restricción del camino más corto, 292-293
restricciones naturales, 161
retina periférica, 44
retina, 41, 44-45
claves binoculares de profundidad y, 237-239
condiciones que causan daño a la, 554-557, 565
degeneración hereditaria de la, 557
desprendimiento de, 556-557
enfoque de la luz en la, 538, 547-551
examen de la, 562-564
retinal, 46
retinitis pigmentaria, 557
retinopatía diabética, 554
retinoscopia, examen, 560-561
retronasal, ruta, 496
reverberación, tiempo de, 392-393
rinofaringe, 496-497
rivalidad binocular, 129-130
rostros
área del cerebro para responder a los, 123
reconocimiento infantil de, 517
respuesta neuronal a los, 121-123
Ruffini, cilindro de, 437, 438, 439, 440, 442
ruido, 587
pérdida de audición inducida por el, 567-568
ruptura de bastones y conos, 51

saciedad sensorial específica, 498
saturación, 189
segmentación, problema de la, 413-414
segmentos exteriores, 46
segregación de flujos auditivos, 397, 398
segregación figura-fondo, 156-160
enfoque de la Gestalt, 156-158, 161
ideas modernas acerca de la, 158-160, 161
percepción infantil y, 518
preguntas de estudio sobre la, 182
segregación perceptual, 156-160, 174
selectividad neuronal, 127-129
evolución y, 127
experiencia y, 127-129
preguntas de estudio sobre la, 142
semejanza, ley de la, 149-150
señal acústica, 411-412
señal de movimiento de la imagen(SMI), 279
señal motora (SM), 279
señal, 587
sensación referida, 458
sensaciones cutáneas, 437
sensaciones, 146-147
cutáneas, 437
referidas, 458
sensibilidad adaptada a la oscuridad, 50
sensibilidad espectral, 52-54
sensibilidad, 52, 589-590
al contraste, 87
curvas COR y, 589-590
espectral, 52-54
olfatoria, 475-476
visual, 55-57
sentidos
áreas receptoras primarias para los, 25, 26
consideración de la percepción entre, 28
efectos plásticos de la pérdida de los, 456-457
sentidos cutáneos, 435-471
percepción del dolor y, 460-466
plasticidad de los, 456-459
preguntas de estudio sobre los, 469-471
procesamiento neuronal para los, 444-450
receptores de la piel y, 437-444
reconocimiento de objetos con los, 451-455
Véase también Percepción del tacto
sentidos químicos, 473-508
gusto, 487-501
olfato, 475-487
plasticidad de, 502
preguntas de estudio sobre, 506-508
visión general de, 473-475
visión y, 503-504
significación, 152-153
significado
percepción del habla y, 422-424
percepción del movimiento y, 292, 297
simetría y percepción figura-fondo, 158
simplicidad, ley de la, 148-149
sinapsis
descubrimiento de, 23
eventos en, 23-24, 30
sincronía menstrual, 478
sincronía, principio de, 155
sinestesia, 368-369
síntesis aditiva, 337-338
sintetizadores, 337
sinusoidal
componentes de la onda sinusoidal, 591-593
enrejado de onda, 592-593
movimiento de la onda, 335
sistema auditivo
análisis de frecuencias en el, 351-360, 361
cierre de fase en el, 359-360
codificación de lugar en el, 351-356
desarrollo del, 529-534
deterioro del, 564-576
estructura y función del, 343-351
mapas y columnas del, 103
plasticidad del, 366-367
preguntas de estudio sobre el, 372-374, 406
privación visual y, 402
procesamiento cortical y, 361-365
sinestesia y, 368-369
Véase también Oído; audición
sistema de sustitución sensorial, 179
sistema motor, 320-323
sistema olfatorio, 478-487
cerebro y, 481-482, 486
código neuronal y, 482-485
estructura del, 478-481
sistema somatosensorial, 437
anatomía del, 446-447
detectores táctiles de características en el, 449-450
mapa cerebral del, 447-449
sistema visual y, 467
Véase también Percepción táctil
sistema visual
atención y, 130-134, 140
codificación sensorial en el, 123-126
convergencia en el, 54-58
corrientes de procesamiento del, 112-117
corteza estriada y, 81-99
desarrollo del, 513-528
deterioros del, 546-564
estructura del, 38, 39-40, 41
exámenes de, 558-564
excitación e inhibición en el, 58-64
localización de componentes en el, 385-390
mapas retinotópicos y, 80, 95-96, 103
miopía y, 538-539
neuronas bimodales y, 138-139
núcleo geniculado lateral y, 78-81
percepción de color y, 191-195, 197-200, 205
plasticidad del, 137, 178, 181, 216-217
preguntas de estudio sobre el, 74-76, 105-107, 141-143
problema de la conjunción y, 134-136
procesamiento de nivel superior en el, 109-143
procesamiento neuronal en el, 58-70
proceso de transducción en el, 46-48
receptores en el, 43-45
sinestesia y, 368-369
sistema somatosensorial y, 467
Véase también Ojos; Visión
Snellen, letras de, 57
sodio-potasio, bomba de, 22*n*
somatotópico, mapa, 103, 447-449
sombra acústica, 378-379
sombras
acústicas, 378-379
bandas de Mach y, 66, 67
claves de profundidad y, 229
constancia de luminosidad y, 211-214
sombreado, técnica de, 424
sonido
altavoces y, 334-335
ambiental, 364-365
amplitud del, 335-337
cambios en la presión del aire y, 334-339
color asociado con el, 368-369
definiciones de, 333-334
directo e indirecto, 382, 383, 392-393
espectograma del, 411-412, 413
experiencia perceptual y, 339-343
frecuencia del, 335, 337-339
habla, 409-434, 531-534
localización, 376-390
musical, 362-364
nivel del, 336, 382
percepción de objetos y, 180
percepción del movimiento y, 296
percepción infantil del, 529-534
reflejado, 382
sonido directo, 382, 383, 392
sonido indirecto, 382, 383, 392-393
sonidos ambientales
identificación de, 393-395
procesamiento cortical de los, 364-365
sordera, 578-579
Stevens, ley de potencia de, 17
sumación espacial, 57, 317-318
supresión, 233, 234
surco ectosilviano anterior (SEA), 402
surco lateral (SL), 362
surco temporal superior (STS), 362
sustancia gelatinosa, 464
sustracción, técnica de, 27, 462

tacto activo, 452, 453-455, 460
tacto pasivo, 451-452
Tadoma, método, 430
tamaño relativo, 229
Tau, proporción, 313
técnica de la vista preferencial (VP), 511, 512
técnico óptico, 559
tectoria, membrana, 348, 349
teoría de control de la puerta, 464-465, 468
teoría de la detección de señales (TDS), 583-590
teoría de la integración de características (TIC), 163-168, 171, 181
determinación de las características básicas en la, 164-166
etapa de atención concentrada en la, 163, 167-168
etapa preatentiva en la, 163, 166-167
teoría de la visión cromática
tricromática, 190-195, 201
descripción de la, 190-191
experimentos de igualación de colores y, 190, 191
fisiología de la, 191-195, 201
preguntas de estudio sobre la, 220-221
teoría de lugar de la audición, 351-354
TEP. *Véase también* Tomografía por emisión de positrones
termorreceptores, 443-444, 451
tiempo de inicio de voz(TIV), 417-419, 531
timbre, 343, 392, 396-397
tímpano, 344
tímpano, membrana del, 344, 345, 346

timpanometría, 571-572
timpanómetro, 572
tinnitus, 568
  enmascarador del, 568
Tomografía por emisión de positrones (TEP), 26-27
  Véase también Imagenología cerebral
tono, 342-343
  agrupamiento auditivo y, 397-399
periodicidad, 363-364
  procesador central del, 364
tonometría, 562
tonómetro, 562
tonos captores, 398-399
tonos distractores, 398
tonos musicales, 362-364, 391-392
tonos puros, 335, 337
  audiometría de, 570-571
tonotópico, mapa, 104, 354, 361-362, 363
tortuga de ojos rojos, 216, 217
transducción
  auditiva, 348-350
  gustativa, 487-489
  olfativa, 478-481
  visual, 46-48
transducción visual, 46-48
trauma acústico, 568
tritanopia, 203
túnel, visión de, 552

umbral
  absoluto, 13-15
  contraste, 87
de dos puntos, 444-445
  diferencial, 15-16
  eco, 383
umbral absoluto, 13-15
umbral diferencial (UD), 15-16
umbral eco, 383

vectión, 275
ventana oval, 345
ventisca, 248
ventriloquismo, efecto de, 264, 403-404
vesículas sinápticas, 24
vía del cómo, 117
vía del dónde, 114
vía del lemnisco medial, 446
vía del qué, 114
vía dorsal, 112-114
vía espinotalámica, 446, 461
vía ventral, 112-114
vías auditivas, 350-351
videomicroscopia, 491, 492
visible, luz, 37, 38, 39
visión
  acción y, 301-329
  adaptación a la oscuridad y, 49-52
  aspectos clínicos de la, 546-564
  atención y, 131-133, 140
  desarrollo de la, 513-528
  detalles y, 57-58, 444
  deterioros de la, 546-564
  estímulo para la, 37-39
  exámenes de la, 558-564
  información de localización y, 377
  miopía y, 538-539
  olfato y, 503-504
  percepción de los objetos y, 145-184
  percepción de profundidad y, 225-247
  percepción del color y, 185-223
  percepción del movimiento y, 269-300
  percepción del tamaño y, 248-260
  percepción infantil y, 513-528
  percepción táctil y, 467, 540-541
  poder de enfoque y, 40, 41, 42-43
  relación de la audición con la, 264, 402-404, 578-579
  rivalidad binocular y, 129-130
  sensibilidad espectral y, 52-54
Véase también Sistema visual
visión lejana, 550
visión periférica, 57
vista
  invariantes a la, 168-169
  neuronas específicas a la, 126
  neuronas invariantes a la, 125-126
Vista. *Véase también* Visión
visual, modelo de retroalimentación, 539
vitrectomía, 555
vítreo, humor, 554
volteretas, 315, 316
volumen, 339, 341-342, 343
volumétricas, primitivas, 168

Weber, fracción de, 16
Weber, ley de, 16
Wernicke, afasia de, 426-427
White, ilusión de, 69-70

Young-Helmholtz, teoría de la visión de color, 191
yunque, 345

CRÉDITOS

Esta sección constituye una extensión de la página de derechos reservados. Hemos hecho todo lo posible para determinar la propiedad del material protegido con derechos reservados y así conseguir la autorización de los poseedores de los derechos. En caso de que surja cualquier problema con el uso y reproducción de cualquier material, nos complacerá hacer las correcciones necesarias en impresiones futuras. Agradecemos a los siguientes autores, editores y agentes por su autorización para usar las fotografías, ilustraciones y esquemas que a continuación se indican.

Fotos

Sobre el autor: Christopher Baker. **Ensayos a color Lámina 1.3:** Cortesía de Mitchell Glickstein. **Lámina 1.4a,b:** F. De Monasterio et al., 1981. **Lámina 2.1a, b:** © James P. Blair/CORBIS. **Lámina 2.2a, b:** Ruth Dixon/Stock, Boston. **Lámina 3.8:** *Place des Lices, Saint Tropez*, por Paul Signac (1893), Carnegie Museum of Art, Pittsburgh. Adquirido gracias a la familia de Sarah Mellon Scaife, 66.24.2 **Capítulo 1. 3:** © George Hall/CORBIS. **27:** © Leif Skoogfors/CORBIS. **Capítulo 2. 43:** De "Scanning Electron Microscopy of Vertebrate Visual Receptors," por E. R. Lewis, Y. Y. Zeevi, & F. S. Werblin, 1969, *Brain Research*, 15, 559–562. Copyright © 1969 Elsevier Science Publishers, B. B. Reimpreso con autorización. **67:** De *Mach Bands: Quantitative Studies on Neural Networks in the Retina*, by F. Ratcliff, 1965, Figura 3.25, p. 107. Copyright © 1965 Holden-Day, Inc. Reimpreso con autorización. **Capítulo 3. 79:** De "Segregation of Form, Color, Movement and Depth: Anatomy, Physiology and Perception," por M. Livingston y D. H. Hubel, 1988, *Science*, 240, 740–749. Copyright © 1988 por la American Association for the Advancement of Science. Reimpreso con la autorización de M. Livingston. **82:** De "Functional Architecture of Macaque Monkey Cortex," por D. H. Hubel and T. N. Wiesel, 1977, *Proceedings of the Royal Society of London*, 198, 1–59. Copyright © 1977 por la Royal Society. Reimpreso con la autorización de D. H. Hubel. **88:** © Dave G. Houser/CORBIS **91:** *Seeing—Illusion, Brain and Mind*, © John P. Frisby, 1979 bajo el permiso de Oxford University Press. **98:** From Hubel, Wiesel, & Stryker, 1978. **Capítulo 4. 122:** De "Sparseness of the Neuronal Representation of Stimuli in the Primate Temporal Visual Cortex," por E. T. Rolls and M. J. Tovee, 1995, *Journal of Neurophysiology*, 73, 713–726. Copyright © 1995 por la American Physiological Society. Reimpreso con permiso. **123:** Cortesía de la Dr. Dana Copeland. **129:** Figura 1a, p. 569, de Gauthier, I., Tarr, M. J., Anderson, A. W., Skudlarski, P. L., & Gore, J. C. (1999). Activation of the middle fusiform "face area" increases with experience in recognizing novel objects. *Nature Neuroscience*, 2, 568–573. **132:** De "Failure to Detect Changes in Attended Objects in Motion Pictures," por D. Levin y D. Simons, 1997, *Psychonomic Bulletin and Review*, 209, cortesía de la Telesensory Corporation. **Capítulo 5. 149:** R. C. James **150:** Cortesía del Pittsburgh Ballet Theater/Randy Choura. **151:** Energy Issues Master Collection CD/CORBIS. **152 arriba:** © Julie Lemberger/CORBIS. **152 abajo:** *The Forest Has Eyes* por Bev Doolittle (1985). **153:** *Pintos* por Bev Doolittle, 1979. **173:** Cortesía de Thomas Macaulay. **174:** © Mary Ann McDonald/CORBIS. **176:** Richard Hamilton/CORBIS. **Capítulo 7. 229:** © Randy Faris/CORBIS. **230:** © Keren Su/CORBIS. **232:** *The Annunciation*, atribuído a Antoniazzo Romano © Burstein Collection/CORBIS. **235:** Mike Chikiris/Pittsburgh Stereogram Company, Pittsburgh, PA, 1990. **236:** © Bettmann/CORBIS. **240 arriba:** De *Foundations of Cyclopean Perception* por B. Julesz, 1971, Figuras 2.4-1 y 2.4-3. Copyright © 1971 University of Chicago Press. Reimpreso con permiso. **245 derecha:** © Niall Benvie/CORBIS **258:** © Phil Schermeister/CORBIS. **Capítulo 8. 273:** De Edwin S. Porter's *The Great Train Robbery*, 1903. **276:** © Galen Rowell/CORBIS. **292:** "Object recognition can drive motive perception" por V.S. Ramachandran, C. Armel, C. Foster y R. Stoddard. *Nature*, 1998, 395:852–853. **293:** Cortesía de Maggie Shiffrar. **Capítulo 10. 337:** © Henry Diltz/CORBIS. **366:** De Klinke et al., 1999. **Capítulo 12. 412:** Cortesía de Kerry Green. **413 arriba:** cortesía de Kerry Green. **413 abajo:** cortesía de David Pisoni. **415:** cortesía de David Pisoni. **417 derecha:** cortesía de James Sawusch. **418 derecha:** cortesía de Ron Cole. **Capítulo 14. 478:** De Morrison, E.E., & Moran, D.T. (1995). Anatomy and ultrastructure of the human olfactory neuroepithelium, en R. L. Doty (ed.), *Handbook of Olfaction and Gustation* (pp. 75–101). Nueva York, Marcel Dekker. **489:** de Miller, I. J. (1995). Anatomy of the peripheral taste system, en R. L. Doty (ed.), *Handbook of Olfaction and Gustation* (pp. 521–548). Nueva York, Marcel Dekker. **492:** Cortesía de Linda Bartoshuk. **Capítulo 15. 512:** Cortesía de Velma Dobson. **517:** De Ginsburg, A. (1983). Contrast perception in the human infant, manuscrito aún no publicado. **529:** Walter Salinger/Photo propiedad de Anthony DeCasper. DeCasper, A. J., & Fifer, W. P. (1980). Of human bonding: Newborns prefer their mothers' voices. *Science*, 208, 1174–1176.) **533 a,b:** Kuhl, P. K. (1989). On babies, birds, modules, and mechanisms: A comparative approach to the acquisition of vocal communication, en R. J. Dooling & S. H. Hulse (eds.), Comparative psychology of audition (pp. 379–419). Hillsdale, NJ: Erlbaum. **535:** Cortesía de J. E. Steiner, The Hebrew University, Jerusalem. **536:** Rosenstein, D., & Oster, H. (1988). Differential facial responses to four basic tastes in newborns. Child Development, 59, 1555–1568. **540:** De "Learning and Intermodal Transfer of Information in Newborns," por K. L. Kaye and T. G. R. Bower, 1994, Psychological Science, 5, 286–288. **Capítulo 16. 564:** Courtesía del Hospital para ojos y nariz de Pittsburgh. **575:** Chester Higgins Jr./NYT Pictures. Imágenes de la sección Aspectos de la percepción: **arriba izquierda,** © Dave G. Houser/CORBIS. **Abajo izquierda,** Paul J. Sutton/© Duomo/CORBIS. **Arriba derecha,** © Phil Schermeister/CORBIS. **Abajo derecha,** cortesía de Noam Sobel.

El resto de las fotografías que no contienen créditos son cortesía del autor, E. Bruce Goldstein.

Texto e ilustraciones

Capítulo 1. 8: Adaptado de "The Role of Frequency in Developing Perceptual Sets," por B. R. Bugelski y D. A. Alampay, 1961, *Canadian Journal of Psychology*, 15, 205–211. Copyright ©1961 por la Canadian Psychological

Association. Reimpreso con autorización. **10:** Adaptado de "The Role of Frequency in Developing Perceptual Sets," por B. R. Bugelski y D. A. Alampay, 1961, *Canadian Journal of Psychology*, 15, 205–211. Copyright © 1961 por la Canadian Psychological Association. Reimpreso con autorización. **12:** Adaptado de "The Role of Frequency in Developing Perceptual Sets," por B. R. Bugelski y D. A. Alampay, 1961, *Canadian Journal of Psychology*, *15*, 205–211. Copyright ©1961 por la Canadian Psychological Association. Reimpreso con autorización. **16:** Adaptado de "The Surprising Simplicity of Sensory Metrics", por S. S. Stevens, 1962, *American Psychologist*, 17, p. 29–39. Copyright © 1962 por la American Psychological Association. **17:** Adaptado de "The Surprising Simplicity of Sensory Metrics", por S. S. Stevens, 1962, *American Psychologist*, 17, p. 29–39. Copyright © 1962 por la American Psychological Association. **Capítulo 2. 38:** Adaptado de *Human Information Processing*, por P. Lindsay y D. A. Norman, 1977, 2a edición, p. 216. Copyright ©1977 Academic Press, Inc. Adaptado de "Organization of the Primate Retina", por J. E. y B. B. Boycott, 1966. *Proceedings of the Royal Society of London*, 16, Series B., 80–111. Copyright ©1966 por The Royal Society. Adaptado con permiso. **43:** De "Scanning Electron Microscopy of Vertebrate Visual Receptors," por E. R. Lewis, Y. Y. Zeevi y F. S. Werblin, 1969, *Brain Research*, 15, 559–562. Copyright ©1969 Elsevier Science Publishers, B. V. Reimpreso con autorización. **44:** Adaptado de *Human Information Processing*, por P. Lindsay and D. A. Norman, 1977 2a edición p. 126. Copyright ©1977 Academic Press, Inc. Adaptado con permiso. **46:** De una imagen de Johnny Johnson en la página 88 de "Blind Spots," por Vilaynaur S. Ramachandran, *Scientific American*, mayo de 1992. Reimpreso con autorización. Copyright ©1992 por la Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados. **51:** Información parcial de "Rhodopsin Measurement and Dark Adaptation in a Subject Deficient in Cone Vision", por W. A. H. Ruston, 1961, *Journal of Psychology*, *156*, 193–205. Copyright ©1961 por la Psychological Society, Cambridge University Press. 53: Adaptado de "The Receptors of Human Color Vision", por E. Wald, 1964, *Science*, *145*, pp. 1009 y 1011. Copyright ©1964 por la American Association for the Advancement of Science. Adaptado con permiso. **53:** De "Human Rhodopsin," por G. Wald y P. K. Brown, 1958, *Science*, 127, p. 222–226, figura 6 y "The Receptors of Human Color Vision", por E. Wald, 1964, *Science*, 145, p. 1007–1017. Copyright ©1964 por la American Association for the Advancement of Science. Adaptado con permiso. **56:** De "Amacrine Cells", por R. H. Masland, 1988, *Trends in Neuroscience*, *11*(9), 405–410, figura 2. Copyright ©1988 por Elsevier Science Ltd. Reimpreso con autorización. **57:** De "Visual Acuity", por L. A. Riggs, 1965. En C. Graham (ed.), *Vision and Visual Perception*, figura 11.4, p. 324. Copyright ©1965 por John Wiley & Sons, Inc. Reimpreso con autorización de John Wiley & Sons. **62:** De "Integrative Action in the Cat's Lateral Geniculate Body", por D. H. Hubel y T. N. Wiesel, 1961, *Journal of Physiology*, 155, 385–398, figura 1. Copyright ©1961 por la Physiological Society, Cambridge University Press. Reimpreso con autorización. **64:** De *Mach Bands: Quantitative Studies on Neural Networks in the Retina*, por F. Ratliff, 1965, figura 3.25, p. 107. Copyright ©1965 Holden-Day, Inc. Reimpreso con autorización. **70:** De *Perception*, 1981, 10, p. 215–230, fig. 1a, p. 216. Reimpreso con autorización de Pion, Ltd., Londres. **Capítulo 3. 79:** De Livingstone & Hubel, 1988. **81:** Reimpreso con autorización de *Nature*, "Functions of the Colour-Opponents and Broad Channels of the Visual System", por P. H. Schiller, N. K. Logthetis y E. R. Charles, 1990, 343, p. 68, figura 1a & b. Copyright ©1990 por Macmillan Magazine, Ltd. **82:** De Hubel & Wiesel, 1977. **83:** De "Receptive Fields of Single Neurons in the Cat's Striate Cortex," por D. H. Hubel y T. N. Wiesel, 1959, *Journal of Physiology*, 148, 574–591, figura 2. Copyright © 1959 por la Physiological Society, Cambridge University Press. Reimpreso con autorización. **84:** De "Receptive Fields of Single Neurons in the Cat's Striate Cortex", por D. H. Hubel y T. N. Wiesel, 1959, *Journal of Physiology*, *148*, 574–591, figura 2. Copyright © 1959 por la Physiological Society, Cambridge University Press. Reimpreso con autorización. **85:** De "Receptive Fields of Single Neurons in the Cat's Striate Cortex", por D. H. Hubel and T. N. Wiesel, 1959, *Journal of Physiology*, *148*, 574–591, figura 8. Copyright © 1959 por la Physiological Society, Cambridge University Press. Reimpreso con autorización. **88:** De "Size Adaptation: A New Aftereffect", por C. Blakemore y P. Sutton, 1969, *Science*, *166*, 245–247, figura 1. Copyright © 1969 por la American Association for the Advancement of Science. Reimpreso con autorización. **89:** De C. S. Furmanski y S. A. Engel (2000). An oblique effect in human primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 3, 535–536. Reimpreso con autorización. **91:** De "The Visual Cortex as a Spatial Frequency Analyzer", por L. Maffei y A. Fiorentini, 1973, *Vision Research*, *13*, 1255–1267, figura 3. Copyright © 1973 gracias a la generosa contribución de Elsevier Science Ltd., The Boulevard, Langford Land, Kidlington 0X5 1GB, UK. **92:** De "Application of Fourier Analysis to the Visibility of Gratings", por F. W. Campbell y J. C. Robson, 1968, *Journal of Physiology*, *197*, 551–556, figura 2. Copyright © 1968 Physiological Society, Cambridge University Press. Reimpreso con autorización. **98:** De Hubel, Wiesel, & Stryker, 1978. **Capítulo 4. 111:** Reimpreso con autorización de *Neuron*, *15*, M. K. Zapadia et al., "Improvement in visual sensitivity by changes in local cortex: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkey", pp. 843–856. Copyright © 1995 Elsevier Science. 112: De K. Zipser et al., "Contextual modulation in primary visual context", en *Journal of Neuroscience*, *15*, pp. 7376–7389. Copyright © 1996 por la Society for Neuroscience. Reimpreso con autorización. **112:** De "Object Vision and Spatial Vision: Two Central Pathways", por M. Mishkin, L. G. Ungerleider & K. A. Makco, 1983, *Trends in Neuroscience*, 6, 414–417, figura 1. Copyright © 1983 Elsevier Science Publishers B.V. Reimpreso con autorización. **113:** De "Object Vision and Spatial Vision: Two Central Pathways", por M. Mishkin, L. G. Ungerleider & K. A. Makco, 1983, *Trends in Neuroscience*, 6, 414–417, figura 2. Copyright © 1983 Elsevier Science Publishers B.V. Reimpreso con autorización. **116:** De *The Visual Brain in Action*, por A. D. Milner y M. A. Goodale. Copyright © 1995 por Oxford University Press. Reimpreso con autorización. **117:** De *The Visual Brain in Action*, por A. D. Milner y M. A. Goodale. Copyright © 1995 por Oxford University Press. Reimpreso con autorización. **118:** Adaptado de "How Parallel Are the Primate Visual Pathways", por W. H. Merigan y J. H. R. Maunsell [a partir de datos e información de Felleman & Van Essen, 1987], 1992, *Annual Review of Neuroscience*, 16, 369–402, figura 3. Annual Reviews, Inc. **119:** De "A Selective Impairment of Motion Perception Following Lesions of the Middle Temporal Visual Area (MT)", por W. T. Newsome y E. B. Pare, 1988, *Journal of Neuroscience*, *8* (6), 2201–2211, figura 1. Copyright © 1988 por la Society for Neuroscience. Reimpreso con autorización de Oxford University Press. **119:** De "Coding Visual Images of Objects in Inferotemporal Cortex of the Macaque Monkey", por K. Tanaka, H-A. Siato, Y. Fukada y M. Moriya, 1991, *Journal of Neurophysiology*, 66, 170–189. Copyright © 1981 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **120:** De "Open Questions about the Neural Mechanisms of Visual Pattern Recognition", por M. P. Young en *The Cognitive Neurosciences*, editado por M. S. Gazzaniga. Copyright © 1995 por MIT Press. Reimpreso con autorización. **120:** De "Visual Properties of Neurons in a Polysensory Area in the Superior Temporal Sulcus of the Macaque", por C. Bruce, R. Desimone & C. G. Gross, 1981, *Journal of Neurophysiology*, *46*, 369–384, figura 7. Copyright © 1981 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **120:** De "Recognition of Objects and Their Component Parts: Responses of Single Units in the Temporal Cortex of the Macaque", por E. Washmuth, M. W. Oram y D. I. Perrett, 1994, *Cerebral Cortex*, 4, Copyright © 1994 por Oxford University Press. **121:** De "Sparseness of the Neuronal Representation of Stimuli in the Primate Temporal Visual Cortex", por E. T. Rolls y M. J. Tovee, 1995, *Journal of Neurophysiology*, 73, 713–726. Copyright © 1995 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **126:** De "Coding Visual Images of Objects in Inferotemporal Cortex of the Macaque Monkey", por K. Tanaka, H-A. Siato, Y. Fukada y M. Moriya, 1991, *Journal of Neurophysiology*, 66, 170–189. Copyright © 1981 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. 127: De "Psychophysical and Physiological Evidence for Viewer-Centered Object Representations in the Primate," por N. K. Logothetis y J. Pauls, 1995, *Cerebral Cortex*, 5. Copyright © 1995 por Oxford University Press. **128:** De "Psychophysical and Physiological Evidence for Viewer-Centered Object Representations in the Primate", por N. K. Logothetis y J. Pauls, 1995, *Cerebral Cortex*, 5. Copyright © 1995 por Oxford University Press. **133:** Adaptado de "Selective Attention Gates Visual Processing in the Extrastriate Cortex", por J. Moran y R. Desimone, 1985, *Science*, *229*, 782–784. Copyright © 1985 por la American Association for the Advancement of Science. **134:** De "Oculocentric Spatial Representation in Parietal Cortex", por C. L. Colby, J-R. Duhamel y M. E. Goldberg, 1995, *Cerebral Cortex*, 5. Copyright © 1995 por Oxford University Press. Reimpreso con autorización. **135:** Adaptado de "Temporal Coding in the Visual Cortex: New Vistas on Integration in the Nervous System", por A. K. Engel, P. Konig, A. K. Kreiter, T. B. Schillen & W. Singer, 1992, *Trends in Neuroscience*, *15*, 218–226, figura 1. Copyright © 1992 por Elsevier Science Ltd. Adaptado con autorización. **138:** De "The Representation of Extrapersonal Space: A Possible Role for Bimodal, Visual-Tactile Neurons", por M. S. A. Graziano y C. G. Gross, en *The Cognitive Neurosciences*, editado por M. S. Gazzaniga. Copyright © 1995 por MIT Press. Reimpreso con autorización. **139:** De "The Representation of Extrapersonal Space: A Possible Role for Bimodal, Visual-Tactile Neurons", por M. S. A. Graziano y C. G. Gross en *The Cognitive Neurosciences*, editado por M. S. Gazzaniga. Copyright © 1995 por MIT Press. Reimpreso con autorización. **Capítulo 5. 147:** Basado en "Organizational Determinants of Subjective Contour: The Subjective Necker Cube", por D. R. Bradley y H. M. Petry, 1977, *American Journal of Psychology*, 90, 253–262, American Psychological Association. **148:** De *Art and Visual Perception*, por R. Arnheim, 1974, p 27. Copyright © 1974 University of California Press, Berkeley. Reimpreso con autorización. **150:** Ishihara Color Blind Test, cortesía de Graham-Fields, Inc. **158:** De "Perception", por Julian Hochberg: Figura tomada de Woodworth & Schlosberg's *Experimental Psychology* 3a edición, por J. W. Kling y Lorrin A. Riggs, Copyright © 1971 por Holt, Rinehart & Winston. Reproducido con autorización de la editorial. **160:** De "Object Recognition Processes Can and Do Operate Before Figure-Ground Orientation", por M. A. Peterson, 1994, *Current Directions in Psychological Science* 3, 105–111. Copyright © 1994 por Cambridge University Press. **164:** De "Texton Segregation by Associated Differences in Global and Local Luminance Distribution", por H. C. Nothdurft, 1990, *Proceedings of The Royal Society of London*, *B239*, 296–320. Reimpreso con autorización de la Royal Society. **169:** De "Recognition-by-Components: A Theory of Human Image Understanding", por I. Biederman, 1985, *Computer Vision, Graphics and Image Processing*, 32, 29–73. Copyright © 1985 Academic Press. Reimpreso con autorización. **170:** D. L. Schacter, E. Reiman, A. Uecker, M. R. Polster, L. S. Yun y L. A. Cooper (1995). Brain regions associated with retrieval of structurally coherent visual information. *Nature*, 376, pp. 587–590. Reimpreso con autorización de Nature. Copyright © 1995 Macmillan Magazines Limited. **172:** Reimpreso con autorización de *Neuron*, *15*, M. K. Zapadia et al., "Improvement in visual sensitivity by changes in local cortex: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkey", pp. 843–856. Copyright © 1995 Elsevier Science. **175:** A. Bregman (1981). Asking the "what for" question in auditory perception, en M. Kubovy y J. R. Pomerantz (eds.), *Perceptual Organization*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, pp. 99–119. **Capítulo 6. 187:** Adaptado con permiso de Mark Merzylak et al. Nondestructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening. *Physiologia Platarum*, *106*, pp. 135–141, Fig. 1. **188:** Adaptado de *Color: Its Principles and Their Applications*, por F. W. Clulow, 1972, Morgan and Morgan. Copyright © 1972 por F. W. Clulow. Usado con permiso del autor. **189:** De Color Vision, por Leo M. Hurvich, 1981. Reimpreso con autorización del Doctor Leo M. Hurvich. **196:** De "Color Appearance: On Seeing Red—or Yellow, or Green, or Blue", por I. Abramov y J. Gordon, 1994. Reproducido con permiso del Annual *Review of Psychology*, 45, 451–485, figura 1a. Copyright © 1994 por Annual Reviews, Inc. **198:** De "Primate Color Vision", por R. L. DeValois y G. H. Jacobs, 1968, *Science*, *162*, 533–540, figura 5. Copyright © 1968 por la American Association for the Advancement of Science. Reimpreso con autorización. **206:** De "Color Vision Honey Bees: Phenomena and Physiological Mechanisms", por R. Menzel y W. Backhaus, 1989, en Stavenga y Hardie (eds.), *Facets of Vision*, p. 283. Copyright © 1989 Springer-Verlag BV, Berlin. Reimpreso con autorización. **206:** Basado en la información de "Spectral Distribution of Typical Daylight as a Function of Correlated Color Temperature", por D. B. Judd, D. L. MacAdam & G. Wyszecki, 1964, *Journal of the Optical Society of America*, *54*, 1031–1040. **208:** De "Partial Color Constancy of Isolated Surface Colors Examined by a Color-Naming Method", por K. Uchikawa, H. Uchikara y R. M. Boynton, 1989, *Perception*, *18*, 83–91. Copyright © 1989 por Pion Ltd., Londres. Reimpreso con autorización. **Capítulo 7. 232:** De M. Sinai, T. Ooi Leng y Z. He (1998), "Terrain Influences the Accurate Judgment of Distance", en *Nature*, 395, pp. 497–500. Adaptado con autorización de Macmillan Magazines Limited. **238:** De "The Perception of Spatial Layout from Static Optical Information", por B. Gilliam in *Handbook of Perception and Cognition: Perception of Space and Motion*, editado por W. Epstein y Rogers, pp. 23–67. Copyright © 1995 por Academic Press. Reimpreso con autorización. **240:** Figura de la obra *Foundations of Cyclopean Perception*, por B. Julesz, 1971, figuras 2.4-1 y 2.4-3. Copyright © 1971 University of Chicago Press. Reimpreso con autorización. **241:** I. Ohzaw (1998). Mechanisms of stereoscopic visions: The disparity energy model, en *Current Opinion in Neurobiology*, *8*, pp. 509–515. **241:** Adaptado de "Ocular Dominance and Disparity Coding in Cat Visual Cortex", por S. LeVay y T. Voigt, 1988, *Visual Neuroscience*, *1*, 395–414, figura 5 b. Cambridge University Press. **249:** De "Determinants of Apparent Visual Size with Distance Variant", por A. H. Holway y E. G. Boring, 1941, *American Journal of Psychology*, *54*, 21–34, figura 2. University of Illinois Press. **250:** De "Determinants of Apparent Visual Size with Distance Variant", por A. H. Holway y E. G. Boring, 1941, *American Journal of Psychology*, *54*, 21–34, figura 2. University of Illinois Press. **262:** De "Single Cell Responses in Striate Cortex of Kittens Deprived of Vision in One Eye", por T. N. Wisel y D. H. Hubel, 1963, *Journal of Neurophysiology*, *26*, 1002–1017, figuras 1 y 3. Copyright © 1963 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **Capítulo 8. 276:** De "Lateral Inhibition Between Orientation Detectors in the Cat's Visual Cortex", por C. Blakemore y E. A. Tobin, 1972, *Experimental Brain Research*, *15*, 439–440, figura 1. Copyright © 1972 Springer-Verlag Publishers. Reimpreso con autorización. **278:** De "A Selective Impairment of Motion Perception Following Lesions of the Middle Temporal Visual Area (MT)", por W. T. Newsome y E. B. Pare, 1988, *Journal of Neuroscience*, *8*(6), 2201–2211, figura 1. Copyright © 1988 por la Society for Neuroscience. Reimpreso con autorización de Oxford University Press. **279:** De "Perception", por H. L. Teuber, 1960, en J. Field, H. W. Magoun y V. E. Hall (eds.), *Handbook of Physiology*, sección 1, *Neurophysiology*, Vol. 3, pp. 1595–1668, figura 31. Copyright © 1960 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **282:** De "Real Motion' Cells in Area V3A of Macaque Visual Cortex", por C. Galletti, P. P. Battaglini y P. Fattori, 1990, *Experimental Brain Research*, 82, 67–76, figura 1. Copyright © 1990 Springer-Verlag Publishers. Reimpreso con autorización. **285:** De *Form in Motion Parallax* and from "Luminance Contrast: Vernier Discrimination",

en *Spatial Vision*, *1*, 305–318. Reimpreso con autorización de David Regan. **287:** De "Retrieval of Structure from Rigid and Biological Motion: An Analysis of the Visual Responses of Neurons in the Macaque Temporal Cortex", por D. I. Perrett, M. H. Harries, P. J. Bensen, A. J. Chitty y A. J. Mistlin, 1990, en A. Blake y T. Troscianko, *AI and the Eye*, 181–200, figura 2. Copyright © 1990 por John Wiley & Sons Ltd. Reimpreso con autorización de D. I. Perrett y John Wiley & Sons, Ltd. **287:** Adaptado de "Responses of Anterior Superior Temporal Polysensory (STPa) Neurons to 'Biological Motion' Stimuli", por M. W. Oram y D. I. Perrett, 1994, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6, 99–116. Copyright © 1994 por el Massachusetts Institute of Technology. **296:** De "Tactile Apparent Movement: The Effects of Interstimulus Onset Interval and Stimulus Duration", por J. H. Kiman, 1974, *Perception & Psychophysics*, *15*, pp. 1–6. Copyright © 1974 por Psychonomic Society, Inc. Reimpreso con autorización. **Capítulo 9. 306:** De James J. Gibson, *The Senses Considered as Perceptual Systems*. Copyright © 1966 por Houghton Mifflin Company. Usado con permiso. **306:** De James J. Gibson, *The Senses Considered as Perceptual Systems*. Copyright © 1966 por Houghton Mifflin Company. Usado con permiso. **308:** De *Perception of Space and Motion*, un volumen de la serie *Handbook of Perception and Cognition*, segunda edición, eds. William Epstein y Sheena J. Rogers, Copyright © 1995 por Academic Press, reproducido con permiso del editor. **310:** De M. Sinai, T. Ooi Leng y Z. He (1998), "Terrain Influences the Accurate Judgment of Distance," *Nature*, 395, pp. 497–500. Adaptado con permiso de Macmillan Magazines Limited. **310:** De J. W. Philbeck, J. M. Loomis y A. C. Beall (1997). Visually perceived location is an invariant in the control of action. *Perception and Psychophysics*, 59, 601–612. Adaptado con permiso. **311:** Basado en la figura de "Visual Proprioceptive Control of Standing in Human Infants", por D. N. Lee y E. Aronson, 1974, *Perception and Psychophysics*, *15*, 529–532, figura 2. Psychonomics Society Publications. **313:** De M. Sinai, T. Ooi Leng y Z. He (1981), "Plummeting gannets: A paradigm of ecological optics", *Nature*, 293, pp. 293–294. Usado con permiso de Macmillan Magazines Limited. **314:** Reimpreso con autorización de "How Baseball Outfielders Determine Where to Run to Catch Fly Balls", por M. K. McBeath, D. M. Shaffer y M. K. Kaiser, 1995, *Science*, 268, 569–573, figura 3b. Copyright © 1995 por la American Association for the Advancement of Science. **317:** De Y. Wang y B. Frost (1992), "Time to collision is signaled by neurons in the nucleus of pigeons" *Nature*, 356, pp. 236–238. Usado con permiso de Macmillan Magazines Limited. **317:** De F. C. Rind y P. J. Simmons (1999). Seeing what is coming: Building collision-sensitive neurons. *Trends in Neurosciences*, 22, pp. 215–220. Usado con autorización. **319:** De D. R. Proffitt, M. Bhalla, R. Gossweiler y J. Midgett (1995). Perceiving geographical slant. *Psychonomic Bulleting & Review*, 2, pp. 409–428, Figura 2. Reimpreso con autorización de la Psychonomic Society, Inc. **322:** De H. Sakata, M. Taira, M. Kusunoki, A. Murata y Y. Tanaka (1997). The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. *Trends in Neurosciences*, 20, pp. 350–356. Adaptado con permiso. **322:** De G. Rizzolatti et al., Cognitive Brain Research, 3, pp. 131–141. Adaptado con permiso de Elsevier Science. **Capítulo 10. 340:** De "Loudness: Its Definition, Measurement and Calculation,", por H. Fletcher y W. A. Munson, 1933, *Journal of the Acoustical Society of America*, *5*, 82–108, figura 4. Copyright © 1993 por el American Institute of Physics. Reimpreso con autorización. **344:** Rediseñado con autorización de Human Information Processing, por P. H. Lindsay y D. A. Norman, 2a edición, 1977, p. 229. Copyright © 1977 por Academic Press, Inc. **345:** De "Hearing: Its Function and Dysfunction", por E. D. Schubert, 1980, *Disorders of Human Communication*, Vol. 1. pp. 15 y 18. Copyright © 1980 Springer-Verlag Wien- Nueva York. Reimpreso con autorización. **349:** Adaptado con permiso de *Hearing: Physiology and Psychophysics*, por W. Lawrence Gulick. Copyright © 1971 por Oxford University Press, Inc. **352:** De "Shearing Motion in Scala Media of Cochlear Models", por J. Tonndorf, 1960, *Journal of the Acoustical Society of America*, 32, 238–244, figura 7b. Copyright © 1960 por el American Institute of Physics. Reimpreso con autorización. **353:** De "Hearing: Its Function and Dysfunction", por E. D. Schubert, 1980, *Disorders of Human Communication*, Vol. 1. pp. 15 y 18. Copyright © 1980 Springer-Verlag Wien-Nueva York. Reimpreso con autorización. **353:** De *Experiments in Hearing*, por G. von Békésy, 1960, figuras 11.43 . Copyright © 1960 por McGraw-Hill Book Company, Nueva York. Reimpreso con autorización. **354:** De "A Revised Frequency Map of the Guinea Pig Cochlea", por E. A. Culler, J. D. Coakley, K. Lowy y N. Gross, 1943, *American Journal of Psychology*, 56, 475–500, figura 11. Copyright © 1943 por el Board of Trustees of the University of Illinois. Usado con autorización de la University of Illinois Press. **354:** Información de "The Tuning Properties of Cochlea Hair Cells—Addendum", por I J. Russell y P. M. Selleck, 1977, en E. F. Evans y J. P. Wilson, *Psychophysics and Physiology of Hearing*, p. 81. **355:** A. R. Palmer (1987). Physiology of the cochlear nerve and cochlear nucleus, en M. P. Haggard y E. F. Evans (eds.), *Hearing*. Edinburgh, Churchill Livingstone, pp. 838–855. **356:** Adaptado de "On the Masking Pattern of a Simple Auditory Stimulus", por J. P. Egan y H. W. Hake, 1950, *Journal of the Acoustical Society of America*, 22, 622–630. Copyright © 1950 por el American Institute of Physics. Adaptado con autorización. **362:** Adaptado de J. H. Kaas, T. A. Hackett y M. J. Tramo, "Auditory processing in primate cerebral cortex", en *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 164–170. **365:** De "Processing of Complex Sounds in the Macaque Nonprimary Auditory Cortex", por J. P. Rauschecker, B. Tian, M. Hauser, 1995, *Science*, 268, 111. Copyright © 1995 por la American Association for the Advancement of Science. Reimpreso con autorización. **369:** De "On Associations of Light and Sound: The Mediation of Brightness, Pitch, and Loudness", por L. E. Marks, 1974, *American Journal of Psychology*, 87, 173–188. Copyright © 1975 American Psychological Association. Reimpreso con autorización. **Capítulo 11. 376:** De "Sound Localization by Human Listeners", por J. C. Middlebrooks y David M. Green, 1991, *Annual Review of Psychology*, 42, 135–159, figura 1. Copyright © 1991 Annual Reviews, Inc. Reimpreso con autorización. **379:** De *Hearing: Physiological Acoustics, Neural Coding and Psychoacoustics*, por W. Lawrence Gulick, G. A. Gescheider, R. D. Frisina, 1989, p. 324. Copyright © 1989 por Oxford University Press, Inc. Reimpreso con autorización. **381:** De J. C. Middlebrooks (1997). Spectral shape cues for sound localization, en R. H. Gilkey y T. R. Andersen (eds.), Binaural and spatial hearing in real and virtual environments, pp. 77–98. Copyright © 1997 Lawrence Erlbaum Associates, Inc. **385:** De J. F. Brugge, R. A. Reale y J. E. Hind. Auditory cortex and spatial hearing, en R. H. Gilkey y T. R. Anderson (eds.), Binaural and spatial hearing in real and virtual environments, pp. 447–473. Copyright © 1997 Lawrence Erlbaum Associates, Inc. **386:** De F. Baumgart, B. Gaschler-Markefski, M. G. Woldorff, H. J. Heinze y H. Scheich (1997). A movement-sensitive area in auditory cortex. *Nature*, 400, pp. 724–726. Reimpreso con autorización de *Nature*. Copyright © 1995 Macmillan Magazines Limited. **387:** Adaptado de "A Panoramic Code for Sound Location by Cortical Neurons", por J. C. Middlebrooks, A. E. Clock, L. Xu y D. M. Green, 1994, *Science*, 264, 842–844. Copyright © 1994 por la American Association for the Advancement of Science. Adaptado con autorización. **387:** De M. S. A. Graziano, L. A. Reiss y C. G. Gross (1999). A neuronal representation of the location of nearby sounds. *Nature*, 397, 428–430, Fig 1b. Reimpreso con autorización. 388: De "Space and Frequency Are Represented Separately in Auditory Midbrain of the Owl", por E. I. Knudsen y M. Konishi, 1978, *Journal of Neurophysiology*, 41, 870–883, figura 1. Copyright © 1978 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **389:** De "A Neural Map of Auditory Space in the Owl", por E. I. Knudsen y M. Konishi, 1978, *Science*, 200, 795–797, figura 1. Copyright © 1978 por la American Association for the Advancement of Science. Reimpreso con autorización. **391:** De Music, *Physics and Engineering*, segunda edición, por H. F. Olson, 1967. Copyright © 1967 por Dover Publications, Inc. Reimpreso con autorización. **392:** De *Physics and Engineering*, segunda edición, por H. F. Olson, 1967. Copyright © 1967 por Dover Publications, Inc. Reimpreso con autorización. **399:** De "Two-Channel Listening to Musical Scales", por D. Deutsch, 1975, *Journal of the Acoustical Society of America*, 57. Copyright © 1975 por el American Institute of Physics. Reimpreso con autorización. **402:** De "Compensatory Plasticity and Sensory Substitution in the Cerebral Cortex", por J. P. Rauschecker, 1995, *Trends in Neuroscience*, *18*, 36–43. Copyright © 1995 Elsevier Science Ltd. Reimpreso con autorización. **403:** De G. H. Recanone. Rapidly induced auditory plasticity: The ventriloquism aftereffect. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 869–875, Fig 1. Adaptado con permiso. **Capítulo 12. 412:** De The Speech Chain, segunda edición, por P. B. Denes y E. N. Pinson. Copyright © 1993 por W. H. Freeman and Company. Reimpreso con autorización. **414:** De "Perception of the Speech Code", por A. M. Liberman, 1967, *Psychological Review*, *74*, 431–461, figura 1. Copyright © 1967 por la American Psychological Association. Reimpreso con autorización del autor. **418:** De "Time-Varying Features of Initial Stop Consonants in Auditory Running Spectra: A First Report", por D. Kewley-Port y P. A. Luce, 1984, *Perception and Psychophysics*, 35, 353–360, figura 1. Copyright © 1984 por la Psychonomic Society Publications. Reimpreso con autorización. **419:** De "Selective Adaptation of Linguistic Feature Detectors", por P. Eimas y J. D.Corbit, 1973, *Cognitive Psychology*, 4, 99–109, figura 2. Copyright © Academic Press, Inc. Reimpreso con autorización. **426:** De "Encoding of Speech Features in the Auditory Nerve", por M. B. Sachs, E. D. Young y M. I. Miller, 1981, en R. Carlson and B. Granstrom (eds.), *The Representation of Speech in the Peripheral Auditory System*. pp. 115–130. Copyright © 1981 por Elsevier Science Publishing, Nueva York. Reimpreso con autorización. **428:** Adaptado de "Speech Perception Takes Precedence Over Nonspeech Perception", por D. H. Whalen y A. M. Liberman, 1987, *Science*, 237, 169–171, 10 de Julio de 1987, figura 1. Copyright © 1987 por la American Association for the Advancement of Science. Adaptado con permiso. **429:** De M. Gazzanaga, *The New Cognitive Neurosciences*, segunda edición, © 2000 MIT Press, Fig. 8.3. Reimpreso con autorización. **Capítulo 13. 440:** De R. S. Johansson y A. B. Vallbo. Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand, en *Trends in Neuroscience*, 6, 27–31. Copyright © 1983 Elsevier Science. Reimpreso con autorización. **441:** De "Biological Transducers", por W. R. Lowenstein, 1960, p. 103. Copyright © 1960 por Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados. **441:** De "Modality Coding in the Somatic Sensory System", por J. H. Martin y T. M. Jessell, 1991, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz y T. M. Jessell (eds.), *Principles of Neural Science*, tercera edición, figura 24.10. Copyright © 1991 por Appleton & Lange, Norwalk, CT. Reimpreso con autorización de McGraw-Hill Companies. **442:** Adaptado de "Neural Mechanisms of Spatial Tactile Discrimination: Neural Patterns Evoked by Braille-Like Dot Patterns in the Monkey", por K. O. Johnson y G. D. Lamb, 1981, *Journal of Physiology*, *310*, 117–144. Copyright © 1981 por la Physiological Society, Oxford. Adaptado con permiso. **442:** De "Human Tactile Pattern Recognition: Active Versus Passive Touch, Velocity Effects, and Patterns of Confusion", por F. Vega-Bermudez, K. O. Johnson y S. S. Hsiao, 1991, *Journal of Neurophysiology*, *65*, 531–546, fig. 12. Copyright © 1991 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **443:** De "Response Characteristics of Cutaneous Warm Fibers in the Monkey", por R. Duclaux y D. R. Kenshalo, 1980, *Journal of Neurophysiology*, *43*, 1–15, figura 3. Copyright © 1980 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **444:** De "Correlations of Temperature Sensitivity in Man and Monkey, A First Approximation", por D. R. Kenshalo, 1976, en Y. Zotterman (ed.), *Sensory Functions in the Skin of Primates*. p. 309. Copyright © 1976 por Plenum Publishing Group. Reimpreso con autorización. **445:** De "Intensive and Extensive Aspects of Tactile Sensitivity as a Function of Body Part, Sex, and Laterality", por S. Weinstein, 1968, en D. R. Kenshalo (ed.), *The Skin Senses*, pp. 206, 207. Copyright © 1968 por Charles C. Thomas. Cortesía de Charles C. Thomas, Publishers, Springfield, IL. **446:** De "The Tactile Sensory Innervation of the Glabrous Skin of the Human Hand", en A. B. Ballbo y R. S. Johansson, 1978, en G. Gordon (ed.), *Active Touch*, figura 1, p. 45. Copyright © 1978 por Pergamon Press, Ltd. Reimpreso con autorización. **449:** Reimpreso con autorización de The Gale Group, del artículo *"The Cerebral Cortex of Man"*, escrito por Wilder Penfield y Theodore Rasmussen, 1950, p. 214. Copyright © 1950 por Macmillan Publishing Co., revisado y actualizado en 1978 por Theodore Rasmussen. **449:** De "Touch", por E. R. Kandel y T. M. Jessell, 1991, en E. R. Kandel, J. H. Schwartz y T. M. Jessell (eds.), *Principle of Neural Science*, tercera edición, figura 26-8 a. Copyright © 1991 Appleton & Lange, Norwalk, CT. Reimpreso con autorización de McGraw-Hill Companies. **450:** De "Movement-Sensitive and Direction and Orientation Selective Cutaneous Receptive Fields in the Hand Area of the Postcentral Cyrus in Monkeys", por L. Hyvarinen and A. Poranen, 1978, *Journal of Physiology*, 283, 523–537, figura 3. Copyright © 1978 por la Physiological Society, Reino Unido. Reimpreso con autorización. **453:** De "Hand Movements: A Window into Haptic Object Recognition", por S. J. Lederman y R. L. Klatzky, 1987, *Cognitive Psychology*, 19, 342–368, figura 1. Academic Press, Inc. **454:** De A. W. Goodwin (1998). Extracting the shape of an object from the responses of peripheral nerve fibers, en J. W. Morely (ed.), *Neural aspects of tactile sensation*. Elsevier Science, pp. 55–87, Fig. 12a, b. Usado con autorización. **455:** De "Cortical Processing of Tactile Information in the First Somatosensory and Parietal Association Areas in the Monkey", por H. Sakata y Y. Iwamura, 1978, en G. Gordon (ed.), *Active Touch*, p. 61. Copyright © 1978 por Pergamon Press, Ltd. Reimpreso con autorización. **455:** De "Effects of Selective Attention on Spatial Form Processing in Monkey Primary and Secondary Somatosensory Cortex", por S. S. Hsiao, D. M. O'Shaughnessy y K. O. Johnson, 1993, *Journal of Neurophysiology*, 70, 444–447. Copyright © 1993 por la American Physiological Society. Reimpreso con autorización. **457:** De "Cortical Representational Plasticity", por M. M. Merzenich, G. Reconzone, W. M. Jenkins, T. T. Allard y R. J. Nudo, 1988, en P. Rakic y W. Singer (eds.), *Neurobiology of Neocortex*, pp. 42–67, figura 1. Copyright © 1988 John Wiley & Sons. Reproducido con la autorización de M. M. Merzenich. **459:** Adaptado de R. A. Meyer y J. N. Campbell (1981). Peripheral neural coding of pain sensation. *Johns Hopkins APL Technical Digest*, 2, pp. 164–171. Usado con la autorización de la editorial y el autor. **459:** Adaptado de M. deWeid y M. N. Verbaten (2001). Affective pictures processing, attention, and pain tolerance. *Pain*, 90, 163–172. **Capítulo 14. 474:** De T. R. Scott y B. K. Giza (2000). Issues of gustatory neural coding: Where they stand today. *Physiology & Behavior*, 69, 65–76, Fig 1. **479:** Adaptado de "The Stereochemical Theory of Odor", por J. E. Amoore, J. W. Johnston, Jr. y M. Rubin, de figuras en las páginas 43a y 44–45, *Scientific American*, 210, febrero. Copyright © 1964 por Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados. **481:** Adaptado de K. Mori, H. Nagao y Y. Yoshihara (1999). The olfactory bulb: Coding and processing of odor molecule information. *Science*, 286, 711–715, Fig 2. Reimpreso con autorización. **482:** Adaptado de "Chemosensory Neuroanatomy and Physiology", por M. E. Frank y M. D. Rabin, 1989, *Ear, Nose and Throat Journal*, 68. **483:** De "Receptor Cell Responses to Odorants: Similarities and Differences Among Odorants", por G. Sicard y A. Holley, 1984, *Brain Research*, 292, 283–296, figura 4. Copyright © 1984 por Elsevier Science Publishing. Reimpreso con autorización. **483:** De P. Duchamp-Viret, M. A. Chaput y A. Duchamp (1999). Odor response properties of a rat olfactory receptor neurons. Science, 284, 2171–2174, Fig. 1. Reimpreso con autorización. **484:** De K. Katoh, H. Koshimoto, A. Tani y K. Mori (1993). Coding of odor molecules by mitral/tufted cells in rabbit olfactory bulb. II. Aromatic compounds. *Journal of Neuro-*

physiology, 70, 2161–2175, Fig. 6a. Reimpreso con autorización de la American Physiological Society. **485:** De "Discrimination of Molecular Signals by the Olfactory Receptor Neuron", por G. M. Shepherd, 1994, *Neuron*, *13*, 771–790. Copyright © 1994 por Cell Press. **485:** De E. T. Rolls, H. D. Critchley y A. Treves (1996). Representation of olfactory information in the primate orbitofrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, *75*, 1982–1996, figuras 3a y 6a. Reimpreso con autorización de la American Physiological Society. **486:** Figura izquierda de N. Sobel, V. Prabhakaran, J. E. Desmond, G. H. Glover, E. V. Sullivan y D. E. Gabrieli (2000). Time course of odorant-induced activation in the human primary olfactory cortex. *Journal of Neurophysiology*, *83*, 537–551. Reimpreso con autorización de la American Physiological Society. **492:** De "Sensory Neural Patterns and Gustation", por R. Erickson, 1963, en Y. Zotterman (ed.), *Olfaction and Taste*, Vol. 1, pp. 205–213, figura 4. Copyright © 1963 por Pergamon Press, Ltd. Reimpreso con autorización. **494:** Adaptado de "Neural Coding of Taste in Macaque Monkeys", por by M. Sato y H. Ogawa, 1993, en K. Kurihara, N. Suzuki y H. Ogawa (eds.), *Olfaction and Taste XI*, p. 398. Copyright © 1993 por Springer-Verlag. Adaptado con autorización. **495:** Reproducido de: "Response Properties of Macaque Monkey Chorda Tympani Fibers", por M. Sato, H. Ogawa y S. Yamashita, 1975, *The Journal of General Physiology*, 66, 781–810, figura 4, Copyright © 1975 con permiso de la Rockefeller University Press. **495:** Adaptado de "Coding Channels in the Taste System of the Rat", por T. R. Scott y B. K. Giza, 1990, *Science*, *249*, 1585–1587, figura 1. Copyright © 1990 por la American Association for the Advancement of Science. Adaptado con autorización. **497:** Adaptado de *Nasal Chemoreception in Flavor Identification*, por M. M. Mozell, B. P. Smith, P. E. Smith, R. L. Sullivan y P. Swender, 1969, *Archives of Otolaryngology*, 90, 367–373, figura 3. Copyright © 1969 por la American Medical Association. Adaptado con permiso de M. M. Mozell. **498:** Adaptado de "Role of Olfaction in Perception of Non-Traditional 'Taste' Stimuli", por T. P. Hettinger, W. E. Myers y M. E. Frank, 1990, *Chemical Senses*, *15*, 755–760, fig. 2. Copyright © 1990 por Oxford University Press. Adaptado con permiso de Oxford University Press, Reino Unido. **499:** De E. T. Rolls & J. H. Rolls (1997), Olfactory sensory-specific satiety in humans. *Physiology and Behavior*, *61*, 461–473, Fig. 1. **500:** Adaptado de E. T. Rolls (2000). The orbitofrontal cortex and reward. *Cerebral Cortex*, *10*, 284–294, Fig. 2. Reimpreso con autorización de Oxford University Press. **500:** De E. T. Rolls y L. L. Baylis (1994). Gustatory, olfactory, and visual convergence within the primate obitofrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, *14*, 5437–5452, figuras 5 y 8. Reimpreso con autorización. **501:** Adaptado de E. T. Rolls y L. L. Baylis (1994). Gustatory, olfactory, and visual convergence within the primate obitofrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, *14*, 5437–5452, figura. 15. Reimpreso con autorización de la American Physiological Society. **Capítulo 15. 514:** De "Infant Contrast Sensitivity Evaluated by Evoked Potentials", por M. Pirchio, D. Spinelli, A. Fiorentini y L. Maffei, 1978, *Brain Research*, *141*, 179–184, figura 3C. Copyright © 1978 Elsevier Biomedical Press B.V. Reimpreso con autorización. **514:** De *The Postnatal Development of the Cerebral Cortex*, volumen 1, 1939 y volumen 3, 1947, y *The Postnatal Development of the Human Cerebral Cortex*, volumen 4, 1951, por J. L. Conel, laminas LVIII, LXIV y LXIV. Copyright © 1939, 1947, 1951 por Harvard University Press. Reimpreso con autorización de la editorial. **518:** De "Part–Whole Perception in Early Infancy: Evidence for Perceptual Grouping Produced by Lightness Similarity", por P. C. Quinn, S. Burke y A. Rush, 1993, *Infant Behavior and Development*, *16*, 19–42. Copyright © 1993 por Ablex Publishing Corporation. Reimpreso con autorización del autor. **519:** De "Perception of Partly Occluded Objects in Infancy", por P. J. Kellman y E. S. Spelke, 1983, *Cognitive Psychology*, *15*, 483–524, figura 3. Copyright © 1983 por Academic Press. Reimpreso con autorización. **523:** Reimpreso por *Vision Research*, 22, 575–587, "Rayleigh Discriminations in Young Human Infants", por R. D. Hamer, K. R. Alexander y D. Y. Teller, 1982. Copyright © 1982 gracias a la generosa autorización de Elsevier Science Ltd. The Boulevard, Langford Lane, Kidlington 0X5 1GB, Reino Unido. **525:** De "Assessment of Stereopsis in Human Infants", por S. L. Shea, R. Fox, R. Aslin y S. T. Dumais, 1980, *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, *19*, 1440–1404, figura 1. Copyright © 1980 C. V. Mosby Company, St. Louis, MO. Reimpreso con autorización. **525:** De "Stereoacuity of Human Infants", por R. Held, E. E. Birch y J. Gwiazda, 1980, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77, 5572–5574, figura 1. Copyright © 1980 por R. Held, E. E. Birch y J. Gwiazda. Reimpreso con autorización. **526:** De "Infants' Perception of Pictorially Specified Interposition", por C. E. Granrud y A. Yonas, 1984, *Journal of Experimental Child Psychology*, 27, 500–511, figura 1b y 1d. Copyright © 1984 Academic Press, Inc. Reimpreso con autorización. **527:** De "Infants' Sensitivity to Familiar Size: The Effect of Memory on Spatial Perception", por C. E. Granrud, R. J. Haake y A. Yonas, 1985, *Perception and Psychophysics*, 37, 459–466. Copyright © 1985 por Psychonomic Society Publications. Reimpreso con autorización. **529:** © Anthony DeCasper. **530:** Información de "Newborn Infants Orient to Sounds", por D. Muir y J. Field, 1979, *Child Development*, 50, 431–436. Society for Research in Child Development. **530:** Adaptado de "Pure-Tone Sensitivity of Human Infants", por L. W. Olsho, E. G. Koch, E. A. Carter, C. F. Halpin y N. B. Spetner, 1988, *Journal of the Acoustical Society of America*, 84, 1316–1324. American Institute of Physics. **531:** De "Sound Localization Acuity in Very Young Infants: An Observer-Based Testing Procedure", por B. A. Morrongiello, K. D. Fenwick y C. Chance, 1990, *Developmental Psychology*, 26, 75–84. Copyright © 1990 por la American Psychological Association, Inc. **532:** De "Speech Perception in Infants", por P. Eimas, E. P. Siqueland, P. Jusczyk, J. Vigorito, 1971, *Science*, *171*, 303–306, figura 2. Copyright © 1971 por la American Association for the Advancement of Science. Reimpreso con autorización. **535:** De "Olfaction and Development of Social Preferences in Neonatal Organisms", por R. H. Porter y B. Schaal, 1995, en R. L. Doty, (ed.), *Handbook of Olfaction and Gustation*, pp. 299–321, figura 1. Copyright © Marcel Dekker, Inc. Reimpreso con autorización. **540:** De "Intermodal Matching by Human Neonates", por A. N. Meltzoff y R. W. Borton, 1979, *Nature*, 282, 403–404. Copyright © 1979 por Macmillan Journals, Ltd. Reimpreso con autorización. **Capítulo 16. 551:** De *The World Through Blunted Sight*, por P. Trevor-Roper, 1970, p. 39. Copyright © 1970 por Bobbs Merrill Company. Reimpreso con autorización. **566:** Adaptado de *Human Information Processing*, segunda edición, por Peter Lindsay y Donald Norman, 1977. Copyright © Academic Press, Inc. Adaptado con autorización. **568:** Adaptado de "Age Variations in Auditory Acuity", por C. C. Bunch, 1929, *Archives of Otolaryngology*, 9, 625–636. Copyright © 1929 por la American Medical Association. Adaptado con permiso. **572:** Basado en una figura de la obra *Hearing in Children*, segunda edición, por J. Northern y M. Downs, 1978. Williams & Wilkins. **577:** De Schmolesky et al. (2000). *Nature Neuroscience*, *3*, pp. 384–390. **578:** De "The Impact of Audition on the Development of Visual Attention", por A. L. Quittner, L. B. Smith, M. J. Osberger, T. V. Mitchell y D. B. Katz, 1994, *Psychological Science*, *5*, 347–353. Copyright © 1994 por la American Psychological Society. Reimpreso con autorización.