

Sensación y Percepción

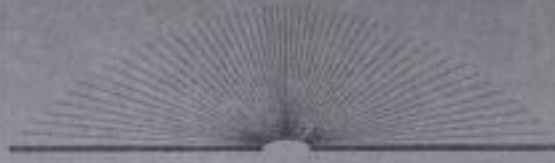


Sexta edición



**E. Bruce
GOLDSTEIN**

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. Advertida 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



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.

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,

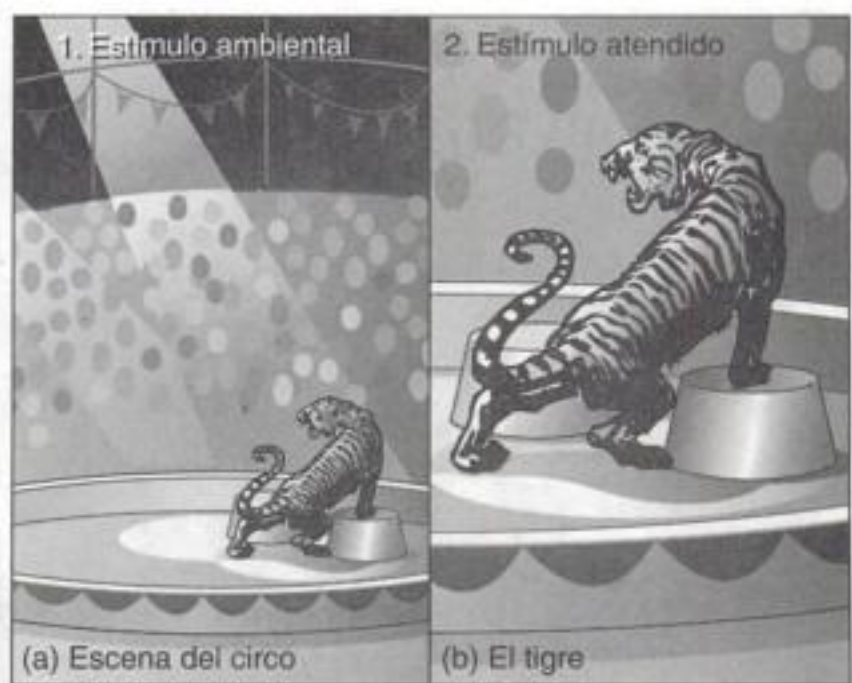


Figura 1.3

(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 transmiten 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.

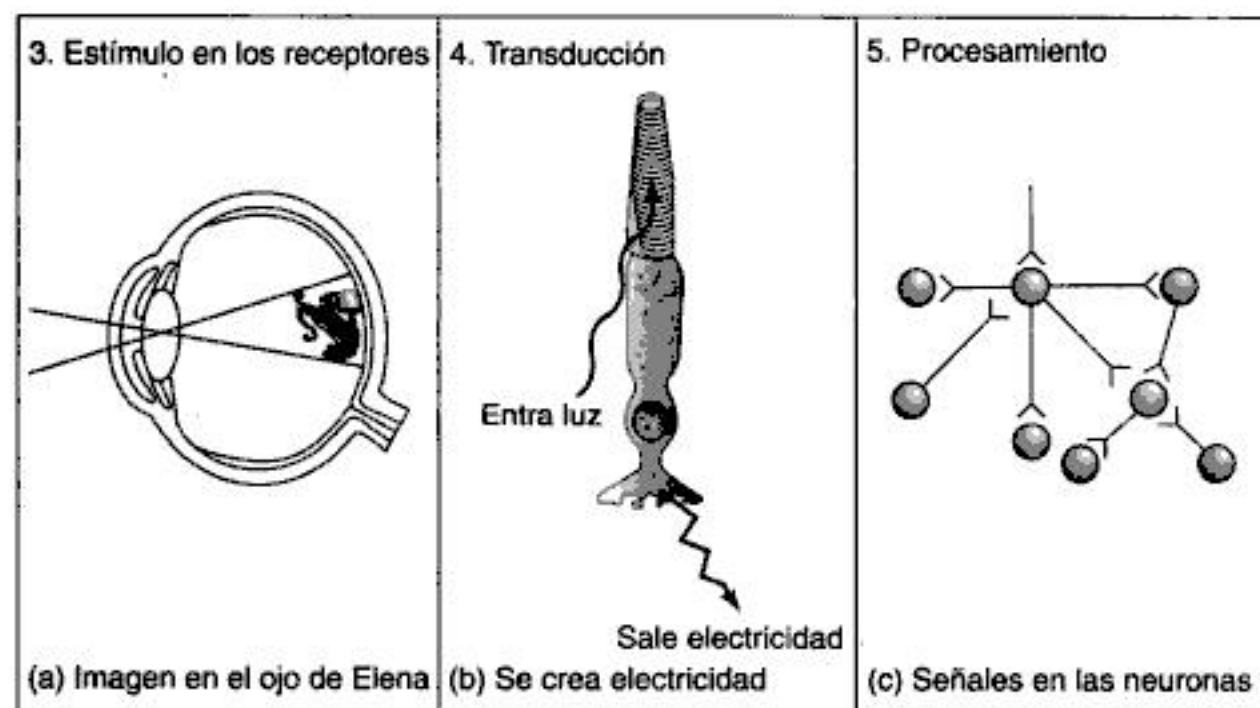


Figura 1.4
 (a) Cuando Elena mira al tigre se forma una imagen del animal en su retina. (b) La transducción ocurre cuando la luz estimula los receptores y éstos crean energía eléctrica. (c) Esta energía eléctrica se procesa a través de redes de neuronas.

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

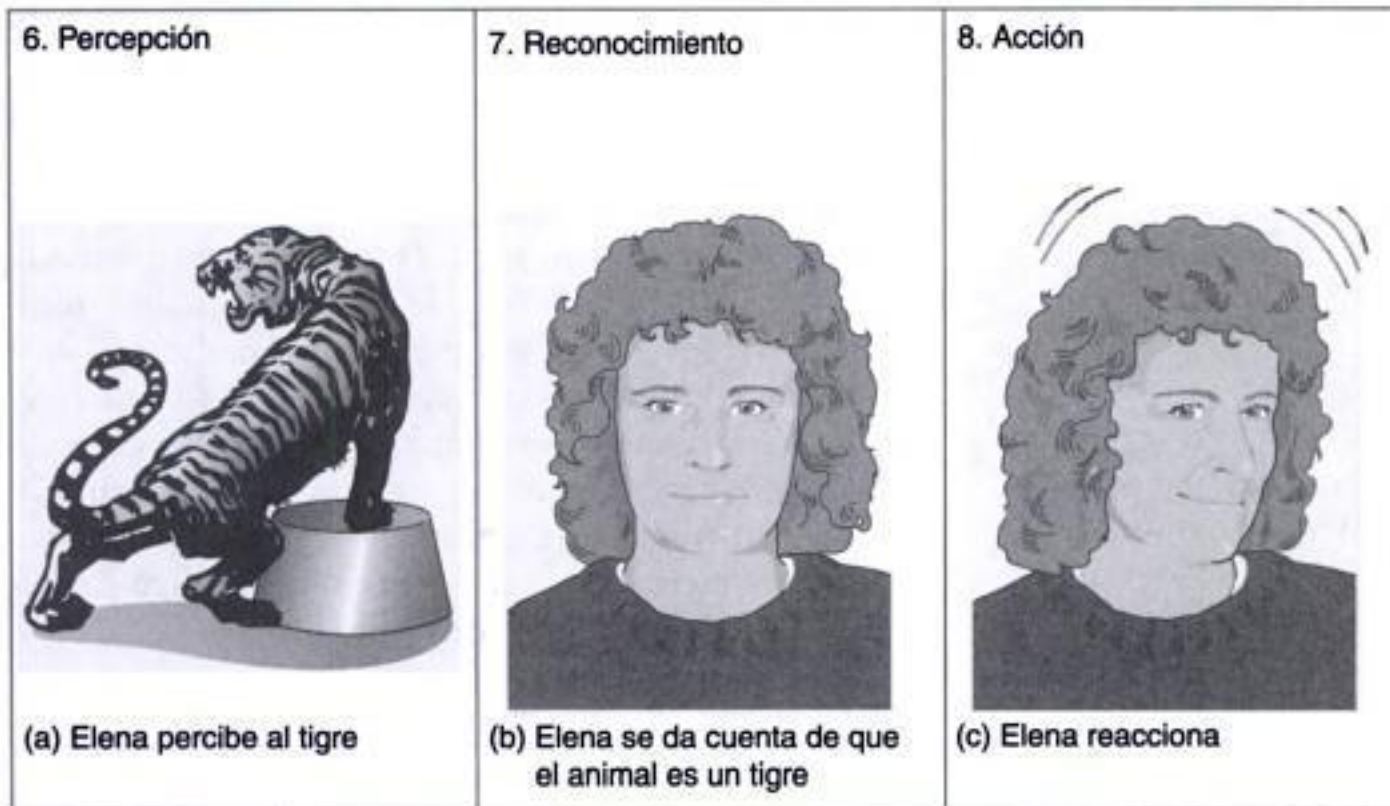


Figura 1.5

(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 **demonstración 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 im-

plica 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 "imajería", 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

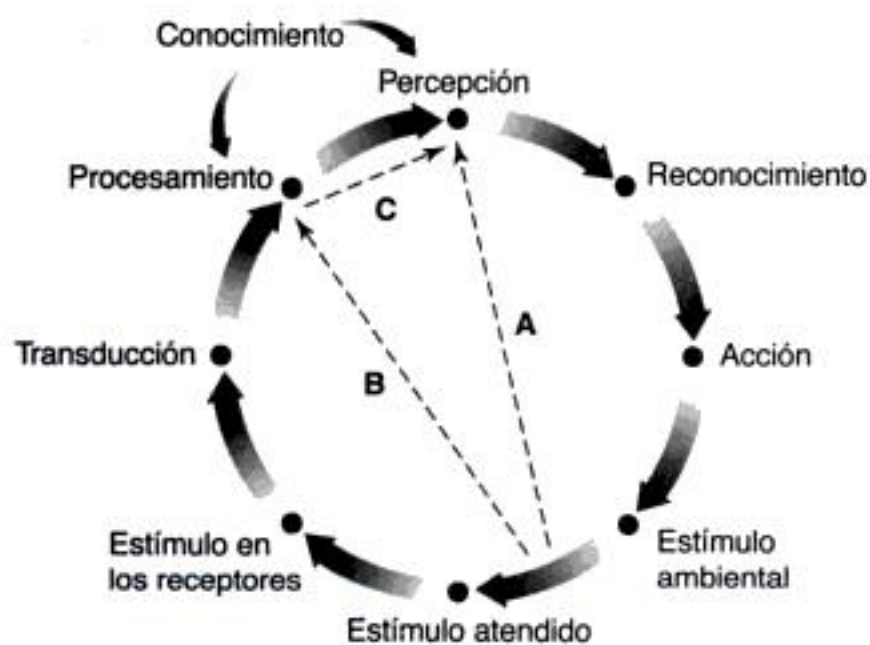


Figura 1.7
El proceso perceptual de la figura 1.2 tiene flechas que indican relaciones importantes. A: relación estímulo-percepción; B: relación estímulo-fisiología; C: relación fisiología-percepción.

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.

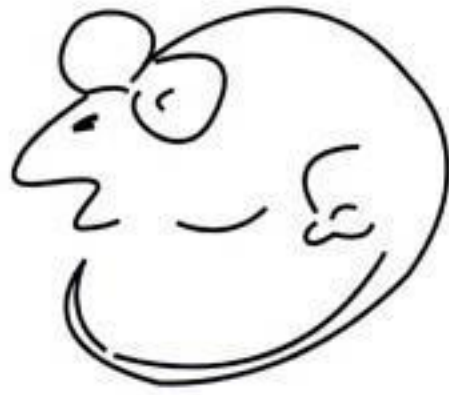


Figura 1.8

¿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 presen-

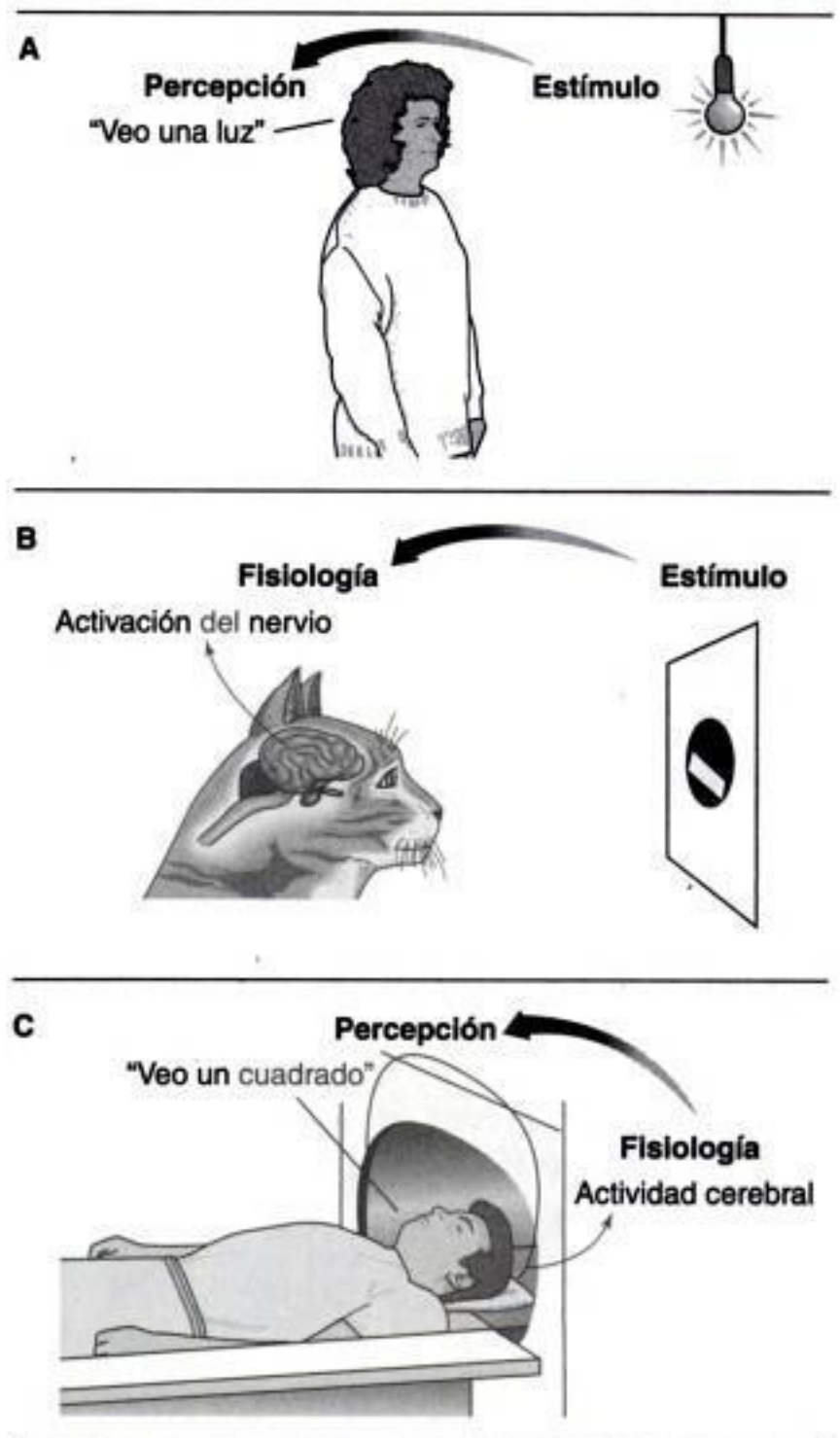


Figura 1.9

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).

temos 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.

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.

gico. Más adelante veremos que el conocimiento de una persona también puede afectar a la respuesta fisiológica.

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 claxon 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.)

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.)

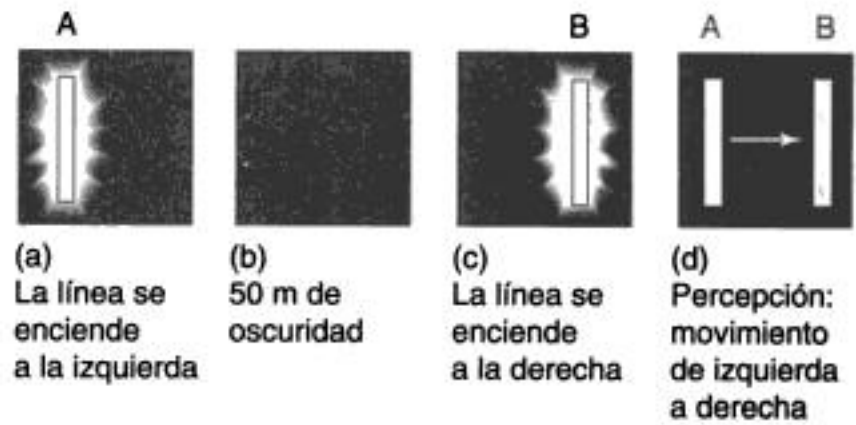


Figura 1.11

(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.

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

	1	2	3	4	5	6	7	8
Intensidad	↓	↑	↓	↑	↓	↑	↓	↑
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.

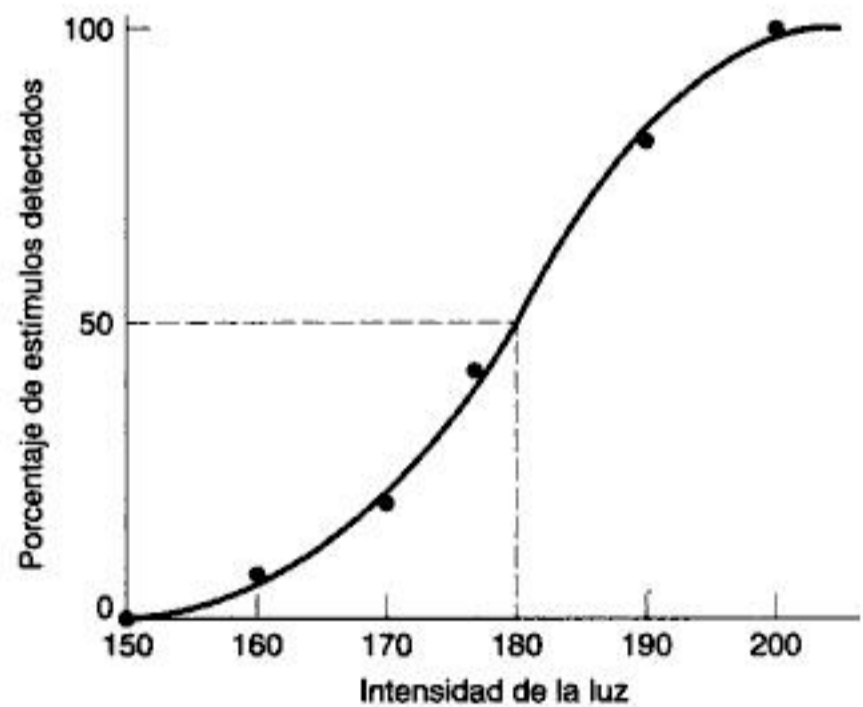


Figura 1.13

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.

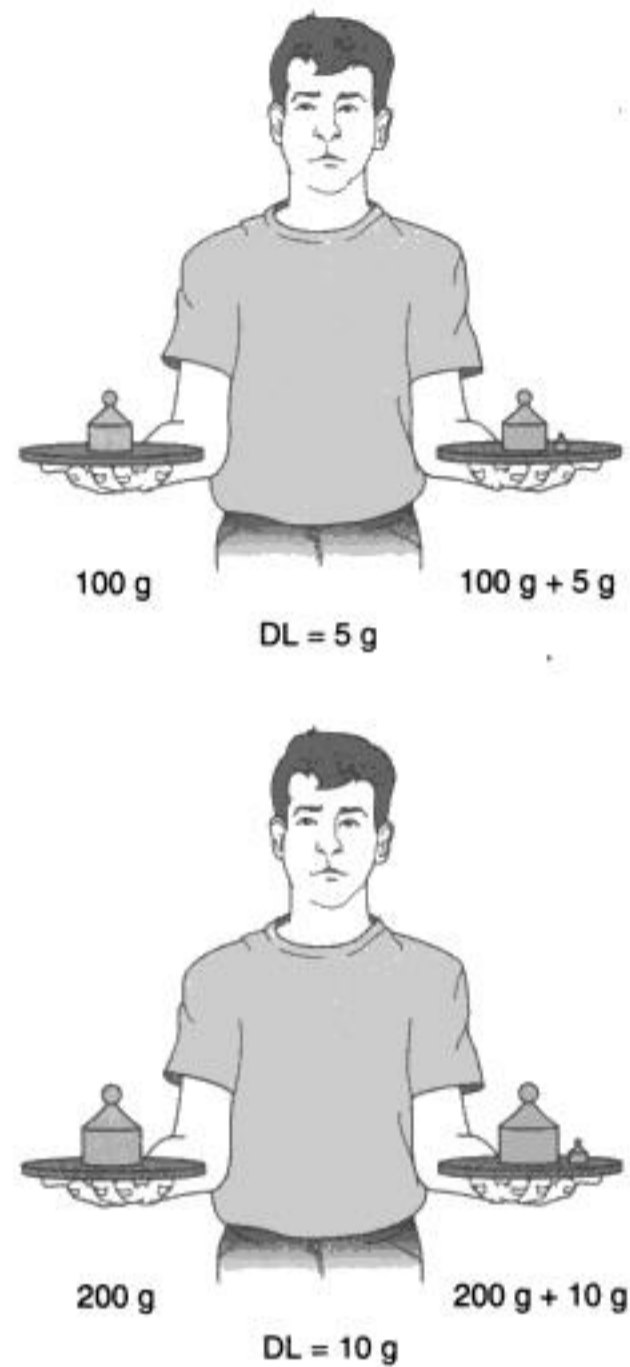


Figura 1.14 El umbral diferencial (DL). Este hombre puede detectar la diferencia entre un peso de 100 gramos y uno de comparación de 105, pero como no es capaz de detectar una diferencia menor, el umbral diferencial es de cinco gramos. Con un peso de 200 gramos, el peso de comparación debe ser de 210 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.

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



DEMONSTRACIÓN

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

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.

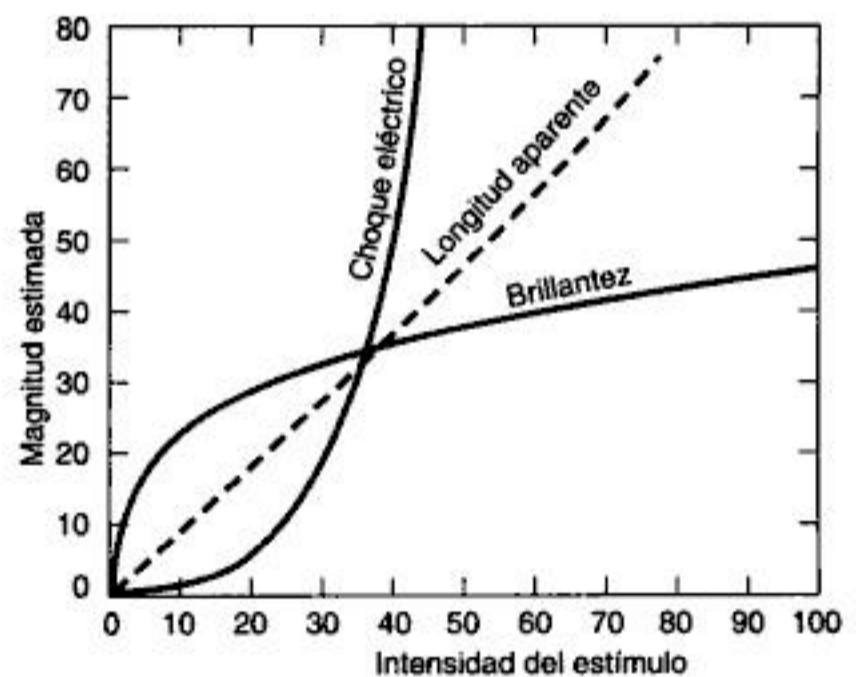


Figura 1.15

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.

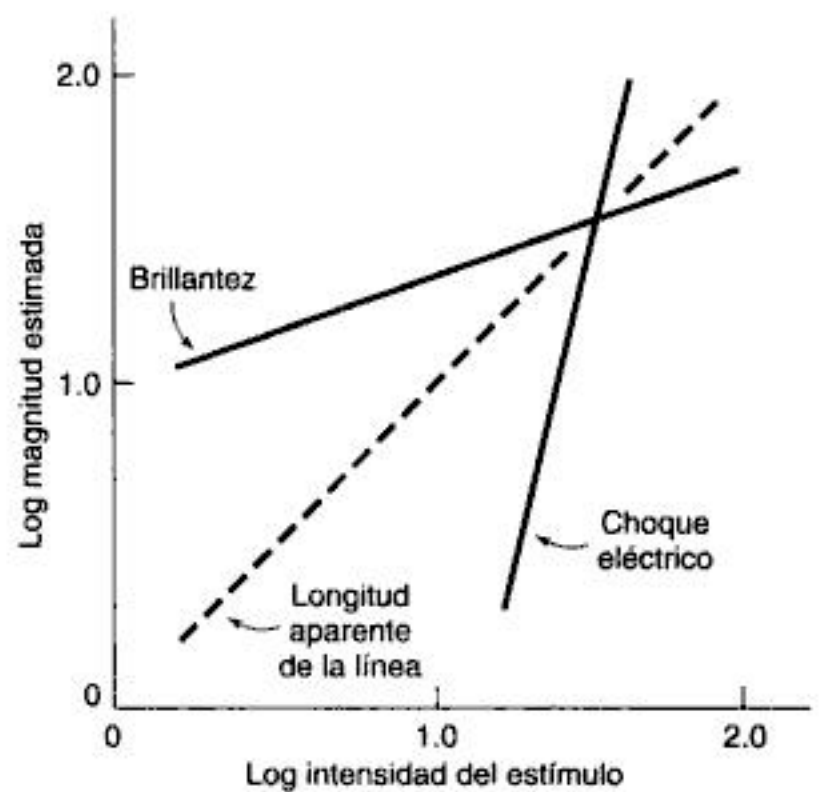


Figura 1.16

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 instru-

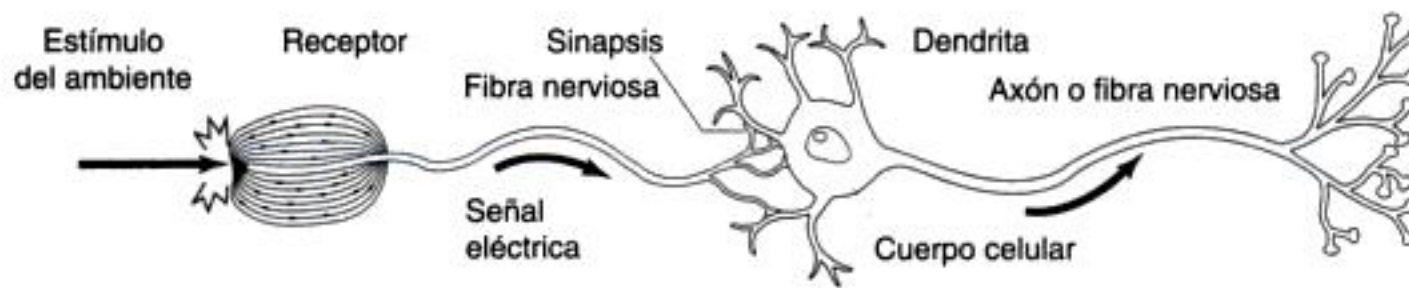


Figura 1.17

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

mento 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.

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 calidad 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 ra-

mifican 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.

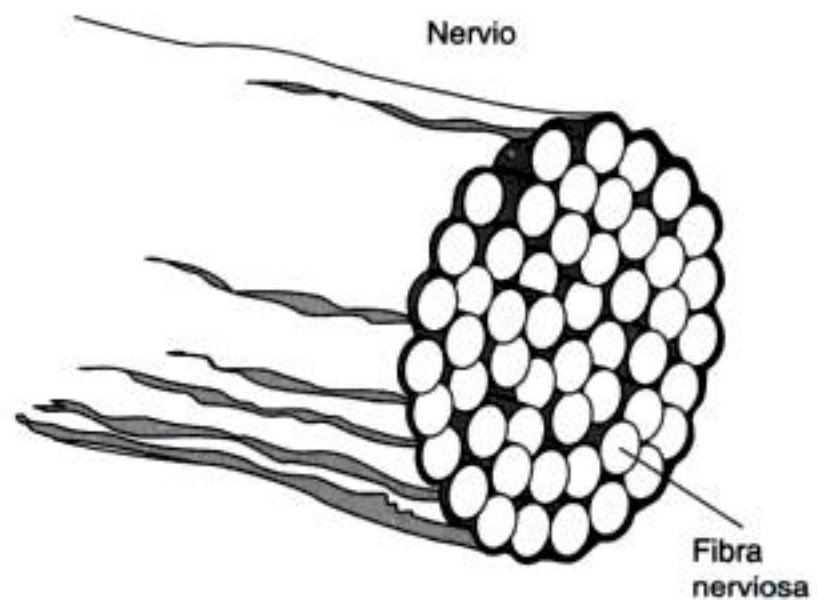


Figura 1.18

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; $1 \text{ mV} = 1/1,000$ 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-

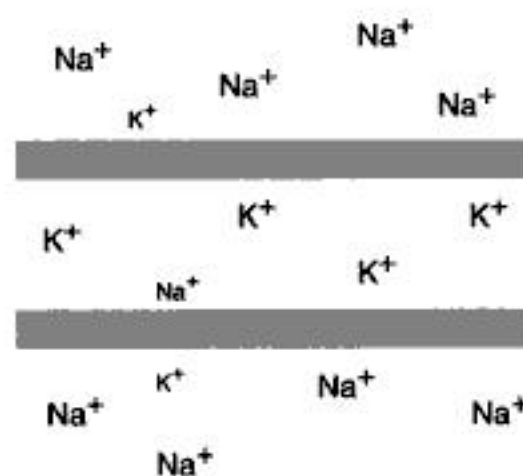


Figura 1.19 Sección transversal de una fibra nerviosa que muestra las concentraciones elevadas de sodio fuera de la fibra y de potasio dentro de ella. Otros iones, como el de cloro con carga negativa, no se muestran.

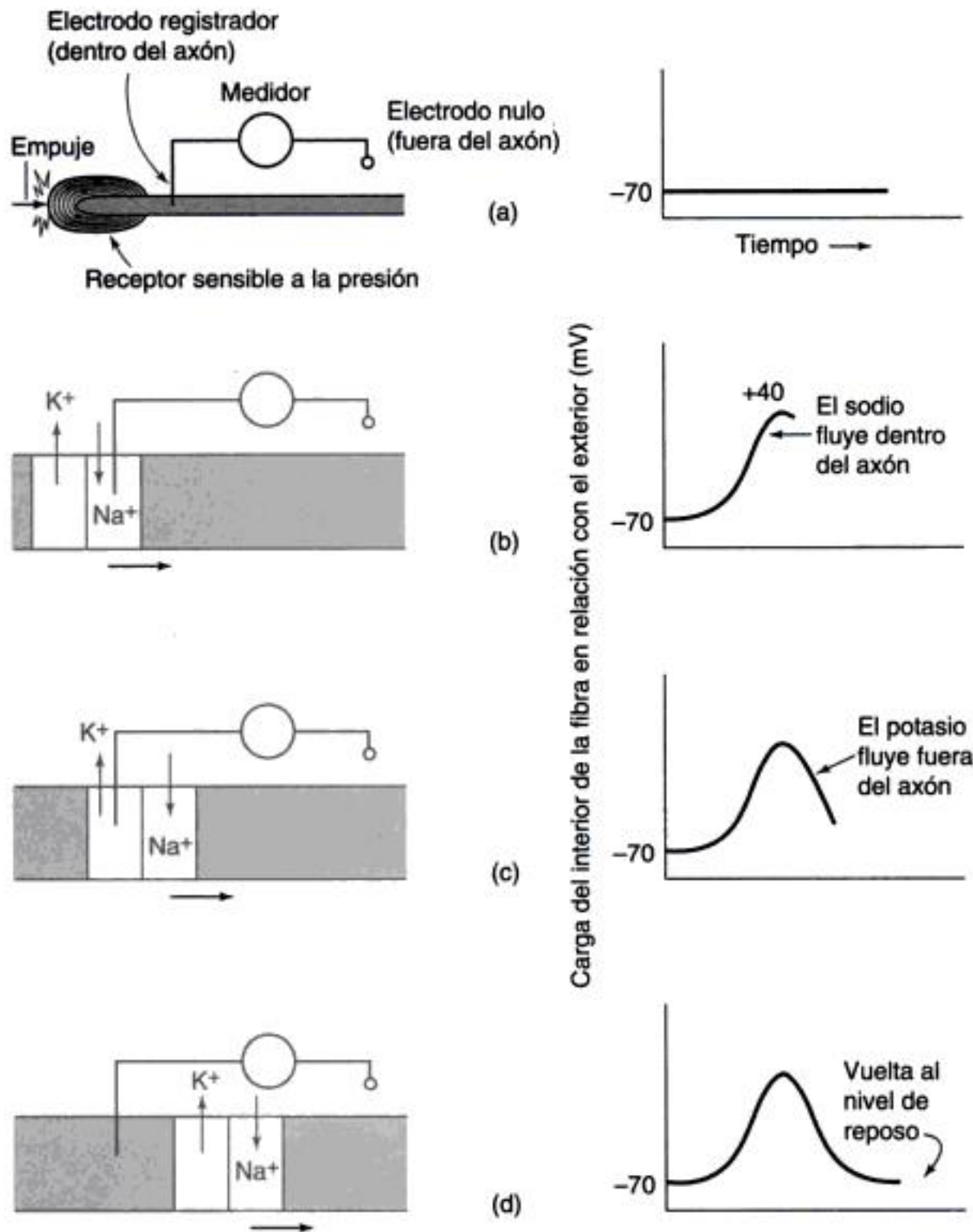


Figura 1.20

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 fluído 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

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.

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 ($1\ \text{mseg} = 1/1\ 000\ \text{seg}$) en reponerse luego de haber conducido un po-

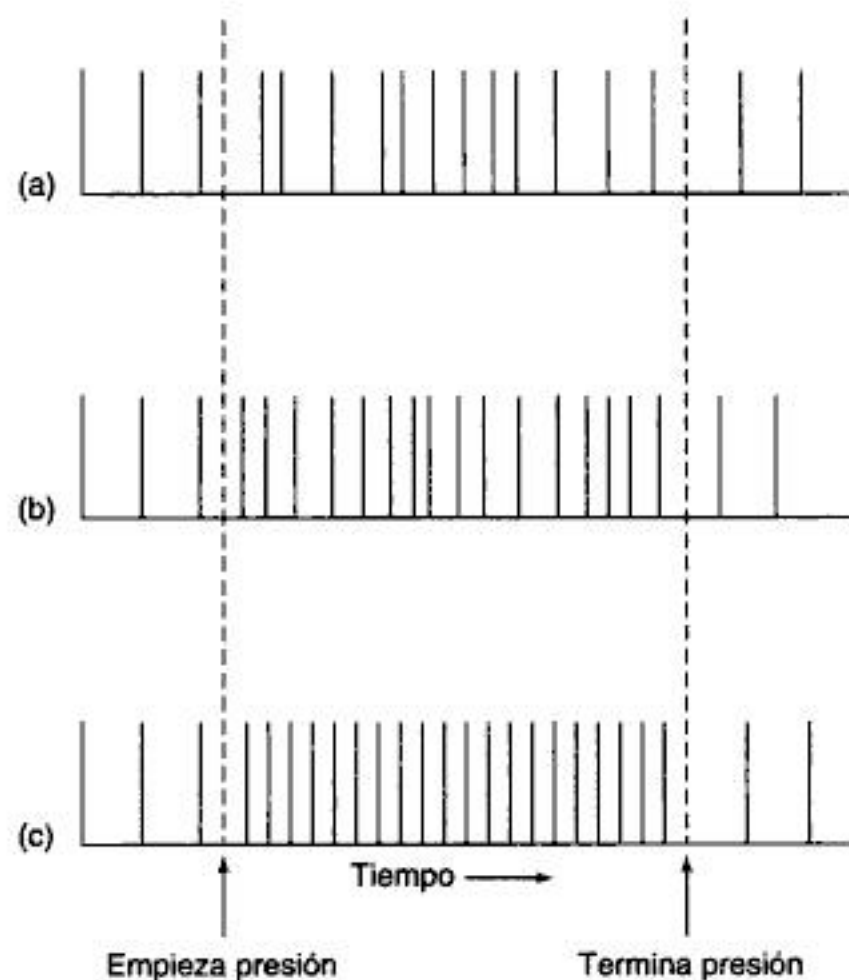


Figura 1.21 Respuesta de una fibra nerviosa a una estimulación (a) suave, (b) mediana y (c) fuerte. Al aumentar la fuerza del estímulo, se incrementa tanto la tasa como la regularidad de la activación de la fibra.

tencial 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.

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.

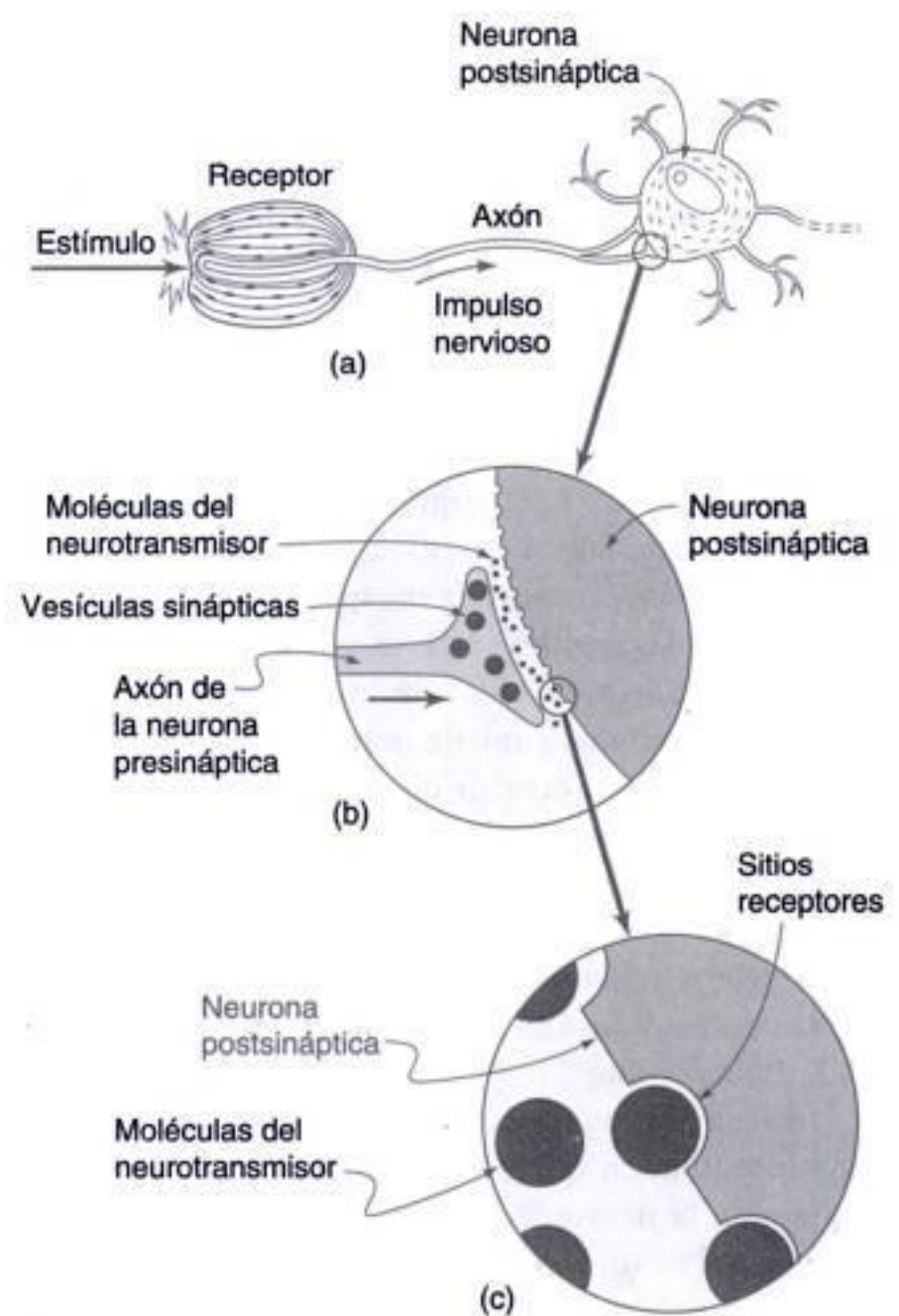


Figura 1.22

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 esta 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

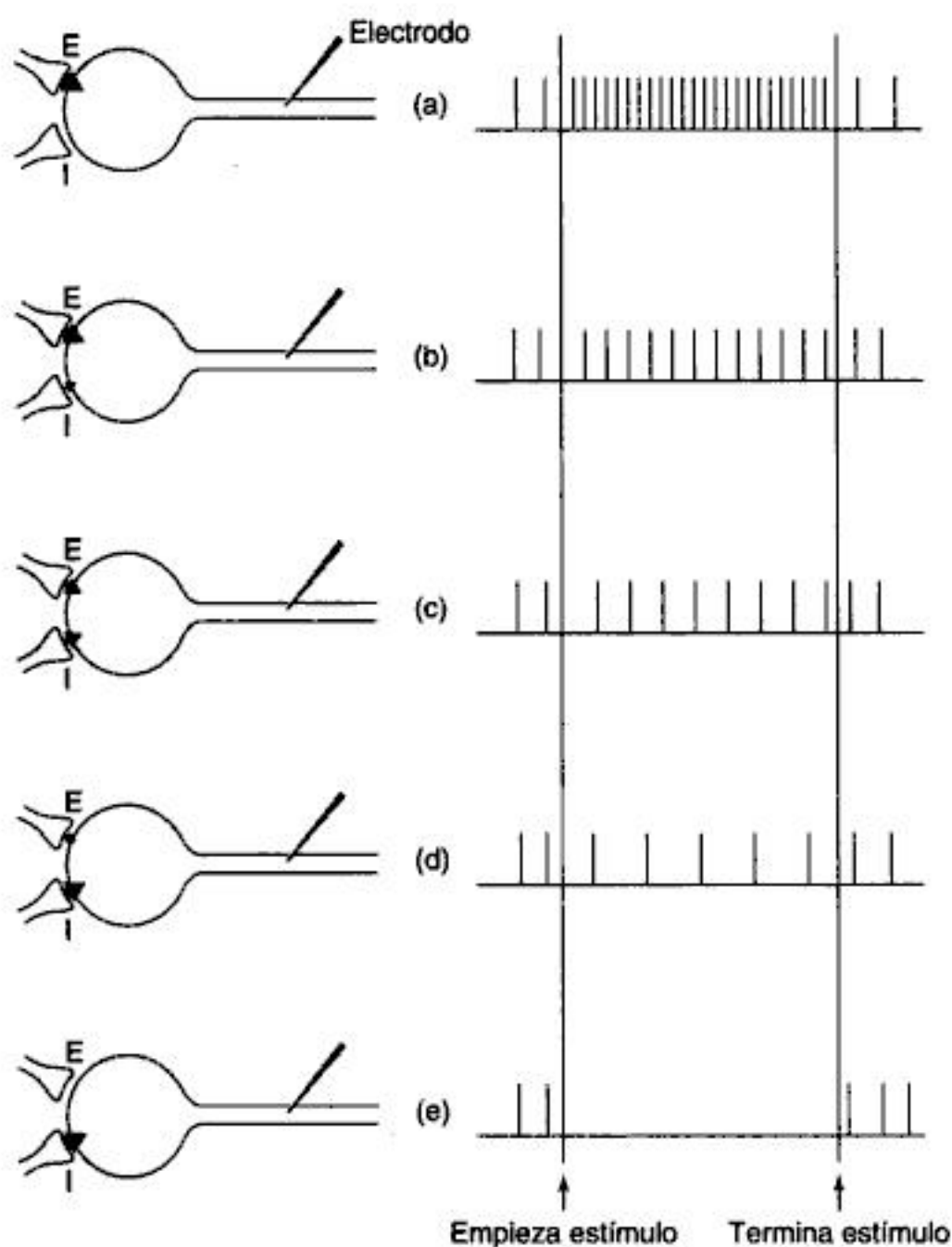


Figura 1.23

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 anotaciones de 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 es-

pecíficas. 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.

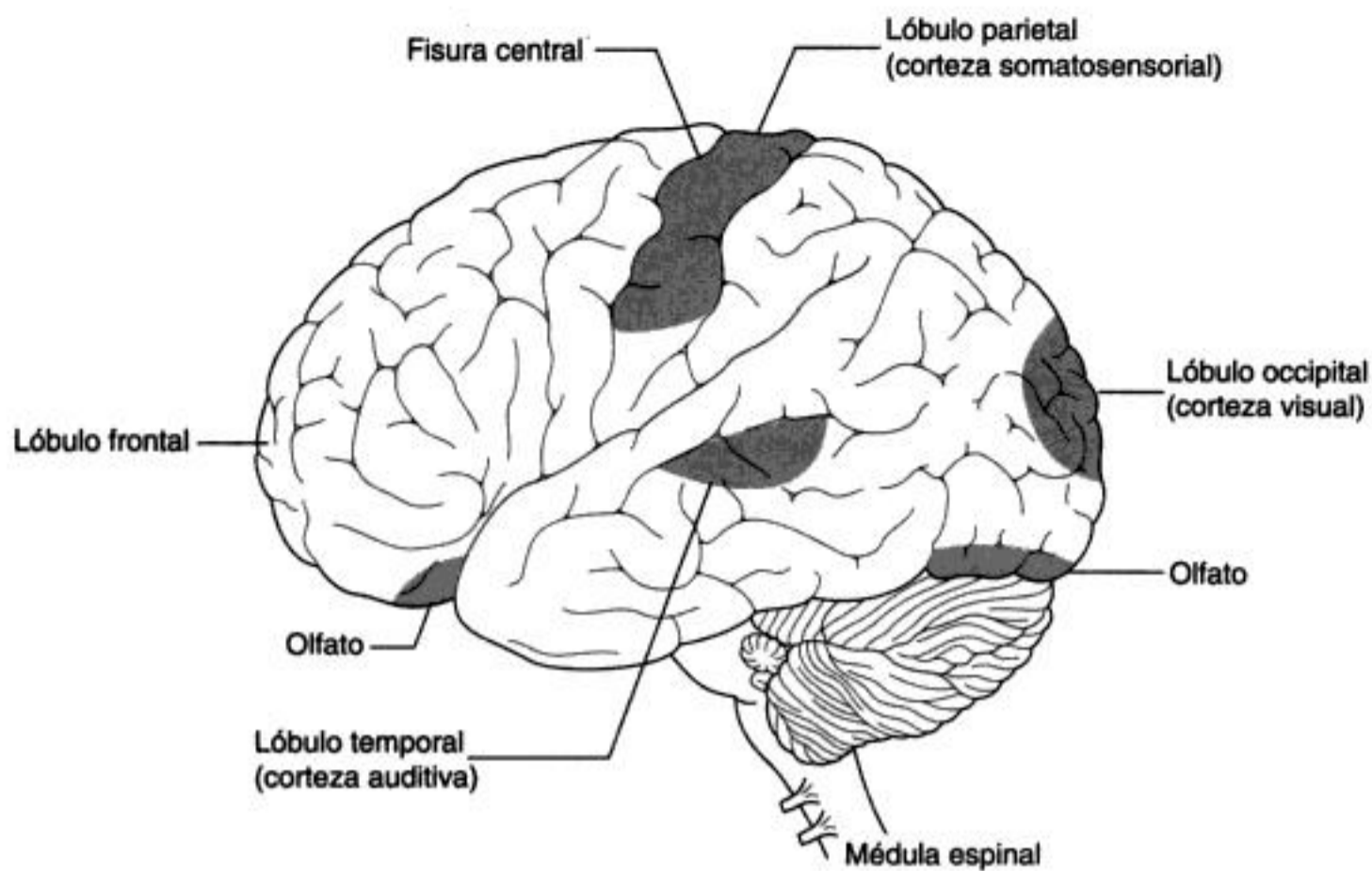


Figura 1.24
El cerebro humano, donde se muestra la ubicación de las áreas receptoras primarias para los sentidos.

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).

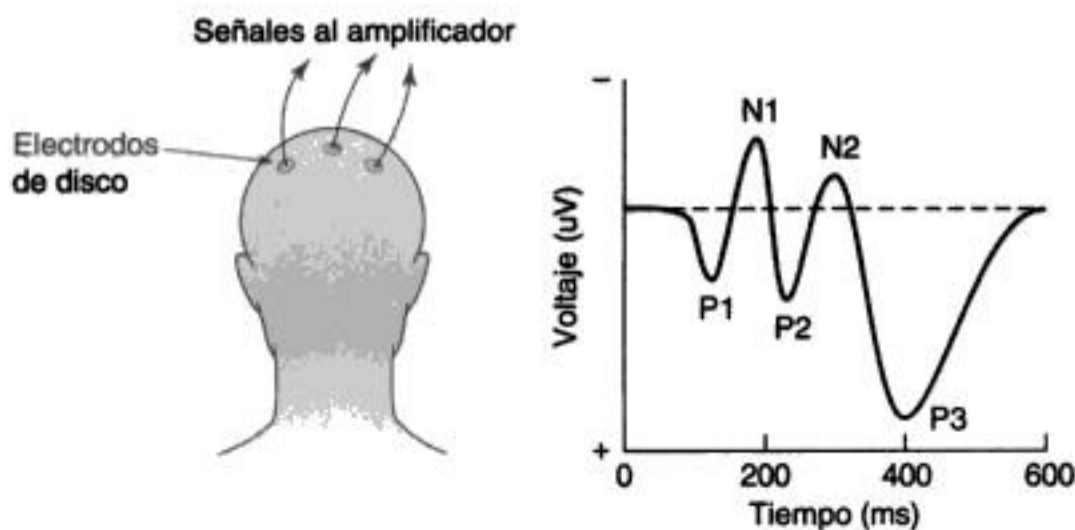


Figura 1.25
La respuesta del potencial evocado se registra con pequeños electrodos de disco colocados en el cuero cabelludo de la persona. El registro de la derecha muestra que la respuesta consiste en una serie de ondas positivas y negativas, cada una de las cuales está asociada con eventos específicos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

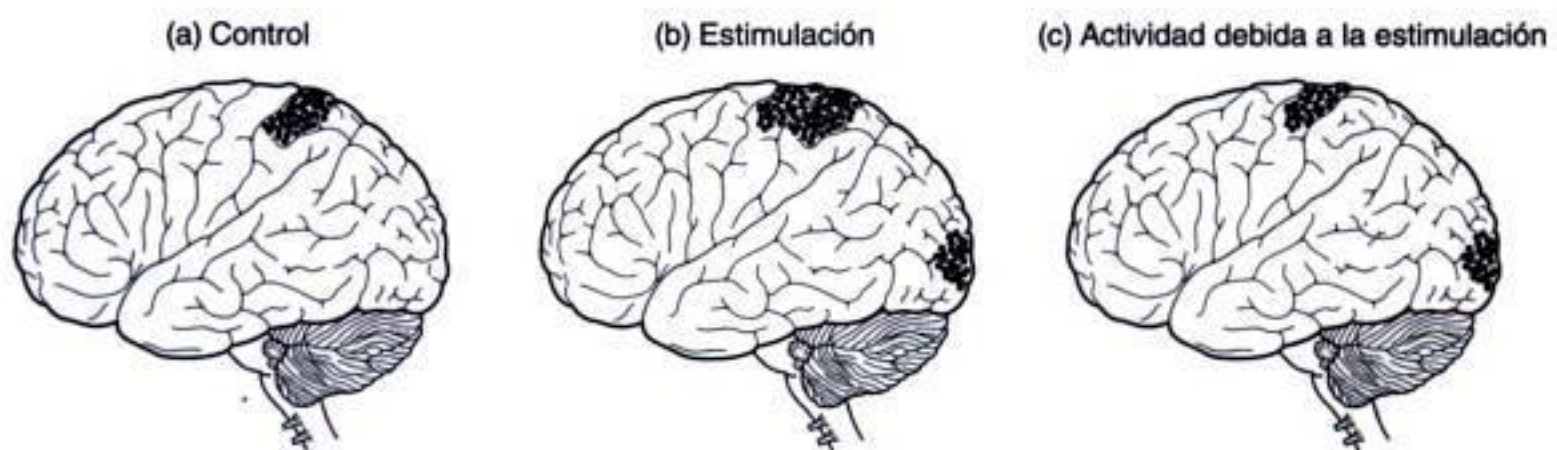


Figura 1.27

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. Se han 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 cuales constan 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 farmacéuta 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 ob-

jetos 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 continúa 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.

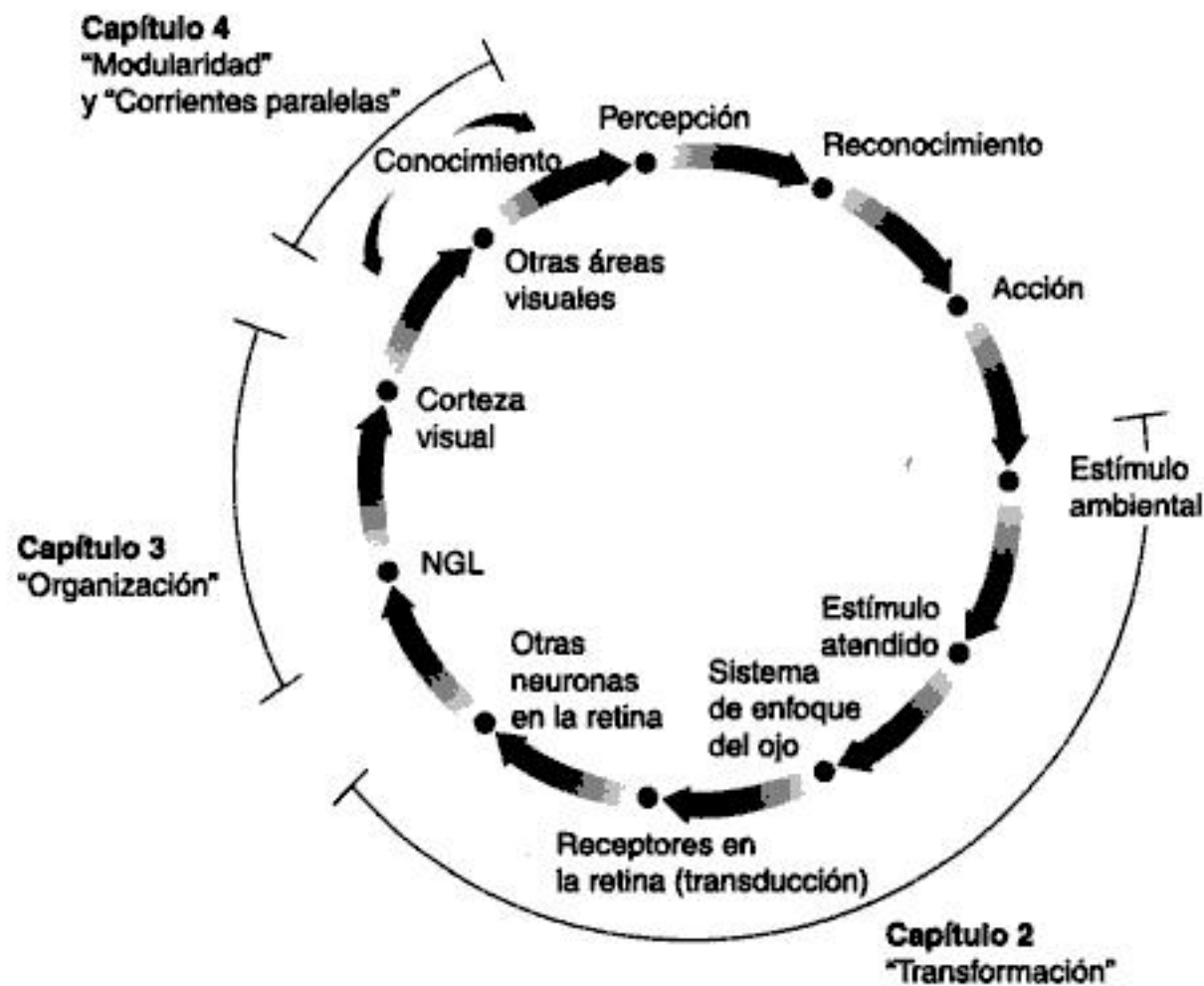


Figura 2.1

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.

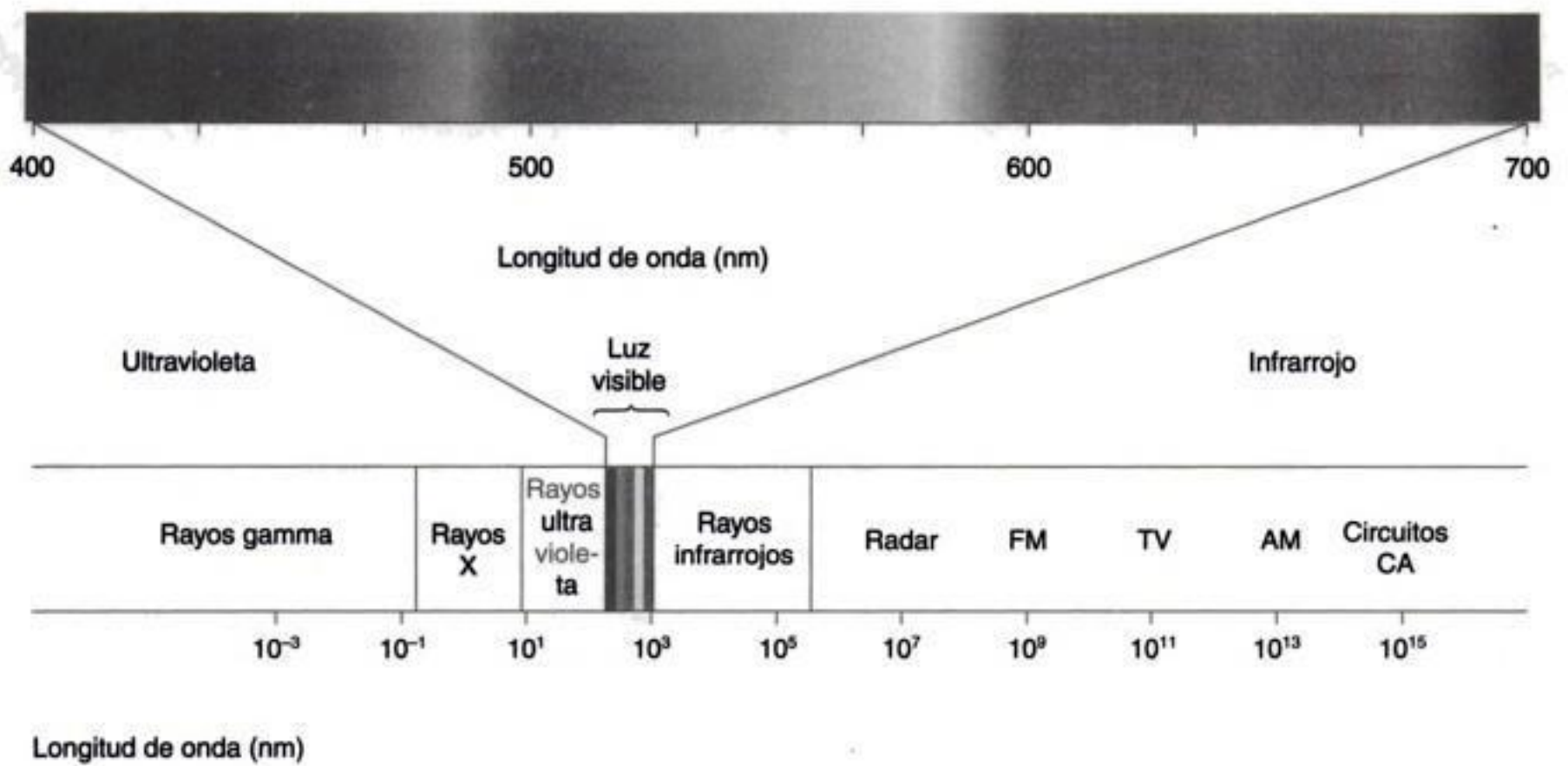


Figura 2.2

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

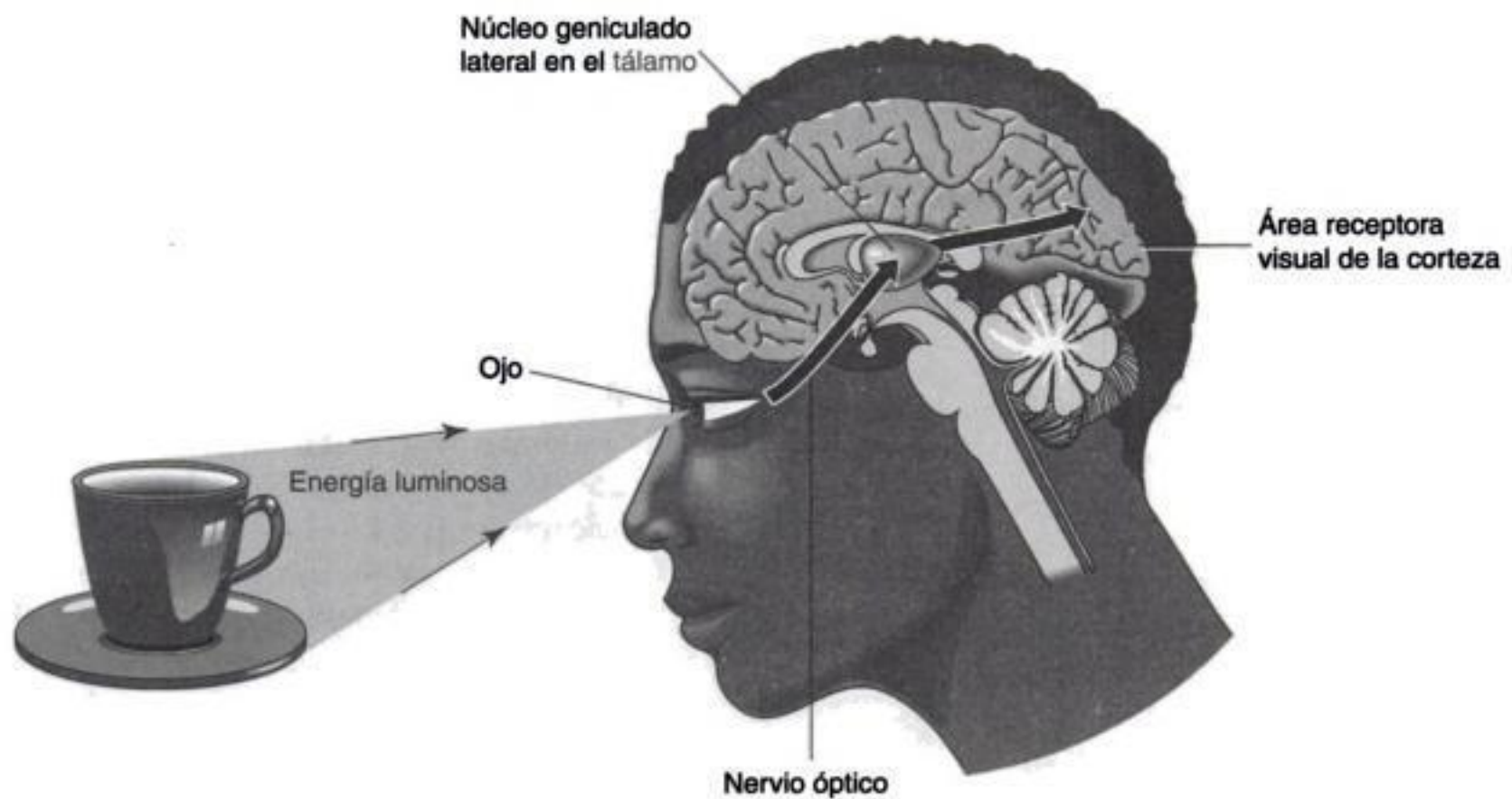


Figura 2.3

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.

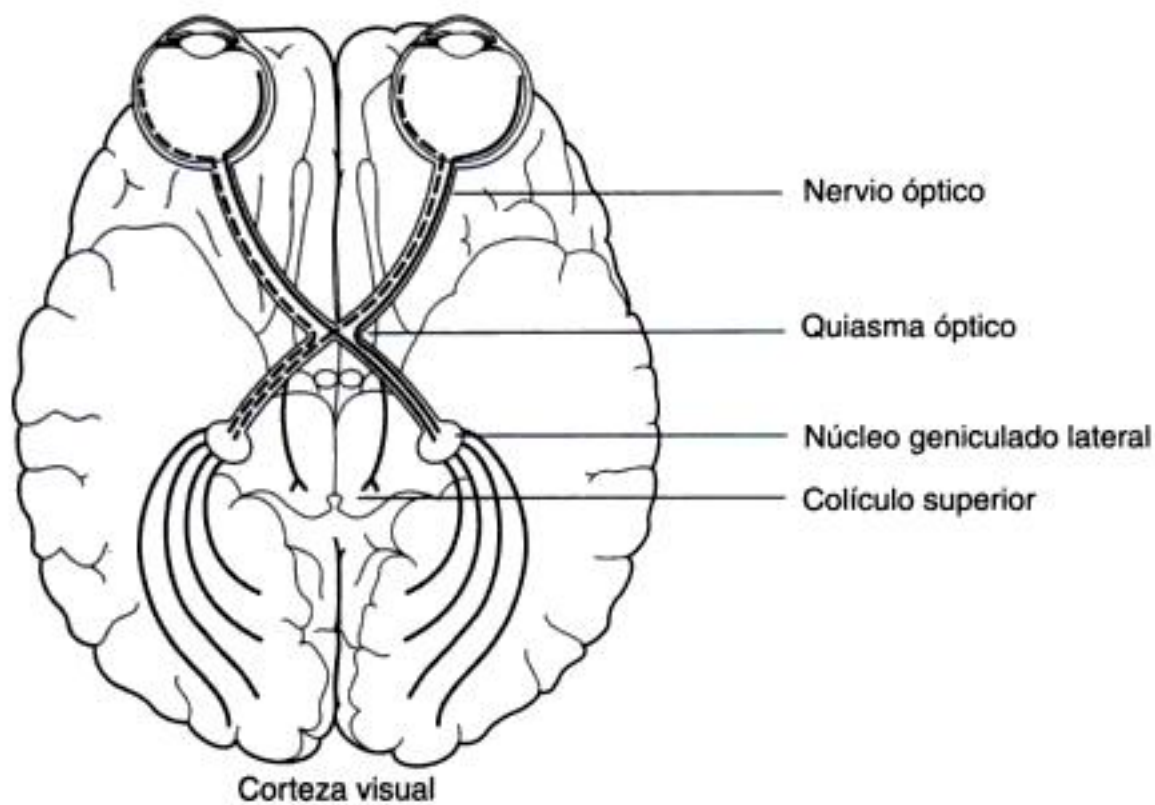


Figura 2.4

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,

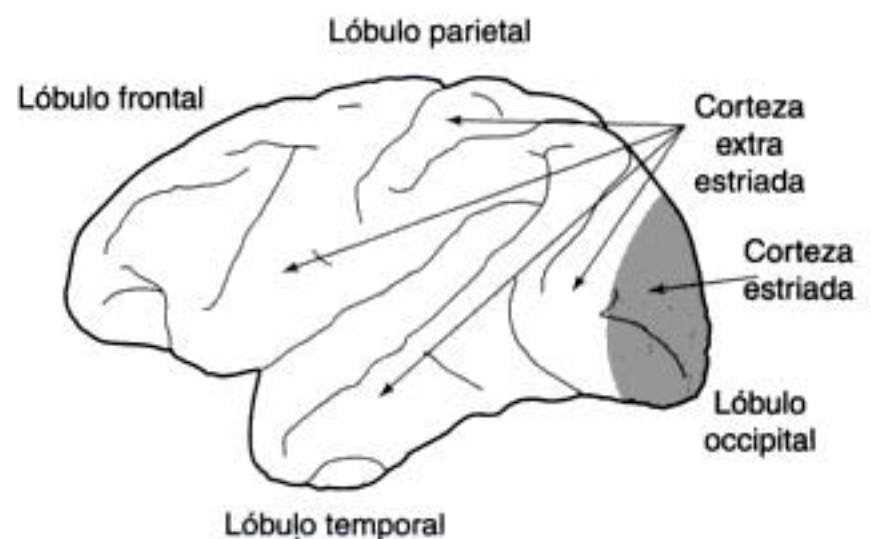


Figura 2.5

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.

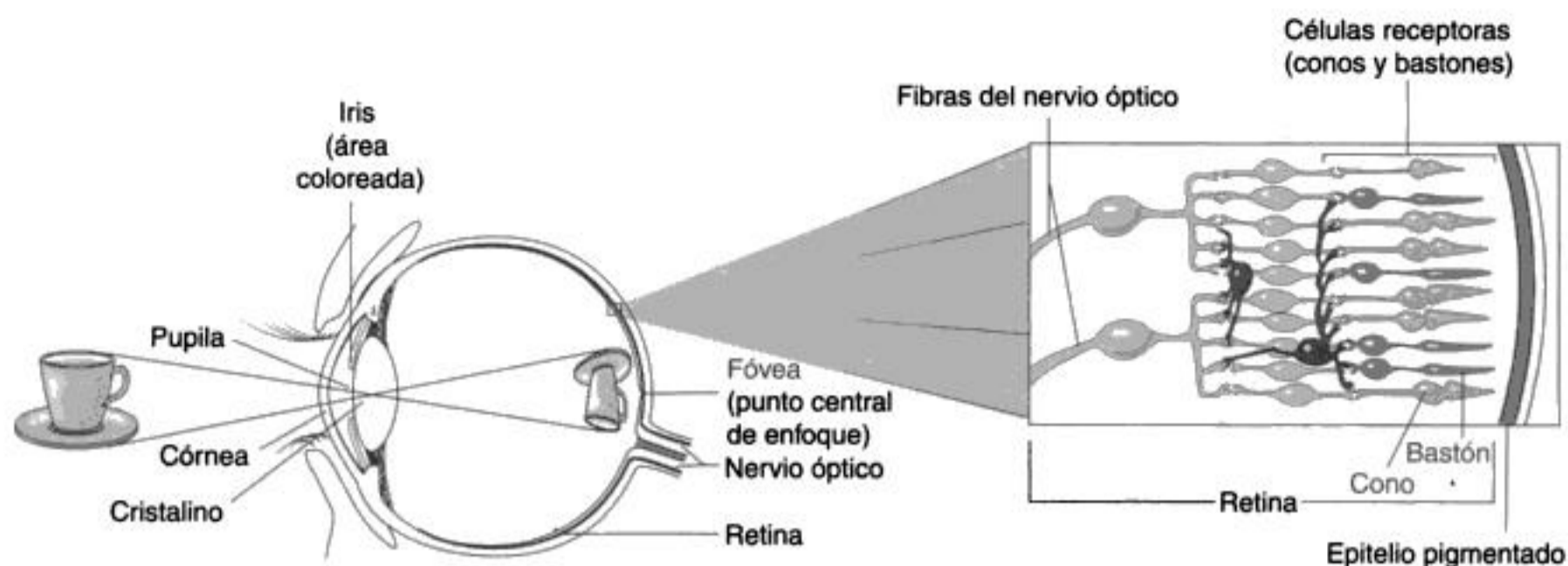


Figura 2.6

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

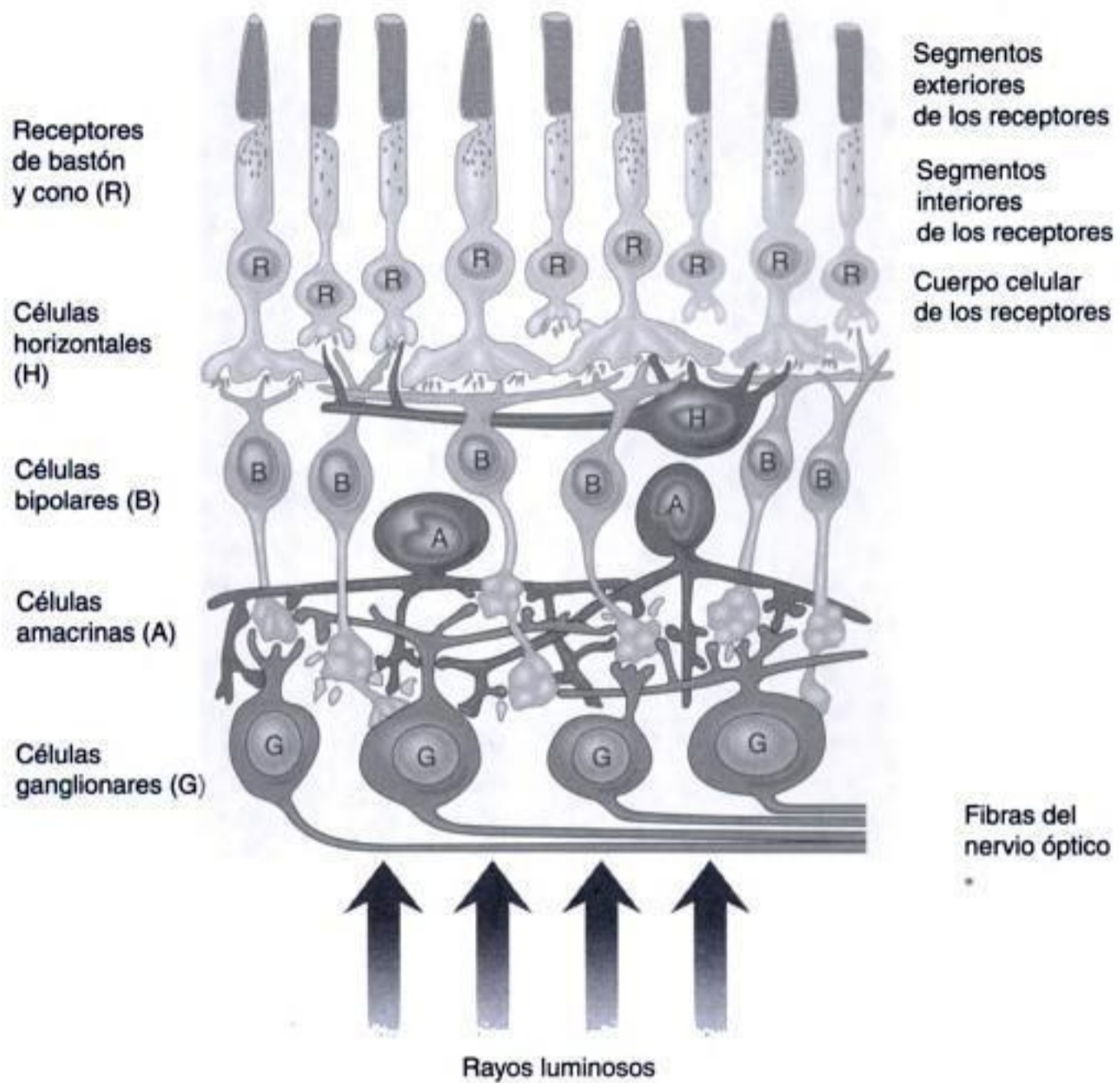


Figura 2.7

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.)

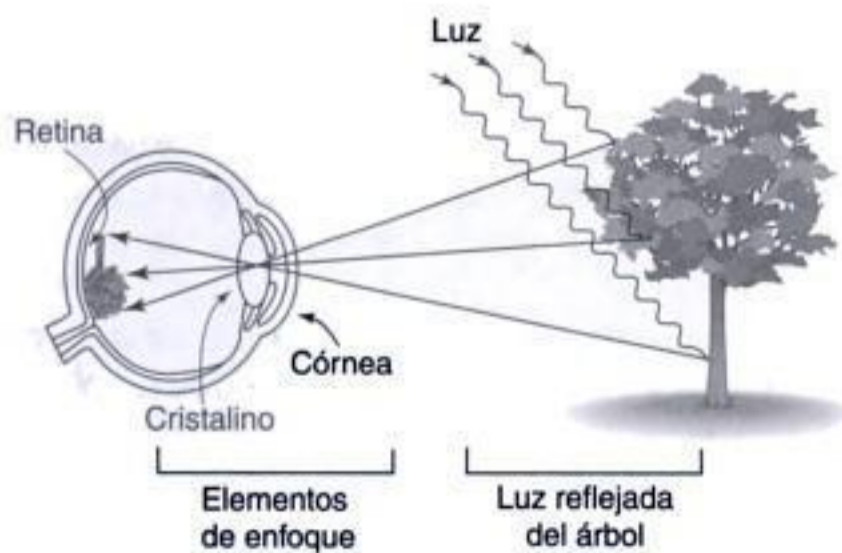


Figura 2.8

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.

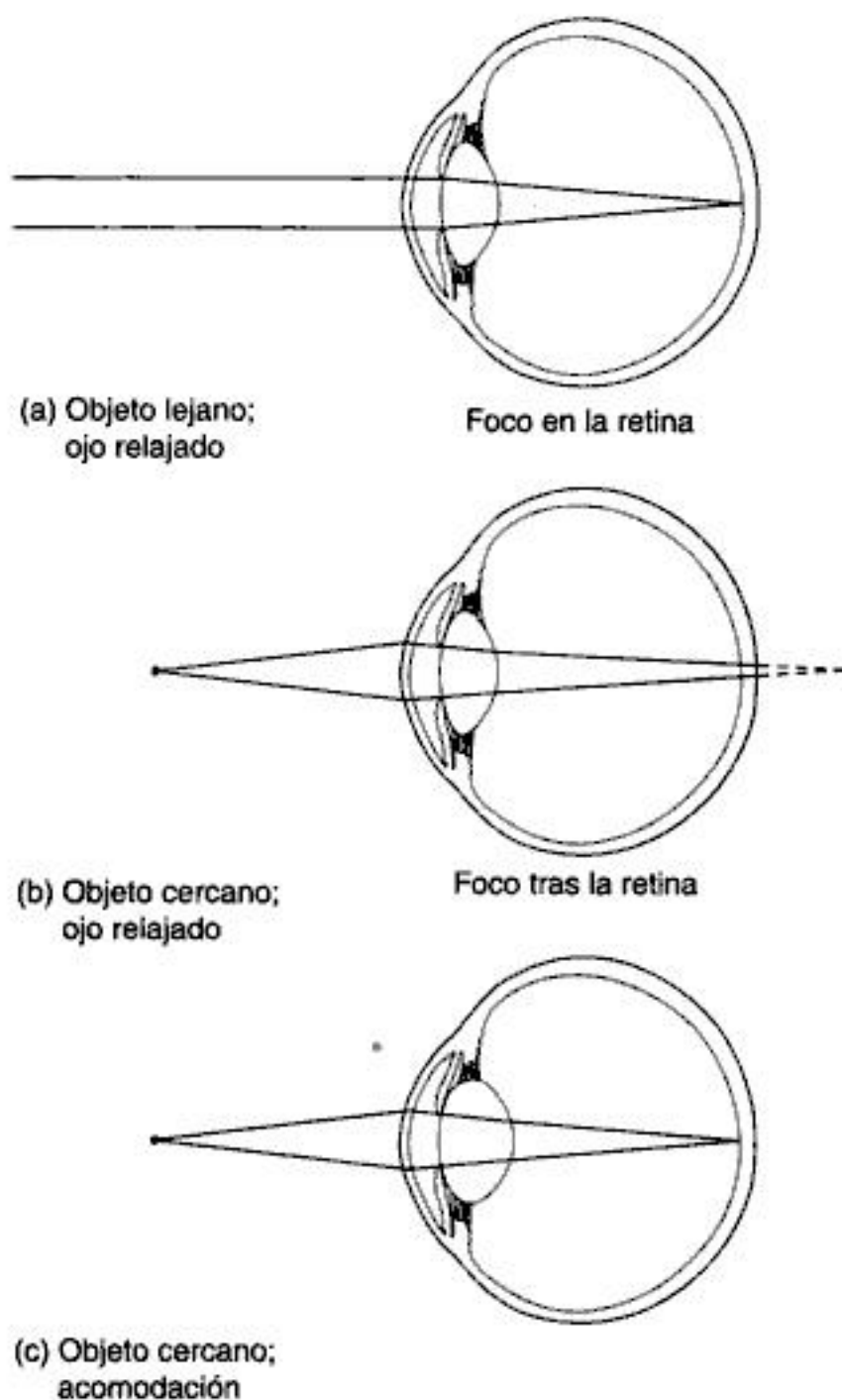


Figura 2.9

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.



D E M O S T R A C I Ó N

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 enfocados 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 contienen los 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.

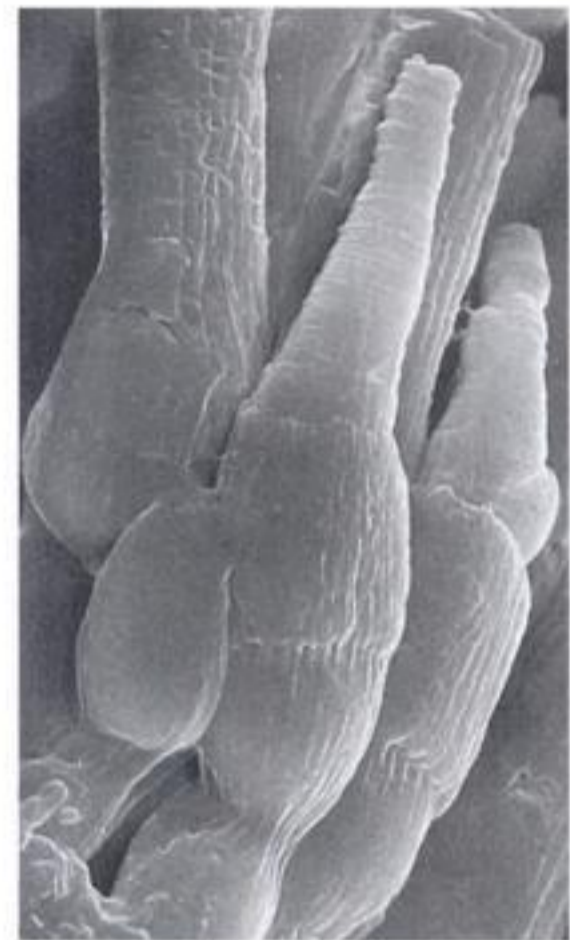


Figura 2.11

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.)

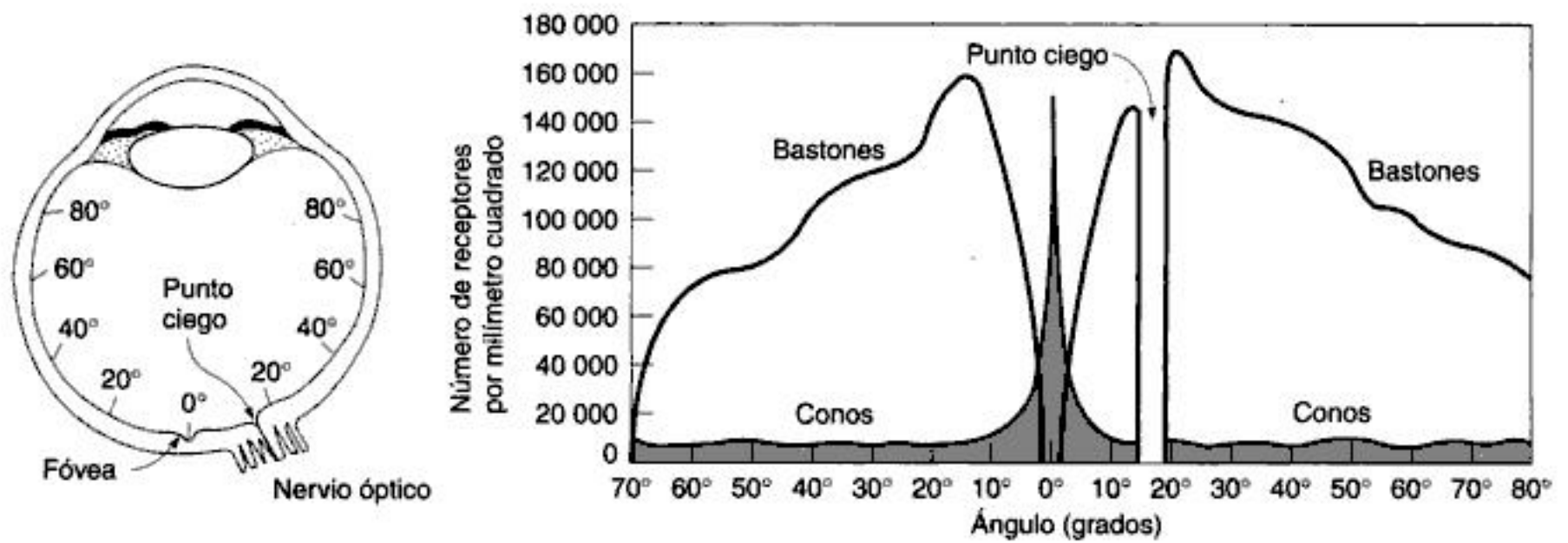


Figura 2.12

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 recep-

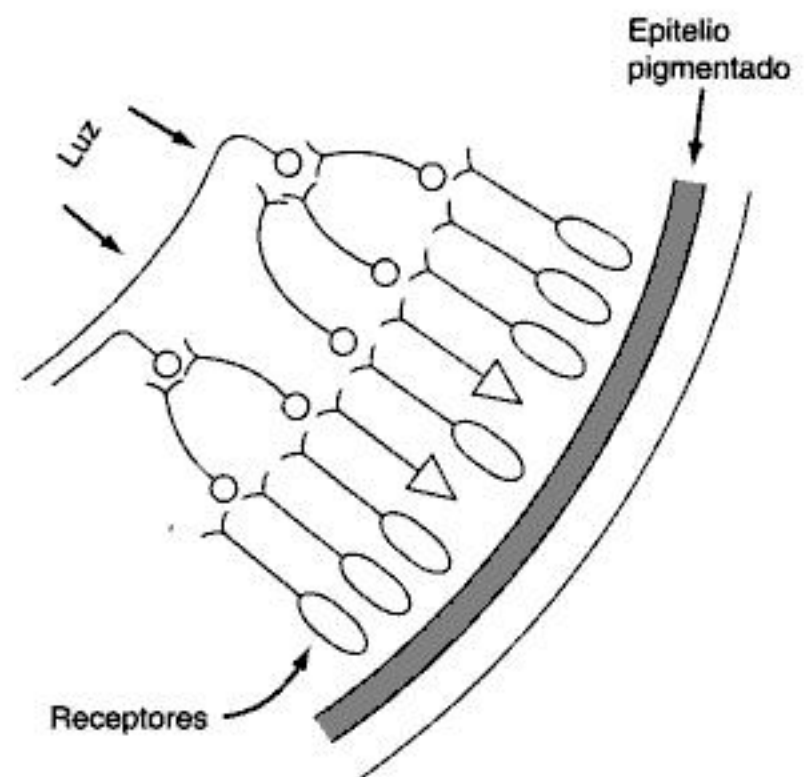


Figura 2.13

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.

tores. 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).

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.

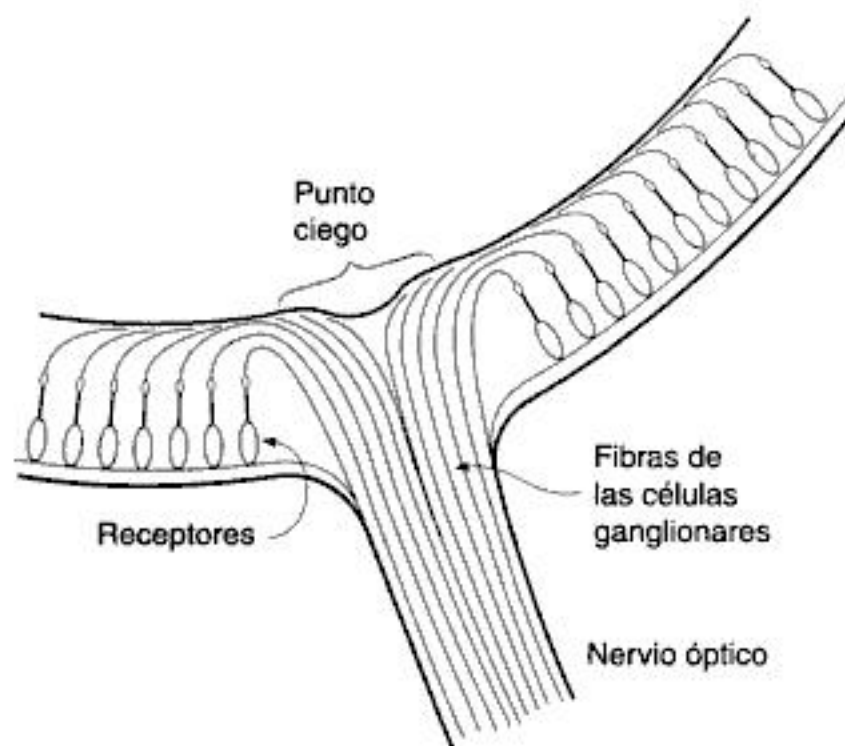


Figura 2.14

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

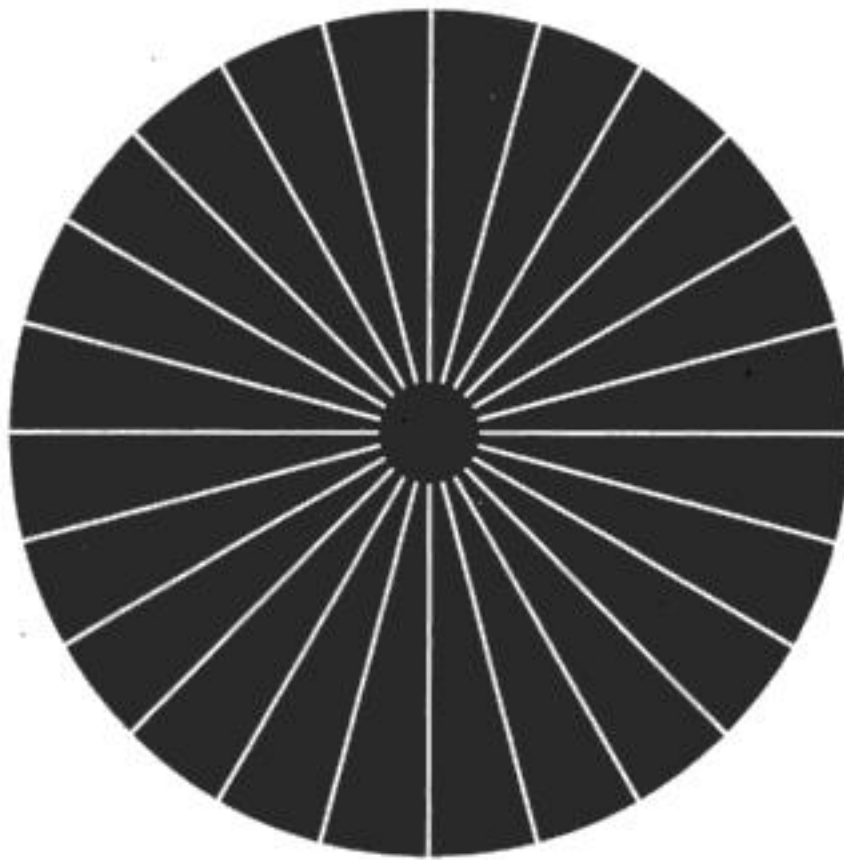


Figura 2.16

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 mo-

lécula 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-

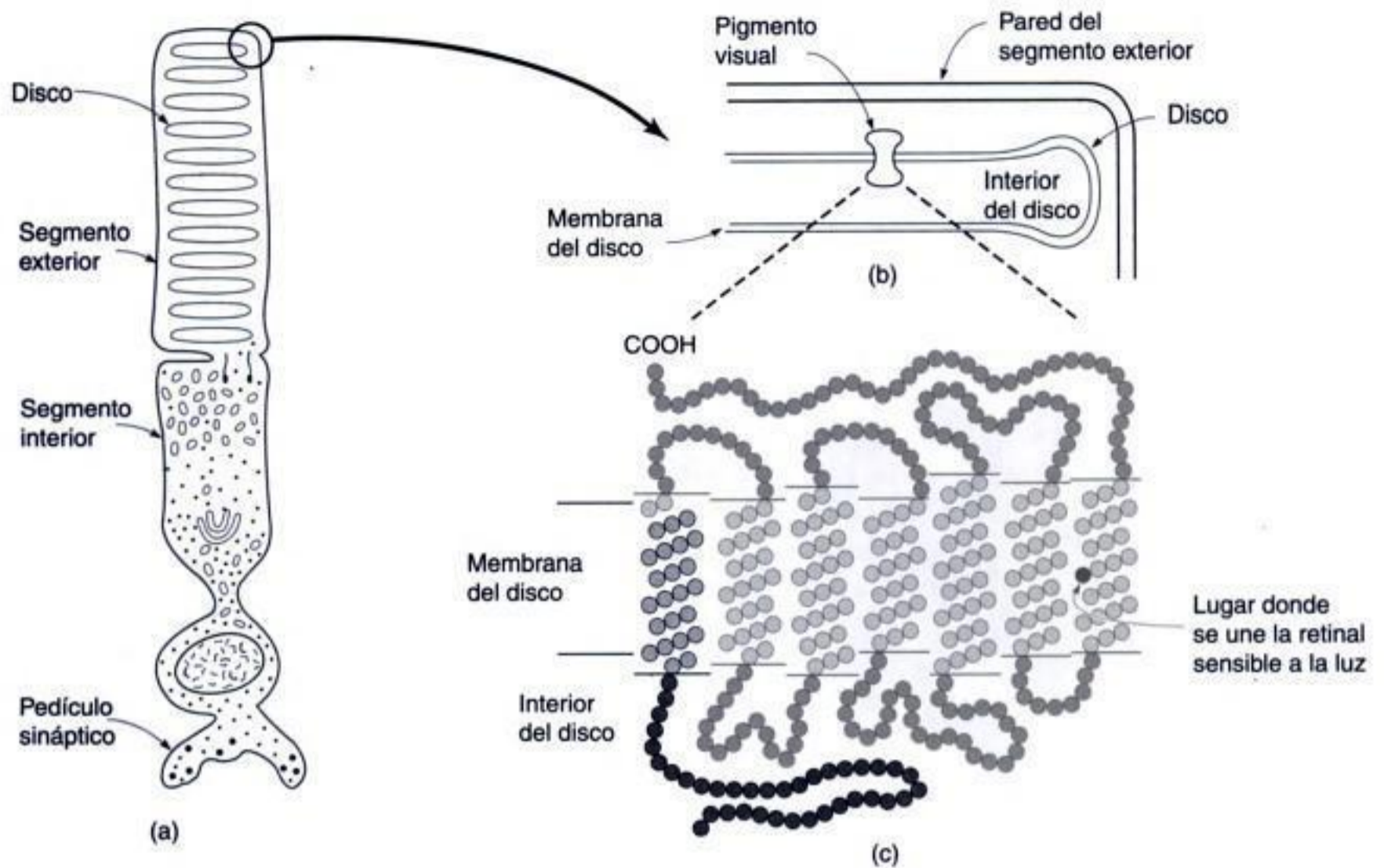


Figura 2.17

(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.

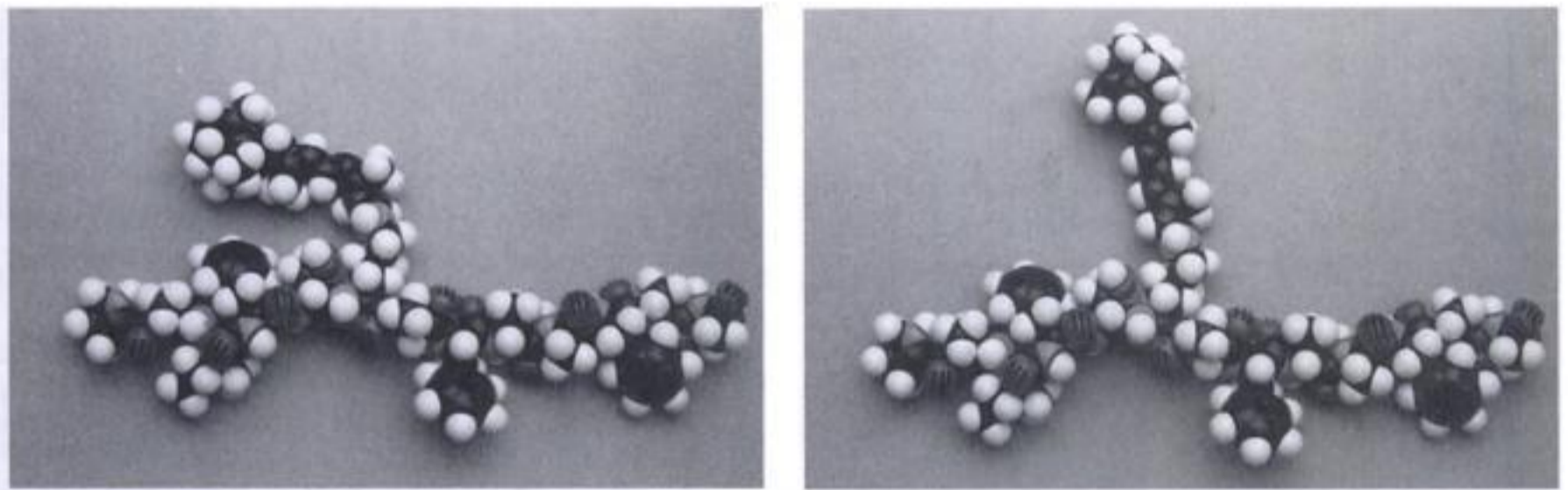


Figura 2.18

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, Hecht 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 cientos 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

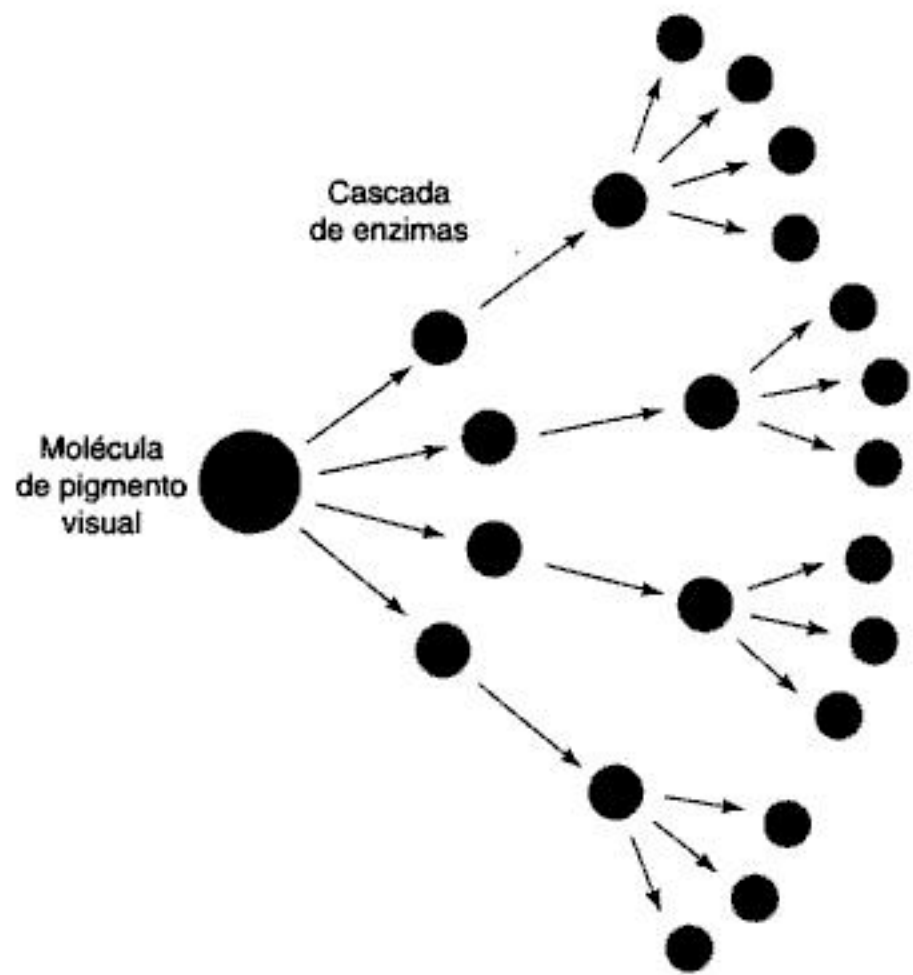


Figura 2.19

Esta secuencia simboliza la cascada de enzimas que tiene lugar cuando una sola molécula de pigmento visual es activada por la absorción de un quantum de luz. En la secuencia real de acontecimientos, cada molécula activa a otras cientos 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 lla-

mado 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.



D E M O S T R A C I Ó N

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 cuele 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-

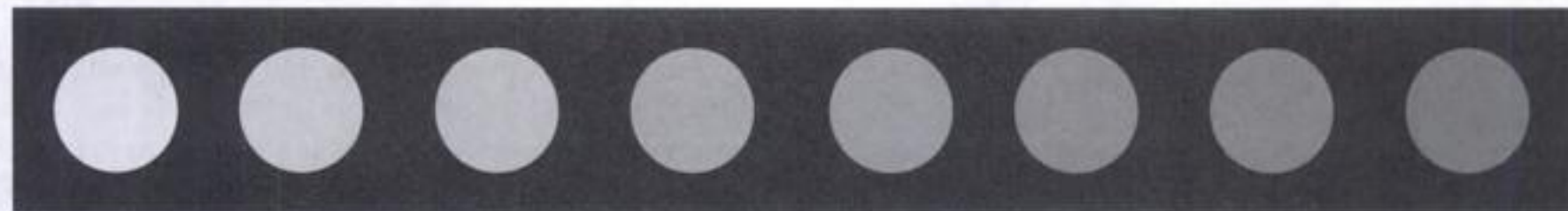


Figura 2.20

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 oscu-

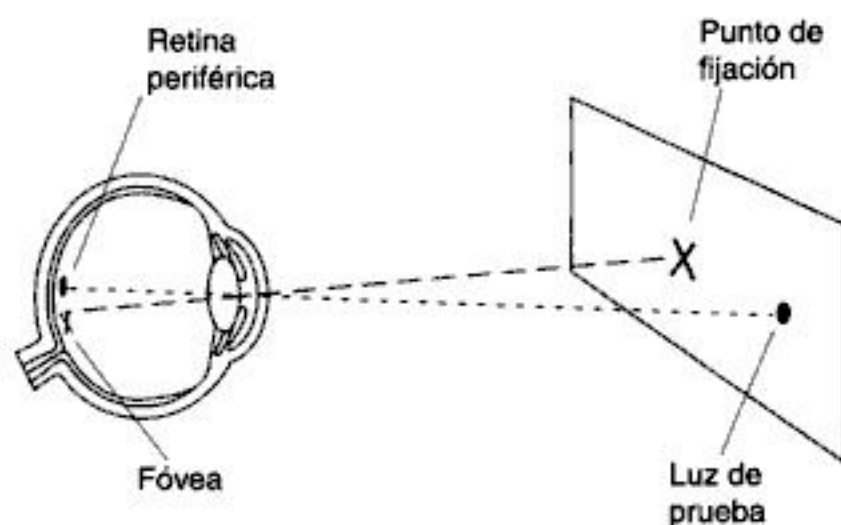


Figura 2.21
Condiciones de visibilidad en un experimento de adaptación a la oscuridad. La imagen del punto de fijación cae en la fóvea, mientras que la de la luz de prueba lo hace en la periferia de la retina.

ridad como un incremento en la sensibilidad de acuerdo con el paso del tiempo.

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 monocrómata 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

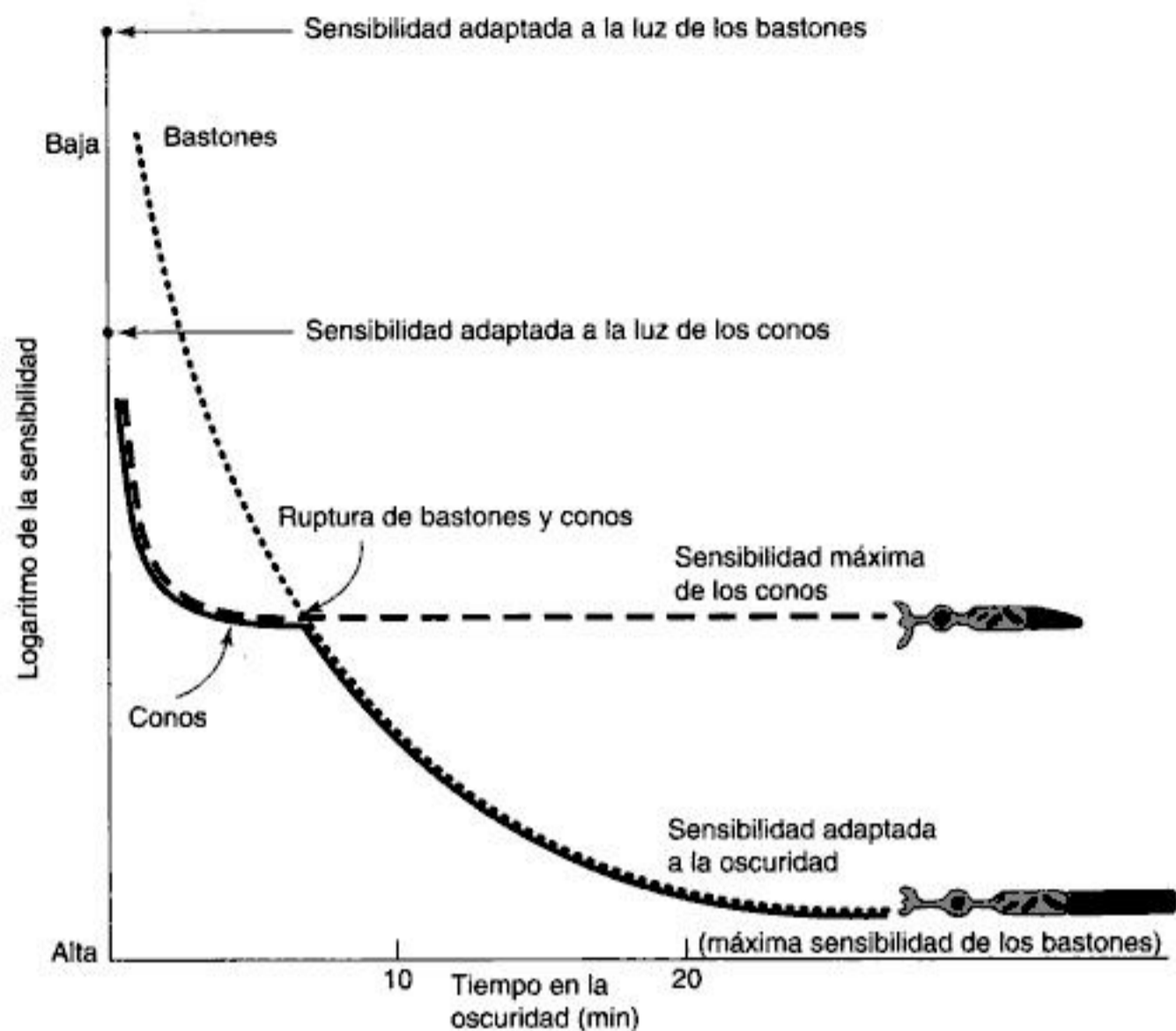


Figura 2.22

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.

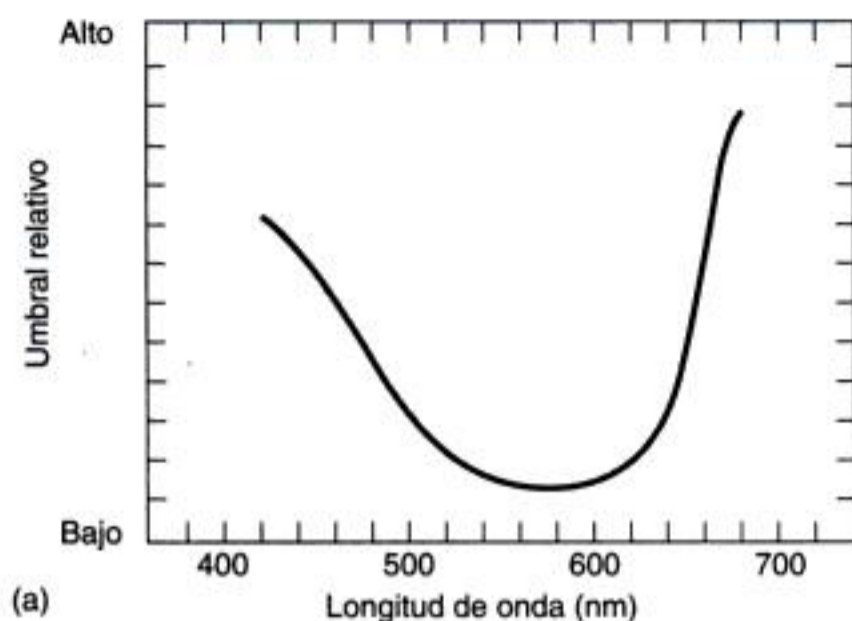
Por eso, la próxima vez que entre en un lugar oscuro, recuerde que los pigmentos visuales de conos y bastones comienzan a regenerarse inmediatamente y que estos pigmentos regenerados son los que le permiten, al cabo de 10 o 15 minutos, percibir los objetos poco iluminados que no podía ver cuando se apagaron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

Sensibilidad espectral de los bastones y conos

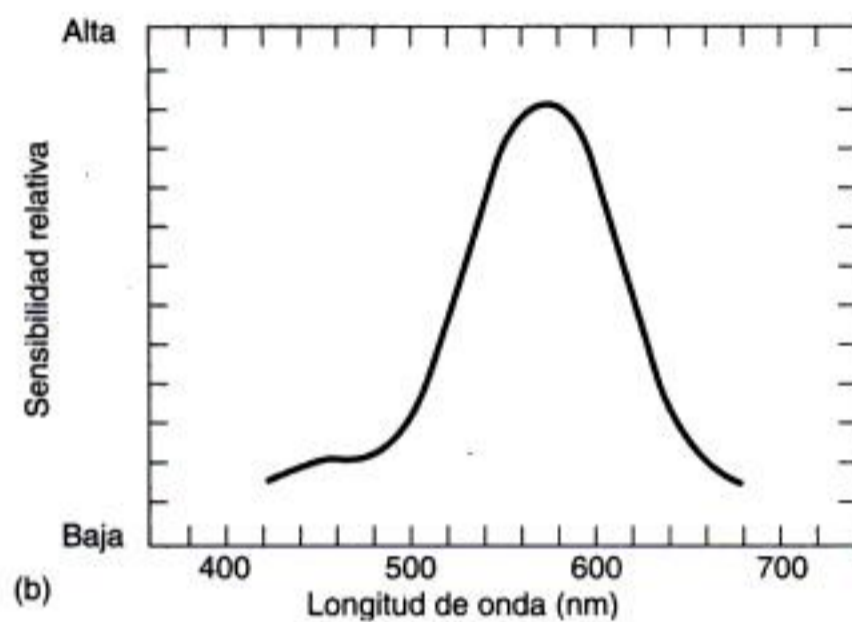
Otra forma de mostrar que la percepción está determinada por las propiedades de los pigmentos visuales es comparar la sensibilidad espectral de los conos y los bastones, es decir, la sensibilidad de un observador a la luz en cada longitud de onda del espectro visible.

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 = $1/\text{umbral}$. 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 fovea. 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



(a)



(b)

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 = $1/\text{umbral}$), 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

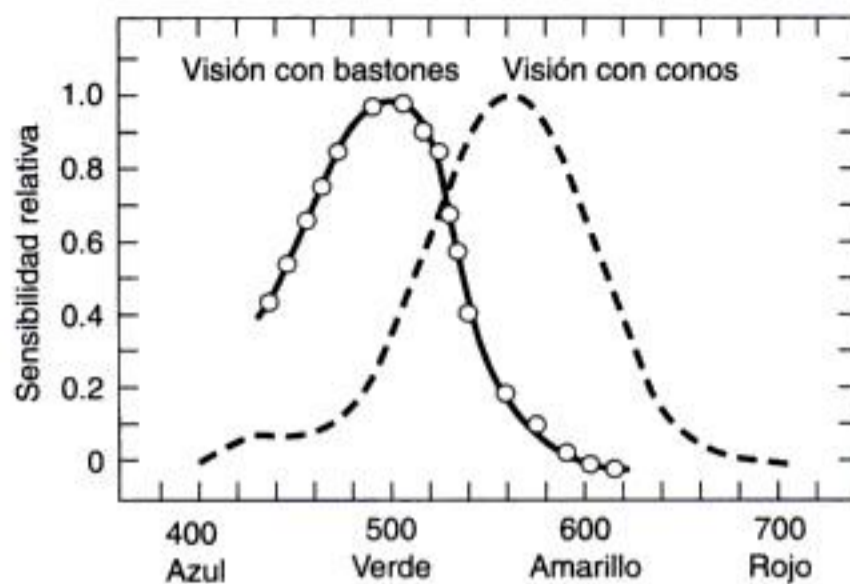


Figura 2.24

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 sensibilidades relativas de los conos y los bastones depende 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 percep-

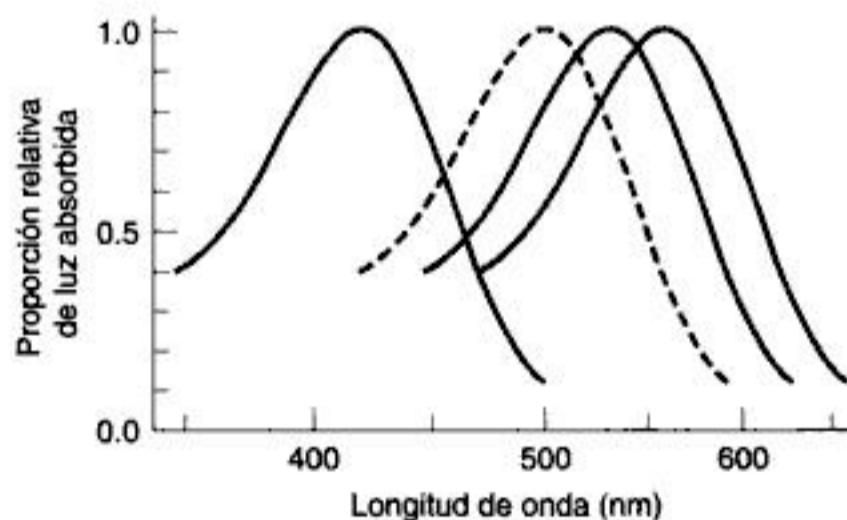


Figura 2.25 Espectros de absorción del pigmento de los bastones (curva punteada) y de los tres pigmentos de los conos en el ser humano. Todas las curvas se escalan de forma que su absorción máxima sea igual a 1.0. (Tomado de Wald y Brown, 1958; Dartnall, Bowmaker y Mollon, 1983).

ciones 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.

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 dife-

rente en la retina, donde una pequeña área llamada fovea contiene solamente conos. Cuando miramos directamente un objeto, su imagen se forma en la fovea. 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.

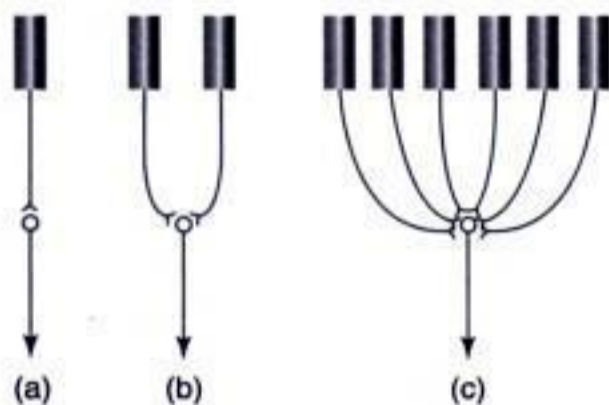


Figura 2.26

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

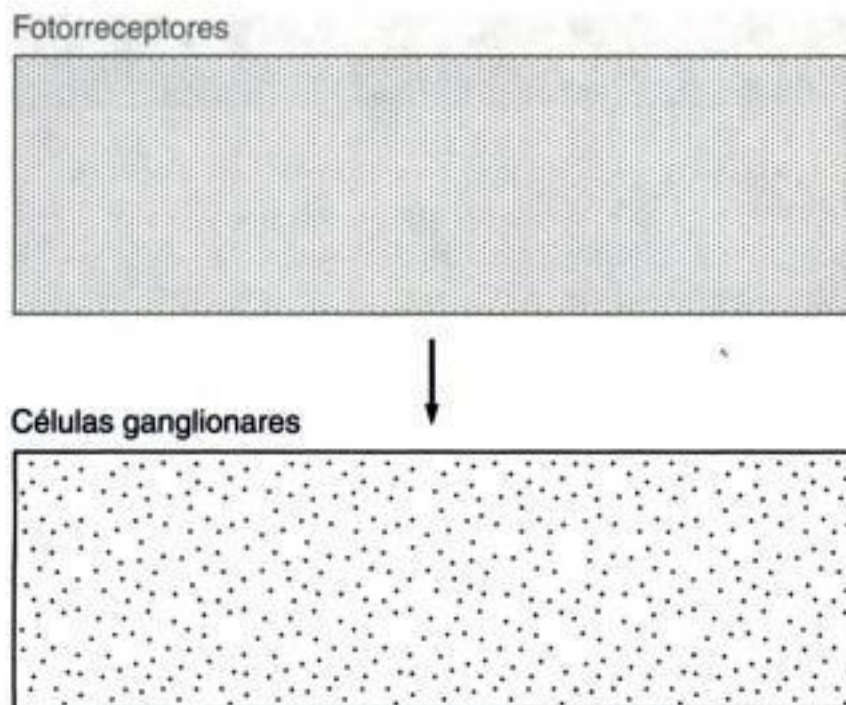


Figura 2.27

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.

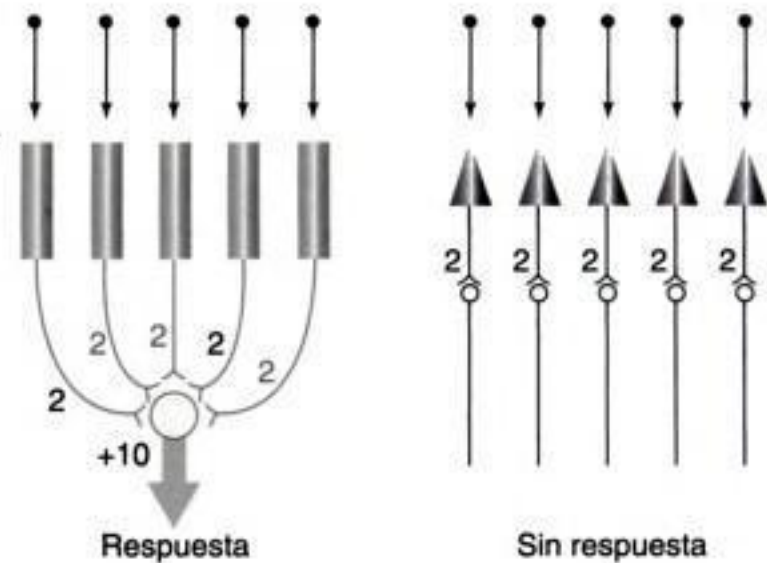


Figura 2.28

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 fovea, la cual contiene conos. Sólo la fovea goza de buena agudeza visual o capacidad para ver detalles. La elevada agudeza de la visión de la fovea 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.



D E M O S T R A C I Ó N

Agudeza de la fovea o agudeza periférica

D I H C N R L A Z I F W N S M Q P Z K D X

Para probar la superioridad de la visión de la fovea 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 fovea que en la periferia. Puesto que usted estaba adaptado a la luz, comparamos conos de la fovea, los cuales estaban muy juntos entre sí, con conos de la periferia, que estaban más espaciados. Si comparáramos los conos de la fovea 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

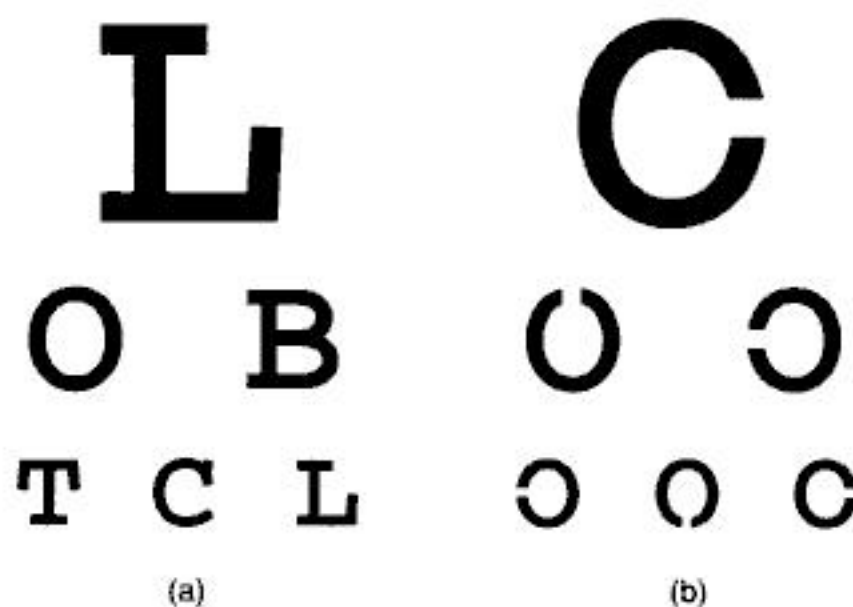


Figura 2.29

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, cuan-

do 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).

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, comparemos 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 (O), 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.

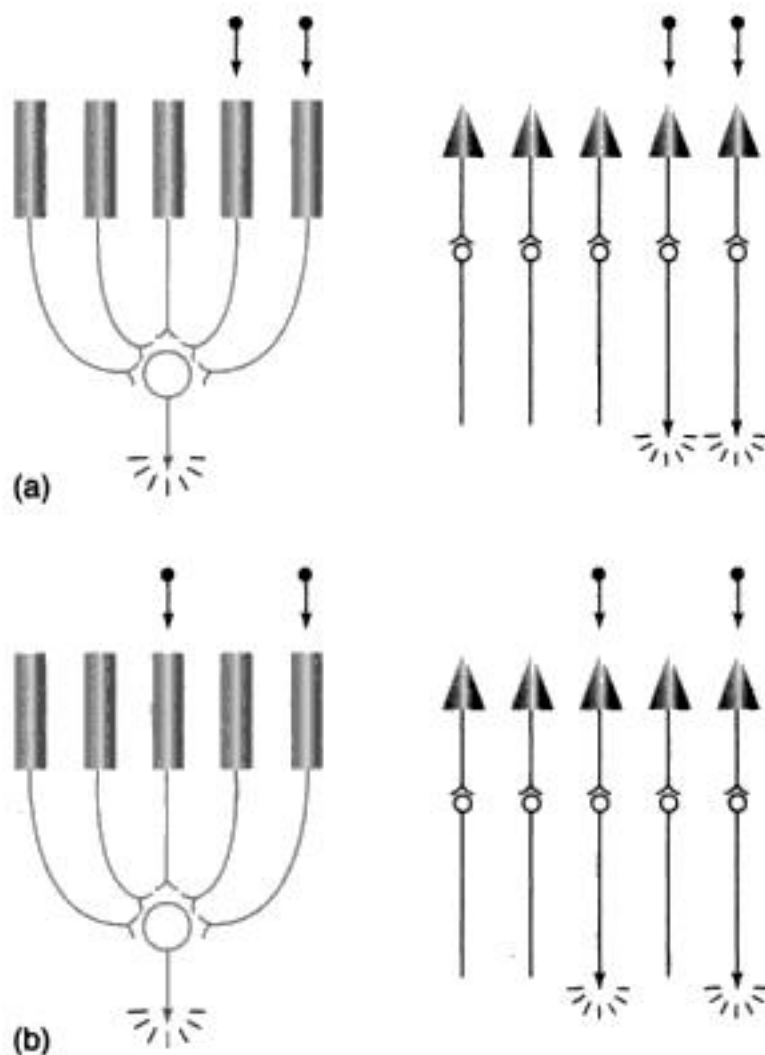


Figura 2.30 Circuitos neuronales de los bastones (izquierda) y de los conos (derecha). Dos puntos luminosos estimulan los receptores.

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 el circuito 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.

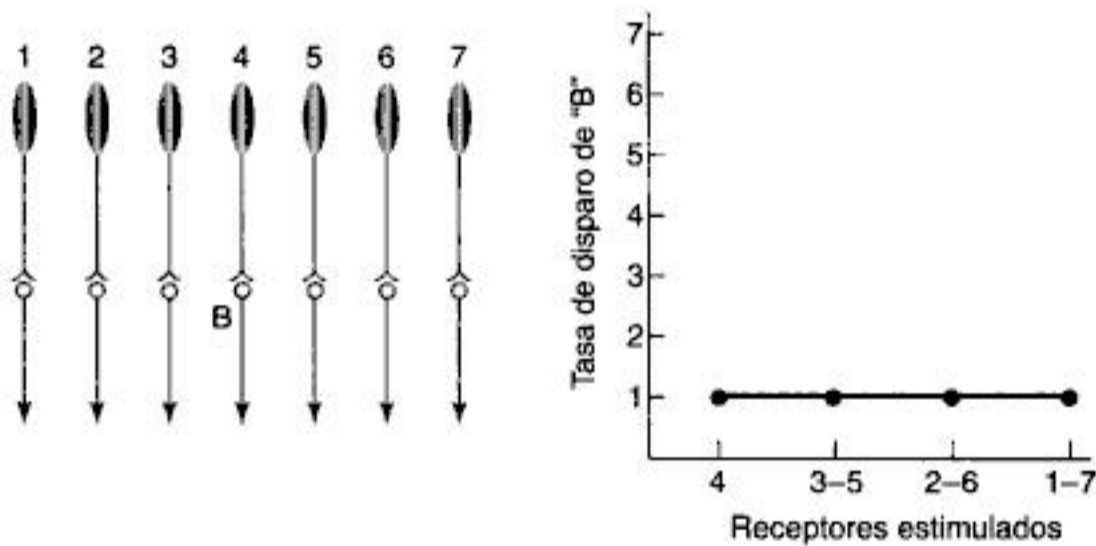


Figura 2.31

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.

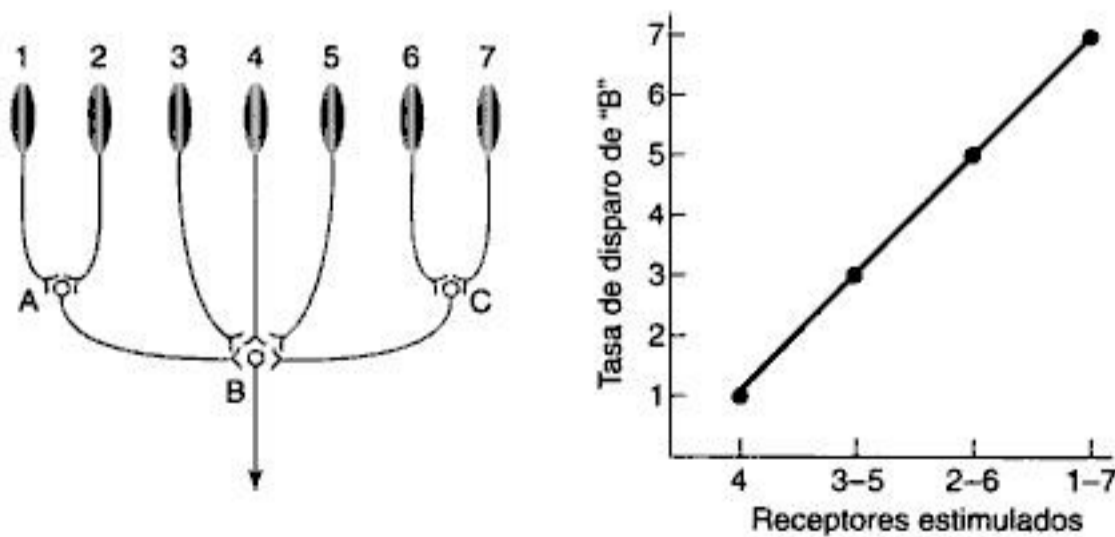


Figura 2.32

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: funcionan 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).

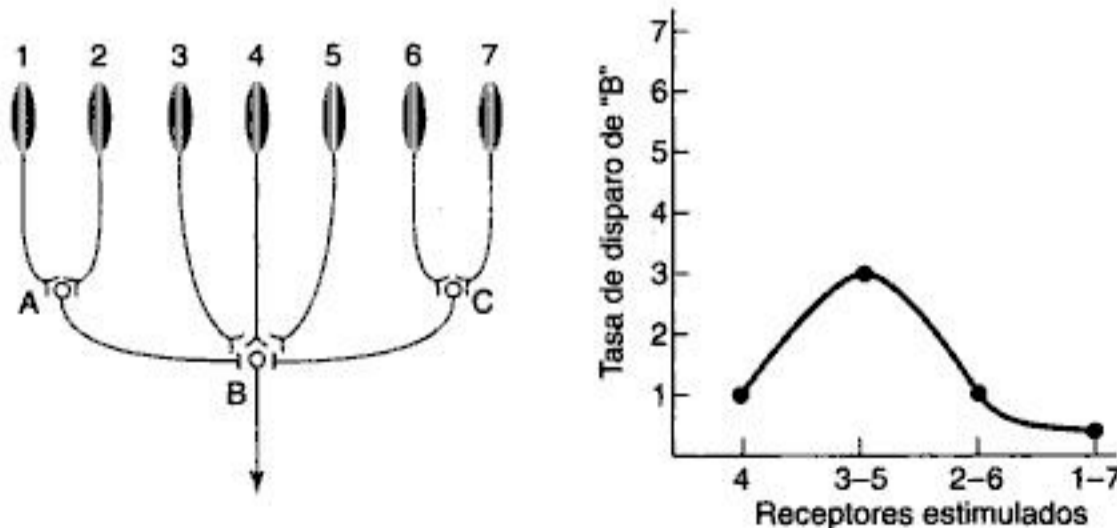


Figura 2.33

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.

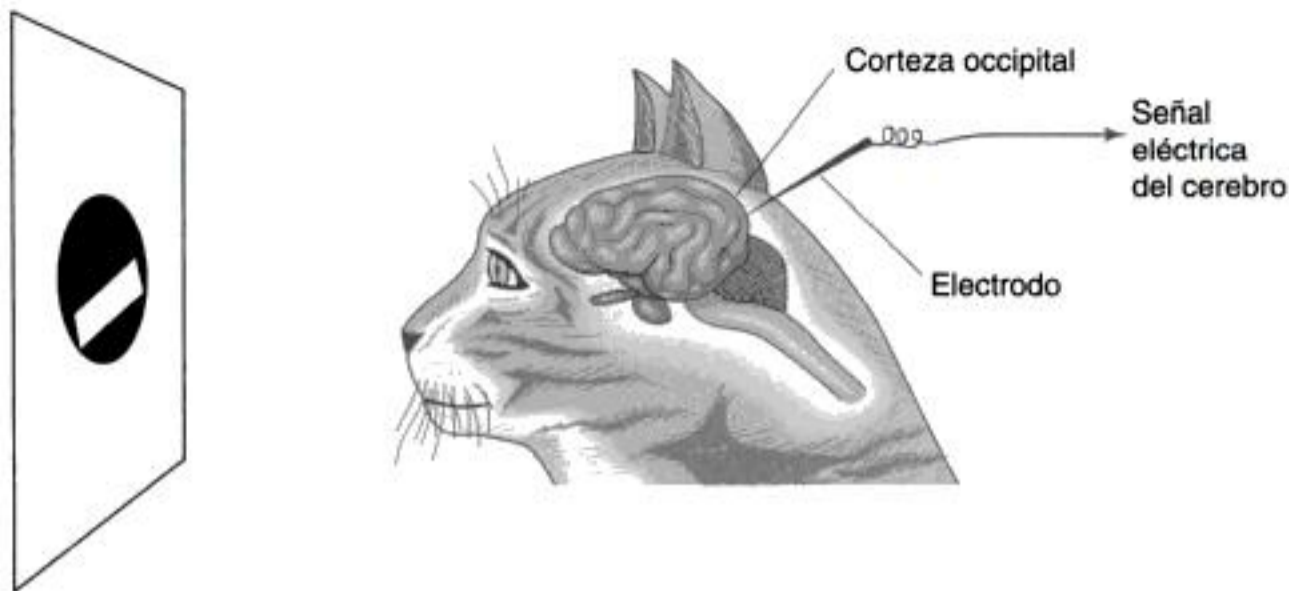


Figura 2.34
 Registro de las señales eléctricas de la corteza visual de un gato anestesiado. El estímulo en forma de franja sobre la pantalla hace que las células nerviosas de la corteza disparen, mientras que un electrodo registrador capta las señales que generan. En un experimento real, el gato estaría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

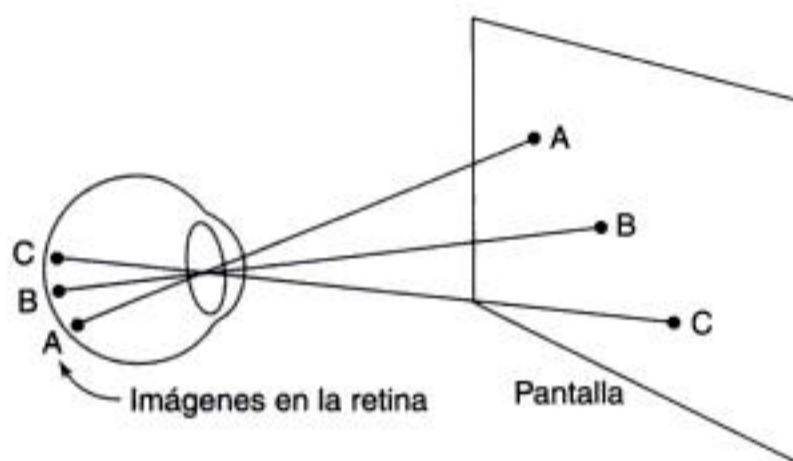


Figura 2.35
 Por cada punto de la pantalla en que se presentan los estímulos, existe un punto correspondiente en la retina.

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-

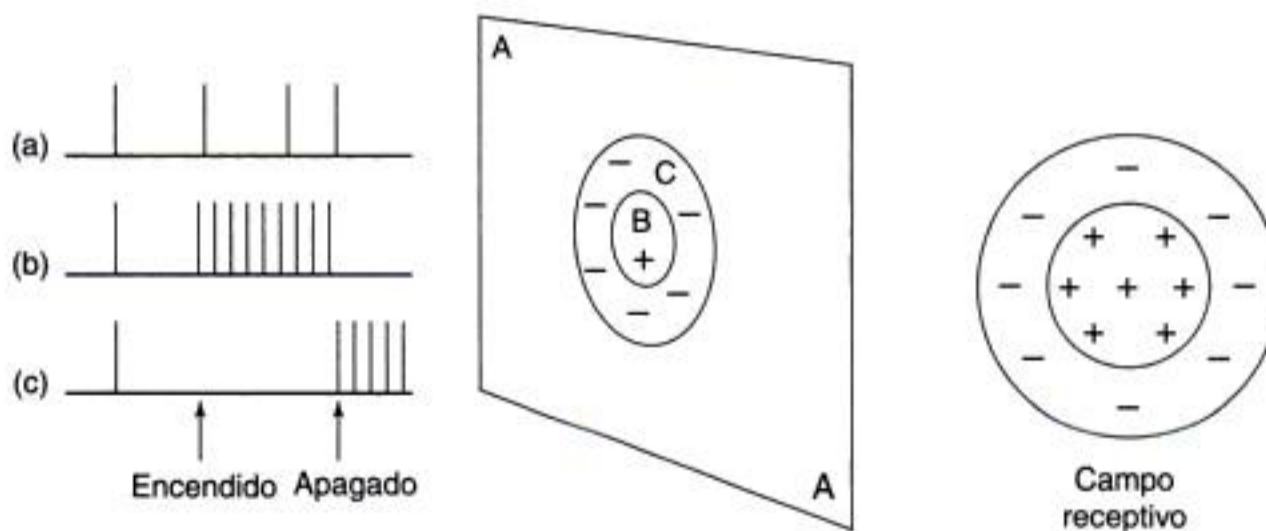


Figura 2.36
 Respuesta de una célula ganglionar en la retina de un gato a la estimulación (a) fuera del campo receptivo de la célula (área A en la pantalla); (b) dentro del área excitatoria del campo receptivo (área B); y (c) dentro del área inhibitoria del campo receptivo (área C). El campo receptivo 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 cam-

po 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-

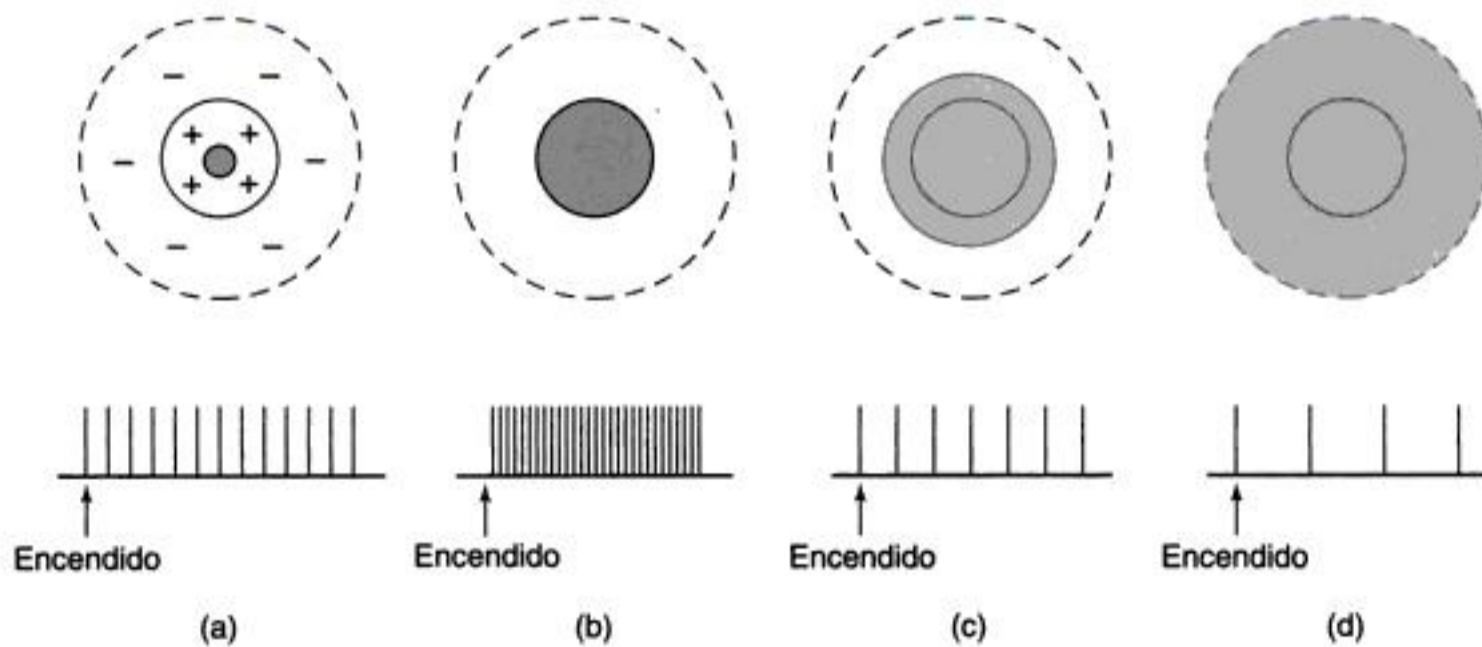


Figura 2.37

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.)

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 ampliada 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

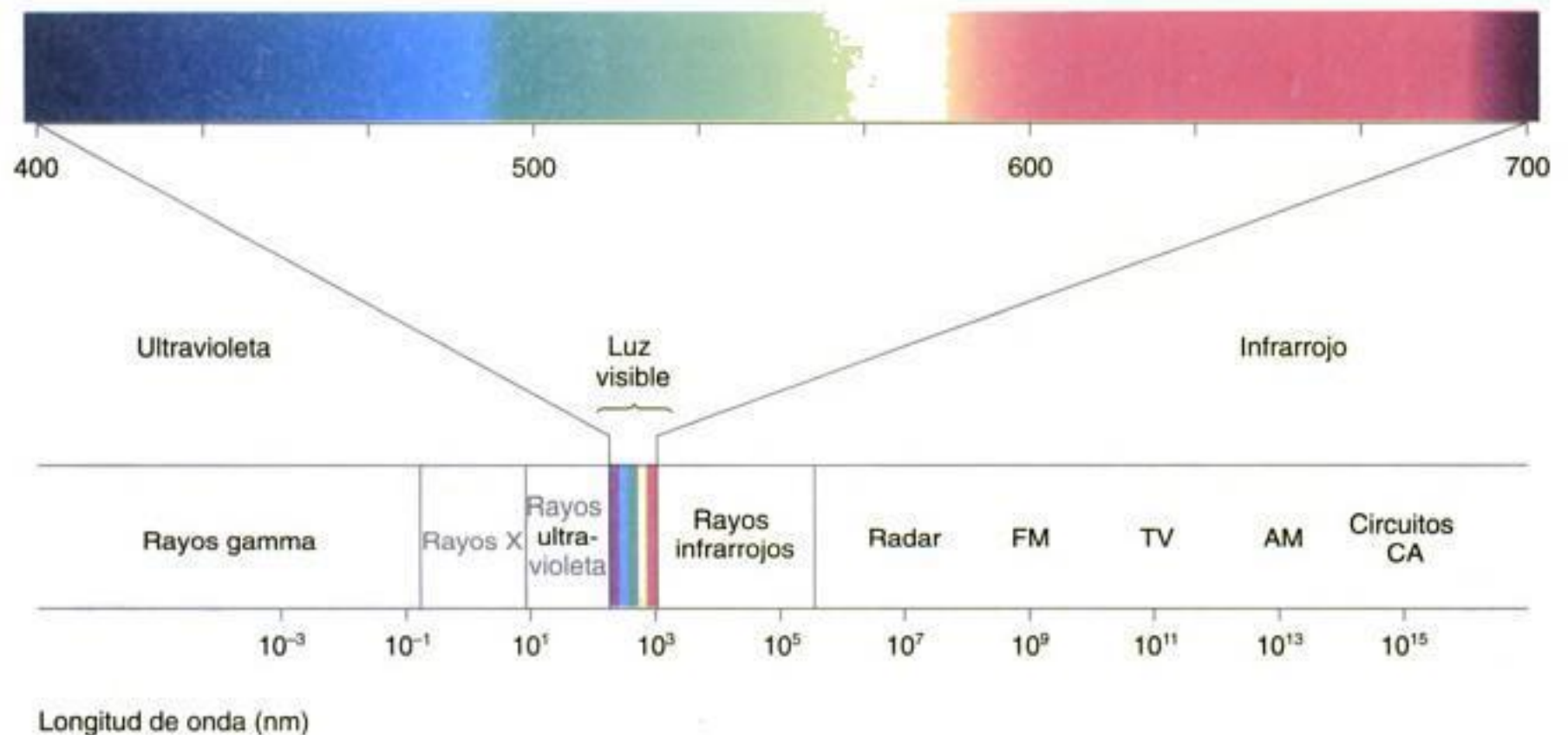


Lámina 1.1



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



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

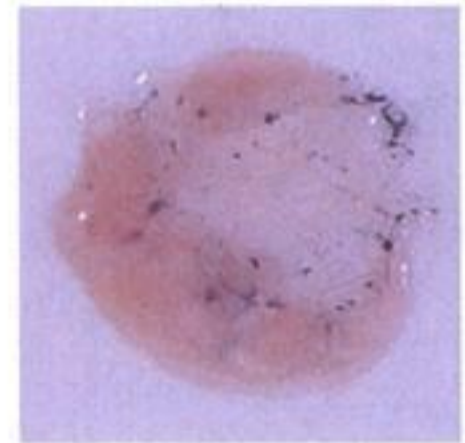
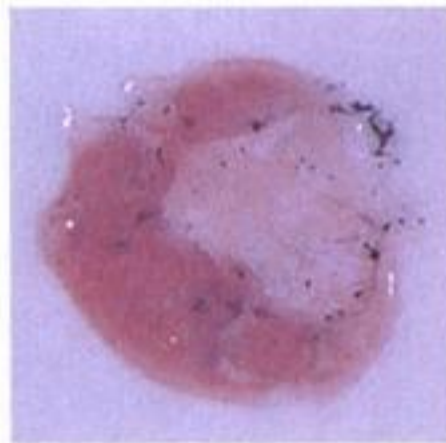
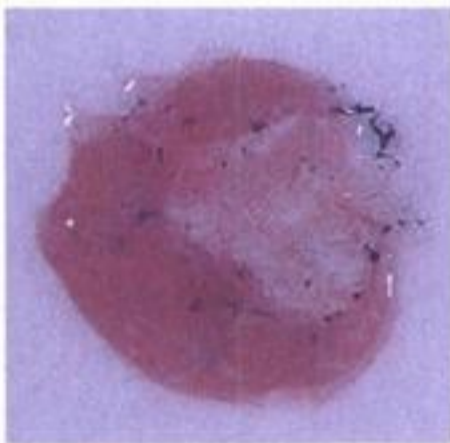


Lámina 1.6



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

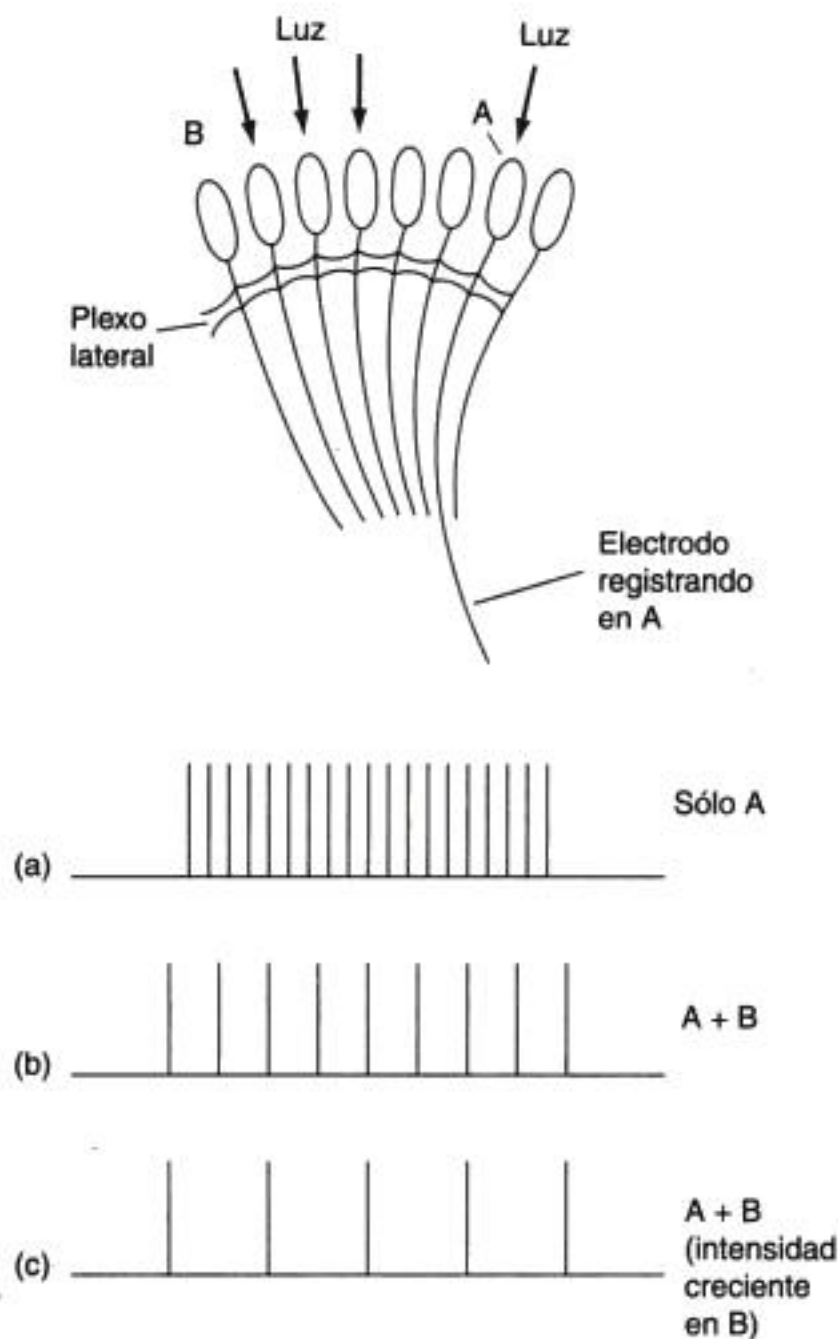


Figura 2.40
 Demostración de la inhibición lateral en el *Limulus*. Los registros de la parte inferior muestran la respuesta detectada por un electrodo colocado en la fibra nerviosa del receptor A cuando éste es estimulado y (a) ningún otro receptor se estimula; (b) los receptores en B son estimulados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

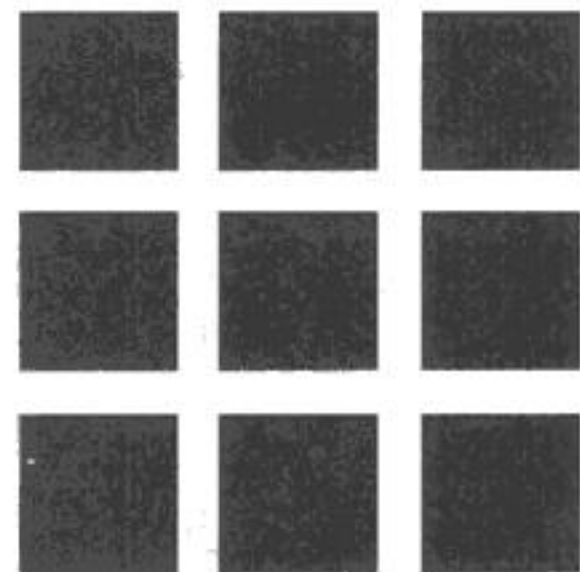


Figura 2.41
 La cuadrícula de Hermann. Advierta, en las intersecciones de las áreas blancas, las "imágenes fantasmales" en gris, las cuales disminuyen o se desvanecen si mira directamente la intersección.

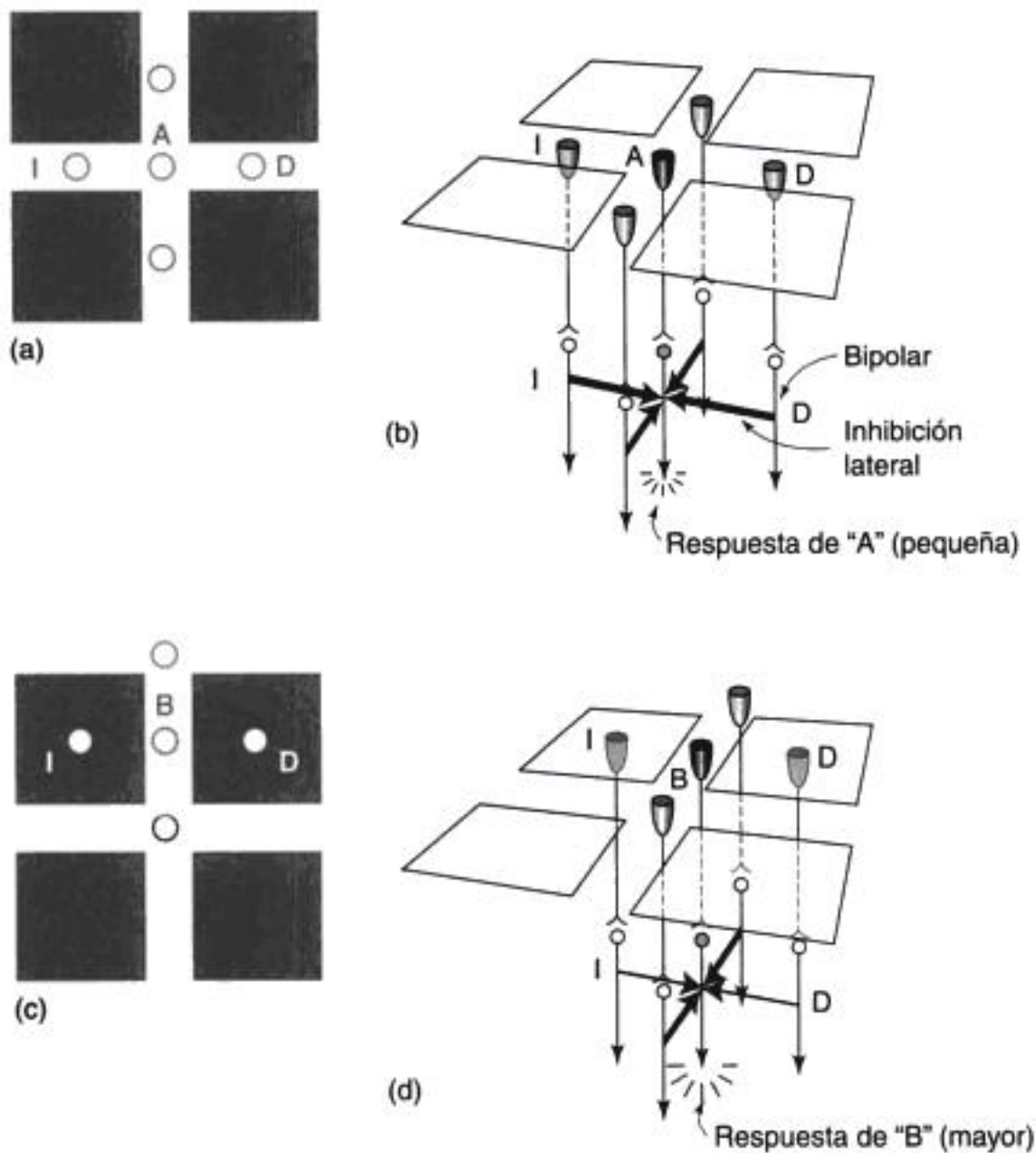


Figura 2.42

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 embargo, la célula bipolar de B recibe menos inhibi-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

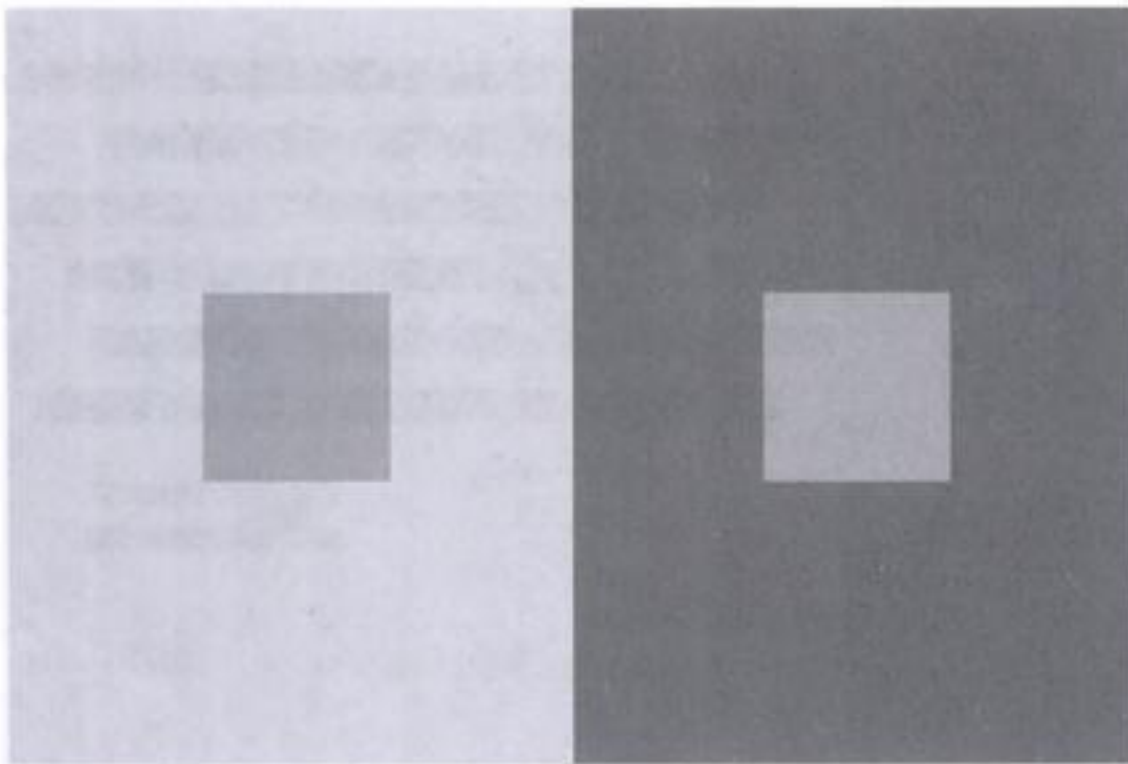


Figura 2.47

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.

traste simultáneo de brillantez se debe al fondo que rodea a los cuadrados centrales, pero ¿cuál es el mecanismo fisiológico detrás de este efecto?

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 las 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

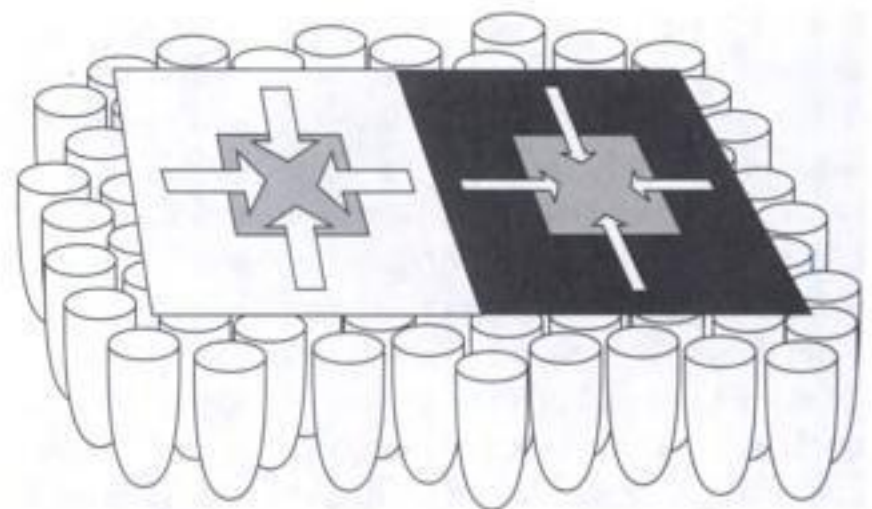


Figura 2.48

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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

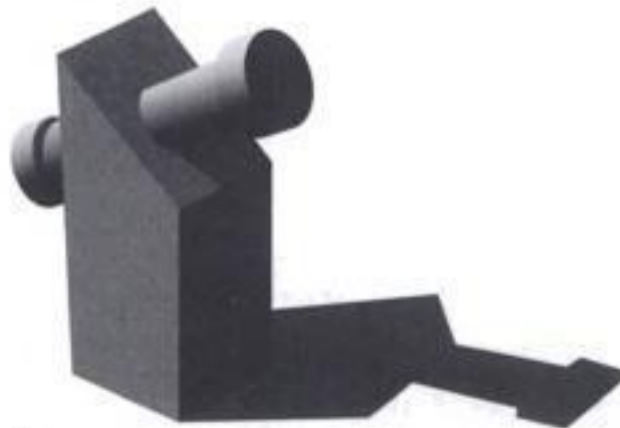
Se ha estudiado la inhibición lateral (la emisión de inhibición de señales a través de la retina) por medio de experimentos clásicos en el *Limulus*. En ellos se muestra la forma en que la estimulación de los receptores en un lugar de la retina puede influir en la respuesta de las neuronas en otro lugar. 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".



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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, interac-

túan, 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-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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: $\text{sensibilidad} = 1/\text{umbral}$. 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 con-

traste 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.

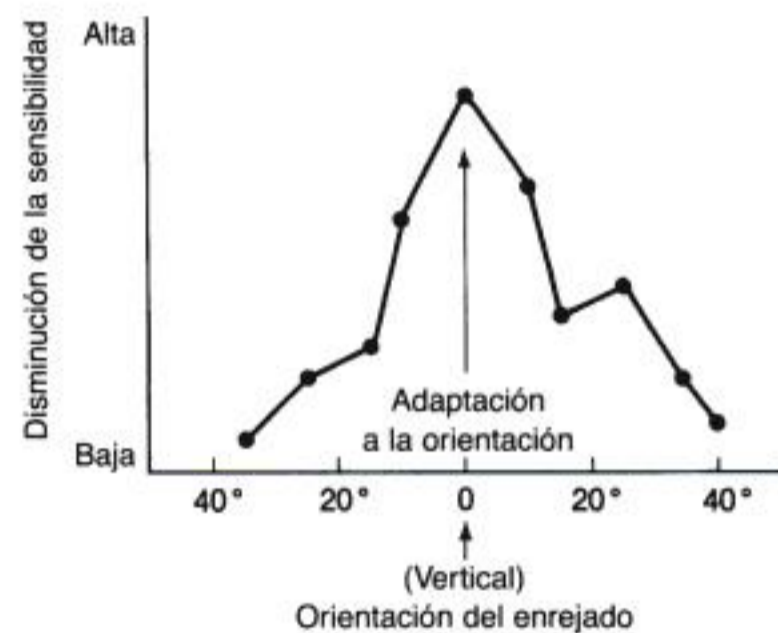


Figura 3.15

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



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.

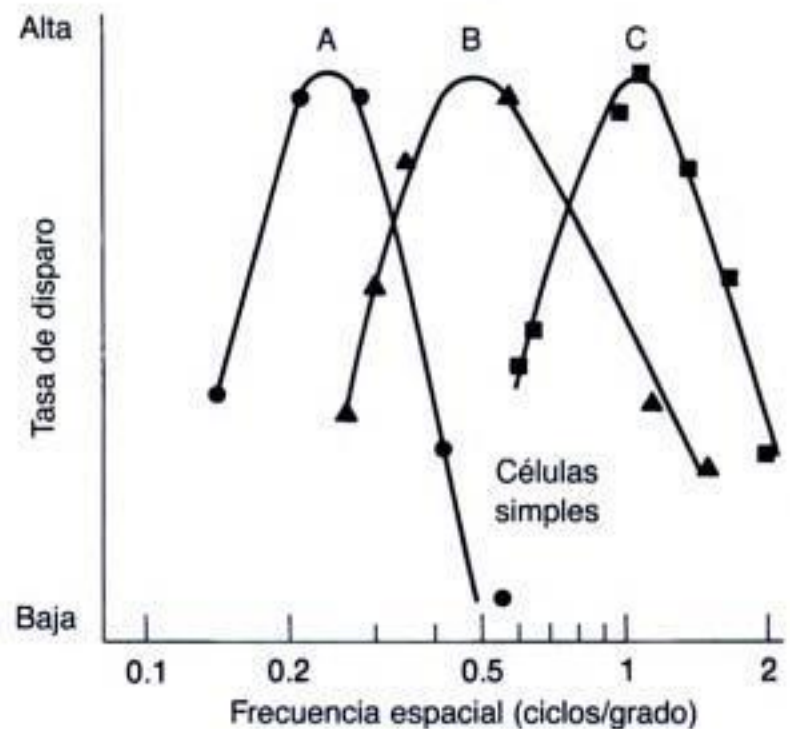


Figura 3.21

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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 fovea es mucho mayor de lo que sería si nos basáramos únicamente en el tamaño pequeño de la fovea. Aunque la fovea 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 fovea 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 fovea, consideremos la disposición de las neuronas en la retina y en la corteza. En la retina, los receptores de la fovea 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 fovea 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 fovea 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 fovea 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 fovea 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 fovea cuenta con más neuronas corticales, de modo que una célula ganglionar situada cerca de la fovea tie-

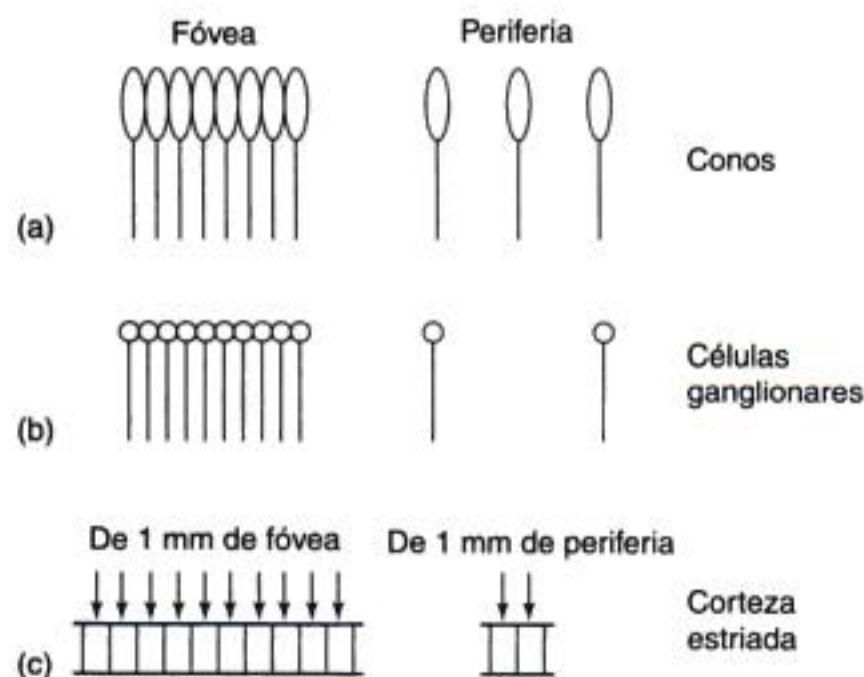


Figura 3.26

Densidad de la disposición en: (a) la retina, donde los conos de la fovea están dispuestos de manera mucho más cercana en la fovea que en la periferia; (b) las células ganglionares, donde las que reciben señales de los conos de la fovea 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 fovea, indicado por las flechas, ocupa más espacio en la corteza que el número menor de señales de la retina periférica.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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

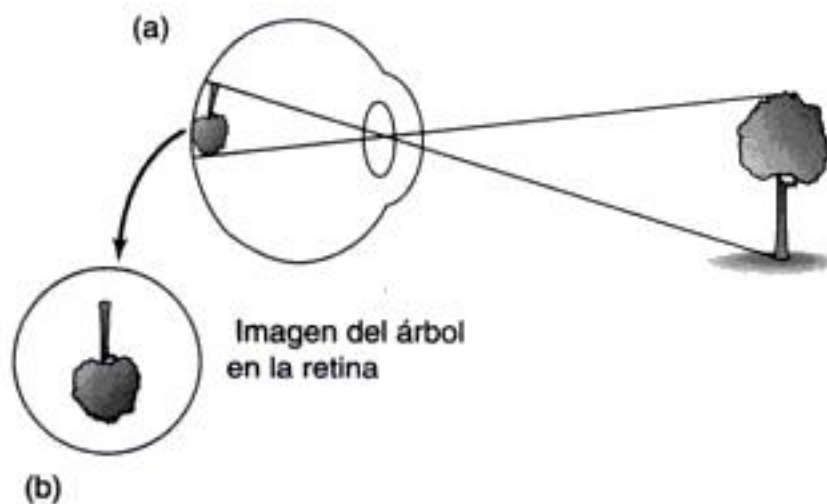


Figura 3.31

(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 VI viajan a otros lugares en la corteza para un mayor procesamiento.

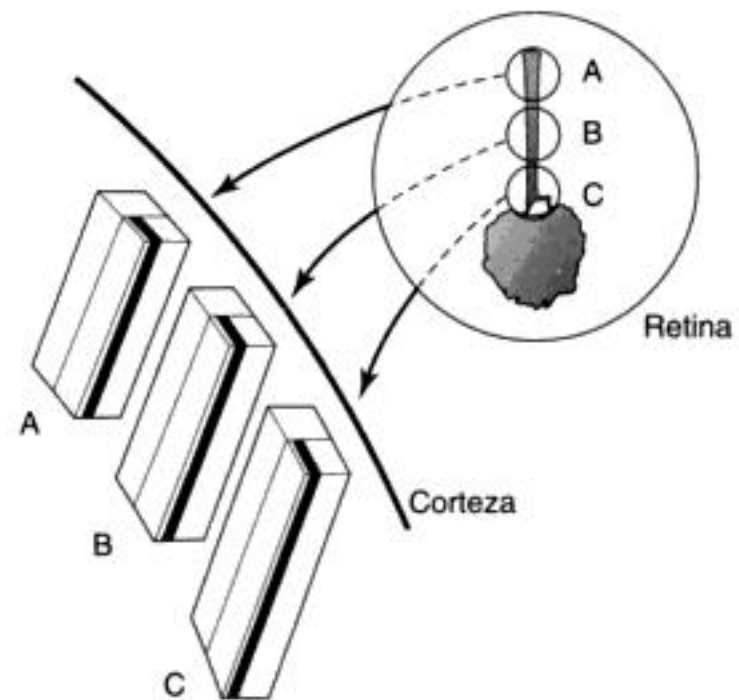


Figura 3.32

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 fovea 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**.

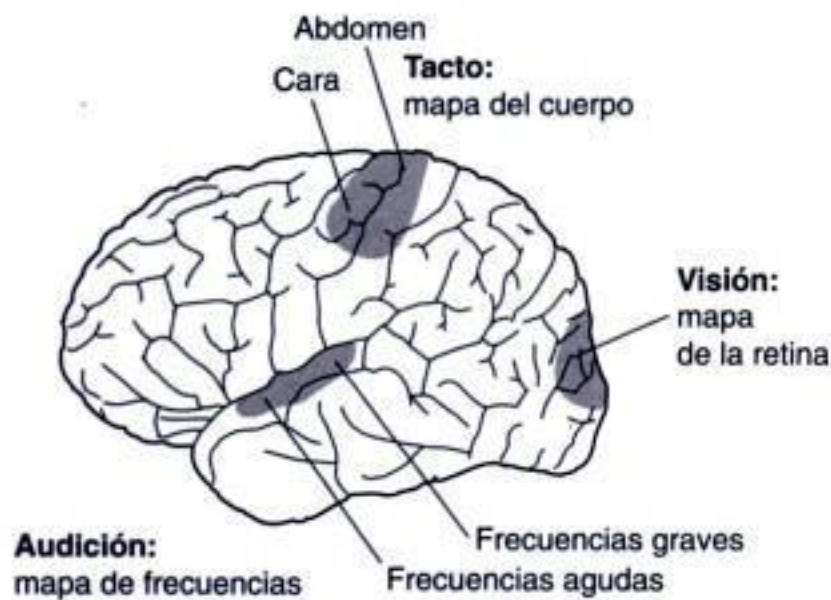


Figura 3.36

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.

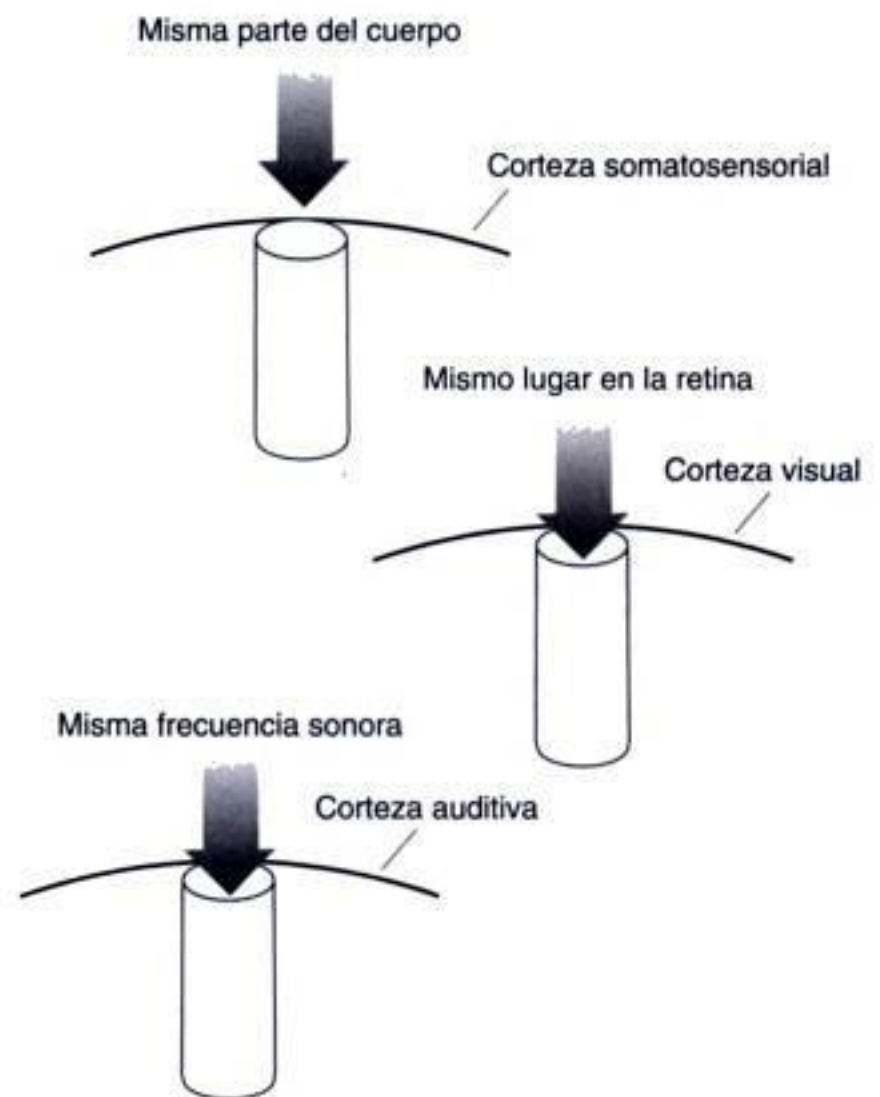


Figura 3.37

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

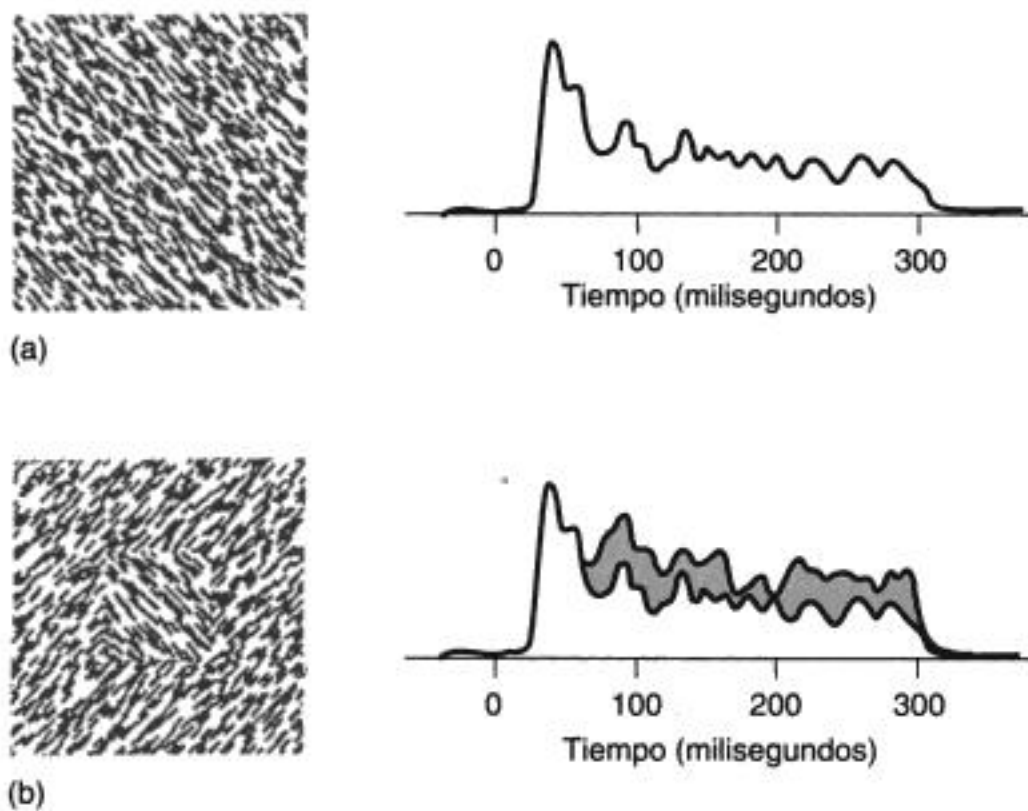


Figura 4.4

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 lóbu-

lo 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).

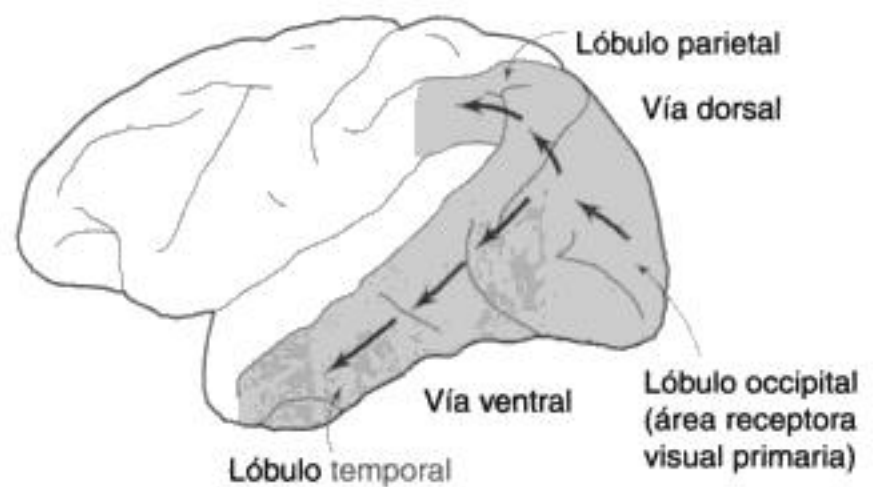


Figura 4.5

La corteza del mono, con las vías que van del área receptora visual primaria en el lóbulo occipital a los lóbulos parietal 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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

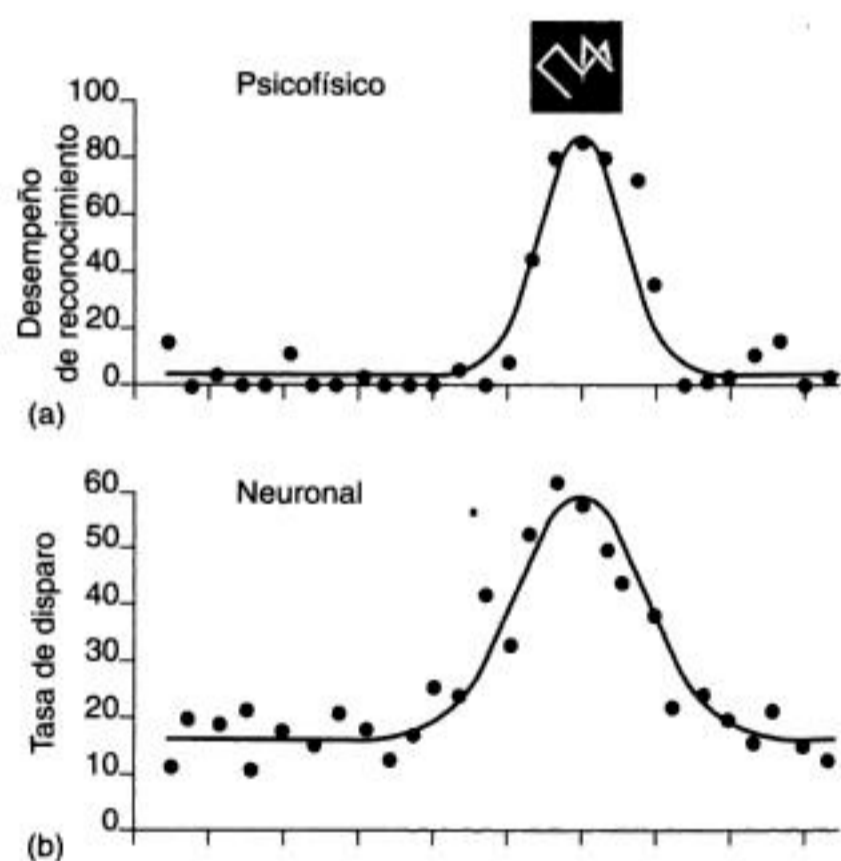


Figura 4.23

(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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.

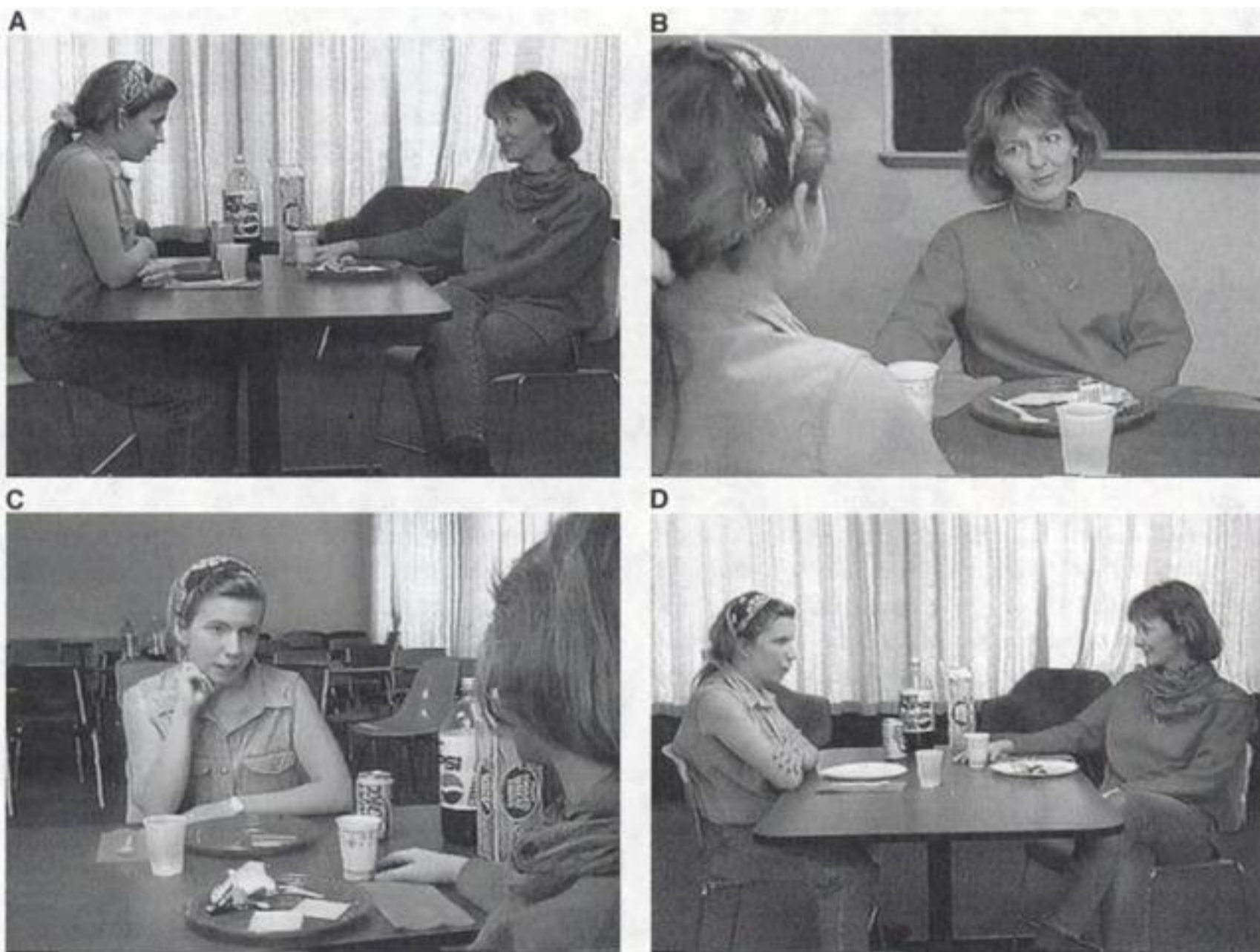


Figura 4.29

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.




You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

5



PERCEPCIÓN DE OBJETOS

ESQUEMA TEMÁTICO

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 contruidos

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 concen-

tramos 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-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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).



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

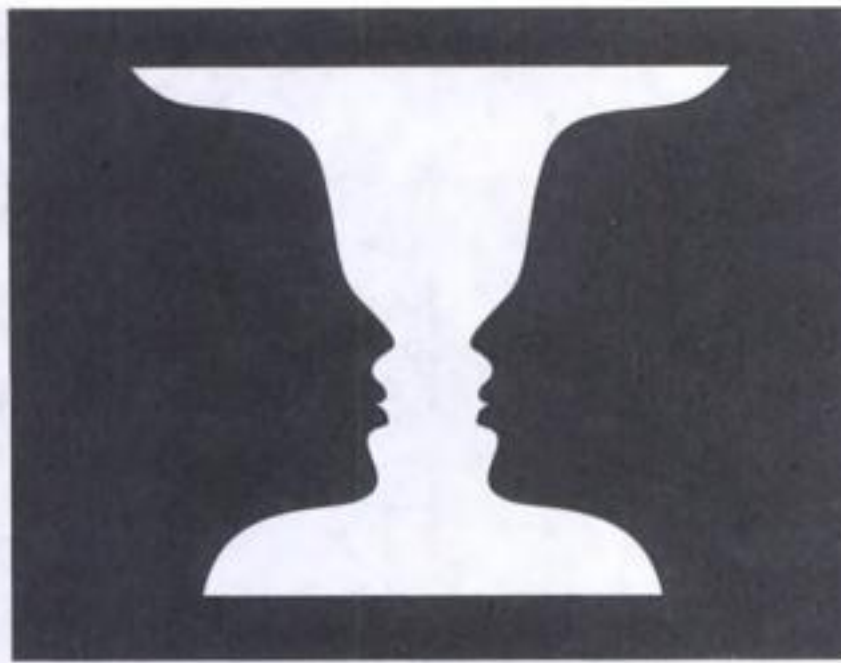


Figura 5.20
Versión de la figura reversible del jarrón y los rostros de Rubin.

bles 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.

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.

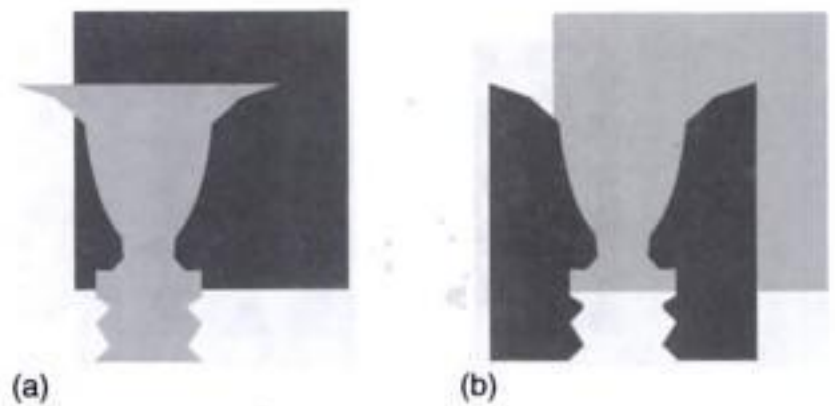


Figura 5.21
(a) Cuando el jarrón se ve como figura, se percibe frente a un fondo negro homogéneo. (b) Cuando los rostros se ven como figuras, aparecen frente a un fondo blanco homogéneo.

¿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.



D E M O S T R A C I Ó N

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-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



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

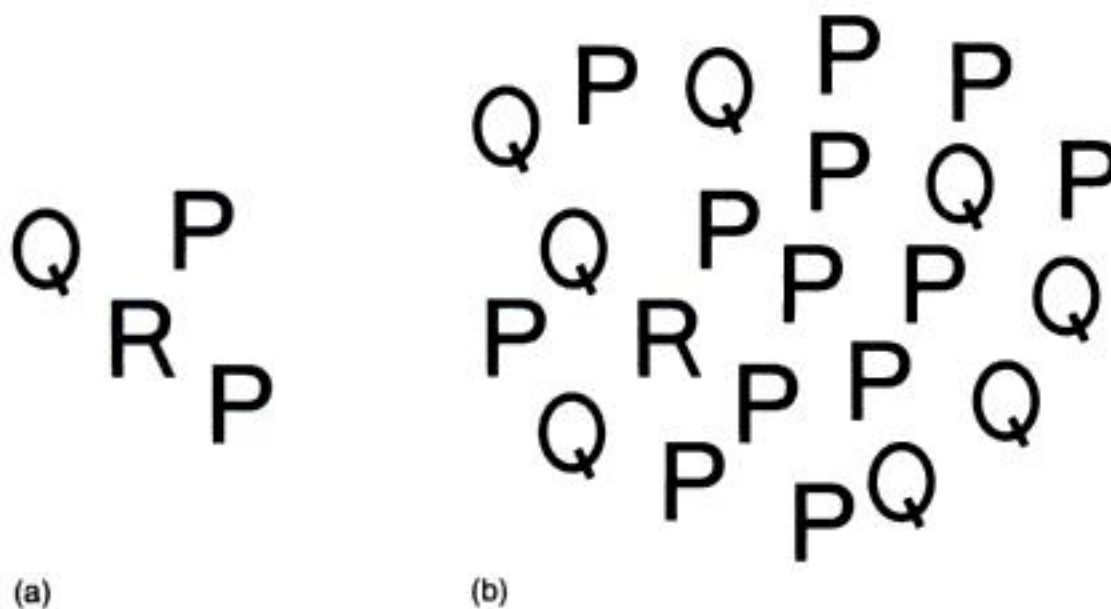


Figura 5.35

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

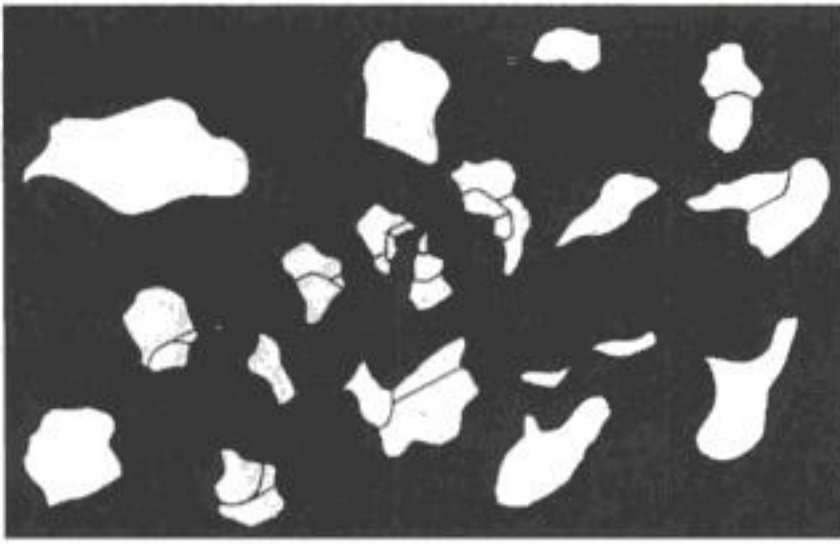


Figura 5.41

¿Qué objeto hay detrás de la máscara? Vea la respuesta al pie de la figura 5.42. (Tomado de Biederman, 1987.)

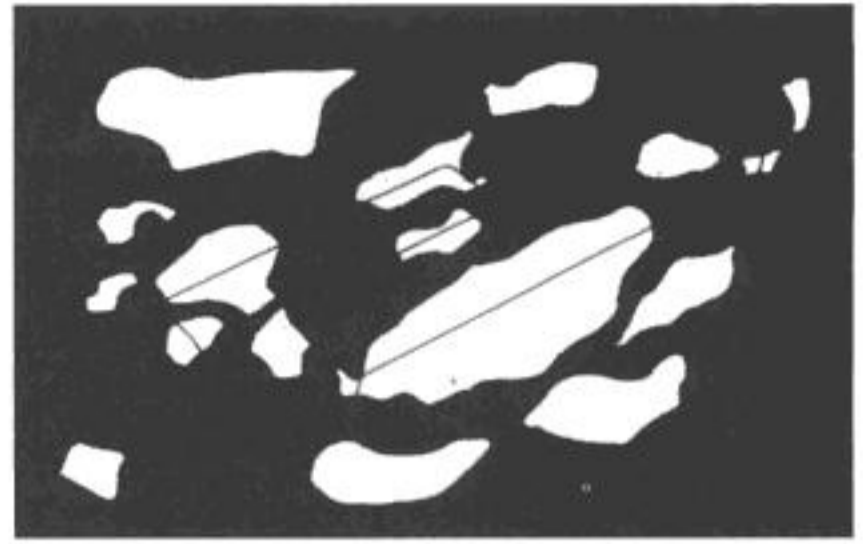


Figura 5.42

El mismo objeto de la figura 5.41 (una linterna de mano), con los geones oscurecidos. (Tomado de Biederman, 1987.)

de 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.

- **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 ocultas 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

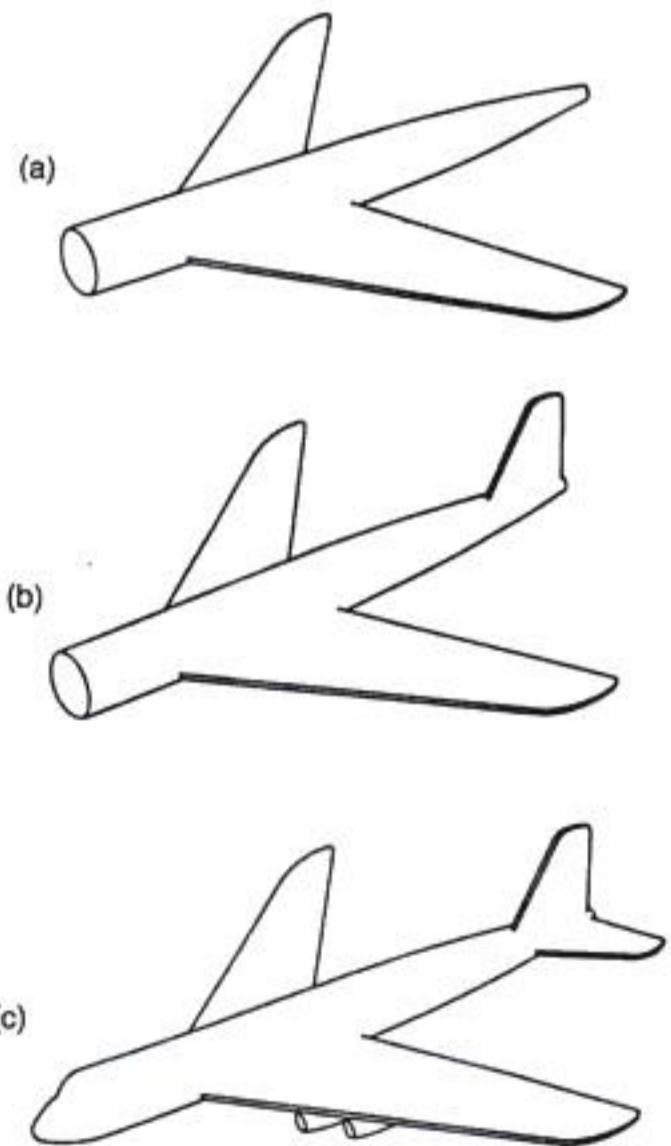


Figura 5.43

Aeroplano representado (a) con tres geones, (b) con cuatro geones, y (c) con nueve geones. (Tomado de Biederman, 1987.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



(a)



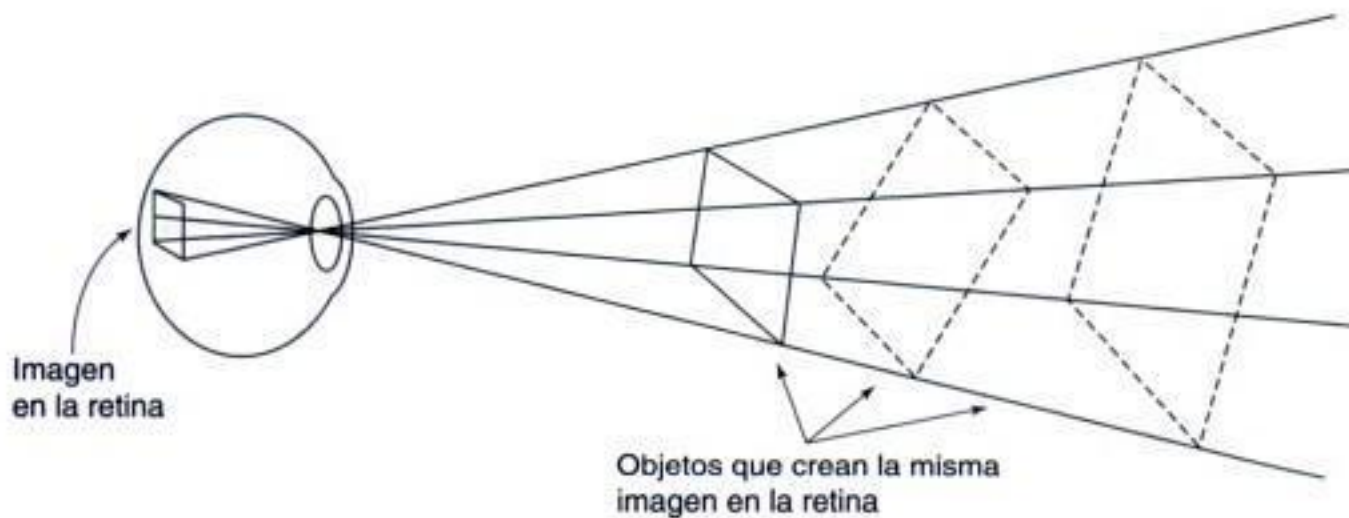
(b)

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.

dadera (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 cua-

drada 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 trapecoide inclinado, así como un número infinito de otros objetos, pueden crear la misma imagen retiniana que el cuadra-

**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 trapecoide inclinado señalado por líneas punteadas) y por muchos otros estímulos. Por tal motivo, decimos que la imagen en la retina es ambigua.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

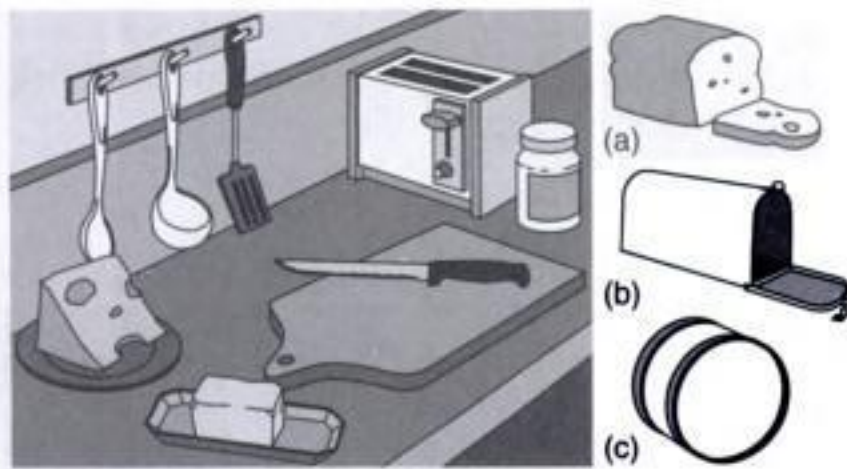


Figura 5.53
Estímulos usados en el experimento de Palmer (1975). Primero se presenta la escena de la izquierda y luego se pide al observador que identifique uno de los objetos de la derecha.

be 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).

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

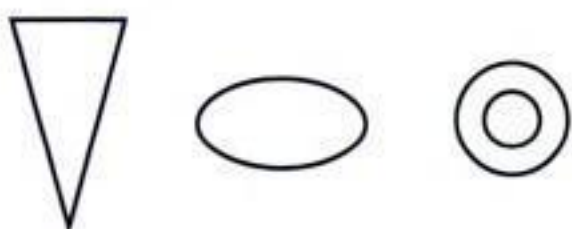


Figura 5.54
Un triángulo naranja, una elipse azul y una O negra utilizadas para demostrar el efecto del procesamiento descendente en un experimento de conjunción ilusoria.

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.

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

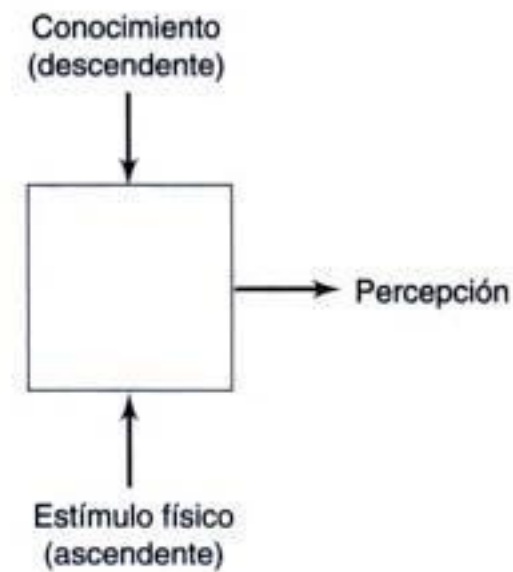


Figura 5.55
El procesamiento descendente, basado en el conocimiento y las expectativas que el observador trae consigo a la situación, y el procesamiento ascendente, basado en el estímulo físico de los receptores, se combinan para crear la percepción.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.

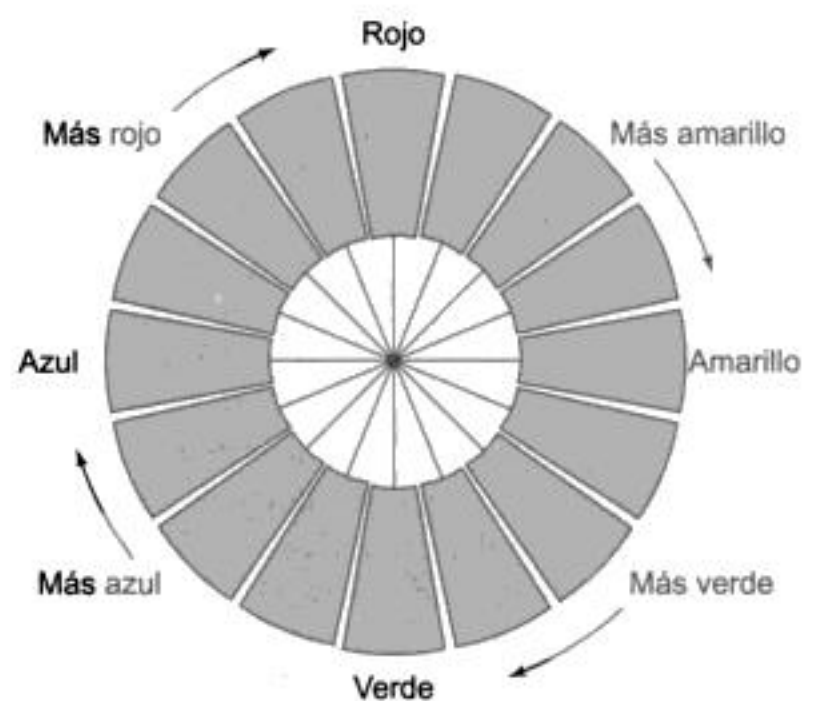


Figura 6.4

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 (Buckhaus, 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-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

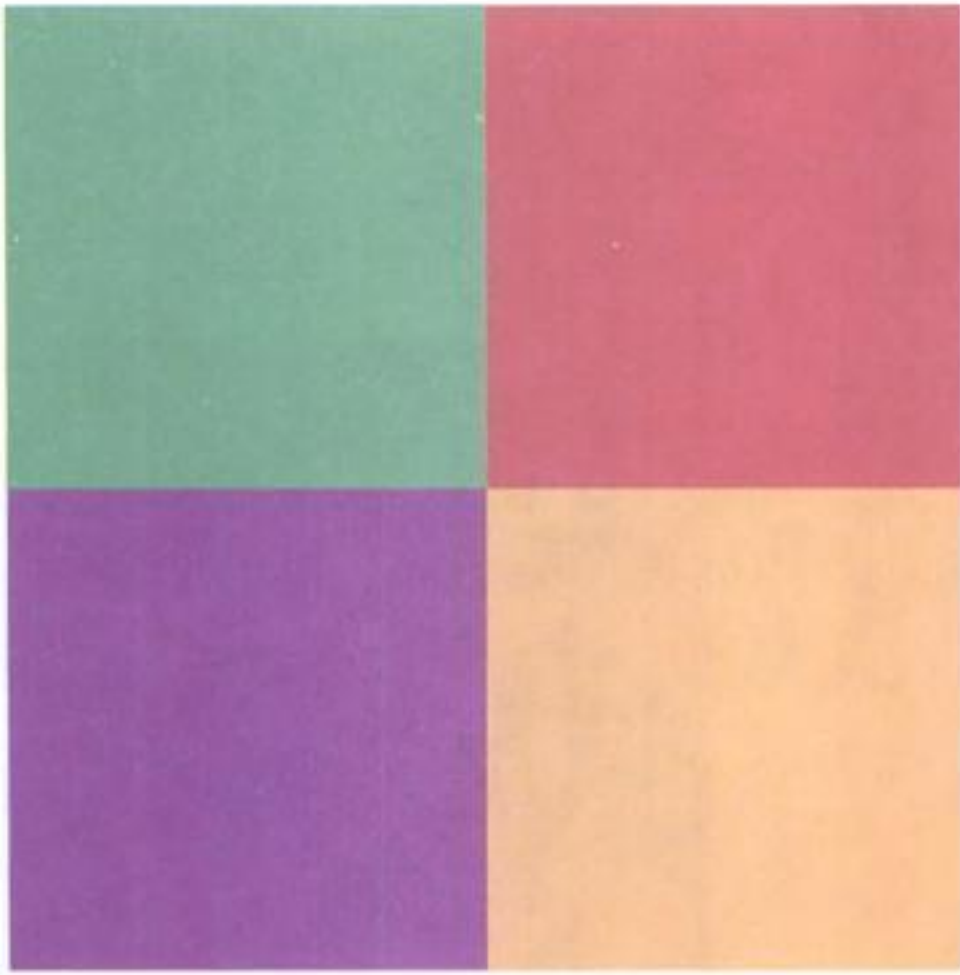


Lámina 2.4

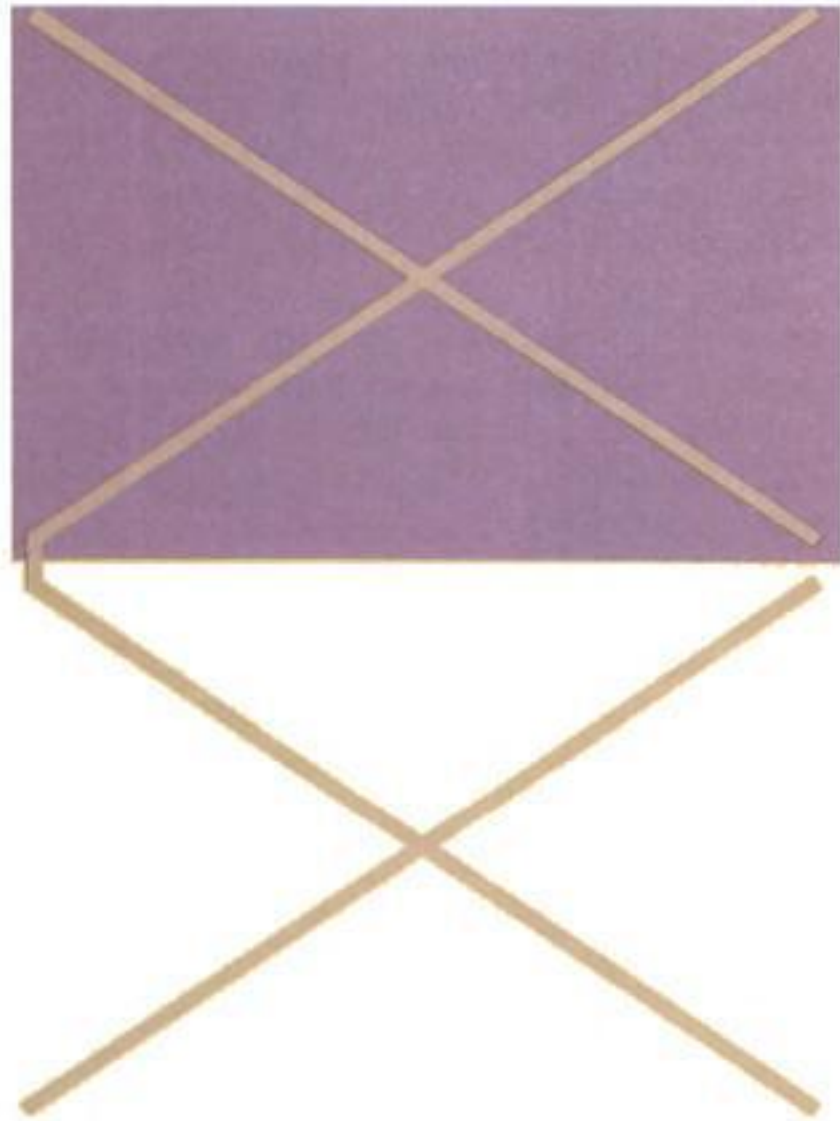


Lámina 2.5

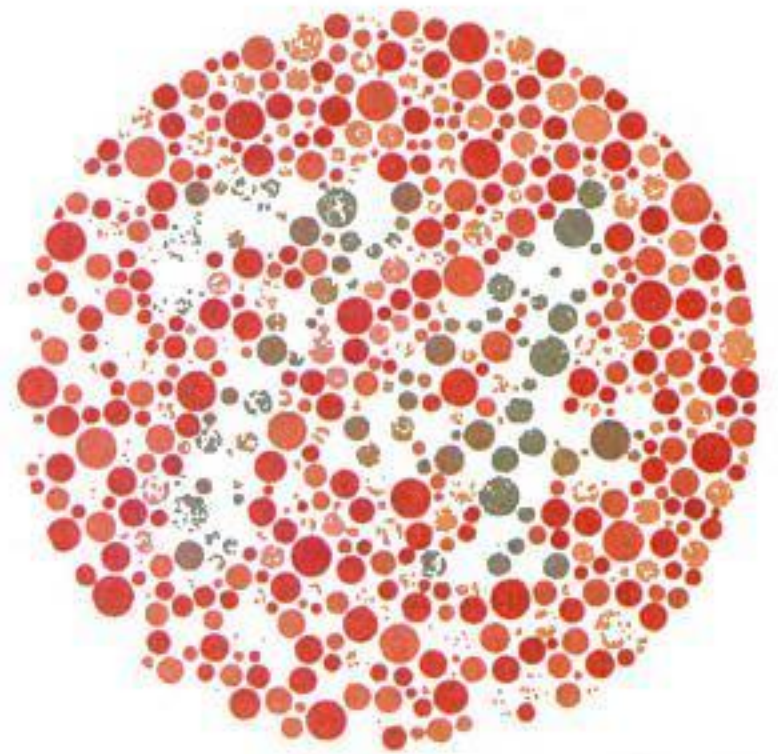


Lámina 2.6



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

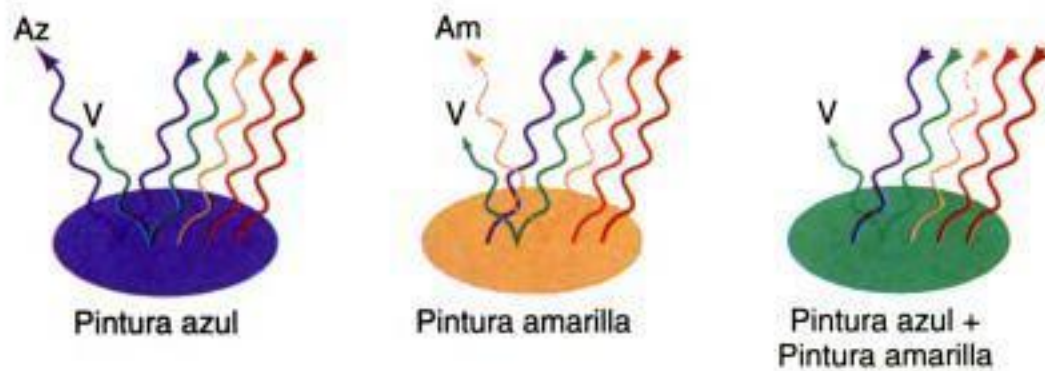


Lámina 3.4

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

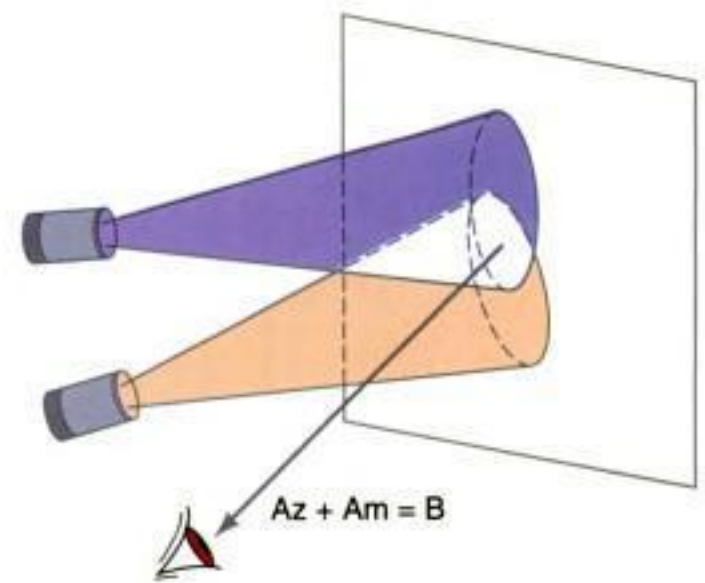


Lámina 3.5

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.

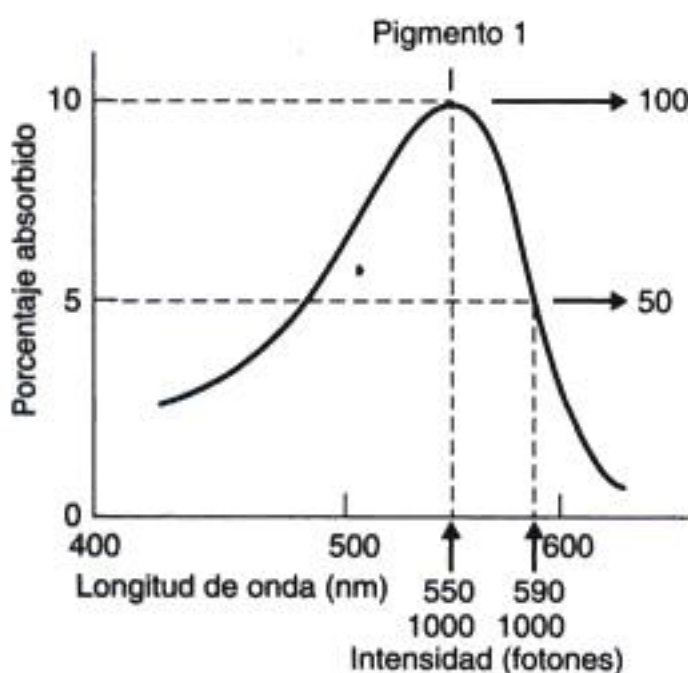
¿Son necesarios tres mecanismos receptores para la visión del color? De acuerdo con la teoría tricromática, la longitud de onda de una luz es señalada por el patrón de actividad de tres mecanismos receptores. Pero, ¿necesitamos tres mecanismos diferentes para ver los colores? La respuesta a esta pregunta 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 cuántum (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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

como las del rojo y el verde se traslapan muy poco (esto es justo lo que nuestros experimentos de visualización³ predecirían).

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

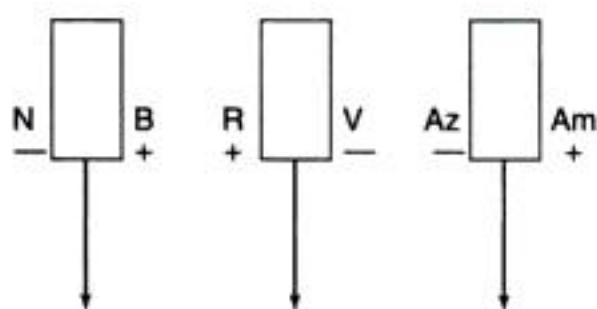


Figura 6.14
Los tres mecanismos oponentes propuestos por Hering.

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.

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.

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).



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 co-

laboradores 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 cognitivas, 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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

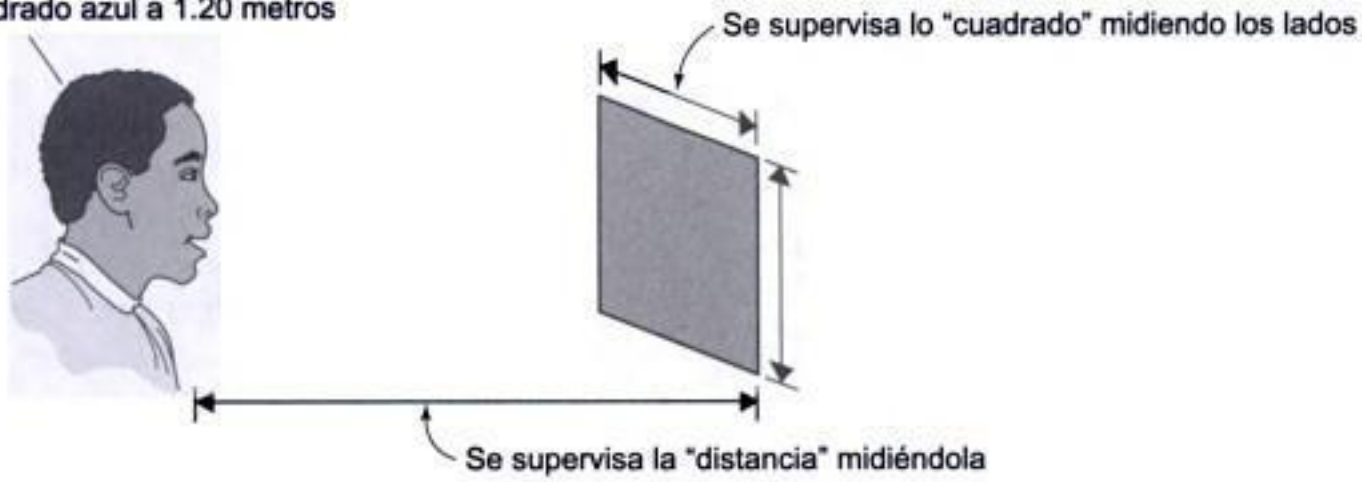


You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

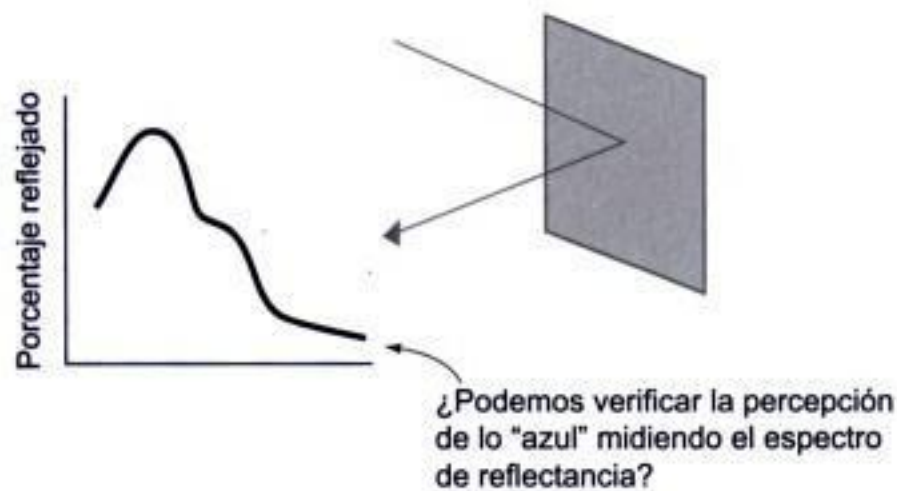


You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

Veo un cuadrado azul a 1.20 metros



(a)



(b)

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.



D E M O S T R A C I Ó N

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, Shevell 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 percibir las 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-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

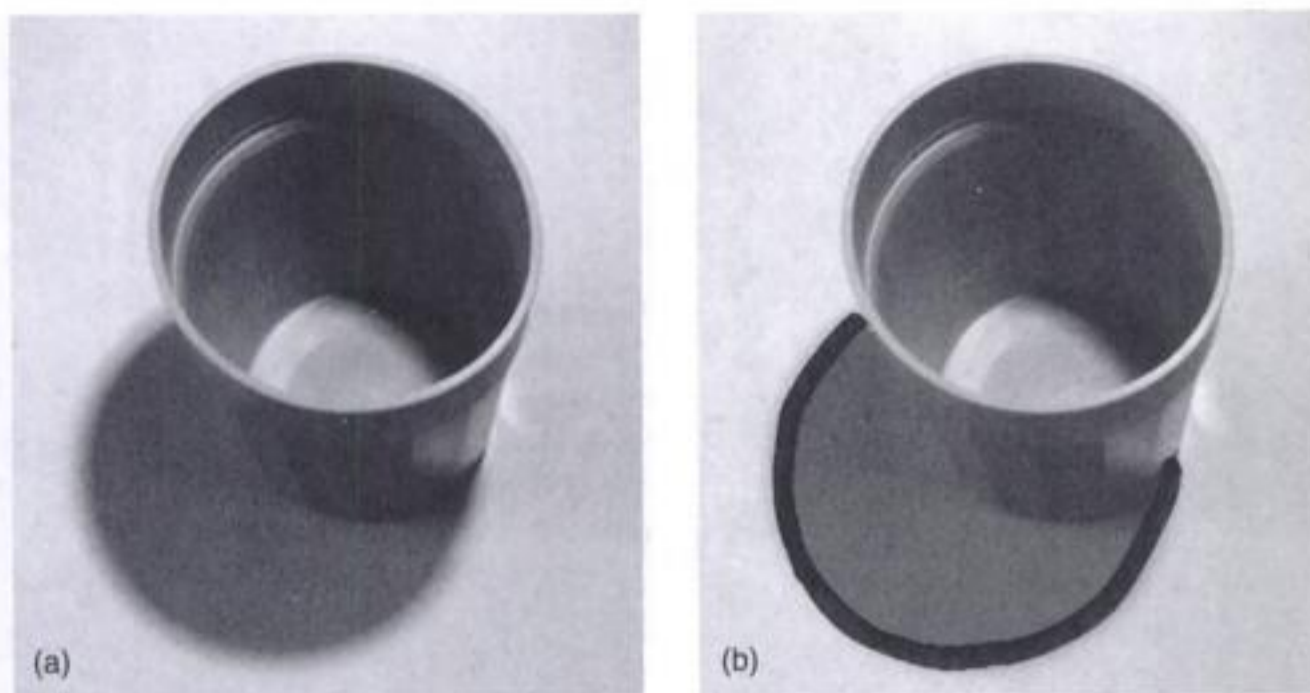


Figura 6.28
 (a) Un vaso y su sombra.
 (b) El mismo vaso con su sombra, pero con la penumbra oculta por un borde negro.

palabras, está percibiendo el borde entre las "paredes", la iluminada y la sombreada, como un borde de iluminación.

Ahora, perfora 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. ●

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

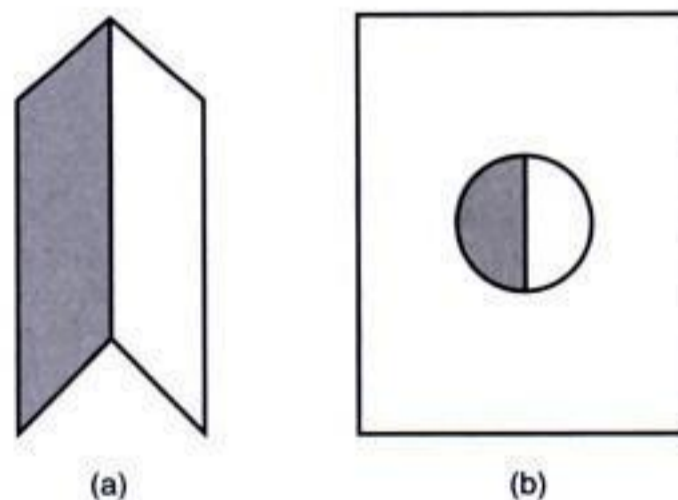


Figura 6.29
 Percepción de una esquina sombreada. (a) Ilumine la tarjeta de modo que un lado esté iluminado y el otro sombreado. (b) Vea la tarjeta a través de un orificio de forma que pueda distinguir los dos lados, como aquí se muestra.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 ani-

males 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).

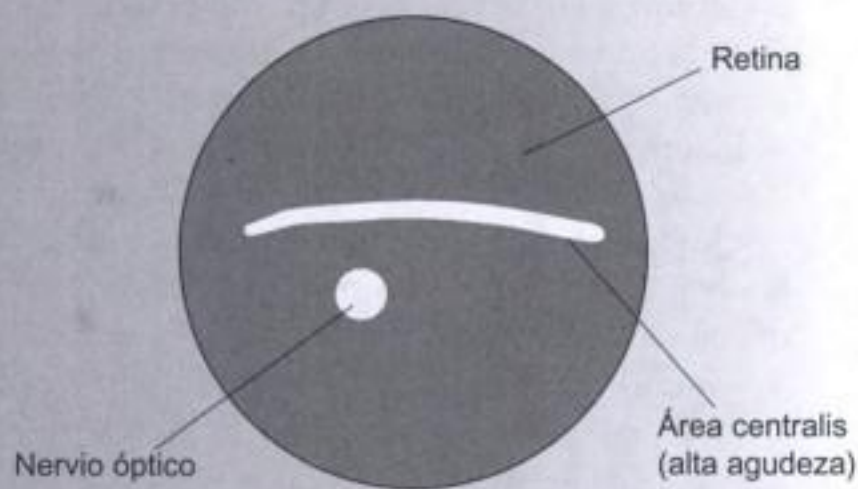


Figura 6.33

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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

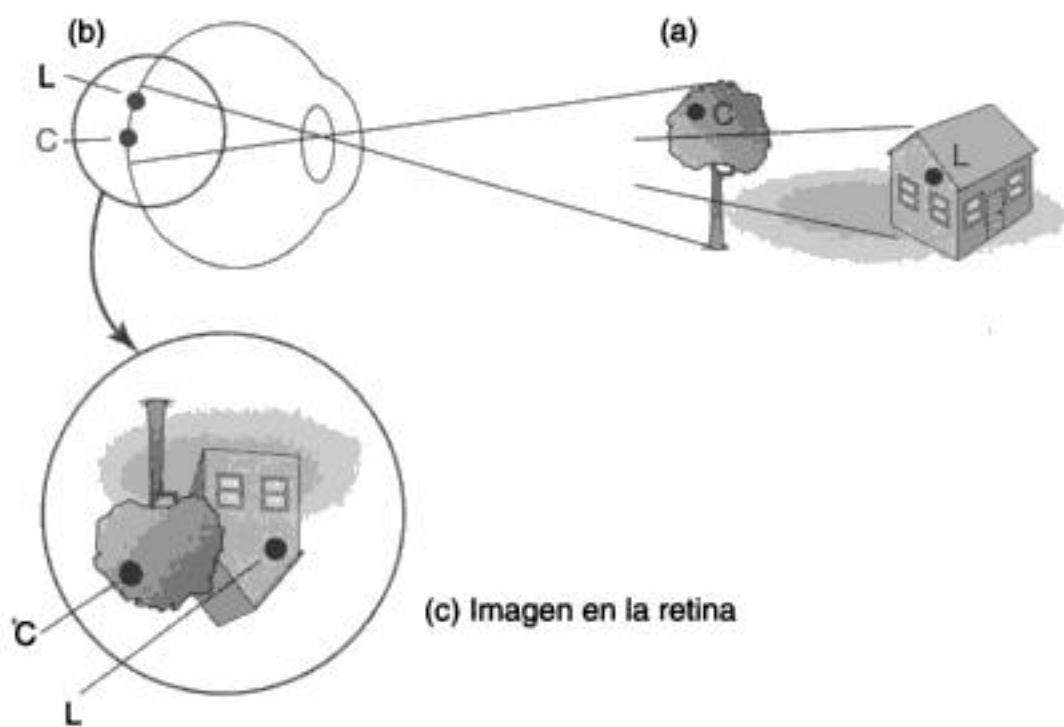


Figura 7.1

(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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

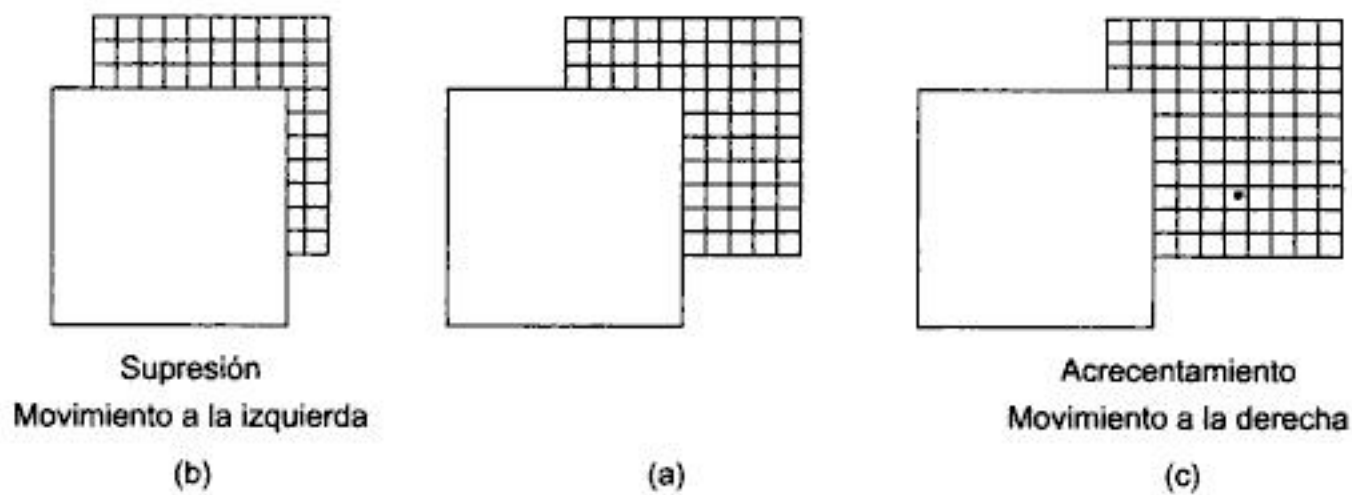


Figura 7.12

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.



D E M O S T R A C I Ó N

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.

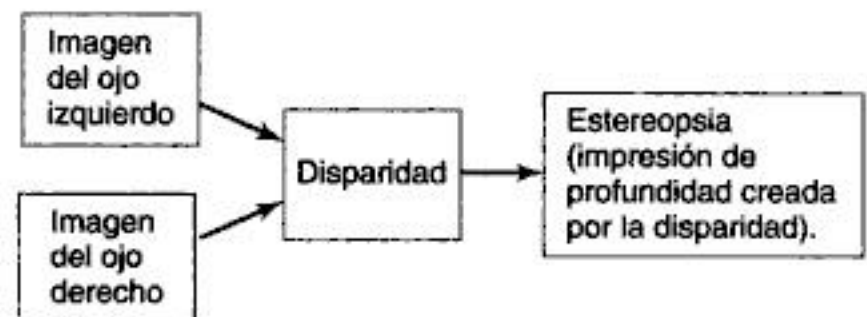


Figura 7.13

Las imágenes del ojo izquierdo y del derecho crean la disparidad, mientras que la estereopsia ocurre cuando la disparidad crea una impresión de profundidad.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

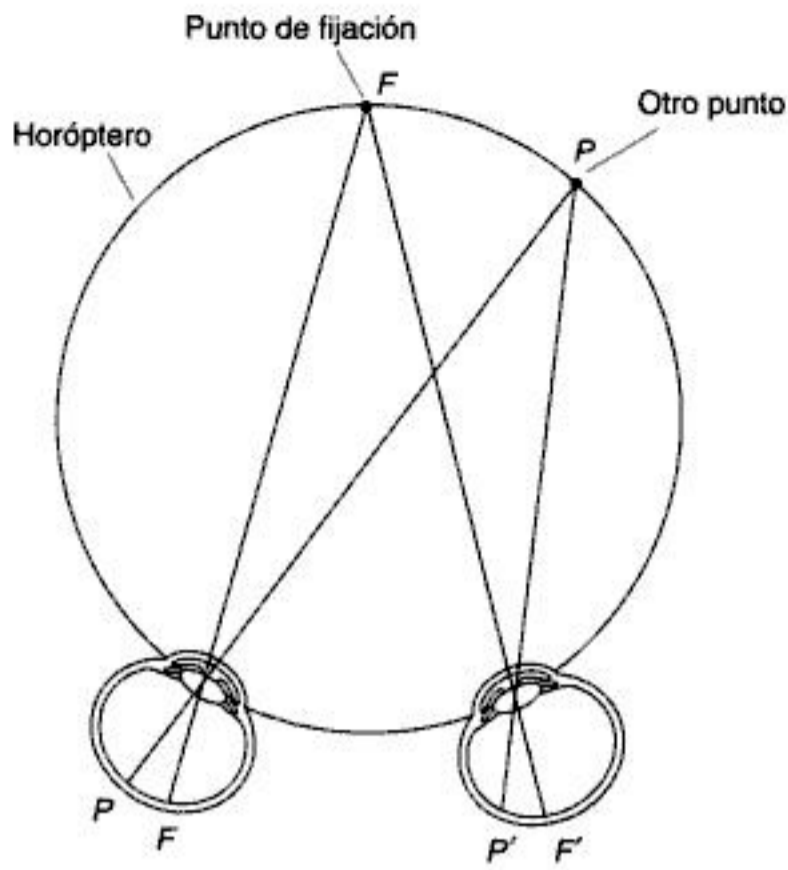


Figura 7.20
Horóptero que muestra el lugar en que dos de sus puntos, F y P , caen en los puntos correspondientes de la retina F y F' y P y P' . (Tomado de Gillam, 1995.)

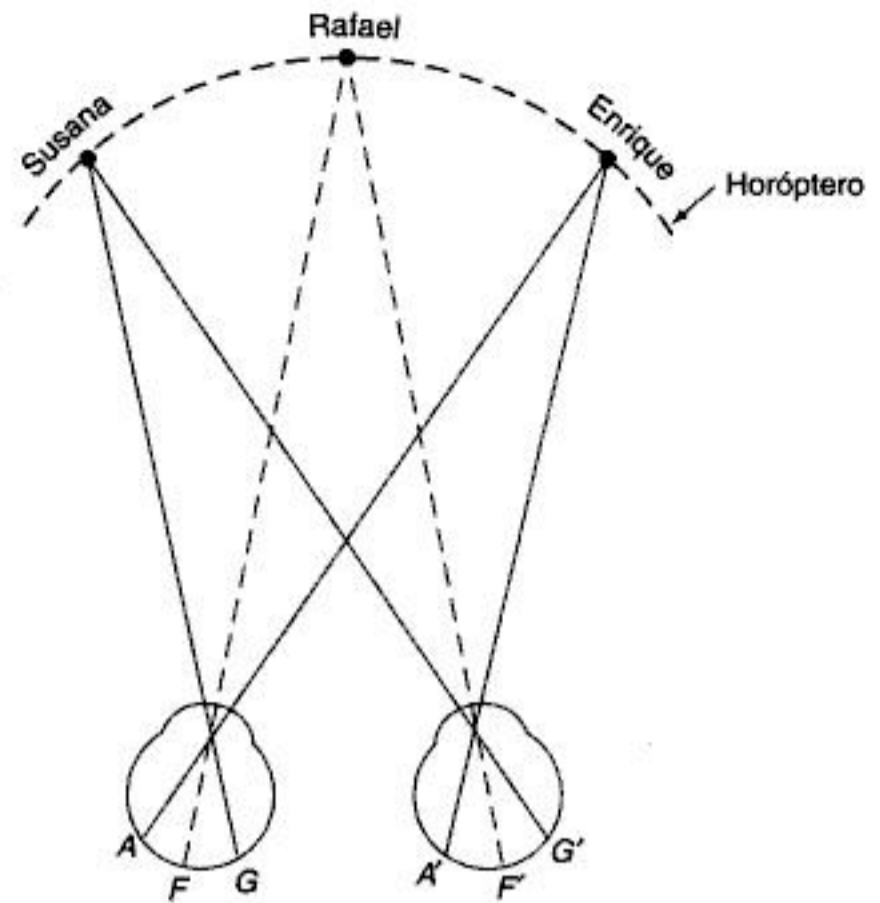


Figura 7.21
¿Qué sucede con las imágenes de Susana, Rafael y Enrique en los ojos de la salvavidas? La imagen de Susana cae en los puntos correspondientes G y G' ; la de Rafael cae en las fóveas F y F' (que son puntos correspondientes), y la imagen de Enrique cae en los puntos correspondientes A y A' .

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

¿Qué áreas del cerebro se activan con la estereopsia? Ingrid Kwee y sus colaboradores (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, descubrieron 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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

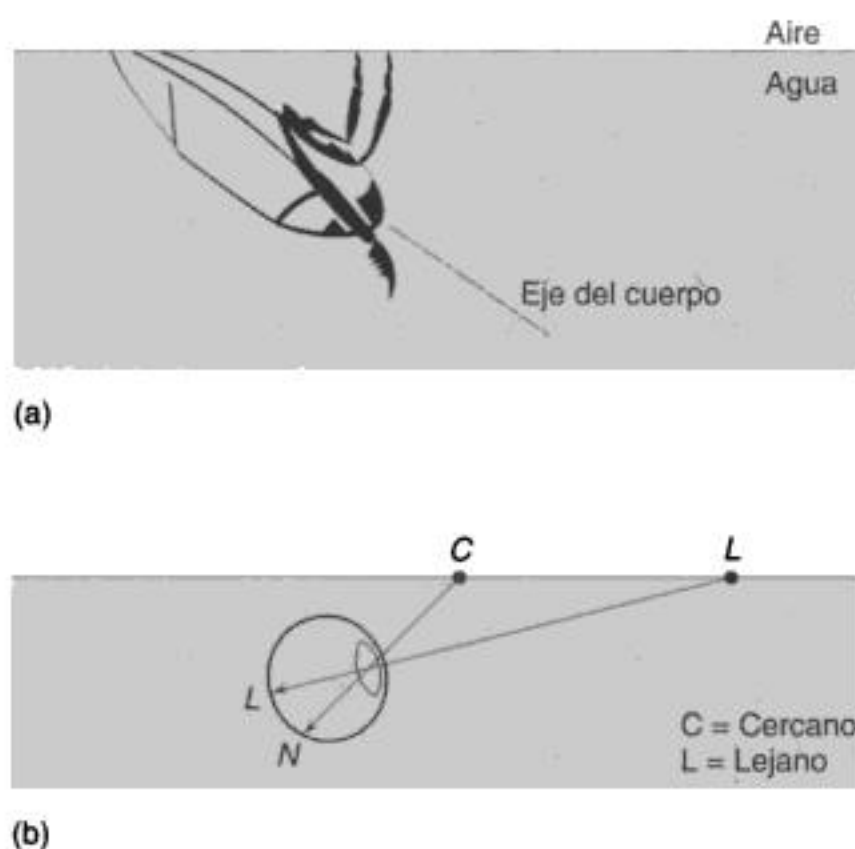


Figura 7.31

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 objetos 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 argu-

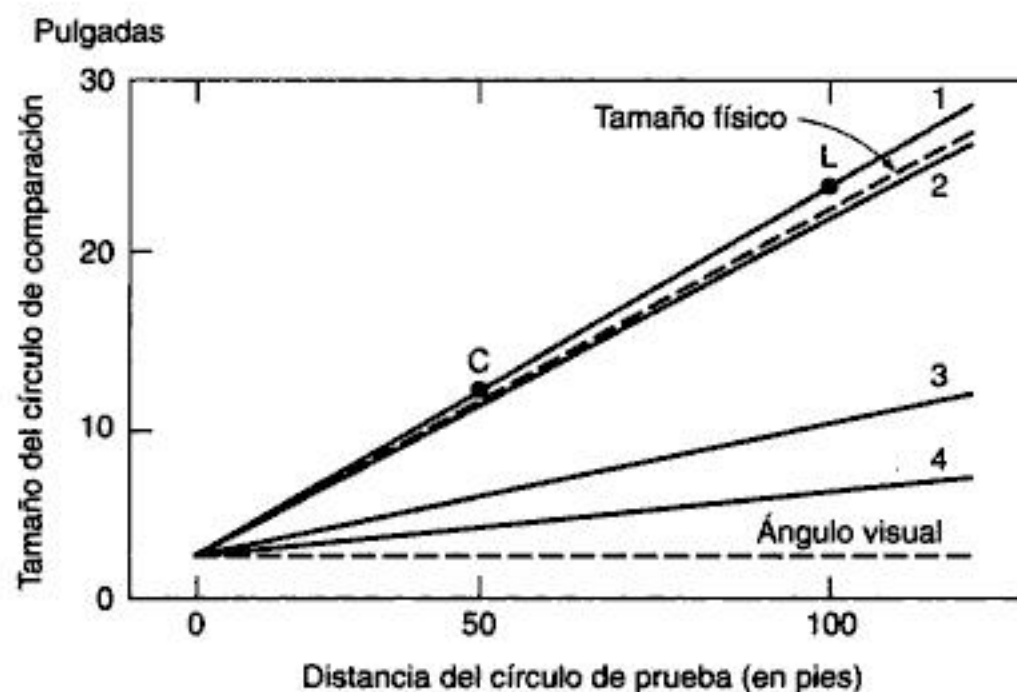


Figura 7.37

Resultados del experimento de Holway y Boring. La línea punteada señalada como "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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

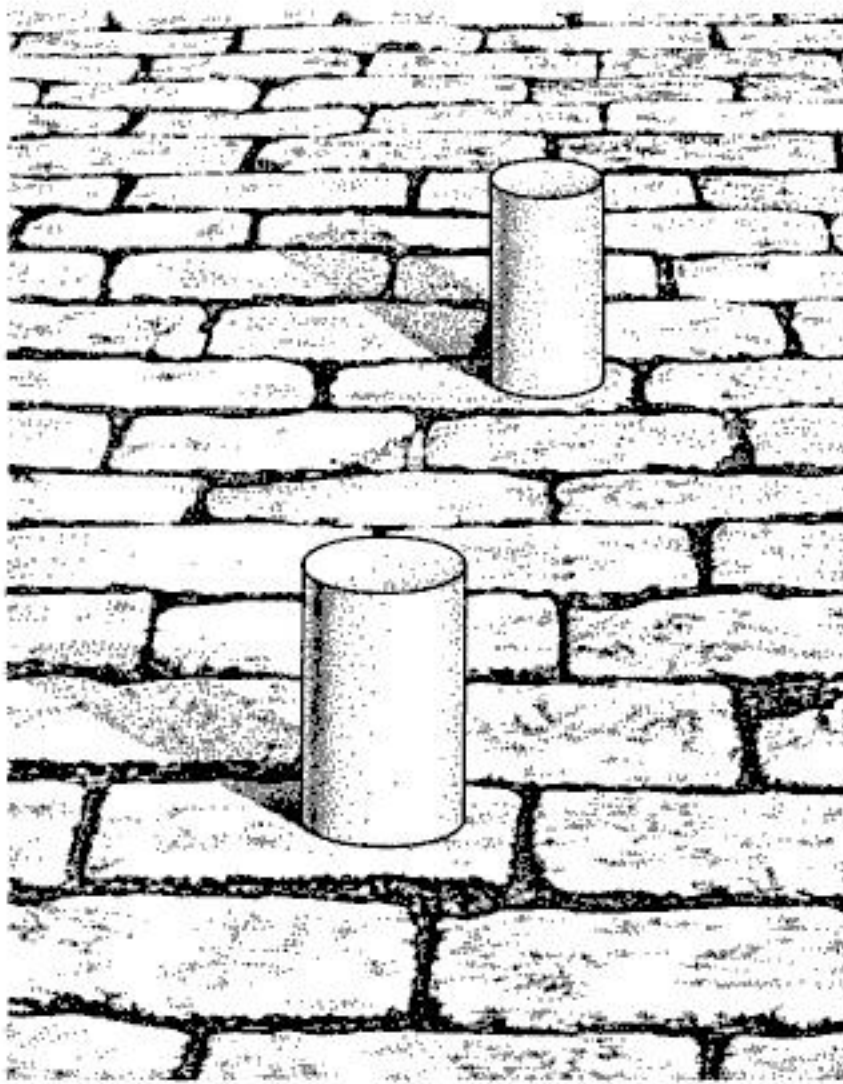


Figura 7.43

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 (médalas 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.

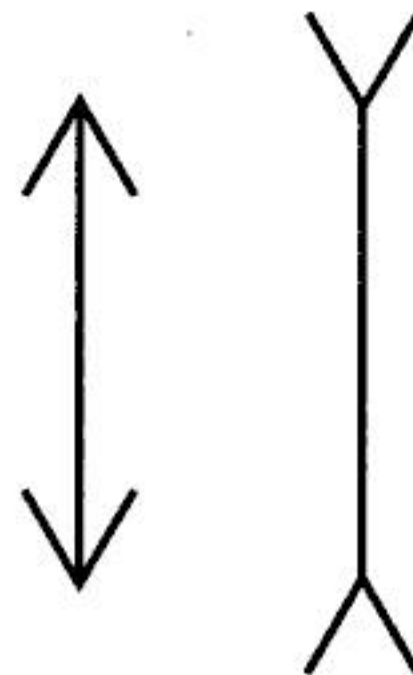


Figura 7.44

Ilusión de Müller-Lyer. En realidad, las dos líneas son del mismo tamaño.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

La plasticidad de la percepción (continuación)

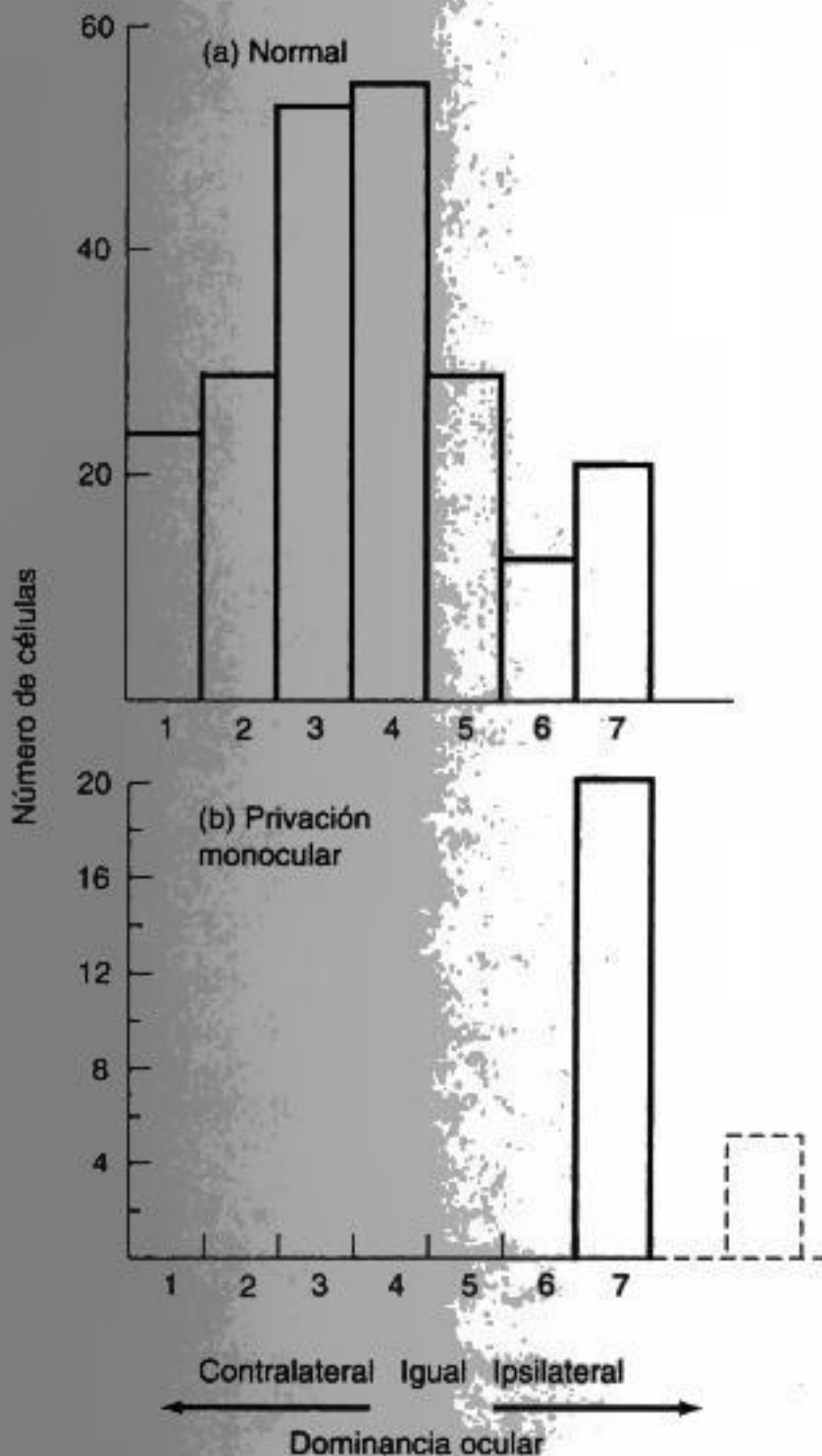


Figura 7.55

(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)

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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):

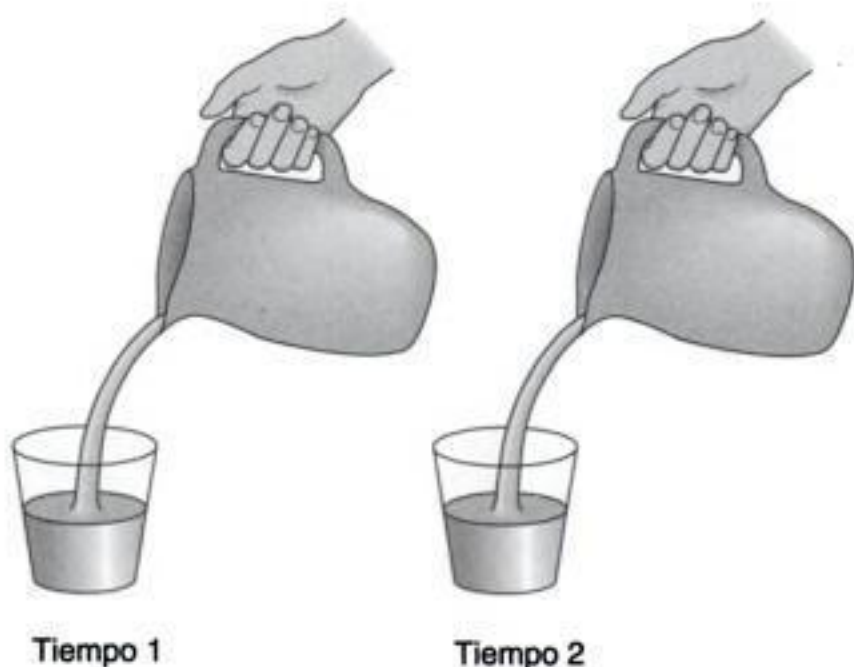


Figura 8.1

La mujer con agnosia del movimiento no percibía cambio alguno en el nivel del agua que vertía en el vaso.

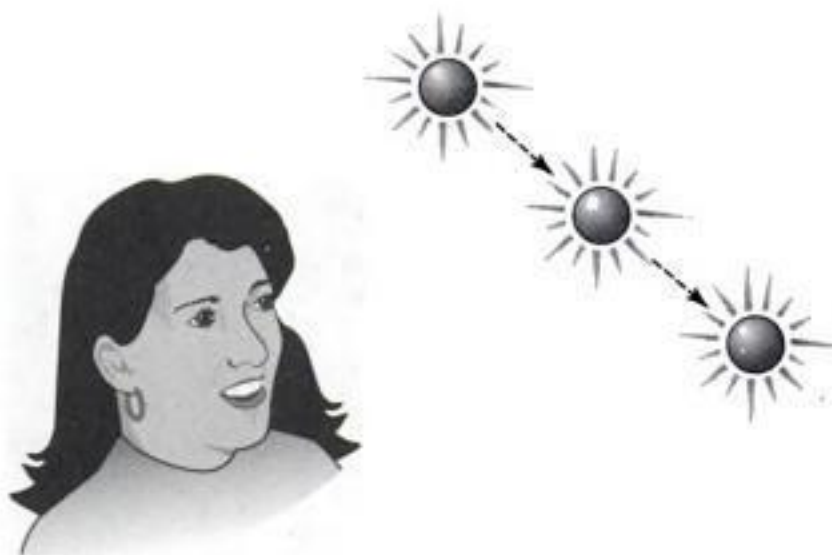


Figura 8.2

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



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.

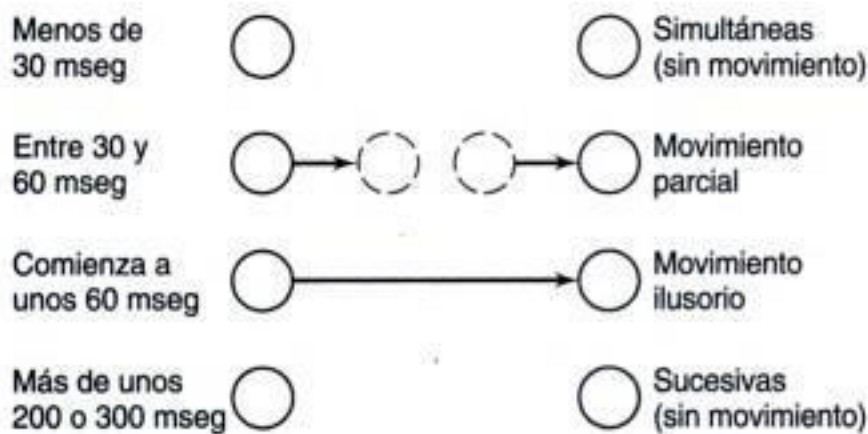


Figura 8.9

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.

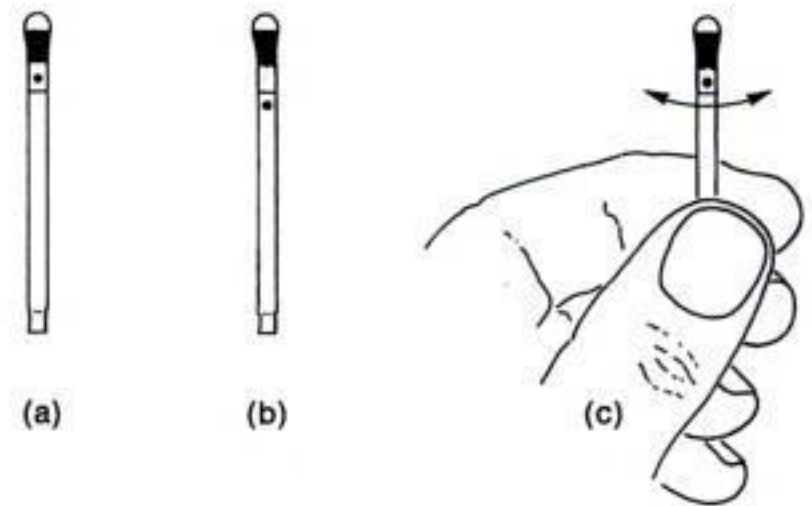


Figura 8.10

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:



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 movi-

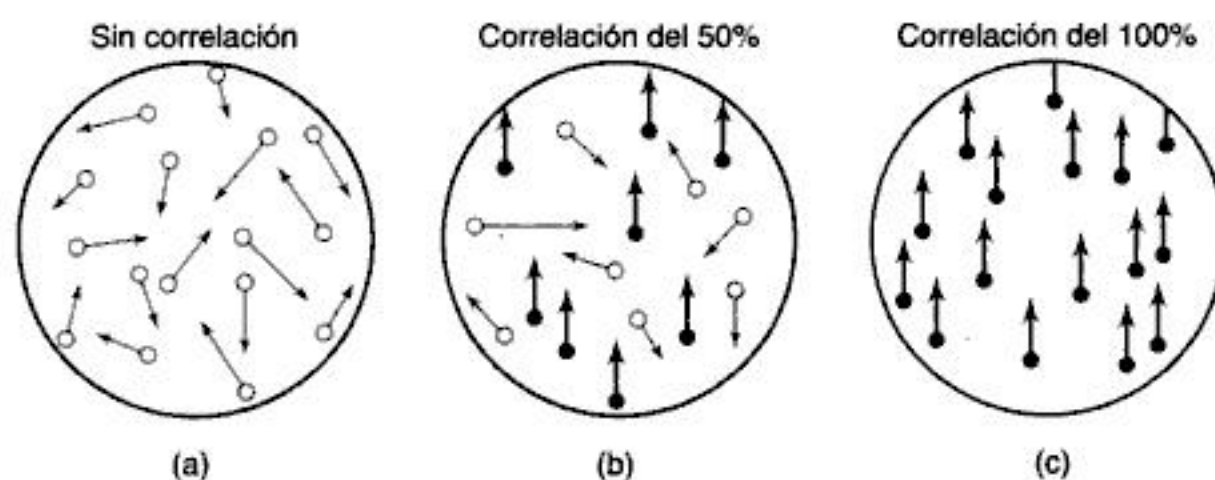


Figura 8.16

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

¿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 Martin *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).

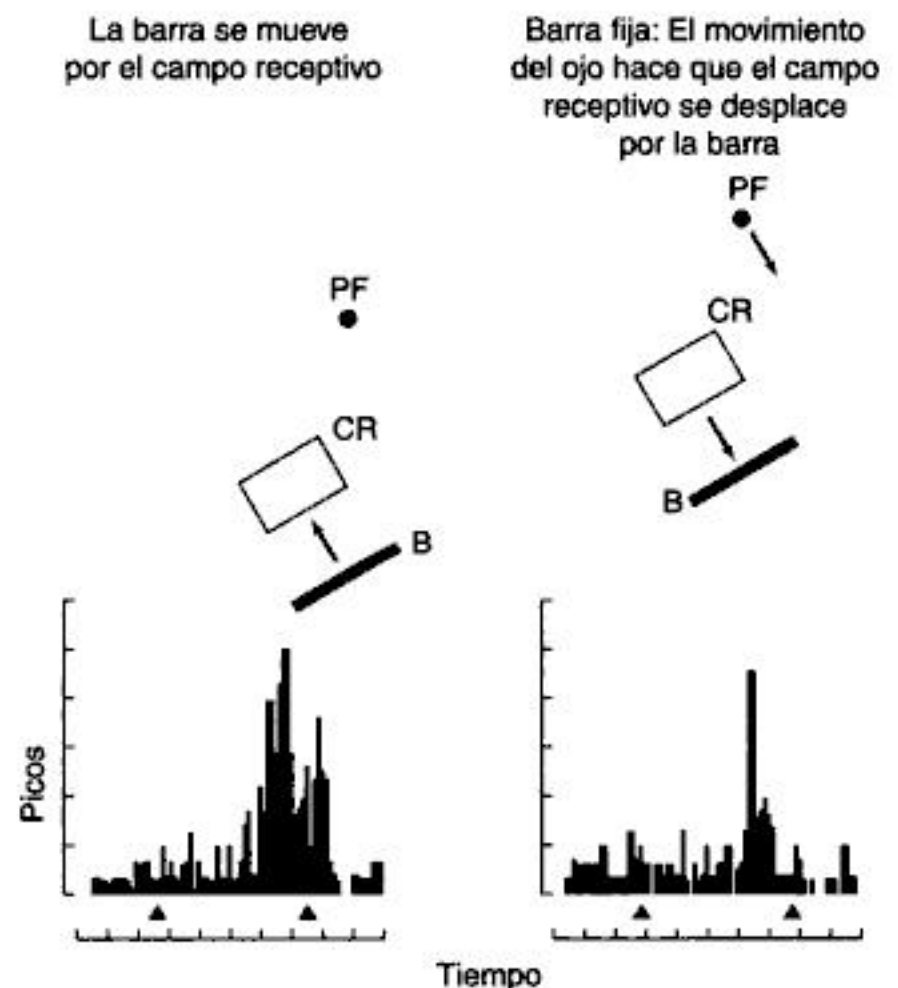


Figura 8.22

(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 desplace 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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

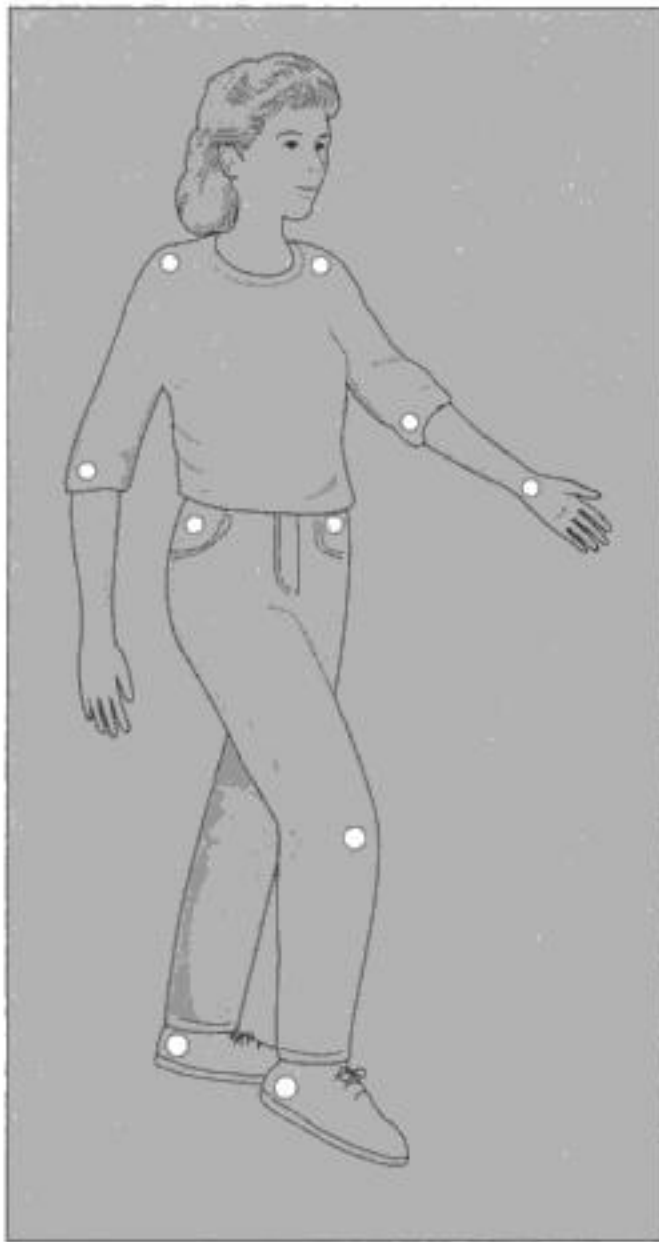


Figura 8.26
 Persona con luces para un experimento del movimiento biológico. En el experimento real, el cuarto está totalmente a oscuras y sólo se ven las luces.

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 mezcla 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 pre-

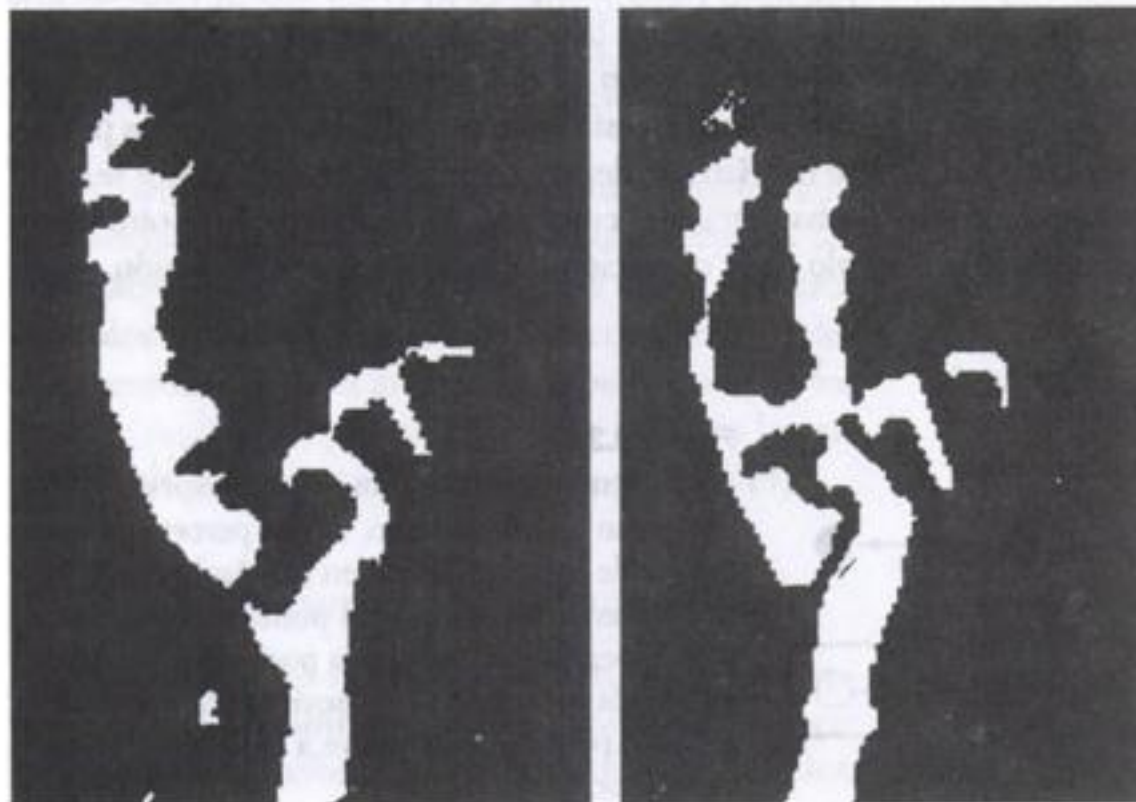


Figura 8.38

Dos rostros usados como estímulos en el experimento del movimiento aparente descrito en el texto.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

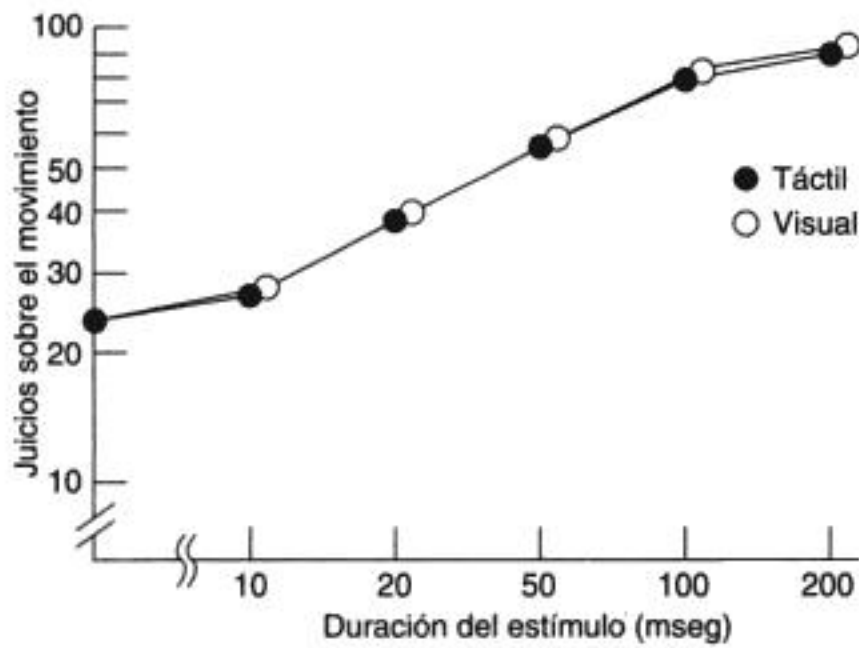


Figura 8.42
 Juicios sobre la calidad del movimiento y la duración del estímulo en el movimiento aparente táctil (círculos llenos) y visual (círculos vacíos). (Adaptado de Kirman, 1974.)

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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

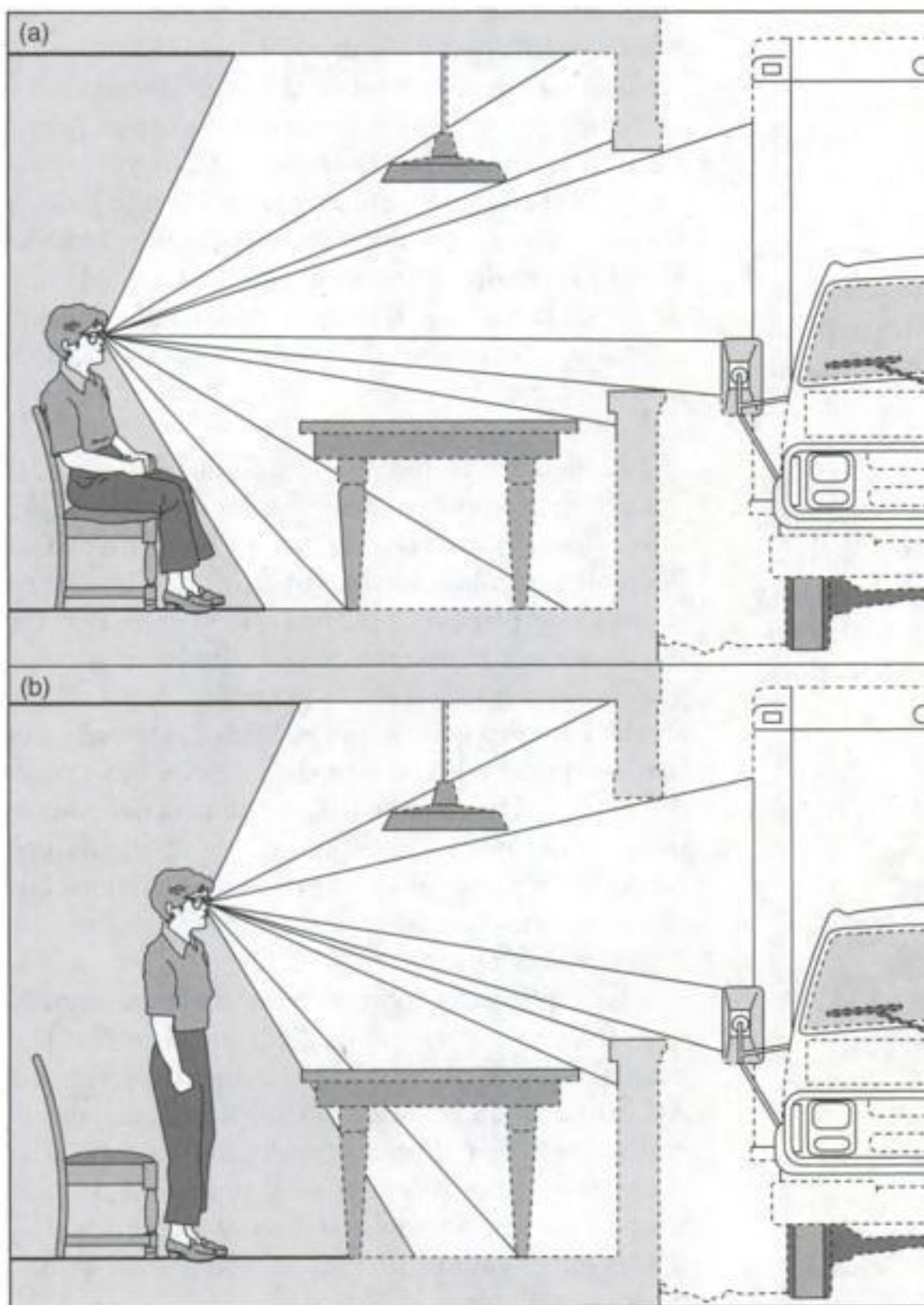


Figura 9.3

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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?

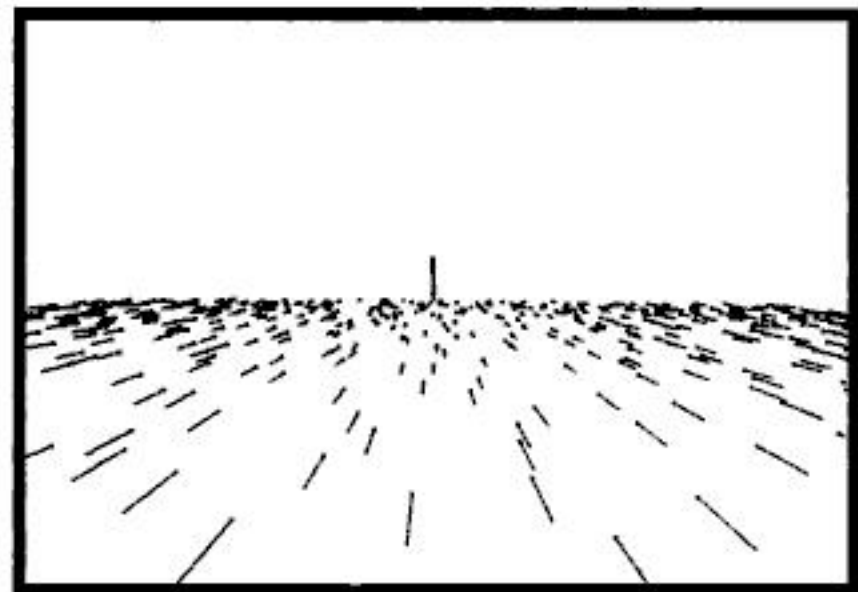
Veremos que la respuesta a la primera pregunta es "sí", mientras que a la segunda es "probablemente, aunque también es cierto que la gente usa otra información."

¿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.

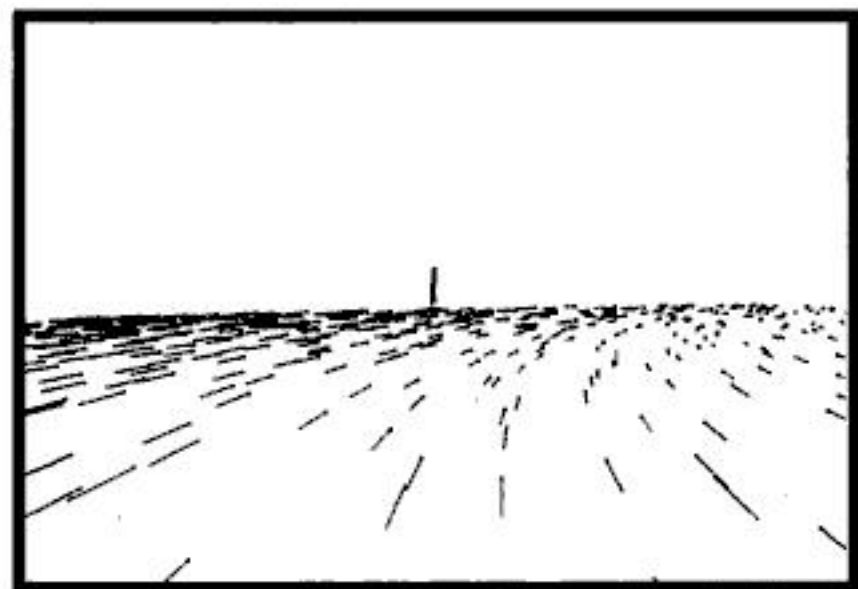
En estos experimentos de flujo óptico se pide por lo regular a los sujetos que juzguen, con base en los estímulos de flujo, hacia dónde se dirigen en relación con la línea vertical. En general los resultados demuestran que los sujetos lo hacen de manera muy precisa. En las mejores condiciones pueden 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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 se apoyaban 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 pareciera 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

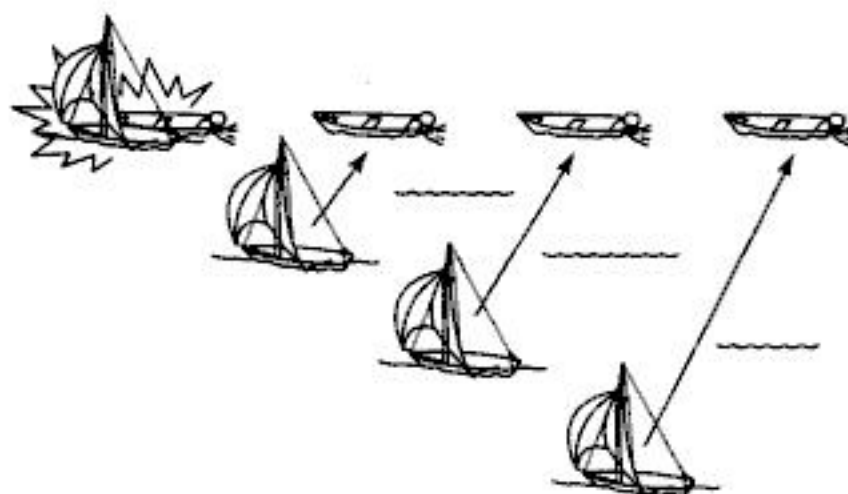


Figura 9.15

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

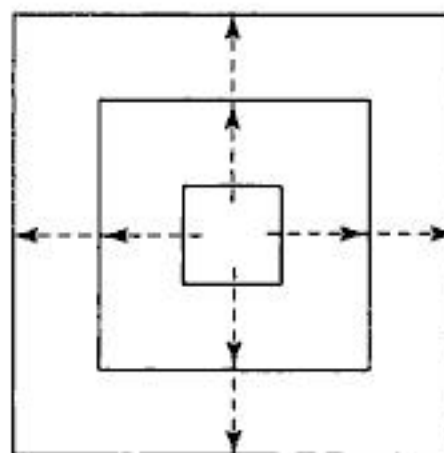


Figura 9.16

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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,



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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

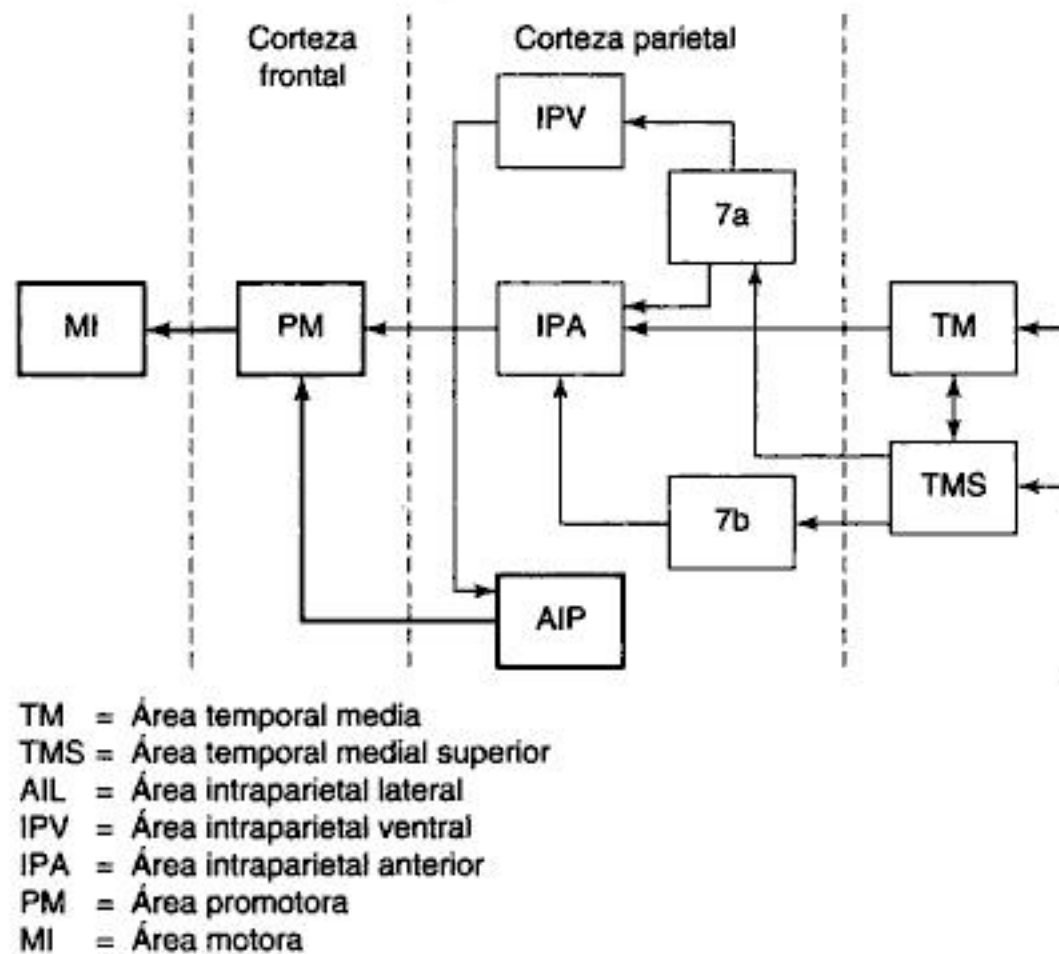


Figura 9.25

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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.

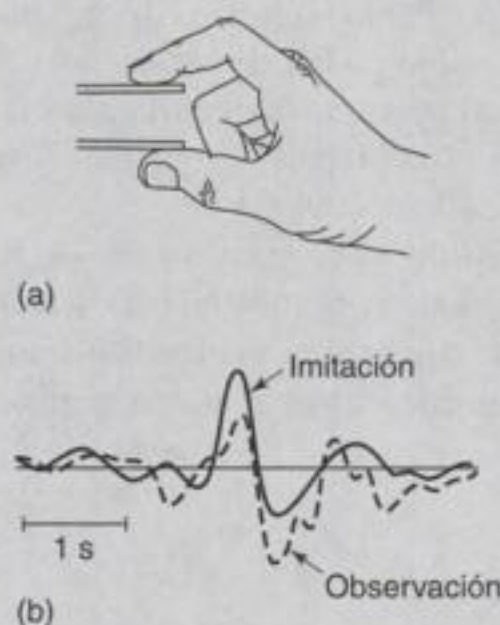
Nishitani y Hari (2000) usaron la técnica MEG para determinar la manera en que la actividad cerebral se compara cuando una persona observa una acción, la imita o la lleva a cabo. Nishitani y Hari establecieron los siguientes tres grupos de sujetos:

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).



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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:

$$\text{Número de dB} = 20 \logaritmo \frac{p}{p_0}$$

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

$$\begin{aligned} \text{dB} &= 20 \times \log \frac{p}{p_0} \\ &= 20 \times \log \frac{20}{20} = 20 \times \log 1.0 \\ &= 20 \times 0 \text{ (el logaritmo de 1.0 es 0)} \\ &= 0 \text{ dB NPS} \end{aligned}$$

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

$$\begin{aligned} \text{dB} &= 20 \times \log \frac{200}{20} = 20 \times \log 10 \\ &= 20 \times 1 \text{ (el logaritmo de 10 es 1)} \\ &= 20 \text{ dB NPS} \end{aligned}$$

Si la presión es igual a 2000

$$\begin{aligned} \text{dB} &= 20 \times \log \frac{2000}{20} = 20 \times \log 100 \\ &= 20 \times 2 \text{ (el logaritmo de 100 es 2)} \\ &= 40 \text{ dB NPS} \end{aligned}$$

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 analizare-

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

(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 posi-

ble 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

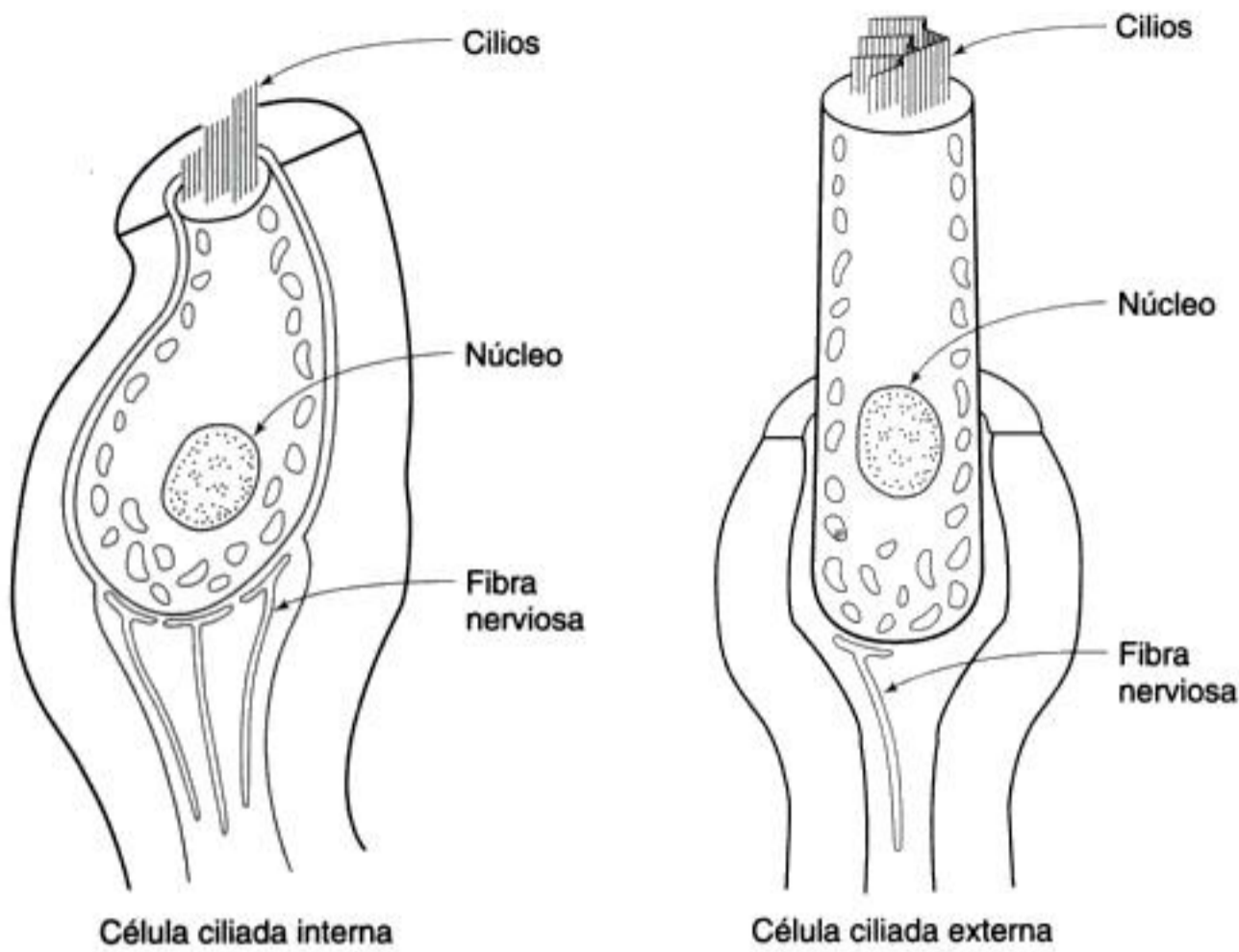


Figura 10.21
 Células ciliadas internas y externas. La vibración de los cilios genera una señal eléctrica que libera un neurotransmisor químico, que a su vez induce una respuesta en las fibras nerviosas, las cuales conducen señales hasta el cerebro a través del nervio auditivo. (Adaptado de Gulick, 1971; Gulick, Gescheider y Frisina, 1989.)

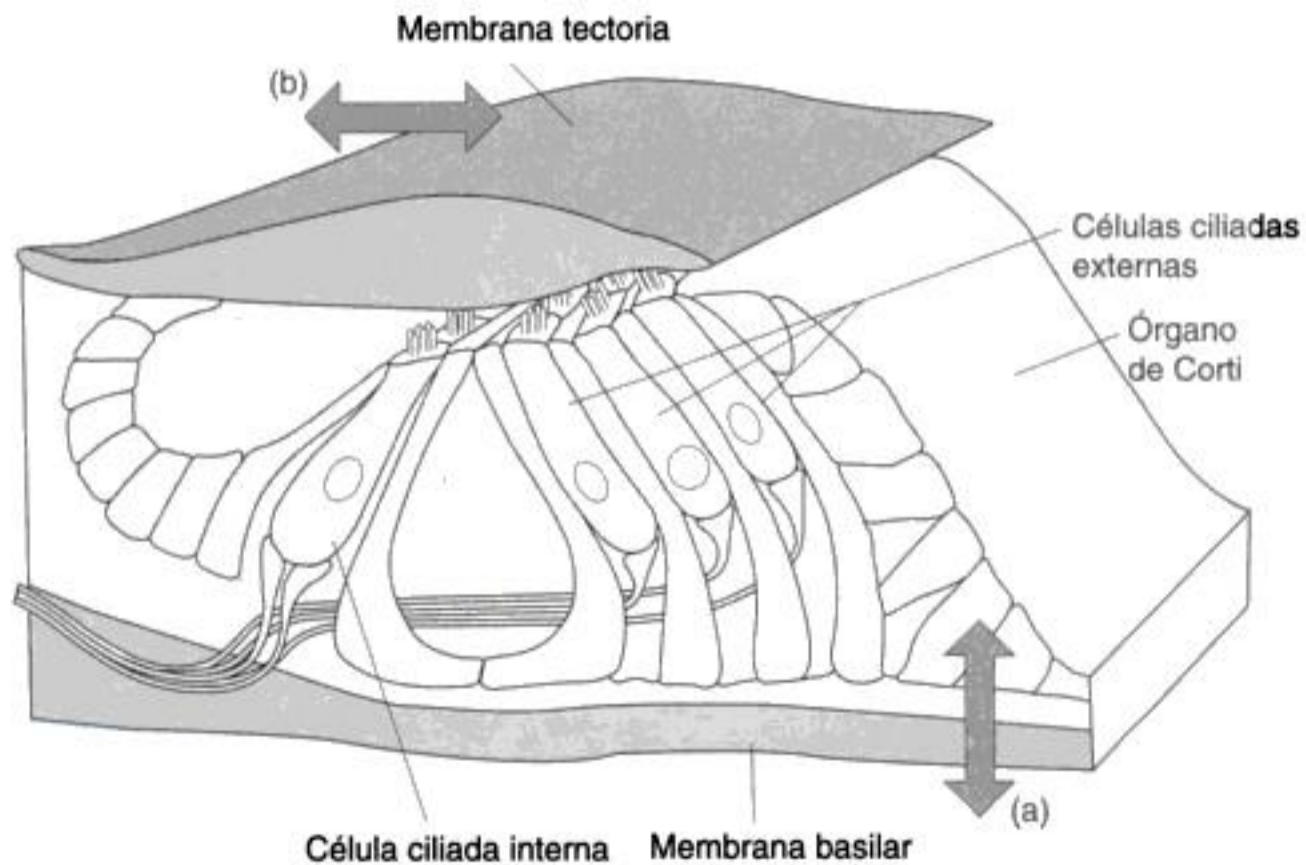


Figura 10.22
 La vibración de la membrana basilar hace que (a) el órgano de Corti vibre en sentido vertical y (b) la membrana tectoria realice un complejo movimiento horizontal sobre las células ciliadas.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 co-

mida. 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)

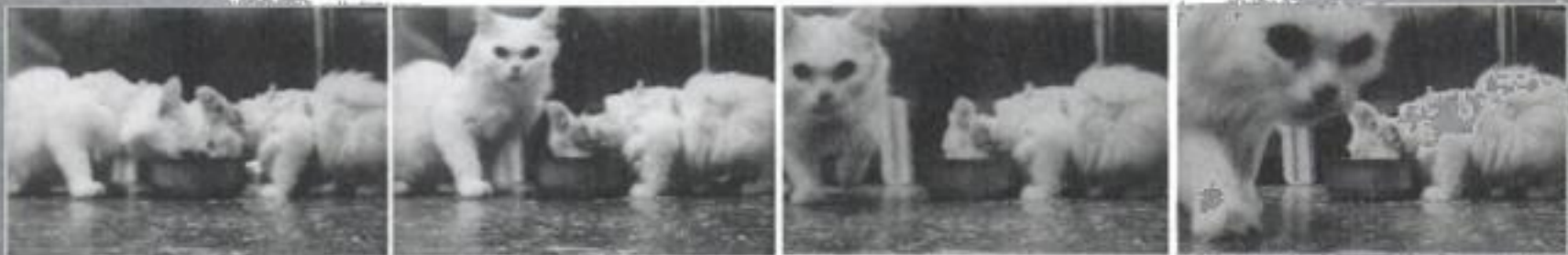


Figura 10.48

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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

nidos 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.

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

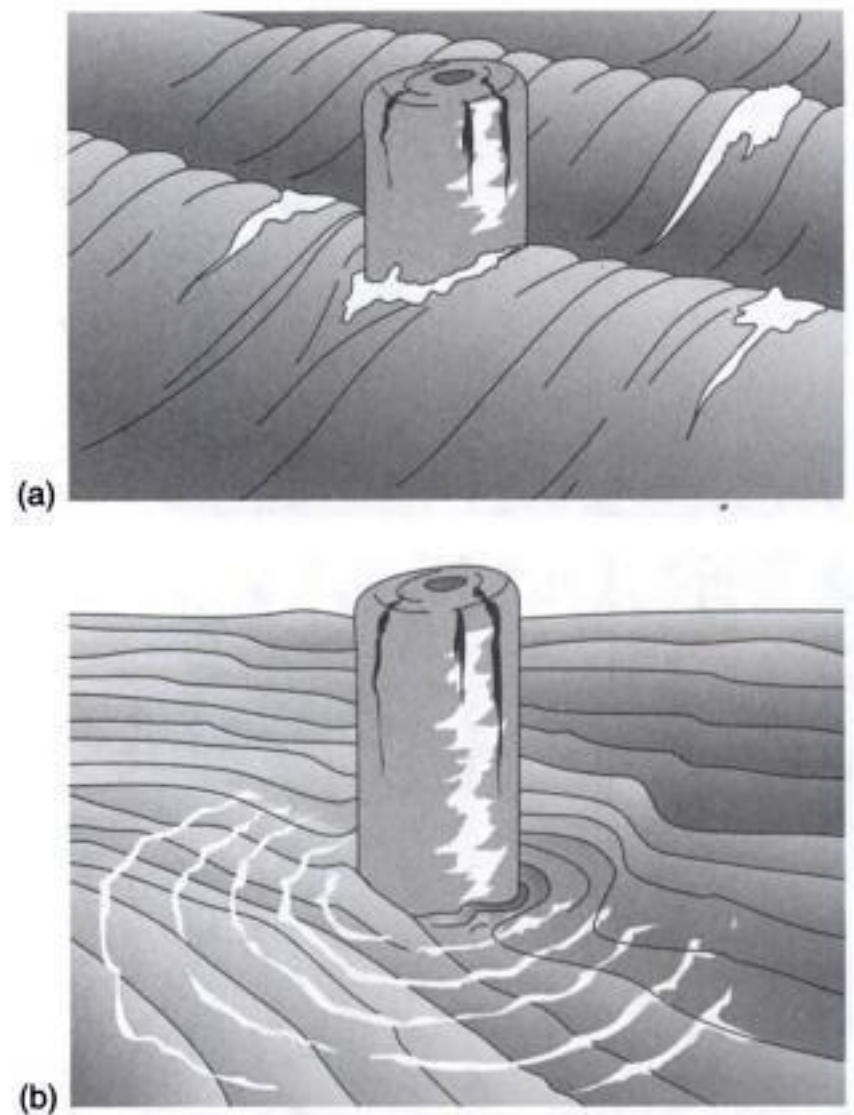
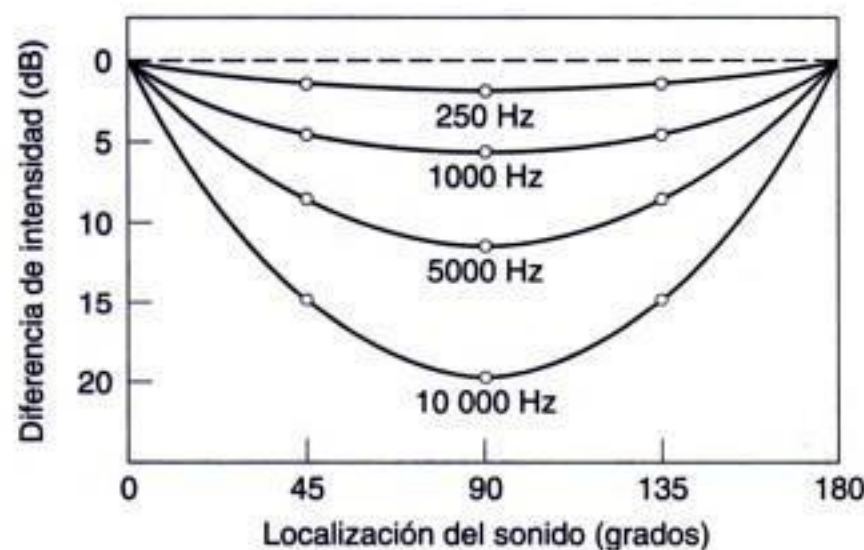


Figura 11.6 Arriba: el pilote no afecta a las olas de baja frecuencia, las cuales lo superan sin interrumpirse. Abajo: las ondulaciones de alta frecuencia rebotan en el pilote, lo que altera su movimiento y las interrumpe. Este efecto es similar a la forma en que la cabeza del escucha interactúa con las frecuencias sonoras altas y bajas.



(a)

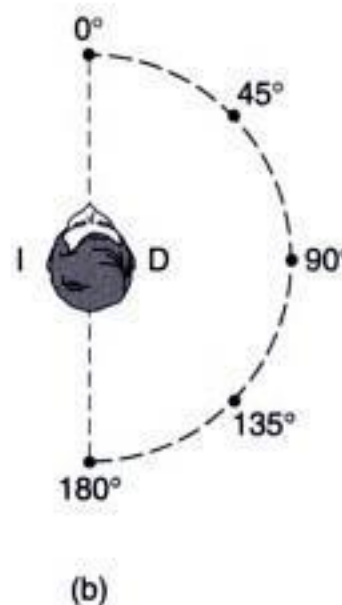


Figura 11.7 (a) Diferencia de intensidad entre ambos oídos con un tono de 70 dB NPS a diversas frecuencias y localizado en varios puntos alrededor de la cabeza. (Tomado de Gulick *et al.*, 1989.) (b) Localización de los sonidos empleados para la medición de la intensidad en la gráfica del inciso (a). Los sonidos están situados a 2 metros del centro de la cabeza. (Tomado de Gulick, Frisina y Gescheider, 1971).



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.

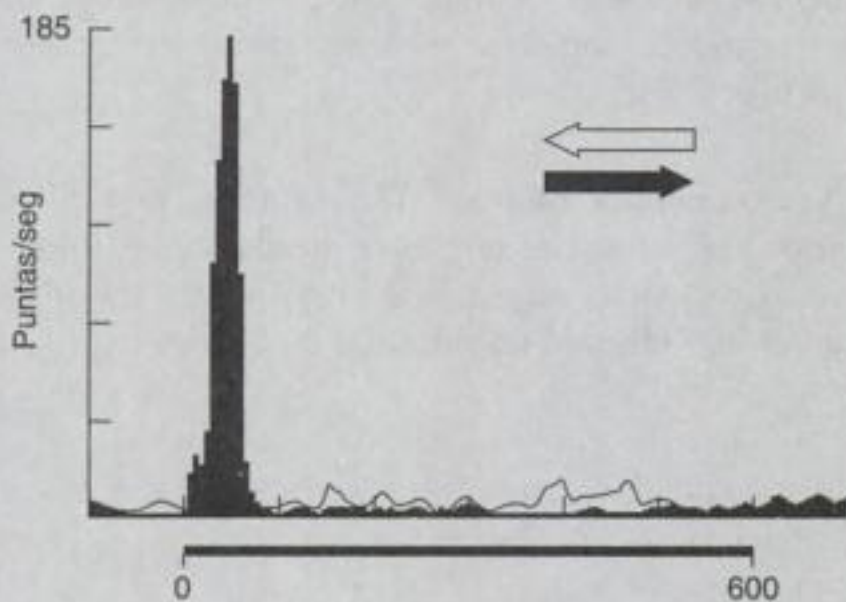


Figura A
Neuronas selectivas a la dirección. Registro de una neurona en la corteza auditiva que responde con una gran ráfaga de disparos al movimiento de un sonido a la derecha (registro negro), pero que no responde al movimiento del sonido a la izquierda (registro blanco). (Tomado de Ahissar *et al.*, 1992.)

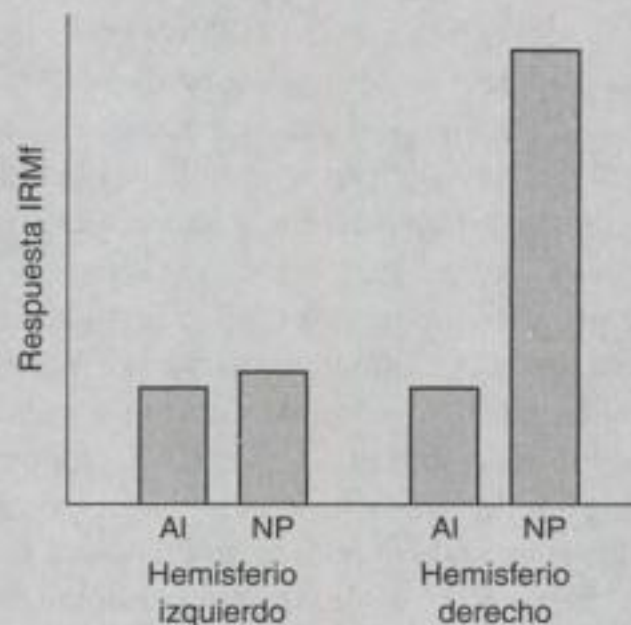


Figura B
Manera en que varias áreas de la corteza auditiva humana responden a un sonido en movimiento medido mediante IRMf. Note que la respuesta en la corteza auditiva no primaria (NP) es pequeña en el hemisferio izquierdo pero grande en el derecho. La respuesta de la corteza auditiva primaria (A1) es pequeña en ambos hemisferios. (Tomado de Baumgart *et al.*, 1997.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 taponan 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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

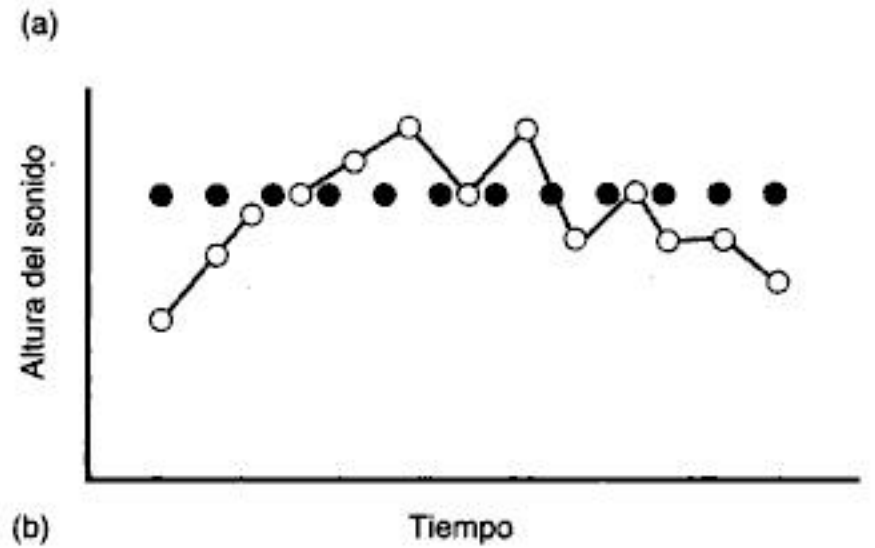


Figura 11.27 (a) Selección de la Leyenda de Albinez que muestra dos líneas musicales, una de notas repetidas y otra de una secuencia de notas cambiantes. (b) Los escuchas perciben las notas repetidas como un flujo (círculos llenos) y las notas cambiantes como otro, aunque éstas se superponen. (Adaptado de Deutsch, 1996.)

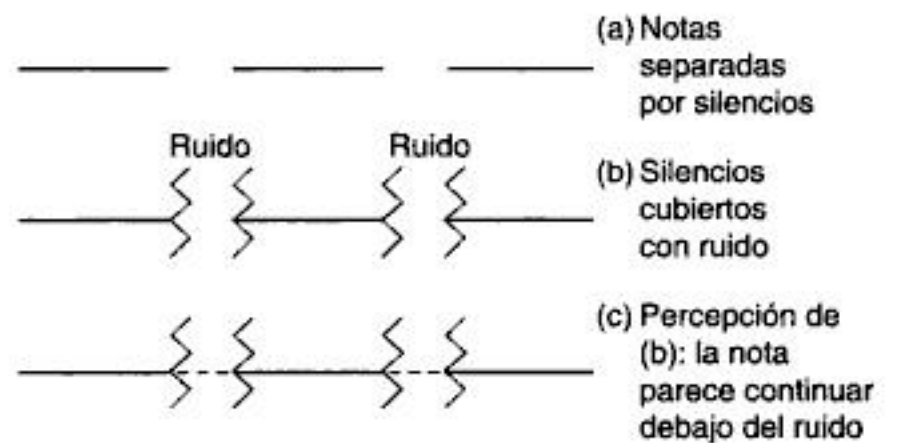


Figura 11.28 Demostración de la buena continuación por medio de notas.

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 que 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

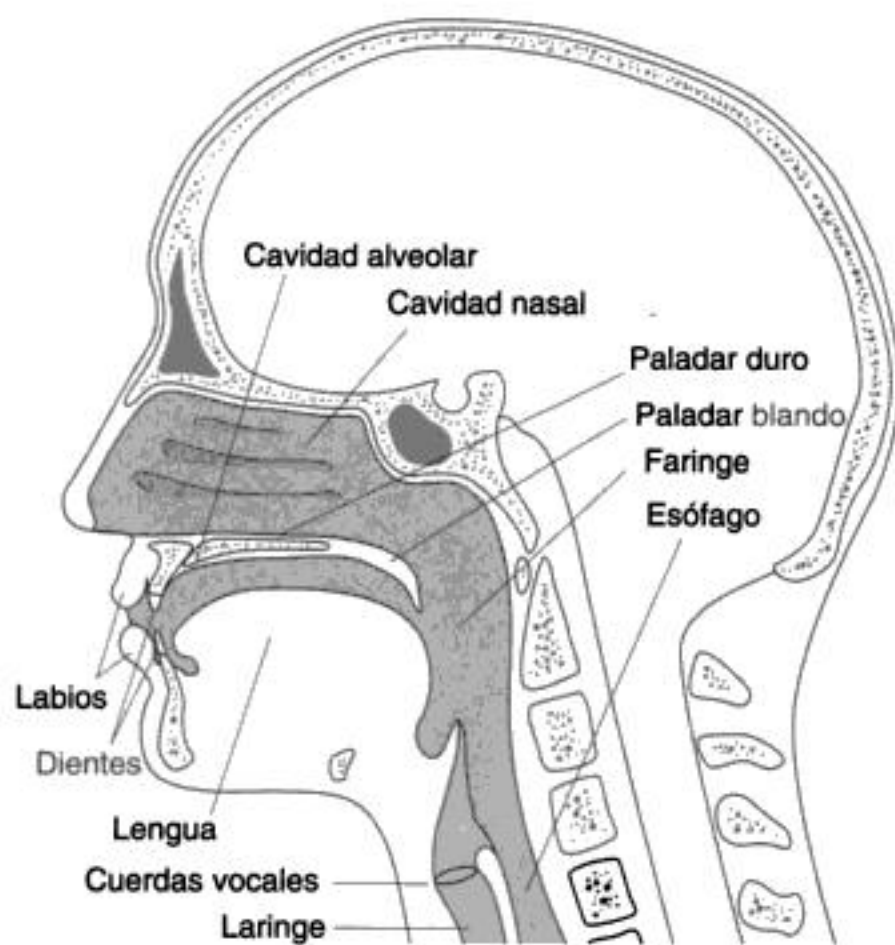


Figura 12.1

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—cep—ción—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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

mos 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

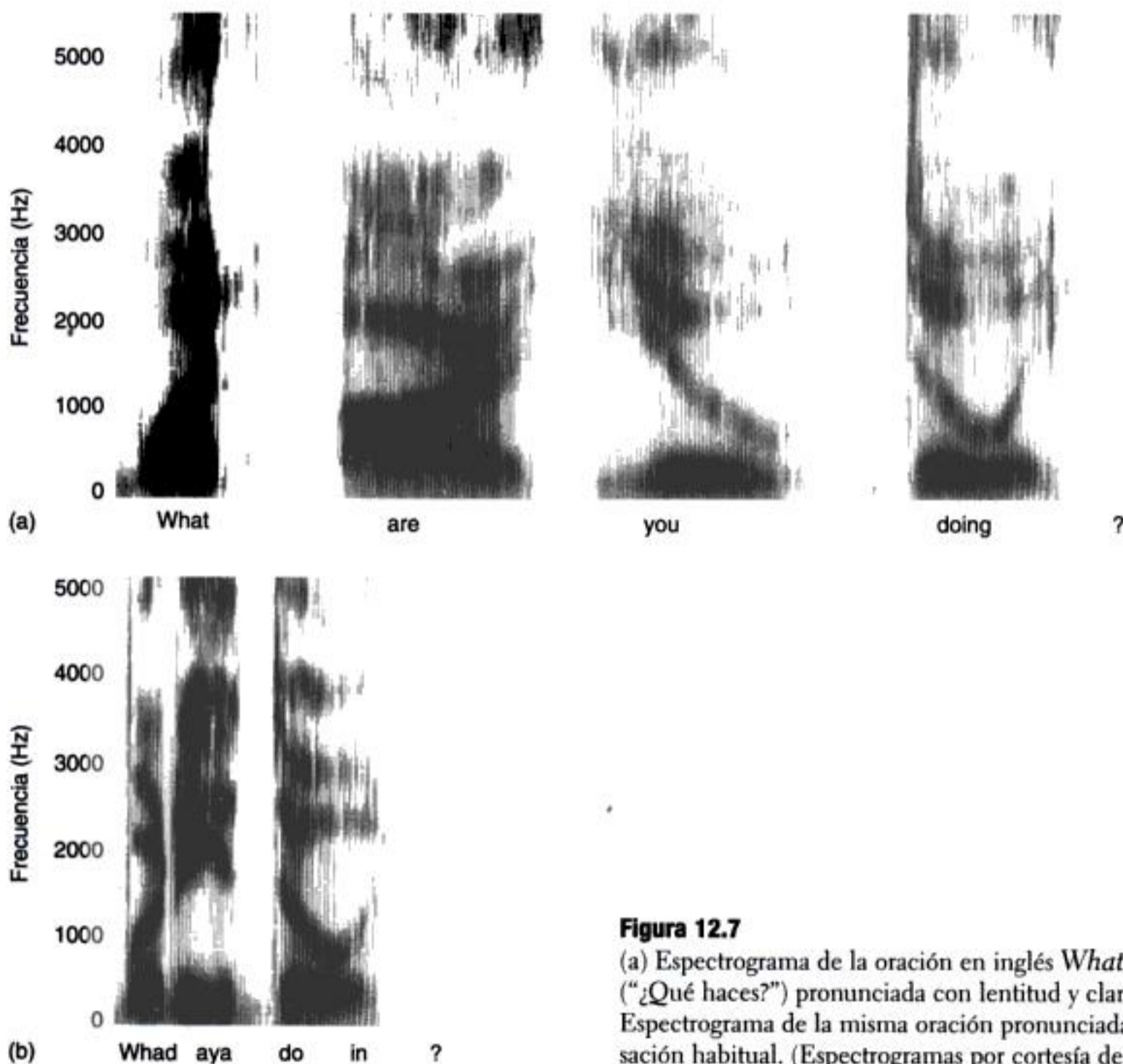


Figura 12.7

(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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

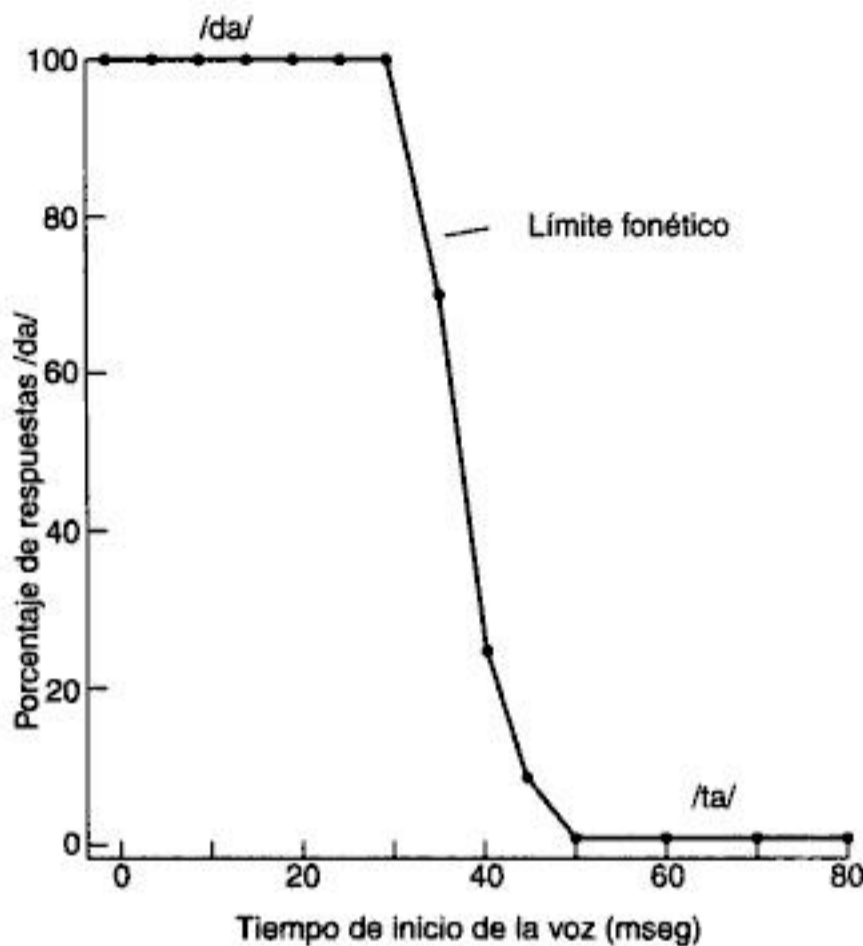


Figura 12.11
 Los resultados de un experimento de percepción categórica indican que se percibe /da/ en los TIV situados a la izquierda del límite fonético y /ta/ en los TIV situados a la derecha. (Tomado de Eimas y Corbit, 1973.)

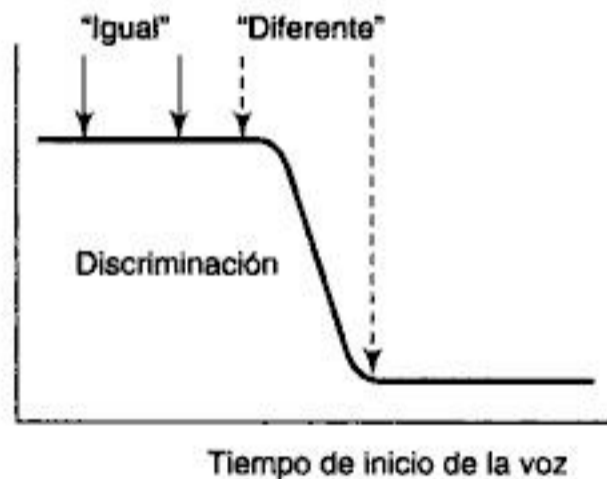


Figura 12.12
 En la parte de discriminación del experimento de percepción categórica, se presentan dos estímulos y se pide a los sujetos que indiquen si son iguales o diferentes. El resultado característico es que cuando los estímulos tienen un TIV del mismo lado del límite fonético (flechas continuas) suenan iguales, en tanto que los estímulos que se encuentran en distintos lados del límite fonético suenan diferentes (flechas punteadas).

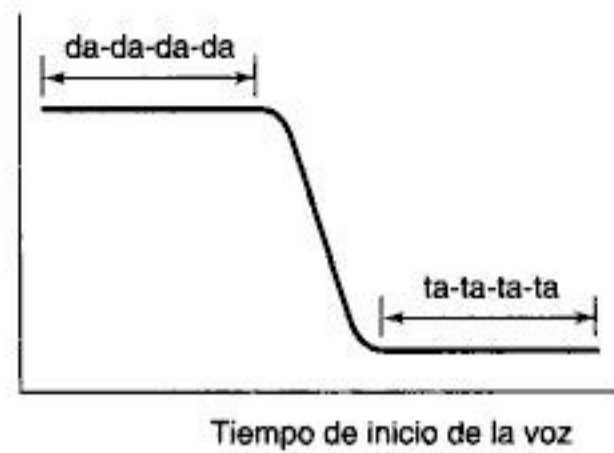


Figura 12.13
 Se presenta la constancia perceptual cuando todos los estímulos de un lado del límite fonético se perciben en la misma categoría aunque sus TIV cambien a lo largo de un amplio margen. El diagrama muestra la constancia observada en el experimento de Eimas y Corbit (1973) en el que se oía /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 Tadmoma; 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



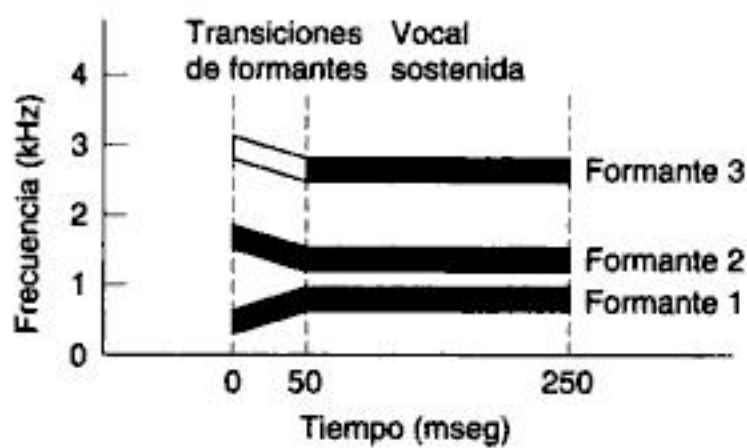
You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



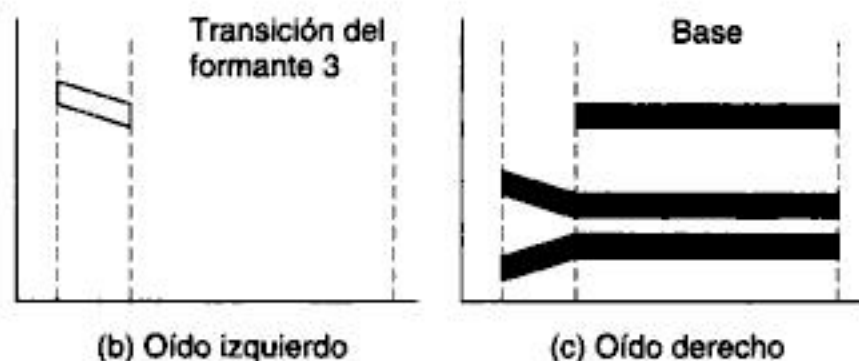
You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



(a)

**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 proce-

samiento 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

ner 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?

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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.

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).

Frote lentamente los dedos a través de la textura Merkel (AL1) y Meissner (AR1)



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.

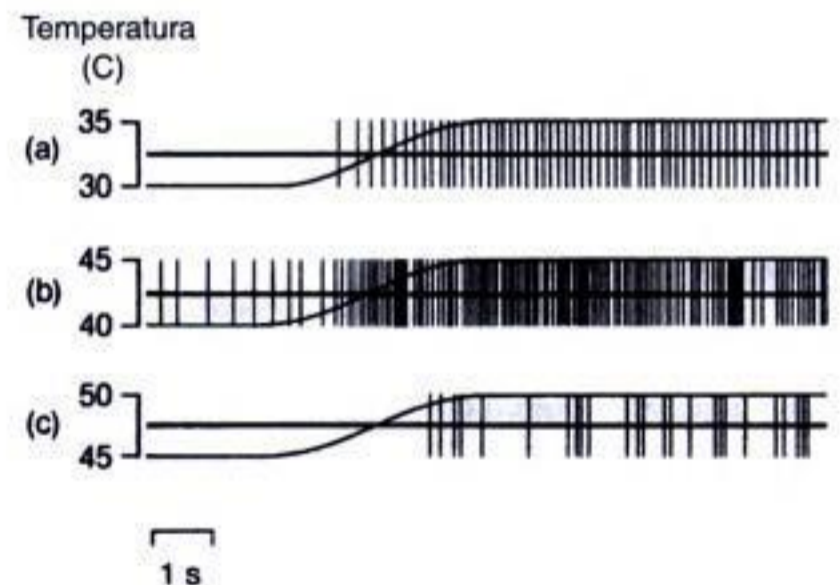


Figura 13.12

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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

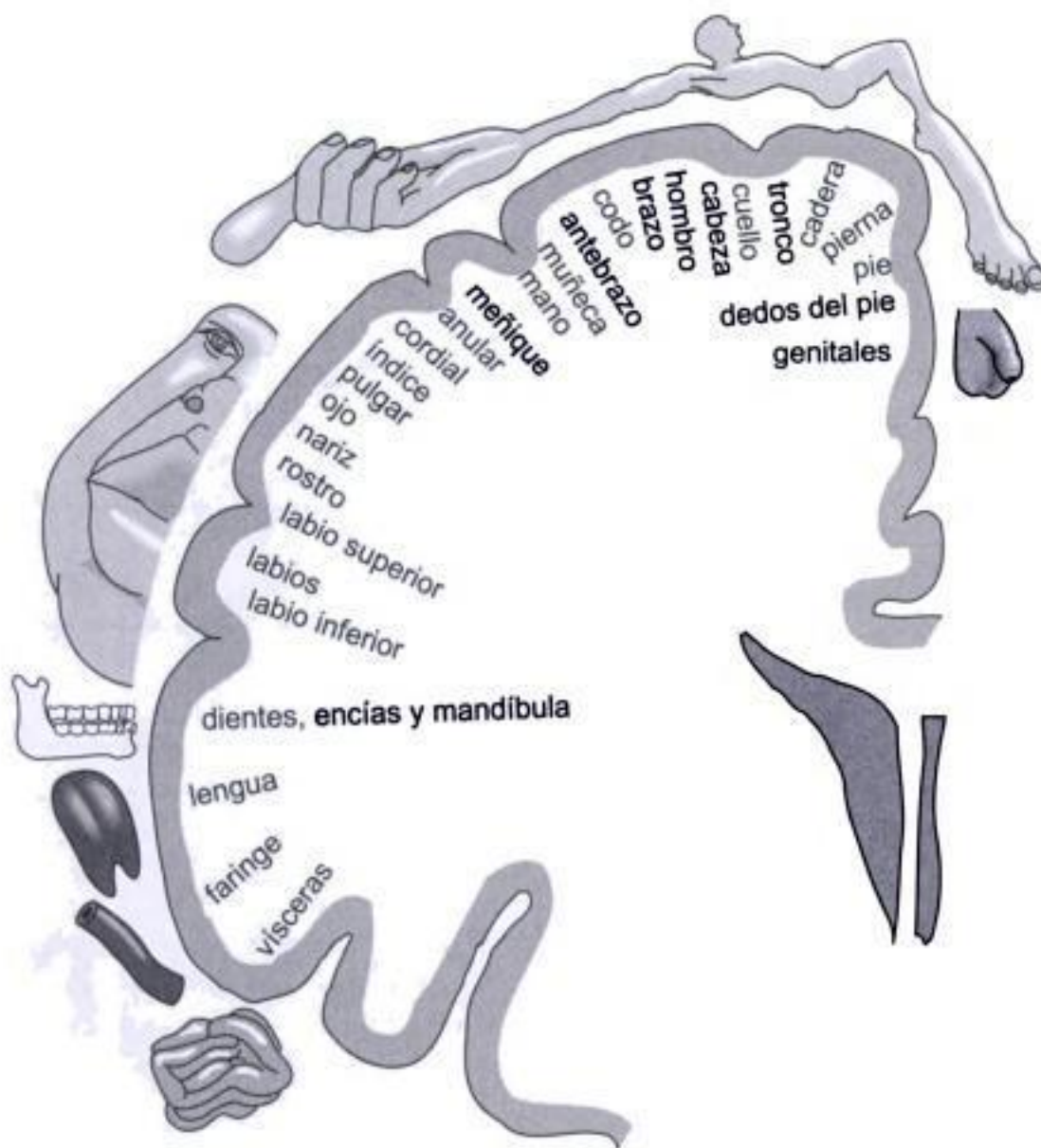


Figura 13.21

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.

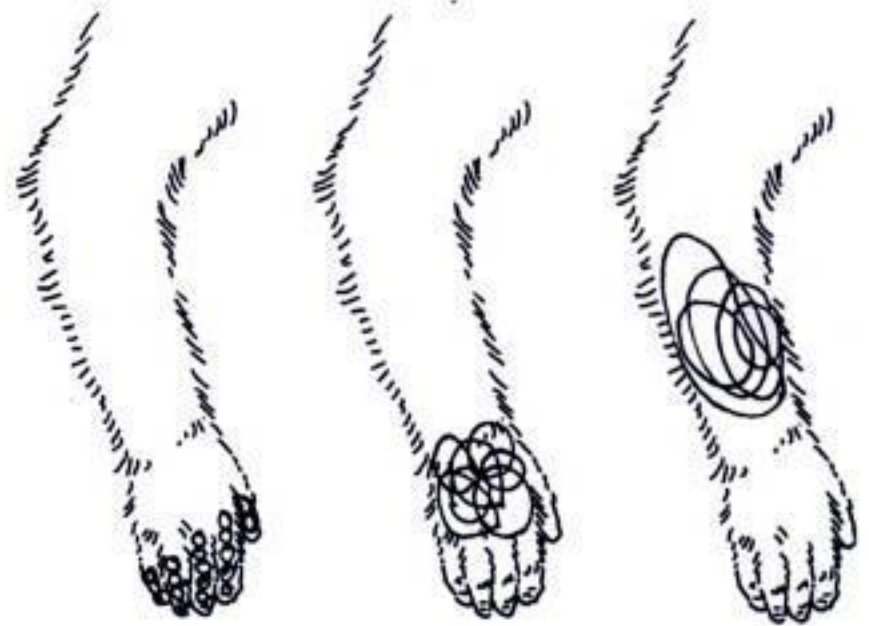


Figura 13.22

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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

que se valían de ciertos movimientos distintivos, a los que ellas denominaron **procedimientos de exploración (PE)**, y que 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

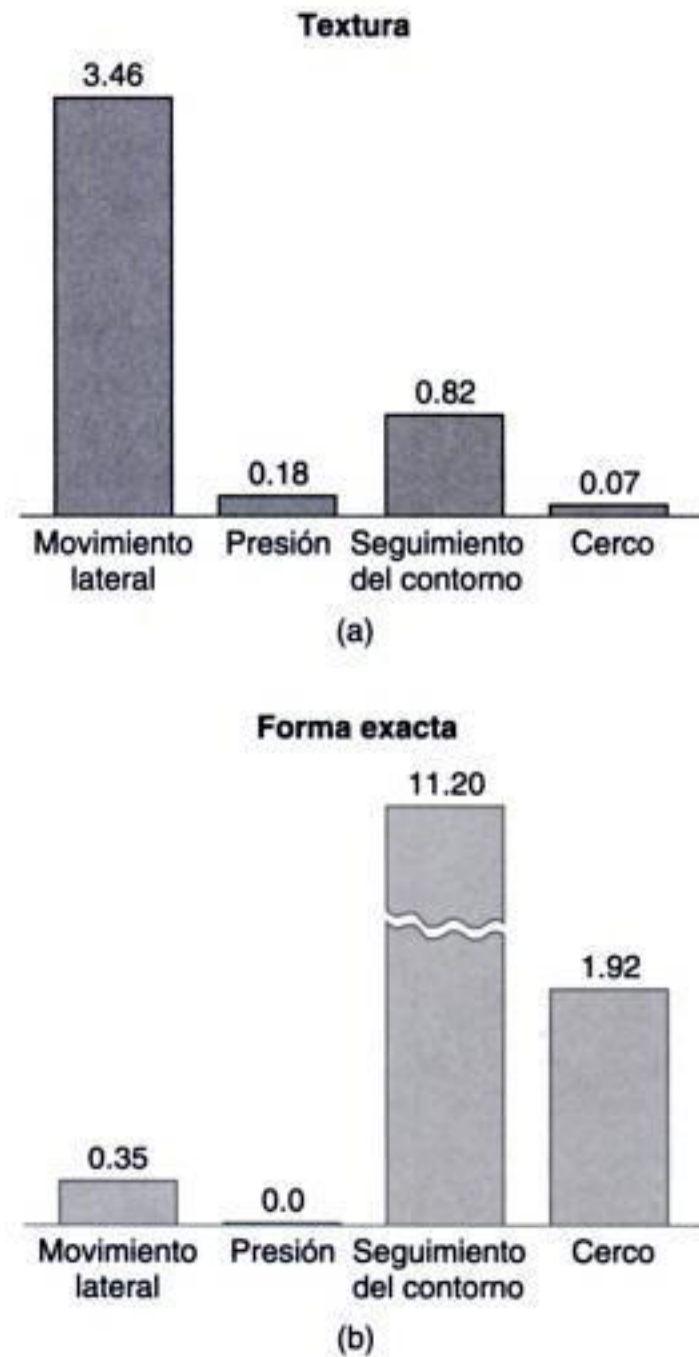


Figura 13.27 Duración promedio, en segundos, que los sujetos dedicaron a los procedimientos de exploración (a) para estimar la textura y (b) para determinar la forma exacta de los objetos. Los sujetos sintieron la textura por medio del movimiento lateral y del seguimiento del contorno. Este último método constituyó el principal procedimiento para determinar la forma exacta. (Basado en datos de Lederman y Klatzky, 1987.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 tem-

peratura 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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 mecanismos en 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

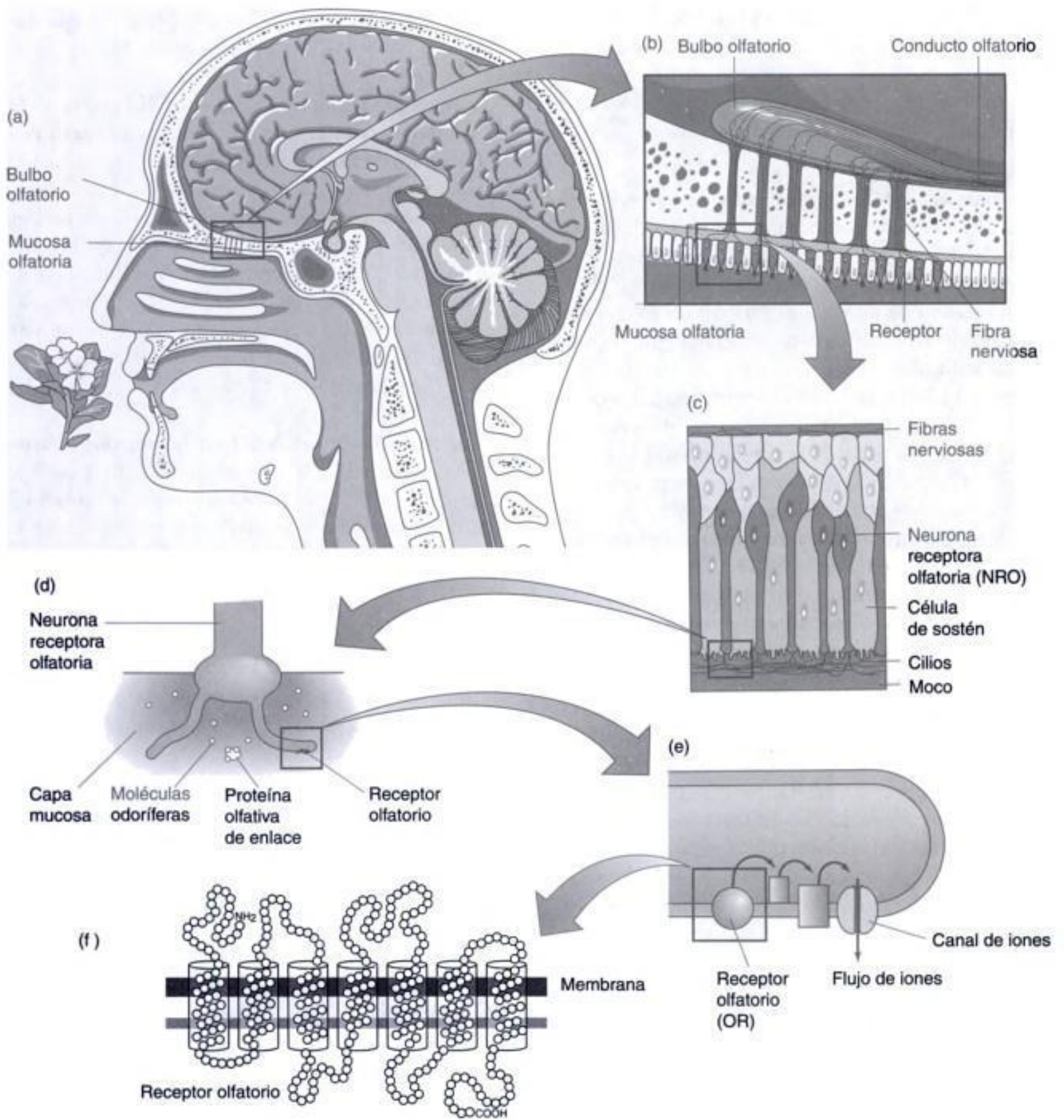


Figura 14.5

(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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

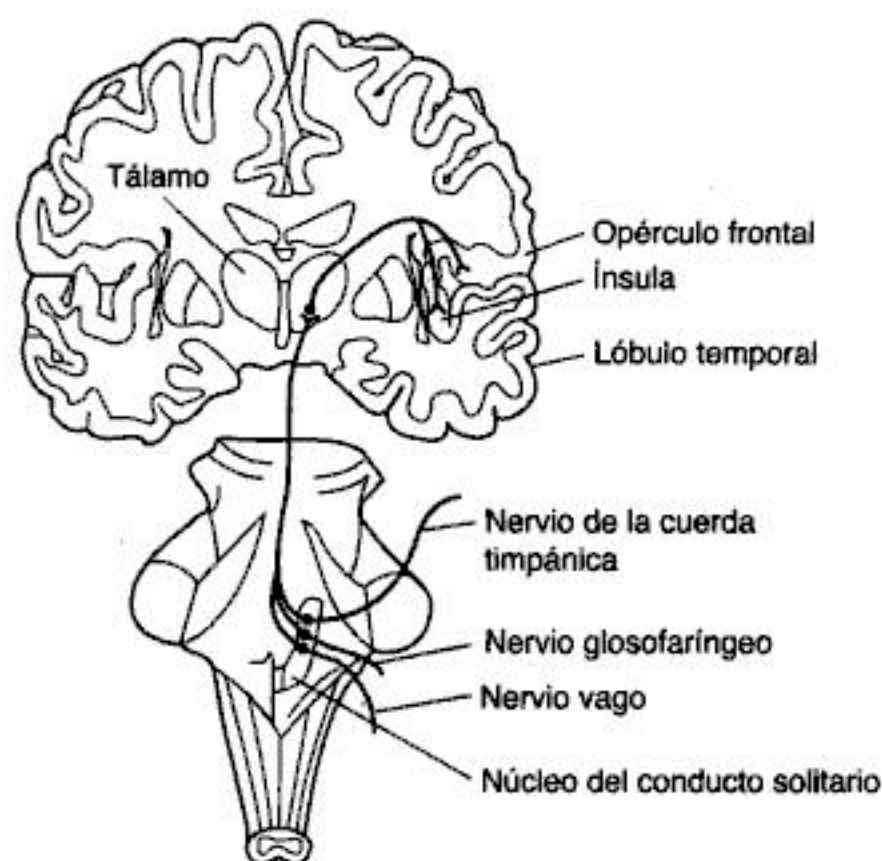


Figura 14.17

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 carnosos, jugoso y salino, y que se vincula por lo regular con las propiedades del glutamato monosódico (GMS), las cuales acentúan los sabores (Nagodawitharia, 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 hidrociorhídrico (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.

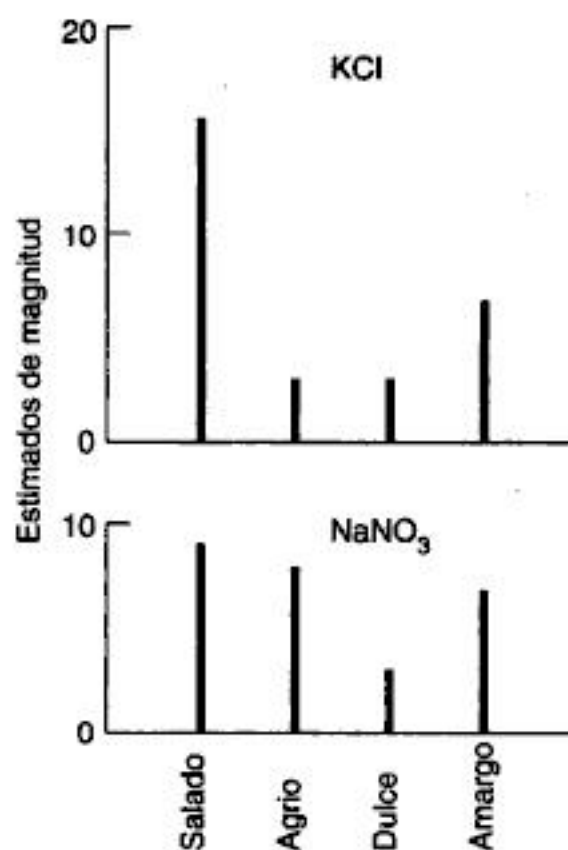


Figura 14.18

Aportación de los cuatro sabores básicos a los sabores del KCl y el NaNO_3 , 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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

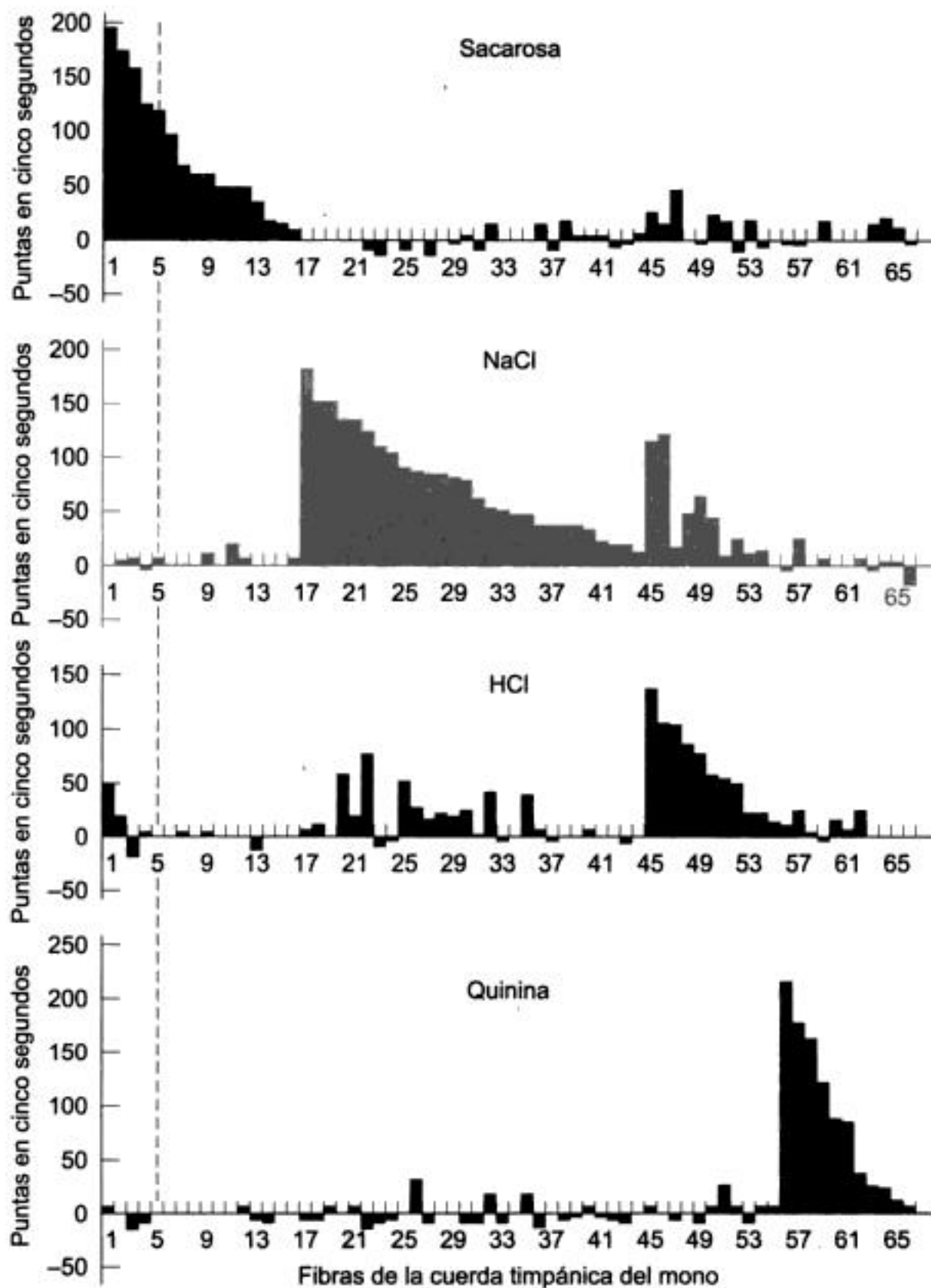


Figura 14.21

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

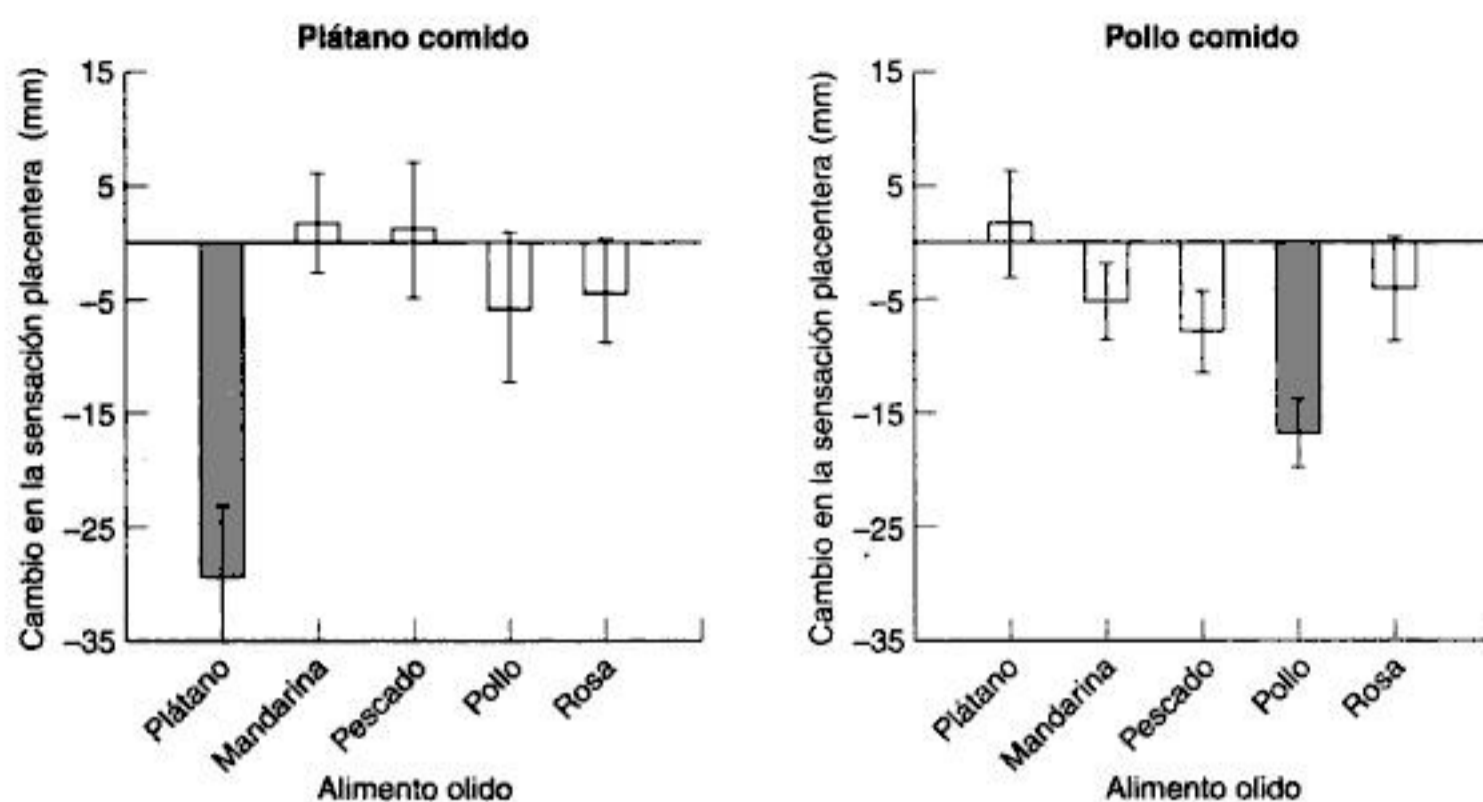


Figura 14.27

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 fovea están muy espaciados y poco desarrollados (Abramov *et al.*, 1982).

La figura 15.8 es una comparación de los conos en la fovea 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

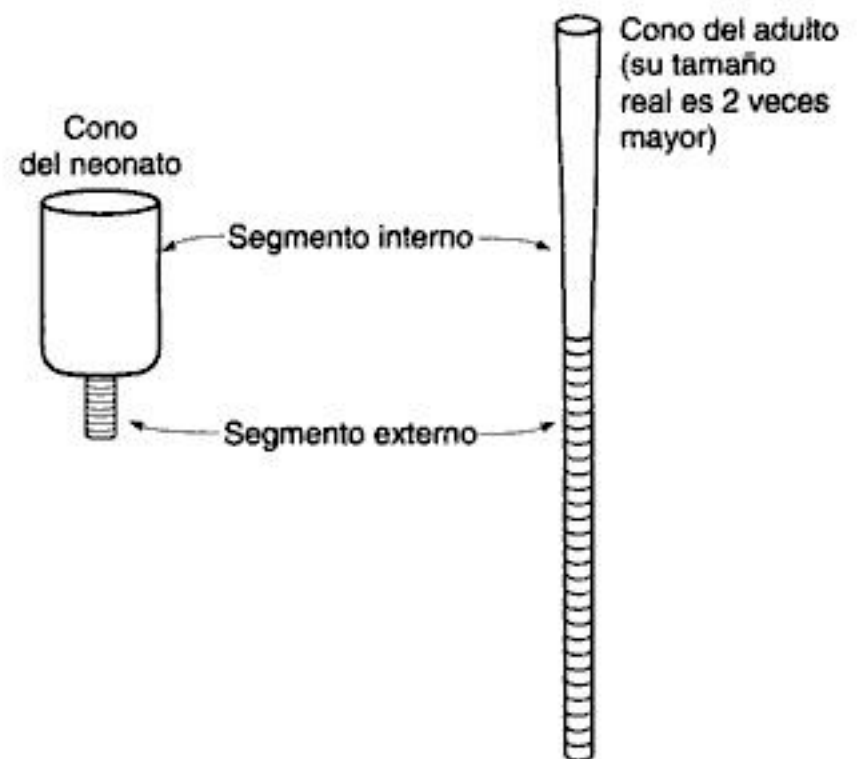


Figura 15.8

Formas idealizadas de los conos de la fovea del neonato y el adulto (los conos verdaderos no son perfectamente rectos y cilíndricos). Los conos de la fovea 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 fovea del adulto pero apenas el 2% en la fovea del neonato. Esto significa que casi toda la

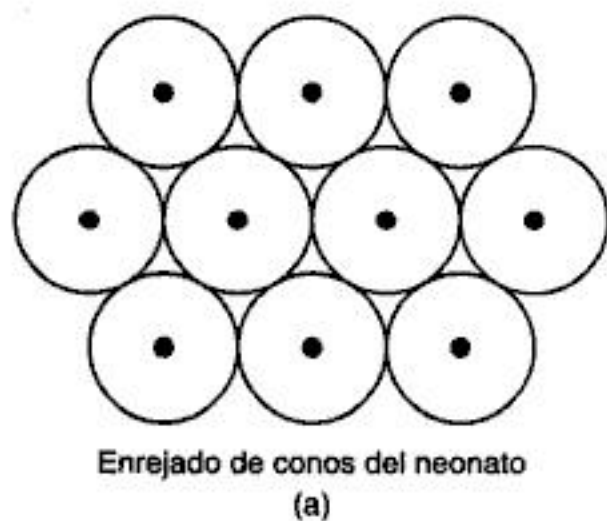


Figura 15.9

Enrejados de conos receptores de la fovea 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.)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

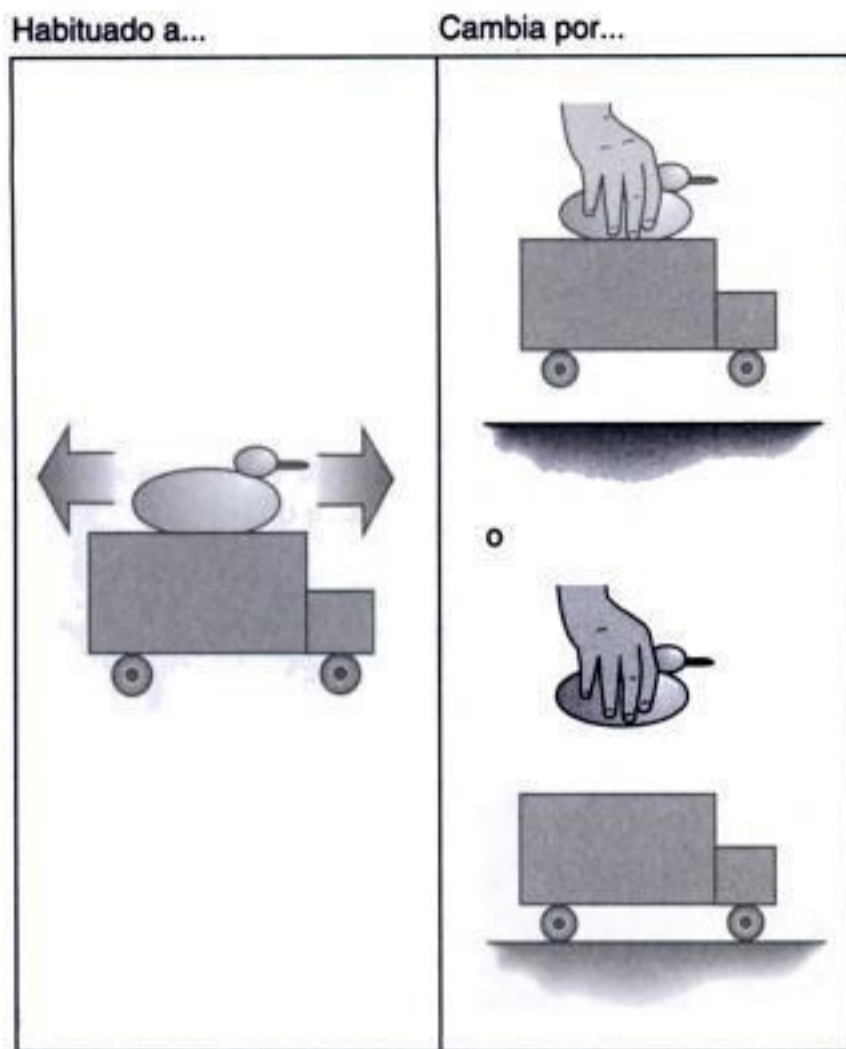


Figura 15.17
Experimento de Xu y Carey en el cual el pato se mueve sobre el techo del camión. Vea los detalles en el texto.

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 prueba 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 tricromatas 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 tricromatas 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 tricromatas.

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-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

ciona 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).

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

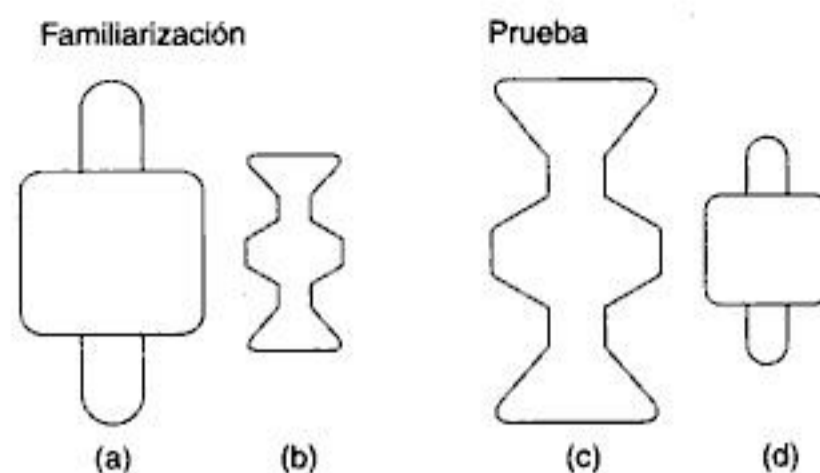


Figura 15.26

Estímulos del experimento de tamaño familiar de Granrud, Haake y Yonas (1985). Vea los detalles en el texto

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.

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



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

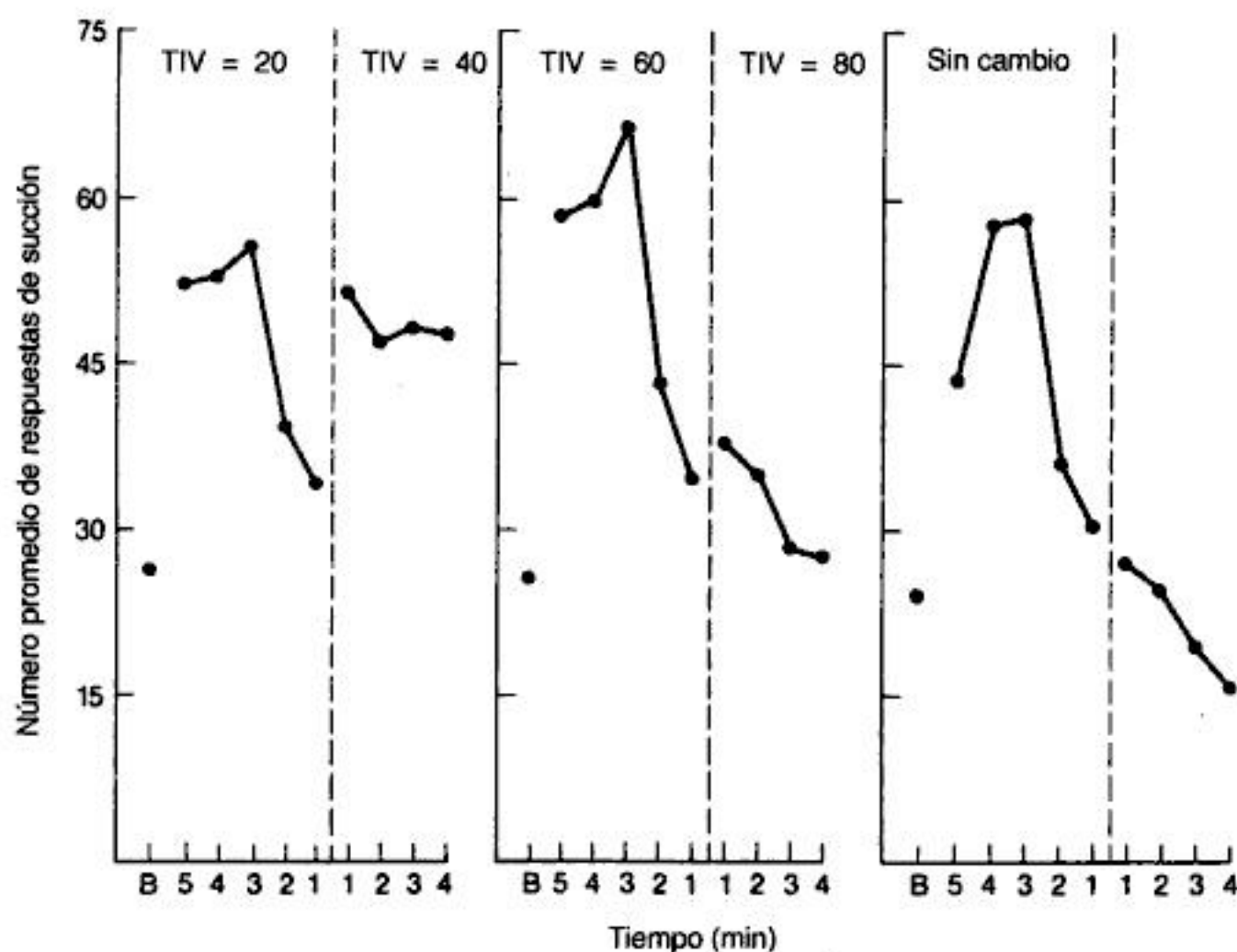


Figura 15.32

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 msec (de un lado al otro del límite fonético). En la gráfica central, el TIV pasa de 60 a 80 msec (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 msec (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 msec. Ahora bien, la gráfica central muestra que el cambio del TIV de 60 a 80 msec (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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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



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.)

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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)

Habitación

3. Explique la técnica de la habitación. ¿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 habitación 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 habitación 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 habitación 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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 hipermetrope, 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 hipermetropes ven con nitidez los objetos distantes.

Sin embargo, los hipermetropes 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).

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

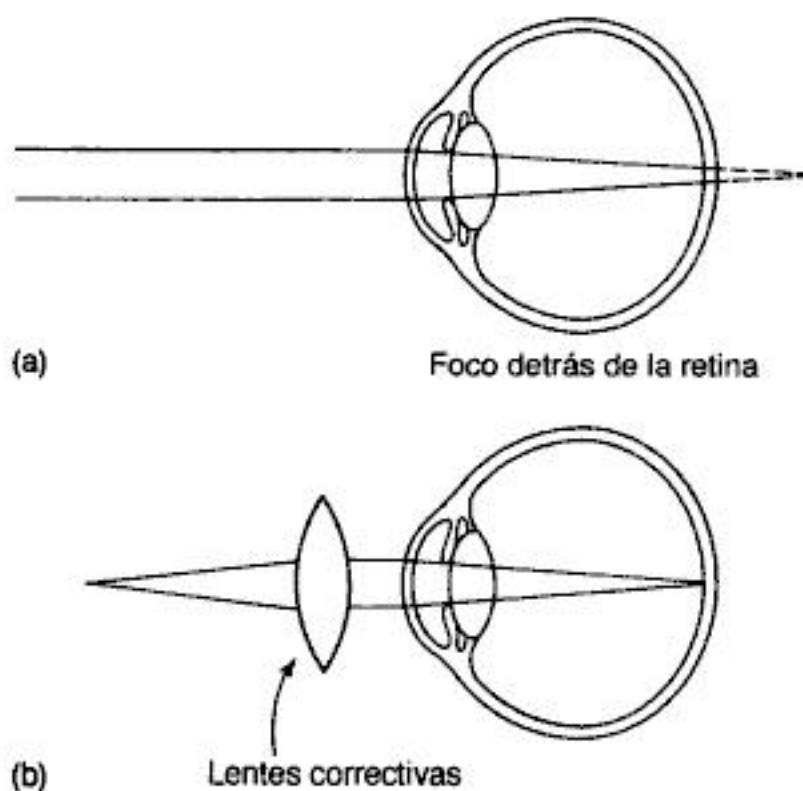


Figura 16.7

Concentración de la luz en el ojo hipermetrope.

(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 hipermetropes 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.

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 astigmá-



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

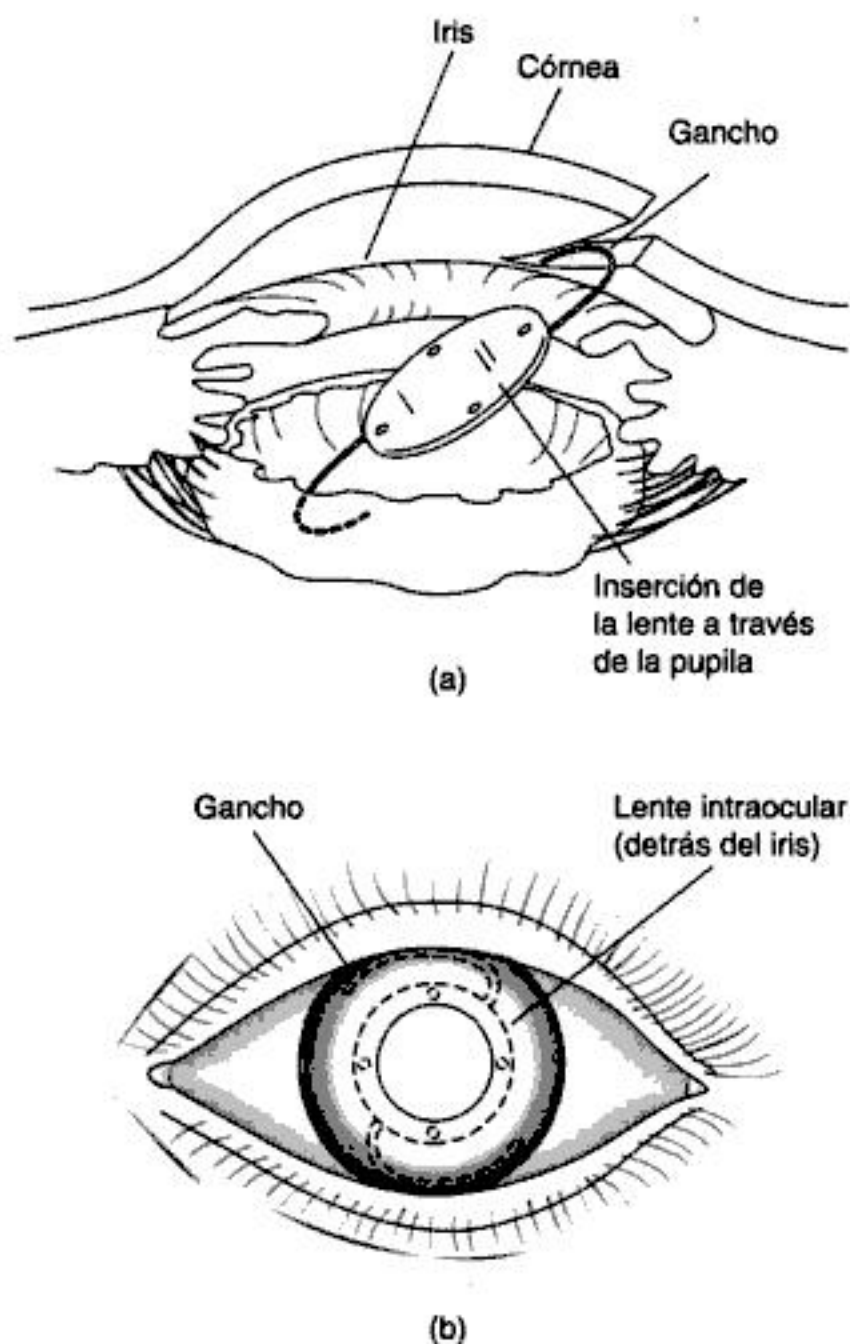


Figura 16.12

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).

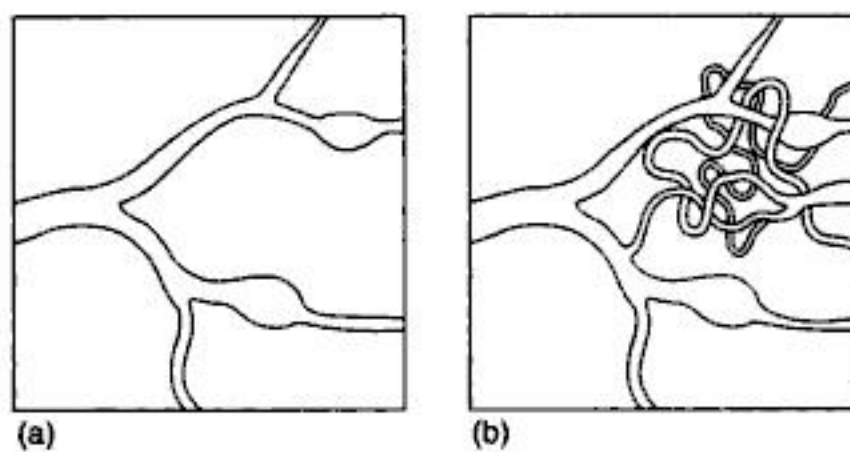


Figura 16.13

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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 corregir 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 retinoscopia**, 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

<p>No. 1 <small>En las personas de vista corta, el globo ocular está demasiado alargado y los rayos luminosos se concentran delante de la retina;</small></p> <p>No. 2 <small>por su parte, el globo de los hipermetropes es muy corto y, por lo tanto, el punto focal cae</small></p> <p>No. 3 <small>detrás de la retina. En cualquier caso, se forma una imagen borrosa. Para</small></p> <p>No. 4 <small>superar esta falta de nitidez y corregir el defecto de la vista, el ojo</small></p> <p>No. 6 <small>hace un esfuerzo inconsciente en el que el músculo ciliar actúa sobre</small></p> <p>No. 8 <small>el cristalino. Este esfuerzo explica por qué la tensión ocular produce</small></p> <p>No. 10 <small>dolor y molestias. Se encuentra una corrección óptica para</small></p> <p>No. 12</p> <p>el error refractivo en los ante-</p>

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.

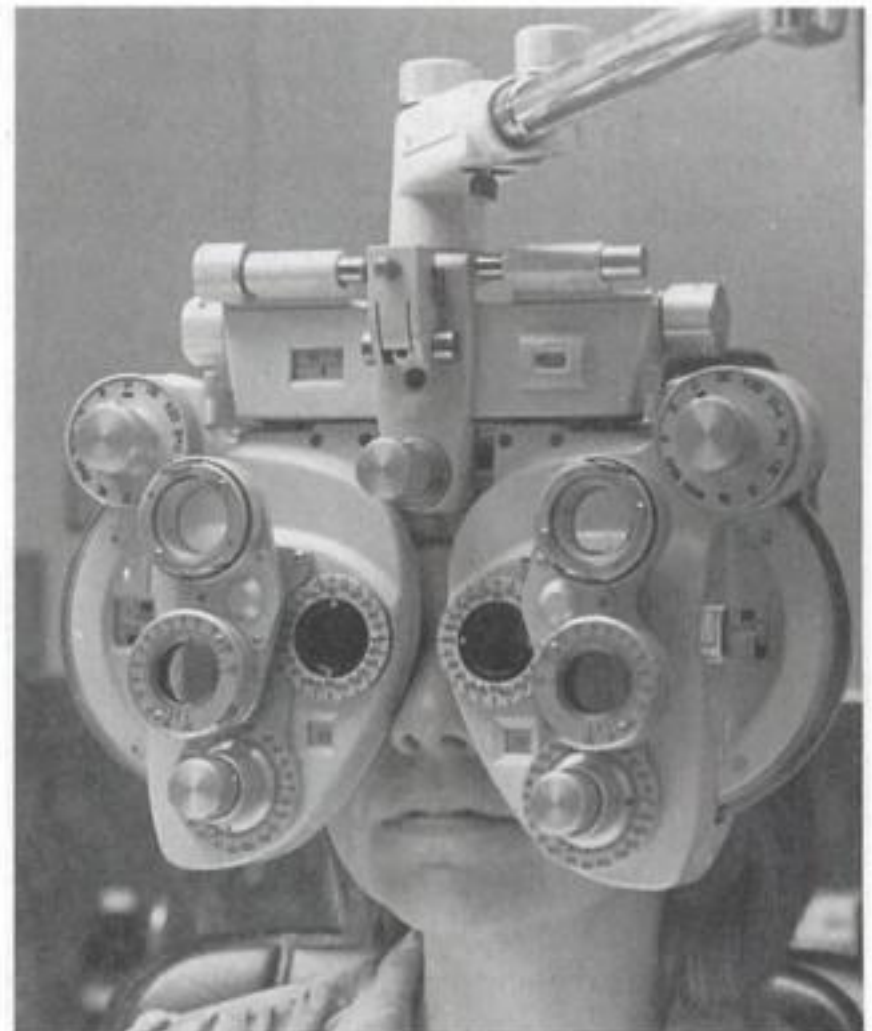


Figura 16.20

Aparato para colocar lentes correctivas frente a los ojos del paciente. Se prueban varias lentes durante y después del examen de retinoscopia, es decir, cuando se le muestra al paciente la tabla ocular.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

- 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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

- 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)
- Porro 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 ocultas 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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

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 reemplaza 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)



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

- 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. Herrnstein, 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).** Activation 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 VI, 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

- 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. Bartoshuk (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 neuro-magnetic 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., & Angelergues, R. (1962). Agnosia for faces (prosopagnosia), *Archives of Neurology*, 7, 92–100.
- Hecht, S., Schlaer, 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). Hearing in glires: Domestic rabbit, cotton rat, feral house mouse, and kangaroo rat, *Journal of the Acoustical Society of America*, 68, 1584–1599.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

- 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 afferents 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 nontopographic 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

- 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 glauca*: 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.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

- 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. Melzack (eds.), *Textbook of pain 4a edición*. Nueva York, Churchill Livingstone, pp. 345–358.
- Werker, J. (1991). The ontogeny 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, ALEX.
- 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 Studien über das Sehen von Bewegung, en *Zeitschrift fuer Psychologie*, 61, 161–265.

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, L., 575
Berlucchi, G., 458
Bernstein, L. 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, L. 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., 474n, 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. [L.](#), 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



¿Cómo describiría la sensación que le produce el suave aroma de una piel? ¿Cómo es que los grandes poetas, compositores y cineastas han logrado hacernos despertar las más profundas emociones? La respuesta a estas preguntas la encontrará en los capítulos de esta obra, especializada en describir los procesos fisiológicos que tienen lugar en nuestro cuerpo cuando miramos una obra maestra o disfrutamos el sabor de una deliciosa fruta.

Además de presentar al lector nuevas referencias, casos de estudio, lecturas adicionales y demostraciones, el reconocido doctor Bruce E. Goldstein también ofrece una nueva forma de estudiar la percepción. Ahora los capítulos contienen interesantes temas de actualidad y un apartado de preguntas de estudio, catalogadas de acuerdo a las secciones que el alumno estudia y logra dominar gradualmente. Asimismo, se presentan los resultados de las investigaciones más sorprendentes sobre la obtención de imágenes del cerebro, adelanto que ha permitido a los expertos tener un mayor conocimiento sobre los procesos de la percepción.

El estudio de las sensaciones nunca fue más apasionante.

THOMSON

MÉXICO Y AMÉRICA CENTRAL

Tel. 52(55) 1500-6000
Fax 52(55) 5281-2656
editor@thomsonlearning.com.mx
México, D.F., MÉXICO

AMÉRICA DEL SUR

thomson@thomsonlearning.com.ar
Buenos Aires, ARGENTINA

EL CARIBE

Tel. (787) 641-11-12
Fax (787) 641-11-19
San Juan, PUERTO RICO

PACTO ANDINO

Tel. (571) 340-9470
Fax (571) 340-9475
cliente@thomsonlearning.com.co
Bogotá, COLOMBIA

ESPAÑA

Tel. (3491) 446-3350
Fax (3491) 445-6218
clientes@parainfo.es
Madrid, ESPAÑA

ISBN 970-686-486-5

