

PERCEPCIÓN DEL MOVIMIENTO

Capítulo 1

1 Percepción del Movimiento

Detectar movimiento es biológicamente relevante. A través de la evolución, los organismos vivos han generado un sistema visual que los habilita a percibir el mundo que les rodea (identificación, reconocimiento, etc.), a la vez que a guiarse en el entorno (p.e. control de la acción). La información que aporta el movimiento se utiliza de forma permanente por los organismos vivos tanto para relacionarse con otros organismos (p.e. detección de presas) como para manejarse en el entorno (p.e. extracción de la información sobre la estructura 3D) (Borst y Egelhaaf, 1989; Nakayama, 1985). Por esta razón, no resulta extraño que la visión del movimiento haya sido altamente desarrollada en casi todos los seres vivos diurnos (Zanker y Zeil, 2001).

Asimismo, como plantea Nakayama (1985), disponemos de suficiente evidencia empírica como para afirmar que el movimiento es una dimensión visual fundamental, un producto primario que no puede ser derivado de procesos sensitivos más primitivos como pueden ser la percepción del espacio o del tiempo. Algunas de estas evidencias son los post-efectos de movimiento, como la ilusión de la catarata (*waterfall illusion*) o el fenómeno conocido como movimiento aparente (véase apartado 1.2.1.1). En ambos casos, el sistema visual codifica movimiento sin que haya desplazamiento a lo largo del tiempo (es decir, sin que tengamos la experiencia de un cambio en la posición), lo cual permite suponer que dicho sistema está capacitado para codificar directamente el movimiento sin pasar previamente por el cómputo de la distancia. De esta manera, podemos afirmar que el análisis del movimiento en las áreas visuales primarias (procesamiento temprano) constituye una propiedad fundamental del sistema visual que no depende del cómputo previo de la distancia; posibilitando así la ejecución de ciertas tareas en los tiempos adecuados para garantizar nuestra supervivencia. De modo esquemático, podemos mencionar entre estas tareas de la codificación de la tercera dimensión (Rogers y Graham, 1979): la estimación del tiempo de colisión (Maiche, 1999; Maiche, Moliner y Estaún, 2000; Regan y Hamstra, 1993), la diferenciación entre figura y fondo (Nakayama y Loomis, 1974), el control del equilibrio (Ball y Sekuler, 1980; Lee y Aronson, 1974), el control de los movimientos oculares (Kowler y McKee, 1984) y, por supuesto, la percepción del movimiento continuo (Gibson, 1950; Nakayama, 1985; Zanker y

Zeil, 2001). Los mecanismos implicados en cada una de estas tareas, así como el procesamiento detallado de la información que cada una de ellas implica, exceden los objetivos de este trabajo. Sin embargo, en este capítulo describiremos algunas características del análisis que realizan los detectores de movimiento (análisis local) que se relacionan directamente con la última y más evidente de las funciones mencionadas: la percepción del movimiento continuo. En este sentido, tomamos como punto de partida el procesamiento de bajo nivel del movimiento (imagen retiniana), entendiéndolo como una función visual de propósito general que otorga distintas ventajas al sistema visual, además de la obvia: permitir la percepción y estimación del movimiento.

Seguramente es debido a la importancia que tiene la visión del movimiento en múltiples tareas, que haya sido un tema tan ampliamente estudiado desde perspectivas complementarias como la psicofísica (Braddick, Sleigh, y Rank Prize Funds., 1983; Ullman, 1979), la computacional (Aloimonos, 1993; Marr, 1982 y el propio Ullman, 1979) y la neurofisiológica (Hubel y Wiesel, 1968). Sabemos hoy que la detección y el análisis del movimiento que hace el sistema visual implica una serie de operaciones neuronales que comienzan con el registro de las señales locales en áreas restringidas del campo visual para posteriormente integrarse en descripciones más globales del objeto en movimiento. Los estudios fisiológicos realizados en animales han permitido conocer buena parte del *hardware* en el que se apoya la visión del movimiento, mientras que técnicas más recientes como la Neuroimagen (p.e. fMRI⁴ o MEG⁵) o la estimulación magnética trans-craneal (TMS⁶), en conjunto con los datos psicofísicos, nos permiten conocer algunos de los procesos neuronales que tienen lugar en nuestro cerebro cuando percibimos movimiento. Establecer relaciones entre los datos psicofísicos y los mecanismos neuronales subyacentes a la visión constituye uno de los objetivos primordiales de la investigación actual de la visión del movimiento. Nuestro trabajo se inscribe dentro de esta línea desde la perspectiva psicofísica.

La inmensa cantidad de literatura científica producida en las últimas dos décadas en esta temática hace inviable pretender realizar una descripción exhaustiva de todos los mecanismos y modelos propuestos en relación a la percepción del movimiento. En este sentido, en el presente capítulo se expondrán solamente algunos de los descubrimientos más recientes sobre la visión del movimiento, haciendo especial hincapié en los aspectos relacionados con la tarea de extracción del vector velocidad⁷ que debe llevar a cabo nuestro sistema visual.

⁴ Del inglés: Functional Magnetic Resonance Imagery. Permite capturar imágenes del cerebro en acción.

⁵ Del inglés: Magnetoenceelography

⁶ Del inglés: Transcranial Magnetic Stimulation.

⁷ La *velocidad* es un vector y, por tanto, expresa dos características diferentes de un movimiento: la rapidez (indicada por el módulo del vector) y la dirección (señalada por el ángulo que forma el vector con la horizontal).

1.1 ¿Qué es el movimiento para el sistema visual?

Cuando observamos el minuterero de un reloj, por ejemplo, no somos capaces de percibir movimiento. Esto es debido a que el movimiento de la aguja del reloj no alcanza el umbral para la detección de la velocidad en el sistema visual humano. Existen varios métodos para la medición de los umbrales de movimiento cuyo valor suele depender del tipo de tarea⁸, de la región de la retina donde es detectado el movimiento (Bonnet, 1982), etc. Además, nuestra capacidad para detectar movimiento relativo es generalmente más elevada que para detectar movimiento absoluto (Leibowitz, 1955), excepto en los casos en que el tiempo de presentación del movimiento es muy corto (Bonnet, 1982). Cuando el tiempo de presentación es suficientemente extenso, el umbral de detección de la velocidad de un objeto en movimiento absoluto se ubica entre los 10 y 20 minutos de grado por segundo (‘/seg.) (Hochberg, 1971), mientras que para un objeto que se mueve sobre un fondo fijo, con partes del campo visual que permanecen estables, los umbrales son claramente inferiores (en el orden de 1 o 2 ‘/seg.) (Matlin y Foley, 1996).

Sin embargo, y retomando el problema planteado al inicio, más allá de que el minuterero del reloj no alcance el umbral de detección del movimiento en el sistema visual humano intuitivamente somos capaces de afirmar que la aguja se ha movido ya que, después de un cierto lapso de tiempo, observamos que no se encuentra en la misma posición. No obstante, la percepción del movimiento -desde la perspectiva que consideraremos en este trabajo- no se basa en ningún tipo de proceso intuitivo; sino que, por el contrario, el movimiento es una experiencia directa, únicamente codificada por el sistema visual (Nakayama, 1981, Bonnet, 1984a). En palabras de Max Wertheimer, el fundador de la Gestalt, podríamos decir que: “Uno no sólo ve que el objeto ahora está en un lugar diferente al anterior y por eso sabe que se ha movido, uno más bien ve el movimiento” (Wertheimer, 1912).

Por esta razón es que habitualmente consideramos al fenómeno del movimiento aparente dentro de la percepción del movimiento. El primer experimento que abordó dicha cuestión fue llevado a cabo por Exner (1888), quién demostró que los observadores humanos somos capaces de percibir movimiento a partir de dos chispazos separados en el espacio y el tiempo. Cuando la separación espacial y temporal es óptima (en torno a los 60 milisegundos), percibe movimiento aparente “puro” o movimiento *phi*. En este sentido, los resultados de Exner podrían apoyar la idea de que el movimiento puede ser derivado de la distancia y el tiempo, si no fuera porque Exner también encontró que a medida que el intervalo temporal (o espacial) se reducía, el observador no podía distinguir entre ambos chispazos pero continuaba percibiendo

⁸ Por ejemplo, existen diferencias importantes en los valores de umbral entre una tarea de detección de movimiento y una tarea de discriminación de la dirección.

movimiento. De esta manera, los resultados de Exner ponen de manifiesto que la detección del movimiento es independiente de otras sensaciones.

Según Nakayama (1985), el movimiento es una dimensión fundamental de la visión y no representa un proceso cognitivo, sino que es una dimensión sensorial primaria irreducible. Por tanto, la velocidad –que representa la característica fundamental de cualquier movimiento– debe de ser codificada directamente por sensores especializados en dicha función. Desde esta perspectiva, resulta poco plausible la hipótesis de que la velocidad del movimiento sea derivada por el sistema visual a partir de la relación entre distancia y tiempo. En definitiva, el hecho de que un sistema perciba movimiento a partir de una rápida secuencia de imágenes estáticas (véase figura 1.1b), permite seguir considerando válida la pregunta sobre cómo se computa la velocidad de un movimiento visual.

1.2 ¿Cómo se computa el movimiento?

1.2.1 Primeras etapas de análisis: El procesamiento temprano

El movimiento es, al menos para la Física, un cambio de posición a través del tiempo. En este sentido, cualquier sistema que pretenda detectar movimiento tendrá que, en primer lugar, identificar algo (una imagen) en una posición determinada (X_1) en un momento determinado (t_1) para después en otro momento (t_2) identificar la misma imagen en otra posición (X_2). Desde esta perspectiva, la rapidez del movimiento equivaldría a la razón entre la diferencia de las posiciones ($\Delta x = X_2 - X_1$) y el intervalo temporal ($\Delta t = t_2 - t_1$). Esta visión del movimiento - que podríamos denominar clásica- es, a grandes rasgos, la que utilizan los modelos de correspondencia (*correspondence models*) para explicar el cómputo de la velocidad. Sin embargo, dicho modelo presenta ciertos inconvenientes para explicar cómo el SV efectúa la correspondencia de las imágenes en el tiempo (Bruce, Green y Georgeson, 1996) (véase apartado 1.2.1.2). Otra aproximación al problema sugiere que es más simple para el SV recuperar la información de movimiento a partir de la variación de la imagen en el gradiente temporal. Ahora bien, ¿qué significa exactamente la variación de la imagen en el gradiente temporal?

Consideremos una imagen cualquiera, como por ejemplo la que se muestra en la figura 1.1a, podemos asumir, en principio, que todas las entradas del sistema visual son imágenes en dos dimensiones (2D) y que, por tanto, pueden representarse en un plano de coordenadas espaciales x e y . En este sentido, y más allá del problema que plantea el movimiento aparente (véase apartado 1.2.1.1), consideraremos que todo movimiento se traduce en una sucesión de imágenes 2D a lo largo del tiempo. Incluir la dimensión temporal en la percepción implica

pasar de una representación bidimensional de las imágenes en el plano (x,y) a una tridimensional representada por el volumen (x,y,t) , tal como se ve en la figura 1.1c. Desde esta concepción, el punto de arranque para el sistema visual es una distribución de luminancias (producida por el movimiento de la imagen) a través de las dimensiones x , y , t (Watson y Ahumada, 1985). En esta representación tridimensional, el movimiento queda determinado por la orientación y , específicamente, por la orientación en el plano (x,t) al cual denominaremos espacio-temporal (véase figura 1.1c).

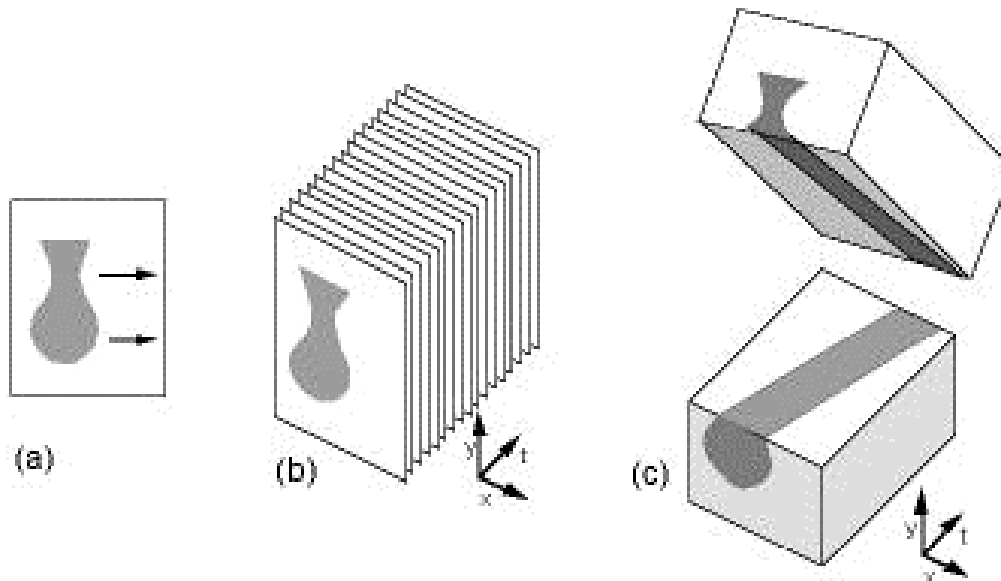


Figura 1.1 (adaptado de Adelson, 1991): (a) Imagen en el plano espacio-espacio (x,y) de un vaso moviéndose de izquierda a derecha. (b) Los fotogramas de la secuencia que describen el movimiento del vaso colocados uno detrás del otro. La tercera dimensión (t) representa el tiempo. (c) Vista transversal de la representación espacio-tiempo (x,y,t) de un objeto en movimiento. El vaso en movimiento dibuja un trazo inclinado.

A fin de entender cabalmente esta idea, consideremos un objeto que se mueve de izquierda a derecha como el vaso de la figura 1.1a. Si añadimos el eje temporal, obtenemos una representación tridimensional a partir de la superposición de todos los fotogramas de la secuencia uno detrás de otro (figura 1.1b). El movimiento del objeto queda representado por un trazo oblicuo en el plano espacio-temporal (x,t) que se puede visualizar a través de un corte transversal del volumen espacio-tiempo (x,y,t) (figura 1.1c). A partir de este esquema, podemos considerar al movimiento como orientación en el dominio espacio-temporal. Así, resulta evidente que si el objeto está quieto (velocidad = 0), el trazo que se dibujará en el plano espacio-temporal será vertical (orientación = 0°), mientras que, a mayor velocidad del objeto, mayor será la inclinación del trazo en el plano espacio-temporal.

La idea clave para comprender los desarrollos posteriores es considerar la imagen espacio-temporal como la entrada fundamental del sistema visual (Bruce et al., 1996). Esta idea

puede resultar poco familiar en un primer momento, pero, una vez que se asimila, demuestra ser muy útil para comprender el análisis de la visión del movimiento. De hecho, ésta es la idea en la que se apoyan los modelos con mayor plausibilidad biológica para explicar la detección del movimiento local (denominados habitualmente como *spatiotemporal models*). En definitiva, lo que estos modelos proponen es que el sistema visual recupera la información sobre movimiento a partir, simplemente, de la imagen espacio-temporal. Desde esta perspectiva, la noción de *campo receptivo espacio-temporal* (Adelson y Bergen, 1985) constituye un complemento necesario y eficaz para entender el funcionamiento del sistema visual de movimiento. Varios estudios (Hamilton, Albrecht y Geisler, 1989; McLean y Palmer, 1989) han comprobado la plausibilidad fisiológica de esta idea, señalando la existencia de neuronas corticales con campos receptivos con orientación espacio-temporal. Este descubrimiento ha reafirmado la vigencia de los modelos espacio-temporales, tanto los *modelos de energía*⁹ (Adelson y Bergen, 1985; van Santen y Sperling, 1984) como los modelos de *decodificación de frecuencias*¹⁰ (Watson y Ahumada, 1985).

En este sentido, si consideramos al movimiento como la orientación en el plano espacio-temporal, podemos asumir que cualquier sistema capacitado para detectar orientación en dicho plano experimentará el fenómeno del movimiento aparente bajo ciertas condiciones¹¹. Debido a esto, no es extraño que veamos movimiento en el cine y, por tanto, no resulta del todo adecuada la denominación de “ilusión”¹² para este tipo de fenómenos (Adelson, 1991). Según Watson: “todo movimiento es aparente” (Watson y Ahumada, 1985).

Desde el punto de vista matemático, el problema de analizar movimiento y el de analizar orientación en el espacio son prácticamente el mismo. La diferencia básica radica en que el análisis de la orientación se realiza -tradicionalmente- sobre el plano de coordenadas espaciales (x,y), mientras que el análisis del movimiento tiene lugar en el volumen espacio-tiempo (x,y,t). Dado que el tema del análisis espacial de la imagen ha sido ampliamente estudiado, si tratamos a la dimensión temporal (t) como una dimensión espacial, podemos transferir nuestro conocimiento sobre el funcionamiento del sistema visual en el dominio espacial –por ejemplo, con respecto a los mecanismos de detección de la orientación- al dominio espacio-temporal. Desde esta perspectiva, la noción de campo receptivo espacio-temporal (Adelson y Bergen, 1985), que mencionábamos anteriormente, resulta necesaria para que el sistema visual lleve a cabo el análisis del movimiento.

⁹ Tradicionalmente conocidos como “energy models”.

¹⁰ Del Inglés: demodulation-frequency.

¹¹ Análogamente se formula de manera semejante la percepción de la profundidad (Bruce et al., 1998).

¹² Véase además nuestra particular visión sobre el uso de esta palabra en la presentación de este trabajo.

Hubel y Wiesel obtuvieron el premio Nóbel de Fisiología y Medicina en 1981 por su trabajo sobre las neuronas de la corteza visual primaria (área V1) del gato. En él desvelan no sólo la organización de las células en la corteza visual primaria, sino también el procesamiento de la información que tiene lugar en el área V1. Los autores establecen además que la mayoría de las células de la corteza tienen campos receptivos alargados y, por tanto, responderán mejor a estructuras alargadas (líneas, bordes, etc.). Asimismo, Hubel y Wiesel (1962, 1965, 1968) clasifican dichas células en función de la complejidad de su respuesta en *simples*, *complejas* e *hipercomplejas*. Todas ellas tienen una preferencia de orientación por lo que responden mayormente a las orientaciones que están sintonizadas, lo que se corresponde directamente con la forma del campo receptivo de la célula. Por esta razón, se las suele denominar células selectivas a la orientación¹³.

En las células simples, los campos receptivos contienen una región excitatoria y una región inhibitoria dispuestas lado a lado, como muestra la figura 1.2. Las células simples responderán mejor a un borde o una barra de determinado grosor y con una orientación y localización concretas en el campo visual. Se podría decir que su máxima respuesta se obtiene cuando el estímulo coincide exactamente con la región excitatoria. En este sentido, se las conoce habitualmente como “detectores de bordes”. A modo de ejemplo, podemos observar en la figura 1.2a el campo receptivo esquemático de una célula que respondería fundamentalmente a bordes verticales, mientras que la representada en la figura 1.2b respondería a bordes orientados. Las células complejas también responderán a una barra con determinada orientación y tamaño pero, en principio, dichos estímulos podrán ubicarse en cualquier lugar de un área particular del campo visual (Rosenzweig, Leiman y Breedlove, 2001). El movimiento de la barra dentro del campo visual de la neurona provoca una respuesta ya que se activa todo el campo receptivo de la neurona. Habitualmente, las células complejas muestran una selectividad a la dirección del movimiento, respondiendo preponderantemente en una dirección de movimiento determinada e inhibiendo la dirección contraria. Las células hipercomplejas (también denominadas *end-stopped cells*, véase más adelante), poseen áreas inhibitorias en los extremos de sus campos receptivos por lo que su mayor respuesta se obtiene ante barras orientadas, pero de longitud limitada. Esta característica particular, las hace propicias para la detección de “terminadores”¹⁴ en el estímulo (véase apartado 1.2.2.2). Nótese que si bien todas las células de la corteza visual primaria presentan el fenómeno de la sumación espacial,

¹³ Dichas células también estarían sintonizadas a una rapidez particular, lo cual es coherente con el modelo de los detectores Reichardt (véase más adelante).

¹⁴ La palabra “terminador” es una traducción literal del inglés (*terminator*) y se utilizará a lo largo del texto para referirnos a ciertos puntos particulares de un estímulo. Específicamente, se refiere a los puntos extremos de una línea o borde y también a todos aquellos puntos provenientes de conjunciones de líneas en la imagen, que se caracterizan por contener información sobre el movimiento global del objeto (Ferrera y Wilson, 1990).

respondiendo con mayor intensidad a medida que se incrementa la longitud de los bordes hasta alcanzar la longitud máxima del campo receptivo, las células hipercomplejas aumentan su respuesta con el incremento de la longitud, pero sólo hasta alcanzar un tamaño menor que el largo de sus campos receptivos.

Esta estructura, descrita inicialmente por Hubel y Wiesel (1965), es la base para el cómputo del movimiento. Si, como decíamos anteriormente, el movimiento es para el sistema visual la orientación en el plano espacio-temporal del volumen (x,y,t) , podemos suponer – a partir de los hallazgos de Hubel y Wiesel - la existencia de neuronas con campos receptivos espacio-temporales sintonizadas a diferentes orientaciones. Dichas neuronas responderían preferentemente a bordes que se mueven en una determinada dirección¹⁵. La existencia de este tipo de neuronas con campos receptivos espacio-temporales es plausible desde el punto de vista fisiológico y ha dado lugar a los modelos espacio-temporales. La figura 1.2b y 1.2c podrían representar un campo receptivo espacio-temporal si consideramos que el eje vertical de las figuras representa la dimensión temporal (t) ¹⁶. En conclusión, podemos decir que el movimiento se relaciona con la orientación espacial a través de un simple cambio de variables: (x,y) por (x,t) .

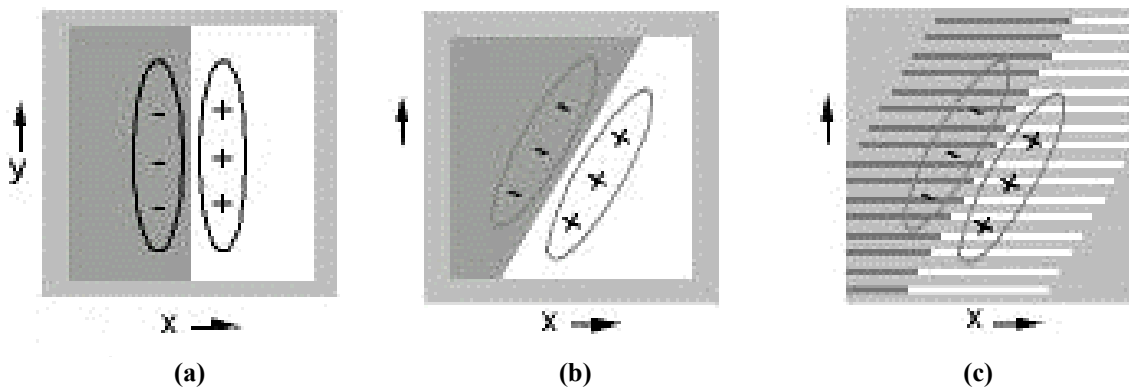


Figura 1.2: Campos receptivos de las neuronas del área visual primaria (V1). (a): Campo receptivo de una neurona que responde bien a un borde vertical. (b): Un campo receptivo orientado cuya preferencia son bordes orientados. (c): El mismo campo receptivo que en B pero enfrentada a un movimiento aparente como el que vemos en el cine. Evidentemente la célula responde igualmente bien en este caso.

Las neuronas descritas por Hubel y Wiesel (1965) no responden exclusivamente al movimiento continuo sino que también responderían al movimiento aparente provocado, por ejemplo, a partir de una secuencia de vídeo (véase figura 1.2c). Este tipo de células son las responsables de la primera etapa del tratamiento de la información respecto al movimiento

¹⁵ La mayoría de las células complejas (que son más de las $\frac{3}{4}$ partes de la población de neuronas de V1) son selectivas a la dirección respondiendo exclusivamente al movimiento en una dirección.

¹⁶ Intencionalmente no se ha indicado la dimensión del eje vertical en las figuras 2a y 2b a fin de permitir esta doble lectura.

(Sekuler et al., 2002) o, dicho de otra manera, son las responsables de detectar el movimiento local. Sin embargo, los mecanismos por los cuales el sistema visual extrae la información sobre movimiento en las primeras etapas plantean algunos problemas. El sistema visual debe resolver dichos problemas a fin de ser eficaz en la tarea de medir el movimiento (véase más adelante).

En este primer análisis de la información, las neuronas selectivas a la orientación actúan como filtros que evidencian la presencia de objetos móviles en las regiones locales de sus campos receptivos (Emerson, Bergen, y Adelson, 1992). Las salidas de estos filtros locales en V1 activarán una segunda fase de análisis que tiene lugar en el área visual medio temporal (tradicionalmente llamada MT) con posibilidad de etapas intermedias (p.e. V3a). El procesamiento que tiene lugar en MT (o V5) implica etapas posteriores de elaboración de la información que permitirá codificar el movimiento global del objeto (véase apartado 1.2.2). Sin embargo, ya a nivel de V1, el sistema visual se enfrenta a una serie de problemas que tienen que ver con la multiplicidad de estímulos distales que se corresponden con un único patrón de luminancias en la retina, es decir, con un mismo estímulo proximal. En cada instante, la distribución de luz en la retina (y por tanto la distribución de información que llega a V1) es consistente con una gran cantidad de objetos y patrones de iluminación, conformando así una serie de situaciones ambiguas para el sistema visual, al menos en las etapas tempranas de tratamiento de la información. Buena parte de estas situaciones de ambigüedad se relacionan con la estructura de nuestro sistema visual (por ejemplo, la necesaria representación de un mundo tridimensional en imágenes bidimensionales¹⁷), y responden seguramente a exigencias de la evolución. Algunas de las ambigüedades que se relacionan con la detección de las señales locales de movimiento se describen en los apartados siguientes.

El sistema visual utilizará varios recursos de información suplementaria (por ejemplo el uso de restricciones y regularidades provenientes del mundo físico) para minimizar la ambigüedad que implican estas situaciones (Sekuler et al., 2002) y resolver así el problema que representa para un organismo no poder distinguir entre diferentes situaciones. En los apartados siguientes describimos tres de estos problemas a los que se enfrenta el sistema visual en las primeras etapas del tratamiento (área V1) de la información sobre movimiento. Posteriormente, nos centraremos en el análisis de la información que se realiza en la segunda fase de procesamiento de la información (área MT) que resulta decisiva para resolver las ambigüedades que surgen del análisis local.

¹⁷ Conocido habitualmente en la literatura científica como “*The inverse problem*”.

Reichardt Detectors: el problema del movimiento aparente

La primera aproximación computacional (Reichardt, 1961) sobre la detección del movimiento visual proviene del trabajo que llevaron a cabo un biólogo, Bernard Hassenstein, y un físico, Werner Reichardt, durante la década del 50 (Hassenstein y Reichardt, 1956). La historia es curiosa ya que comienza con una promesa de guerra (cuando Hassenstein y Reichardt eran aún estudiantes) de que, si salían con vida de aquello, harían “algo grande” (Borst, 2000). Años después, fundan el “*Research Group of Cybernetics*” en el Instituto Max-Planck de Biología en Tübingen (Alemania) desde donde investigan la visión de los insectos. Allí se programan y ejecutan los experimentos que, usando la respuesta opto-motora del escarabajo¹⁸ como variable dependiente, permitieron desarrollar el modelo para la detección del movimiento conocido como “*correlation type motion detector*” o, como se le denomina habitualmente: detectores Reichardt.

La idea básica de los detectores Reichardt es la de correlacionar respuestas: si asumimos la interconexión de dos sub-unidades fotosensibles vecinas (fotorreceptores, por ejemplo), podemos pensar en una computación sencilla que permita detectar movimiento a partir de un retraso (*delay*) de la señal que entre por la primera de las sub-unidades, y una comparación posterior de la misma con la señal que llega por la otra sub-unidad. La figura 1.3 representa de manera esquemática el funcionamiento de un detector Reichardt.

Si pensamos que las entradas del sistema visual son señales luminosas que varían en el espacio y el tiempo, podemos asumir que los dos canales de entrada de información (sub-unidades del detector Reichardt: A y B) se dedican a muestrear de forma permanente¹⁹ la señal luminosa en dos ubicaciones diferentes (pero cercanas) del campo retiniano. Al activarse una de las dos sub-unidades, por la presencia de un cambio de luminancia en su campo receptivo, la señal se divide en dos recorridos diferentes (véase figura 1.3c): uno, conducirá a la señal a un filtro de retraso (Δ) para “dar tiempo” a que –si la señal provenía de un objeto en movimiento en dirección A→B que activaría posteriormente a la sub-unidad (B)– llegue la señal que entrará posteriormente por el canal B. El otro recorrido, llevará a la señal directamente (salteándose el filtro de retraso) a encontrarse con aquella señal enlentecida por el filtro de retraso en la unidad M. Las señales que provienen del filtro de retraso son multiplicadas por la señal instantánea que proviene del otro canal (dicha multiplicación se representa mediante las unidades M, en la figura), constituyendo así la señal de salida de cada sub-unidad (R_1 y R_2).

¹⁸ beetle *Chlorophanus* (Borst, 2000).

¹⁹ Describir las particularidades de la frecuencia temporal de muestreo de cada unidad del receptor excede los objetivos específicos de este trabajo. Puede consultarse una descripción completa de este aspecto en van Santen y Sperling (1985).

Dichas señales (de salida de cada sub-unidad) se sustraen para generar la respuesta del detector (R). A través de esta substracción, se consigue una respuesta que es capaz de codificar la dirección del movimiento. Obsérvese que para el detector representado en la figura 1.3c, un movimiento hacia la derecha (desde A hacia B) produciría una R positiva dado que R_2 tendría a 0 y R_1 tendría un valor positivo. Sin embargo, un movimiento en dirección contraria (desde B hacia A) produciría valores de R negativos, dado que en este caso R_1 sería nulo y R_2 tomaría valores positivos.

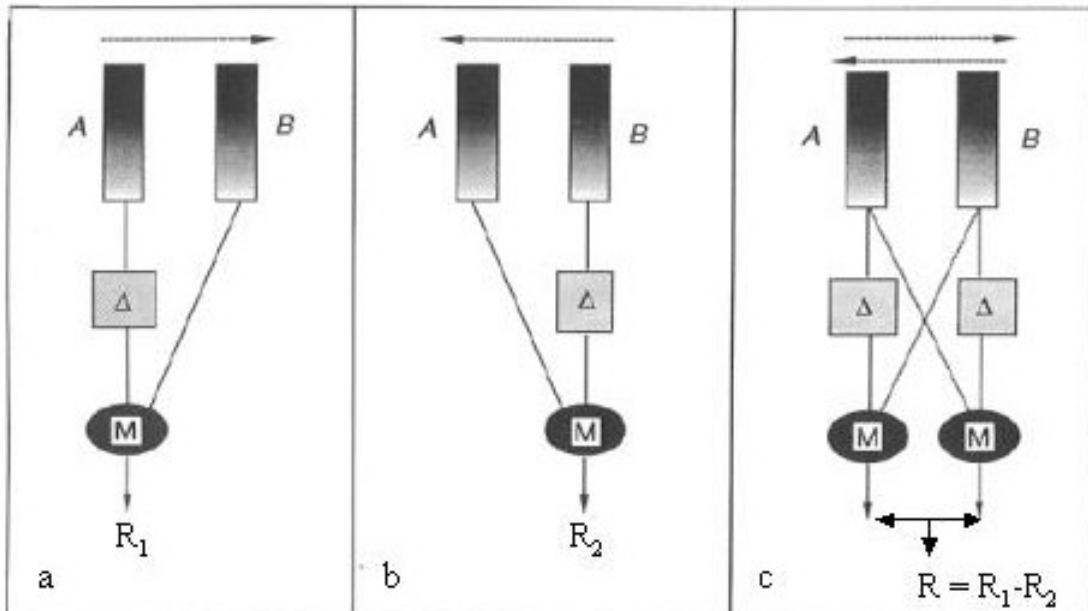


Figura 1.3: Esquema de la estructura básica de un detector Reichardt. El panel de la izquierda (a) representa la situación de detección de un movimiento de izquierda a derecha. El panel central (b), la situación contraria en dónde el movimiento es de derecha a izquierda. (c) representa la estructura completa de un detector Reichardt que es capaz de especificar la dirección del movimiento a partir del signo de su salida (ver texto para más detalle).

Más allá de la validez o no de este modelo para la visión humana, existe evidencia empírica (fisiológica y conductual) que respalda la idea de que los mecanismos de correlación están en la base de los procesos de detección del movimiento en los insectos. Asimismo, debemos tener en cuenta que el modelo de Reichardt ha sido el gran inspirador para muchos de los trabajos de investigación en visión del movimiento en humanos. Si bien es cierto que los mecanismos de detección del movimiento en la visión humana son aún muy discutidos, no debemos olvidar que varios de los modelos actuales (Adelson y Bergen, 1985; van Santen y Sperling, 1984) están inspirados en el modelo de Reichardt hasta el punto que la salida que proponen cada uno de ellos es prácticamente la misma a la originalmente planteada por Reichardt (Borst, 2000; Dror, 1998).

Sin embargo, la estricta descripción matemática de este modelo (véase Reichardt, 1961) nos lleva a varias predicciones contra-intuitivas que no han sido experimentalmente comprobadas en ninguna especie ni tampoco para la visión humana. Por ejemplo, el modelo predice una respuesta que no aumenta con el incremento de la velocidad del movimiento, sino que disminuye más allá de una rapidez óptima a la cual estaría sintonizado cada receptor (en función de la demora impuesta por el filtro de retraso) (Borst, 2000).

Además, los detectores Reichardt presentan un inconveniente para el sistema visual. Si partimos de su estructura, debemos asumir que dichos detectores son incapaces de distinguir entre dos tipos de estímulos que son físicamente muy diferentes. Específicamente, el modelo daría respuestas idénticas a un estímulo que se encendiera y se apagara en el campo receptivo de una sub-unidad (A), para posteriormente reaparecer en el campo receptivo de la otra sub-unidad (estímulo estroboscópico), que a un estímulo que se moviera suavemente desde el campo receptivo de la primera sub-unidad hacia el campo receptivo de la segunda. En definitiva, el modelo no permite distinguir entre movimiento aparente y movimiento continuo. Sin embargo, dado que el sistema visual tampoco distingue habitualmente entre uno y otro tipo de movimiento (al menos en determinado rango de valores), esto no se debería considerar como una falla del modelo sino que, por el contrario, representa un elemento más que apoya la viabilidad del mismo²⁰.

En conclusión, el modelo de los detectores Reichardt fija las bases de cómo los investigadores han pensado que el sistema visual lleva a cabo la detección del movimiento y, por tanto, ha influido sobremanera en el diseño de los experimentos de las últimas décadas. Sin embargo, no nos dedicaremos aquí a hacer un repaso de todos los modelos que surgieron a partir del modelo de Hassenstein-Reichardt (por ejemplo, el modelo neurofisiológico de Barlow y Levick, 1965) ya que excedería a los objetivos de este capítulo. Sin embargo, hemos descrito aquí el modelo de los detectores Reichardt por entender que presenta una característica singular: su principal aportación ha sido la de generar un marco teórico consistente desde donde pensar cómo el sistema visual detecta el movimiento.

²⁰ No obstante, todos sabemos que la tasa de muestreo tanto temporal como espacial a la que se presenta una película es un factor determinante de la calidad de la misma, y que nuestro sistema visual está capacitado para identificar variaciones de la misma. A medida que la tasa de muestreo aumenta y, por consiguiente, los fotogramas están más cerca el uno del otro (espacial y temporalmente), la percepción del movimiento es más próxima a la que percibimos ante un movimiento continuo. El intervalo temporal óptimo para la percepción del movimiento es de aproximadamente 60 milisegundos, aunque depende fuertemente de la distancia entre los estímulos y de la intensidad de los mismos. La denominada ley de Korte (1915) expresa el tipo de relaciones que deben darse entre estas tres variables para que percibamos movimiento.

El problema de la correspondencia

En una etapa temprana del proceso de extracción del movimiento, el sistema visual se enfrenta a una fuente de ambigüedad específica: el problema de saber qué partes de la primera imagen se corresponden con qué partes de la segunda. Si un punto de luz que se proyecta en determinadas coordenadas retinianas (x_0, y_0) se detecta en el tiempo t_1 y posteriormente se vuelve a detectar en el tiempo t_2 , en otras coordenadas (x_1, y_1) , podemos asumir que (cumpliéndose una serie de condiciones) se percibirá movimiento. Desde esta perspectiva, el movimiento se basa en un proceso de *matching* que implica la correspondencia en el tiempo y en el espacio. Sin embargo, es fácil imaginar lo costoso que puede resultar esta tarea de *matching* cuando el estímulo contiene más de un elemento que se mueve, como suele ser el caso habitual para nuestro sistema visual.

Dawson (1991) propone que el sistema visual se sirve de tres recursos informativos suplementarios provenientes del mundo físico, emulando las propiedades del movimiento en el mundo natural. Dichos recursos pueden expresarse en forma de principios o restricciones del mundo natural que el cerebro parece tener en cuenta a la hora de percibir movimiento. Las tres restricciones serían: *el principio del vecino más cercano* que establece que es necesario minimizar la distancia media entre un punto de la imagen en el tiempo t_1 y su correspondiente en t_2 ; *el principio de suavidad* que implica que el movimiento del mundo real es suave y por lo tanto es necesario minimizar los cambios de velocidad entre puntos correspondientes de la imagen; y, por último, *el principio de la integridad* del elemento que se basa en que en el mundo natural los objetos no suelen dividirse ni fundirse y que, por lo tanto, los elementos que componen las superficies en movimiento deberán mantenerse a través del tiempo.

Este tipo de enfoques como el de Dawson (1991), que basan las estrategias de resolución de los problemas en el conocimiento del mundo físico, hacen referencia a un tipo de procesamiento de la información: el procesamiento de arriba abajo (*top-down*). Los principios que propone Dawson se aplican a la imagen global o, por lo menos, a grandes porciones del campo visual. En este sentido, se asume que propiedades como el color o la forma ejercen poca influencia en la correspondencia en el movimiento; lo cual resulta lógico a partir de los resultados de Ungerleider y Mishkin (1982) (véase también Livingstone y Hubel, 1988) que confirman que el sistema visual es capaz de realizar dos tipos de tratamiento diferentes de la información: uno para la identificación de los objetos (sistema ventral) y el otro para la localización de los mismos (sistema dorsal)²¹. Esta concepción viene siendo muy cuestionada en la actualidad debido a que el tipo de respuesta que utilizamos (perceptiva o motora) afecta a

²¹ También se pueden encontrar en la literatura como el “sistema qué” y el “sistema dónde” respectivamente.

la selección de la información que realiza el sistema (Goodale y Milner, 1992; Milner y Goodale, 1995; pero véase también Smeets y Brenner, 2001). De todas maneras, el tema de cómo influyen otras variables como el color o la forma en el movimiento parece ser un tema controvertido ya que varios trabajos concluyen que la similitud entre los estímulos juega un papel primordial en la correspondencia (p.e. Sekuler y Bennett, 1996; Tse, Cavanagh y Nakayama, 1998).

Por otro lado, no debemos olvidar los efectos de percepción bi o multi estable de movimiento. Cuando el sistema visual se enfrenta a situaciones donde los principios descritos por Dawson no resuelven la ambigüedad (imagine un punto que se enciende y se apaga en una posición para después reaparecer en dos posiciones diferentes –una a la izquierda y otra a la derecha del estímulo original, pero exactamente a la misma distancia que el primero). En este tipo de situaciones, ocurren las percepciones bi-estables o multiestables de movimiento que implican que el sujeto alterne a intervalos de pocos segundos la percepción dominante (movimiento en una u otra dirección, por ejemplo) luego de mirar fijamente por un lapso de tiempo este tipo de estímulos. Estos estímulos ambiguos resultan de sumo interés para estudiar los factores que inciden en la resolución del problema de la correspondencia en el movimiento y han sido utilizados, por ejemplo, en los trabajos clásicos de Ramachandran y colaboradores (Anstis y Ramachandran, 1987; Ramachandran y Anstis, 1985) para determinar la influencia de atributos, como la forma y el color, en la percepción del movimiento. Sin embargo, los atributos que pueden influir en la percepción del movimiento no son solamente visuales sino que también pueden provenir de otros contextos, por ejemplo el de las relaciones semánticas (para una completa revisión de este aspecto puede consultarse Yu, 2000).

El problema de la apertura: *The Aperture Problem*

Debido a la eficiencia a la que nos tiene acostumbrados el sistema visual, no solemos ser conscientes de lo difícil del trabajo de proveernos en todo momento de la información que utilizamos para cada pequeña acción de nuestra vida cotidiana. Pensemos que nuestro cerebro debe construir una representación suficientemente precisa del mundo exterior basándose en la información que recoge mediante determinadas neuronas con pequeños campos visuales. Este hecho determina una “sutileza” computacional a la que cualquier sistema de visión (natural o artificial) se debe enfrentar. En este sentido, el problema de la apertura constituye un elemento fundamental para comprender el funcionamiento de nuestro sistema visual.

Como se menciona anteriormente, el sistema visual extrae la información de movimiento local desde la imagen retiniana a través de los campos receptivos de las neuronas que se encuentran en el área visual primaria (V1). Debido a que los contornos de una imagen vistos a

través de una apertura pequeña parecen moverse solamente en la dirección perpendicular a ellos, se introducen variaciones en la medida de las propiedades más básicas del movimiento (por ejemplo, de la velocidad). A esta situación, común a todos los sistemas visuales, se le conoce con el nombre de “el problema de la apertura”.

La primera idea referida al problema de la apertura se le adjudica a Pleikart Stumpf en 1911 (Todorovic, 1996). Sin embargo, recién en 1935, Hans Wallach describe apropiadamente el problema (Wuerger, Shapley y Rubin, 1996). Cualquier vector de movimiento se puede descomponer –desde el punta de vista físico- en dos vectores ortogonales: uno paralelo a la orientación del contorno en movimiento y el otro perpendicular al mismo (véase figura 1.4). La suma vectorial de estos dos vectores permite obtener un nuevo vector que, desde el punto de vista físico, señala la dirección y la rapidez del movimiento. Sin embargo, cuando una línea suficientemente larga (como para que ninguno de sus extremos caiga dentro de la apertura) se mueve a través de una pequeña apertura, el vector paralelo a la orientación del contorno no resulta visible. Dicho vector expresa el movimiento de la línea que se desplaza sobre sí misma y, por tanto, no genera una estructura espacio-temporal que pueda ser detectada por el receptor (figura 1.4).

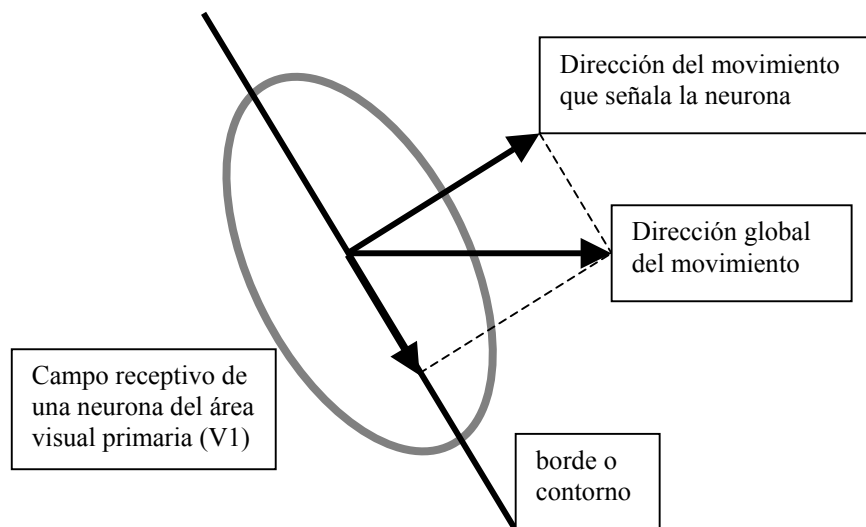


Figura 1.4: Representación esquemática de lo que señala un detector de movimiento en el área visual primaria (V1) de la corteza visual. El vector global del movimiento se puede descomponer en dos vectores ortogonales de menor módulo. El detector de movimiento local sólo es capaz de detectar el vector perpendicular a la orientación del contorno.

El que un detector de movimiento “observe” el mundo a través de su pequeña “ventana” (Hildreth, 1983) implica que el movimiento local de cualquier contorno resulte ambiguo. El detector sólo será capaz de codificar la información de uno de los dos vectores componentes del movimiento: el perpendicular a la orientación del contorno (figura 1.4) y, por consiguiente,

diferentes movimientos -desde el punto de vista físico- resultan idénticos para la “mirada” de los detectores (véase figura 1.5 para un ejemplo de esta situación).

La ambigüedad intrínseca a la detección del movimiento local que implica el problema de la apertura puede ser comprobada fácilmente a través de la experiencia que se representa mediante los dos paneles de la figura 1.5. La figura muestra lo que veríamos de dos movimientos muy diferentes de un objeto (un lápiz) a través de una pequeña apertura. Tanto cuando el objeto se mueve hacia la derecha (figura 1.5a), como cuando se mueve hacia abajo (figura 1.5b), veríamos exactamente el mismo movimiento a través de la apertura. Resulta evidente, por tanto, que un mismo movimiento local (el que se ve en las aperturas de las figuras 1.5) puede corresponder a diversos movimientos globales del objeto. En este sentido, se considera que las señales locales de movimiento contienen información ambigua.

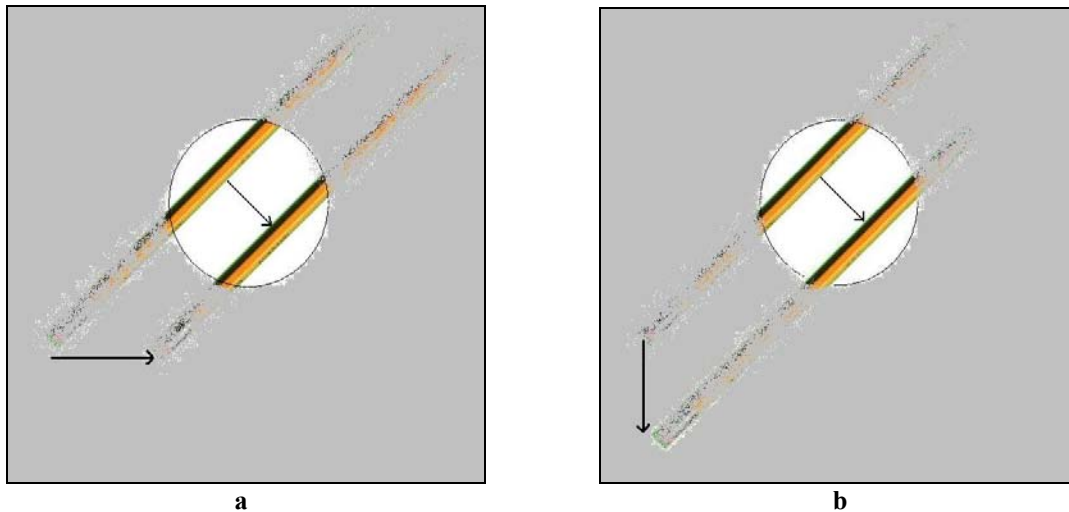


Figura 1.5: La ambigüedad de las señales locales de movimiento. (a) El lápiz se mueve hacia la derecha, mientras que a través de la apertura sólo se observa el movimiento en la dirección perpendicular a él. (b) El lápiz se mueve hacia abajo mientras en la apertura se observa el mismo movimiento que en A. Es decir, en la dirección perpendicular a su orientación.

En definitiva, la respuesta de una neurona puede desencadenarse por cualquiera de los movimientos que sean consistentes con el desplazamiento que indica el vector perpendicular al contorno (la figura 1.5 muestra dos de esos posibles movimientos). En la figura 1.6 se señalan todos los movimientos posibles mediante flechas que salen del centro del campo receptivo del detector. La línea paralela al contorno y tangente al campo receptivo representa el lugar geométrico de todos los extremos finales de los posibles vectores de movimiento global consistentes con el movimiento que señala el receptor (señal local de movimiento). A esta línea se le conoce con el nombre de *línea de restricción* y ha sido propuesta como una posible solución que instrumentaría el sistema visual para superar el problema de la apertura (véase apartado 1.2.2.1).

Asimismo, cuando un objeto se mueve hacia la derecha (por ejemplo) y una neurona determinada detecta un borde vertical de este objeto, dicha neurona señalará correctamente la dirección del movimiento (el detector será capaz de codificar correctamente la dirección del movimiento presumiblemente a partir de mecanismos selectivos a la dirección, del tipo de los descritos para los detectores Reichardt). Sin embargo, habrá también muchas otras neuronas que responderán como si el movimiento fuera en la dirección perpendicular a la orientación del contorno que esté atravesando su campo receptivo en ese momento. El problema de la apertura surge entonces a la hora de codificar el movimiento global, como puede ser el de un objeto que ocupe una parte importante del campo visual, ya que éste no podría ser codificado a partir de las señales locales de movimiento.

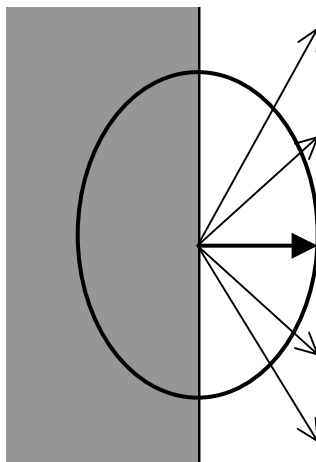


Figura 1.6: El problema de la apertura muestra la ambigüedad de la señal de movimiento que emite el detector local. El contorno que atraviesa el campo receptivo puede moverse en cualquiera de las direcciones indicadas por las flechas que salen del centro del campo receptivo. Sin embargo, para el detector, el movimiento siempre será el que indica la flecha central (perpendicular a la orientación del contorno). Ver texto para más detalles.

El patrón de movimiento (movimiento global) se construye a partir de una serie de reglas que el sistema visual utiliza para computar la señal global de velocidad a partir de las señales ambiguas provenientes del movimiento local de la imagen. Si bien se han propuesto varios métodos matemáticos para solventar el problema de la apertura (intersección de restricciones, promedio de vectores, etc.), resulta difícil asumir la implementación de cualquiera de ellos en un sistema visual biológico. Además, ninguno de estos métodos es capaz por sí sólo de explicar la totalidad de los datos psicofísicos sobre la percepción del movimiento (Weiss, 1998).

En definitiva, nos encontramos aún en la búsqueda de un proceso de integración biológicamente plausible que sea capaz de computar la señal del movimiento global (2D) de una imagen a partir de las diferentes señales unidimensionales (1D) detectadas localmente. De forma análoga, al detectar movimiento en profundidad (expansión/contracción) se integran – presumiblemente en el área MST- las señales locales de movimiento de los bordes del objeto

(Gray y Regan, 1998; Moliner, Maiche y Estaún, 2000). Sin embargo, es a nivel del área MT (*pattern cells*) que tiene lugar el primer proceso de integración de las señales locales para detectar movimiento global en el plano frontal.

Todo lo descrito hasta ahora con respecto a la codificación de la dirección del movimiento sucede también (de manera similar) con respecto a la codificación de la rapidez. En principio, la evidencia empírica señala que existen células específicamente sintonizadas a diferentes rangos de rapidez (Orban, 1984). Dichas células serían las encargadas de transmitir la información sobre la rapidez del estímulo a una segunda área (MT) donde se integrarían todas las informaciones. En el apartado siguiente, se describen brevemente algunos de los mecanismos propuestos para la integración de las señales locales, tanto en lo que refiere a la dirección del movimiento como en lo que respecta a la rapidez.

1.2.2 El área MT: Integrando señales

Es evidente que el propósito del sistema visual no es el de computar movimiento local, sino el de crear una representación útil para manejarnos en el entorno. Por lo general, el tipo de objetos con que nos enfrentamos a diario son grandes estructuras a las que el sistema visual debe asignar movimiento. Por tanto, es de suponer que el sistema visual tiene que computar movimientos globales asociados con objetos y superficies, y no simplemente movimientos locales asociados con regiones específicas del campo visual. A tales efectos, el sistema visual necesita de una segunda etapa de procesamiento de la información.

La segunda fase del análisis de la información sobre movimiento parece comenzar con las neuronas ubicadas en el área medio temporal (MT) que reciben directamente muchas de las salidas de las neuronas de V1. Al igual que sucede en V1, casi la totalidad de las neuronas del área MT responden al movimiento y están sintonizadas a una dirección. Sin embargo, a diferencia de lo que sucede en las neuronas de V1, los campos receptivos de estas neuronas son más grandes²², lo cual reafirma la idea de que es aquí donde se integra la información proveniente de V1.

En este sentido, podemos suponer que una segunda área de análisis de la información de movimiento con campos receptivos mayores ha sido la solución encontrada por la evolución para, a la vez que solventar el problema de la apertura, no perder la posibilidad de codificar el movimiento local. De esta manera, la percepción del movimiento no viene determinada solamente por las respuestas locales al movimiento del estímulo, sino que estas informaciones

²² Los campos receptivos de las neuronas en MT podrían oscilar entre los 6 y los 10 grados visuales, mientras que los campos en V1 se estima que no sobrepasan el medio grado (Braddick y Qian, 2001)

locales de velocidad son integradas y combinadas posteriormente. Mediante este proceso de combinación de señales el sistema nervioso acostumbra a resolver la ambigüedad proveniente de las medidas de neuronas individuales. Ante una señal ambigua, el sistema nervioso busca disminuir dicha ambigüedad agregando señales provenientes de neuronas sintonizadas de manera diferente (Sekuler et al., 2002). En el caso del movimiento, el sistema visual intenta reducir la ambigüedad de las señales locales de V1 a través de la conexión de varias neuronas sintonizadas a distintas direcciones (en V1) con una única neurona en MT. Así, la selectividad a la dirección del movimiento de las neuronas de MT resulta cualitativamente distinta de la de las neuronas de V1, lo cual refuerza su papel fundamental en la extracción del vector de movimiento global.

Por tanto, podemos decir que las neuronas de MT responden al movimiento *per se*, ya sea que la señal provenga de cambios en la luminancia, en el color o incluso en la textura (Sekuler et al., 2002). Sus salidas son proyectadas a distintas áreas del cerebro que contribuyen en la detección de aspectos fundamentales para la percepción del movimiento, como son la codificación de la expansión y la rotación (Tanaka y Saito, 1989), o el control de los movimientos oculares (Schall, 2000). Asimismo, vale la pena aclarar que si bien el área MT es fundamental para la percepción del movimiento y es una de las vías más importantes para la computación de la velocidad, también existen otras áreas y otras vías relacionadas directamente con la percepción del movimiento. Los estudios con estimulación magnética trans-craneal aportan clara evidencia al respecto, ya que han permitido descubrir una vía de información que “vuelve” desde el área MT a V1 que al parecer podría estar relacionada con la toma de conciencia por parte del sujeto de la presencia de un movimiento visual (Beckers y Homberg, 1992).

Una solución obvia a la ambigüedad que surge del problema de la apertura sería la de disponer de campos receptivos más grandes que no sufrieran por tanto el problema que se describe en el apartado anterior. Sin embargo, hay que tener en cuenta que si las neuronas de V1 no estuvieran dotadas de campos receptivos pequeños, el sistema visual perdería capacidad para detectar movimiento en una escala fina, es decir, movimiento local. Además, como se menciona más arriba, existen otros mecanismos a través de los cuales el sistema visual puede solventar el problema de la apertura.

Adelson y Movshon (1982) (pero véase también Bonnet, 1981) distinguen tres métodos para estimar el patrón de movimiento o movimiento global de un cierto tipo de estímulos llamados *plaids*²³: la intersección de restricciones, el seguimiento de burbujas y el promedio de

²³ Patrón estimular similar a una “colcha escocesa” que puede conformarse a partir de la superposición de dos modulaciones unidimensionales de la luminancia (enrejados) Véase figura 1.9 para más detalle.

vectores. Los resultados experimentales revelan un panorama intrigante ya que el patrón percibido de movimiento de estos estímulos es, algunas veces, el verídico (coincidiendo con las predicciones de la intersección de restricciones y el seguimiento de burbujas) y, otras veces, es claramente desviado hacia la dirección y rapidez consistente con las predicciones del promedio de vectores. De todas maneras, la percepción de movimiento en los *plaids* es fuertemente influenciada por factores como la orientación (Yo y Wilson, 1992; Castet et al., 1993), el contraste (Stone, Watson y Mulligan, 1990), la ubicación retinotópica del estímulo y el tiempo de presentación (Yo y Wilson, 1992).

Una buena parte del conocimiento sobre la visión en los últimos años se ha centrado en el tema de cómo resuelve el cerebro el problema de la apertura. Para ello, la mayoría de los modelos asumen un esquema de acción en dos fases. En la primera fase (a nivel de V1) se computan las señales locales y en la segunda se integran dichas señales a fin de permitir estimar la velocidad global del objeto. La naturaleza de dicho proceso de integración de la información es aún hoy día un tema controvertido. Existen diversas propuestas para explicar el mecanismo mediante el cual se llevaría a cabo esta integración, aunque algunos de ellos carecen de plausibilidad biológica. En lo que sigue, describiremos brevemente los tres métodos más conocidos, prestando especial atención al mecanismo de promedio de vectores (apartado 1.2.2.3) que, por otro lado, resulta de particular interés para el análisis de los resultados obtenidos en los experimentos de este trabajo.

La intersección de restricciones

El mecanismo de la intersección de las líneas de restricción (IOC, por sus siglas en inglés) fue propuesto inicialmente por Adelson y Movshon (1982) como una posible solución al problema de la apertura. El método utiliza solamente el movimiento local de dos contornos de la imagen para computar el movimiento global. La idea se apoya en que matemáticamente es simple encontrar la intersección de todos los movimientos globales que serían consistentes con estos dos movimientos locales a través de las líneas de restricción. Además, este mecanismo puede utilizar información proveniente de los principios o restricciones que rigen al movimiento natural, propuestos inicialmente por Dawson (1991) y descritos más arriba (véase apartado 1.2.1.2).

Supongamos, por ejemplo, un cuadrado que se mueve hacia la derecha como muestra la figura 1.7. Las señales locales que transportan las neuronas cuyos campos receptivos se representan en la figura resultan ambiguas, ya que podrían corresponder a cualquiera de todos los movimientos que muestran las flechas que salen de su centro. Sin embargo, dado que la neurona computa el vector perpendicular al contorno, podemos imaginar una línea ortogonal a

dicho vector en donde estarían los extremos de todos los vectores posibles de movimiento global de la línea. Desde el punto de vista matemático, dicha línea representa el lugar geométrico de todos los extremos de los posibles vectores de movimiento global del objeto (línea de restricción). Análogamente, podemos construir la línea de restricción para el otro movimiento local detectado. De esta manera, el movimiento global del objeto podría ser fácilmente computado a partir de la intersección de las líneas de restricción (IOC). A partir de los principios de suavidad y de integridad del movimiento, resulta sencillo para cualquier sistema trasladar la información computada para el movimiento del vértice al resto de los elementos del objeto (véase figura 1.7).

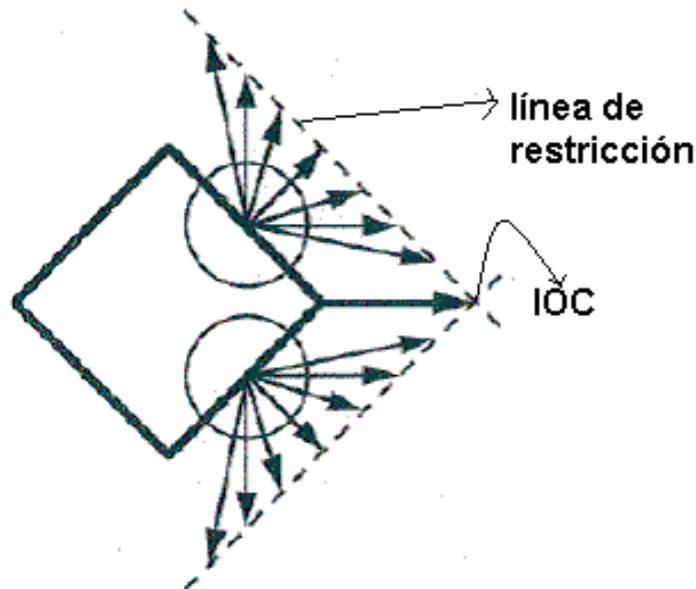


Figura 1.7: Una posible solución al problema de la apertura: la intersección de las líneas de restricción de dos movimientos locales, permite encontrar el vector global del movimiento.

Si bien desde el punto de vista computacional resultaría sencillo ejecutar este procedimiento, no existe evidencia empírica que demuestre que los humanos tenemos implementado biológicamente este tipo de cómputo en nuestro sistema visual. Más aún, la evidencia empírica disponible (recogida mediante experimentos con macacos) muestra que, en un primer momento, el procesamiento de la información que se realiza en MT se basa en un promedio de las señales locales (*vector averaging*) para posteriormente computar la dirección del movimiento global (Pack y Born, 2001).

El seguimiento de burbujas (*feature tracking* o *blob tracking*)

El método de seguimiento de burbujas, como su nombre indica, hace uso de los puntos de intersección de los contornos de la imagen o terminadores que se caracterizan por contener información sobre el movimiento global del objeto (Ferrera y Wilson, 1990). Las predicciones de este modelo y las que permite el método de la intersección de restricciones (IOC) son las

mismas para el movimiento de los *plaids*: ambos predicen la percepción del vector de movimiento global (Weiss, 1998). Sin embargo, el método del seguimiento de burbujas predice que la extracción de dicho vector no es inmediata, sino que consume un cierto tiempo. El sistema visual, según este modelo, percibiría inicialmente el vector promedio de las señales locales (que es generalmente de menor módulo y de dirección diferente que el vector global) para después, a partir de la entrada de la información proveniente del análisis de las burbujas, computar la dirección y el módulo del vector del movimiento global.

El problema de la apertura se basa en la orientación de los contornos que individualmente son la causa de la ambigüedad de las señales locales. Pero, cuando un objeto dispone de contornos con diferentes orientaciones se crean puntos de especial interés (burbujas) que disponen de un contraste más alto y que, por tanto, aumentan la probabilidad de ser utilizados por el sistema visual en el análisis de la dirección del movimiento. Es a partir de esta idea que Wilson, Ferrera y Yo (1992) proponen un modelo donde se combinarían dos tipos de procesamiento; mediante un camino rápido, se procesaría la información que proviene del movimiento de los contornos, mientras que a través de otro más lento, se procesaría el movimiento de las burbujas. Este modelo no sólo predice una demora temporal en la extracción del vector del movimiento global sino que también predice un pequeño desvío residual hacia el promedio de los vectores locales.

Modelo de Vectores Promediados (*vector averaging*)

En muchos experimentos, los seres humanos apenas alcanzamos a aproximarnos al valor verdadero de la velocidad de un objeto a través de un proceso similar al cálculo de la media de todas las señales locales del movimiento (ambiguas y no ambiguas). Esto implica que la dirección y la rapidez que percibimos, al menos en un primer momento, no se corresponde con la dirección verdadera ni con la velocidad a la que se mueve el objeto. Sin embargo, también existen otros muchos casos donde los sujetos humanos percibimos el vector global de movimiento más allá de lo que indique el vector promedio de las señales locales del patrón estimular en cuestión. Dada la diversidad de imágenes con las que trata nuestro sistema visual, no tenemos porqué pensar que estos resultados evidencian una contradicción, más bien podría ser una estrategia muy apropiada para cualquier sistema que tuviera que lidiar con esta diversidad (Bradley, 2001).

El modelo de los vectores promediados propone que los vectores locales de movimiento son integrados a través de un simple mecanismo de promedio espacial. Se puede comprobar fácilmente, a través del movimiento de dos enrejados, cada uno con un vector de movimiento diferente, que se superponen. El percepto global que tienen los sujetos es el de un solo *plaid*

que se mueve con un vector de movimiento propio (Adelson y Movshon, 1982). Por esta razón es que este tipo de estímulos se suelen utilizar para investigar los mecanismos de integración mediante los cuales el cerebro combina diferentes señales. Ante dos enrejados que se mueven cada uno con una velocidad (figura 1.8), la predicción del método de los vectores promediados es que el movimiento del *plaid* que percibiremos corresponderá con el vector resultante de promediar ambas señales locales.

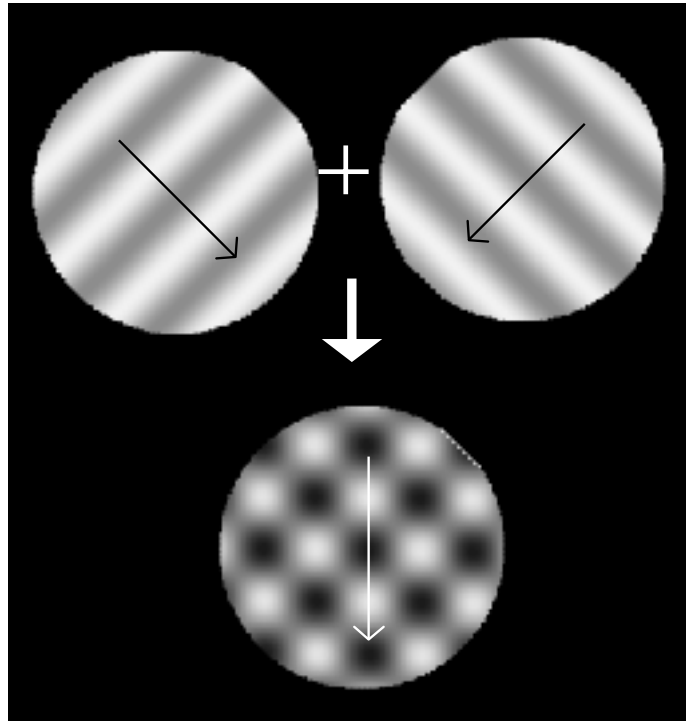


Figura 1.8: El método de los vectores promediados predice que el movimiento que percibiremos de un *plaid* compuesto por dos enrejados corresponderá al promedio de los vectores de movimiento de cada uno de ellos (es decir, al promedio de las señales locales).

De esta manera, ante los *plaids* que se muestran en la figura 1.9, la dirección del movimiento que percibimos cuando cada patrón unidimensional se mueve de izquierda a derecha es la que indican las flechas grises en cada caso. Los vectores perpendiculares a cada una de las orientaciones (señal local de movimiento) es diferente para los componentes de la figura 1.9a y 1.9b, determinando que el vector promedio de ambas señales locales difiera. La percepción de estos patrones en movimiento se corresponde generalmente con la predicción del método de los vectores promediados, aunque existen muchas variables que influyen fuertemente en la percepción del movimiento ante dichos estímulos (contraste, duración, diferencias de velocidad entre los enrejados, etc).

Mas allá de estos ejemplos en donde el área MT se encarga de integrar diferentes señales locales de movimiento debemos recordar que también existen otros tipos de estímulos que no

permiten dicha integración, sino que, por el contrario, se perciben en clara repulsión. Es el caso de los diagramas de puntos aleatorios (*random dot stimuli*) que generan la posibilidad de ver movimiento en transparencia. En este tipo de presentaciones los puntos que definen cada plano de la transparencia se mueven en fase con una determinada dirección y rapidez, como si fueran un único patrón. La transparencia, sin embargo, también se percibe si ciertos puntos de un patrón alternan entre dos velocidades diferentes (Bravo y Watamaniuk, 1995), lo cual demuestra la habilidad de los sujetos humanos para juzgar con precisión la velocidad de componentes individuales del movimiento. De todas maneras, si superponemos dos diagramas de puntos aleatorios con diferentes direcciones de movimiento se percibirá transparencia, pero la dirección de los dos patrones de movimiento parecerán alejarse más de lo que sus respectivos vectores de movimiento indican. Este fenómeno, conocido como repulsión de movimiento (Hiris y Blake, 1996; Marshak y Sekuler, 1979), muestra que los dos conjuntos de señales de movimiento operan sin interacciones mutuas y que, por tanto, la integración no es en todos los casos la característica común en el procesamiento del movimiento. La magnitud del efecto de repulsión en este tipo de presentaciones depende de los componentes del movimiento de cada diagrama, como la rapidez o la densidad de puntos (Dakin y Mareschal, 2000).

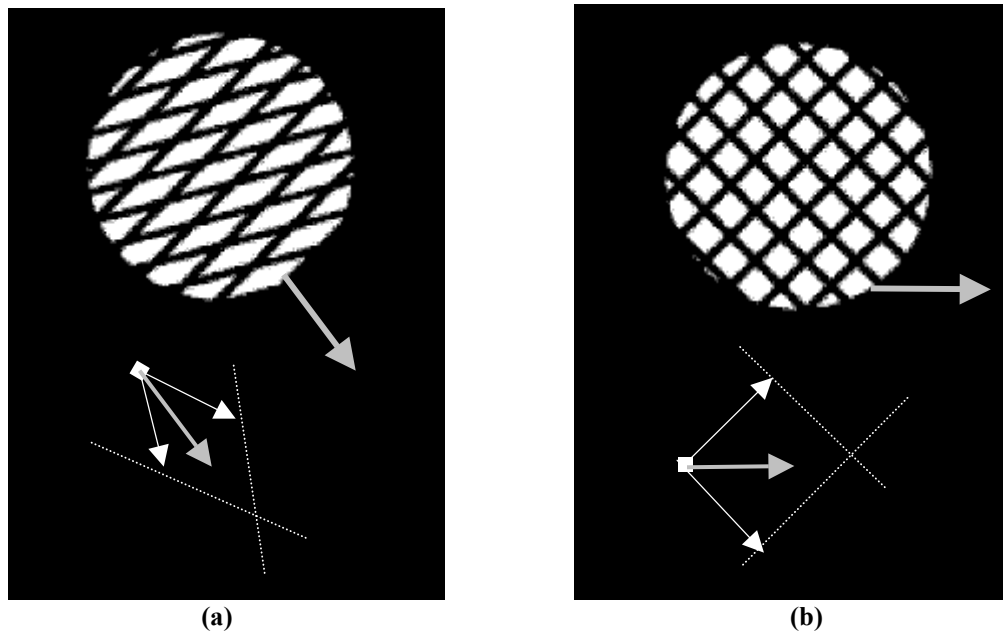


Figura 1.9: El promedio de vectores combina las dos velocidades normales de cada enrejado y toma su promedio. Gráficamente, esto corresponde a encontrar el punto medio de la suma vectorial de ambos en el espacio de velocidad. (a) Ambos enrejados se mueven de izquierda a derecha, pero los vectores perpendiculares a la orientación de cada uno se muestran en el esquema inferior. El promedio vectorial de ambos corresponde a la señal de movimiento global que es detectada. (b) Ídem que (a) pero las orientaciones de los enrejados componentes son diferentes y, por tanto, del promedio de los vectores locales se obtiene como resultante un vector de movimiento global diferente al de (a).

Por otro lado, experimentos recientes (Pack y Born, 2001) realizados con monos resultan concluyentes con respecto a la importancia del promedio de vectores en la percepción del movimiento, en un primer momento del procesamiento. En dichos experimentos se registra directamente la actividad de 60 células en el área MT de dos monos adultos ante el movimiento de ciertas imágenes. Las imágenes que utilizan los autores se componen de pequeñas líneas orientadas y tienen la particularidad de que la dirección indicada por el promedio de todos los vectores de las líneas difiere de la dirección global del movimiento. Como decíamos anteriormente, cada una de estas neuronas tiene una dirección preferida de movimiento y, por tanto, responderá fundamentalmente a esa dirección. Sin embargo, dado que los estímulos presentan diferentes direcciones de movimiento según se considere el promedio de los vectores o la dirección del movimiento global, cabe preguntarse: ¿A cuál de estas direcciones responderán las neuronas del área MT?

Los resultados aportados por Pack y Born demuestran que, en un primer momento, las neuronas computan el vector promedio y, a partir de los 60 milisegundos de iniciado el movimiento (aproximadamente), las neuronas comienzan a responder en función de la dirección global del movimiento. Los hallazgos de Pack y Born (2001) implican presuponer que lo que ocurre es que las neuronas de MT procesan inicialmente el vector promedio, mientras que no llega nueva información que permita precisar su respuesta hacia la dirección del movimiento global (Bradley, 2001). Esta hipótesis coincide con los resultados psicofísicos disponibles (Lorenceanu, Shiffrar, Wells y Castet, 1993; Yo y Wilson, 1992) sobre percepción de la dirección en sujetos humanos que indican que, a partir de determinado momento²⁴, la percepción pasa de la dirección que señala el vector promedio a la dirección del movimiento global. Asimismo, los resultados obtenidos por estos autores hacen también referencia a la presencia de un “remanente” del vector perpendicular a la orientación de los contornos (computado inicialmente a través del promedio de vectores) en la respuesta final de las neuronas de MT.

Por otro lado, no hay que olvidar que si bien la mayoría de las investigaciones sobre el área MT examinan en profundidad los procesos mediante los cuales se codifica la dirección del movimiento (Adelson y Movshon, 1982; Albright, 1984; Newsome, Britten y Movshon, 1989; etc.), se conoce mucho menos sobre el procesamiento que realizan las neuronas de dicha área con respecto a la rapidez. Sin embargo, sabemos que las neuronas del área MT están sintonizadas a determinadas velocidades (rapideces) más allá de que desconocemos aún las

²⁴ No es posible fijar un tiempo exacto a partir del cual se empezaría a procesar la información de movimiento global en humanos. Los trabajos mediante tareas de detección del movimiento que utilizan una metodología basada en los TR apuntan a determinar la dinámica temporal del procesamiento de la velocidad en el sistema visual humano (véase capítulo 7).

características de esta sintonización (Perrone y Thiele, 2001). El conocimiento de estas características nos permitirá entender el procesamiento que realiza el cerebro de la información sobre velocidad (rapidez) y cómo lleva a cabo la estimación de la rapidez de un movimiento visual. Algunos trabajos, sin embargo, han abordado este tema con monos utilizando barras en movimiento y puntos aleatorios como estímulos (Lagae, Raiguel y Orban, 1993; Rodman y Albright, 1987). También se han realizado experimentos psicofísicos en humanos que apuntan a conocer el procesamiento de la información sobre velocidad de, por ejemplo, las barras inclinadas (Castet et al., 1993; Maiche, Moliner, Mateeff y Bonet, 2001). Los resultados de Castet et al. (1993) parecen apoyar la hipótesis de un remanente del vector perpendicular en el cómputo final de la velocidad percibida de las líneas inclinadas (rapidez). Nosotros, en los experimentos que presentamos a continuación, dirigimos nuestra mirada hacia este preciso aspecto del procesamiento de la información sobre movimiento global (la rapidez percibida) a través del estudio de los Tiempos de Reacción al inicio del mismo (capítulos 5 y 6).

A continuación y, a fin de acercarnos más al aspecto específico que abordan nuestros experimentos, se presenta un breve recorrido por las investigaciones que se han centrado sobre este aspecto de la velocidad: la rapidez.

1.3 ¿Cómo se estima la rapidez de un movimiento visual?

A partir de los elementos mencionados sobre el funcionamiento de nuestro sistema visual, resulta evidente extraer la información sobre la velocidad de un objeto no es una tarea trivial. Hemos visto algunos de los problemas a los que se enfrenta el sistema antes de disponer de toda la información que necesita para estimar el vector velocidad, tanto en su dirección como en su módulo (rapidez). A partir de aquí, nos concentraremos en las consecuencias que tienen algunos de estos problemas en la estimación específica de la rapidez del movimiento, entendida ésta como el módulo del vector velocidad.

1.3.1 Efectos de Velocidad Percibida

Los estudios sobre las variables que afectan la velocidad percibida son múltiples y variados. Desde hace varios años el tema ha despertado un gran interés entre los investigadores. Hace más de un siglo, por ejemplo, Czermak, en 1854 (citado en Le Grand, 1967) comunicaba sus observaciones al respecto de la velocidad percibida disminuye con la excentricidad. Años más tarde, Brown (1931) demostraba con sus experimentos que los objetos que se mueven a través de grandes aperturas se perciben más lentos. Asimismo, Campbell y Maffei (1981) demuestran el efecto de la frecuencia espacial sobre la velocidad percibida, mientras que Mashhour (1964) sugiere que la variable fundamental para explicar los cambios

en la velocidad percibida es el tiempo de presentación y propone que la rapidez se incrementa cuanto menor es el tiempo de presentación de los estímulos en movimiento (pero, véase apartado 4.2.2). En definitiva, la cuestión radica en determinar si la velocidad es computada directamente o, por lo contrario, proviene del cómputo de la distancia y del tiempo.

Más recientemente, también se ha demostrado la influencia del color²⁵ y del contraste en la velocidad percibida. Thompson (1982) demuestra que los enrejados con bajo contraste se perciben más lentamente que los de alto contraste. Ferrera y Wilson (1990) encuentran que el contraste influye en la velocidad percibida de *plaids* con movimiento coherente formados a partir de la superposición de dos enrejados y Castet et al. (1993) prueban que los estímulos con menor contraste parecen moverse más lentamente que los estímulos con alto contraste. Los experimentos realizados por Castet et al. (1993), ponen de manifiesto además el efecto de la orientación en la velocidad percibida de líneas en traslación horizontal, que se confirma con nuestros propios resultados sobre el tiempo de reacción al inicio del movimiento de líneas inclinadas (Maiche, Moliner, Mateeff y Bonnet, 2000; Maiche et al., 2001).

El fenómeno “*Barber-Pole*”

A partir del conocimiento del funcionamiento del sistema visual, podemos asumir que, presumiblemente, el origen del efecto de la orientación sobre la velocidad percibida se encuentre en el problema de la apertura que sufren las neuronas del área visual primaria (véase apartado 1.2.1.3). Debido a esto, el cómputo inicial del movimiento resulta ambiguo y, por lo general, indica una rapidez que -salvo en el caso de bordes verticales o terminadores- es menor a la que realmente tiene el objeto (véase figura 1.4). Si partimos de la concepción que esbozábamos al principio (véase presentación) con respecto a que el sistema visual no presenta “errores”, entonces debemos asumir que los fenómenos perceptivos que no corresponden con la descripción de una realidad física (denominados habitualmente ilusiones) nos permiten conocer las particularidades del funcionamiento del sistema, así como los principios bajo los cuales opera con la información del entorno. Teniendo en cuenta los múltiples tratamientos de la información que realiza el sistema visual, no resulta extraño suponer que pueda servirse de ciertas interpretaciones de una realidad que, producto de la “experiencia”, cubran satisfactoriamente el percepto correspondiente a un amplio rango de patrones estímulares diferentes en la retina. Posiblemente es en relación con este proceso que surgen las ilusiones visuales como estímulos particulares que producen una alteración en la percepción. La importancia de su estudio radica entonces en que nos desvelan aspectos del tratamiento de la

²⁵ Otros estudios han comprobado que determinados colores hacen que la percepción de la velocidad se vea afectada (Daugherty, Press y Wandell, 1999).

información que realiza el sistema visual que, de otra manera, nos pasarían inadvertidos. Desde esta perspectiva, el fenómeno de *barber-pole* deja al descubierto la primacía que otorga el sistema visual al procesamiento de las señales que provienen del movimiento de puntos particulares, como los terminadores, en relación a las señales que provienen de partes homogéneas de la imagen.

El nombre con que conocemos a este fenómeno visual no refiere a su inventor como es el caso de la mayoría de las llamadas “ilusiones visuales” (Müller-Lyer, Ponzo, etc) sino que hace referencia al símbolo que solía caracterizar a las barberías de antaño y que algunas, todavía hoy, lucen en sus entradas. El origen de este símbolo data de la Edad Media cuando los barberos no sólo se dedicaban a cortar el pelo, sino que además practicaban pequeñas cirugías, como extracciones dentales. Al finalizar su labor, era costumbre de estos profesionales atar a un mástil los trapos en forma de torniquete (generalmente manchados de sangre). Con el viento, los trapos giraban generando el mismo efecto visual que pretende emular el mástil cilíndrico que se puede observar hoy en la entrada de muchas barberías (véase figura 1.10).



Figura 1.10: Símbolo de las barberías que da origen al nombre del fenómeno conocido como “*barber-pole*”.

El fenómeno de *barber-pole* implica formalmente que la dirección que percibimos de un enrejado²⁶ en movimiento depende de la forma y de la orientación de los ejes longitudinales de la apertura a través de la cual observamos el movimiento. Sin embargo, la dirección del movimiento que describen unos puntos particulares de las líneas (los terminadores que corresponden a la intersección de las mismas con los límites de la apertura) coincide con la orientación del borde más largo de la apertura por donde se mueve dicha línea. En una apertura alargada verticalmente, por ejemplo, los terminadores señalarán movimiento de arriba hacia abajo la mayor parte del tiempo, como muestra la figura 1.11. Debido a que existen más cantidad de terminadores a lo largo del borde vertical que del horizontal, la percepción de movimiento dominante será en esta dirección. Análogamente, cuando la apertura tiene forma alargada horizontal, el movimiento que se percibe es en dirección horizontal y, cuando la

²⁶ También se puede observar mediante el movimiento de una línea o de un contorno cualquiera.

apertura es circular, sólo se percibe la dirección ortogonal a la orientación de las líneas en movimiento (figura 1.11).

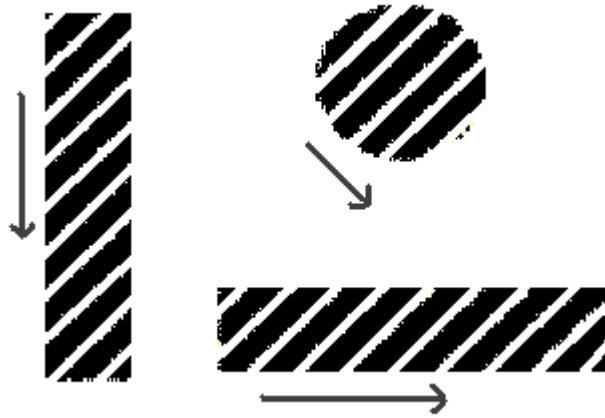


Figura 1.11: La ilusión de *Barber-Pole*. Cuando el patrón de líneas se mueve de izquierda a derecha, el movimiento percibido de las líneas es en la dirección del borde mayor de la apertura o perpendicular a la orientación de las líneas, en el caso de la apertura circular.

De manera similar a lo que sucede con la dirección del movimiento sucede con respecto a la velocidad percibida. La computación del vector velocidad que hace el sistema visual a través de una apertura determina que, en los puntos en que no se dispone de información verídica de movimiento, el módulo de dicho vector (la rapidez) sea subestimado. Los terminadores son los que disponen de toda la información sobre rapidez del movimiento. Éstos podrían ser procesados por el sistema visual de manera diferente al resto de puntos de la imagen (Castet et al., 1993). Esta distinción en el tratamiento de ambas señales puede estar en la base de los efectos que se comprueban experimentalmente en cuanto a la subestimación de la velocidad de las líneas inclinadas (véase capítulo 7).

1.3.2 ¿Cuántas velocidades tiene el estímulo? ¿Cuál se computa?

Obsérvese entonces que, debido a los diferentes vectores de movimiento que contienen las distintas señales locales, podemos decir que un objeto en movimiento tiene varias velocidades para el sistema visual (al menos a nivel de V1). Partiendo de la base de que los campos visuales de las neuronas en el área primaria no alcanzan los 0.5 grados visuales, debemos asumir que cualquier objeto en movimiento es codificado por varias neuronas que enfocan diferentes partes del objeto. Así, mientras que unas neuronas (seguramente las células hipercomplejas descritas en el apartado 1.2.1) informan sobre la rapidez física del objeto a través de la información de un terminador que cae en su campo receptivo, otras informarán solamente del componente ortogonal a la orientación del borde que enfoca su campo receptivo. Por lo tanto, se requiere –como mínimo– de una segunda etapa en el análisis de la información

del movimiento para determinar el módulo (rapidez) del vector velocidad. Dicha etapa integrará la información proveniente de las diferentes señales locales.

En teoría, debería ser suficiente con la intersección de dos señales ambiguas para que el sistema visual pudiera determinar el vector global de movimiento (IOC). Sin embargo, la validez de los modelos que intentan explicar el proceso de integración que tiene lugar presumiblemente en el área MT depende de la capacidad de éstos para predecir el movimiento que percibimos del objeto. Es decir, de la versatilidad de sus algoritmos para permitir computar las características del movimiento que reportan los estudios perceptivos, más allá de que estos denuncien ciertas percepciones que no se corresponden con la representación de una realidad (“la realidad”) que, en definitiva, es solamente la realidad del mundo físico (véase presentación). Una de estas percepciones tiene lugar ante el movimiento de líneas inclinadas. Experimentos previos (Castet et al., 1993 y observaciones personales no publicadas) demuestran que las líneas que se aproximan a la horizontal son efectivamente percibidas como más lentas que las líneas verticales (teniendo idénticas velocidades físicas) y, que este fenómeno es más evidente a medida que el ángulo entre la línea y la vertical aumenta, provocando que la percepción de la velocidad disminuya a medida que la línea se “horizontaliza”.

Estos resultados experimentales, junto con otros que reportan efectos similares para la estimación de la dirección del movimiento de las líneas (Lorenceanu et al., 1993), han dado lugar a los modelos que proponen que el proceso de integración se realiza a través de la suma de todas las señales involucradas en el movimiento mediante un promedio ponderado sobre la población de neuronas activas (Scott-Brown y Heeley, 2001). Dicho promedio ponderado se haría sobre todas las señales locales asignando diferentes pesos a cada tipo de señal. Este tipo de modelos se sustenta sobre la intuición de que el sistema visual no descarta, al menos inmediatamente, la información que aportan las unidades con señal no máxima (premisa que sí asumen otros modelos que se basan en el principio de que “el ganador se lleva todo” (*winner takes it all*) como, por ejemplo, la solución de la intersección de restricciones). Por otro lado, los modelos que proponen una suma ponderada de las señales mantienen una estrecha relación con los principios de funcionamiento que se conocen del sistema visual primario.

La hipótesis del promedio ponderado (Weighted Average Hypothesis)

Basándose en la idea sugerida por Nakayama y Silverman (1988) con respecto a que las señales locales difícilmente podrían combinarse cuando provinieran de detectores similares en cuanto a su selectividad de orientación, Castet et al. (1993) predicen que la información aportada por los puntos con características particulares de la imagen, como los terminadores o

como los vértices, permitirían la recuperación del campo de velocidad del objeto a través de restringir las señales locales. De esta manera, los autores proponen que las señales de movimiento de estos puntos adquieren un peso especial en el proceso de integración de todas las informaciones locales de movimiento. Así, el modelo sugiere que la integración de las señales se realiza a partir de la suma vectorial de dos tipos diferentes de señales que además se procesarían mediante mecanismos neuronales diferentes en cada caso.

El movimiento de los terminadores sería procesado por detectores específicos de movimiento. Algunos estudios parecen sugerir que las células hipercomplejas²⁷, comúnmente encontradas en la corteza visual primaria (Hubel y Wiesel, 1965; Orban, 1984), podrían ser buenas candidatas para procesar el movimiento de los terminadores, ya que están involucradas en la resolución del problema de la apertura (Castet et al., 1993; Lorenceau et al., 1993). De todas maneras, es importante tener en cuenta que el movimiento de un solo terminador es insuficiente para computar el vector de movimiento global del objeto ya que dicho movimiento también puede ser consistente con varios tipos de movimientos (p.e. movimiento en profundidad). Es necesario entonces computar el movimiento de al menos dos de los terminadores de un objeto para recuperar el vector de movimiento global. Este proceso de codificación en simultáneo podría ser llevado a cabo tanto por una célula *end-stopped* simétrica simple o por una bi-asimétrica (Lorenceau et al., 1993). Las características de las células hipercomplejas, descritas anteriormente, parecen adecuarse perfectamente a este tipo de codificación.

En el modelo propuesto por Castet et al., los dos tipos diferentes de señales de movimiento se combinan a través de un promedio ponderado. El peso de las señales locales (que indican solamente el componente perpendicular a la orientación) es función del número total de señales que responden al movimiento y, por lo tanto, depende de la longitud de la línea. Además, la magnitud de las señales locales se reduce con la inclinación de las líneas. Esto sucede así debido a que, cuando una neurona cuyo campo receptivo enfoca el movimiento de un borde que forma un ángulo α con la vertical, informará que la rapidez con la que se mueve dicho objeto equivale al producto del valor físico de la rapidez por el coseno del ángulo α . De esta manera, la contribución en promedio del vector local a la computación final de la rapidez depende de la longitud y de la inclinación de la línea. Sin embargo, los parámetros de los cuales depende el peso de las señales que provienen de los terminadores es un tema complejo y controvertido (p.e. Castet et al., 1993 vs. Dzhafarov, Sekuler y Allik, 1993), aunque existen datos experimentales que señalan al contraste como el factor que determina la contribución de las señales que provienen de los terminadores en la estimación final de la rapidez (Scott-Brown

²⁷ También llamadas *end-stopped cells*.

y Heeley, 2001). Una descripción más detallada del razonamiento matemático que guía el modelo propuesto por Castet et al. (1993) puede encontrarse más adelante en este mismo trabajo (apartado 3.3). Sin embargo, es evidente que la rapidez percibida finalmente por el sujeto provendrá de una determinada combinación de los pesos de ambas señales.

En los dos próximos capítulos, se aborda el tema de la velocidad percibida a través de dos experimentos que implican una estimación por parte del sujeto sobre la velocidad de los estímulos. Tanto el experimento preliminar (capítulo 2) como el experimento 1 (capítulo 3) se centran en el estudio del efecto de la orientación sobre la velocidad percibida a través de métodos adaptativos en el primer caso y, mediante el método de estímulos constantes, en el segundo.