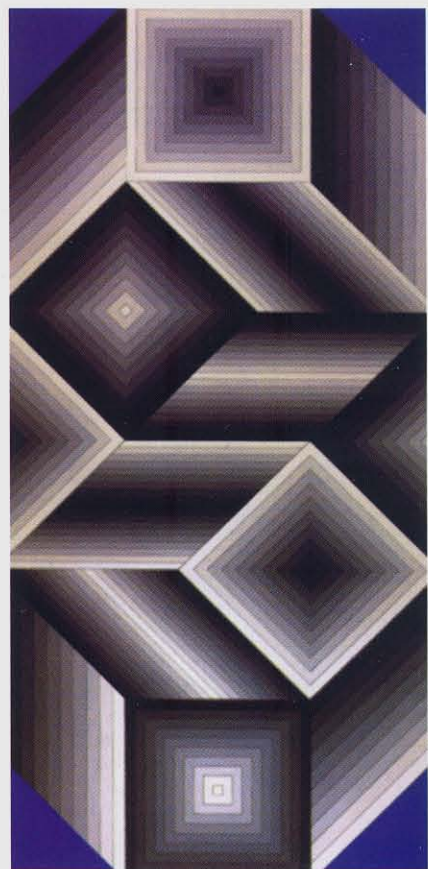
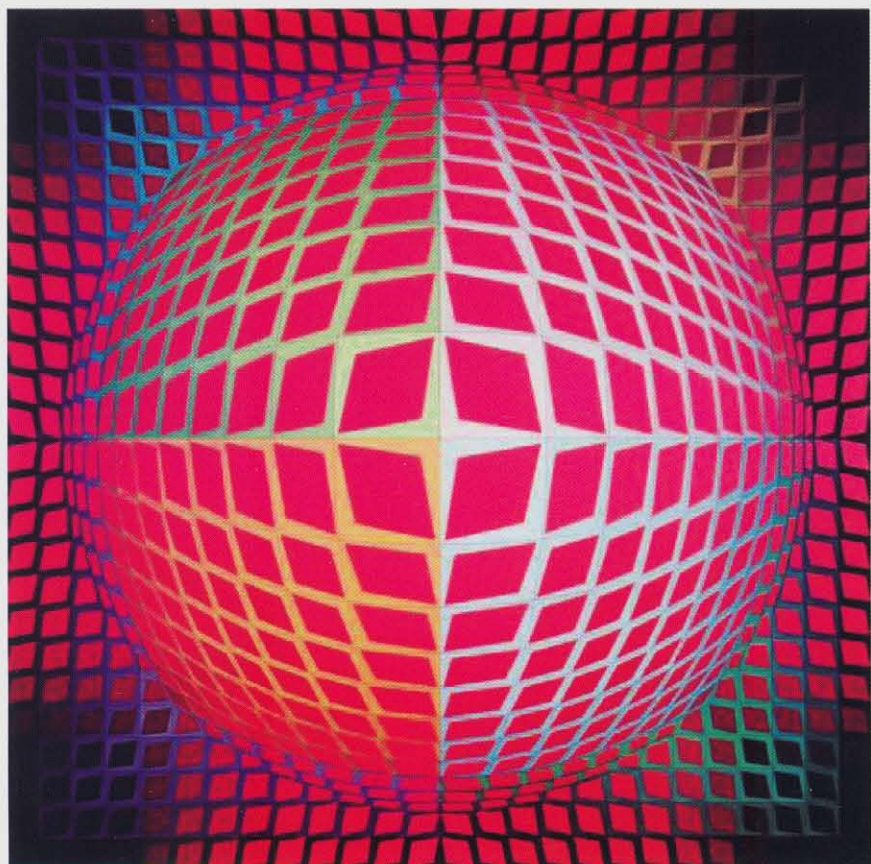




Nuevas ilusiones visuales basadas en el arte de Victor Vasarely nos ayudan a entender la percepción visual

Utilización de colirios en usuarios portadores de lentes de contacto



VEVOR

abril 2008
Vol. 25 / Núm. 224

Nuevas ilusiones visuales basadas en el arte de Victor Vasarely nos ayudan a entender la percepción visual

Susana Martínez-Conde, Stephen L. Macknik
Barrow Neurological Institute, Phoenix, Arizona, EE.UU

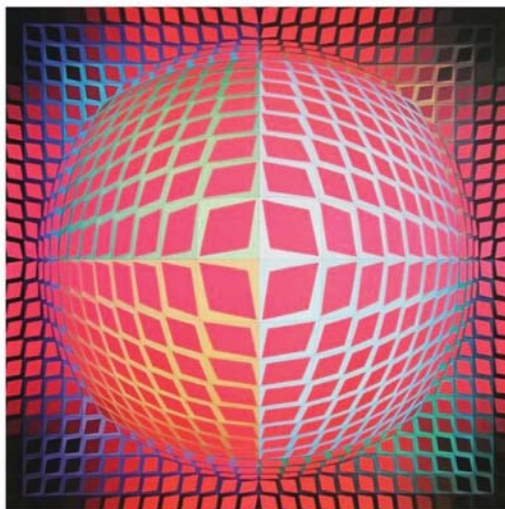
En ocasiones las artes visuales preceden a las ciencias visuales en el descubrimiento de principios fundamentales de la visión. Los “Cuadrados Anidados” de Victor Vasarely muestran un efecto ilusorio en el que las esquinas parecen más brillantes que los bordes, a pesar de tener la misma luminancia. En este artículo resumimos algunos de nuestros experimentos recientes, originalmente basados en la ilusión de los “Cuadrados Anidados” de Vasarely, para descubrir los principios perceptuales y fisiológicos subyacentes al procesamiento de esquinas. Los resultados nos han proporcionado claves importantes sobre cómo las esquinas, los ángulos, las curvas y las terminaciones de las líneas afectan la apariencia del brillo y la forma en nuestro cerebro.

The visual arts sometimes precede the visual sciences in the discovery of fundamental vision principles. Victor Vasarely's “Nested Squares” paintings show an illusory effect in which corners look brighter and more salient than straight edges, despite having equivalent luminance. Here we summarize some of our recent experiments, originally based on Victor Vasarely's “Nested Squares” illusion, to discover the underlying perceptual and physiology principles. The results have given us significant insight into how corners, angles, curves and terminating line endings affect the appearance of shape and brightness in our brains.

Introducción

Los artistas visuales utilizan su conocimiento intuitivo de la percepción – especialmente de la percepción ilusoria – para lograr resultados específicos en sus obras. Por ejemplo, los pintores emplean la perspectiva para transmitir sensación de profundidad en un lienzo plano (fig. 1). Así es que arte, ilusiones y ciencia visual siempre han estado conectados implícitamente. Esta conexión se hizo explícita durante el movimiento artístico Op-art (“arte óptico”).

Fig. 1. El cuadro “Vega-Kontosh” de Victor Vasarely muestra el dominio del artista en el uso de relaciones geométricas y reglas de la perspectiva.



Correspondencia

Susana Martínez-Conde, PhD
Director, Laboratory of Visual Neuroscience
Division of Neurobiology
Barrow Neurological Institute
350 W. Thomas Rd
Phoenix Arizona 85013, EEUU
Tel.: +1 (602) 406-3484
Fax: +1 (602) 406-4172
smart@neuralcorrelate.com
http://www.neuralcorrelate.com/smc_lab

El movimiento Op-art fue fundado por Victor Vasarely y se desarrolló en Europa y EE.UU. simultáneamente en la década de los sesenta, con un especial énfasis en las ilusiones visuales como forma de arte. El término Op-art fue acuñado por la revista TIME en 1964 y se hizo muy popular tras la exhibición "The Responsive Eye" ("El ojo receptivo") del Museo de Arte Moderno de Nueva York en 1965. El movimiento ilusorio fue un componente importante del estilo Op-art, como se puede apreciar en muchos de los trabajos de Victor Vasarely y Bridget Riley (fig. 2). Pero también se exploraron otros aspectos de la percepción, como relaciones geométricas, figuras imposibles e ilusiones de brillo, color y forma. Algunas de las ilusiones creadas y exploradas sistemáticamente por Victor Vasarely son ejemplos excelentes de cómo en ocasiones los artistas visuales se adelantan a los científicos en el descubrimiento de principios fundamentales de la percepción visual, mediante la aplicación de técnicas de investigación, que aunque intuitivas, no dejan de ser metódicas. Una de las series más famosas de Vasarely, los "Cuadrados Anidados" ("Nested Squares") (fig. 3), nos ha proporcionado importantes claves sobre cómo las esquinas, los ángulos, las curvas y las terminaciones de las líneas desempeñan un papel crítico en la apariencia del brillo y la forma en nuestro cerebro.

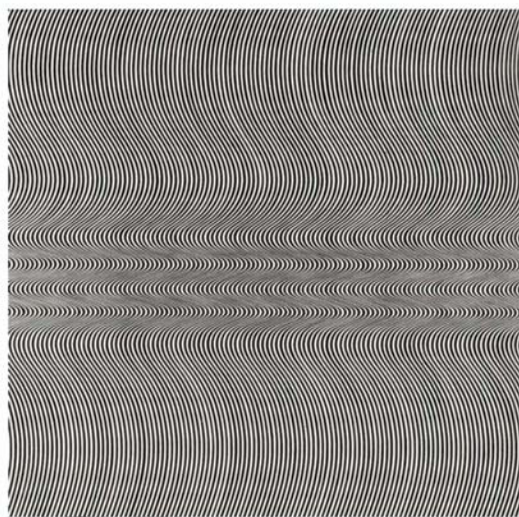


Fig. 2. El cuadro "Corriente" ("Current", 1964) de Bridget Riley muestra cómo podemos percibir movimiento ilusorio en un patrón estático.

Ilusión de los "Cuadrados Anidados" de Vasarely

La ilusión de los "Cuadrados Anidados" de Vasarely¹ muestra cómo en un gradiente de luminancia formado por cuadrados concéntricos, las esquinas

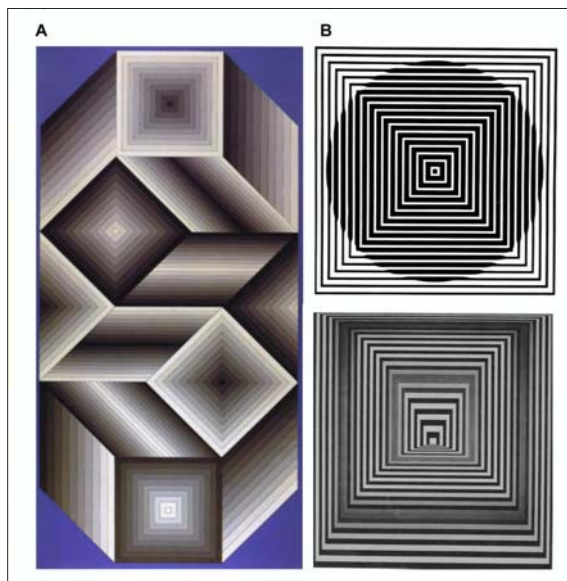


Fig. 3. Ilusión de los Cuadrados Anidados de Vasarely. A) Utem (Vasarely 1981). Observe los cuatro grupos de cuadrados anidados. Los cuadrados anidados con luminancia decreciente (desde el centro al exterior) tienen diagonales ilusorias claras. Los cuadrados anidados de luminancia creciente (desde el centro al exterior) tienen diagonales ilusorias oscuras. A pesar de que cada uno de los cuadrados concéntricos tiene luminancia constante, las esquinas parecen más sobresalientes que los bordes, produciendo las diagonales ilusorias que parecen irradiar del centro de cada grupo de cuadrados. Reproducido con permiso de la Fundación Vasarely³⁷. B) Patrones de cuadrados anidados con esquinas "sólidas" (es decir, esquinas que no forman parte de un gradiente de luminancia). Observe los sutiles pliegues ilusorios a lo largo de las diagonales de los cuadrados. Panel superior tomado de Vasarely V¹. Panel inferior: "Interferencia" ("Interference", Vasarely, 1958)³⁸. Reproducidos con permiso de la Fundación Vasarely.

de 90° generan "pliegues" ilusorios que parecen más sobresalientes (es decir, más claros u oscuros) que las regiones adyacentes planas (líneas rectas) de cada cuadrado individual (fig. 4a). Esta ilusión clásica se describió en numerosas ocasiones en el siglo XX²⁻⁶. Sin embargo, nunca se había cuantificado la magnitud del efecto ilusorio, o estudiado de forma sistemática con técnicas computacionales, psicofísicas o neurofisiológicas. En nuestras investigaciones, hemos determinado los mecanismos críticos responsables de esta ilusión, y utilizado estos descubrimientos para desarrollar nuevas ilusiones y principios de la percepción visual.

Ilusión de la Estrella de Brillo Alternante

En las obras de Vasarely, cada gradiente de pliegues está construido a partir de una serie de cuadrados anidados. Por lo tanto el ángulo de cada esquina es exactamente 90°. Para cuantificar el efecto ilusorio de estos pliegues, decidimos variar los ángulos de las esquinas. Al hacerlo descubrimos una nueva ilusión visual que llamamos la "Estrella de Brillo Alternante"⁷

(figs. 4b, 4c, 5). Las figuras 4b y 4c muestran varias Estrellas de Brillo Alternante, compuestas de estrellas concéntricas dispuestas en gradientes de luminancia decreciente (desde la estrella más interna hasta la más externa). Podemos percibir pliegues ilusorios claros y oscuros, dependiendo de si los ángulos de las esquinas son cóncavos o convexos. A este efecto lo denominamos "inversión del brillo en función del ángulo de la esquina".

Además, la Estrella de Brillo Alternante muestra que la intensidad de la ilusión depende de lo pronunciado que sea el ángulo de la esquina. A este efecto lo denominamos "modulación del brillo en función del ángulo de la esquina": en esquinas con ángulos poco pronunciados el efecto es débil (paneles inferiores de las figuras 4b y 4c), mientras que en esquinas con ángulos muy pronunciados el efecto ilusorio es mucho mayor (paneles superiores de las figuras 4b y 4c). La página web <http://smc.neuralcorrelate.com/demos/ABS-illusion.html> tiene una demostración interactiva de la Estrella de Brillo Alternante.

Los efectos de inversión y modulación del brillo en función del ángulo de la esquina no pueden explicarse por la luminancia física del estímulo visual (fig. 5e), ni son consecuencia del difuminado óptico causado por

limitaciones físicas del ojo (fig. 5f), sino que pueden deberse a cambios en contraste local (fig. 5d, 5g). De hecho, al difuminar la Estrella de Brillo Alternante (mediante la aplicación de un filtro de Gauss) el resultado es opuesto a nuestra percepción de la ilusión. Sin embargo, cuando la Estrella de Brillo Alternante se filtra con un filtro Diferencia de Gaussianas (filtro DOG, el cual simula los procesos que tienen lugar en las neuronas de la retina o del núcleo geniculado lateral, que son muy sensibles a los cambios en contraste local) el resultado se corresponde cualitativamente con nuestra percepción de la ilusión (fig. 5d, 5g). Las neuronas de la retina y del núcleo geniculado lateral "tienen campos receptores centro-periferia". Esto quiere decir que cada una de estas neuronas ve el mundo a través de una pequeña ventana (un campo receptor), formada por dos regiones concéntricas que se abstraen una de la otra para proporcionar una medida del contraste entre las dos regiones. Una de las tareas principales de los neurofisiólogos es describir los tipos de campos receptores que existen en las diferentes áreas del cerebro y determinar su papel en la percepción.

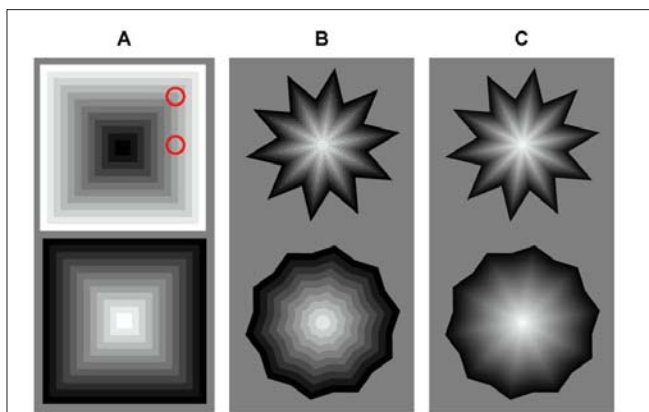


Fig. 4. Cuadros Anidados de Vasarely y Estrella de Brillo Alternante. A) Ilusión de los cuadrados animados, basada en el cuadro "Arcturus" de Vasarely¹. Panel superior: El estímulo está formado por múltiples cuadrados concéntricos de luminancia creciente (el cuadrado más pequeño, en el interior, es negro y el cuadrado más grande, en el borde exterior, es blanco). Los dos círculos rojos señalan dos regiones con distinto brillo aparente. El área dentro del círculo superior tiene una luminancia promedio más elevada que la región dentro del círculo inferior; sin embargo la región dentro del círculo superior parece más oscura perceptualmente. Panel inferior: Cuadros anidados con luminancia decreciente (desde el centro al exterior). Tomado de Troncoso et al¹⁰. B, C) Ilusión de la Estrella de Brillo Alternante⁷. El estímulo está compuesto por estrellas concéntricas en un gradiente de luminancia. En los ejemplos ilustrados la estrella interior es blanca y la exterior es negra. Los pliegues ilusorios que irradian desde el centro parecen claros u oscuros dependiendo de la polaridad del ángulo de las esquinas (cóncavo o convexo): efecto de inversión del brillo. Además, los pliegues ilusorios parecen más sobresalientes cuando las esquinas son pronunciadas (fila superior) que cuando las esquinas son poco pronunciadas (fila inferior): efecto de modulación del brillo. Sin embargo, todos los pliegues tienen la misma luminancia física. B) El gradiente del centro al exterior tiene 10 pasos de luminancia, con lo que se pueden discernir las estrellas individuales fácilmente. C) El gradiente del centro al exterior tiene 100 pasos de luminancia. Tomada de Troncoso³⁹.

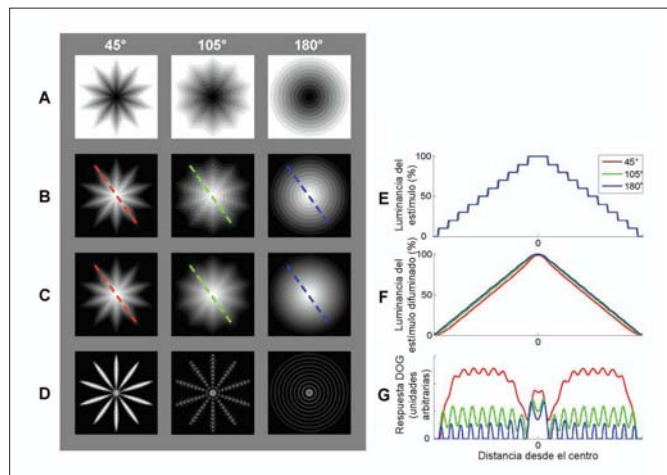


Fig. 5. Estrella de Brillo Alternante^{7,10}. A, B) Cada conjunto de estrellas contiene 10 pasos de luminancia. En A) la estrella del centro es negra; la estrella exterior es blanca. En B) la estrella del centro es blanca; la estrella exterior es negra. Los pliegues ilusorios que irradian del centro de cada conjunto de estrellas parecen claros u oscuros dependiendo de la polaridad del ángulo de la esquina y la dirección del gradiente de luminancia (efecto de inversión del brillo). Sin embargo, todos los pliegues ilusorios son físicamente idénticos en luminancia. Los ángulos más pronunciados (columna de 45°) dan lugar a diagonales ilusorias más intensas. Esquinas menos pronunciadas dan lugar a diagonales ilusorias más débiles (columna de 105°) o ausentes (columna de 180°). C) Versión difuminada de las estrellas en B) (filtro de Gauss). D) Resultado de filtrar los estímulos en B) con un filtro DOG, simulando la respuesta de campos receptores centro-periferia. E) Perfil de luminancia a lo largo de uno de los brazos de la estrella para los estímulos ilustrados en B). Los pliegues ilusorios tienen la misma luminancia física (las tres líneas se solapan). F) Perfil de luminancia a lo largo de uno de los brazos de la estrella para los estímulos en C). Los pliegues ilusorios no pueden explicarse en base al difuminado: el difuminado hace que las esquinas más pronunciadas tengan menor luminancia que las esquinas menos pronunciadas, de forma opuesta a nuestra percepción de la ilusión. G) Perfil de luminancia a lo largo de uno de los brazos de la estrella para los estímulos en D). Las simulaciones centro-periferia coinciden cualitativamente con nuestra percepción de la ilusión: la respuesta que predice el modelo es mayor en las esquinas más pronunciadas y disminuye a medida que el ángulo se suaviza. Modificada de Irvin et al¹³.

Cuantificación perceptual de la ilusión de los Cuadrados Anidados de Vasarely y la ilusión de la Estrella de Brillo Alternante

Junto con nuestra colega la Dra. Xoana Troncoso del Instituto Neurológico Barrow, nos dispusimos a cuantificar la intensidad perceptual de las ilusiones de los Cuadrados Anidados de Vasarely y la Estrella de Brillo Alternante. Para ello empleamos una tarea psicofísica de elección forzada entre dos alternativas. Los sujetos (10 voluntarios que desconocían el objetivo del experimento, con visión normal o corregida) debían comparar el brillo de un pliegue ilusorio (estímulo comparador) con el brillo de un estímulo no ilusorio (estímulo estándar). El pliegue ilusorio estaba formado por esquinas de 7 posibles ángulos, y el punto de comparación era siempre gris (con una luminancia del 50%). El estímulo estándar tenía 11 posibles niveles de luminancia (fig. 6). Los resultados mostraron que el realce ilusorio de la esquina varía paraméricamente con el ángulo de la esquina. Los ángulos más pronunciados dieron lugar a perceptos ilusorios intensos y los ángulos menos pronunciados dieron lugar a perceptos ilusorios débiles (efecto de modulación del brillo en función del ángulo de la esquina) (fig. 7).

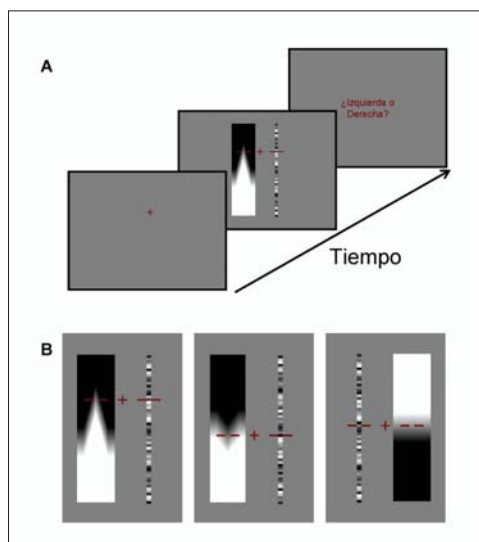


Fig. 6. Diseño del experimento de psicofísica. A) Secuencia de imágenes presentadas durante el transcurso de un ensayo. B, C, D) Tres condiciones diferentes de la tarea de discriminación (seleccionadas de entre 572 condiciones posibles; para más detalles ver Troncoso et al¹⁰ Tomada de Troncoso et al¹⁰).

Simulaciones centro-periferia

En 1981 Hurvich propuso que la ilusión de los Cuadrados Anidados de Vasarely podría explicarse mediante campos receptores centro-periferia³. La

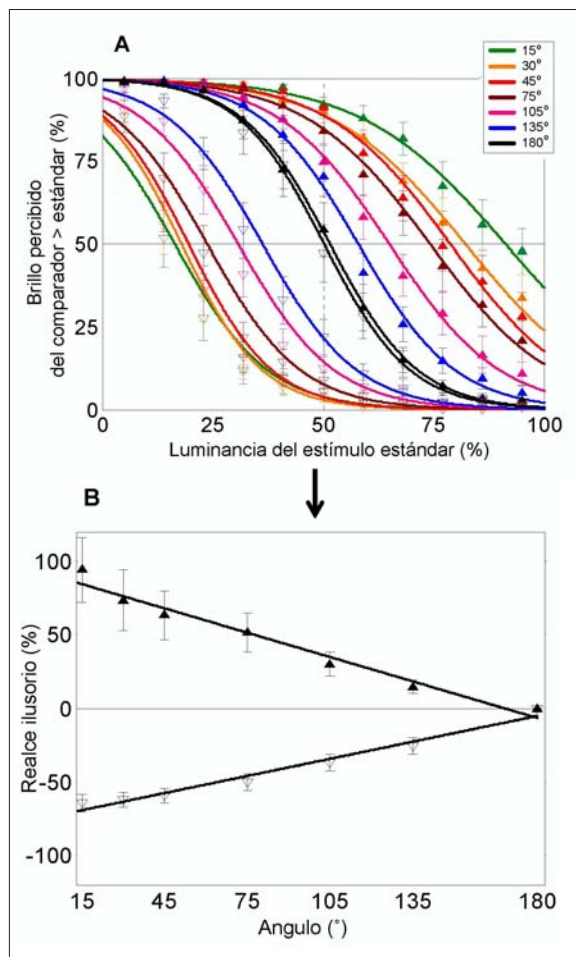


Fig. 7. Resultados psicofísicos. A) Funciones psicométricas para los diferentes ángulos de las esquinas, en diferentes colores. Puede observarse el realce ilusorio de la claridad (triángulos sólidos) o la oscuridad (triángulos vacíos) del pliegue (efecto de inversión del brillo). B) Realce ilusorio del pliegue para los diferentes ángulos de la esquina con respecto a un ángulo de 180° (condición control). El realce ilusorio disminuye linealmente conforme se suaviza el ángulo de la esquina (efecto de modulación del brillo). Las barras de error en A), B) representan el \pm error estándar de la media para todos los sujetos en cada condición. Modificada de Troncoso et al¹⁰.

idea básica de Hurvich consistía en que, en un conjunto de cuadrados anidados, el contraste entre las regiones centro y periferia del campo receptor es mayor a lo largo del gradiente de esquinas que a lo largo del gradiente de bordes, dando lugar al realce perceptual de las esquinas. Nosotros nos preguntamos si los resultados psicofísicos que acabamos de describir podrían ser explicados por una extensión del modelo centro-periferia de Hurvich, ahora aplicado a gradientes de esquinas de cualquier ángulo (no solamente a los ángulos de 90° de los Cuadrados Anidados). Para explorar esta posibilidad modelamos campos receptores centro-periferia como filtros DOG^{8,9}; para más detalles ver Troncoso et al¹⁰. Elegimos el tamaño

del filtro DOG de forma que se correspondiese con los tamaños de los campos receptores fisiológicos del núcleo geniculado lateral del primate¹¹⁻¹⁴ a la excentricidad retiniana que usamos en nuestros experimentos psicofísicos (3°). Otorgamos al centro y la periferia el mismo peso en la respuesta del filtro. La figura 8a muestra los resultados de la convolución del filtro DOG (r_c : 0,18°; r_p : 0,36°) con los estímulos presentados durante nuestros experimentos psicofísicos.

El modelo predice que la intensidad de la respuesta neuronal varía con el ángulo de la esquina, con los ángulos más pronunciados dando lugar a respuestas más potentes. Por tanto, los aspectos cualitativos del efecto de modulación del brillo en función del ángulo de la esquina se pueden predecir con un simple modelo DOG. Partiendo de estas ideas, propusimos que la hipótesis de Hurvich puede extenderse a un modelo general de procesamiento de esquinas en el sistema visual temprano, ya que la geometría de los campos receptores centro-periferia de la retina y el geniculado los hace, en general, mejores detectores de esquinas que detectores de bordes (fig. 8b), en contra de las predicciones de previos modelos fisiológicos de procesamiento de esquinas¹⁵⁻²¹. Las neuronas de áreas subsiguientes en la jerarquía visual (p. ej., las neuronas de la corteza visual primaria, o área V1) integran la información que reciben del geniculado y la retina²²⁻²⁸; por tanto

los campos receptores corticales también deberían ser más selectivos para la detección de esquinas que para la detección de bordes. De este modo, aunque es probable que las curvas y las esquinas jueguen un papel importante en el reconocimiento de objetos y el procesamiento de las formas en etapas posteriores de la vía visual, la detección de esquinas y curvas puede tener lugar ya en los primeros niveles del sistema visual, y no en niveles intermedios.

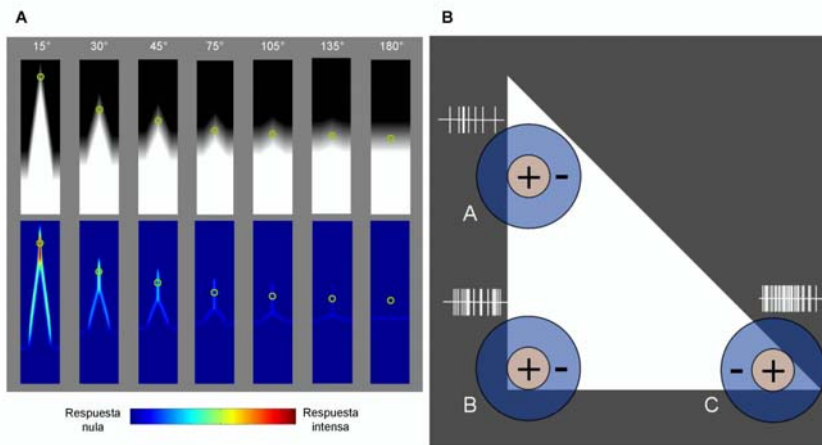
La actividad cerebral varía paraméricamente con el ángulo de la esquina

Nuestros estudios psicofísicos del efecto de modulación del brillo en función del ángulo de la esquina nos llevaron a formular la hipótesis de que las ilusiones de los Cuadrados Anidados y la Estrella de Brillo Alternante se deben a la interacción entre las esquinas de las superficies y la forma de los campos receptores en las áreas visuales tempranas. Es decir, las esquinas pronunciadas crearían regiones de alto contraste debido al procesamiento de los campos receptores centro-periferia y otros campos receptores tempranos (fig. 8).

Si esta hipótesis es correcta, las neuronas visuales tempranas deberían responder vigorosamente a las esquinas y curvas pronunciadas de los contornos de las superficies. De hecho, el papel principal

Fig. 8. Respuestas de campos receptores centroperiferia a esquinas de distintos ángulos. A) Simulaciones computacionales con un filtro DOG. Los parámetros del filtro se corresponden con los de campos receptores fisiológicos centro-periferia a la excentricidad utilizada en los experimentos psicofísicos (3°). Panel superior: Ejemplos de gradientes con los ángulos analizados en las simulaciones. Estos estímulos son equivalentes a los empleados en los experimentos psicofísicos. Los círculos verdes marcan el punto con una luminancia del 50%. Panel inferior: la convolución de los estímulos en A) con un filtro DOG simula la respuesta de una matriz de neuronas centro-periferia. Los círculos verdes indican la respuesta del modelo al punto con luminancia del 50% en el gradiente. B) Modelo generalizado de procesamiento de esquinas. Situamos tres campos receptores de centro-ON sobre uno de los lados y dos de las esquinas de un triángulo blanco. El centro del campo receptor situado sobre el borde del triángulo se encuentra en la parte clara de la imagen, pero la mayor parte de la periferia también está en la región clara, por lo que la respuesta de la neurona se halla parcialmente inhibida. El centro del campo receptor situado sobre la esquina de

90° también está sobre la parte clara de la imagen, mientras que la mayor parte de la periferia se encuentra en la región oscura, con lo que la respuesta neuronal es más potente. El campo receptor situado sobre la esquina de 45° tiene aún mayor contraste entre el centro y la periferia, por tanto su respuesta es aún más intensa. Los potenciales de acción representados en la figura son hipotéticos. Tomada de Troncoso et al¹⁰.



de las neuronas visuales tempranas podría ser el localizar discontinuidades a lo largo de dichos contornos. En tal caso, todas las áreas visuales tempranas deberían responder mejor a las esquinas pronunciadas que a las esquinas poco pronunciadas. Por el contrario, si el procesamiento de esquinas está restringido exclusivamente a ciertas áreas de la corteza (de acuerdo con predicciones previas^{15,29,30}), sólo esas áreas específicas deberían responder de manera más intensa a las esquinas más pronunciadas que a las esquinas menos pronunciadas. Pusimos a prueba esta hipótesis con un experimento realizado en colaboración con la Dra. Xoana Troncoso, Alexander Schlegel y Jorge Otero-Millan en el Barrow Neurological Institute, y el Dr. Peter Tse, Gideon Caplovitz and Po-Jang Hsieh en Dartmouth College. En este experimento, exploramos los correlatos neurales de la ilusión de la Estrella de Brillo Alternante en la corteza visual humana utilizando imágenes de resonancia magnética nuclear funcional (RMNf). RMNf permite mapear de forma no invasiva las regiones del cerebro que se activan en respuesta a un determinado estímulo. Esta técnica mide la señal dependiente del nivel de oxígeno de la sangre (BOLD) del cerebro con un campo magnético muy potente, y es una medida del nivel de actividad de las neuronas de una región cerebral concreta. Cuanto más se activan las neuronas, más oxígeno consumen, y mayor es la señal BOLD.

Ningún estudio previo sobre procesamiento de esquinas había utilizado RMNf en humanos, y ningún estudio neurofisiológico o de neuroimagen había determinado la contribución de la agudeza del ángulo al procesamiento de esquinas en especie alguna. Así que nos dispusimos a determinar los substratos neurales de la ilusión de la Estrella de Brillo Alternante, y en particular del efecto de modulación del brillo en función del ángulo de la esquina, en la corteza visual humana³¹. Participaron en este experimento 24 voluntarios, a los que mostramos Estrellas de Brillo Alternante con ángulos equivalentes a los utilizados previamente en nuestros experimentos psicofísicos¹⁰ (fig. 9), mientras adquiríamos datos de RMNf en el Dartmouth Brain Imaging Center (Dartmouth College, Hanover, Connecticut, EEUU). Localizamos las regiones corticales retinotópicas (fig. 10) que modulaban su actividad en correlación con el ángulo de la esquina. Los correlatos neurales de la Estrella de Brillo Alternante se correspondieron con los resultados psicofísicos: la actividad BOLD fue más intensa durante la presentación de ángulos pronunciados que durante la presentación de ángulos poco pronunciados. Además, observamos una relación paramétrica entre el ángulo de la esquina y la intensidad de la señal BOLD en todas las áreas retinotópicas individuales, con magnitudes similares en las diferentes áreas (fig. 11). Por

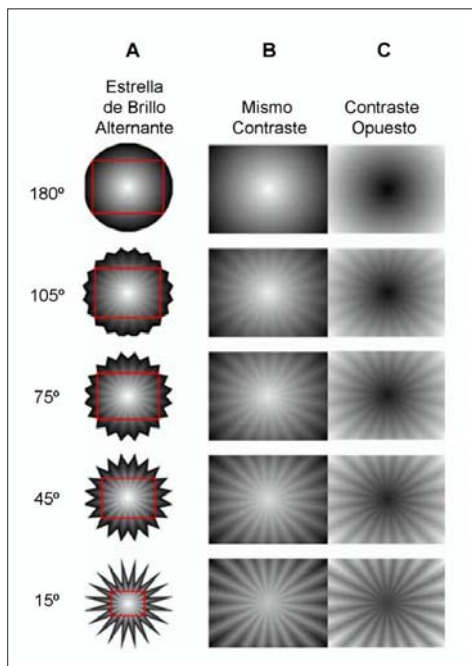


Fig. 9. Estrellas de Brillo Alternante utilizadas en los experimentos de RMNf. Columna A) Estrellas de Brillo Alternante con vértices de diferentes ángulos. A medida que los vértices se hacen más pronunciados (filas inferiores), el efecto de brillo/realce ilusorio se intensifica. De esta forma, los picos y los valles en cada uno de los brazos de la estrella parecen más sobresalientes para los ángulos más pronunciados, a pesar de tener la misma luminancia que en los ángulos menos pronunciados. El rectángulo rojo sobre cada estrella representa la parte mostrada en las columnas B y C. Columna B) Mismos estímulos que en A, aumentados y con la luminancia global normalizada. El efecto ilusorio continúa siendo mayor en las filas inferiores (ángulos más pronunciados), aunque el máximo contraste global es menor que en las filas superiores (debido a la normalización de la luminancia). Columna C) Mismos estímulos que en la columna B, pero con contrastes opuestos. Tomada de Troncoso et al³¹.

tanto, el procesamiento de ángulos y esquinas es una propiedad generalizada del sistema visual temprano, y no solamente la función de un pequeño subconjunto de circuitos en áreas corticales más allá de la corteza visual primaria (tal como predecían previos modelos de procesamiento de esquinas en el cerebro). Estos resultados proporcionaron los primeros correlatos fisiológicos de la ilusión de la Estrella de Brillo Alternante, y sugirieron que, a través de la corteza occipital humana, las esquinas pronunciadas son mejores estímulos que las esquinas poco pronunciadas.

La percepción de esquinas y la Hipótesis de la Reducción de la Redundancia

La información transmitida por nuestro sistema visual está restringida por limitaciones físicas, tales como el número relativamente

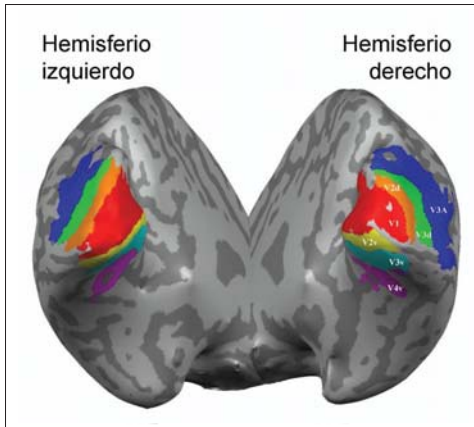


Fig. 10. Áreas retinotópicas. Ejemplo de los hemisferios izquierdo y derecho de un sujeto con las áreas retinotópicas en diferentes colores. Tomada de Troncoso et al³¹.

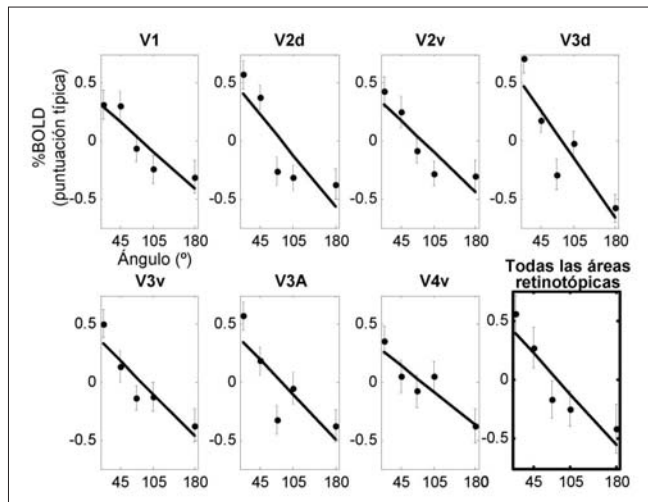


Fig. 11. Señal %BOLD (puntuación típica; "z-score") en función del ángulo de la esquina, en las áreas retinotópicas individuales de 24 sujetos y en la unión de todas las áreas retinotópicas localizadas. Cada punto se obtuvo promediando primero las respuestas entre 5 y 20 segundos tras el comienzo del estímulo, para cada hemisferio de cada sujeto, y a continuación calculando la puntuación típica en las diferentes condiciones (5 posibles ángulos). Las líneas de regresión se calcularon mediante ajuste por mínimos cuadrados. Las barras de error representan el error estándar de la media entre los hemisferios de los sujetos. Tomada de Troncoso et al³¹.

pequeño de axones en cada nervio óptico. Hasta cierto punto, nuestro sistema visual puede sobrepasar a dichas limitaciones mediante la extracción y procesamiento de aquellas características visuales no redundantes. En 1961, Horace Barlow propuso que el cerebro registra datos visuales "de forma que reduce la redundancia pero comparativamente pierde poca información". Esta idea se conoce como la "Hipótesis de Reducción de la Redundancia"^{32,33}. Esta hipótesis se ha propuesto para explicar por qué las neuronas del sistema visual temprano son

adecuadas para realizar "detección de bordes" o "extracción de contornos". No obstante, la reducción de la redundancia no tiene por qué estar restringida a los bordes de los objetos, sino que en teoría podría aplicarse a cualquier característica de la escena visual³⁴. Del mismo modo que los bordes de un objeto son una característica visual menos redundante que el interior del mismo, Fred Attneave, del Air Force Personnel Training and Research Center en San Antonio, propuso en los años cincuenta que "los puntos de máxima curvatura" (es decir, discontinuidades en los bordes, como curvas, ángulos y esquinas – cualquier punto en el que una línea recta cambia de dirección) son aún menos redundantes que los propios bordes, y por lo tanto contienen más información³⁵. Si los puntos con elevada curvatura son menos redundantes que los puntos de baja curvatura, las esquinas pronunciadas también deberían ser menos redundantes que las esquinas poco pronunciadas. Esta idea nos llevó a formular la predicción de que las esquinas pronunciadas deberían ser más sobresalientes perceptualmente y generar respuestas fisiológicas más intensas que las esquinas poco pronunciadas.

Las figuras 12 y 13 muestran ejemplos de los estudios de Attneave y Biederman sobre la importancia de las esquinas en la percepción de la forma y reconocimiento de objetos^{35,36}.

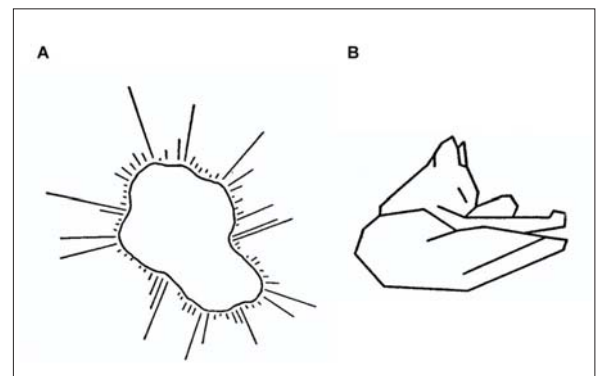


Fig. 12. Estudios sobre esquinas y curvatura de Attneave. A) Los sujetos debían elegir los 10 puntos del borrón que les resultarían más útiles para reconstruir su forma. La longitud de las líneas radiales indica la frecuencia con que fue elegido cada punto. Las curvas pronunciadas y las esquinas fueron elegidas mucho más a menudo que las curvas poco pronunciadas y los bordes rectos. B) Este dibujo se llevó a cabo al extraer los 38 puntos de máxima curvatura del contorno de un gato dormido y conectarlos con líneas rectas. La forma del animal resulta muy fácil de reconocer. Tomada de Attneave F³⁵.

Resumen y conclusiones

Los resultados de nuestros experimentos psicofísicos, estudios de resonancia magnética y simulaciones computacionales, sugieren que las

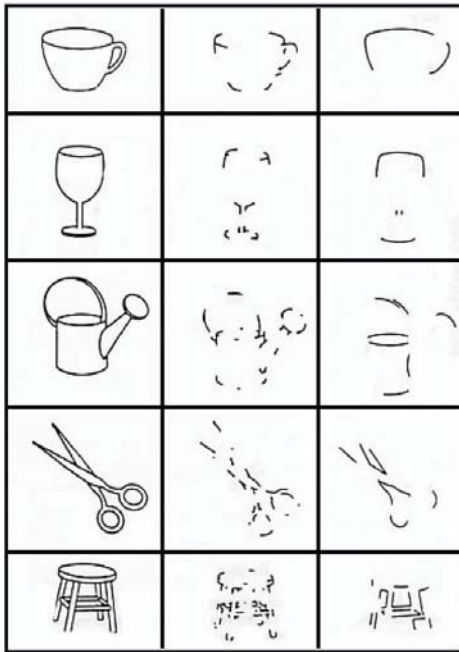


Fig. 13. Estudios de Biederman sobre reconocimiento de objetos. La columna izquierda muestra los dibujos delineados de 5 objetos comunes. Cuando se muestran solamente aquellas secciones del contorno con curvatura pronunciada (columna central), los objetos aún se pueden reconocer con facilidad. Pero si sólo se ilustran las líneas rectas y las curvas poco pronunciadas (columna derecha), los objetos son muy difíciles de reconocer (aunque la cantidad de contorno representada es la misma que en la columna central). Tomada de Biederman I³⁶.

discontinuidades de los bordes, tales como esquinas, curvas y terminaciones de líneas, podrían comenzar a procesarse por campos receptores centro-periferia. El antagonismo entre el centro y la periferia de los campos receptores convierte a las esquinas pronunciadas, las curvas y las terminaciones de las líneas, en estímulos más potentes que los bordes o las esquinas y curvas poco pronunciadas¹⁰. Los cambios observados en la señal BOLD podrían estar provocados primariamente por cambios en contraste local en las esquinas (ya que el contraste local, desde el punto de vista de un campo receptor de las áreas visuales tempranas, es mayor en esquinas pronunciadas que en esquinas poco pronunciadas³¹).

Esta hipótesis no descarta que las áreas visuales de niveles superiores tengan un papel crítico en un procesamiento más complejo de ángulos y esquinas. Por ejemplo, la orientación específica de la esquina debería procesarse corticalmente, ya que las primeras células selectivas a la orientación aparecen en la corteza.

En resumen, nuestros resultados amplían el conocimiento de los mecanismos neurales

responsables del procesamiento de esquinas y aportan nuevos datos sobre el nivel de la jerarquía visual en el que podría comenzar dicho procesamiento. Futuros experimentos, en los que registraremos la actividad de neuronas aisladas, determinarán si las respuestas de neuronas con campos receptores centro-periferia se corresponden con nuestra percepción de la ilusión de la Estrella de Brillo Alternante¹⁰. Los estudios con neuronas aisladas nos permitirán además comprobar la hipótesis de que los efectos fisiológicos y perceptuales aquí descritos se deben a la interacción entre la forma de las esquinas y la organización de los campos receptores.

Agradecimientos

La Dra. Xoana G. Troncoso (Barrow Neurological Institute, Phoenix, Arizona, EEUU) tradujo este artículo del inglés al castellano. Agradecemos a Jorge Otero-Millán y a la Dra. Xoana G. Troncoso su ayuda con las figuras y a la Dra. Xoana G. Troncoso sus comentarios. Estos experimentos fueron financiados por: Barrow Neurological Foundation, National Institutes of Health, y Dana Foundation Program in Brain and Immuno-Imaging.

Bibliografía

1. Vasarely V, Vasarely II. Editions du Griffon, Neuchatel. 1970.
2. Adelson EH. Lightness perception and lightness illusions, in *The cognitive neurosciences*, M.S. Gazzaniga, Editor., MIT Press: Cambridge, MA. 1999 pp. 339-351.
3. Hurvich LM. Color vision. Sunderland: Sinauer Associates. Sunderland: Sinauer Associates. 1981; 173-174.
4. Morgan MJ. Visual Illusions, in *Unsolved Mysteries Of The Mind: Tutorial Essays In Cognition*, V. Bruce, Editor., Psychology Press. 1996 pp. 29-58.
5. McArthur JA, Moulden B. A two-dimensional model of brightness perception based on spatial filtering consistent with retinal processing. *Vision Res* 1999;39: 1199-1219.
6. Kaiser PK. The joy of visual perception: A web book. 1996.
7. Martinez-Conde S, Macknik SL. Junctions are the most salient visual features in the early visual system. *En Society for Neuroscience*. 2001. San Diego, CA.
8. Rodieck RW. Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. *Vision Research* 1965;5: 583-601.
9. Enroth-Cugell C, Robson JG. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J Physiol* 1966;187: 517-552.
10. Troncoso XG, Macknik SL, Martinez-Conde S. Novel visual illusions related to Vasarely's "nested squares" show that corner salience varies with corner angle. *Perception* 2005; 34: 409-420.
11. Levitt JB, Schumer RA, Sherman SM, Spear PD, Movshon, JA. Visual response properties of neurons in the LGN of normally reared and visually deprived Macaque monkeys. *J Neurophysiol* 2001;85: 2111-2129.
12. Derrington AM, Lennie P. Spatial and temporal contrast sensitivities of neurones in lateral geniculate nucleus of macaque. *J Physiol (Lond)* 1984;357: 219-240.

-
13. Irvin GE, Casagrande VA, Norton TT. Center/surround relationships of magnocellular, parvocellular, and koniocellular relay cells in primate lateral geniculate nucleus. *Vis Neurosci* 1993;10: 363-373.
 14. Tadmor Y, Tolhurst DJ. Calculating the contrasts that retinal ganglion cells and LGN neurones encounter in natural scenes. *Vision Res* 2000;40: 3145-3157.
 15. Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. *J Neurophysiol* 1965;28: 229-289.
 16. Dobbins A, Zucker SW, Cynader MS. Endstopped neurons in the visual cortex as a substrate for calculating curvature. *Nature* 1987;329: 438-441.
 17. Versavel M, Orban GA, Lagae L. Responses of visual cortical neurons to curved stimuli and chevrons. *Vision Res* 1990;30: 235-248.
 18. Shevelev IA, Lazareva NA, Sharaev GA, Novikova RV, Tikhomirov AS. Selective and invariant sensitivity to crosses and corners in cat striate neurons. *Neuroscience* 1998;84: 713-721.
 19. Sillito AM, Grieve KL, Jones HE, Cudeiro J, Davis J. Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature* 1995;378: 492-496.
 20. Das A, Gilbert CD. Topography of contextual modulations mediated by short-range interactions in primary visual cortex. *Nature* 1999;399: 655-661.
 21. Pack CC, Livingstone MS, Duffy KR, Born RT. End-stopping and the aperture problem: two-dimensional motion signals in macaque V1. *Neuron* 2003;39: 671-680.
 22. Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol (Lond)* 1962;160: 106-154.
 23. Tanaka K. Cross-correlation analysis of geniculostriate neuronal relationships in cats. *J Neurophysiol* 1983;49: 1303-1318.
 24. Ferster D. Orientation selectivity of synaptic potentials in neurons of cat primary visual cortex. *J Neurosci* 1986;6: 1284-1301.
 25. Ferster D, Chung S, Wheat H. Orientation selectivity of thalamic input to simple cells of cat visual cortex. *Nature* 1996;380: 249-252.
 26. Reid RC, Alonso JM. Specificity of monosynaptic connections from thalamus to visual cortex. *Nature* 1995;378: 281-284.
 27. Alonso JM, Martinez LM. Functional connectivity between simple cells and complex cells in cat striate cortex. *Nature Neuroscience* 1998;1: 395-403.
 28. Martinez LM, Alonso JM. Construction of complex receptive fields in cat primary visual cortex. *Neuron* 2001;32: 515-525.
 29. Ito M, Komatsu H. Representation of angles embedded within contour stimuli in area V2 of macaque monkeys. *J Neurosci* 2004;24: 3313-3324.
 30. Pasupathy A, Connor CE. Responses to contour features in macaque area V4. *J Neurophysiol* 1999;82: 2490-2502.
 31. Troncoso XG, Tse PU, Macknik SL, Caplovitz GP, Hsieh PJ, Schlegel, AA, Otero-Millan, J, Martinez-Conde S. BOLD activation varies parametrically with corner angle throughout human retinotopic cortex. *Perception* 2007;36: 808-820.
 32. Barlow HB. Possible principles underlying the transformation of sensory messages, in *Sensory Communication*, W.A. Rosenblith, Editor. MIT Press: Cambridge, MA. 1961 pp. 217-234.
 33. Barlow HB. Unsupervised learning. *Neural Computation* 1989;1: 295-311.
 34. Rao RPN, Olshausen BA, Lewicki MS. Probabilistic models of the brain: perception and neural function. MIT Press. 2002.
 35. Attneave F. Some informational aspects of visual perception. *Psychol Rev* 1954;61: 183-193.
 36. Biederman I. Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychol Rev* 1987;94: 115-147.
 37. Vasarely V. *Gea*. Editions Hervas, Paris. 1982.
 38. Vasarely V, Vasarely I. *Editions du Griffon*, Neuchatel. 1965.
 39. Troncoso, X, Macknik, SL, and Martinez-Conde, S. Corner salience varies linearly with corner angle during flicker-augmented contrast: a general principle of corner perception based on Vasarely's artworks. *Spatial Vision*, en prensa. 2008.