

# Formación Continuada



## PERCEPCIÓN VISUAL

# La visión del movimiento (II) Fundamentos fisiológicos y modelos

M.D. de Fez\* y P. Capilla\*\*

\*E.U. de Óptica y Optometría. Universitat de Alicante

\*\*Departament. d'Òptica. Universitat de Valencia

**E**l concepto de movimiento aparente, introducido en la primera lección sobre la visión de movimientos, sienta las bases para entender porque el sistema visual puede interpretar movimientos debido al muestreo temporal que realiza de la información. El problema del muestreo surge en el procesamiento debido a la comprensión de la información del objeto. En la segunda parte de esta lección se introduce el estudio de los fundamentos fisiológicos de la visión de movimientos, un paso necesario para establecer los modelos para el análisis de movimientos.

### Problema del muestreo temporal

Recordemos que un movimiento aparente es un conjunto de imágenes diferentes que al presentarse secuencialmente nos dan la percepción de movimiento continuo. No disponemos pues de toda la información, como en un movimiento real, sólo de parte de ella. Pensemos en una imagen con una distribución únicamente espacial: cuando dicha imagen se forma sobre un mosaico de detectores discreto separados una distancia  $\Delta d$ , se está muestreando espacialmente porque toda la información que cae entre dos detectores se pierde (fig. 1). La frecuencia de muestreo espacial se define como:



Fig. 1. Ejemplo de muestreo espacial con una red de fotorreceptores separados  $\Delta d$  (frecuencia de muestreo  $1/\Delta d$ ).

---

#### Correspondencia

M.D. de Fez  
Escuela Universitaria de Óptica y Optometría  
Apartado 99  
03080 Alicante  
Dolores.Fez@ua.es



$$f_m = \frac{1}{\Delta d}$$

Un problema análogo tiene lugar en el dominio temporal cuando "tomamos fotografías" de un objeto en movimiento a intervalos de tiempo  $\Delta t$ . La frecuencia de muestreo es análogamente:

$$f_m = \frac{1}{\Delta t}$$

Un ejemplo sencillo se ilustra en la figura 2. Un círculo negro se mueve en el plano  $(x,y)$  partiendo de una cierta posición inicial  $(x_0, y_0)$  en el instante  $t_0$ . Podemos representar ese movimiento como el resultado de un deslizamiento continuo. A partir del instante inicial se toman fotografías cada  $\Delta t$ . El resultado de cada fotografía mostraría el círculo en una posición  $(x, y)$  diferente que se iría desplazando en la dirección del movimiento. Al exponer las diferentes fotografías secuencialmente, el movimiento aparece como cambios entre una imagen y la siguiente, aunque falte información intermedia. Pero si las diferencias de una imagen a la siguiente son muy grandes, entonces la sensación de movimiento continuo se rompe.

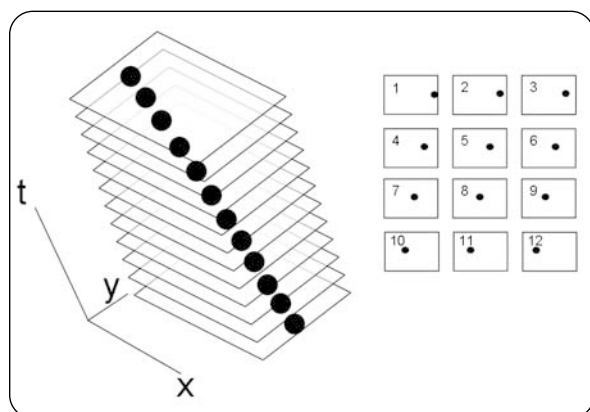


Fig. 2. Ejemplo de muestreo temporal para un círculo moviéndose en el plano XY (frecuencia de muestreo  $1/\Delta t$ ).

Para entender por qué la frecuencia de muestreo es un factor decisivo a la hora de obtener la información sobre el movimiento del objeto, consideraremos un ejemplo sencillo: una senoide puramente espacial (estacionaria en el tiempo) o bien, puramente temporal (uniforme en el espacio), y veamos que ocurre

cuando la senoide espacial,  $L(x)$ , es muestreada "espacialmente", o la senoide temporal,  $L(t)$ , es muestreada "temporalmente" (fig. 3). Denotaremos la frecuencia de muestreo,  $f_m$ . Mientras que la frecuencia del objeto sea menor que la mitad de la frecuencia de muestreo, lo que se denomina frecuencia de Nyquist,  $f_N$ , la frecuencia percibida será exactamente la del objeto. Si la frecuencia del objeto va aumentando entre  $f_N$  y  $2f_N$ , la frecuencia percibida va disminuyendo desde la frecuencia de Nyquist hasta cero. Si la frecuencia del objeto sigue aumentando entre  $2f_N$  y  $3f_N$ , la frecuencia percibida de nuevo aumentará desde cero hasta la frecuencia de Nyquist y así sucesivamente (fig. 4).

Esto es lo que establece el teorema del muestreo. Ahora bien, un objeto real no es una senoide, sino un conjunto continuo de sinusoides, cada uno con cierta amplitud. Este conjunto es lo que se conoce como el espectro de frecuencia del objeto. Cada componente de

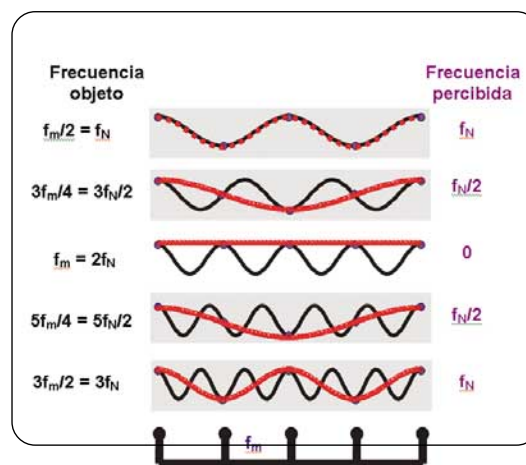


Fig. 3. Frecuencia percibida de una red sinusoidal para una determinada frecuencia de muestreo y diferentes frecuencias objeto. Si la frecuencia del objeto es mayor que la frecuencia de Nyquist, se produce aliasing.

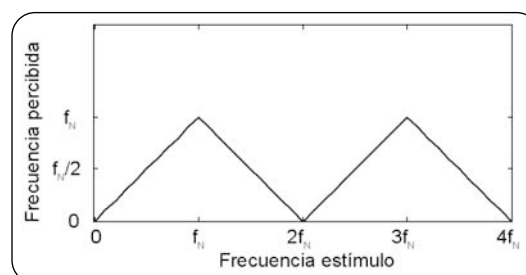


Fig. 4. Variación de la frecuencia percibida en función de la frecuencia del estímulo, donde se aprecia el comportamiento en ciclos de  $2f_N$ .



un objeto cuya frecuencia sea mayor que la frecuencia de muestreo, será mal muestreada. Por ejemplo, una frecuencia de  $3/2$  de  $f_N$  se percibirá como  $1/2$  de  $f_N$ . Si en el objeto ya existe una componente de esta frecuencia, entonces la amplitud resultante será la suma de las contribuciones debidas a la componente existente y al muestreo de la componente  $3/2$  de  $f_N$ . El efecto resultante se denomina aliasing. Si el espectro del objeto fuera discreto, (lo que sólo ocurre si el objeto es periódico), y no contuviera una componente de frecuencia  $1/2$  de  $f_N$ , entonces ésta aparecería como una frecuencia espúrea. Aunque esto es también un aliasing, no es lo que suele ocurrir, porque los espectros de los objetos son, en general, continuos.

Para evitar los problemas de aliasing que acabamos de describir se deberá realizar el muestreo con una frecuencia de Nyquist que no sea menor que la frecuencia de corte ( $f_c$ ) de la CSF temporal. Si fuese menor, entre la  $f_N$  y la  $f_c$  tendríamos problemas de aliasing. Si fuese mayor que la  $f_c$  estaríamos muestreando frecuencias que no son visibles para el sistema visual, lo que sería un gasto inútil. Teniendo en cuenta que aumentar la frecuencia de muestreo es, en términos económicos enormemente caro, la solución entonces más eficiente es hacer que  $f_N$  y  $f_c$  simplemente coincidan.

Pero recuperemos ahora nuestro problema original. Muestrear un objeto cualquiera en movimiento es un problema complejo, porque no se trata de hacer un muestreo espacial de  $L(x)$ , en general de  $L(x, y)$ , o un muestreo temporal de  $L(t)$ , sino de hacer un muestreo temporal de un objeto que es de la forma  $L(x, y, t)$ . Hacer un muestreo temporal de este objeto a una cierta frecuencia de muestreo, esto es, a intervalos  $\Delta t$ , significa multiplicar la función  $L(x, y, t)$  por una función de muestreo temporal. Si asumimos que la duración de las "fotos" es despreciable con respecto a  $\Delta t$ , la función de muestreo será simplemente un peine de deltas en el tiempo. Multiplicar dos funciones en el dominio de posiciones y tiempos es equivalente, en el dominio de frecuencias espaciales y temporales, a la convolución entre sus correspondientes espectros, esto es, el espectro de frecuencias de  $L(x, y, t)$  y el espectro de frecuencias del peine de deltas. Puesto que el espectro de un peine de deltas en el tiempo es un peine de deltas en la frecuencia temporal, el resultado de la convolución es que el espectro de la imagen se repite a intervalos  $\Delta f_t$ . En la

figura 5a se muestra el espectro de una línea que se mueve hacia la derecha con velocidad  $v$ , muestreado a dos frecuencias distintas. En 5b el muestreo se realiza a una frecuencia baja, esto es, con un  $\Delta t$  grande, en 5c el muestreo se realiza a una frecuencia alta, esto es, con un  $\Delta t$  pequeño. Nótese que la separación entre las deltas del peine en frecuencias está inversamente relacionada con la separación entre las deltas del peine en el tiempo. Recordemos que, de las CSFs espacial y temporal del sistema visual sabemos que existen unas ciertas frecuencias de corte, tanto en el dominio espacial ( $f_{c_e}$ ) como en el dominio temporal ( $f_{c_t}$ ). Para las frecuencias que son más altas que las de corte, la sensibilidad al contraste es cero, o en otras palabras, no se ven. Se denomina ventana de visibilidad a la frontera que delimita la región de frecuencias espaciales y temporales que son vistas por el sistema visual. Si representamos esta frontera poniendo, por ejemplo, la frecuencia temporal en el eje  $x$  y la frecuencia espacial en el eje  $y$ , los límites en los propios ejes serán las frecuencias de corte correspondientes. Asumiremos que la forma de la frontera es circular. Esta ventana corresponde a la zona sombreada en la figura 5. Si las replicas del espectro de la imagen introducidas por el muestreo caen fuera de la ventana de visibilidad no se verán y por consiguiente es como si no estuvieran: la imagen muestreada, que recordemos era un objeto en movimiento, es completamente indistinguible de la imagen real. Si por el contrario, una o varias replicas caen dentro de la ventana de visibilidad, entonces

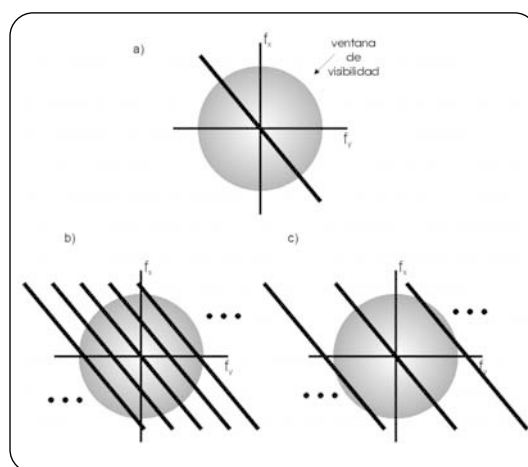


Fig. 5. a) Espectro de una línea que se mueve hacia la derecha con velocidad  $v$ . b) Muestreo a una frecuencia baja (intervalo temporal grande). c) Muestreo a una frecuencia alta (intervalo temporal pequeño).



tendremos distorsiones de la imagen (aliasing) como consecuencia del muestreo y lo que veremos será cualquier cosa, pero desde luego, algo que no tiene por qué parecerse en absoluto al movimiento real del objeto. Como habíamos razonado previamente, un muestreo eficiente debería realizarse de manera que las frecuencias de Nyquist espacial y temporal coincidan con las correspondientes frecuencias de corte,  $f_{c_e}$  y  $f_{c_t}$ , respectivamente.

Ahora que hemos analizado el muestreo con más detenimiento, podemos entender porque un movimiento aparente, que resulta de muestrear un movimiento real es, en ocasiones, igual que el real y en otras no, sin necesidad alguna de admitir que existan en el sistema visual mecanismos independientes para ver cada clase de movimiento.

## Sobre los fundamentos fisiológicos de la visión del movimiento

Como habíamos mostrado anteriormente (Capilla, 2002b), existen en el cortex estriado (V1) células, denominadas complejas, que son selectivas para la dirección del movimiento, esto es, responden si, por ejemplo, una barrita con la orientación adecuada se mueve hacia la derecha, pero no si se mueve hacia la izquierda. Pero, ¿a qué son selectivas realmente las células del cortex estriado, a la velocidad o a la frecuencia temporal? Es conocido que una célula del cortex estriado, selectiva para una cierta dirección, responde a una red de cierta frecuencia dentro de cierta banda de velocidades. La respuesta de una célula vs la velocidad de la red es una función en forma de U. La respuesta máxima aparece en una velocidad que es inversamente proporcional a la frecuencia espacial de la red, de manera que la frecuencia temporal es muy aproximadamente constante (Ganz y Lange 1973). Este resultado sugiere que es la frecuencia temporal y no la velocidad lo que realmente importa a estas células. Conocemos de la psicofísica una buena cantidad de experimentos que, de hecho, apuntan en este sentido. Por ejemplo, el máximo de las CSFs espaciales determinadas con redes moviéndose a diferentes velocidades, (Burr y Ross 1982), se encuentra en una frecuencia que es tanto menor cuanto mayor es la velocidad (fig. 6). Asimismo, la magnitud del postefecto que produce una red en movimiento es máxima

para una velocidad de la red adaptadora (denominada velocidad óptima) que es tanto mayor cuanto menor es la frecuencia de la red (Pantle 1974).

Las células de V1 selectivas a la dirección se pueden modelizar como un filtro cuyo campo receptivo presenta selectividad para la orientación espacial y temporal seguido de alguna clase de no linealidad. Sin embargo, no todos los movimientos son capaces de estimular a estos mecanismos (que se denominan mecanismos de primer orden). Se ha demostrado que algunos movimientos son completamente inefectivos para producir respuestas en esta clase de mecanismo (Chubb y Sperling 1988). Recuérdese el experimento de Stoner y Albright (Stoner y Albright 1996) que habíamos descrito anteriormente (Capilla 2002a). Una célula de V1 selectiva para la orientación  $+45^\circ$  responde al movimiento de

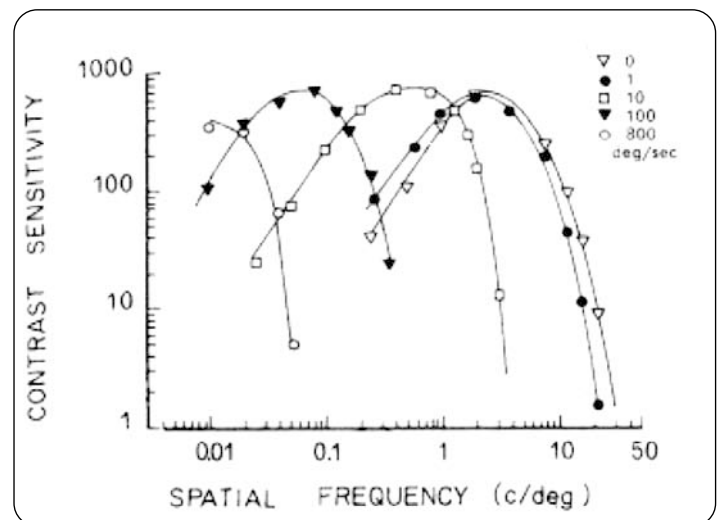


Fig. 6. CSFs espaciales determinadas con redes moviéndose a diferentes velocidades. Burr y Ross (1982).

una red cuadrada orientada en esta dirección moviéndose en la dirección perpendicular al eje de la red (véase fig. 8a); otra célula, también de V1, selectiva a  $-45^\circ$  responde asimismo a una red cuadrada orientada en esta dirección moviéndose en la dirección perpendicular. Ni una ni la otra responde prácticamente al movimiento global producido por la superposición de los dos movimientos. Sin embargo, se puede encontrar una célula en V5 que respondería muy poco a cualquiera de los dos movimientos, pero respondería claramente al movimiento global. Se dice en este caso que el movimiento es visto mediante



un mecanismo de segundo orden. Movshon y colaboradores se refieren a los mecanismos de primer y de segundo orden como mecanismos selectivos para el componente y para el patrón, respectivamente (Movshon et al. 1985). El soporte fisiológico para ambos mecanismos se encontraría en V1 y V5, respectivamente. La participación de V5 en la percepción del movimiento es hoy día incuestionable, toda vez que se conoce que personas con lesiones en esta área realizan con gran dificultad, o no son capaces de realizar, tareas relacionadas con la visión de movimientos, mientras que no tienen problema alguna para realizar cualquier tarea que involucre la agudeza visual, la visión del color o la estereopsis.

## Modelos para el análisis del movimiento

El movimiento de un objeto dentro de una imagen 3D se caracteriza por el vector velocidad: la dirección nos indica hacia dónde se mueve el objeto y el módulo la rapidez con la que lo hace. El sistema visual debe ser capaz de computar ambas cosas y un modelo para la visión del movimiento debe imitar esta capacidad.

### 1. Mecanismos de análisis del movimiento para objetos identificados y localizados

Consideremos el proceso más simple para analizar el movimiento del objeto: primero, identificar un objeto y localizarlo espacialmente en el instante  $t_1$ ; segundo, localizarlo en el instante  $t_2 > t_1$ , y por último, medir la distancia recorrida,  $Dx$ , y dividir por  $Dt$ , o sea, calcular la velocidad. Una vez que se ha identificado el objeto, la clave es analizar posiciones y medir la velocidad. Pues bien, el sistema visual no debe trabajar así, aunque este método tendría la ventaja de evitar el problema de los objetos que se ocultan en un momento dado detrás de un obstáculo. Pero si el movimiento es muy rápido, no daría tiempo para realizar tantas operaciones porque necesitamos invertir una cantidad no despreciable en la tarea de identificación que no es de bajo nivel, sino todo lo contrario. De hecho, el sistema visual realiza ya un análisis del movimiento a bajo nivel. Veamos algunos ejemplos en los que este hecho es evidente:

a) En el *cuadrado de puntos que se mueven*, (véase la lección anterior), es el movimiento lo que ayuda a reconocer que los puntos que se mueven forman un cuadrado y no al revés. Por tanto, estamos detectando un movimiento sin identificación previa del objeto y, obviamente, sin localización espacial alguna de ningún objeto.

b) En la *ilusión de la cascada*, (véase la lección anterior), tenemos sensación de movimiento sin cambio alguno de posición.

c) Más aún: el *efecto  $\phi$  invertido*, (variante del efecto  $\phi$  en el que el movimiento aparente es en el sentido opuesto al del cambio de posición del objeto), prueba que la sensación de movimiento no se deriva necesariamente de los cambios de posición del objeto en la imagen retiniana, sino de los cambios espaciotemporales que se producen en la distribución de luminancias de la imagen retiniana.

Veamos pues como podría funcionar un modelo sin la necesidad de exigir la identificación previa del objeto.

### 2. Mecanismos de análisis del movimiento sin necesidad de identificación

Acabamos de decir que la sensación de movimiento se deriva de cambios espaciotemporales de la distribución de luminancias en la retina. Sin embargo, estos cambios pueden analizarse directamente en el dominio espacio-tiempo, o alternativamente, en el dominio de frecuencias espaciales y temporales.

#### *Modelos en el dominio espacio-tiempo*

El modelo de Reichardt (Reichardt 1961) ilustra de forma sencilla lo que es un modelo en el dominio de espacio y tiempo (fig. 7a). Supongamos un punto moviéndose hacia la izquierda que pasa por encima del detector A en el instante  $t=0$ . Un rato después pasará por encima del detector B. Supongamos que la velocidad de conducción de la señal desde los detectores A y B al multiplicador es infinita, pero introducimos un delay (parada) en el camino de A. Si el movimiento es muy rápido llegará antes la señal de B, si es muy lento llegará antes la señal de A. Claro que lo de rápido o lento estará en función de lo que dure el delay que frena la señal en el cable que viene desde A. Si la distancia entre los detectores es  $\Delta x$  y el retardo está ajustado para que las dos señales lleguen al mismo tiempo, el multiplicador dará una

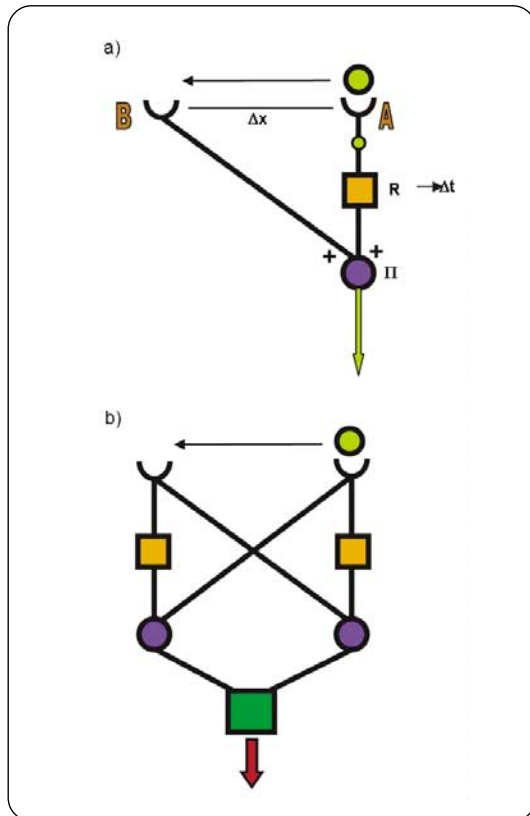


Fig. 7. Unidad de Reichardt para la detección del movimiento con una determinada velocidad en un sentido (a) o en ambos sentidos (b).

respuesta máxima. Esta maquinaria, que se conoce como unidad de Reichardt, constituye pues un detector de movimiento sintonizado para una cierta velocidad y para un sentido del movimiento particular (hacia la izquierda). Podemos pensar en una unidad simétrica para movimiento hacia la derecha. Con un par de unidades de Reichardt se puede construir una unidad más sofisticada que permitiría decidir sobre el sentido del movimiento (fig. 7b) (Poggio y Reichardt 1973). Si los multiplicadores de las dos unidades restan sus respuestas se interpretará que el movimiento es hacia la derecha o hacia la izquierda según si la diferencia es positiva o negativa.

¿Tiene este tipo de modelos algún sentido desde el punto de vista fisiológico? Ciertamente sí, ya que sabemos que existen células corticales que justamente tienen la propiedad de ser selectivas para la dirección del movimiento: las células complejas.

En la primera edición del libro de Hubel (Hubel 1995), adaptando las ideas originales de Barlow y Levick [Barlow y Levick (1965) propuso

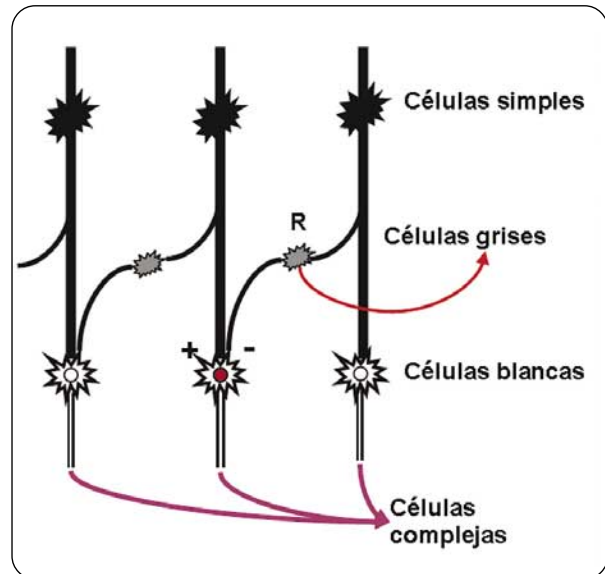


Fig. 8. Modelos en el dominio espacio-tiempo: circuito neural propuesto por Hubel (1995).

un posible circuito neural que funcionaría básicamente como una unidad de Reichardt (fig. 8). La idea es relativamente sencilla. Supongamos que entre las células simples y las células complejas existen unas células intermedias (blancas) que reciben inputs excitatorios de una célula simple e inhibitorios de otra célula simple vía una segunda célula intermedia (grises). Los campos receptivos de las dos células intermedias son adyacentes. La célula intermedia gris actúa como un delay. Finalmente, varias células intermedias blancas están conectadas con una célula master, compleja. Supongamos que el objeto se mueve de derecha a izquierda. Si la velocidad del movimiento es la adecuada, la célula intermedia blanca recibirá una excitación justo en el momento en el que está también recibiendo una inhibición de la célula intermedia gris por cuyo campo receptivo acababa de cruzar el objeto. Ambas señales se cancelan y la célula compleja no recibirá señal alguna. Pero si, por el contrario, el movimiento es de izquierda a derecha, la inhibición llegará demasiado tarde para evitar que la célula blanca haya ya enviado señal a la célula compleja. La célula compleja tiene por tanto las propiedades de una célula selectiva a la orientación, está sintonizada a un movimiento y a una velocidad. Sin embargo, nuevas evidencias experimentales sugieren organizaciones corticales más sofisticadas (Murray et al. 1983).

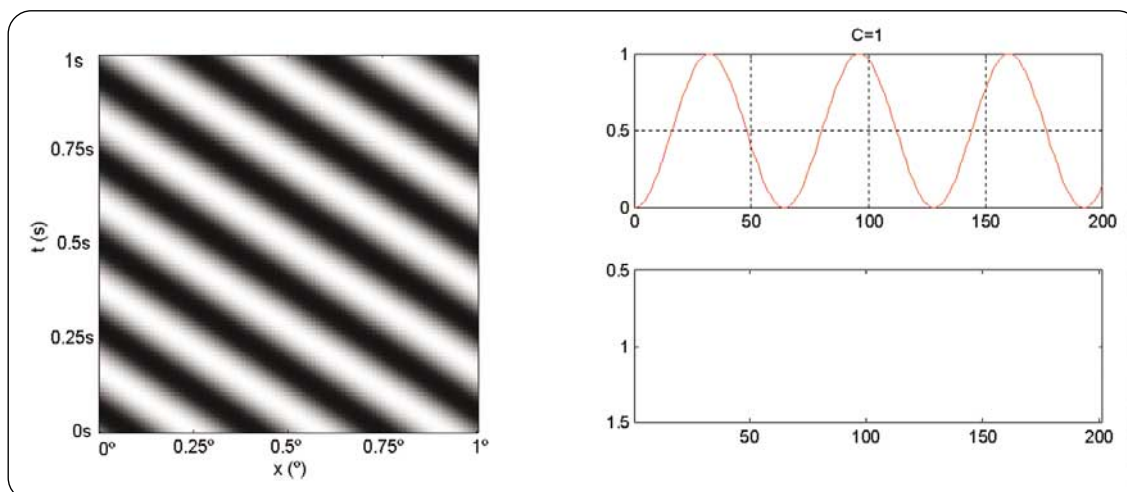


Fig. 9. Representación en el dominio espacio-temporal de una red unidimensional moviéndose con velocidad  $v = 1.5$  grados/segundo hacia la izquierda.

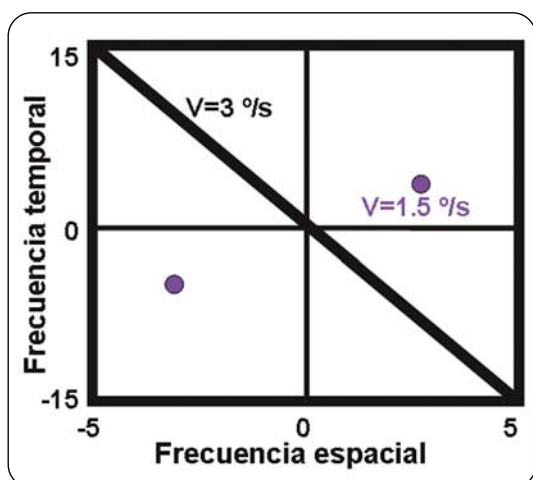


Fig. 10. Representación en el dominio de frecuencias espacio-temporales de una red unidimensional moviéndose con velocidad  $v = 1.5$  grados/segundo hacia la izquierda y de un sólido rígido moviéndose con  $v = 3$  grados/segundo hacia la derecha.

## Modelos en el dominio de frecuencias

Los modelos en el dominio de frecuencias espaciales y temporales son matemáticamente mucho más complicados, por lo que nos contentaremos con una idea cualitativa sobre cómo funcionaría un modelo de este tipo para extraer la información de la velocidad. Nos apoyaremos para ello en el modelo de Watson y Ahumada (Watson y Ahumada 1985).

Para facilitar el estudio más sencillo de los diferentes mecanismos que entran en juego vamos a plantearnos primero cómo realizar la

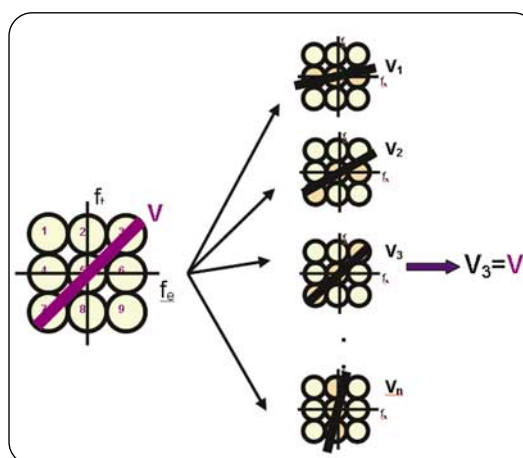


Fig. 11. Modelos en el dominio de frecuencias espaciales y temporales: modelo propuesto por Watson y Ahumada (1985).

representación gráfica de objetos en movimiento. Por ejemplo, consideremos para empezar un objeto elemental, la red sinusoidal. El movimiento de una senoide unidimensional con velocidad  $v$  hacia la izquierda se puede representar gráficamente en un plano  $(x, t)$  como se ilustra en la figura 9. Una red estacionaria se representaría vertical, esto es, en el eje de tiempos no habría periodicidad alguna. El hecho de que la red se desplace hace que aparezca una frecuencia temporal. En este ejemplo la frecuencia espacial es 3 ciclos/grado, la frecuencia temporal es 4,5 ciclos/segundo y la velocidad es 1,5 %/seg ( $v = f_t/f_s$ ).

En el dominio de frecuencias espacio-temporales, el movimiento de esta senoide se



representaría como un par de puntos  $(+f_e, +f_t)$ ,  $(-f_e, -f_t)$  en cuadrantes opuestos. Esto es así ya que un valor de velocidad positivo implica que los signos de ambas frecuencias son idénticos pero pueden corresponder a dos valores positivos o a dos valores negativos (fig. 10) Si por el contrario, el movimiento fuera con el mismo módulo pero hacia la derecha, el par de puntos correspondientes estaría situado en el segundo y el cuarto cuadrante (cada frecuencia con un signo).

Supongamos un objeto con un cierto espectro espacial que se mueve con velocidad  $v$  hacia la derecha. Este movimiento se representaría en el plano de frecuencias como una línea recta de pendiente  $v$  negativa (véase de nuevo la figura 10), ya que, obviamente, todos los componentes del espectro del objeto se moverán en tándem con la misma velocidad y en el mismo sentido. Ahora tenemos que asumir algo muy importante: que en el sistema visual existe un cierto número de filtros, cada cual sintonizado para una banda de frecuencias espaciales y temporales. Aunque son posibles distintas hipótesis sobre los filtros, en el modelo que seguimos como ejemplo se supone que la función de sintonizado espacio-temporal es una gaussiana bidimensional, y por consiguiente, la anchura de banda de cada filtro es la misma en frecuencia espacial que en frecuencia temporal, o en otras palabras, los filtros son circulares en el plano  $(f_e, f_t)$ . Además, asumiremos que todos los filtros tienen la misma anchura. Con estas ideas, el movimiento considerado se representaría como se ilustra en la figura 11.

Ya sólo nos queda por admitir que existen patrones de filtros cada cual sintonizado para una determinada velocidad. Veamos. Supongamos que tenemos 9 filtros numerados del 1 al 9. Por ejemplo, un conjunto de respuestas,  $r_1, \dots, r_9$ , sintonizado para la velocidad  $v_3$ , es un patrón en el que los filtros 1, 2, 4, 6, 8 y 9 no dan ninguna respuesta. El filtro 5 es insensible a cualquier cambio de velocidad dado que la sensibilidad espacial del filtro habíamos quedado en que tiene simetría circular. Un pequeño cambio de velocidad hace que los filtros 3 y 7 respondan un poco menos, y si seguimos cambiando la velocidad, los filtros 3 y 7 responderán progresivamente menos y en un momento dado comenzarían a responder los filtros adyacentes. De esta forma, tenemos un continuo de patrones de velocidad y, en definitiva, aquel patrón que dé la máxima correlación con nuestro movimiento será el que determine cual es la velocidad.

## A modo de conclusión

Los filtros de los que se hace uso en el modelo descrito encuentran soporte fisiológico en los campos receptivos orientados espacial y temporalmente característicos de las células de V1. Este tipo de campo receptivo ha sido muy recientemente evidenciado de manera experimental (De Angelis et al. 1993). La manera de implementar un campo receptivo con estas características no es evidente. Sin embargo, debe quedar claro que un mecanismo sintonizado para la orientación espaciotemporal no es lo mismo que un mecanismo sintonizado para la velocidad. Un modelo para el análisis del movimiento debería hoy incluir dos etapas de procesado. La primera etapa tendría lugar ciertamente en V1, la segunda en MT. Un promediado local de las respuestas de un conjunto de células simples con una misma orientación espaciotemporal serviría de input para una célula compleja. En la segunda etapa, un mecanismo con selectividad para cierta dirección y módulo de la velocidad resultaría combinando los outputs de un conjunto de células complejas con los campos receptivos sintonizados para una orientación espaciotemporal consistente con la velocidad deseada. (Simoncelli y Heeger 1998).

## Bibliografía

- Barlow HB, Levick WR. The mechanism of directionally sensitive units in rabbit's retina. *J Physiol (Lond)* 1965;178: 477-504.
- Burr DC, Ross J. Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research* 1982;22:479-484.
- Capilla P. Caminos visuales paralelos I. Especialización funcional. *Ver y Oír* 2002a;19:44-54.
- Capilla P. Caminos visuales paralelos II. Correlaciones entre la psicofísica y la fisiología. *Ver y Oír* 2002b;19:597-609.
- Chubb C, Sperling G. Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying (non-Fourier motion perception). *J Opt Soc Am A* 1988;5:1986-2006.
- DeAngelis GC, Ohzawa I, Freeman RD. Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex I: General characteristics and postnatal development. *J Neuro* 1993;69:1091-1117.
- DeAngelis GC, Ohzawa I, Freeman RD. Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex II: Linearity of temporal and spatial summation. *J Neuro* 1993;69:1118-1135.
- Ganz L, Lange A. Changes in motion sensitivity of cat visual cortex neurons during the course of dark adaptation.





Meeting of the Association for Research in Vision and Ophthalmology, Sarasota, Florida 1973.

- Hubel DH. Ojo, cerebro y visión. Scientific American Library (1995). Traducción del Servicio de Publicaciones de la Universidad de Murcia, 2000.

- Movshon JA, Adelson EH, Gizzi MS, Newsome WT. The analysis of moving visual patterns. En Chagas C, Gattass R, Gross C, (eds.), Pattern recognition mechanisms. New York:Springer-Verlag, 1985;117-151.

- Murray I, MacCana F, Kulikowski JJ. Contribution of two movement detecting mechanisms to central and peripheral vision. Vision Research 1983;2:151-159.

- Pantle A. Motion after-effect magnitude as a measure of the spatio-temporal response properties of direction-sensitive analyzers. Vision Research 1974;14:1229-1236.

- Poggio T, Reichardt W. Considerations on models of movements detection. Kybernetik 1973;13:223-227.

- Reichardt W. Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. In Sensory Communication, de. Rosenblith WA. New York: Wiley 1961.

- Simoncelli EP, Heeger DJ. A model of neuronal responses in visual area MT. Vision Res 1998;38:743-761.

- Stoner GR, Albright TD. The interpretation of visual motion: evidence for surface segmentation mechanisms. Vision Research 1996;36:1291-1310.

- Watson AB, Ahumada AJ. Model of human visual-motion sensing. J Opticl Soc Am A 1985;2:322-341.

**Dolores de Fez Saiz**, Doctora en Ciencias Físicas por la Universidad de Valencia (orientación óptica). Profesora titular de la Escuela de Óptica y Optometría de la Universidad de Alicante, donde imparte docencia de las asignaturas del área de Óptica Fisiológica. Miembro del equipo de investigación GVC: Grupo de Visión y Color de la Universidad de Alicante.

**Pascual Capilla Perea**, es licenciado en Ciencias Físicas por la Universitat de València en 1984, Doctor en Ciencias Físicas por la Universitat de València en 1990, ayudante de la Escuela Universitaria de la Universidad de Alicante desde el 1 de diciembre de 1986. Titular de Universidad de la Universitat de València en 1995.

Ha sido en distintas ocasiones profesor en las asignaturas de Óptica Fisiológica, Psicofísica de la Visión, Percepción Visual y Colorimetría y Visión del color, todas ellas de la diplomatura de Óptica y Optometría, así como de la asignatura Teoría del color, de la Licenciatura en Física.

Es co-autor de los libros Problemas de Óptica Fisiológica, Óptica Fisiológica, Psicofísica de la Visión, Fundamentos de Colorimetría y Tecnología del color.

Como investigador, ha dirigido 4 Tesis Doctorales, 2 Tesinas de Licenciatura y 4 de Diplomatura. Es autor de 28 publicaciones en revistas de investigación nacionales e internacionales y de 9 publicaciones en revistas de divulgación científica. Ha presentado 53 comunicaciones en congresos nacionales e internacionales.

Es miembro de la Sociedad Española de Óptica