

UCH-FC  
MA6-B  
E94

PROPOSICION DE UNA EXPLICACION NEUROFISIOLÓGICA DE LA  
SENSIBILIDAD AL CONTRASTE

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas con

Mención en Fisiología

Facultad de Ciencias

Básicas y Farmacéuticas

por

John Ewer Lothian

Agosto, 1984

Patrocinantes: Dr. Francisco Varela

Dr. Humberto Maturana

Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas

Universidad de Chile

I N F O R M E   D E   A P R O B A C I O N

T E S I S   D E   M A G I S T E R

Se informa a la Comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas que la Tesis de Magister presentada por el Candidato

John Ewer Lothian

Ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Fisiología.

Patrocinantes de Tesis

Dr. Francisco Varela

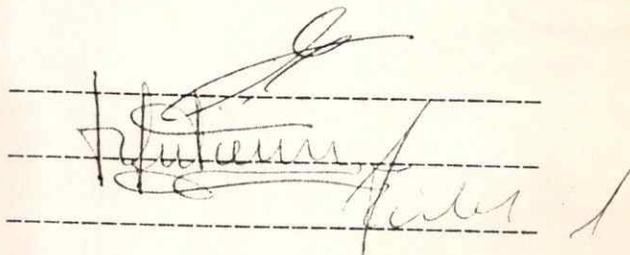
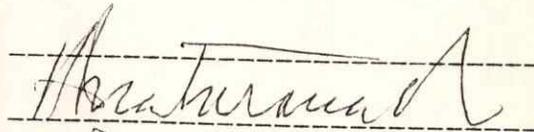
Dr. Humberto Maturana R.

Comisión Informante de Tesis

Dr. Osvaldo Alvarez A.

Prof. Orlando Gutierrez C.

Dr. Ennio Vivaldi



A mis padres  
y a mi madre

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis tutores

Francisco Varela y Humberto Maturana,

quienes guiaron este trabajo

a mi profesor

Oswaldo Alvarez,

por su incondicional ayuda a nivel  
de tuercas y tornillos,

a mis sujetos

Ximena Rojas, Inés Casassa,

Pedro Maldonado y Francisco Varela,

quienes sufrieron el martirio del empirismo.

## INDICE DE MATERIAS

Introducción	1
Antecedentes	3
I- El fenómeno: la sensibilidad al contraste	3
A- Modelo inicial:	
los trabajos de Campbell y Robson	3
B- Modelos posteriores:	
incorporación de "canales"	6
II- Neurofisiología de la visión espacial:	
las categorías celulares	9
Proposición de una explicación neurofisiológica	
de la sensibilidad al contraste	11
I- Fundamentos de la explicación propuesta	11
II- Implementación de una explicación	
neurofisiológica de la sensibilidad al contraste	14
A- Criterios de la elección de la clase	
representativa	15
1- Las dificultades	15
2- Los criterios de elección	16
B- La clase elegida: células Simples de la	
corteza visual primaria	17
1- Participación de la corteza visual	
primaria	18
2- Clases celulares definidas en el área	
visual primaria	18

3- Criterio sistemático de clasificación	20
4- Aferencias de células Simples	21
5- Participación de las células Simples	22
6- Homogeneidad de la clase de células	
	Simples
7- Operacionalidad de sus características	23
	definitorias
C- Definición de una medida de la actividad	
inducida en la clase de células Simples por un	
patrón de luminancia	25
1- La respuesta de una célula Simple	26
2- Definición de una medida de la actividad	
global inducida	31
3- Expresión final de $A_L$	32
III- La realización de este trabajo	37
Materiales y métodos	38
Las características de las curvas de sensibilidad	
obtenidas y su posible fundamento neurofisiológico	41
El modo en que los resultados serán examinados	41
I- El carácter de las medidas sicofísicas	41
II- Estrategia adoptada para identificar cambios	
consistentes en los resultados obtenidos	44
El cierre del círculo: $A_L$ y los umbrales medidos	45
I- La sensibilidad a reticulados sinusoidales	45
A- La sensibilidad a frecuencias espaciales bajas	48
B- Una explicación del origen de la sensibilidad	
a frecuencias bajas	51





## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Se muestran los valores máximos de sensibilidad obtenidos en cada sujeto para cada familia de estímulos presentada ( $S_{max}$ ) así como la frecuencia espacial a la cual éste fue medido	43
Tabla 2. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por $F_1$	94
Tabla 3. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por $F_2$	100
Tabla 4. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por $F_3$	106
Tabla 5. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por $F_4$	112
Tabla 6. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por $F_5$	116
Tabla 7. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por $F_6$	120

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Sensibilidad humana (S) al contraste de enrejados sinusoidales	4
Figura 2. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a $F_1$ empleando los valores no-normalizados de umbral de contraste	47
Figura 3. Gráfico A: abundancia relativa de células Simples como función de su frecuencia óptima de respuesta frente a reticulados sinusoidales. Gráfico B: curva de sensibilidad al contraste de reticulados sinusoidales en XR. Gráfico C: resultado de la computación de $A_L$ para $F_1$	50
Figura 4. Resultado de la computación de $R^{om}$ para $F_1$	53
Figura 5. Curvas que describen en perfil de $F_{23}$	57
Figura 6. Curvas que describen el perfil de $F_{42}$	59
Figura 7. Computación de $R^{om}$ para $F_{23}$	61
Figura 8. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a $F_1$ , $F_{23}$ y $F_{42}$	64
Figura 9. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a $F_1$ y $F_2$	67
Figura 10. Resultado de la computación de $A_L$ para $F_1$ , $F_{42}$ y $F_{23}$ , empleando las tres estimaciones de $N(w_n)$	70
Figura 11. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a $F_2$ y $F_4$	73
Figura 12. Curvas que describen el perfil de $F_{23}$ para diferentes valores de frecuencia ( $w$ )	76
Figura 13. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a $F_2$ , $F_{23}$ y $F_4$	79

Figura 14. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a $F_1$	98
Figura 15. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a $F_2$	104
Figura 16. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a $F_3$	110
Figura 17. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a $F_4$	114
Figura 18. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a $F_5$	118
Figura 19. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a $F_6$	122
Figura 20. Características de las señales externas empleadas por el monitor de video	127
Figura 21. Esquema que muestra la región del circuito del monitor en la cual se realiza el control de contraste	129
Figura 22. Esquema del circuito empleado para controlar el contraste de la imagen	133
Figura 23. Gráfico que señala el modo en que la intensidad (densidad $D$ ) de la imagen varía como función de $V_n$ , para diferentes valores de $V_i$	136

PROPOSAL OF A NEUROPHYSIOLOGICAL EXPLANATION  
OF CONTRAST SENSITIVITY

AN ABSTRACT

of a dissertation submitted to the Faculty of Sciences  
Basic and Pharmaceutical  
of the University of Chile  
in parcial fulfillment of the requirements for the degree of  
Magister en Ciencias Biológicas con  
Mención en Fisiología

by

John Ewer Lothian

August, 1984

Dissertation supervisors: Dr. Francisco Varela  
Dr. Humberto Maturana

and shape of the receptive field) was exploited by presenting types of stimuli which would modify the contribution of each population of different optimum frequency to the global cellular response. These modifications would be expected to result in changes in the behavioural sensitivity to these luminance configurations.

In many cases, the changes identified in the sensitivity curves measured coincide with the expected tendencies.

This allows one to conclude that the expression, defined as a measure of the activity which would be induced in the Simple cell class of the striate cortex with a given luminance configuration, may be used to explain neurophysiologically those characteristics of contrast sensitivity which depend on the spatial parameters of the stimulus.

This shows that the response presumed to be evoked in this class is an adequate measure of the configuration of cellular activity specifying the magnitude of the behavioural thresholds observed. It further reveals that a significant way of defining the participation of this class in the generation of this behaviour comes from considering a global response. Indeed, the evaluation of the expression used accounts for characteristics of the sensitivity curves which cannot be explained by only considering the magnitude of individual evoked activity.

## ABSTRACT

Generally, the characteristics of a behaviour can be neurophysiologically explained only by considering the configuration of activity of all the cell classes which are involved in their specification.

However, the complexity of this task may be reduced if certain requirements are met. First, the conditions of study must be such that only the activity of certain cell classes changes with the stimuli used. Second, a population must be identified which participates in the generation of all aspects of such behaviour. Under these conditions, the correlation between the response evoked in this class and the behaviour may show how the characteristics of the latter are a consequence of the phenomenology of its cellular substrate.

In this work, this perspective was adopted for the study of behavioural contrast sensitivity. It examines the degree to which the changes in the activity presumed to be induced in the Simple cells of the striate cortex, with various luminance patterns, were correlated to the differences observed in the magnitude of the contrast thresholds measured for these stimuli.

The characteristics of the sensitivity profiles of Simple cells imply that the activity evoked with a stimulus of non-optimum spatial frequency varies directly with the magnitude of the unit's peak spatial frequency. This relation between bandwidth and peak frequency (or, equivalently, between width

## RESUMEN

En general, las características de una conducta sólo pueden ser neurofisiológicamente explicadas considerando la configuración de actividad de todas las clases celulares que participan en su especificación. Sin embargo, si ella es estudiada imponiendo condiciones bajo las cuales, por un lado, sólo la actividad de algunas clases celulares cambia con los estímulos utilizados y, por otro, puede identificarse una población que participa en la generación de todos los aspectos de la conducta observada bajo estas condiciones, la correlación entre respuesta evocada en dicha clase y conducta, puede permitir mostrar cómo las características de esta última son consecuencia de la fenomenología de su fundamento celular.

En este trabajo esta perspectiva fue adoptada para estudiar la sensibilidad conductual al contraste, examinando el grado en que los cambios en la actividad que se induciría en la clase de células Simples con diversos patrones de luminancia se correlacionan con las diferencias observadas en la magnitud de los umbrales de contraste medidos frente estos estímulos.

Las características del perfil de sensibilidad de células Simples implican que la actividad evocada en una unidad con un estímulo de frecuencia espacial no-óptimo varía directamente con la magnitud de la frecuencia central de dicha unidad. Esta relación entre ancho de banda y frecuencia óptima de respuesta (o, equivalentemente, entre ancho y forma del campo), fue explotada presentando tipos de estímulos que

modificarían la contribución de cada población de frecuencia central diferente a la respuesta celular global, modificaciones que resultarían en cambios de sensibilidad conductual frente a estas configuraciones de luminancia.

En muchos casos, los cambios identificados en las curvas de sensibilidad obtenidas coinciden con las tendencias esperadas.

Ello permite concluir que la expresión construida como medida de la actividad que se induciría en la clase de células Simples como resultado de la presentación de una configuración de luminancia, puede ser empleada para explicar neurofisiológicamente las características de la sensibilidad al contraste que dependen de los parámetros espaciales del estímulo.

Por un lado, este hecho señala que la respuesta que se evocaría en esta clase constituye un indicador adecuado de la configuración de actividad celular que especifica la magnitud del umbral conductual observado. Por otro, revela que una manera significativa de definir el modo en que dicha clase participa en la generación de esta conducta, resulta de considerar una respuesta global inducida en ella. En efecto, la evaluación de la expresión empleada para la realización de esta tesis, permite dar cuenta de características de las curvas de sensibilidad conductual al contraste que no pueden ser explicadas solamente considerando la magnitud de la respuesta individual evocada.

## INTRODUCCION

A nivel conductual, es claro que la distinción de bordes de luminancia constituye un aspecto importante de la visión espacial. Ella se refleja en nuestra habilidad de discriminar detalles en el espacio, a base de variaciones locales de luminancia.

A consecuencia de su relevancia, esta dimensión ha sido extensamente estudiada tanto a nivel psicofísico como a nivel celular.

De estas dos aproximaciones, se han presentado diversas proposiciones cuyo objetivo es explicar el modo en que estas distinciones son realizadas. Por un lado, los estudios psicofísicos han generado modelos de la conducta examinada, cuya validez es evaluada casi exclusivamente en términos de su valor predictivo. Por otro, el interés de los trabajos celulares se ha centrado en la identificación y clasificación de unidades cuya respuesta depende de variaciones en parámetros espaciales del estímulo. Este quehacer ha resultado en la sistematización de la diversidad de las actividades celulares registradas en los diferentes núcleos de las vías visuales, a base de las características de los diversos tipos de campos receptivos encontrados.

El examen de la naturaleza de las explicaciones propuestas por estas aproximaciones revela que ellas no permiten explicar neurofisiológicamente el fenómeno observado: en efecto, ellas no señalan mecanismos que ligan las

características de la conducta de distinción de bordes de luminancia a la dinámica celular subyacente. Por un lado, las características del substrato celular no son explícitamente incorporadas en los modelos sicofísicos: por ello constituyen descripciones del fenómeno, que no revelan el modo en que éste resulta del operar del sistema nervioso. Por otro, los trabajos neurofisiológicos, al no mostrar cómo esta conducta resulta de una particular configuración de actividad en las diferentes clases celulares distinguidas, no revelan el modo en que la dinámica celular participa en la generación de la conducta observada.

El objetivo de este trabajo es examinar en qué medida es posible mostrar que las características de un fenómeno sicofísico asociado a la distinción conductual de bordes de luminancia son consecuencia de las propiedades de la poblaciones celulares que participan en su especificación.

En primer lugar presentaré el fenómeno sicofísico cuya explicación en términos de la actividad celular subyacente se desea realizar, y examinaré el modo en que ha sido sistematizada la diversidad de las respuestas celulares encontradas que manifiestan algún tipo de dependencia de parámetros espaciales del estímulo. Ello me permitirá, finalmente, explicitar la manera en que la conducta examinada fue neurofisiológicamente explicada.

## Antecedentes

### I- El fenómeno: la sensibilidad al contraste.

El estudio de la discriminación de patrones espaciales de distribución de luminancia revela que la percepción evocada por la presentación de una configuración particular depende de sus características espaciales. Un modo de abordar el estudio de esta dependencia consiste en examinar la manera en que el contraste mínimo necesario para la distinción de un patrón dado varía según la naturaleza de éste. Históricamente, el estudio de esta sensibilidad al contraste espacial ha sido llevado a cabo desde una perspectiva iniciada por Schade (1956) pero formulada explícitamente por Campbell y Robson (1968), que consiste en establecer en qué medida esta dimensión de la fenomenología del sistema visual puede ser caracterizada por modelos que permitan predecir la sensibilidad a cualquier patrón de luminancia.

### A- Modelo inicial: los trabajos de Campbell y Robson.

Este resulta de la aplicación de los métodos de estudio de sistemas lineales a la visión espacial: en éstos, la respuesta de un sistema a una familia completa de funciones -completa en el sentido que cualquier función puede ser expresada en términos de una combinación lineal única de ellas- permite predecir su respuesta a cualquier estímulo, constituyendo por lo tanto una caracterización total de la dinámica del sistema (su función de transferencia).

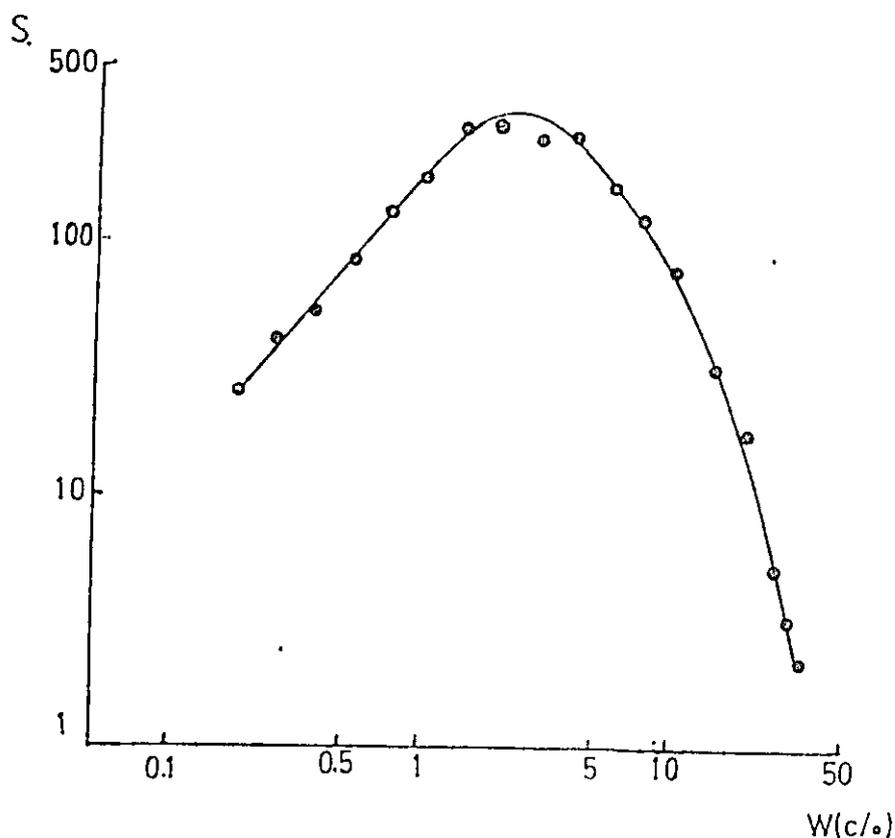


Figura 1. Sensibilidad humana (S) al contraste de enrejados sinusoidales, como función de la frecuencia espacial (W). Tomada de Campbell & Maffei, 1974.

Los clásicos experimentos realizados por Campbell y Robson, que fueron el origen de un paradigma explicativo ampliamente aceptado y empleado para abordar fenómenos de visión espacial, consistieron en estudiar en qué medida el principio de superposición, que constituye un requerimiento fundamental de esta aproximación lineal, puede ser considerado válido. Para ello midieron inicialmente la sensibilidad a enrejados sinusoidales de diferente frecuencia espacial, sensibilidad definida como el inverso del contraste mínimo necesario para la percepción de dicho patrón. La elección de esta familia de estímulos no es arbitraria sino

que corresponde a los armónicos fundamentales del análisis de Fourier clásico, restringiendo el problema, básicamente, a una dimensión.

La curva resultante (ver Figura 1), conocida como MTF (Modulation Transfer Function) por su equivalencia formal con la función de transferencia de sistemas lineales, revela que dicha sensibilidad es función de la frecuencia espacial, exhibiendo un claro máximo en torno a 2-4 ciclos por grado.

La medida en que dicha curva de sensibilidad puede efectivamente ser considerada como la función de transferencia del sistema visual -hecho determinante en establecer si estos fenómenos pueden ser interpretados dentro de los esquemas de análisis de sistemas lineales-, fue estudiada examinando el grado en que ella permitía predecir los umbrales de contraste a patrones complejos de distribución de luminancia. Los resultados obtenidos al medir dichos umbrales a enrejados cuyo perfil queda descrito por una onda cuadrada, rectangular, o triangular, revelan que, si bien el contraste necesario para la detección de la presencia del estímulo corresponde al predicho en base a su espectro, éste no permite predecir el contraste necesario para distinguir la textura de dicho patrón.

Este hecho señala que en la percepción de una distribución compleja de luminancia la contribución de los diferentes armónicos de su espectro no coincide con la esperada al aplicar el principio de superposición. Por lo tanto permite concluir que el comportamiento del sistema visual no puede

ser descrito como el de un simple filtro lineal.

**B- Modelos posteriores: incorporación de "canales."**

El cuadro que emerge de la modelación de las características de la sensibilidad a contraste es que el sistema visual está compuesto de una serie de mecanismos independientes o canales cuya respuesta individual queda descrita por la de un filtro lineal, y cuya actividad global frente a un patrón de luminancia dado determina la sensibilidad del organismo a dicho estímulo. Desde esta perspectiva la curva de sensibilidad a enrejados sinusoidales es vista ya no como la función de transferencia del sistema, sino como la envolvente que resulta de la respuesta simultánea de todos los mecanismos.

Los modelos propuestos se distinguen principalmente en lo que se refiere a :

i) los parámetros definitorios de cada canal, incorporados para emular fenómenos sicofísicos particulares de visión espacial como son la inhomogeneidad espacial del sistema [Wilson & Giese, 1977], manifiesta en la variación de la sensibilidad a través del espacio (cambio en acuidad con excentricidad, por ejemplo), y la dependencia de dicha sensibilidad de las características temporales del estímulo [Kulikowsky & Tolhurst, 1973; King Smith & Kulikowsky, 1975; Wilson & Bergen, 1979]. Tales parámetros son incluidos de manera que reflejen, en mayor o menor grado, su posible correlación con propiedades del substrato celular (variación

en el tamaño de los campos receptivos con la excentricidad, existencia de células con propiedades mantenidas/transientes, etc.).

ii) el modo en que la actividad o respuesta de un canal participa en la especificación de la sensibilidad global del sistema. Este problema ha sido abordado [Sachs & al., 1971; Quick, 1974] considerando que los mecanismos que subyacen a toda percepción poseen una naturaleza probabilística, dándose la detección o percepción del estímulo cada vez que la actividad de uno de los mecanismos excede su umbral. Esta última es computada modulando, por medio de una función de distribución, la respuesta de un filtro lineal a una distribución de luminancia. Esta modulación permite reproducir la variabilidad observada a nivel conductual en la señalización del umbral de contraste, variabilidad manifiesta en las curvas sicométricas.

Además, dada la interdependencia entre estos dos últimos aspectos, la elección de un modelo particular impone restricciones sobre los valores que pueden asignarse a algunos de sus parámetros definitorios esenciales, como son el ancho de banda de cada canal (que especifica la magnitud relativa de la respuesta de éste a un estímulo de frecuencia no-óptima), así como el número y tipo de éstos.

Cabe señalar además que fenómenos no lineales encontrados en el estudio de la sensibilidad espacial del sistema visual son incorporados en los modelos definiendo interacciones no lineales entre canales [Tolhurst, 1972], manteniendo de esta

manera inalterada la naturaleza lineal de su respuesta individual.

Por último, si bien la fenomenología de esta dimensión de la visión espacial ha sido abordada tanto en el plano de la frecuencia espacial (enfoque que lleva a la caracterización de los canales subyacentes en términos de su función de transferencia o transformada de Fourier) como en el del espacio (en el cual estos canales constituyen filtros espaciales definidos, por su similitud formal con la descripción de la forma de los campos receptivos celulares, en términos de su perfil de sensibilidad o LSF (Line Spread Function ; [Campbell & al., 1969; Hines, 1976; Wilson, 1978, por ejemplo]), por el hecho que estas dos aproximaciones se basan en la especificación de propiedades de elementos lineales cuya dinámica da cuenta de los umbrales perceptuales de sensibilidad, ellas son esencialmente equivalentes.

En base a lo señalado anteriormente, el interés de la aproximación sicofísica al estudio de la sensibilidad a contraste se centra en torno a la proposición de modelos que permitan predecir los umbrales de percepción a distribuciones espaciales particulares de luminancia.

Tal como se desprende de la reseña anterior, estos modelos son esencialmente empíricos. Por esta razón ellos no permiten comprender el modo en que la dinámica y organización del substrato celular subyacente participa en la construcción de la distinción espacial examinada. El valor de estos estudios

sicofísicos reside, sin embargo, en el hecho que, puesto que su quehacer involucra examinar sistemáticamente los factores que la afectan, revelan las características, riqueza, y multidimensionalidad de esta conducta.

## II- Neurofisiología de la visión espacial: las categorías celulares.

La aproximación neurofisiológica al estudio de la visión espacial ha permitido sistematizar la gran diversidad de respuestas celulares registradas que manifiestan algún tipo de dependencia de parámetros espaciales del estímulo.

El resultado fundamental que emerge de este quehacer es que es siempre posible clasificar las diversas respuestas registradas en términos de parámetros que especifican el modo particular en que dichas respuestas dependen de las características espacio-temporales del estímulo.

El hecho que estos parámetros permiten la definición de categorías celulares explica por qué, desde que fué introducida y empleada por primera vez de manera sistemática por Kuffler en 1953, esta aproximación ha permanecido como uno de los paradigmas experimentales básicos de la neurofisiología. En efecto, si bien es claro que una percepción sólo puede emerger como resultado de la existencia de una cierta configuración de actividad a nivel celular, no es a priori evidente que sea posible identificar, en las respuesta celulares mismas, bordes o actividades diferenciales que puedan ser vistos como constituyendo los

elementos básicos del fundamento fisiológico de una distinción perceptual. Por ello, examinar respuestas celulares aparece como una actividad relevante no sólo porque permite identificar características invariantes en la dinámica celular, sino por constituir una herramienta analítica mediante la cual la naturaleza de la actividad celular asociada a una dimensión perceptual particular puede ser abordada.

Sin embargo esta aproximación no ha resultado en una comprensión del modo en que las clases celulares identificadas participan en la generación de una conducta de distinción espacial dada. Ello es consecuencia del hecho que dichas clases son vistas como las dimensiones a lo largo de las cuales un estímulo es descompuesto en un mosaico de actividades. Por ello, por un lado la identificación de una clase celular es considerada no sólo condición necesaria sino suficiente para explicar como una percepción es generada, y por otro, la naturaleza de los criterios de clasificación es vista como reveladora del tipo de operaciones realizadas por el sistema nervioso (véase, por ejemplo, De Valois & al., 1978; Robson, 1975; Barlow, 1972, Pollen & al., 1971).

Por esta razón, el interés de los trabajos que abordan el estudio de la visión espacial a nivel celular, se ha centrado más en torno a la clasificación de células en términos de tipos genéricos de respuesta y caracterización de los diferentes núcleos en base a la frecuencia relativa de los diversos tipos celulares encontrados, que a la proposición de

mecanismos en los cuales las clases identificadas son operacionalmente empleadas para mostrar cómo las características de una distinción conductual particular resultan de la configuración de actividad celular subyacente.

Proposición de una explicación neurofisiológica de la sensibilidad al contraste.

Mi intención es explicar los umbrales de contraste de percepción de configuraciones espaciales de distribución de luminancia en términos de la actividad celular subyacente.

En primer lugar definiré el fundamento de la aproximación adoptada para estudiar este aspecto de la visión espacial. A continuación mostraré como ella fue implementada para explicar las características de la sensibilidad conductual al contraste.

#### I- Fundamentos de la explicación propuesta.

El fundamento de la aproximación elegida para el estudio de la visión espacial resulta del hecho que, puesto que toda distinción es el resultado de una configuración particular de actividad celular, su explicación en términos neurofisiológicamente relevantes debe consistir en mostrar cómo las características de una conducta dada resultan de la dinámica, propiedades y conectividad de las diferentes poblaciones que participan en su construcción.

En la mayoría de los casos, es claro que esta aproximación sólo constituye una declaración de principios. De la multidimensionalidad de una conducta perceptual resulta evidente que el sólo identificar las poblaciones celulares que intervienen en su especificación es difícil: determinar el modo en que sus actividades participan en la generación de dicho fenómeno es, por su complejidad, una tarea impracticable.

Sin embargo, el examen de la anatomía y organización de "sistemas sensoriales" revela que es posible identificar redes de poblaciones (clases) de neuronas cuyas actividades dependen sólo de algunas dimensiones del estímulo (color, movimiento, por ejemplo). Si las condiciones experimentales son modificadas de manera tal que ellas induzcan cambios de actividad sólo en aquellas poblaciones que pertenecen a una de estas redes, es razonable correlacionar variaciones de la conducta perceptual evocada a cambios en su actividad.

Estas manipulaciones, al imponer condiciones límites en el operar del sistema, permiten estudiar el modo y grado en que una red de poblaciones neuronales participa en la generación de una dimensión perceptual dada. Por otro lado es razonable postular que exista concordancia en las características de la actividad observable en todas las poblaciones de dicho conjunto. Ello resulta de la intuición inicial que, en una red de poblaciones neuronales, debe existir una "armonía de fondo" entre las diferentes

configuraciones de actividad de cada una de ellas.

Así, si la conducta es evocada bajo estas condiciones, el estudio de la actividad inducida en una clase celular particular permitiría proponer explicaciones que señalen cómo ella es consecuencia de la actividad celular subyacente.

El éxito de esta estrategia depende de la medida en que los estímulos presentados induzcan cambios concordantes de actividad en un conjunto limitado de poblaciones neuronales. En efecto, la validez de las explicaciones generadas es por un lado función del grado en que la clase celular cuya actividad es examinada participe de un modo representativo de la red "seleccionada" en la generación de la distinción realizada, y por otro, está condicionada por la medida en que la actividad de otras redes no especifiquen características esenciales de la percepción evocada que no aparezcan representadas en la fenomenología de la población elegida.

Puesto que las diversas perspectivas desde las cuales la visión espacial ha sido estudiada no han convergido en una comprensión de los mecanismos y procesos que participan en su generación como dimensión perceptual, dicho éxito no está garantizado. Sin embargo, creo que esta aproximación es valiosa: en efecto, por un lado señalaría explícitamente la dependencia estructural de la conducta estudiada - señalización determinante de la relevancia neurofisiológica de las explicaciones generadas- y por otro, la validez de sus hipótesis definitorias, al tener éstas que ver con propiedades de la dinámica del substrato celular, está sujeta

a ser experimentalmente evaluada. Por último, ella puede resultar en la evaluación de la relevancia operacional de los criterios de clasificación celular para la explicación del fenómeno perceptual, y guiar los estudios sicofísicos de visión espacial, de modo que la correlación entre la fenomenología de estas dos dimensiones pueda ser establecida.

II- Implementación de una explicación neurofisiológica de la sensibilidad al contraste.

Como se desprende de la discusión anterior, la perspectiva adoptada para explicar los umbrales de contraste de percepción de patrones espaciales de luminancia consiste en correlacionar la actividad inducida en una clase celular particular con la sensibilidad conductual al contraste observada.

Su implementación requiere:

i) elegir, dentro del conjunto de clases celulares identificadas en la vía visual, aquella cuya respuesta frente a un patrón particular de luminancia es susceptible a ser representativa de la configuración de actividad celular que especifica la sensibilidad al contraste de este estímulo.

ii) utilizar las características de clase elegida para definir una medida de la actividad que se induciría en esta población con una configuración espacial de luminancia.

## A- Criterios de la elección de la clase representativa.

### 1- Las dificultades.

La dificultad de la elección de la clase celular en términos de cuya actividad la correlación mencionada será realizada, reside en la naturaleza de las clasificaciones celulares. En efecto, la definición de una categoría particular no involucra examinar el modo en que ella participa en la dinámica celular que constituye el fundamento neurofisiológico de la conducta examinada: por un lado la validez de los criterios empleados es sólo evaluada en términos del grado en que éstos inducen particiones en la diversidad celular, y por otro, las clases identificadas son vistas como definitorias del modo en que una conducta es generada. Por esta razón, tanto el grado como el modo en que diferentes clases participan en la especificación de una dimensión conductual dada, así como el grado en que existen, dentro de una clase, poblaciones que pertenecen a redes neuronales que intervienen en la generación de fenomenologías conductuales distintas, son difíciles de evaluar. Este hecho, consecuencia del desconocimiento de la conectividad de las diferentes unidades que pertenecen a una misma clase, hace que, a pesar de sus unidades compartir una característica común, ella pueda encerrar una heterogeneidad fundamental.

Por otra parte, dado el carácter esencialmente tipológico de los criterios de clasificación -consecuencia de la

motivación de este quehacer-, los parámetros definitorios de una clase celular pueden sólo raramente ser operacionalmente empleados para estimar la configuración de actividad inducida en ella como resultado de la presentación de un estímulo dado.

## 2- Los criterios de elección.

Por las razones mencionadas anteriormente, es claro que la implementación de la estrategia adoptada para explicar neurofisiológicamente la sensibilidad al contraste de patrones de distribución espacial de luminancia, requiere que las características definitorias de la clase celular, cuya actividad será correlacionada con la magnitud de los umbrales de contraste medidos, permitan:

i) evaluar la medida en que esta clase participa en la dinámica celular que genera dicha conducta perceptual. De la importancia de su participación depende el grado en que sea posible establecer un correlato neurofisiológicamente relevante entre la actividad inducida en esta clase como resultado de la presentación de un estímulo dado, y el umbral de contraste de sensibilidad conductual medido.

ii) señalar que la clase celular definida es homogénea, es decir que las unidades que la componen poseen la misma conectividad, y por ello participan de la misma manera en la dinámica de la red. Esta homogeneidad constituye un requisito esencial pues, por un lado condiciona el grado en que la actividad de dicha clase puede ser representativa de la actividad global inducida en la vía "seleccionada", y

por otro, asegura que una estadística poblacional de alguna de sus propiedades sea completa.

Si bien, dada la naturaleza de las clasificaciones celulares, no es, en general, posible inferir el grado de homogeneidad de una clase particular, es razonable arguir que este será mayor cuanto mayor sea el número de características que, sistemática y simultáneamente, sean compartidas por todos sus miembros y los distinga de los miembros de todas las otras clases alternativas.

iii) ser operacionalmente empleadas para computar la respuesta de una unidad de dicha clase a un estímulo particular, y definir una actividad global cuya fenomenología explique características esenciales de la distinción conductual estudiada.

B-La clase elegida: células Simples de la corteza visual primaria.

Del examen de las características definitorias de las diversas categorías celulares definidas en la vía visual de mamíferos -principalmente en gato y mono-, emergen como candidatos a exhibir una dinámica representativa de la actividad celular subyacente a la conducta de percepción de patrones espaciales de distribución de luminancia, y como clases homogéneas, las células ganglionares X de la retina y las células Simples de la corteza estriada.

Como se verá a continuación, el grado en que esta última constituye una categoría que satisface las condiciones

señaladas en el punto iii) anterior está menos documentado que para las células ganglionares X; sin embargo, tanto la operacionalidad de uno de sus parámetros definitorios, como su caracterización poblacional en términos de éste, es mayor. Ello justifica que, en este trabajo, la población elegida sea la de las células Simples de la corteza visual primaria (V1).

#### 1- Participación de la corteza visual primaria.

El hecho que en primates la interrupción de la vía geniculostriatal (que en este grupo constituye la vía de proyección preponderante de las fibras retinianas) resulte en una pérdida casi completa de la capacidad conductual de realizar distinciones de bordes de luminancia [Pasik & Pasik, 1971], permite afirmar que en ésta existen poblaciones celulares que participan en aspectos esenciales de la especificación de esta conducta. Más aún, en mono (a diferencia de lo que ocurre en gato) la ablación o enfriamiento de la corteza visual primaria (V1) provoca deficiencias similares. Por ello es razonable concluir que la actividad evocada en las clases celulares que pertenecen a esta estructura son relevantes para la construcción de esta dimensión conductual.

#### 2- Clases celulares definidas en el área visual primaria.

En sus estudios originales de la neurofisiología de la corteza visual en gato [Hubel & Wiesel, 1962] y en mono [Hubel & Wiesel, 1968], Hubel y Wiesel comunicaron que la gran mayoría de las células registradas presentaban campos receptivos alargados, localizados en el espacio. Además, señalaron que la diversidad de actividad celular registrada

puede ser sistematizada examinando el modo en que las características de la respuesta evocada en una unidad particular con una barra o punto de luz, depende de los parámetros definitorios del estímulo empleado.

En particular, dos clases, Simple y Compleja, pueden ser definidas en base a la naturaleza de dicha dependencia:

i) en los campos receptivos de las células Simples pueden identificarse áreas excitatorias e inhibitorias espacialmente distintas y mutuamente antagónicas, dentro de las cuales existe sumación espacial. Estas características permiten que sea posible predecir, en base a la disposición de estas áreas de su campo receptivo, la respuesta de una unidad Simple a una configuración espacial de luminancia particular.

ii) en las células Complejas no es en general posible identificar áreas excitatorias e inhibitorias separadas, pudiéndose evocar el mismo tipo de respuesta en toda la extensión del campo. Además, aún en aquellas unidades en que dicha identificación es posible, el mapa resultante de su campo receptivo no puede ser operacionalmente empleado para explicar la actividad inducida con un estímulo dado.

Sin embargo, por un lado la actividad espontánea registrada en las células corticales es baja [De Valois & al., 1982b; Movshon & al. 1978], y por otro la modificación de su nivel de descarga depende críticamente de las características del estímulo [De Valois & al., 1982a] (tales

como orientación, dimensiones, velocidad). Por ello, la sistematización de la diversidad registrada utilizando criterios cualitativos de clasificación ha resultado en la definición de diversas clases adicionales (tales como Hipercomplejas I y II [Kato & al., 1978]) y hace que exista gran variabilidad en las estadísticas poblacionales publicadas (en lo que se refiere a la frecuencia relativa de las diversas clases encontradas, por ejemplo). Por estas razones dichos criterios no parecen adecuados para definir particiones en la diversidad registrada y hace que sea difícil estimar la medida en que las clases identificadas constituyen categorías celulares homogéneas.

### 3- Criterio sistemático de clasificación.

Afortunadamente, el estudio de la respuesta a reticulados sinusoidales ha permitido cuantificar el grado de linealidad espacial de la unidad registrada y ha revelado que, tanto en mono [De Valois & al., 1982b] como en gato [Movshon & al., 1978], éste impone una dicotomía que permite diferenciar unidades Simples de cualquier otra. En efecto, células previamente identificadas como Simples exhiben propiedades definitorias de unidades de tipo X (lineales) [Enroth-Cugell & Robson, 1966]: existen dos posiciones para las cuales un reticulado presentado en contrafase no evoca respuesta o, equivalentemente, estas unidades responden a reticulados en movimiento con una actividad modulada a la frecuencia de desplazamiento del estímulo. Más aún, incluso en aquellas unidades Simples cuya respuesta exhibe cierto grado de no-

linealidad, existe concordancia satisfactoria entre el perfil del campo receptivo obtenido en base a la respuesta evocada con barras de luz, y aquel que resulta de la computación de la transformada de Fourier inversa de su curva de sensibilidad a enrejados sinusoidales [Andrews & Pollen, 1979; Movshon & al., 1978; Marcelja, 1980]. Así, tanto cualitativa como cuantitativamente, la fenomenología de las células Simples aparece como siendo la de unidades cuya respuesta depende de manera esencialmente lineal de las características espaciales del patrón de luminancia presentado.

Por el contrario, el examen de las respuestas evocadas en células identificadas como no-Simples, revela que ellas presentan no-linealidades espaciales fundamentales [De Valois, & al., 1982b; Movshon & al., 1978].

Así, la linealidad espacial de su respuesta constituye un criterio que permite distinguir sin ambigüedad una unidad Simple de cualquier otra.

#### 4- Aferencias de células simples.

La linealidad espacial exhibida por las células Simples además permite concluir que la gran mayoría de sus aferencias geniculares (retinianas) debe estar constituida por unidades de tipo X. En efecto, una influencia de células de tipo Y, de ser ésta importante, se manifestaría en la presencia de no-linealidades fundamentales en su respuesta.

Tanto el que, (al menos en gato ya que no existe evidencia

de ello en mono) el tamaño de las subregiones de los campos receptivos de células Simples sea comparable al diámetro de los centros de células ganglionares X y 2-3 veces menor al de células de tipo Y, como el que el tiempo de latencia registrado en muchas unidades de esta clase sea incompatible con una aferencia directa de unidades de conducción rápida (Y), son habitualmente considerados argumentos adicionales que permiten afirmar que la mayoría de las aferencias extralaminares de esta clase están constituidas por células de tipo X [Lennie, 1980 (contiene bibliografía)]. Sin embargo, puesto que se desconoce la conectividad y procesos que intervienen en la determinación de las características de un campo receptivo, estas evidencias sólo pueden ser consideradas como hechos no-incompatibles con esta conectividad.

##### 5- Participación de las células Simples.

Puesto que la conducta de discriminación espacial involucra el poder especificar las características de una distribución espacial de luminancia, el hecho que la actividad de las células Simples dependa de la posición, tamaño, y orientación de un borde o barra de luz en el espacio, sugiere que esta clase participa de manera importante en la actividad celular que constituye el fundamento neurofisiológico de esta conducta.

El hecho que las células Simples exhiban propiedades que permiten señalar que sus aferencias deben provenir principalmente de unidades de tipo X [Lennie, 1980], hace

esperable que exista concordancia en la actividad inducida en estas dos clases como resultado de la presentación de una configuración particular de distribución espacial de luminancia. Además, los diversos estudios realizados sobre la neurofisiología e histología de las células ganglionares X, revelan que estas constituyen una clase homogénea, que participa en aspectos esenciales de la discriminación espacial. Por ello, dicha concordancia constituye un argumento adicional para señalar que la actividad inducida en la clase de células Simples como resultado de la presentación de un patrón espacial de distribución de luminancia particular, puede ser representativa de la actividad celular subyacente a la distinción conductual de dicho patrón.

Finalmente, el hecho que ciertos fenómenos sicofísicos de sensibilidad a contraste espacial sólo puedan ser evocados cuando el estímulo es observado binocularmente [Blakemore & Campbell, 1969], sugiere que el examen de la actividad inducida en la clase de unidades Simples -células que presentan disparidad binocular [Hubel & Wiesel, 1962; Hubel & Wiesel, 1968]- permitiría explicar diversas características adicionales de esta conducta de discriminación.

#### 6- Homogeneidad de la clase de células Simples.

Puesto que se desconoce tanto el substrato histológico como la conectividad de las células Simples, el grado en que dicha clase es homogénea sólo puede ser evaluado en base a evidencias indirectas. A pesar de ello, el hecho que las

células Simples muestran una actividad esencialmente lineal en el espacio, sugiere que todas ellas poseen una conectividad similar tanto en lo que se refiere a su relación con unidades intralaminares como extralaminares. Un argumento adicional de ello lo constituye el hecho que las estadísticas poblacionales de las diversas características definitorias de su actividad (curso temporal de su respuesta, ancho de banda y frecuencia óptima de respuesta a enrejados sinusoidales, ) son unimodales.

#### 7- Operacionalidad de sus características definitorias.

Finalmente, la linealidad espacial exhibida por las células Simples asegura la equivalencia entre el perfil de su campo receptivo obtenido en base a la respuesta evocada con barras o puntos de luz y aquel computado de su curva de sensibilidad a enrejados sinusoidales [Andrews & Pollen, 1979; De Valois & al., 1978; Movshon & al., 1978]. Por ello, de los trabajos cuantitativos que examinan la respuesta a frecuencia espacial de estas unidades [De Valois & al., 1982b; Schiller & al., 1976], pueden deducirse los parámetros que permiten describir la forma del campo receptivo, así como obtenerse estadísticas poblacionales de éstos que permiten computar la actividad inducida en esta clase como resultado de la presentación de un estímulo espacial particular.

En resumen: por las razones señaladas anteriormente, es razonable concluir que la clase de células Simples constituye una categoría celular homogénea, definida en términos

operacionales, que participa en la especificación de características de la percepción de configuraciones de distribución espacial de luminancia.

C- Definición de una medida de la actividad inducida en la clase de células Simples por un patrón de luminancia.

Por los argumentos señalados anteriormente, la implementación de la aproximación propuesta para explicar las características de la sensibilidad conductual al contraste, se basa en la comparación de la configuración de actividad que se induciría en la clase de células Simples de la corteza estriada con las curvas de sensibilidad obtenidas, para cada patrón de luminancia presentado.

Definir el modo en que será computada una medida de la respuesta evocada en la población de células Simples de la corteza estriada con una configuración de luminancia requiere:

i) señalar el modo en que la respuesta de una célula Simple puede ser expresada en función de la forma de su campo receptivo y del patrón de luminancia utilizado.

ii) definir una medida de la actividad global inducida en la clase de células Simples como resultado de la presentación de dicho patrón.

iii) utilizar los datos publicados sobre la neurofisiología de las células Simples de la corteza estriada para obtener la expresión final de dicha actividad global, en función del estímulo espacial empleado, la que será computada para cada configuración espacial de luminancia

presentada y comparada con el umbral de contraste medido. Como hemos mencionado anteriormente, por un lado la motivación de los trabajos que examinan la manera en que la respuesta de una célula depende de las características espacio-temporales del estímulo es tal que estos no permiten comprender el modo en que la actividad celular especifica características de una conducta de distinción espacial, y por otro, los modelos psicofísicos no revelan cómo características particulares de la sensibilidad al contraste son consecuencia de la dinámica celular subyacente. Por esta razón nuestra explicación, que justamente pretende ligar estas dos dimensiones fenomenológicas —al mostrar como los umbrales de contraste medidos pueden ser correlacionados con las características de la actividad celular inducida con los estímulos psicofísicos presentados—, será construida en base a hipótesis cuya justificación está más que nada fundada en el hecho que ellas constituyen "hipótesis cero" sencillas, razonables, y no-incompatibles con las escasas evidencias neurofisiológicas publicadas.

#### 1- La respuesta de una célula Simple.

Una característica definitoria de las células Simples es que su respuesta depende linealmente de los parámetros espaciales del estímulo [De Valois & al., 1982b; Marcelja, 1980; Andrews & Pollen, 1979; Movshon & al., 1978]. Por ello, si su campo receptivo queda descrito por una función bidimensional  $C$ , su respuesta  $R_L$  a un patrón de luminancia  $L$

es función, no necesariamente lineal, de  $S_L$ , donde:

$$(I) \quad S_L = \int L.C$$

Las distribuciones de luminancia empleadas en los experimentos que examinan la sensibilidad al contraste quedan descritas por  $L = L(k) = L_0(1+k.F)$ , donde  $L_0$  corresponde a la luminancia promedio (constante) del estímulo,  $k$  a su contraste y  $F$  a la función bidimensional definitoria de su perfil.

Para esta clase de estímulos [Enroth-Cugell & Robson, 1966]:

$$(II) \quad S_L = \int L_0(1+k.F).C \\ = \int L_0.C + \int L_0.k.F.C$$

Es importante aclarar que esta expresión sólo pretende señalar la dependencia lineal de la respuesta de las características espaciales del estímulo: explicitar el modo en que ésta ( $R_L$ ) depende de  $S_L$  debe realizarse considerando características adicionales de la actividad registrada en unidades Simples.

Nuestra formulación de esta dependencia está basada en las siguientes hipótesis:

- la actividad inducida en una célula Simple es directamente proporcional al contraste del estímulo. Si bien ello es falso para valores medios y altos de intensidad y contraste, se cumple para niveles umbrales [Dean, 1981; Movshon & Tolhurst, 1975].

- la actividad espontánea de células Simples es baja. Por ello consideraremos que sólo pueden registrarse cambios en su actividad si su respuesta es excitatoria ("rectificación" [De Valois & al., 1982b; Andrews & Pollen, 1979; Movshon & al., 1978; Movshon & Tolhurst, 1975]).

Además, un cambio de conducta sólo puede ser el resultado de un cambio en la configuración de actividad celular subyacente; por ello sólo nos interesará computar la diferencia entre la actividad inducida con una configuración de luminancia de contraste  $k$  y aquella resultante de la presentación de un patrón de luminancia uniforme (contraste nulo).

Bajo estas condiciones, una expresión adecuada de la contribución  $R_L$  de una unidad Simple a la respuesta global inducida en esta clase como resultado de la presentación de un patrón de luminancia  $L$ , está dada por:

$$(III) \quad R_L = \begin{cases} 0 & \text{si } R_L < 0 \\ \int L_0 \cdot k \cdot F \cdot C = L_0 \cdot k \cdot \int F \cdot C & \text{si } R_L > 0 \end{cases}$$

Puesto que esta respuesta será calculada en condiciones en las cuales todas las células Simples son estimuladas con un patrón de luminancia del mismo contraste y nivel medio de luminancia, esta expresión puede reducirse finalmente a :

$$(IV) \quad R_L = \begin{cases} 0 & \text{si } R_L < 0 \\ \int F.C & \text{si } R_L > 0 \end{cases}$$

La evaluación de la respuesta  $R_L$  para un patrón de luminancia particular presentado requiere encontrar una descripción analítica de los campos receptivos (C) de las células Simples.

El grado en que la descripción elegida es adecuada para representar la forma de los campos receptivos de estas unidades está dado por la medida en que su formulación permite reflejar los siguientes hechos empíricos [Varela, 1982]:

i) el locus de los campos receptivos se encuentra en puntos discretos del espacio.

ii) los campos receptivos son espacialmente localizados, es decir poseen una extensión acotada.

iii) existe una diversidad de campos receptivos cuyo locus en el espacio es coincidente.

Una descripción analítica del perfil de sensibilidad de células Simples publicada por Marcelja (1980) que cumple con estos requisitos, es:

$$(V) \quad C_{nm}(x) = \text{Exp}((x-x_m)^2/4\sigma^2) \cdot \text{Exp}(-2\pi i w_n (x-x_m) + i\phi)$$

En esta expresión, las células Simples de la corteza estriada son clasificadas en términos de los siguientes parámetros definitorios del perfil de su campo receptivo:

- su centro  $x_m = mx_0$ , expresado como múltiplo de una distancia unitaria  $x_0$ .
- su frecuencia central  $w_m = nw_0$
- su envolvente gaussiana, de extensión especificada por  $\sigma$

Tanto cualitativamente [Pollen & Ronner, 1982; Palmer & Davis, 1981; Andrews & Pollen, 1979; De Valois & al., 1978; Movshon & al., 1978] como cuantitativamente [Kulikowski & al., 1982; Marcelja, 1980] ella se ajusta razonablemente bien al perfil de campos receptivos publicados para esta clase celular. Nótese en particular que para  $\theta=0$  y  $\theta=\pi/2$ ,  $C_{nm}$  corresponde a la forma de los campos simétricos y antisimétricos descritos para células Simples, respectivamente.

Puesto que los trabajos que examinan la sensibilidad de unidades corticales a enrejados sinusoidales se limitan al estudio de la respuesta a frecuencia evocada con estímulos presentados en una orientación fija (generalmente óptima), no es posible obtener de ellos el valor de los parámetros definitorios de una descripción analítica bidimensional de los campos receptivos de células Simples.

Sin embargo, el mapa de dichos campos receptivos que resulta de los estudios cualitativos de la respuesta frente a barras o puntos de luz revela que la sensibilidad en la dirección alargada del campo permanece relativamente invariante en una extensión de varios grados [Palmer & Davis, 1981]. Dado que los estímulos presentados cubren 4-5° del

espacio, es razonable que, en esta primera aproximación, considere que la sensibilidad en dicha dirección es constante.

Utilizando esta descripción analítica de los campos receptivos, la expresión de la respuesta  $R_L$  de una célula Simple de locus  $x_m$  y frecuencia óptima  $w_m$  puede escribirse:

$$(VI) \quad R_{L^{(m)}} = \begin{cases} 0 & \text{si } R_{L^{(m)}} < 0 \\ \int C_{(m)} \cdot L & \text{si } R_{L^{(m)}} > 0 \end{cases}$$

## 2- Definición de una medida de la actividad global inducida.

En este trabajo, consideraremos que una medida adecuada de la configuración de actividad inducida en esta clase como resultado de la presentación de un estímulo particular está dada por la suma de las respuestas evocadas en cada una de sus unidades [Varela, 1982]. Ello supone que todas las células Simples participan de la misma manera en la dinámica celular subyacente a la especificación de la sensibilidad conductual al contraste, que esta participación está simplemente dada en términos de un reclutamiento aditivo de actividad, y que dicha sensibilidad depende solamente de la magnitud de la suma resultante, siendo además directamente proporcional a ella.

Así, la respuesta de la clase de células Simples a un patrón de distribución espacial de luminancia  $L$  será estimada computando, a lo largo de toda esta clase, la suma

$A_L$  de las respuestas individuales  $R_L$  al estímulo presentado.

Utilizando la notación introducida anteriormente (VI),  $A_L$  puede escribirse como:

$$(VII) \quad A_L = \sum_n \sum_m R_L^{nm}$$

Por último, si  $P_{nm}$  representa la proporción de unidades centradas en  $x_m$  y de frecuencia óptima  $w_n$ , la expresión final de  $A_L$ , es:

$$(VIII) \quad A_L = \sum_n \sum_m P_{nm} \cdot R_L^{nm} = \sum_n \sum_m P_{nm} \cdot \int C_{nm} \cdot F$$

Desde la perspectiva adoptada esta expresión es candidata a representar la configuración de actividad inducida en el substrato celular que subyace a la especificación de la sensibilidad al contraste conductualmente observada a dicho estímulo, permitiendo por ello ser utilizada para explicar de manera neurofisiológicamente relevante la magnitud del umbral medido.

### 3- Expresión final de $A_L$ .

En esta sección utilizaré los resultados publicados sobre la neurofisiología de las células Simples para estimar los parámetros poblacionales de los campos receptivos de estas unidades, necesarios para la computación de  $A_L$ .

Puesto que experimentos conductuales [De Valois & Morgan, 1974] realizados en las mismas condiciones en humanos y macacos han revelado que existe gran similitud tanto entre las curvas de sensibilidad al contraste medidos, en estos dos grupos, como en el modo en que dicha sensibilidad varía como

función de la luminancia media del estímulo presentado, es razonable que, por ser estos dos grupos taxonómicamente próximos, las características del substrato celular que en ellos participa en la generación de esta distinción conductual, sean esencialmente similares. Ello justifica que la actividad celular que en humanos subyace a la discriminación espacial de luminancia sea estimada empleando las características de los campos receptivos de células Simples que resultan de los trabajos neurofisiológicos realizados en corteza estriada de macaco.

La descripción poblacional de los campos receptivos de células Simples de macaco se obtuvo de los resultados comunicados por de Valois & al. (1982b), único trabajo publicado hasta la fecha en el cual, por un lado, los parámetros definitorios de la respuesta a frecuencia de unidades corticales está sistematizada en términos de la clase (Simple ["X"] vs Compleja ["Y"]) y excentricidad (foveal vs parafoveal) de la célula estudiada, y por otro, se examina la interdependencia entre dichos parámetros (sensibilidad/frecuencia óptima, ancho de banda/frecuencia óptima) para las diferentes unidades encontradas.

Puesto que, por un lado nos interesa computar la respuesta de la clase de células Simples, y por otro, los estímulos empleados fueron presentados fovealmente, utilizaré, cuando ello sea pertinente, los valores de dicho parámetros que se refieren solamente a unidades que pertenecen a esta

subpoblación celular.

Notación: antes de examinar los resultados publicados, es necesario compatibilizar la notación del ancho de banda empleada en este trabajo ( $\sigma$ ) con aquel utilizado por De Valois & al. ( $\sigma_v$ ) para describir la sensibilidad a enrejados sinusoidales de las células estudiadas.

La respuesta a frecuencia de una unidad de campo receptivo definido por (V) corresponde a una gausiana  $G(w)$ , centrada en  $w_n$ , definida por:

$$(IX) \quad G(w) = \text{Exp}[-4\pi^2(w-w_n)^2\sigma^2]$$

En De Valois & al.,  $\sigma_v$  está definido como el cociente entre las frecuencias ( $w_{1/2}$ ) a las cuales la respuesta cae a la mitad de la respuesta máxima.

Utilizando (IX),  $w_{1/2}$  satisface por lo tanto:

$$G(w_{1/2}) = \text{Exp}[-4\pi^2(w_{1/2}-w_n)^2\sigma^2] = 1/2$$

$$\text{de donde: } w_{1/2} = w_n \mp \sqrt{\text{Ln}(2) / (2\pi\sigma)}$$

$\sigma_v$  queda por lo tanto definido como:

$$\sigma_v = 1/\text{Ln}(2) \cdot \text{Ln}[(w_n+a)/(w_n-a)],$$

$$\text{donde } a = \sqrt{\text{Ln}(2) / (2\pi\sigma)}$$

De esta ecuación se obtiene finalmente:

$$(X) \quad \sigma = [\sqrt{\text{Ln}2 / (2\pi(w_n))}] \cdot (2\uparrow\sigma_v + 1) / (2\uparrow\sigma_v - 1)$$

Los siguientes resultados, comunicados por De Valois & al. (1982), serán empleados para obtener la expresión de  $A_L$  aplicable a la clase de células Simples de la corteza estriada de macaco.

i) a una excentricidad dada existe una amplia distribución (~4 octavas) en las frecuencias óptimas de las unidades registradas. Ello permite considerar (al menos como primera aproximación) que, en particular en la región foveal,  $P_{nm}$  (proporción de células de frecuencia óptima  $w_n$ ) es sólo función de la frecuencia óptima  $w_n$ .

ii) no se observa una correlación significativa entre la sensibilidad de una célula a enrejados sinusoidales y su frecuencia óptima. Por esta razón utilizaremos la siguiente expresión normalizada para describir los campos receptivos:

$$(XI) \quad C_{nm}(x) = [1/(\sqrt{\pi}\sigma)] \cdot \text{Exp}((x-x_m)^2/4\sigma^2) \cdot \text{Exp}(-2\pi i w_n(x-x_m) + i\theta)$$

iii) existe una correlación significativa entre la frecuencia óptima ( $w_n$ ) y el ancho de banda expresado en octavas ( $\sigma$ ) (-0.3,  $p < 0.001$ ). En escala lineal, sin embargo, esta correlación es positiva: unidades de frecuencia óptima baja poseen una "curva de sintonía" mucho más angosta que unidades de frecuencia óptima alta. Esta dependencia es reflejo del hecho que, en promedio, los campos receptivos de células Simples tienen la misma forma. Por ello, campos receptivos "angostos" poseen una respuesta a frecuencia

ancha; unidades de campo receptivo "ancho" exhiben una "sintonía" angosta.

Del gráfico N° 7 pg. 552, se deduce que la dependencia puede ser adecuadamente descrita por:

$$(XII) \quad \sigma_v \approx -0.3 \ln(w_n) + 1.9$$

iv) finalmente, la expresión de  $F_{nm} = P_n$  como función de  $w_n$ , fue obtenida aproximando el histograma N° 4 (células Simples y foveales) por una curva normal de la forma:

$$(XIII) \quad N(w_n) = \text{Exp}[-\{b \ln(w_n/\hat{w})\}^2]$$

Tres estimaciones de los parámetros definitorios de esta expresión son las siguientes:

$N_1(w_n)$ :	$b = 1.13$	$SD = 0.097$
	$\hat{w} = 2.4 \text{ c/}^\circ$	$SD = 0.13$
$N_2(w_n)$ :	$b = 1.13$	$SD = 0.095$
	$\hat{w} = 2.9 \text{ c/}^\circ$	$SD = 0.15$
$N_3(w_n)$ :	$b = 1.14$	$SD = 0.094$
	$\hat{w} = 3.4 \text{ c/}^\circ$	$SD = 0.17$

Estas características poblacionales de la clase de células Simples definen completamente la expresión  $A_L$  que será empleada en este trabajo para computar una medida de la actividad que se induciría en la población de células Simples

de la corteza estriada, como resultado de la presentación de un patrón particular de distribución espacial de luminancia.

### III- La realización de este trabajo.

El objetivo de esta tesis es explicar neurofisiológicamente las características de la sensibilidad conductual al contraste.

Esta explicación será realizada comparando la respuesta que se evocaría en la clase de células Simples de la corteza estriada con cada estímulo presentado, con los umbrales sicofísicos de contraste medidos.

Para ello se medirán los umbrales de contraste frente a ciertos patrones de distribución espacial de luminancia y se examinará el grado en que la expresión definida como medida de la actividad que se induciría en esta clase con cada estímulo presentado permite explicar las características de las curvas de sensibilidad obtenidas.

Los patrones de luminancia empleados para la realización de esta tesis fueron elegidos de tal manera que los cambios observados en dichas curvas de sensibilidad pudiesen ser directamente interpretados desde la perspectiva adoptada.

## MATERIALES Y METODOS

En este trabajo, los patrones de distribución de luminancia frente a los cuales se determinó la sensibilidad al contraste fueron presentados en una pantalla de monitor de video. Dichos patrones consistieron en un conjunto de familias de tipos de configuración diferente, cada familia siendo compuesta por un cierto número (6-10) de estímulos, de perfil definido por una función bidimensional común, pero de frecuencia espacial diferente.

En cada sesión experimental se midió, en cada sujeto, el contraste mínimo necesario para la percepción de cada imagen de una familia dada.

La dificultad de estos experimentos reside en el hecho que, por un lado, dada la naturaleza subjetiva del modo en que el umbral es definido por el sujeto, el protocolo experimental debe ser tal que permita estimar la varianza asociada a cada medida, y por otro, el nivel de atención requerido no permite realizar experimentos de más de 45-50 minutos de duración (entre 30 y 50 mediciones según el sujeto).

Por esta razón, el protocolo experimental finalmente adoptado consistió en presentar, en cada sesión, dos series pseudo-aleatorias completas de estímulos de una misma familia. Para cada distribución de luminancia particular, se realizaron dos mediciones sucesivas del umbral de contraste de su percepción. En aquellos casos en que estos dos valores

eran claramente diferentes, una tercera medida era realizada. En general, esta última era similar a una de las mediciones anteriores, en cual caso el valor dispar era desechado. En caso contrario, los tres valores eran conservados.

Una misma familia de estímulos fue mantenida a lo largo de varias sesiones experimentales (5-6). En aquellos casos en los cuales se deseaba comparar los valores absolutos de sensibilidad asociados a la percepción de familias de estímulos diferentes, mediciones de umbrales de contraste de estímulos de ambas clases debían realizarse en una misma sesión experimental. Este era el único modo en que una cierta uniformidad en el criterio empleado por el sujeto para señalar el nivel de contraste umbral podía ser garantizada.

Por último, mediciones de umbrales de contraste fueron también realizadas a 1.27m. de distancia. A 1.80 y 1.27m. un mismo archivo especifica imágenes de frecuencia espacial que difieren en media octava. Ello permite estimar el grado en que los umbrales de contraste medidos para dos estímulos distintos difieren, más por las diferencias en las características de la distribución de luminancia en sus bordes, que por su frecuencia espacial.

En cada medición el contraste era inicialmente nulo, siendo paulatinamente aumentado por el experimentador; cada estímulo era presentado intermitentemente, siendo reemplazado, cada segundo, por una distribución uniforme de luminancia, de igual intensidad media. La tarea del sujeto

consistía en señalar el momento en el cual estimaba que el patrón era distinguible.

Por un lado este protocolo minimiza la dificultad de la tarea del sujeto, y por otro, permite estimar las varianzas dentro de una serie, entre series y entre sesiones, asociadas a las mediciones de umbral efectuadas.

El sujeto se encontraba sentado frente a la pantalla con la cabeza apoyada en un sujetador Leitz, el cual permitía mantener invariantes las condiciones de observación de los estímulos presentados a lo largo de una sesión. Estos eran observados binocularmente.

Todas las manipulaciones del contraste de la imagen eran realizadas por el experimentador.

A lo largo de este trabajo, mediciones de umbrales de contraste fueron realizadas en 5 sujetos. Tres de ellos (FV, IC y JE) participaron en la etapa inicial, durante la cual se optimizó el montaje y protocolo experimental. Los resultados que presentaré corresponden a mediciones efectuadas en tres sujetos (XR, FM y JE), los dos restantes habiendo abandonado las aulas del empirismo por razones de fuerza mayor.

Una descripción detallada del montaje experimental empleado para la generación de los estímulos presentados aparece en el Apéndice 2.

En el Apéndice 3 se muestra el modo en que fue realizado el protocolo elegido para medir los umbrales de contraste frente a los patrones de luminancia utilizados.

## LAS CARACTERISTICAS DE LAS CURVAS DE SENSIBILIDAD OBTENIDAS Y SU POSIBLE FUNDAMENTO NEUROFISIOLÓGICO

El objetivo de esta tesis es examinar la medida en que las características de las curvas de sensibilidad que dependen de los parámetros espaciales del estímulo presentado, pueden ser explicadas en términos de la actividad celular subyacente.

Los umbrales de contraste medidos en cada sujeto frente a las diferentes familias de distribución espacial de luminancia presentadas, así como las curvas de sensibilidad obtenidas, aparecen detalladas en el apéndice 1 de este trabajo.

En esta sección analizaré los resultados obtenidos. En primer lugar señalaré el modo en éstos serán examinados. A continuación mostraré que la perspectiva adoptada permite dar cuenta de aquellas características de la sensibilidad conductual al contraste que aparecen asociadas de manera invariante a la naturaleza del patrón de luminancia presentado.

El modo en que los resultados serán examinados.

### I- El carácter de las medidas sicofísicas.

En experimentos sicofísicos, la señalización de un umbral implica que la percepción evocada con el estímulo presentado satisface un criterio subjetivamente fijado por el sujeto.

Puesto que dicho criterio varía de individuo en individuo, existen diferencias entre las curvas de sensibilidad obtenidas en sujetos distintos frente a una misma familia de patrones de luminancia.

En los resultados obtenidos (ver Apéndice 1) se observa en efecto que, si bien frente a una familia dada de estímulos, el modo en que la sensibilidad varía con la frecuencia espacial del patrón de luminancia presentado es similar en los tres sujetos, el valor absoluto de los umbrales medidos es, en general, diferente en cada uno de ellos. En la tabla 1 se muestra el valor máximo de sensibilidad registrada en los tres sujetos frente a cada familia de patrones de luminancia utilizados, así como la frecuencia espacial a la cual ella fue medida. En esta tabla se observa que, para cada tipo de estímulo presentado, la magnitud de dichos máximos es diferente, registrándose casos en los cuales esta diferencia es muy significativa. Este es el caso, por ejemplo, de la sensibilidad máxima de PM frente a  $F_1$  (reticulados sinusoidales), con respecto a aquella medida en XR y JE.

La inspección de esta tabla revela además que también la sensibilidad relativa frente a dos familias diferentes de patrones de luminancia puede diferir en sujetos diferentes, pudiendo incluso darse una relación recíproca en las sensibilidades relativas frente a dos patrones. Por ejemplo, en XR la sensibilidad a  $F_3$  (a 1.80m) es menor que aquella frente a  $F_4$ , observándose el caso opuesto en JE.

Familia	X.R.		P.M.		J.E.	
	$S_{max}$	$w(c/\rho)$	$S_{max}$	$w(c/\rho)$	$S_{max}$	$w(c/\rho)$
F <sub>1</sub> (1.80m.)	21.9	2.0	56.4	4.0	17.2	1.0
F <sub>1</sub> (1.27m.)	14.3	2.0	-	-	19.4	2.8
F <sub>2</sub> (1.80m.)	10.3	1.4	35.7	2.8	18.9	2.0
F <sub>2</sub> (1.27m.)	10.3	1.4	43.0	2.0	16.9	2.0
F <sub>3</sub> (1.80m.)	5.9	1.4	12.8	1.0	7.9	1.0
F <sub>3</sub> (1.27m.)	6.6	1.4	11.9	0.7	7.2	0.71
F <sub>4</sub>	7.6	1.0	8.3	1.0	6.9	0.71
F <sub>5</sub>	11.5	2.8	13.1	2.8	8.3	2.0
F <sub>6</sub>	12.9	2.0	12.4	2.0	7.1	0.5

Tabla 1. Se muestran los valores máximos de sensibilidad obtenidos en cada sujeto para cada familia de estímulos presentada ( $S_{max}$ ) así como la frecuencia espacial a la cual éste fue medido ( $w$ ).

Además, el hecho que una percepción sea el resultado de un estado global de actividad, implica que la sensibilidad al contraste en un mismo sujeto frente a un estímulo dado no dependa solamente de las características del patrón presentado. En efecto ella varía, por ejemplo con la "motivación", "alerta" y "atención" del sujeto, y se manifiesta en cambios globales en los umbrales de contraste medidos, en un sujeto dado y frente a un mismo patrón de luminancia, en sesiones experimentales diferentes. El hecho que, al normalizar las medidas de umbral de contraste obtenidas con respecto a la máxima sensibilidad registrada en esa sesión, la dispersión de los resultados sea, en general, significativamente menor que aquella que se observa al considerar los valores absolutos de los umbrales medidos, sugiere que a dicha dispersión contribuyen cambios en la

sensibilidad del sujeto que no están asociadas a variaciones en las características espaciales del estímulo.

Estas variaciones en las diversas medidas de sensibilidad obtenidas, que revelan la naturaleza multidimensional de esta percepción, hacen que, al examinar las características de la percepción evocada en términos de su correlación con los parámetros definitorios del estímulo utilizado, la participación de otras dimensiones de la dinámica del sistema nervioso en la construcción de dicha percepción se manifieste en una variabilidad en los resultados obtenidos.

Dado que nos interesa identificar aquellos aspectos de la sensibilidad al contraste que varían de manera congruente con cambios en las características espaciales del patrón presentado, los resultados obtenidos deben ser analizados de modo de minimizar la contribución de estas fuentes de "variabilidad" a la dispersión de los valores de umbral medidos.

## II- Estrategia adoptada para identificar cambios consistentes en los resultados obtenidos.

Puesto que con el montaje y protocolo utilizado en este trabajo se observa que, por un lado el criterio empleado por sujetos diferentes para señalar el nivel umbral de contraste es distinto, y por otro, en un mismo sujeto, dicho criterio varía de una sesión experimental a otra, esta tesis será realizada restringiendo el análisis de los resultados al estudio de las tendencias observadas en las curvas de

sensibilidad (normalizadas) obtenidas en un mismo sujeto frente a los diferentes patrones de luminancia presentados. Además, en aquellos casos en los cuales se realizaron medidas de umbral de contraste frente a un estímulo dado a 1.80 y 1.27m, los resultados obtenidos serán considerados en forma separada. Si bien esta estrategia no garantiza que, al medir en un mismo sujeto la sensibilidad frente a familias diferentes de estímulos éste emplee el mismo criterio para señalar el nivel umbral de contraste, ella maximiza la homogeneidad de las "condiciones" bajo las cuales las diversas mediciones fueron realizadas, permitiendo que aquellos aspectos de la sensibilidad al contraste que dependerían de las características espaciales del patrón de luminancia presentado, puedan ser identificados en las diversas variaciones observadas en los umbrales medidos.

El cierre del círculo:  $A_L$  y los umbrales medidos.

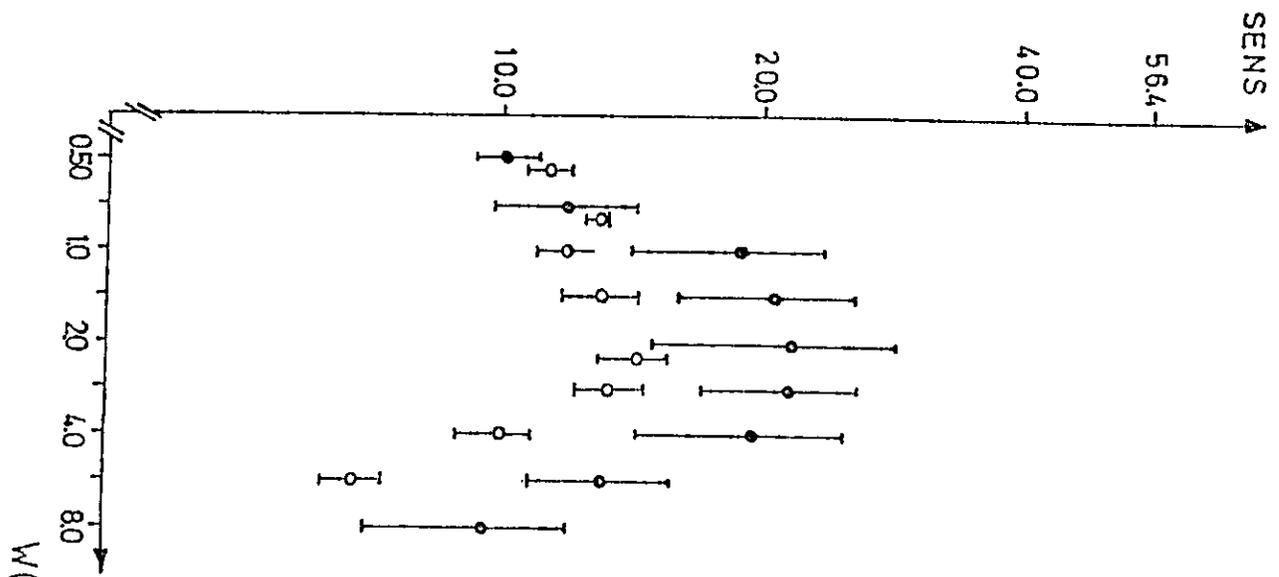
A continuación mostraré que la expresión  $A_L$ , construida como medida de la actividad que se induciría en la clase de células Simples como resultado de la presentación de un patrón de luminancia, permite explicar diversos aspectos de las tendencias observadas en las curvas de sensibilidad al contraste medidas frente a los estímulos utilizados.

I- La sensibilidad a reticulados sinusoidales.

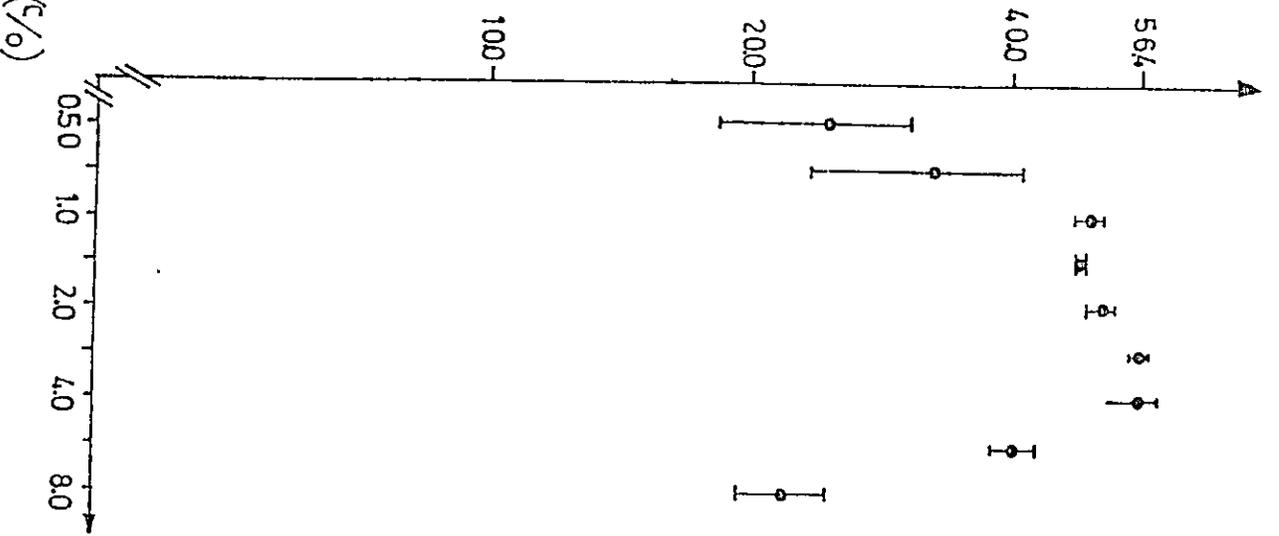
En los gráficos de la figura 14 (ver Apéndice 1) se

Figura 2. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a  $F_1$ , construida empleando los valores no-normalizados de umbral de contraste.  
En círculos llenos: medidas realizadas a 1.80m.  
En círculos abiertos: medidas realizadas a 1.27m.

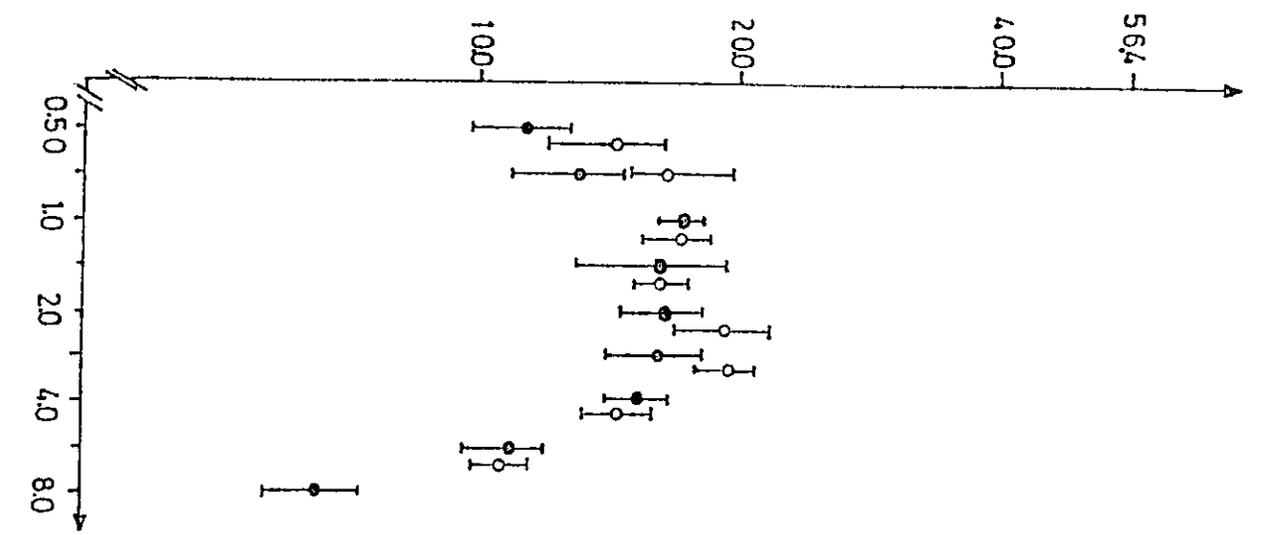
XR



PM



JE



muestran las curvas de sensibilidad de los tres sujetos frente a enrejados sinusoidales, distribuciones espaciales de luminancia cuyo perfil queda definido por  $F_1(x,y) = \text{Cos}(2\pi wx)$ . Se observa que el modo en que la sensibilidad varía como función de la frecuencia espacial es similar en los tres casos, y reproduce las tendencias observadas en los clásicos resultados comunicados en 1968 por Campbell y Robson (ver figura 1): la sensibilidad es máxima en torno a 2-4 ciclos por grado, y decae para frecuencias mayores y menores del estímulo. Un comportamiento similar se observa en los gráficos de la figura 2, que fueron construidos empleando los valores absolutos de sensibilidad medidos. Nótese que en este último caso, la dispersión de los resultados es en general mayor y el nivel absoluto de sensibilidad en ambos sujetos es diferente.

#### A- La sensibilidad a frecuencias espaciales bajas.

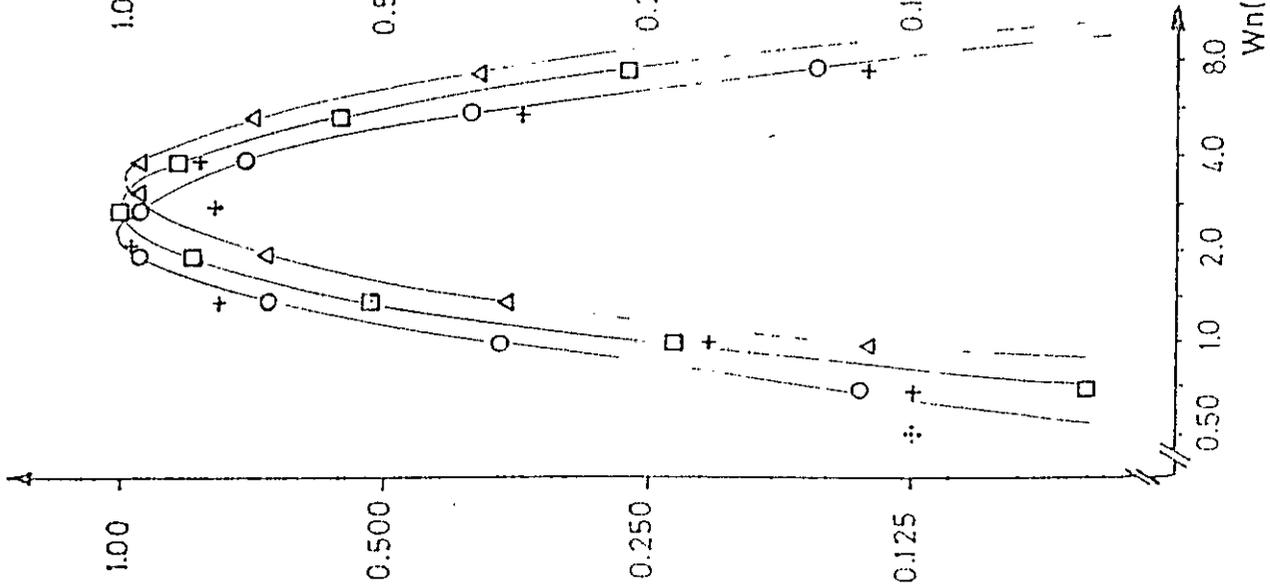
El gráfico A- de la figura 3, basado en el trabajo de De Valois & al. (1982b), muestra la distribución de la abundancia relativa de células Simplex en la corteza visual de macaco, como función de la frecuencia óptima de respuesta frente a reticulados sinusoidales. Se observa que su forma es cualitativamente consistente con aquella que debería darse si esta clase celular participara en la especificación de la sensibilidad al contraste frente a esta clase de estímulos. En efecto, el número de células centradas en torno a 2-4 ciclos por grados es máxima, observándose que su abundancia

Figura 3. Gráfico A: abundancia relativa de células Simples como función de su frecuencia óptima de respuesta ( $w_n$ ) frente a reticulados sinusoidales. Las cruces corresponden a los valores publicados por De Valois & al., 1982b (el valor indicado para  $w_n = 0.50$  c/° es una medida del número de unidades de frecuencia central menor que 0.5 c/°). Los trazos continuos corresponden a los tres ajustes  $N = N(w_n)$  de estos valores, definidos anteriormente. Círculos:  $N(w_n) = N_1(w_n)$ ; Cuadrados:  $N(w_n) = N_2(w_n)$ ; Triángulos:  $N(w_n) = N_3(w_n)$ .

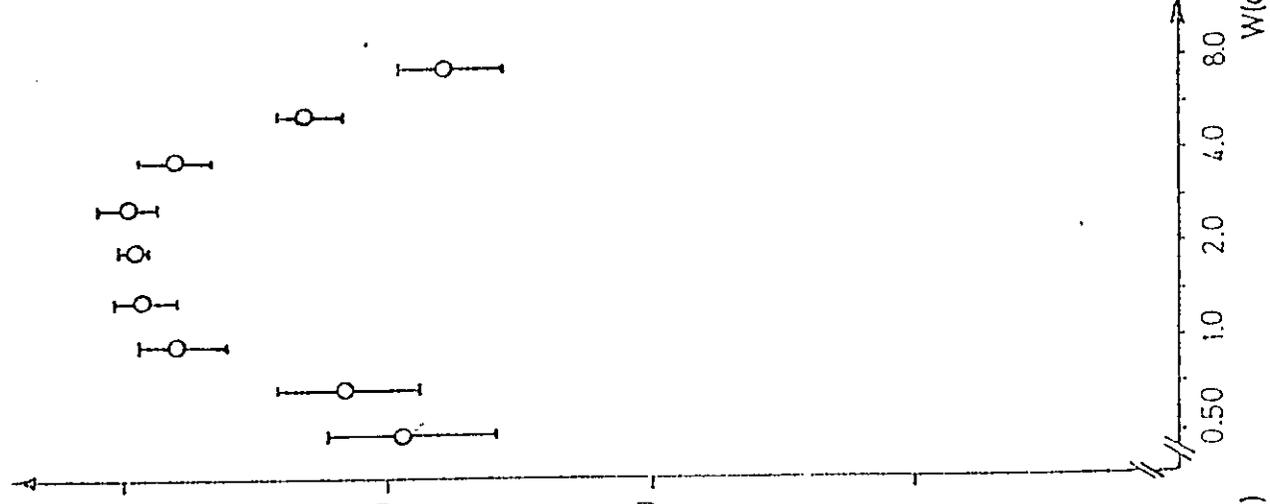
Gráfico B: curva de sensibilidad al contraste de reticulados sinusoidales obtenida en XR.

Gráfico C: resultado de la computación de  $A_L$  para  $F_1$ , empleando las tres estimaciones de  $N = N(w_n)$ .

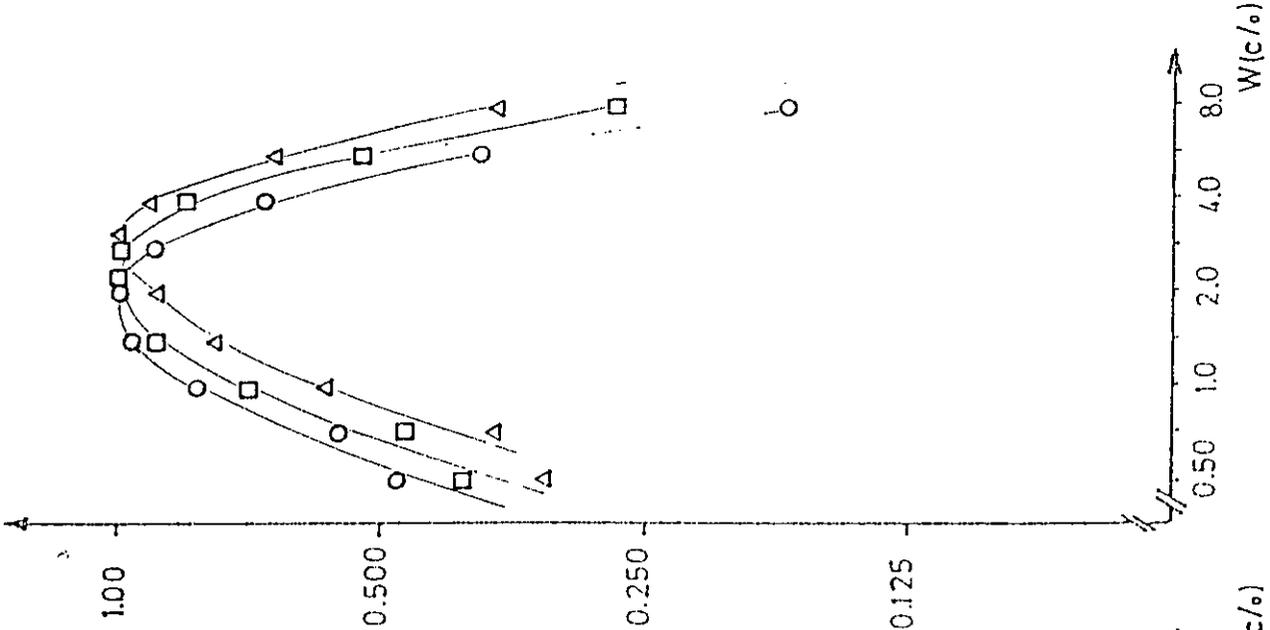
A



B



C



decae a medida que uno se aleja de este valor.

Un examen más cuidadoso revela sin embargo que, si bien la forma de esta curva de distribución permitiría dar cuenta de la sensibilidad conductual observada para frecuencia mayores a 2-4 ciclos por grado, el número de células centradas a frecuencias bajas parece ser muy insuficiente para explicar la magnitud de los umbrales de contraste medidos en este rango (ver gráfico B- de esta misma figura). Este hecho sugiere que, o bien en la especificación de la sensibilidad a estímulos de frecuencias espaciales bajas participan otras clases celulares cuya actividad no es congruente con aquella evocada en las células Simples, o que, en esta última, las células "sintonizadas" a frecuencias bajas serían "favorecidas" (exhibiendo una sensibilidad mayor, por ejemplo) con respecto a aquellas unidades de frecuencia óptima mayor.

Sin embargo, un análisis del comportamiento de  $A_L$  frente a esta clase de estímulos, revela que ella da cuenta de la tendencia observada en los umbrales medidos frente a reticulados de diferente frecuencia espacial.

A- Una explicación del origen de la sensibilidad a frecuencias bajas.

Para dar cuenta de la sensibilidad conductual observada frente a estímulos de baja frecuencia espacial, es esencial notar que hemos supuesto que una medida de la respuesta global que se induciría en la clase de células Simples constituye un indicador adecuado de la actividad celular que

subyace a la especificación del umbral de contraste. Ello implica que la sensibilidad observada frente a estímulos de una frecuencia espacial dada no "surge" necesariamente sólo de la actividad inducida en aquella población celular "sintonizada" a esa frecuencia. En efecto, puesto que todas las células Simples poseen una curva de respuesta con un cierto "ancho de banda", a la respuesta global evocada pueden contribuir, en mayor o menor grado, la actividad inducida en diferentes poblaciones de esta clase celular.

La figura 4 muestra el comportamiento de  $R^{(m)}$  para enrejados sinusoidales, en tres unidades de frecuencia espacial óptima diferente. Nótese que, si bien en cada una de ellas su respuesta es máxima sólo para un valor de frecuencia espacial, la magnitud relativa de ésta para frecuencias no-óptimas es diferente según el valor de su frecuencia central. Se observa en efecto que la "extensión" de  $R^{(m)}$  varía proporcionalmente con la magnitud de la frecuencia óptima de la unidad examinada. Este hecho, consecuencia del tipo de dependencia entre "ancho de banda" ( $\sigma$ ) y frecuencia central ( $w_n$ ) de respuesta exhibida por las células Simples (ver ecuaciones XII y X de la sección anterior), significa que, al considerar  $A_L$  como indicador del fundamento celular de la sensibilidad conductual al contraste, se espere que la razón de sensibilidad a abundancia relativa de células sintonizadas a esa frecuencia sea mayor para frecuencias bajas que para valores mayores de ésta. En efecto, a la respuesta global a

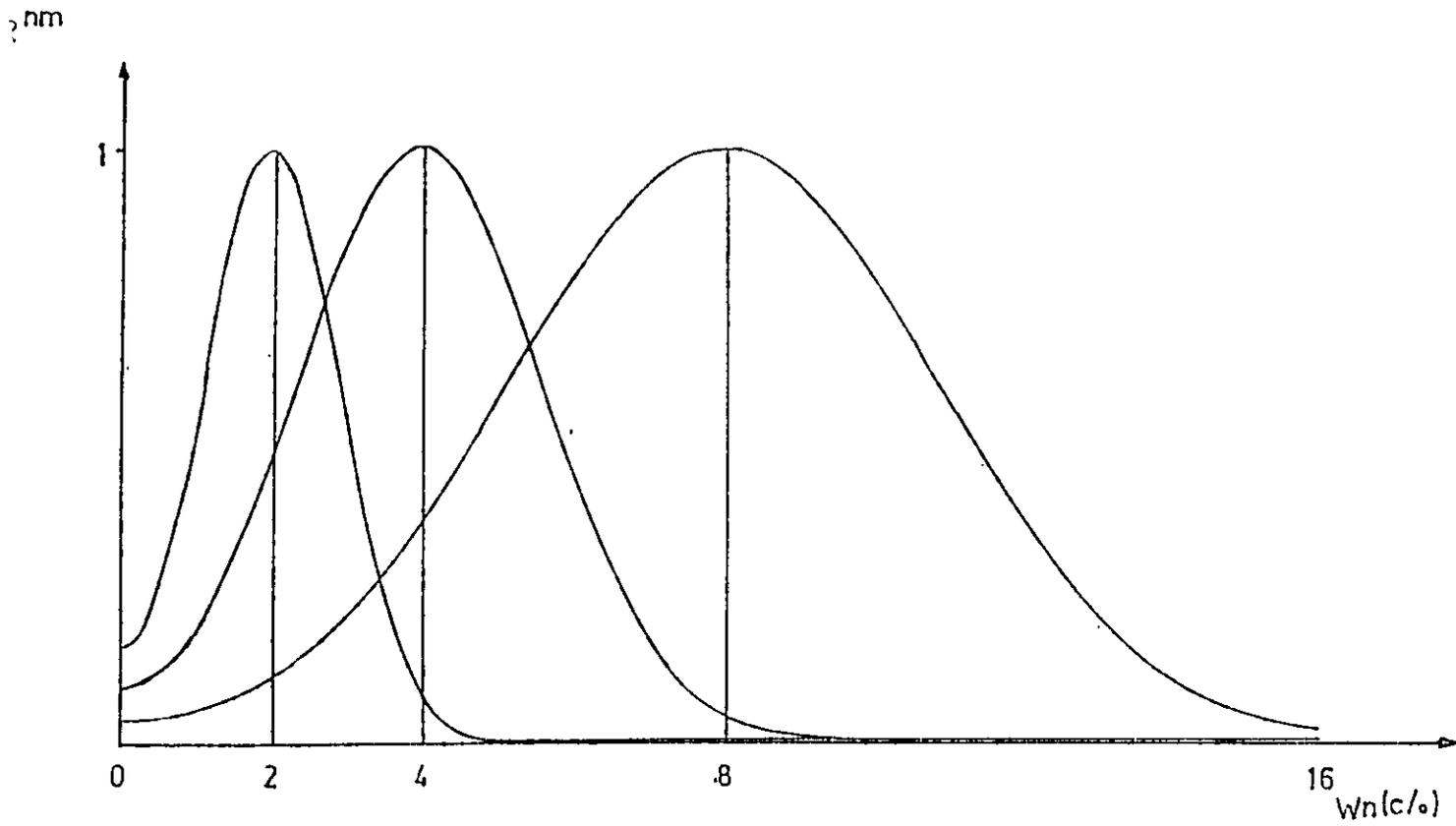


Figura 4. Resultado de la computación de  $R^m$  para  $F_1$ , en tres unidades de frecuencia óptima ( $W_n$ ) diferente.

bajas frecuencias contribuyen tanto la actividad evocada en unidades de baja frecuencia óptima como aquella inducida en células de frecuencia central mayor; la respuesta a frecuencias espaciales mayores, sin embargo, depende principalmente de la actividad evocada en unidades centradas a frecuencias altas.

Así, el análisis cualitativo de la magnitud relativa de  $R^m$  para diferentes estímulos de esta clase revela el origen de la sensibilidad observada a bajas frecuencias espaciales, y explica por qué ésta es mayor que la que se esperaría en base al número de células "sintonizadas" en ese rango.

La evaluación cuantitativa de  $A_L$  corrobora esta explicación: el gráfico C- de la figura 3 muestra el resultado de la computación de la expresión de  $A_L$ , construida en la sección anterior. Se observa que su comportamiento permite dar cuenta de las características esenciales de las curvas de sensibilidad medidas.

De esta manera,  $A_L$ , construida para examinar el grado en que las características de las curvas de sensibilidad al contraste pueden ser explicadas en términos de la actividad celular subyacente, exhibe una fenomenología que se ajusta razonablemente bien a las curvas de sensibilidad conductual medida frente a enrejados sinusoidales, y, al dar cuenta de la sensibilidad observada a bajas frecuencias espaciales, sugiere el modo en que la clase de células Simples participaría en la dinámica celular.

## II- $A_L$ y la realización de este trabajo.

Tal como hemos mencionado anteriormente, los resultados neurofisiológicos publicados no permiten definir una medida más exacta de la actividad celular que constituye el fundamento de la sensibilidad al contraste. Puesto que el objetivo de este trabajo es mostrar como las características de la conducta examinada son consecuencia de las propiedades y dinámica del substrato que participa en su construcción, más que introducir cambios Ad Hoc en la definición de  $A_L$  que permitan que ella se ajuste mejor a la curva de sensibilidad obtenida frente a reticulados sinusoidales, nuestra intención es evaluar su valor explicativo.

Por ello la estrategia seguida consiste en examinar el grado en que ella exhibe una fenomenología que es consistente con las tendencias observadas en las curvas de sensibilidad obtenidas frente a las diferentes familias de patrones de distribución espacial de luminancia presentadas. Los estímulos fueron elegidos principalmente por considerarse que ellos permitirían revelar cómo las variaciones que se observarían en las curvas de sensibilidad obtenidas pueden ser directamente explicadas examinando la magnitud relativa de la participación de cada grupo de células Simples, de frecuencia óptima diferente, en la respuesta global inducida  $A_L$ .

Por los motivos señalados anteriormente, este examen será realizado comparando la fenomenología de  $A_L$  con los cambios

Figura 5. Curvas que describen el perfil de  $F_{\omega}$ . Nótese que que para cualquier valor de frecuencia "central" ( $\omega$ ) la curva tiene esencialmente la misma forma.

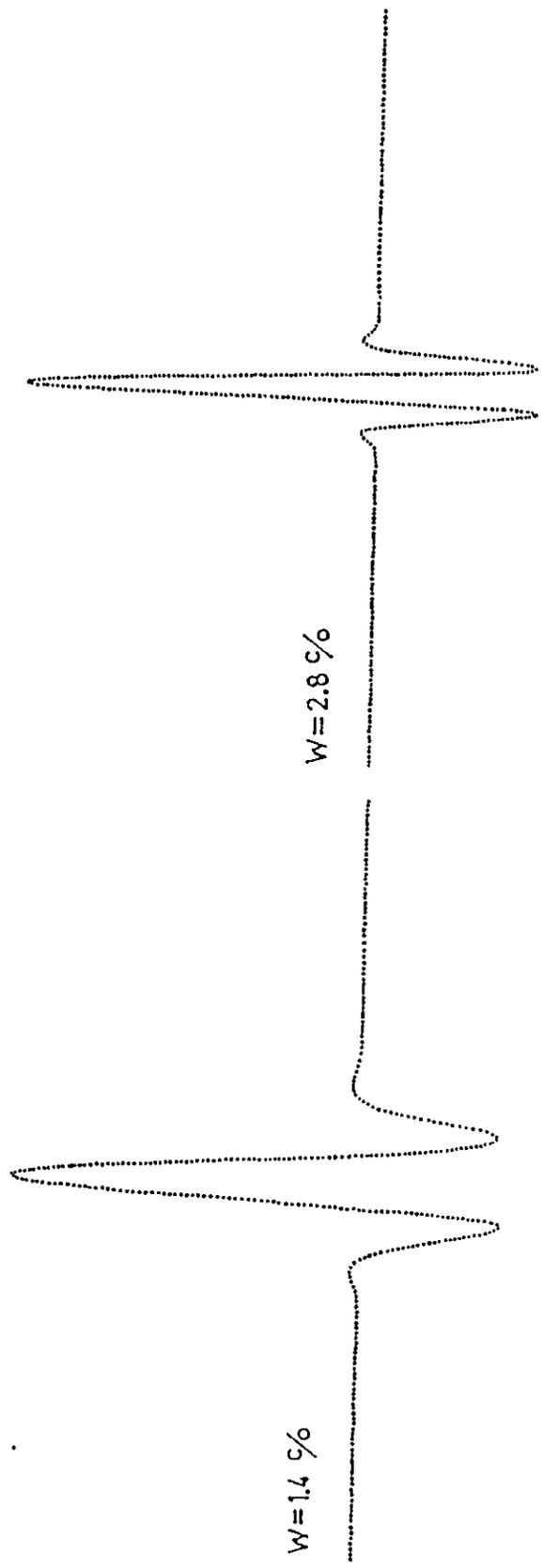
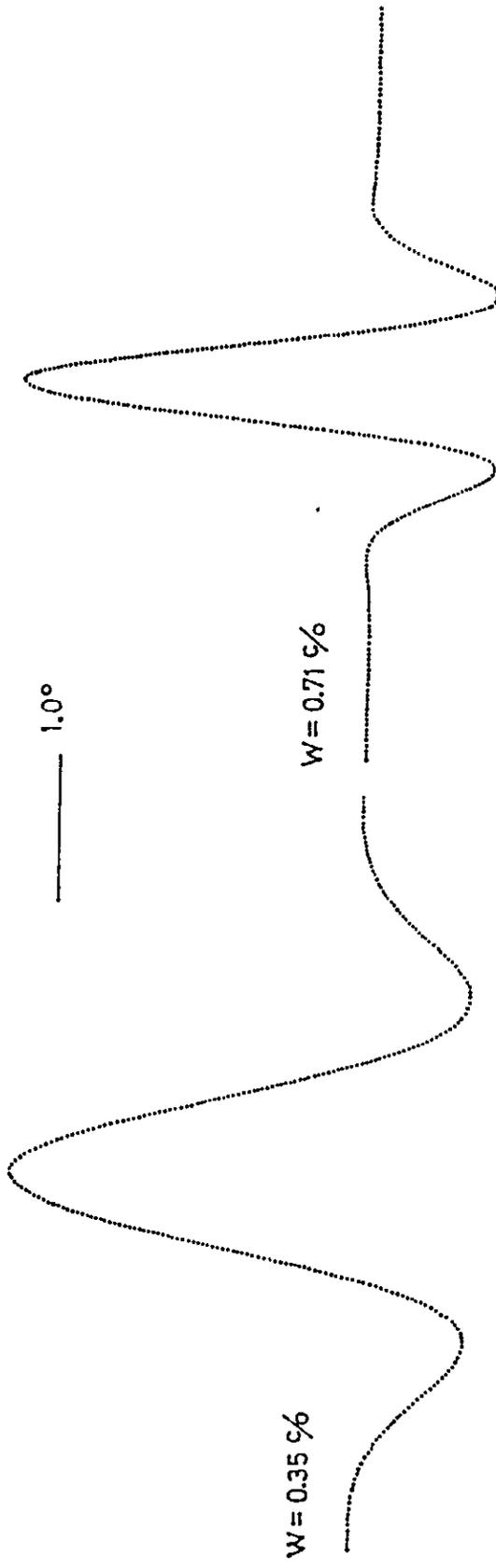
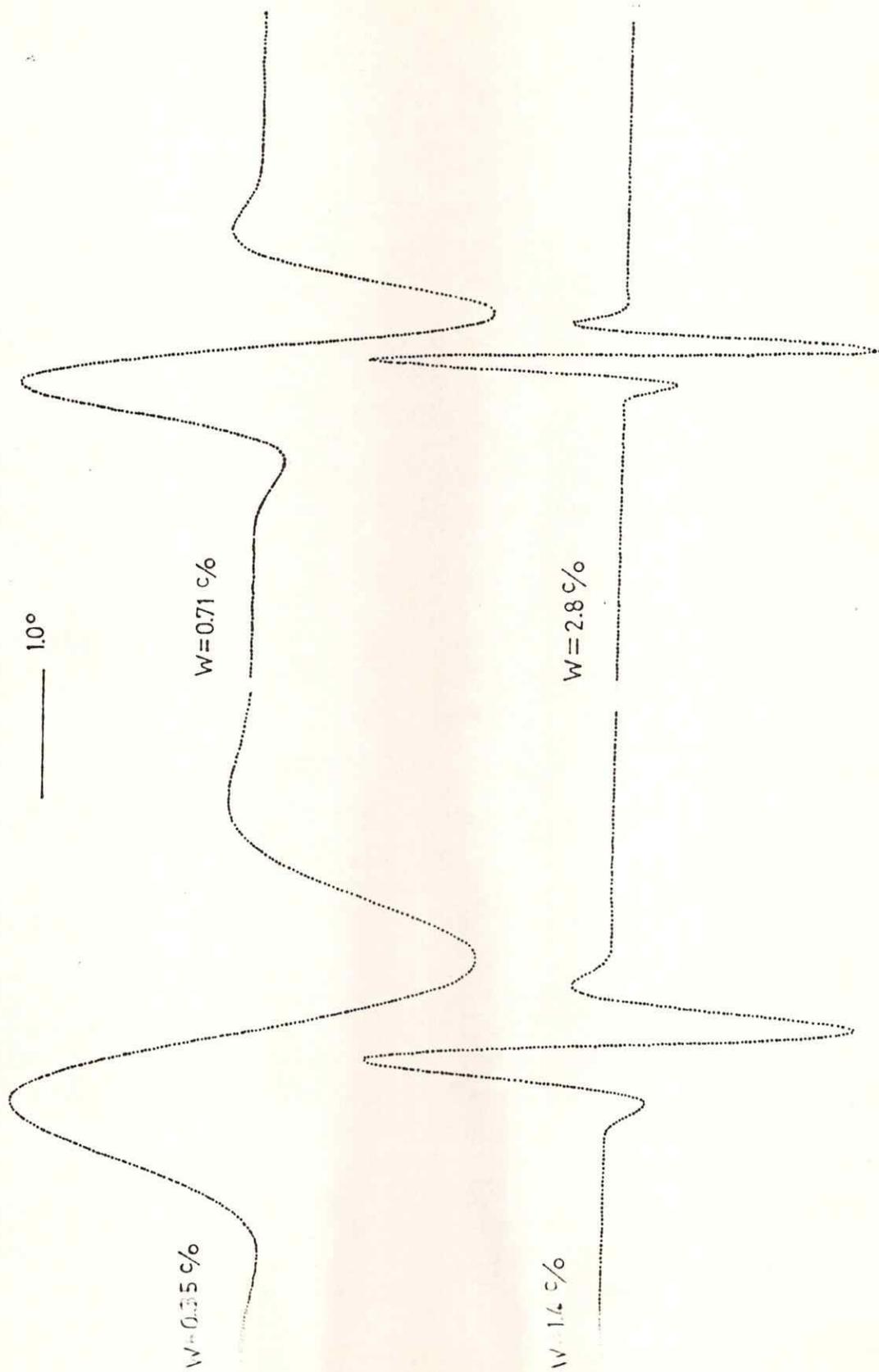


Figura 6. Curvas que describen el perfil de  $F_{\omega}$ . Nótese que que para cualquier valor de frecuencia "central" ( $\omega$ ) la curva tiene esencialmente la misma forma.



observados en las curvas de sensibilidad, empleando para ello las mediciones de umbral de contraste obtenidas en un mismo sujeto frente a clases diferentes de estímulos.

### III- La sensibilidad a estímulos "unidimensionales".

En este trabajo se midieron los umbrales de contraste frente a dos clases de estímulos cuyo perfil varía solamente en la dirección horizontal del espacio. Estas configuraciones espaciales de luminancia corresponden a  $F_{\square}$  y  $F_{\Delta}$ , definidas en el Apéndice 1. Las figuras 5 y 6 muestran el perfil de estas funciones para diferentes valores de su frecuencia central.

#### A- Cambios predichos en las curvas de sensibilidad.

En base a las características que suponemos describen la respuesta evocada en la población de células Simples de diferente frecuencia óptima, el examen de los estímulos presentados permite intuir las diferencias que deben esperarse entre la forma de la curva de sensibilidad frente a esta clase de patrones de luminancia, y aquella que se obtiene con reticulados sinusoidales.

La figura 7 muestra el comportamiento de  $R^{nm}$  frente a  $F_{\square}$ , para diferentes valores de frecuencia central ( $w_n$ ). Para cada valor de ésta se observa que, si bien la magnitud de  $R^{nm}$  para valores de frecuencia no-óptimos es siempre mayor que la que se induce con  $F_1$ , este aumento es, comparativamente, mayor para valores de frecuencia menores que  $w_n$ .

Este hecho significa que la contribución de cada grupo

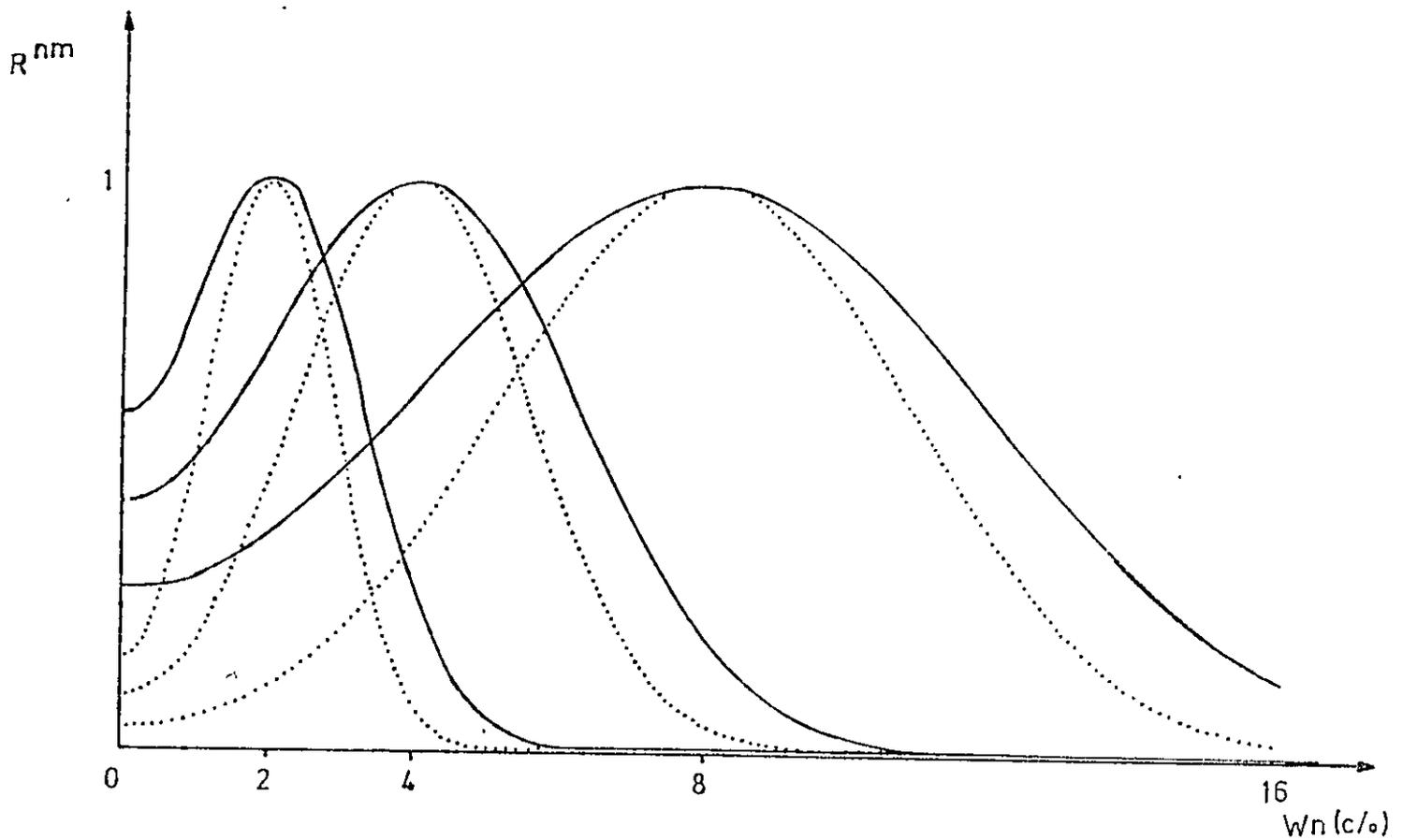


Figura 7. En línea continua se muestra el resultado de la computación de  $R^{nm}$  para  $F_3$ , en tres unidades de frecuencia óptima ( $w_n$ ) diferente. En línea punteada se muestra el resultado obtenido con  $F_1$ .

celular a la especificación de la magnitud de  $A_L$  es mayor para valores de frecuencias menores que su frecuencia óptima, que para frecuencias mayores que ésta, con respecto a la que ella aporta a la respuesta global inducida frente a enrejados sinusoidales de estas dos regimenes del espectro.

Dada la naturaleza de la distribución de la abundancia relativa de células como función de su frecuencia óptima, se espera que este cambio diferencial en la participación de cada grupo celular en la especificación de la respuesta global frente a estímulos de diferente frecuencia espacial, resulte en un aumento de la magnitud de  $A_L$  para frecuencias bajas y en una disminución de ésta para frecuencias altas, con respecto a la que se observa en el caso de enrejados sinusoidales.

El gráfico B- de la figura 10 muestra el resultado de la computación de  $A_L$  para esta clase de estímulos. Los cambios que en ella se observan confirman el análisis cualitativo anterior, y predicen un aumento relativo en la sensibilidad conductual al contraste frente a estímulos de baja frecuencia espacial y una disminución de ésta frente a patrones de frecuencia mayor, con respecto a la que se observa frente a reticulados sinusoidales.

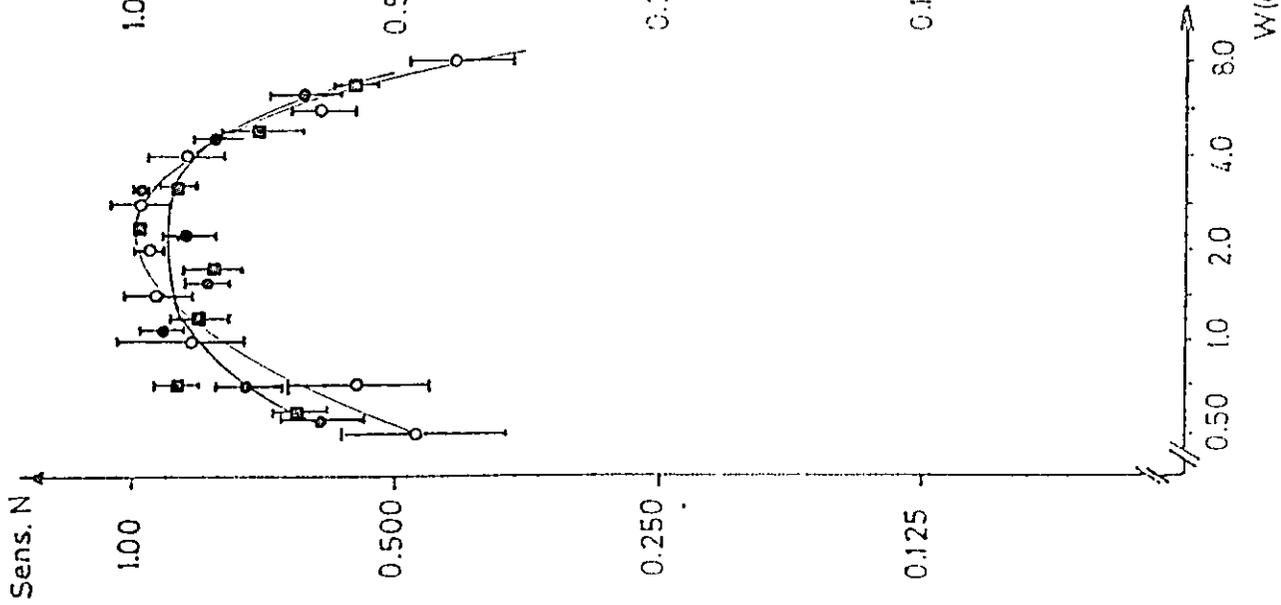
#### B- Cambios observados.

Los gráficos de la figura 8 muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en los tres sujetos frente a  $F_{\text{B}}$  y  $F_{\text{O}}$ . A pesar de la dispersión de los los resultados, en cada una

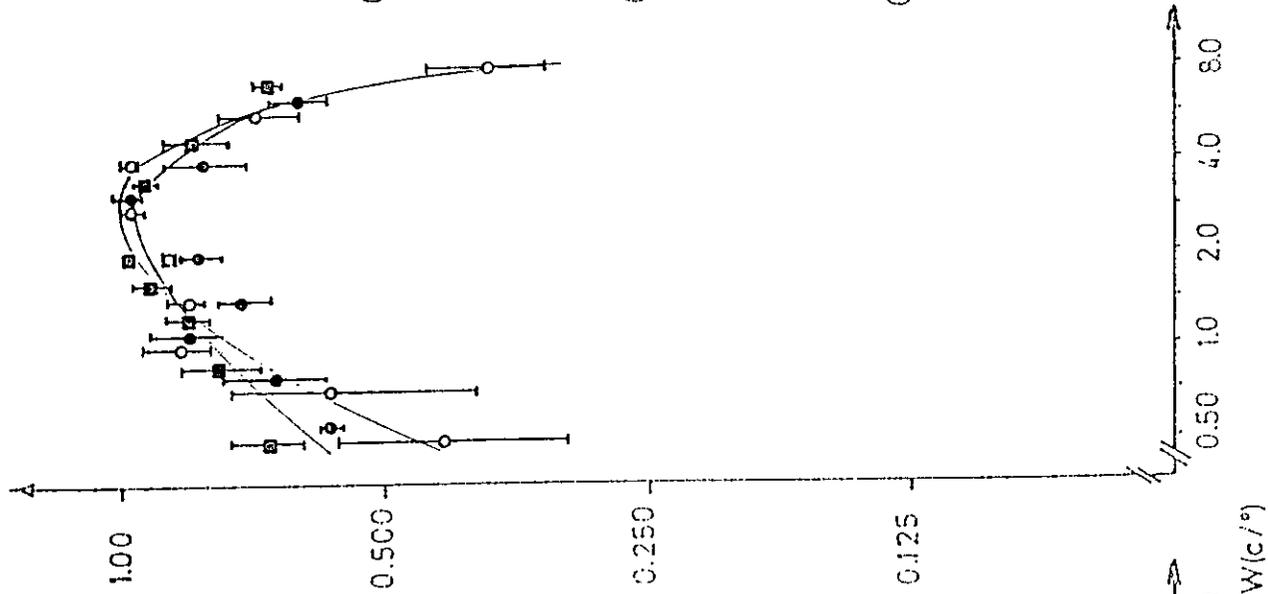
Figura 8. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a:

- $F_1$  (círculos abiertos)
- $F_2$  (círculos llenos)
- $F_3$  (cuadrados llenos)

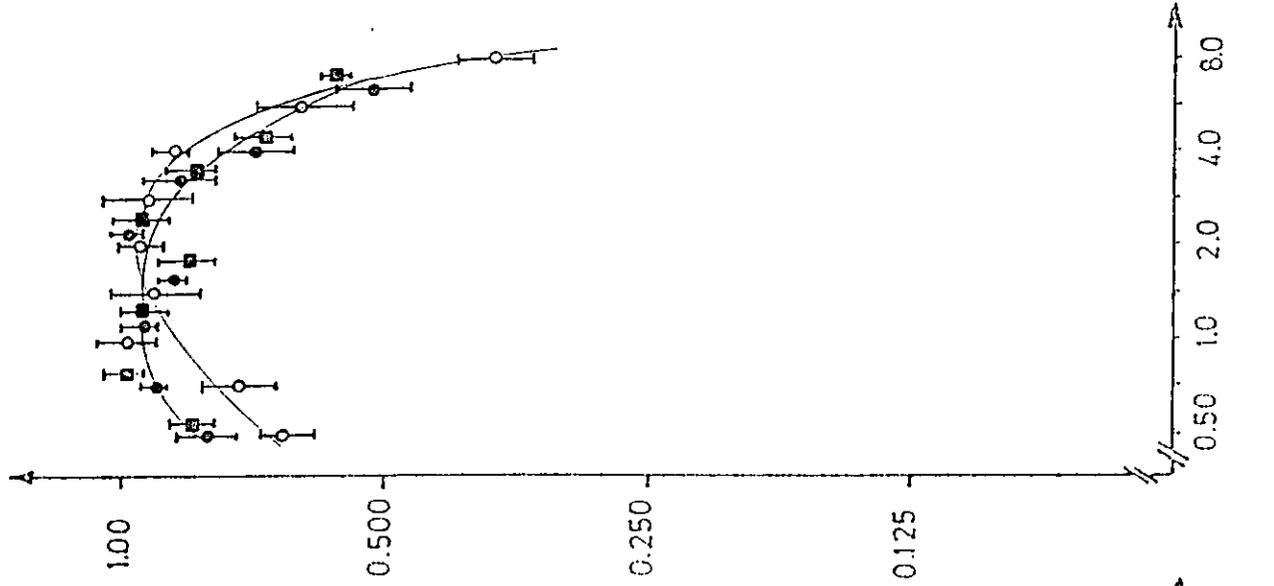
X.R.



P.M.



J.E.



de ellas se observa, por un lado, que no pueden identificarse cambios significativos entre la curva de sensibilidad a  $F_3$  y aquella medida frente a  $F_2$ . Por otro, se observa que, en los tres sujetos, la sensibilidad a estímulos de baja frecuencia espacial cambia de manera sistemática en la dirección predicha. Una disminución en la sensibilidad a frecuencias espaciales altas con respecto a la obtenida con reticulados puede también ser observada en PM y JE.

#### IV- La sensibilidad a estímulos de simetría radial.

También se midieron las curvas de sensibilidad frente a tres tipos de distribuciones espaciales de luminancia de simetría radial. Ellas corresponden a los patrones  $F_2$  (Coseno Radial),  $F_3$  y  $F_4$  definidos en el Apéndice 1.  $F_3$  y  $F_4$  corresponden a estímulos rotacionalmente simétricos cuyo perfil se muestra en las figuras 12 y 5 ( $F_3$ ), respectivamente.

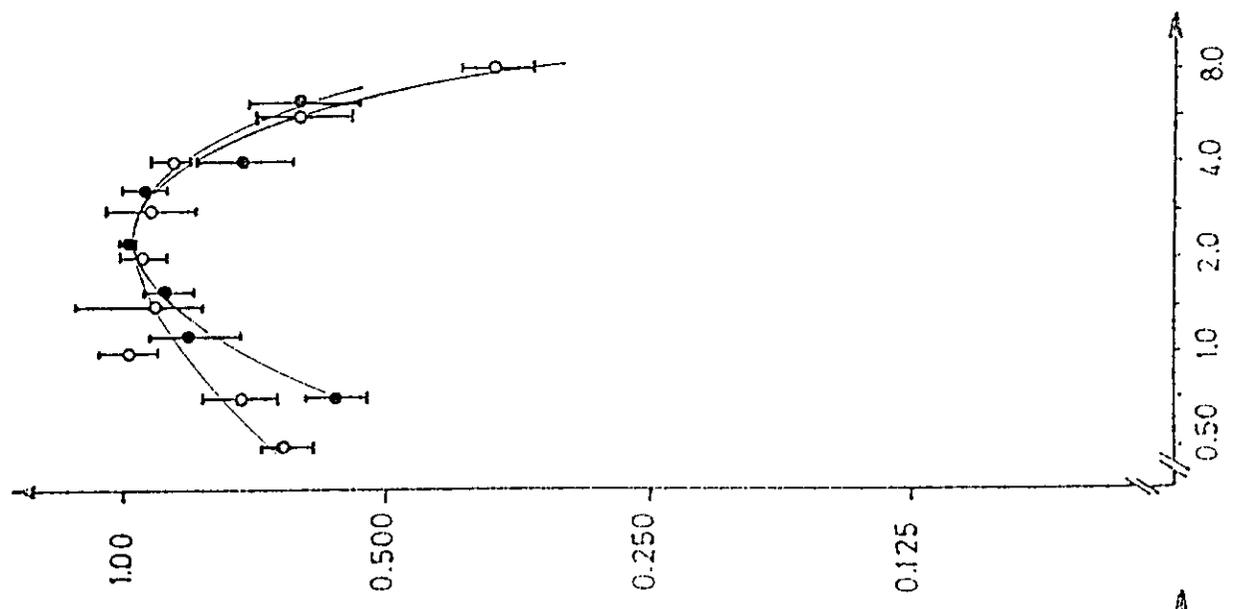
##### A- La sensibilidad a $F_2$ (Coseno Radial).

Los gráficos de la figura 9 muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en los tres sujetos frente a  $F_2$ . En ella se observa que, si bien la sensibilidad medida en un sujeto dado puede, para ciertos valores de frecuencia espacial, ser significativamente diferente de aquella observada frente a reticulados sinusoidales, no puede identificarse un cambio sistemático en las curvas obtenidas para los tres sujetos. Más aún, como es el caso de XR y JE en el rango de frecuencias entre 0.5 y 2 ciclos por grado, la

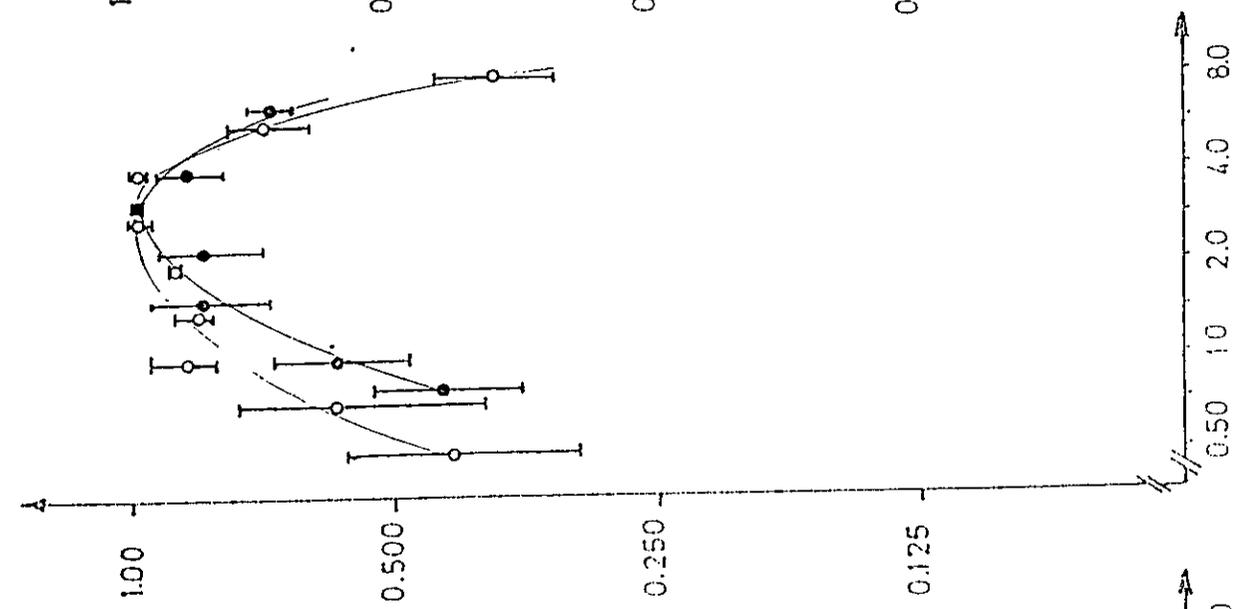
Figura 9. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a:

- $F_1$  (círculos abiertos)
- $F_2$  (círculos llenos)

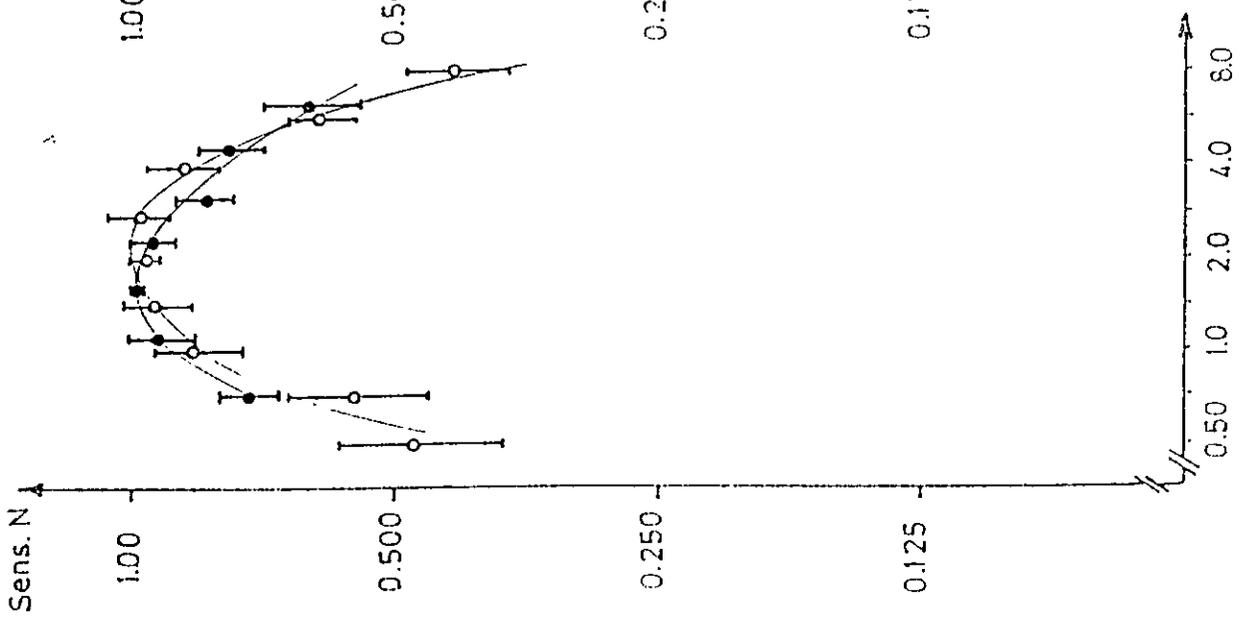
J.E.



P.M.



X.R.



W(c/°)

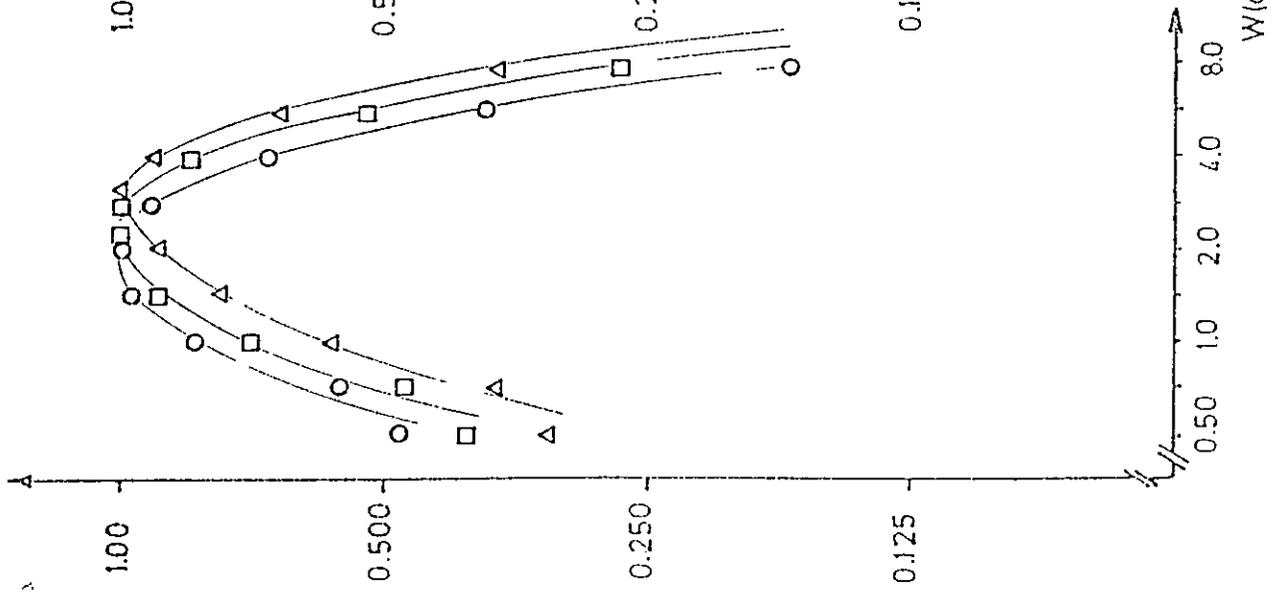
relación de sensibilidades frente a ambas clases de estímulos puede ser opuesta.

La variabilidad en la diferencia de sensibilidad relativa de cada sujeto frente a estímulos de estas dos familias no resulta, sin embargo sorprendente. En efecto, las características de estos patrones sugieren que un cambio en el umbral de contraste medido frente a dos estímulos de clases diferentes, resulta no solamente de una variación relacionada con un cambio en los aspectos de la sensibilidad al contraste que dependen de los parámetros espaciales del estímulo, sino que está también asociada a un cambio en el criterio empleado por el sujeto para la señalización del umbral. En efecto, si tal señalización involucra, por ejemplo, el examen del contraste percibido en las fronteras de cada imagen, el hecho que ambos patrones posean una distribución espacial de "bordes" diferente, hace sospechar que el modo en que cada sujeto decide qué constituye un nivel umbral de contraste frente a estímulos de diferente clase, sea distinto para cada uno de ellos.

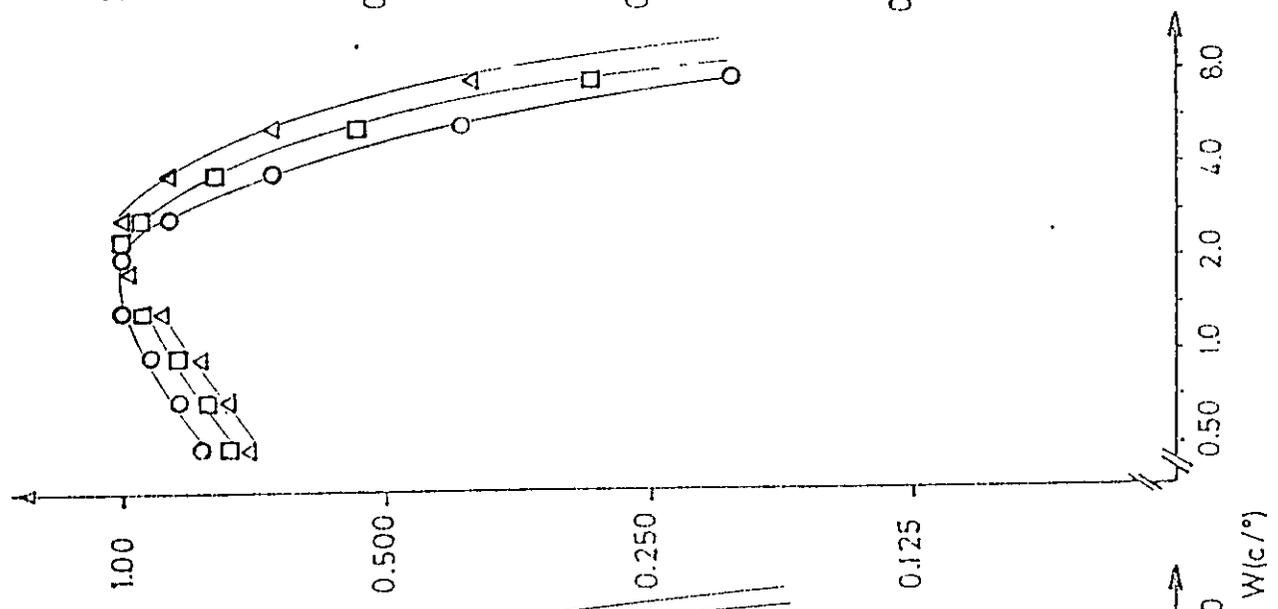
Este hecho nuevamente revela la multidimensionalidad del fenómeno estudiado, y señala que la dificultad de sistematizar las características de la sensibilidad al contraste que solamente dependen de los aspectos espaciales del estímulo, reside en presentar configuraciones de luminancia que, por un lado, resulten en cambios significativos en la sensibilidad, y por otro, garanticen que

Figura 10. Se muestra el resultado de la computación de  $A_L$  para  $F_1$  (gráfico A-),  $F_2$  (gráfico B-) y  $F_3$  (gráfico C-), empleando las tres estimaciones de  $N(w_n)$ .

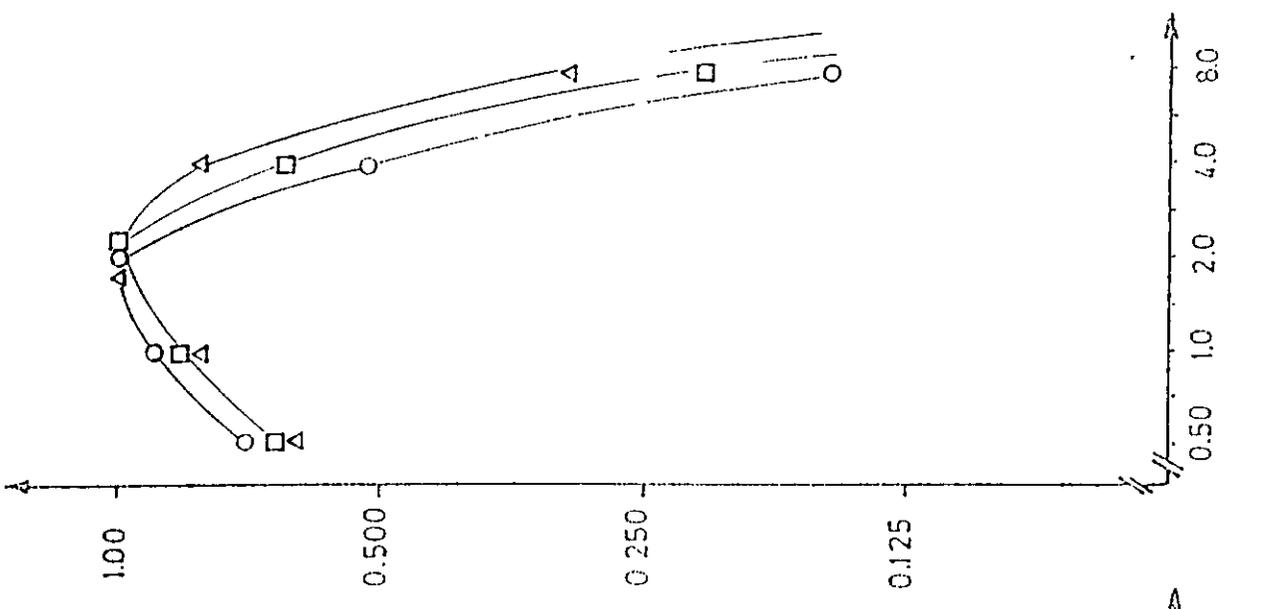
A



B



C



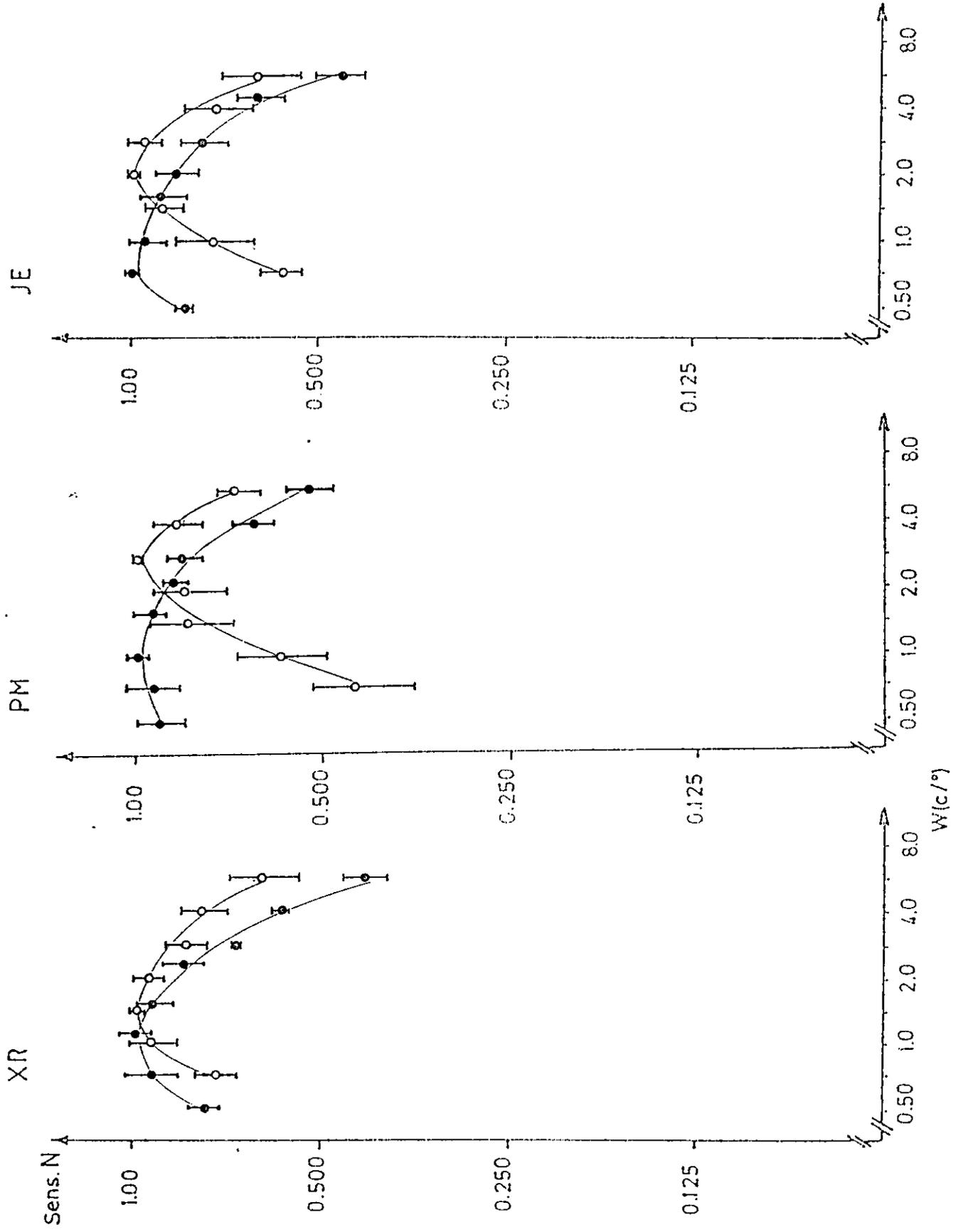
el cambio observado no se deba también a una variación importante en el criterio empleado para la señalización del umbral.

Por otro lado, hemos construido la expresión  $A_L$  en base a las características de los perfiles de los campos receptivos de células Simples, suponiendo que la sensibilidad de estas unidades en la dirección paralela a su eje de orientación es invariante.

Por esta razón ella no permite revelar qué tipos de cambios deberían esperarse entre las curvas de sensibilidad obtenidas frente a patrones "unidimensionales" y aquellas medidas presentando estímulos de simetría radial. Si uno imagina que la población de células Simples constituye una "constelación" de unidades de campos receptivos de orientación diferente, la presentación de un reticulado sinusoidal de frecuencia espacial dada debería evocar una respuesta máxima sólo en aquellas células centradas en ese valor de frecuencia y cuya orientación coincide con la del estímulo y, en las otras unidades, una actividad cuya magnitud depende tanto del valor de su frecuencia central como de su orientación. La presentación del estímulo radial definido por  $F_{\Sigma}$  (Coseno Radial), a una frecuencia espacial dada, debiera evocar una respuesta menor en las unidades centradas en ese valor de frecuencia que la máxima inducida con un reticulado de frecuencia correspondiente. Sin embargo, puesto que  $F_{\Sigma}$  es rotacionalmente simétrico, el número de unidades "activadas" debiera ser mayor.

Figura 11. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a:

- $F_2$  (círculos abiertos)
- $F_4$  (círculos llenos)



Sin embargo, es razonable suponer que, por un lado, un sujeto emplearía un criterio similar para señalar el umbral de contraste frente a estímulos de simetría radial de diferente tipo, y por otro, que los cambios que estos estímulos inducirían en la población de células Simples serían de la misma clase. Por esta razón, la expresión  $A_L$  debería permitir predecir las diferencias observadas entre las curvas de sensibilidad obtenidas al presentar diferentes patrones de luminancia de simetría radial.

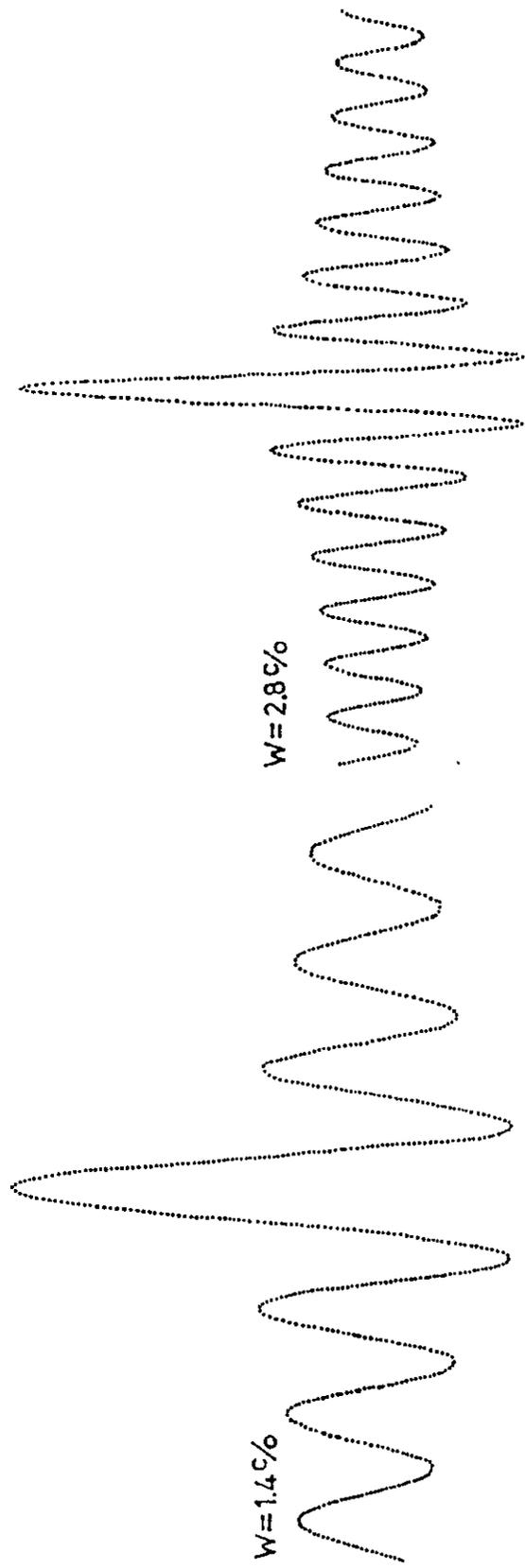
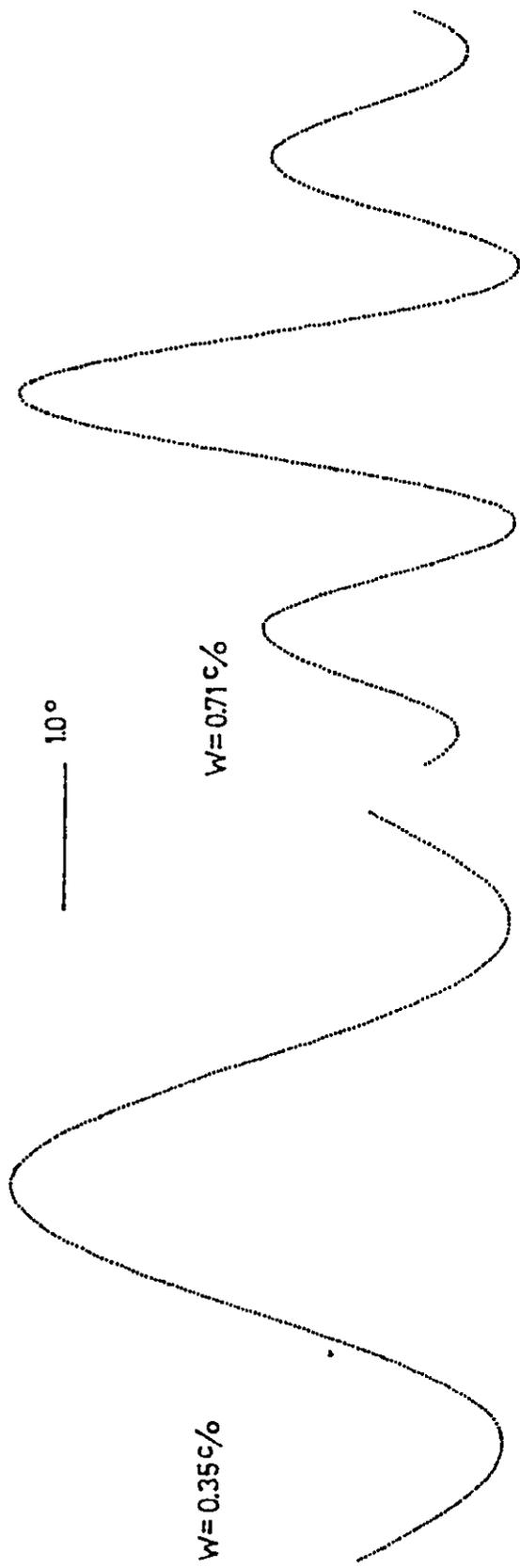
#### B- La sensibilidad a $F_4$ .

Los gráficos de la figura 11 muestran los resultados obtenidos en los tres sujetos frente a  $F_4$ , patrón de luminancia rotacionalmente simétrico, cuyo perfil corresponde a la función  $F_2$  definida anteriormente. En las curvas obtenidas puede identificarse un claro cambio en la dirección predicha con respecto a  $F_2$ : por un lado la sensibilidad a bajas frecuencias espaciales es mayor y por otro, aquella frente a estímulos de frecuencias espaciales altas es menor.

#### C- La sensibilidad a $F_0$ .

Por último discutiré los resultados obtenidos frente al patrón de luminancia definido por  $F_0$ , cuyo perfil se muestra en la figura 12 para diferentes valores de frecuencia, y que corresponde a la función de Bessel de orden cero ( $J_0(2 \omega r)$ ). La forma de la curva de sensibilidad que debiera obtenerse frente a esta familia de estímulos puede ser intuida en base a la geometría de patrones de diferente frecuencia espacial. Para valores bajos de frecuencia espacial, se observa que

Figura 12. Curvas que describen el perfil de  $F_z$  para diferentes valores de frecuencia ( $w$ ).



esta función posee un comportamiento intermedio entre  $F_2$  ( $F_1$ ) y  $F_3$  ( $F_0$ ). Si bien es más localizada que  $F_2$ , la "potencia" de su armónico fundamental es mayor que en  $F_3$ . Para valores crecientes de frecuencia, un aumento en la importancia relativa de dicho armónico va acompañado de una disminución en su amplitud. A frecuencias bajas de estímulo, se espera por lo tanto una sensibilidad intermedia entre aquella obtenida frente a  $F_2$  y la sensibilidad medida presentando estímulos definidos por  $F_4$ .

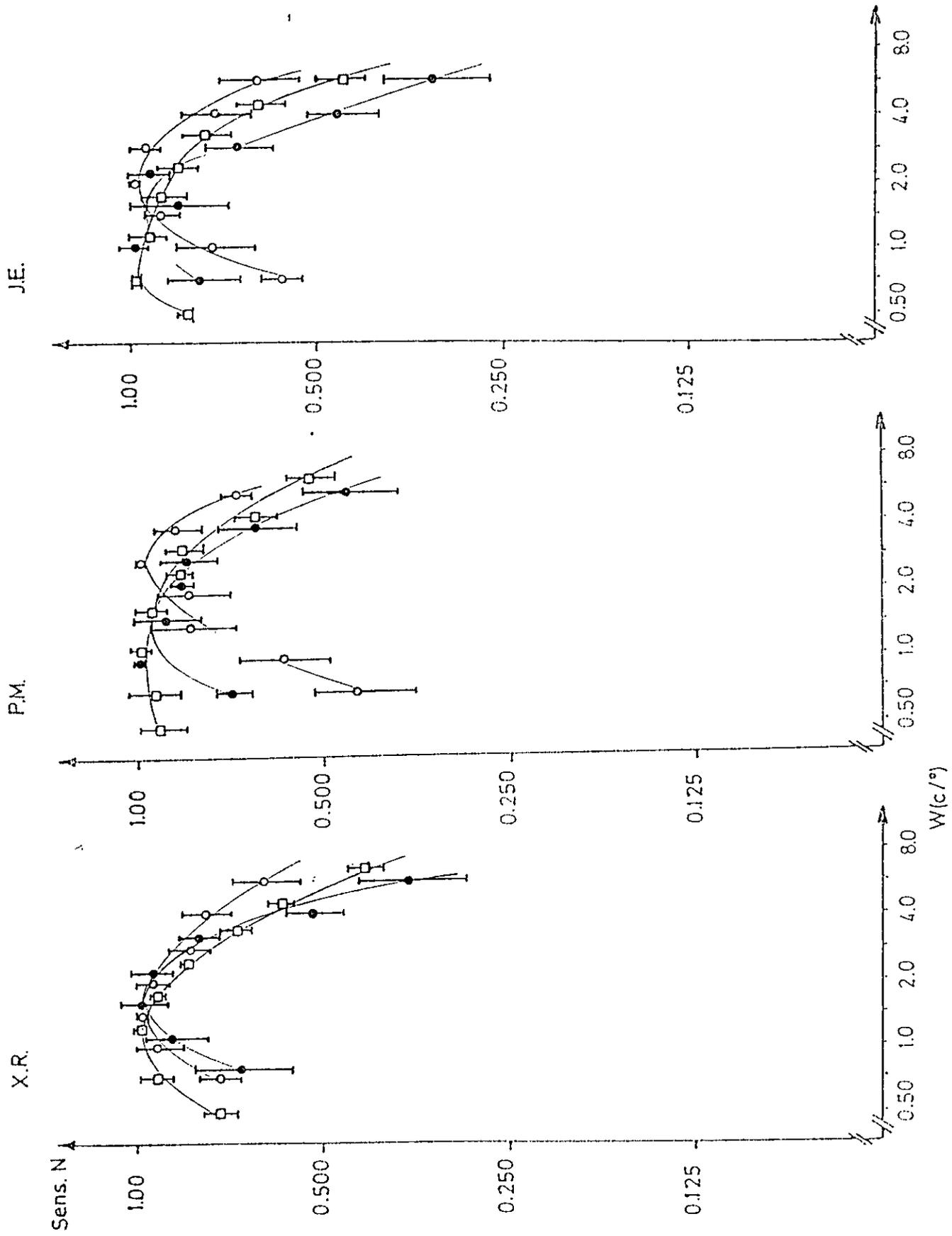
A medida que la frecuencia espacial del patrón presentado crece, la curva de sensibilidad debiera ser cada vez más paralela a aquella obtenida empleando  $F_2$ ; puesto que los gráficos presentados fueron construidos utilizando valores normalizados de sensibilidad, la magnitud del desplazamiento vertical dependerá de la importancia del aumento en la sensibilidad a estímulos de bajas frecuencias.

El gráfico C- de la figura 10, que muestra el resultado de la computación de  $A_L$ , presenta un comportamiento compatible con el análisis anterior.

Las curvas de sensibilidad obtenidas en los tres sujetos frente a  $J_0$ , aparecen en la figura 13. En dos de ellas (para los sujetos PM y JE), se observa claramente que la sensibilidad a frecuencias bajas es, por un lado menor que la frente a  $F_4$  y, por otro, mayor que frente a  $F_2$ . A frecuencias espaciales altas, si bien el comportamiento de las curvas de sensibilidad no es incompatible con el esperado, la dispersión de las medidas no permite cuantificar el grado en

Figura 13. En cada gráfico se muestran las curvas de sensibilidad obtenidas en un mismo sujeto frente a:

- $F_2$  (círculos abiertos)
- $F_3$  (círculos llenos)
- $F_4$  (cuadrados abiertos)



que el efecto predicho es observado.

En XR, en contraposición a la congruencia entre los cambios observados en la curva de sensibilidad obtenida frente a  $F_4$  con aquellos obtenidos con este estímulo en PM y JE, la sensibilidad frente a patrones de baja frecuencia de  $F_4$  es similar -o quizás incluso menor- que frente a  $F_2$ . Si bien este comportamiento es también dispar con aquel observado en experimentos preliminares realizados con FV e IC, constituye una observación que, si bien no puede ser explicada, no puede ser ignorada.

Sin embargo, nuevamente creo que su origen reside en la diferencia en el criterio empleado para señalar el nivel umbral de contraste. En efecto, la naturaleza del patrón presentado hace que sea posible que, por un lado, el criterio empleado frente a esta familia de patrones pueda ser diferente al utilizado frente a los otros estímulos radiales presentados, y por otro, que éste pueda incluso ser distinto para patrones de diferente frecuencia espacial de esta familia. En efecto, tanto frente a  $F_2$  y  $F_4$ , como frente a estímulos de baja frecuencia espacial de  $J_0$ , puede emplearse un criterio basado solamente en el contraste percibido en la región central de la imagen. Sin embargo, para valores crecientes de frecuencia espacial, decidir cuándo el nivel de contraste frente a  $F_2$  es umbral, requiere examinar cada vez más la luminancia de la periferia. Por ello, esta diferencia significativa entre los cambios observados en las curvas de sensibilidad obtenidas en sujetos diferentes frente a este

patrón de luminancia es esperable.

Un hecho que sugiere que el criterio empleado por el sujeto efectivamente cambia frente a estímulos de diferente frecuencia espacial de  $J_0$ , lo constituye la observación que, para frecuencias crecientes, la tarea de señalar el nivel umbral de contraste se hacía cada vez más difícil.

## CONCLUSION

En la sección anterior he presentado los resultados obtenidos en la realización de esta tesis, y examinado la medida en que pueden ser explicados en los términos propuestos.

Ellos muestran que, bajo condiciones en las cuales es razonable suponer que el mismo criterio es empleado por un sujeto para señalar el nivel de contraste umbral frente a diferentes familias de distribución espacial de luminancia, los cambios observados en las curvas de sensibilidad obtenidas son consistentes con las tendencias predichas. En efecto, cada vez que fueron presentados estímulos - elegidos porque modifican la contribución de cada respuesta  $R^m$  a la magnitud de  $A_L$  en diferentes regiones del espectro-, las variaciones sistemáticamente identificadas en las curvas de sensibilidad obtenidas en los tres sujetos, ocurrían en la dirección esperada.

Ello permite concluir que la expresión, construida como medida de la actividad que se induciría en la clase de células Simples de la corteza estriada como resultado de la presentación de una configuración de luminancia, puede ser empleada para explicar neurofisiológicamente las características de la sensibilidad al contraste que dependen de los parámetros espaciales del estímulo.

Por un lado, este hecho señala que la respuesta que se evocaría en esta clase constituye un indicador adecuado de la

configuración de actividad celular que especifica la magnitud del umbral conductual observado. Por otro, revela que una manera significativa de definir el modo en que dicha clase participa en la generación de esta conducta, resulta de considerar una respuesta global inducida en ella. En efecto, la evaluación de la expresión empleada para la realización de esta tesis, permite dar cuenta de características de las curvas de sensibilidad conductual al contraste que no pueden ser explicadas solamente considerando la magnitud de la respuesta individual evocada.

## PALABRAS FINALES

Este trabajo es el resultado de una apuesta: examinar en qué medida las propiedades de clases celulares, cuya definición involucra más evaluar el grado en que ellas imponen dicotomías en la diversidad de actividad registrada, que estudiar el modo en que sus unidades participan en la dinámica celular que constituye el fundamento neurofisiológico de una conducta, permiten comprender el origen de las características de la sensibilidad al contraste.

El hecho que su realización permitió dar cuenta de cambios observados en las curvas de sensibilidad obtenidas frente a diversos patrones de luminancia, sugiere que la aproximación propuesta permitiría explicar neurofisiológicamente diversos aspectos de esta conducta.

Además, en la medida en que los experimentos realizados han permitido mostrar cómo estas dos dimensiones fenomenológicas pueden ser ligadas, este modo de abordar el estudio de la sensibilidad al contraste aparece como una herramienta poderosa tanto para la construcción de modelos sicofísicos, como para la comprensión de la naturaleza de las interacciones que se establecen en redes neuronales, y que resultan en la generación de una conducta particular.

En efecto, por un lado, el mostrar cómo las características de un fenómeno sicofísico dado son consecuencia de las propiedades del substrato celular,

involucra la proposición de mecanismos definidos en términos que incorporan explícitamente características de clases neuronales. Puesto que los parámetros definatorios del modelo así generado poseen un correlato estructural (fisiológico) directo, el modo en que éste debe ser modificado para optimizar su valor predictivo es guiado por las propiedades del substrato.

Por otro lado, si dicho modelo logra efectivamente dar cuenta de las características de la conducta examinada, ello implica que la expresión definida como medida de la actividad celular es relevante tanto para señalar el modo en que la respuesta de una célula participa en la generación de la configuración de actividad de una clase, como para revelar la manera en que dicha clase está involucrada en la construcción de una dimensión perceptual particular.

Por ello, si experimentos sicofísicos son realizados de manera tal de mostrar cómo las características del fenómeno estudiado pueden ser explicadas en términos de su fundamento celular, y si clases celulares son definidas por encerrar unidades que participan de un modo particular en la dinámica que subyace a una conducta, estas dos perspectivas, que miran ahora dos lados de la misma moneda, pueden converger en la comprensión de la naturaleza de los procesos que subyacen a la generación de una conducta.

Santiago, Agosto de 1984.

## BIBLIOGRAFIA

- Andrews, B.W. & Pollen, D.A. (1979). Relationship between spatial frequency selectivity and receptive field profiles of simple cells. *J. Physiol.* 287, 163-176.
- Barlow, H.B. (1972). Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology? *Perception* 1, 371-394.
- Blakemore, C. & Campbell, F.W. (1969). On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. *J. Physiol.* 203, 237-260.
- Campbell, F.W., Carpenter, R.H. & Levinson, J.Z. (1969). Visibility of aperiodic patterns compared with that of sinusoidal gratings. *J. Physiol.* 204, 283-298.
- Campbell, F.W. & Green, D.C. (1965). Optical and retinal factors affecting visual resolution. *J. Physiol.* 181, 576-593.
- Campbell, F.W. & Maffei, L. (1974). Contrast and spatial frequency. *Scientific American* 231, 106-116.
- Campbell, F.W. & Robson, J.G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J. Physiol.* 197, 551-566.
- Dean, A.F. (1981). The relationship between response amplitude and contrast for striate cortical neurones. *J. Physiol.* 318, 413-427.
- De Valois, R.L., Albrecht, D.G. & Thorell, L.G. (1978). Cortical cells: bar and edge detectors, or frequency filters? En: *Frontiers in Visual Science, III*. S.J. Cool & E.L. Smith (Eds). Springer, New York, pp. 544-557.
- De Valois, R.L. & Morgan, H. (1974). Psychophysical studies of monkey vision -III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. *Vision Res.* 14, 75-81.
- De Valois, R.L., Yund, E.W. & Hepler, N. (1982a). The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Res.* 22, 531-544.
- De Valois, R.L., Albrecht, D.G. & Thorell, L.G. (1982b). Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Res.* 22, 545-559.

- Enroth-Cugell, C. & Robson, J.G. (1966). The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol.* 187, 517-552.
- Gaskill, J.D. (1978). *Linear systems, Fourier transforms and optics*, John Wiley & Sons, New York.
- Hines, M. (1976). Line spread function variation near the fovea. *Vision Res.* 16, 567-572.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.* 160, 105-154.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1968). Receptive fields and architecture of monkey striate cortex. *J. Physiol.* 195, 215-243.
- Kato, H., Bishop, P.D. & Orban, G.A. (1978). Hypercomplex and Simple/Complex cell classifications in cat striate cortex. *J. Neurophysiol.* 41, 1071-1095.
- King-Smith, P.E. & Kulikowski, J.J. (1975). Pattern and flicker detection analysed by subthreshold summation. *J. Physiol.* 249, 237-271.
- Kuffler, S.W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol.* 16, 37-68.
- Kulikowski, J.J. & Tolhurst, D.J. (1973). Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *J. Physiol.* 232, 149-162.
- Kulikowski, J.J., Marcelja, S. & Bishop, P. (1982). *Biol. Cyber.* 43, 187-198.
- Lennie, P. (1980). Parallel visual pathways: a review. *Vision Res.* 20, 561-594.
- Marcelja, S. (1980). Mathematical description of the responses of simple cortical cells. *J. Opt. Soc. Am.* 70, 1297-1300.
- Movshon, J.A. & Tolhurst, D.J. (1975). On the response linearity of neurones in the cat visual cortex. *J. Physiol.* 249, 56-57 P.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978). Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *J. Physiol.* 283, 53-77.

- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978). Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. *J. Physiol.* 283, 79-99.
- Palmer, L.A. & Davis, T.L. (1981). Receptive-field structure in cat striate cortex. *J. Neurophysiol.* 46, 260-276.
- Pasik, T. & Pasik, F. (1971). The visual world of monkeys deprived of striate cortex: effective stimulus parameters and the importance of the accessory optic system. *Vision Res. Suppl.* 3, 419-435.
- Pollen, D.A. & Taylor, J.H. (1971). How does the striate cortex begin the reconstruction of the visual world? *Science* 173, 74-77.
- Pollen, D.A. & Ronner, S.F. (1982). Spatial computation performed by Simple and Complex cells in the visual cortex of the cat. *Vision Res.* 22, 101-118.
- Quick, R.F. (1974). A vector-magnitude model of contrast detection. *Kybernetik* 16, 65-67.
- Robson, J.G. (1975). Receptive fields: neural representation of the spatial and intensive attributes of the visual image. En: *Handbook of perception, Vol V Seeing, Chap. 4*, 81-116. E.C. Carterette & M.P. Friedman (Eds.). Academic Press.
- Sachs, M.B., Nachmias, J. & Robson, J.G. (1971). Spatial frequency channels in human vision. *J. Opt. Soc. Am.* 61, 1176-1186.
- Schade, O.H. (1956). Optical and photoelectric analog of the eye. *J. Opt. Soc. Am.* 46, 721-739.
- Schiller, P.H., Finlay, B.L. & Volman, S.F. (1976). Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. III- Spatial frequency. *J. Neurophysiol.* 39, 1334-1351.
- Tolhurst, D.J. (1972). Adaptation to square-wave gratings: inhibition between spatial frequency channels in human visual system. *J. Physiol.* 226, 231-248.
- Varela, F.J. (1982). La corteza bien temperada. *Arch. Biol. Med. Exp.* 15, 297-303.
- Wilson, H.R. (1978). Quantitative characterization of two types of line-spread function near the fovea. *Vision Res.* 18, 971-981.

Wilson, H.R. & Giese, S.C. (1977). Threshold visibility of frequency gradient patterns. *Vision Res.* 17, 1177-1190.

Wilson, H.R. & Bergen, J.R. (1979). A four mechanism model for threshold spatial vision. *Vision Res.* 19, 19-32.

Apéndice 1: se presentan los umbrales de contraste medidos en cada sujeto frente a las diferentes familias de distribución espacial de luminancia utilizadas, y las curvas de sensibilidad obtenidas.

En cada tabla se señala:

- el número ( $n_m$ ) de mediciones de sensibilidad - de dos repeticiones cada una- efectuadas a una frecuencia espacial ( $w$ ) dada.

- el promedio (Sens) de estas medidas y su desviación standard (DS). Dado que la diferencia registrada entre los valores obtenidos en las dos mediciones sucesivas mencionadas era siempre pequeña, las desviaciones standard señaladas corresponden a aquellas asociadas al promedio calculado con todos los valores de sensibilidad medidos a una frecuencia espacial particular.

En muchos casos, entre una sesión y otra se observó que, si bien la sensibilidad relativa a patrones de diferente frecuencia espacial de una familia dada era similar, el valor absoluto de las medidas de contraste umbral obtenidas era diferente. La contribución de estas variaciones globales de sensibilidad a la dispersión de los resultados, variaciones atribuibles a cambios en el criterio empleado por el sujeto para señalar el nivel umbral de contraste, fue eliminada computando la sensibilidad relativa a cada patrón presentado, referida al valor de sensibilidad máxima medido en esa sesión. El promedio de estos valores y su desviación standard asociada aparecen señalados bajo  $Sens_N$  y  $DS_N$  respectivamente.

Finalmente, se indica una medida de la dispersión relativa de estas medidas, obtenida calculando el cociente entre la

desviación standard y la sensibilidad correspondiente, y expresada en porcentaje ( $D_{\%}$  y  $D_{N\%}$ ).

A continuación de la presentación de las medidas de umbral, se muestran, para cada familia de estímulos presentada, las curvas normalizadas de sensibilidad obtenidas en los tres sujetos.

Tabla 2. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por:

$$F_1(x,y) = \text{Cos}(2\pi wx),$$

y presentados a las siguientes frecuencias espaciales:

$w = 0.35; 0.50; 0.71; 1.0; 1.4; 2.0; 2.8; 4.0; 5.6; 8.0 \text{ c/}^\circ.$

## 2A. Sujeto: X.R.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/\%)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
6	0.35	6.4	0.58	9.1	0.29	0.077	27
6	0.50	10.1	0.71	7.1	0.45	0.096	21
6	0.71	12.1	2.3	19	0.53	0.097	18
6	1.0	19.0	4.8	25	0.81	0.091	11
6	1.4	21.1	5.0	23	0.90	0.082	9.1
6	2.0	21.9	6.9	31	0.92	0.043	4.7
6	2.8	21.8	4.5	21	0.94	0.072	7.7
6	4.0	19.7	5.2	27	0.83	0.081	9.7
6	5.6	13.4	2.4	18	0.58	0.053	9.2
6	8.0	9.6	2.5	27	0.41	0.057	14

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/\%)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
6	0.35	7.9	1.1	14	0.55	0.048	8.8
6	0.50	11.3	0.65	5.8	0.78	0.031	3.9
6	0.71	13.0	0.38	2.9	0.90	0.074	8.2
6	1.0	12.1	0.93	7.7	0.84	0.095	11
6	1.4	13.1	1.4	11	0.90	0.064	7.1
6	2.0	14.3	1.2	8.7	0.98	0.024	2.4
6	2.8	13.4	1.2	9.2	0.92	0.044	4.7
6	4.0	10.0	1.0	10	0.69	0.050	7.3
6	5.6	6.8	0.53	7.8	0.47	0.032	6.9

## 2B. Sujeto: P.M.

En P.M., sólo se realizaron cuatro mediciones de umbral de contraste (todas ellas a 1.80m) frente a esta familia de estímulos.

Ello se debió al hecho que el criterio empleado por este sujeto para señalar el nivel umbral de contraste era demasiado bajo (sensibilidad alta) para poder ser confiablemente medido.

$n_m$	$w(c/\%)$	Sens	DS	$D_{\%}$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.35	15.2	5.7	37	0.27	0.11	41
4	0.50	24.4	6.0	25	0.43	0.13	29
4	0.71	32.2	9.0	28	0.56	0.18	32
4	1.0	49.2	2.0	4.1	0.85	0.074	8.6
4	1.4	48.3	0.1	0.2	0.84	0.040	4.7
4	2.0	51.1	1.8	3.5	0.88	0.003	0.3
4	2.8	56.1	1.0	1.8	0.97	0.027	2.7
4	4.0	56.4	1.0	1.8	0.97	0.026	2.7
4	5.6	40.0	2.4	6.0	0.69	0.073	10
4	8.0	21.9	2.6	12	0.38	0.060	16

## 2C. Sujeto: J.E.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
6	0.35	8.7	0.94	11	0.48	0.042	8.7
6	0.50	11.3	1.5	13	0.62	0.046	7.4
6	0.71	12.9	1.9	15	0.71	0.066	9.3
6	1.0	17.2	0.87	5.1	0.95	0.072	7.5
6	1.4	16.2	3.2	20	0.88	0.097	11
6	2.0	16.6	1.8	11	0.91	0.059	6.4
6	2.8	16.2	2.0	12	0.90	0.11	12
6	4.0	15.3	1.2	8.0	0.84	0.041	4.9
6	5.6	10.8	1.2	12	0.60	0.073	12
6	8.0	6.5	0.78	12	0.36	0.034	9.5

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
6	0.35	12.3	1.3	10	0.62	0.049	7.9
6	0.50	14.3	2.2	15	0.72	0.079	11
6	0.71	18.2	1.7	9.4	0.91	0.062	6.7
6	1.0	17.1	1.4	8.3	0.86	0.096	11
6	1.4	16.3	1.1	6.6	0.82	0.085	10
6	2.0	19.3	2.3	12	0.96	0.038	4.0
6	2.8	19.4	1.4	7.2	0.97	0.040	4.1
6	4.0	14.5	1.3	9.3	0.73	0.068	9.3
6	5.6	10.7	0.84	7.6	0.54	0.053	9.8

Figura 14. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a  $F_1$ .  
En círculos llenos: medidas realizadas a 1.80m.; en círculos abiertos: medidas realizadas a 1.27m.

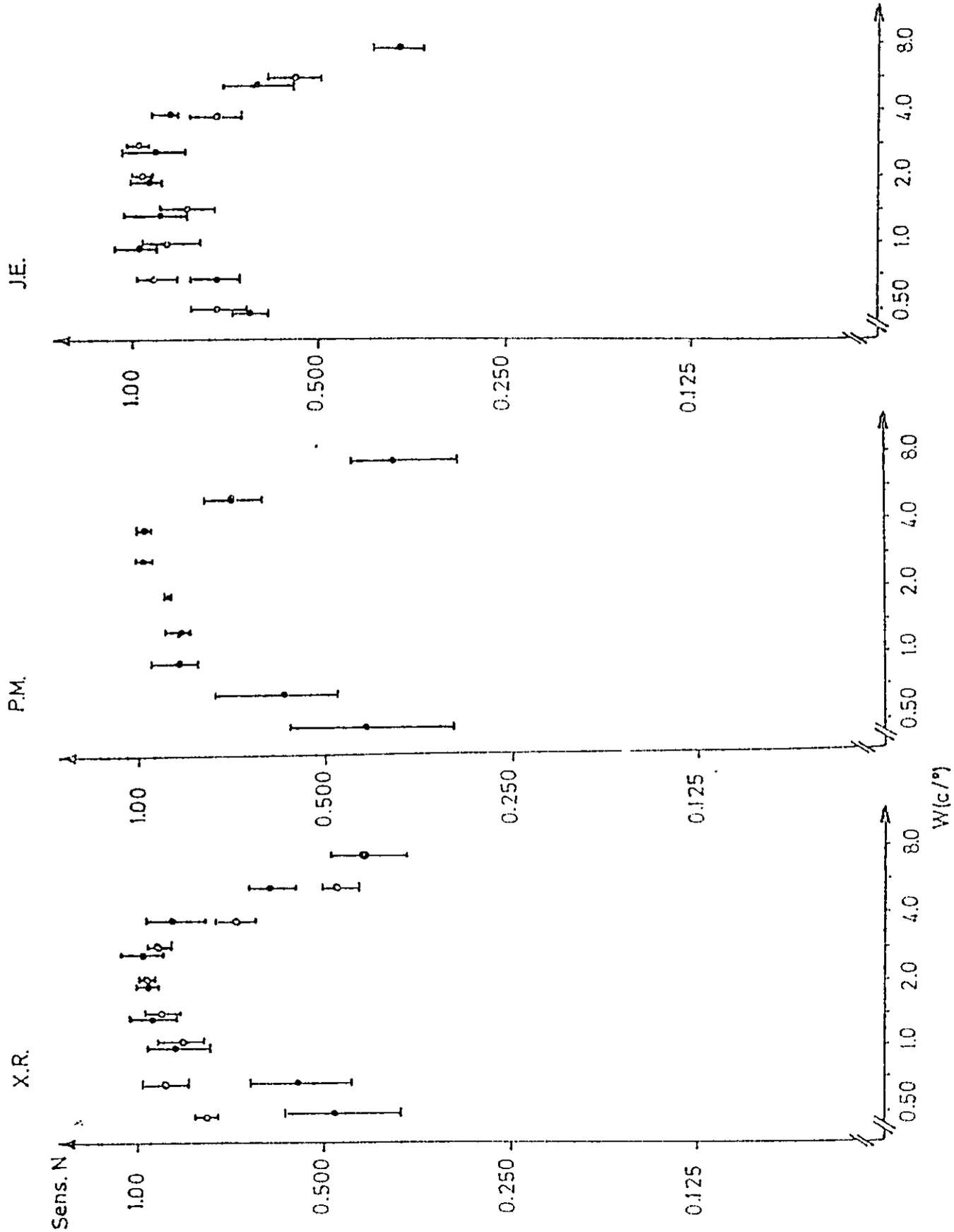


Tabla 3. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por:

$$F_z(r) = \text{Cos}(2\pi wr),$$

y presentados a las siguientes frecuencias espaciales:

$$w = 0.50; 0.71; 1.0; 1.4; 2.0; 2.8; 4.0; 5.6 \text{ c/}^\circ.$$

## 3A. Sujeto: X.R.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/\sigma)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.71	7.7	0.92	5.2	0.73	0.059	8.0
4	1.0	9.7	1.4	15	0.92	0.087	9.4
4	1.4	10.3	0.65	6.3	0.98	0.024	2.4
4	2.0	10.0	1.0	10	0.95	0.053	5.6
4	2.8	8.7	1.2	14	0.82	0.061	7.4
4	4.0	8.1	0.97	12	0.77	0.072	9.3
4	5.6	6.5	0.48	7.4	0.62	0.080	2.9

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/\sigma)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.50	7.3	0.21	2.9	0.68	0.097	14
4	0.71	9.2	0.79	8.6	0.86	0.11	13
4	1.0	9.5	1.0	11	0.88	0.078	8.9
4	1.4	10.3	1.8	17	0.94	0.041	4.3
4	2.0	9.7	2.4	25	0.87	0.14	16
4	2.8	8.6	0.97	11	0.79	0.046	5.9
4	4.0	6.9	1.3	18	0.63	0.048	7.6

## 3B. Sujeto: P.M.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
5	0.71	15.6	2.8	18	0.44	0.085	19
5	1.0	20.9	2.9	14	0.59	0.098	17
5	1.4	29.5	3.6	12	0.83	0.13	16
5	2.0	29.5	3.7	12	0.83	0.12	14
5	2.8	35.7	1.2	3.3	1.00	0.000	0.0
5	4.0	30.9	2.7	8.9	0.87	0.076	8.7
5	5.6	25.0	1.4	5.6	0.70	0.037	5.3

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
5	0.50	19.4	1.2	6.0	0.44	0.036	8.2
5	0.71	21.3	2.6	12	0.49	0.077	16
5	1.0	30.3	4.8	16	0.69	0.12	17
5	1.4	37.4	5.1	14	0.85	0.081	9.6
5	2.0	43.0	4.6	11	0.98	0.029	3.0
5	2.8	40.7	1.3	3.1	0.93	0.064	6.9
5	4.0	39.2	2.6	6.7	0.89	0.060	6.7

## 3C. Sujeto: J.E.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D_z$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{Nz}$
4	0.71	11.0	2.1	19	0.57	0.042	7.4
4	1.0	14.0	1.6	12	0.74	0.108	15
4	1.4	17.0	2.1	13	0.89	0.057	6.4
4	2.0	18.9	2.7	14	0.99	0.017	1.6
4	2.8	18.3	3.5	19	0.95	0.056	5.9
4	4.0	14.3	4.0	28	0.74	0.099	13
4	5.6	12.1	3.0	25	0.63	0.089	14

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D_z$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{Nz}$
4	0.50	10.4	1.5	14	0.60	0.084	14
4	0.71	13.5	1.2	8.9	0.78	0.086	11
4	1.0	15.9	2.6	17	0.91	0.036	3.9
4	1.4	16.6	2.2	13	0.95	0.040	4.2
4	2.0	16.9	3.0	18	0.97	0.034	3.5
4	2.8	14.6	4.4	30	0.82	0.11	13
4	4.0	13.0	3.9	30	0.73	0.12	16

Figura 15. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a  $F_2$ .  
En círculos llenos: medidas realizadas a 1.80m.; en círculos abiertos: medidas realizadas a 1.27m.

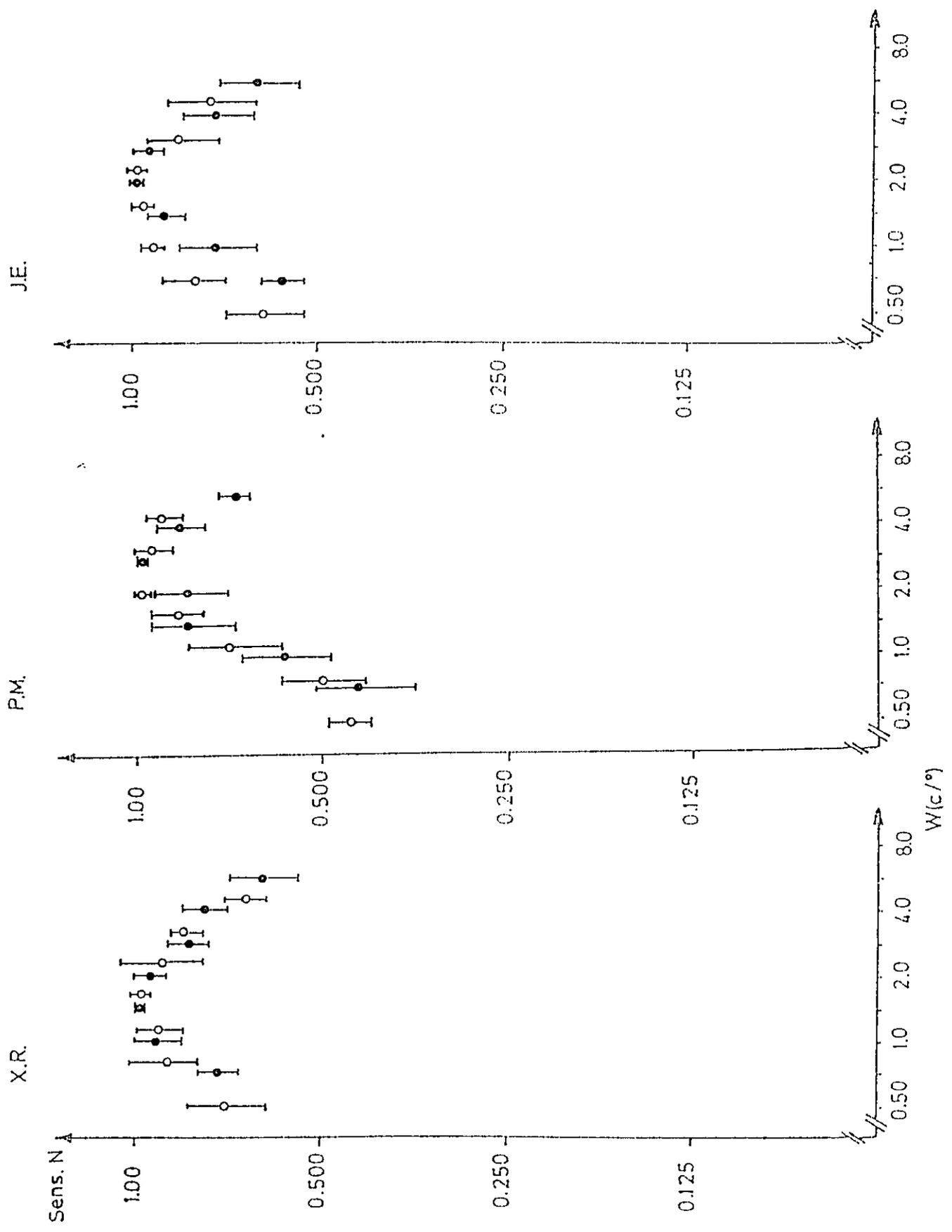


Tabla 4. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por:

$$F_s(r) = J_0(2\pi wr),$$

y presentados a las siguientes frecuencias espaciales:

$$w = 0.50; 0.71; 1.0; 1.4; 2.0; 2.8; 4.0; 5.6 \text{ c/}^\circ.$$

## 4A. Sujeto: X.R.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/\rho)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.71	4.0	0.45	11	0.65	0.12	18
4	1.0	5.1	0.70	14	0.84	0.10	12
4	1.4	5.9	1.3	22	0.95	0.088	9.3
4	2.0	5.7	1.1	19	0.91	0.073	8.0
4	2.8	4.7	0.86	18	0.76	0.064	8.3
4	4.0	3.1	0.53	17	0.50	0.056	11
4	5.6	2.1	0.072	3.3	0.35	0.071	20

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/\rho)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.50	3.9	0.27	6.8	0.58	0.052	8.9
4	0.71	5.0	0.41	8.2	0.75	0.078	10
4	1.0	6.5	0.82	13	0.96	0.040	4.2
4	1.4	6.6	0.95	14	0.96	0.036	3.7
4	2.0	4.9	0.50	10	0.73	0.099	14
4	2.8	3.5	0.57	16	0.51	0.027	5.3
4	4.0	2.3	0.33	14	0.35	0.033	9.7

## 4B. Sujeto: P.M.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
5	0.71	9.0	0.91	10	0.70	0.050	7.1
5	1.0	12.8	1.4	11	0.99	0.021	2.1
5	1.4	11.4	1.7	15	0.89	0.12	13
5	2.0	10.8	0.95	8.8	0.84	0.037	4.4
5	2.8	10.5	0.87	8.3	0.82	0.086	10
5	4.0	8.2	1.1	14	0.64	0.090	14
5	5.6	5.8	0.43	7.4	0.46	0.084	18

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
5	0.50	9.6	0.61	6.3	0.79	0.058	7.4
5	0.71	11.9	0.48	4.0	0.98	0.034	3.5
5	1.0	11.0	0.64	5.9	0.90	0.048	5.3
5	1.4	11.5	0.48	4.2	0.95	0.042	4.5
5	2.0	11.4	0.74	6.4	0.94	0.068	7.2
5	2.8	9.4	0.70	7.5	0.78	0.053	6.8
5	4.0	7.4	0.41	5.5	0.61	0.039	6.3

## 4C. Sujeto: J.E.

## i) Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D_{\%}$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.71	6.1	0.76	12	0.74	0.11	14
4	1.0	7.9	1.2	15	0.95	0.052	5.5
4	1.4	6.7	1.2	18	0.82	0.15	18
4	2.0	7.4	0.97	13	0.90	0.073	8.1
4	2.8	5.4	0.91	17	0.65	0.084	13
4	4.0	3.6	0.21	5.9	0.44	0.060	13
4	5.6	2.6	0.49	19	0.31	0.062	20

## ii) Resultados obtenidos a 1.27m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D_{\%}$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.50	6.5	0.85	13	0.86	0.045	5.3
4	0.71	7.2	1.1	15	0.95	0.053	5.6
4	1.0	6.7	1.0	15	0.89	0.13	14
4	1.4	6.6	0.29	4.4	0.89	0.097	11
4	2.0	6.3	0.87	14	0.83	0.032	3.9
4	2.8	4.2	0.27	6.4	0.56	0.039	7.0
4	4.0	3.2	0.41	13	0.42	0.024	5.6

Figura 16. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto frente a  $F_3$ .  
En círculos llenos: medidas realizadas a 1.80m.; en círculos abiertos: medidas realizadas a 1.27m.

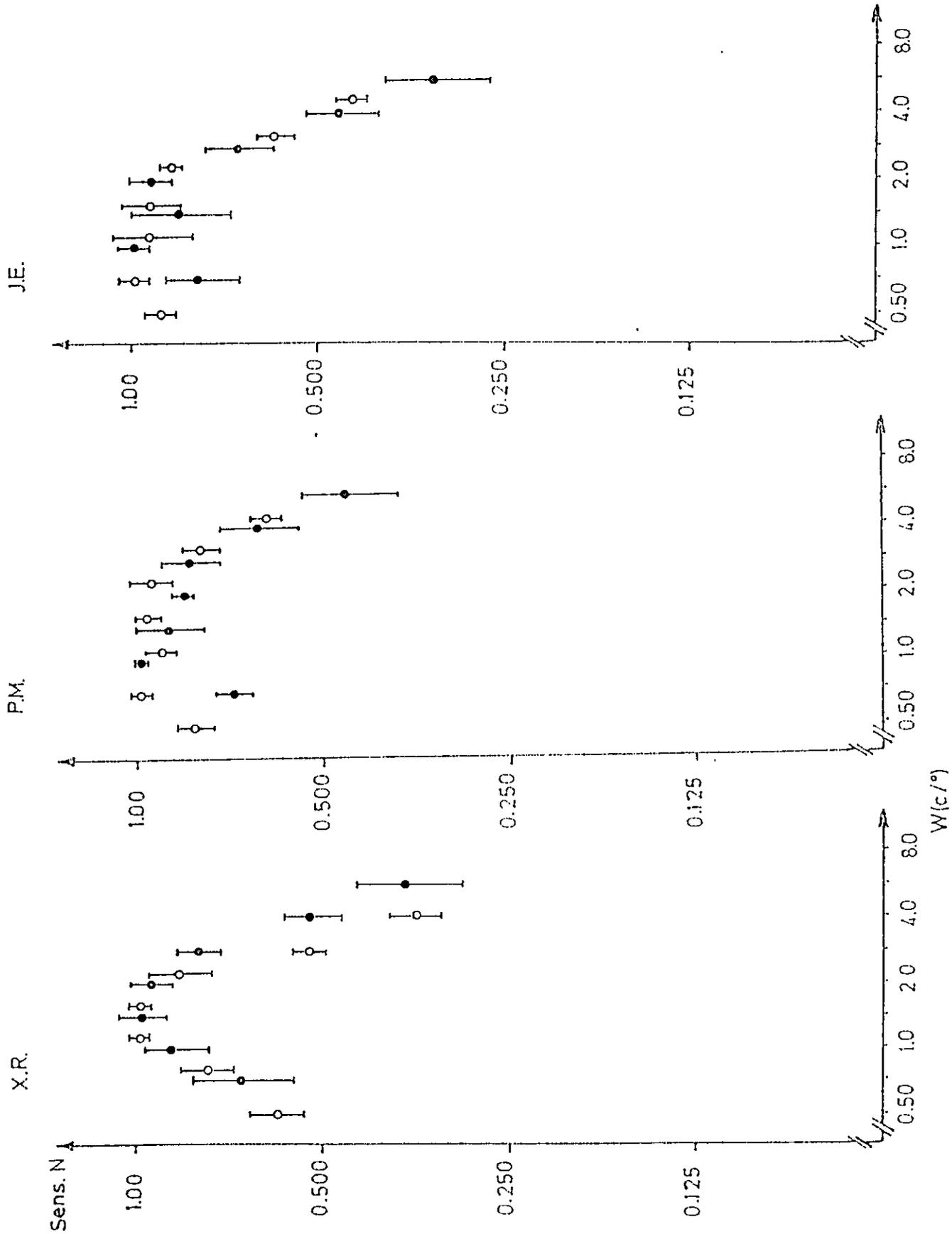


Tabla 5. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por:

$$F_4(r) = \text{Exp}(r^2/4\sigma^2) \cdot \text{Cos}(2\pi wr),$$

$$\text{con } \sigma = \sigma(w) = \frac{a[(2\uparrow s_{\downarrow} + 1)/(2\uparrow s_{\downarrow} - 1)]}{a = \sqrt{\text{Ln}(2)/(2\pi w)}} \text{ y } s_{\downarrow} = -0.3\text{Ln}(w) + 1.92$$

y presentados a las siguientes frecuencias espaciales:

$$w = 0.50; 0.71; 1.0; 1.4; 2.0; 2.8; 4.0; 5.6 \text{ c/}^{\circ}.$$

## 5A. Sujeto: X.R.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
4	0.50	5.9	0.38	6.4	0.74	0.040	5.4
6	0.71	7.2	0.72	10	0.93	0.050	5.4
6	1.0	7.6	0.39	5.2	0.99	0.022	2.3
6	1.4	7.1	0.49	6.9	0.93	0.032	3.5
6	2.0	6.3	0.51	8.0	0.83	0.020	2.4
6	2.8	5.3	0.082	1.5	0.69	0.039	5.7
6	4.0	4.5	0.15	3.3	0.58	0.031	5.3
6	5.6	3.3	0.27	8.2	0.43	0.031	7.3

## 5B. Sujeto: P.M.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
6	0.50	7.6	0.61	8.0	0.89	0.086	9.7
6	0.71	7.8	0.97	12	0.92	0.090	9.8
6	1.0	8.3	0.83	10	0.97	0.030	3.1
6	1.4	8.0	0.84	10	0.94	0.056	5.9
6	2.0	7.1	0.53	7.5	0.84	0.041	4.9
6	2.8	7.1	0.53	7.5	0.83	0.058	6.9
6	4.0	5.4	0.34	6.3	0.63	0.046	7.3
6	5.6	4.4	0.50	11	0.51	0.044	8.6

## 5C. Sujeto: J.E.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
6	0.50	5.7	0.40	7.0	0.82	0.023	2.8
6	0.71	6.9	0.38	5.5	0.99	0.015	1.5
6	1.0	6.5	0.72	11	0.94	0.061	6.5
6	1.4	6.2	0.66	11	0.90	0.074	8.2
6	2.0	6.0	0.71	12	0.85	0.067	7.8
6	2.8	5.3	0.62	12	0.77	0.071	9.2
6	4.0	4.4	0.65	15	0.62	0.056	8.9
6	5.6	3.2	0.46	14	0.46	0.042	9.0

Figura 17. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto  
frente a  $F_4$ .  
Medidas realizadas a 1.80m.

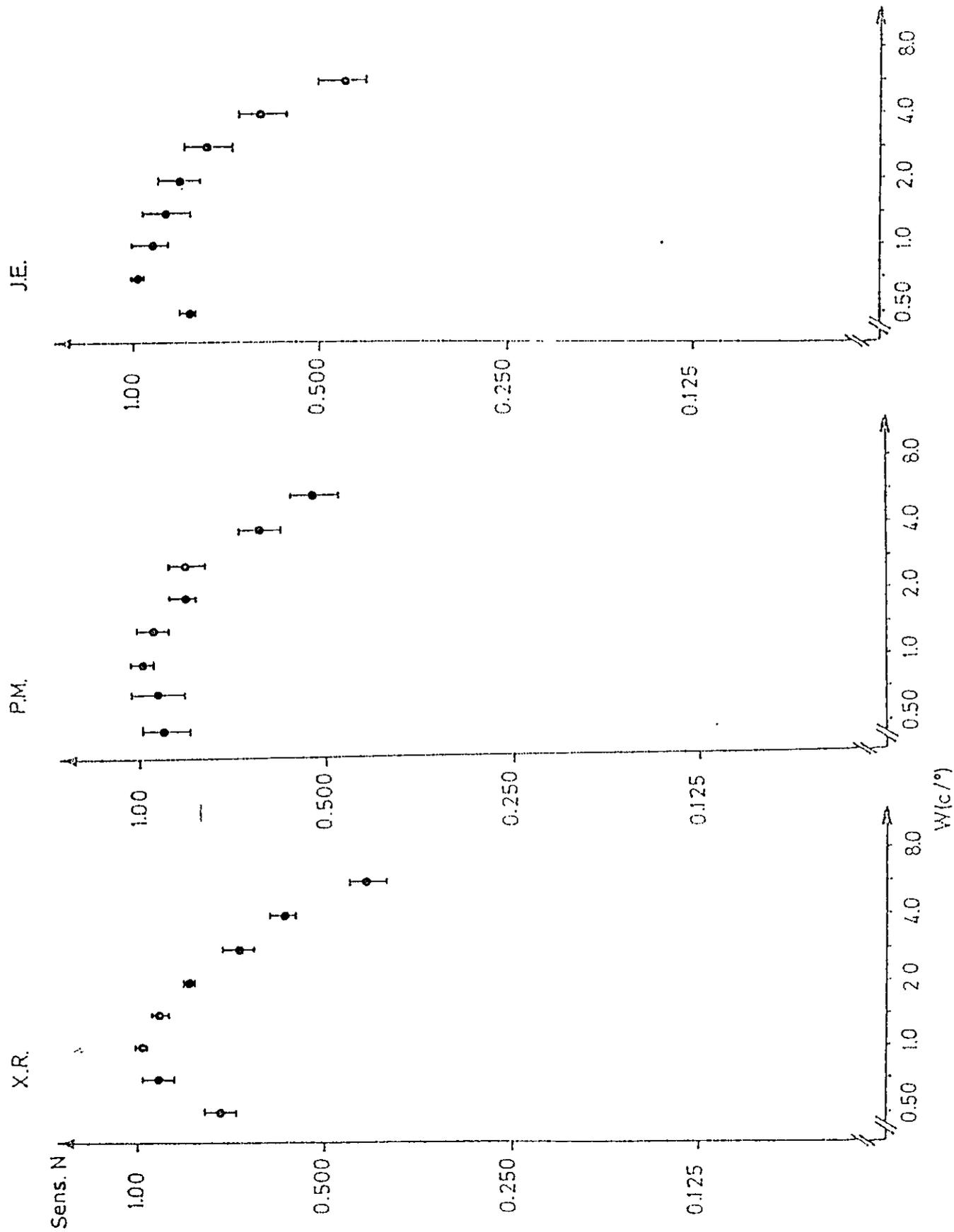


Tabla 6. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por:

$$F(x,y) = \text{Exp}(x^2/4\sigma^2) \cdot \text{Cos}(2\pi wx),$$

$$\text{con } \sigma = \sigma(w) = \frac{a[(2^{\uparrow} s_{\downarrow} + 1)/(2^{\uparrow} s_{\downarrow} - 1)]}{a = [\text{Ln}(2)/(2\pi w)] \text{ y } s_{\downarrow} = -0.3\text{Ln}(w) + 1.92}$$

y presentados a las siguientes frecuencias espaciales:

$$w = 0.50; 0.71; 1.0; 1.4; 2.0; 2.8; 4.0; 5.6 \text{ c/}^\circ.$$

## 6A. Sujeto: X.R.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
8	0.50	7.0	0.41	5.8	0.61	0.063	10
8	0.71	8.6	0.42	4.9	0.74	0.066	8.9
8	1.0	10.8	0.38	3.5	0.94	0.055	5.9
8	1.4	9.5	0.41	4.3	0.82	0.051	6.2
8	2.0	10.1	0.21	2.1	0.87	0.061	7.0
8	2.8	11.5	1.0	9.0	0.99	0.023	2.3
8	4.0	9.3	0.44	4.7	0.80	0.049	6.1
8	5.6	7.4	0.98	13	0.64	0.062	9.7

## 6B. Sujeto: P.M.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
7	0.50	7.7	1.1	15	0.58	0.018	3.2
7	0.71	8.9	1.9	21	0.67	0.092	14
7	1.0	11.3	2.1	18	0.85	0.080	9.5
7	1.4	9.7	1.6	16	0.73	0.044	6.0
7	2.0	10.9	1.3	12	0.82	0.040	4.8
7	2.8	13.1	1.4	11	0.99	0.030	3.0
7	4.0	10.9	2.6	24	0.81	0.085	10
7	5.6	8.4	1.1	13	0.63	0.053	8.5

## 6C. Sujeto: J.E.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/^\circ)$	Sens	DS	$D\%$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{N\%}$
8	0.50	6.7	0.89	13	0.80	0.067	8.4
8	0.71	7.7	0.97	12	0.92	0.032	3.5
8	1.0	8.1	1.3	16	0.95	0.052	5.5
8	1.4	7.4	0.81	11	0.88	0.041	4.7
8	2.0	8.3	0.71	8.5	0.98	0.032	3.2
8	2.8	7.3	1.3	17	0.86	0.082	9.5
8	4.0	6.0	0.96	16	0.71	0.073	10
8	5.6	4.3	0.60	14	0.51	0.050	9.8

Figura 18. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto  
frente a  $F_{\text{m}}$ .  
Medidas realizadas a 1.80m.

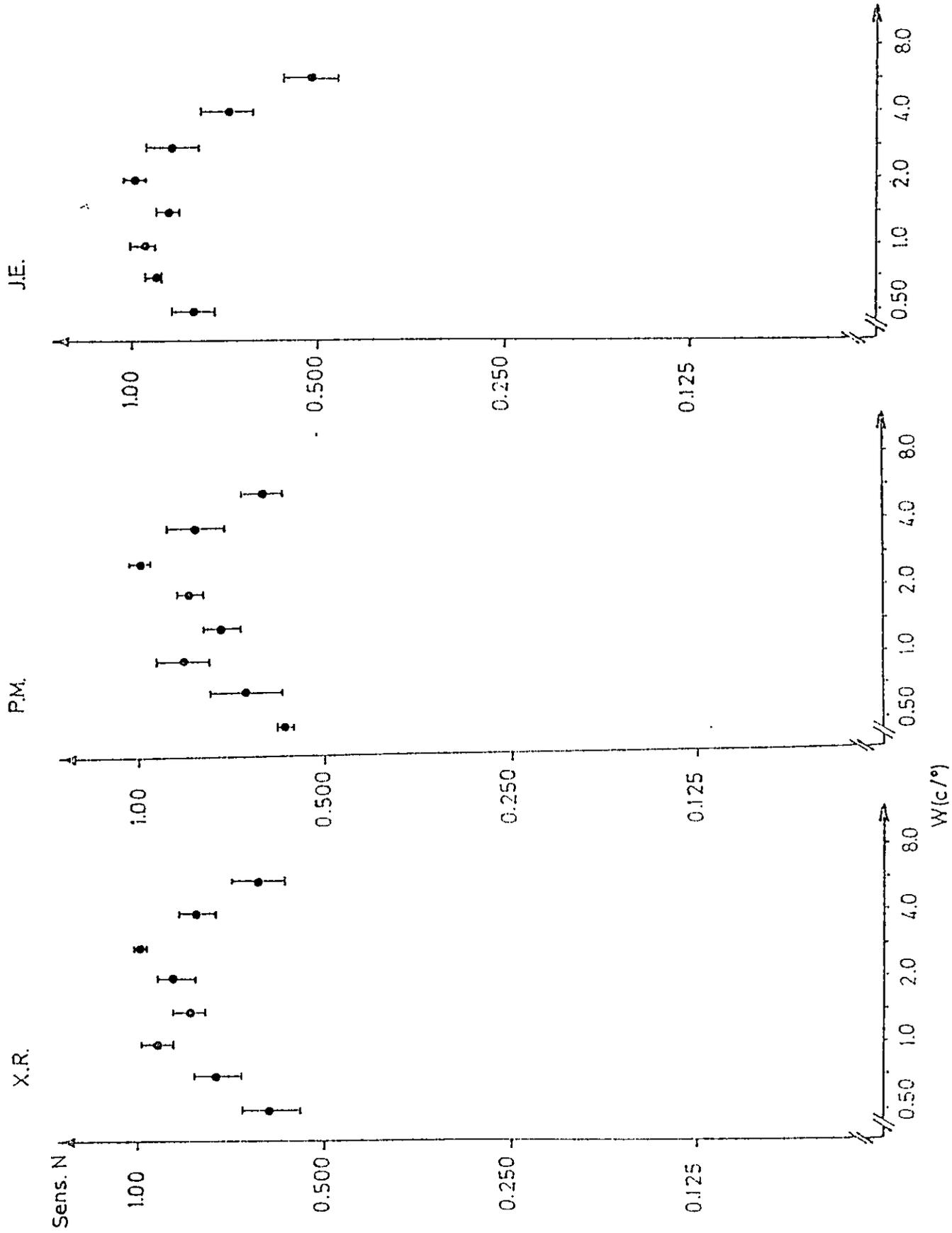


Tabla 7. Umbrales de contraste medidos a patrones espaciales de distribución de luminancia definidos por:

$$F_{\Delta}(x,y) = \text{Exp}(x^2/4\sigma^2) \cdot \text{Sin}(2\pi wx),$$

$$\text{con } \sigma = \sigma(w) = \frac{a[(2fs_v+1)/(2fs_v-1)]}{\sqrt{\text{Ln}(2)/(2\pi w)}} \text{ y } s_v = -0.3\text{Ln}(w)+1.92$$

y presentados a las siguientes frecuencias espaciales:

$$w = 0.50; 0.71; 1.0; 1.4; 2.0; 2.8; 4.0; 5.6 \text{ c/}^\circ.$$

## 7A. Sujeto: X.R.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/\rho)$	Sens	DS	$D_{zd}$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{Nz}$
8	0.50	8.4	0.72	8.5	0.65	0.048	7.4
8	0.71	11.8	1.8	15	0.90	0.049	5.4
8	1.0	11.0	1.3	12	0.85	0.070	8.2
8	1.4	10.6	0.72	6.9	0.82	0.071	8.6
8	2.0	12.9	1.6	12	1.0	0.012	1.2
8	2.8	11.6	1.0	8.6	0.89	0.052	5.8
8	4.0	9.2	0.56	6.1	0.72	0.077	11
8	5.6	7.2	0.74	10	0.56	0.036	6.5

## 7B. Sujeto: P.M.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

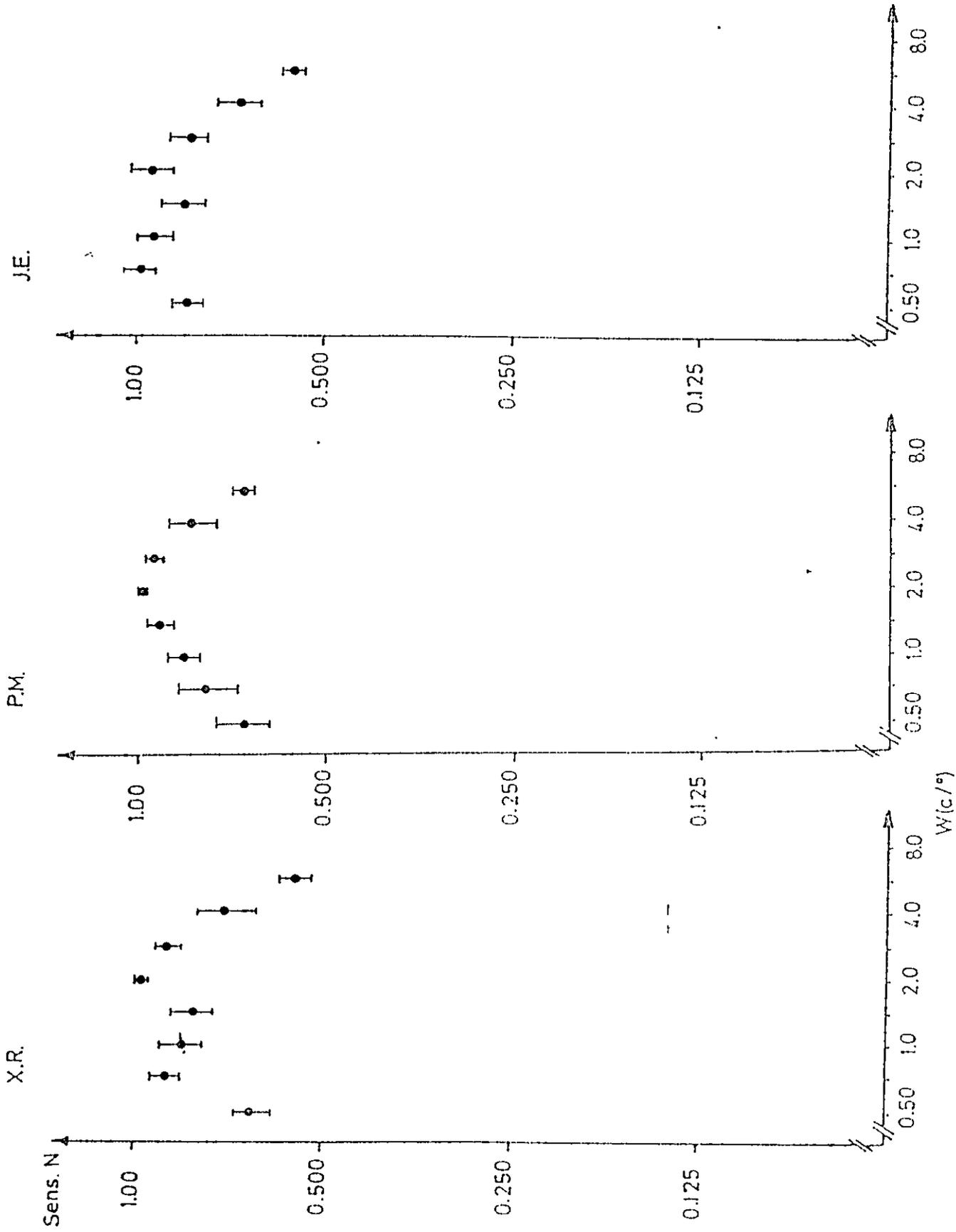
$n_m$	$w(c/\rho)$	Sens	DS	$D_z$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{Nz}$
7	0.50	8.6	1.6	18	0.69	0.070	10
7	0.71	9.8	2.4	25	0.78	0.088	11
7	1.0	10.6	1.9	18	0.85	0.051	6.0
7	1.4	11.5	1.2	11	0.93	0.050	5.3
7	2.0	12.4	1.9	15	1.00	0.003	0.3
7	2.8	11.8	1.9	16	0.95	0.026	2.7
7	4.0	10.3	1.9	18	0.83	0.078	9.4
7	5.6	8.5	1.3	15	0.69	0.025	3.6

## 7C. Sujeto: J.E.

Resultados obtenidos a 1.80 m.

$n_m$	$w(c/\rho)$	Sens	DS	$D_z$	$Sens_N$	$DS_N$	$D_{Nz}$
8	0.50	6.0	0.60	10	0.81	0.048	5.9
8	0.71	7.1	0.86	12	0.96	0.049	5.1
8	1.0	6.8	0.79	11	0.92	0.058	6.3
8	1.4	6.1	1.00	16	0.82	0.058	7.1
8	2.0	6.9	1.1	16	0.93	0.073	7.8
8	2.8	6.1	1.0	17	0.81	0.056	6.9
8	4.0	5.0	0.88	17	0.67	0.048	7.1
8	5.6	4.1	0.53	13	0.55	0.024	4.3

Figura 19. Curva de sensibilidad obtenida en cada sujeto  
frente a  $F_{\Delta}$ .  
Medidas realizadas a 1.80m.



Apéndice 2: detalles del montaje experimental empleado para la generación de patrones bidimensionales de luminancia.

## I- Introducción

^ Mi intención es describir con algún grado de detalle el montaje experimental empleado, no solamente porque creo importante explicitar sus características de manera que las ventajas y desventajas del sistema de estimulación configurado puedan ser cuidadosamente evaluadas, sino porque una parte importante de este trabajo de tesis tuvo que ver con su generación.

Para llevar a cabo mediciones de umbral de sensibilidad al contraste se requiere un sistema que permita presentar un patrón bidimensional de luminancia dado, en el cual la intensidad media (promedio espacial) del estímulo sea invariante frente a modificaciones de su contraste.

Clásicamente, en los sistemas de estimulación empleados para realizar experimentos de visión espacial, la imagen es generada modulando la intensidad del haz de un osciloscopio (vía la entrada en el eje "z"), en cuya entrada vertical se presenta una onda (por facilidad, en general sinusoidal) de amplitud y frecuencia suficientemente alta como para que no se perciban discontinuidades en el patrón resultante. Adicionalmente, este patrón puede ser "desplazado" continuamente a través del espacio modificando de manera continua las relaciones temporales entre la señal de gatillo de barrido horizontal y aquella que especifica su intensidad local [Campbell & Green, 1965].

Puesto que el perfil de luminancia de la imagen generada

queda especificado por las características de la señal presentada en la entrada "z", la diversidad de estímulos que puede obtenerse está limitada por la dificultad práctica asociada a la generación de señales con las características deseadas, problema cuya solución en general resulta en la construcción de circuitos complejos, específicos, que ofrecen una flexibilidad limitada.

Esta dificultad ha sido recientemente eliminada incorporando el uso de circuitos lógicos al diseño de los sistemas de estimulación: por medio de un conversor digital/análogo, el perfil de intensidad de la imagen es especificado por la secuencia de valores de un parámetro digital (lista espacial) [véase Movshon & al., 1978, por ejemplo].

Este trabajo fue realizado empleando un montaje de naturaleza diferente, en el cual el patrón bidimensional de luminancia es generado en una pantalla de monitor de video. Si bien el perfil de éste es también especificado por medio de una "lista espacial", se distingue del sistema anterior por el hecho que la interfase es realizada por medio de un circuito que transforma una secuencia residente en memoria en una señal video compatible.

A continuación describiré el modo en que dicho montaje, para el cual se empleó un microcomputador North Star (Z-80) conectado a través de una interfase de video Cromemco (SDI Graphics Interfase) a un monitor de video Amdek, fue configurado de manera tal de poder generar patrones de

distribución espacial de luminancia con las características deseadas.

En el sistema de estimulación logrado, imágenes adecuadas para ser empleadas en experimentos sicofísicos de visión espacial pueden ser rápida y fácilmente logradas.

## II- Monitor de video.

En este trabajo se utilizó un monitor de video verde/negro (pigmento: P31), modificado de manera tal que el contraste de la imagen obtenida pudiese ser fina y continuamente variado a partir de cero, sin alterar su intensidad media.

### A- Señal de video.

En una pantalla de monitor la imagen es construida especificando su perfil de luminancia línea por línea. Una frecuencia de barrido horizontal de 16 KHz. permite lograr una renovación completa de dicha imagen cada 16 ms., la cual es percibida como un patrón estacionario. Tanto las características espaciales de la imagen como los controles de sincronismo horizontal y vertical provienen de señales externas, las cuales deben ser transmitidas ya sea independientemente (respectivamente VIDEO y SYNC) o combinadas en COMPOSITE VIDEO, según las características del monitor empleado. En su configuración inicial el monitor utilizado requería de una señal compuesta.

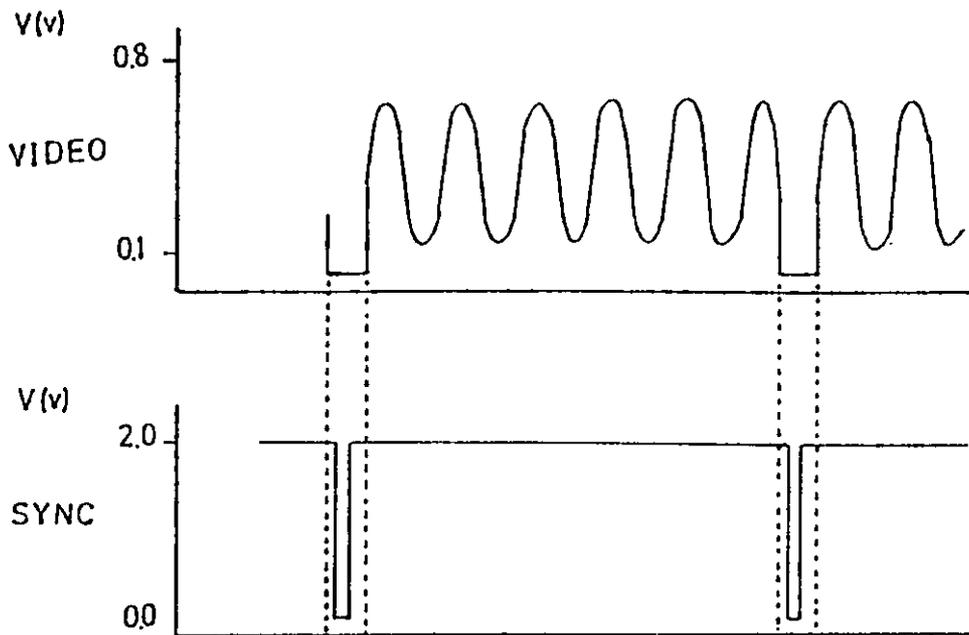


Figura 20. Características de las señales externas empleadas por el monitor de video.

En la señal de VIDEO (ver figura 20) pueden distinguirse unidades, que se repiten en el tiempo, cuyo perfil especifica la intensidad de cada punto de una línea, separadas por intervalos durante los cuales dicha amplitud cae al mínimo. Estos, que corresponden a los momentos durante los cuales el haz viaja desde el final de una línea al comienzo de la siguiente, son coincidentes con la aparición en la señal SYNC de los pulsos que especifican ya sea el fin de línea o fin de página.

#### B- Los controles de intensidad.

Un monitor de video es esencialmente un circuito que transforma la señal de VIDEO en variaciones de voltaje compatibles con la modulación de la aceleración de un haz de electrones. Este barre una superficie emisora siguiendo una

trayectoria cuyo sincronismo horizontal y vertical es especificado externamente vía la señal SYNC.

La intensidad de la imagen generada puede ser modificada ya sea globalmente, por medio del control de intensidad (control que varía la magnitud de la aceleración de las partículas, y resulta en cambios en la saturación de dicha imagen) o de manera relativa, vía el control de contraste, el cual especifica la amplitud de las variaciones del número de partículas emitidas con respecto a un número promedio dado, y cuya manipulación resulta en la modificación de la intensidad relativa de regiones "claras" y "oscuras" de ésta.

Si bien, en teoría, estos dos controles son independientes, permitiendo modificar la intensidad media de la imagen con independencia de la amplitud de la diferencia de intensidad entre una región y dicho promedio, en su estado original, en el monitor empleado (y de hecho en cualquier monitor) variaciones en el contraste traían consigo cambios globales de intensidad.

El origen de este hecho catastrófico -puesto que dicha independencia constituye un requisito esencial de los estímulos deseados- resulta del modo en que el contraste es especificado. De la figura 21, que reproduce la región relevante del circuito, es claro que la forma de la señal de video, conectada en VIDEO IN (originalmente COMPOSITE VIDEO) permanece esencialmente inalterada hasta el punto B. Su componente continuo sin embargo es diferente, resultado tanto del acoplamiento capacitivo en A al divisor de tensión dado

del acoplamiento capacitivo en A al divisor de tensión dado por R1 y R2, como de las características del resto de la red. En B su amplitud es modificada por medio del potenciómetro P, que corresponde al control de contraste.

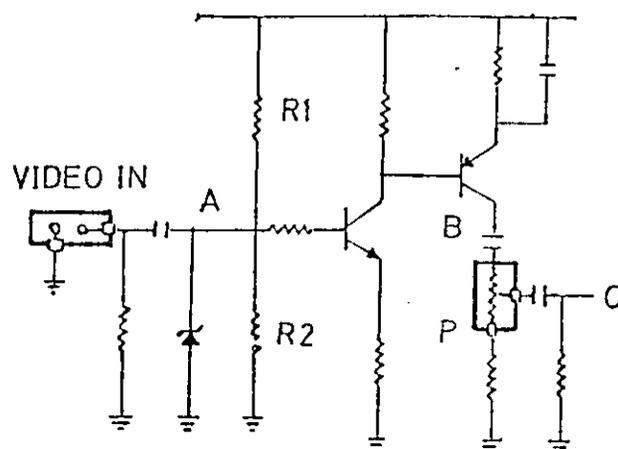


Figura 21. Esquema que muestra la región del circuito del monitor en la cual se realiza el control de contraste.

Nótese que puesto que éste se encuentra acoplado capacitivamente al circuito, la señal registrada en C es básicamente alterna, "centrada" en un nivel que corresponde aproximadamente al promedio temporal de la señal obtenida en B. Esta configuración garantiza que se dé una cierta independencia entre el contraste (amplitud de la región de la señal de video que especifica la intensidad de una línea con respecto al promedio de ésta) y la intensidad asociada a dicho promedio. Sin embargo, el hecho que a la especificación de este "cero" de C contribuyan tanto la región que determina el perfil de luminancia como aquel que sincroniza el barrido del haz, implica que éste no coincida con el nivel requerido. Por ello, variaciones en el control de contraste, variación

que modifica la amplitud de la señal con respecto a este nivel, cambian la amplitud del promedio de la región que especifica la luminancia de la línea, hecho que resulta en una modificación de la intensidad promedio de la imagen.

Si bien esta variación puede ser disminuida separando COMPOSITE VIDEO en sus componentes VIDEO y SYNC, ello no resuelve completamente el problema: en efecto, si bien en estas condiciones VIDEO no presenta las señales de sincronismo, su amplitud durante los intervalos que corresponden a fin de línea y página -que también contribuyen al potencial en C-, no es la de la señal de interés.

Un problema más grave aún resulta del hecho que, puesto que se requiere que la intensidad media de la imagen permanezca invariante, la modulación de la amplitud del perfil de cada línea debe hacerse con respecto a este nivel, el cual no coincide necesariamente con el promedio de la señal a lo largo de dicha línea.

Estas dificultades fueron resueltas reemplazando este control "potenciométrico" del contraste por un circuito que permite la especificación de un "contraste verdadero", cuya salida fue conectada directamente -i.e. no capacitivamente- al punto C.

Para ello primero se separó la señal compuesta en sus dos componentes, VIDEO y SYNC. Esta última fue conectada a la entrada del monitor. La señal VIDEO fue conectada al punto Video del circuito señalado en la figura 22, cuya teoría de operación es básicamente la siguiente: en la primera etapa la

señal de video es "centrada" -e invertida- en torno al nivel requerido, sumándole un potencial continuo por medio del amplificador operacional A01, en configuración de sumador-inversor. La salida S1, atenuada con respecto al mismo nivel especificado por medio de los potenciómetros C1 y C2, es conectada al segundo amplificador (A02). En la etapa final se reconstruye una señal con las características que permiten su conexión directa al punto C indicado en la figura anterior, invirtiéndola y "montándola" nuevamente sobre un nivel continuo  $V_n$  (nivel cuya modificación permite variar la intensidad media de la imagen) utilizando para ello el amplificador operacional A02, en la misma configuración anterior.

De este modo los potenciómetros C1 y C2 -control "grueso" y "fino"-, que permiten modificar la amplitud de la señal que especifica el perfil de intensidad de una línea de la imagen con respecto a un nivel dado, constituyen un control de contraste con las características requeridas.

Nótese que el valor de este nivel es especificado tanto mediante el potenciómetro de ajuste Pa1 como a través del potencial  $V_{comp}$  impuesto en el punto Comp. En la configuración empleada el potencial de dicho potenciómetro fue fijado en un valor tal que una señal simétrica resultara centrada en torno a cero en ausencia de la entrada Comp. Esta última, que fue conectada a la salida de un conversor digital/análogo, permitió controlar externamente el "nivel de centrado" para patrones no-simétricos.

El uso de potenciómetros en tandem permitió monitorear el

Figura 22. Esquema del circuito empleado para controlar el contraste de la imagen. Componentes especiales: amplificadores OA1 y OA2 : LF 357 .



contraste impuesto al generar un potencial continuo  $C_{out}$  proporcional a la amplitud de la señal de video atenuada, potencial que puede ser fácil y rápidamente medido.

Mediante el uso de este circuito se logra, por lo tanto, regular de manera continua el contraste de la imagen con respecto a cualquier nivel medio deseado y tener simultáneamente una medida de dicha modulación.

#### C- Calibración.

A continuación se realizaron medidas que relacionan los parámetros definatorios de la señal medida en C con la luminancia obtenida, de manera de poder conocer el contraste de la imagen como función del potencial leído en  $C_{out}$ .

Tal como se mencionó anteriormente, existen dos modos de especificar la intensidad de la imagen: por medio del control de intensidad -cuyo valor  $V_i$  fue leído directamente de la grilla G1 del tubo emisor- y del control de contraste.

En estas mediciones se impuso un contraste cero: el potencial en el punto C corresponde por lo tanto al nivel  $V_n$  fijado por medio del potenciómetro de ajuste Pa2.

Las medidas realizadas fueron las siguientes:

i) medición de la intensidad como función de  $V_i$  a  $V_n$  fijo.

ii) medición de la intensidad como función de  $V_n$  a  $V_i$  fijo.

Puesto que a cualquier nivel de contraste la intensidad asociada a los niveles máximos y mínimos de la señal corresponden a las intensidades leídas para un potencial  $V_n$  de estas amplitudes, las medidas realizadas permiten conocer

el contraste para cualquier valor de  $C_{out}$  y  $V_i$  impuesto.

Todos los valores corresponden a medidas relativas de intensidad (densidad  $D$ ) con respecto a un valor asociado a niveles de referencia  $V_i$  y  $V_n$  arbitrarios ( $V_i = -12.5$  V;  $V_n = 3.0$  V), expresadas en unidades logarítmicas en base 10. Estas fueron realizadas utilizando un fotómetro (densitómetro) Agfa-Gevaert Tipo 7579/120. En el rango de interés las lecturas obtenidas fueron siempre estables y repetibles.

Además, de manera de conocer los valores absolutos de la intensidad media de la imagen, lecturas absolutas fueron llevadas a cabo empleando un fotómetro calibrado Litemate III, modelo 504 (SN 1289) Photo Research.

En la figura 23 se muestra el modo en que la intensidad varía como función del potencial  $V_n$ , para varios niveles de intensidad. Se observa que variaciones en este último parámetro modifican tanto el valor de la intensidad máxima como la "pendiente" de la curva, lográndose una saturación más rápida a intensidades menores.

Para  $V_i = -20.0$  V y valores de  $V_n$  en torno a 2.0 V, la imagen resultante es a la vez nítida y de intensidad adecuada. Además el examen de la figura 23 revela que en este intervalo la intensidad relativa varía de modo suave con  $V_n$ , estando, sin embargo, aún lejos de la saturación. Por esta razón se caracterizó analíticamente la relación entre la intensidad relativa de la imagen y  $V_n$ .

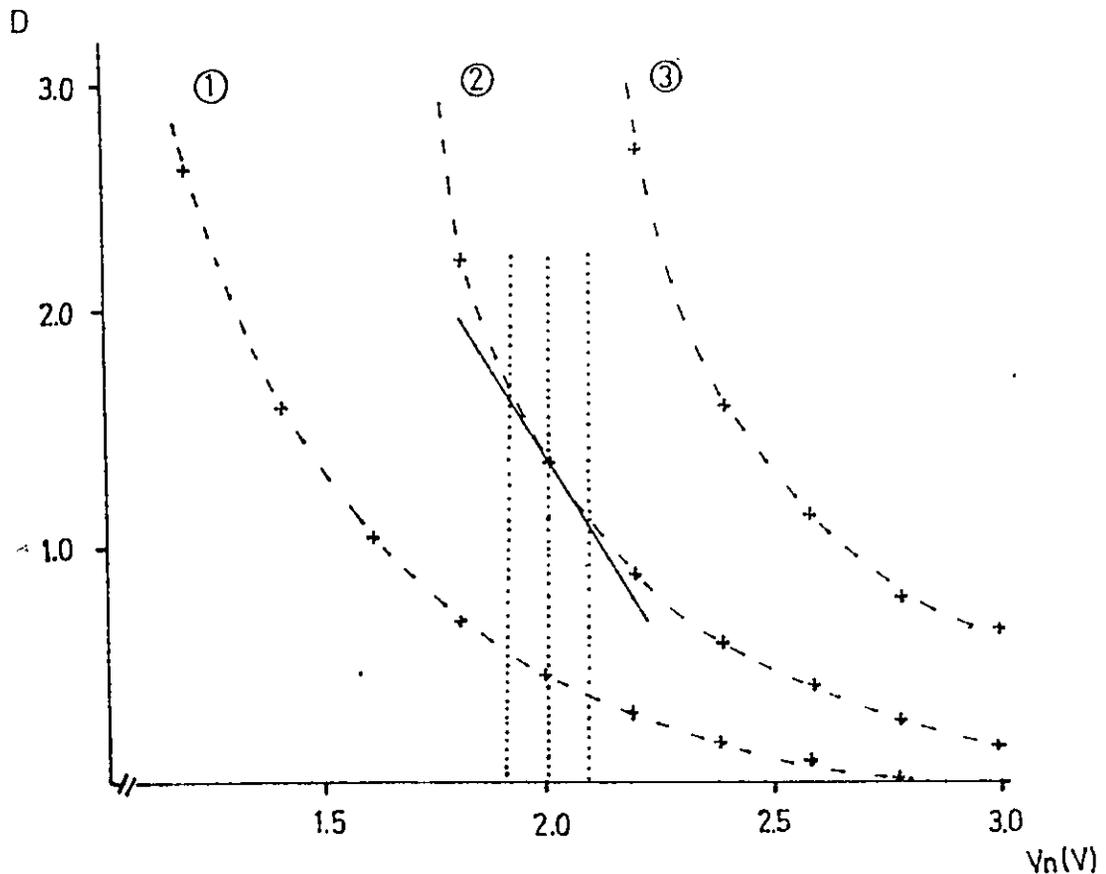


Figura 23. Gráfico que señala el modo en que la intensidad (densidad  $D$ ) de la imagen varía como función de  $V_n$ , para diferentes valores de  $V_i$ .

(1:  $V_i = -12.5$  V.; 2:  $V_i = -20.0$  V.; 3:  $V_i = -27.0$  V.).

Se muestra la recta que mejor aproxima a la curva para  $V_i = -20.0$  V. en el rango de valores de  $V_n$  empleados.

Para  $V_i = -20.0$  V, y valores de  $V_n$  entre 1.92 y 2.08 V - intervalo que cubre el rango requerido por los niveles de contraste empleados-, esta relación queda adecuadamente descrita por:

$$(1) D = -3.1V_n[V] + 7.6 \quad (a = -3.1; SD = 0.13)$$

$$b = 7.6; SD = 0.30)$$

Además la relación entre  $C_{out}$  y la amplitud  $A$  del componente alterno de la señal -componente que especifica el perfil de luminancia de la imagen- fue:

$$(2) A[mV] = 35.3C_{out}[V] + 0.05$$

$$\approx 35.5C_{out}[V] \quad (a = 35.5 ; SD = 0.35)$$

$$b = 0.005 ; SD = 0.41)$$

De (2) se desprende que para una lectura de  $C_{out}$  dada, la amplitud máxima y mínima de la región de la señal de video que especifica la luminancia de una línea,  $V_{max}$  y  $V_{min}$  respectivamente, es :

$$(3) V_{max}[V] = V_n[V] + 35.3C_{out}[V]$$

$$V_{min}[V] = V_n[V] - 35.3C_{out}[V]$$

De (1), si  $V_n = 2.0V$ , la intensidad  $D_{max}$  y  $D_{min}$  asociada a estos dos extremos es:

$$(4) D_{max} = -3.1(2.00 + 0.0353C_{out}[V]) + 7.6$$

$$D_{min} = -3.1(2.00 - 0.0353C_{out}[V]) + 7.6$$

Por otro lado, recordando que  $D = \text{LOG}(T/I)$  -dónde  $T$  corresponde a la intensidad asociada a los niveles (arbitrarios)  $V_i = -12.5 V$  y  $V_n = 3.0 V$  y que el contraste  $C$  queda definido por la relación  $C = (L_{max} - L_{min}) / (L_{max} + L_{min})$ , se obtiene:

$$(5) C = (10^{(-D_{max})} - 10^{(-D_{min})}) / (10^{(-D_{max})} + 10^{(-D_{min})})$$

Finalmente, empleando la relación (3) para expresar la densidad como función de  $V_n$  y  $C_{out}$  se obtiene la ecuación:

$$(6) C = (10^{(0.11C_{out})} - 10^{(-0.11C_{out})}) /$$

$$(10^{(0.11C_{out})} + 10^{(-0.11C_{out})})$$

válida para  $V_i = -20.0V$  y  $V_n = 2.0V$ , que liga el contraste  $C$  impuesto con la lectura de  $C_{out}$  medida.

### III- Generación de los estímulos.

La tarjeta de video utilizada (Cromemco SDI Graphics Interface), permite la transformación de una secuencia de variables de 8 bits (un byte) residente en el "área imagen" de memoria en una matriz bidimensional de intensidades en la pantalla de video.

#### A- Teoría de operación.

El modo en que estas imágenes son generadas es básicamente el siguiente: durante la generación de la imagen, el BUS es empleado por la CPU y la tarjeta de video de manera alternada. Al comienzo de la construcción de una línea, esta última activa la línea  $BUSRQ$  (BUS ReQuest). Una vez que la CPU finaliza el ciclo de máquina siendo ejecutado, interrumpe su secuencia de operación, activa la línea  $BUSAK$  (BUS Acknowledge), y entrega el control del BUS a la tarjeta de video. En este momento esta efectúa una lectura directa (DMA) del área de memoria que contiene la lista espacial que especifica el perfil de luminancia de dicha línea. Una vez completada, y durante un periodo que corresponde al tiempo entre líneas o entre páginas, la administración del BUS es entregada a la CPU, que retoma su secuencia de operación.

El empleo compartido del BUS, cuyo sincronismo es especificado a través de las líneas  $BUSRQ$  y  $BUSAK$  y que

resulta en que la operación de la CPU sea esencialmente transparente a la generación de imágenes, permite presentar estímulos y ejecutar programas "simultáneamente".

#### B- Especificación de la imagen.

La manera en que la lista espacial residente en memoria especifica las características de la imagen es definida señalando, principalmente:

i) el modo de operación de la tarjeta de video: según si éste es NYBBLE ó BIT, los 8 bits de una variable de dicha secuencia especifican, en la imagen, la intensidad de dos puntos (pixel) o la de un matriz de 4x2 puntos.

ii) la correspondencia intensidad-código: el mapa de color: en el modo NYBBLE ésta se realiza definiendo, para cada uno de los 16 valores posibles de la variable (0..F hexadecimal), el nivel de intensidad que le corresponde en los tres cañones de color. La flexibilidad ofrecida por este mapa permite modificar las características de la imagen por medio de la redefinición de dicha correspondencia. En el modo BIT, la intensidad de un pixel sólo puede tomar dos valores, según si el valor del bit que lo determina es 0 ó 1, y corresponde a los niveles asociados al código 0 (ó 1) y F del mapa de color, respectivamente.

Tanto el modo de operación como el mapa de color es definido inicializando la tarjeta a través de las puertas analógicas 80 y 81H (mapa de color) y 82 y 83H. Estas dos últimas permiten especificar además otras características de la imagen, como son su tamaño (a través de la especificación del tamaño del Area Imagen -12 ó 48 KBytes-), la dirección de

inicio de dicha área, así como definir el momento de inicio/fin de su operación.

La puerta analógica 82H permite conocer además las características del estado de la secuencia de construcción de la imagen en el cual la tarjeta se encuentra (fin de línea ó página por ejemplo), permitiendo así la sincronización de ésta a procesos externos.

#### IV- Montaje experimental.

Características de los estímulos generados: las restricciones impuestas por los componentes empleados - microcomputador North Star (Z80) con 56 Kbytes de memoria libre y un monitor de video de pantalla verde/negro, de 22.5 x 14.5 cm- permite construir imágenes de 121 líneas y 189 columnas.

La intensidad de cada punto de esta matriz puede tomar 16 valores diferentes (16 niveles de "gris"), que corresponden a variaciones de amplitud constante en la señal de video. Para el valor de  $V_i$  utilizado y el rango de  $V_n$  elegido, dichos pasos especifican incrementos geométricos de intensidad.

Una limitación de este montaje es que, puesto que la imagen es construida especificando, de manera discreta, la intensidad de cada punto de una matriz espacial, los estímulos generados pueden tener una frecuencia espacial máxima de 6-8 ciclos/grado (a 1.80m). Por sobre estos valores, la naturaleza digital del patrón presentado es evidente.

La pantalla, sobre la cual se colocó una máscara circular negra de tal manera que la imagen generada estuviese limitada por una circunferencia de radio máximo permitido por sus dimensiones (14.5 cm), fue puesta frente al sujeto a 1.80 y 1.27 metros de distancia. En estas condiciones la imagen subtende un ángulo de 4.6 y 6.4 grados respectivamente.

Los estímulos fueron presentados en una pieza en la cual las variaciones espaciales de luminancia habían sido reducidas al mínimo, pintando de negro todas las regiones del espacio visibles por el sujeto.

Esta fue difusamente iluminada con luz verde, cuya intensidad, regulada por medio de un variac, fue fijada en 2.5 Cd/m<sup>2</sup>. Ello permitió eliminar los defectos de este sistema de estimulación que se hacen evidentes en condiciones de oscuridad casi completa, como son la fosforescencia de la pantalla y las pequeñas irregularidades de la imagen.

Apéndice 3: Programa Video, empleado para realizar protocolo de presentación de estímulos espaciales.

## I- Operaciones realizadas.

El programa Video:

-construye, para cada imagen, su lista espacial asociada, a partir del archivo correspondiente residente en disco.

-inicializa la tarjeta de Video (modo, mapa de color, dirección de inicio de Area Imagen, tamaño de esta, etc.).

-especifica, a través de la puerta análoga No 1, el potencial Comp necesario para la mantención de la intensidad media de la imagen. Durante la presentación de la imagen éste es el asociado a su promedio espacial (Promedio [P]); entre presentaciones, (Nivel [N]) corresponde al necesario para "centrar" la señal transmitida en ausencia de imagen.

-controla los momentos de inicio y fin de la presentación de la imagen, así como el tiempo entre presentaciones sucesivas de ésta.

Existen dos versiones de la subrutina Imagen (Procedure Imagen) que realiza la construcción de la lista espacial:

+si la imagen a generar sólo depende de X, esta es construida a partir de un archivo que especifica el perfil de una línea.

+si ella es función de X e Y, dicha lista es construida a partir de un archivo que especifica punto a punto las características de toda la imagen. Existen además dos modos en que esta construcción es realizada, según el formato en el cual los valores fueron escritos en este archivo.

Durante su ejecución el programa Video hace llamados a

rutinas externas (puntos identificables por la palabra reservada EXTERNAL), escritas en lenguaje de máquina. El listado de estas aparece en la parte II B de este apéndice.

## II- Listado.

A- Núcleo, escrito en Pascal.

```
PROGRAM Video {$C-,L-};

CONST NumColumna= 92;
      NumLinea= 121;
          = 61 si archivo fue generado con programa escrito
            en MBasic (61 = (121+1)/2)

TYPE Nybble= 0..15;
     Analogo= -128..127;
     ParesNat= RECORD
         Izq,Der: Nybble
     END;
     ArchNat= FILE OF ParesNat;
     Nombre= STRING 14;

VAR Grises: ArchNat;
     Pixel: ParesNat;
     T: INTEGER;
     P,N: Analogo;
     NybIz, NybDer: Nybble;
     Opcion, Cambio: CHAR;
     ArchivoNaturales: Nombre;
     i: 0..NumColumna;
     j: 0..NumLinea;

PROCEDURE Inicializar;

BEGIN {Proc Inicializar}
     WRITE(CHR(30)) {Home};
     WRITE(CHR(27),CHR(42)) {Limpiar pantalla};

elegir, según versión:

+ WRITELN('Programa para representar funciones que ',
          'dependen solo de X');

+ WRITELN('    ** Programa para representar funciones que ',
          'dependen de X e Y **');

+ WRITELN('    ** Programa para representar funciones ',
          'en X e Y, generadas con MBasic **');

WRITELN;
```

```
        WRITELN('Promedio sale por puerta No 1')
    END {Proc Inicializar};

PROCEDURE LeerSN(VAR Letra: CHAR);
    EXTERNAL;
PROCEDURE Archivo (VAR Archivo:Nombre);

    BEGIN {Proc Archivo}
        REPEAT
            WRITELN;
            WRITE('Nombre de archivo: ');
            READLN(Archivo);
            WRITELN;
            WRITE('Nombre ingresado: ',Archivo,' : legal y correcto ? S/N: ');
            LeerSN(Opcion)
            UNTIL (Opcion = 'S') OR (Opcion = 's');
            WRITELN
        END {Proc Archivo};

PROCEDURE Tiempo(VAR t:INTEGER);
    CONST Factor= 1000 {us por decima de segundo};
    BEGIN {Proc Tiempo} .
        REPEAT
            WRITELN;
            WRITE('"Periodo" (en decimas de segundo): ');
            READLN(t);
            WRITELN;
            WRITE('Periodo ',t:1,' correcto ? S/N: ');
            LeerSN(Opcion)
            UNTIL (Opcion='s') OR (Opcion='S');
            t:= t * Factor;
            WRITELN;
        END {Proc Tiempo};

PROCEDURE Promedio(VAR p:Analogo);
    BEGIN {Proc Promedio}
        REPEAT
            WRITELN;
            WRITE('Promedio (-128..+127) : ');
            READLN(p);
            WRITELN;
            WRITE('Promedio ingresado correcto ? S/N : ');
            LeerSN(Opcion)
            UNTIL (Opcion='s') OR (Opcion='S')
        END {Proc Promedio};
```

```

PROCEDURE Nivel (VAR n:Analogo);
BEGIN {Proc Nivel}
  REPEAT
    WRITELN;
    WRITE('Nivel (-128..+127) : ');
    READLN(n);
    WRITELN;
    WRITE('Nivel ingresado correcto ? S/N: ');
    LeerSN(Opcion);
  UNTIL (Opcion='s') OR (Opcion='S')
END {Proc Promedio};

```

```

PROCEDURE Imagen;

```

```

  PROCEDURE Introd;
  EXTERNAL {Inicializar Assembler y definir codigo de colores};

```

```

  PROCEDURE Guarda(Izquierdo,Derecho: Nybble);
  EXTERNAL {Generar imagen en memoria};

```

Primera versión de subrutina Imagen: la imagen a generar sólo depende de X.

```

BEGIN {Proc Imagen}
  WRITELN;
  RESET(ArchivoNaturales,Gris);
  Introd;
  i:= NumColumna;
  REPEAT
    j:= NumLinea;
    READ(Gris,Pixel);
    NybIz:= Pixel.Izq;
    NybDer:= Pixel.Der;
    REPEAT
      Guarda (NybIz,NybDer);
      j:= j - 1
    UNTIL j = 0;
    i:= i - 1
  UNTIL i = 0
END {Proc Imagen};

```

Segunda versión de subrutina Imagen: la imagen a generar depende de X e Y.

```

BEGIN {Proc Imagen}
  WRITELN('-Construccion de imagen en memoria');
  WRITELN;
  RESET(ArchivoNaturales,Grises);
  Introd;
  i:= NumColumna;
  REPEAT
    j:= NumLinea;
    REPEAT
      READ(Grises,Pixel);
      NybIz:= Pixel.Izq;
      NybDer:= Pixel.Der;
      Guarda (NybIz,NybDer);
      j:= j - 1
    UNTIL j = 0;
    i:= i - 1
  UNTIL i = 0
END {Proc Imagen};

PROCEDURE DmaEn(t:INTEGER; p:Analogo; n:Analogo);
  EXTERNAL {Prender DMA con frecuencia especificada, sacando
    promedio por puerta analogo No 1 };

BEGIN {Programa Video}
  Inicializar;
  Tiempo(T);
  Nivel(N);
  REPEAT
    Archivo(ArchivoNaturales);
    Promedio(P);
    P:= -P;
    WRITELN;
    Imagen;
    WRITE('- <CR> para generar imagen ');
    READLN(Opcion);
    WRITELN;
    WRITE('- <CR> para terminar');
    DmaEn(T,P,N);
    WRITELN;
    WRITELN;
    WRITE('Otra funcion ? S/N: ');
    LeerSN(Cambio)
  UNTIL (Cambio='n') OR (Cambio='N');
  WRITELN;
  WRITELN;
  WRITELN('Muy bien,entonces nos vamos.')
END {Programa Video}.

```

B- Rutinas escritas en lenguaje de máquina (Assembler): módulos externos llamados por programa Video escrito en PASCAL.

1- Programa para:

-generar "lista espacial" en Area Imagen de memoria a partir de archivo residente en disco.  
-definir mapa de "colores".

El Area Imagen ocupa 12Kbytes de memoria a partir de 8180H. Este está organizado en unidades no estrictamente contiguas de 78H (120) lugares de un byte, que especifican la intensidad de 2 columnas de puntos en la imagen. Los últimos 2 bytes de la dirección del origen de cada uno de éstas son, alternadamente, 00 ó 80H, de manera que los "espacios" entre columnas "adjacentes" - 7 bytes (entre las direcciones NN79 y NN80)- no forman parte de la lista espacial.

El byte más significativo de cada variable de dicha lista especifica la intensidad del pixel derecho, el menos significativo la del pixel izquierdo.

Existen dos versiones, según el formato en el cual dicho archivo fue escrito. En ambos casos una variable de 2 bytes es pasada en el STACK por el programa núcleo, escrito en Pascal.

Primera versión:

;Programa para:

;

; -definir codigo de grises.

;

; -llenar la memoria de pares de Nybbles, EXTERNAL de programa escrito en Pascal2. En Byte bajo de (Tos-1): valor de 0-PixelIzquierdo; en Byte alto: valor de 0-PixelDerecho. Configuración final: PixelDerecho-PixelIzquierdo, a memoria.

;

ENTRY Introd

ENTRY Guarda

;

; Inicialización de punteros y variables.

;

Introd: LXI H,Origen

SHLD Coord ;En Coord: 8180H

MVI A,NumLin

STA Linea ;En Linea: 121D

;

; Definición de mapa de colores (0H=negro; FH=intensidad máxima)

;

MVI C,00H ;Grisés

MVI A,00H ;0 = oscurita' !

Loop: OUT 80H ;Codigo: fuera

OUT 81H ;Idem

ADI 11H ;Proximo color+codigo

INR C

JNC Loop

XRA A ;En A: cero

RET ;Volver con (A)=0

```

;
; Guardar intensidad de pixel y pixel vecino en (Coord).
;
Guarda: POP      H           ;Direccion de retorno
        POP      D           ;Valores
        PUSH     H           ;Direccion de retorno
        LHLD    Coord       ;Proximo lugar a llenar
        MOV     A,E         ;En A: 0-Der
        RLC
        RLC
        RLC
        ORA     D           ;En A: Der-0
        MOV     M,A         ;En A: Der-Iz
        LDA     Linea       ;Guardarlo en (HL)
        DCR     A           ;Fin columna ?
        JNZ    Exit        ;No: seguir
        LXI    D,0007H     ;En DE: 08-1
        DAD    D           ;En HL:Proxima col-1
        MVI    A,NumLin    ;En A: 121D
Exit:   INX     H           ;Proxima direccion
        SHLD   Coord
        STA   Linea
        XRA   A           ;Volver con A en cero
        RET    ;Volver
;
Origen: EQU    S180H       ;Primer lugar de memoria
NumLin: EQU    121D       ;120 Lineas/Columna
Coord:  DS     02H        ;Contiene proxima direccion
Linea:  DS     01H        ;Contiene lugar en columna
;
        END               ;Fin

```

## Segunda versión:

```

;Programa para:
;
; -definir codigo de grises .
;
; -llenar la memoria de pares de Nybbles, EXTERNAL de programa en
; PascalZ, en version compatible con formato de archivos generados
; por programa en MBasic.
; En disco una "unidad" (2 Bytes ie 4 Nybbles) corresponde a
; f(x+1,y-1):f(x,y-1)::f(x+1,y):f(x,y), el cual es pasado por el
; stack como integer.
; "Contenido" de BC: (B)= f(x+1,y-1):f(x,y-1), (C)= f(x+1,y):f(x,y)
; 121 lineas/columna: guardar 61 veces (C) y 60 veces (B) => los
; ceros de (A) coinciden con el (C)=>M No 61. El (B) No 61 se bota.
; Recordar que para tener PixelIzquierdo!PixelDerecho en pantalla
; debe tenerse PixelDerecho!PixelIzquierdo en memoria.
;
;          ENTRY   Introd
;          ENTRY   Guarda
;
; Inicializacion de punteros y variables (omitido pues idéntico a
; primera versión).
;
;
; Guardar intensidad de pixel y pixel vecino en (Coord).
;
Guarda: POP      H           ;Direccion de retorno
        POP      B           ;Cuatro pixel
        PUSH    H           ;Direccion de retorno
        LHLD   Coord        ;Proximo lugar a llenar
        LDA    Linea
        MOV    M,C          ;Primeros dos
        DCR   A             ;Fin columna ?
        JNZ   Cont         ;No: seguir
        LXI   D,0007H      ;En DE: 08-1
        DAD   D             ;En HL:Proxima col-1
        MVI   A,NumLin     ;En A: 121D
        JMP   Exit         ;Irse; (B) No 61 se bota
Cont:   INX    H           ;Proxima direccion
        MOV    M,B         ;Ultimos dos
        DCR   A
Exit:   INX    H           ;Proxima direccion
        SHLD  Coord
        STA  Linea
        XRA  A             ;Volver con A en cero
        RET
;
Origen: EQU    8180H      ;Primer lugar de memoria
NumLin: EQU    121D      ;121 Lineas/Columna
Coord:  DS     02H       ;Contiene proxima direccion
Linea:  DS     01H       ;Contiene lugar en columna
;
        END              ;Fin

```

## 2- Programa para presentar intermitentemente una imagen.

El tiempo es especificado utilizando una rutina que emplea un reloj de tiempo real, la cual controla el momento de comienzo y fin de operación de la tarjeta de Video. El instante de término es sincronizado con el de fin de construcción de una página por la tarjeta de video.

La intensidad media de la imagen es mantenida especificando el potencial del punto Comp a través de la Puerta análoga No 1. Durante la presentación de la imagen este es el correspondiente al promedio del patrón presentado; en los periodos entre presentaciones sucesivas corresponde al potencial Nivel, necesario para "centrar" la señal transmitida en ausencia de imagen.

A partir del listado siguiente pueden extraerse los "bloques" necesarios para presentar imagenes con protocolo más sencillo (promedio fijo, sin intermitencia, etc.).

```
; Programa para prender y apagar DMA, sacando promedio por puerta No 1.
; En (TOS-1) debe venir promedio de señal sin video, en (TOS-2) debe
; venir promedio y en (TOS-3) tiempo entre presentaciones del patron.
; Se retorna con <CR>, apagando DMA.
;
;      ENTRY   DmaEn           ; Sacar promedio, prender DMA; irse con
;                               ; <CR>
;      ENTRY   Apagar         ; Adivine
;
;      EXT     Return         ; Vuelve con (A)=0 si hubo
;
DmaEn: POP      H              ; Direccion de retorno
      POP      D              ; Nivel
      MOV     A,E            ; Traerlo
      STA     Nivel         ; Guardarlo
      POP     D              ; Promedio
      MOV     A,E            ; Traerlo
      STA     Promed        ; Guardarlo
      OUT     Puerta        ; Sacarlo
      POP     D              ; Tiempo de espera
      SDED    Tiempo
;
      PUSH    H              ; Direccion de retorno
      SSPD    StackV        ; Conservarla
      LXI    SP,StackN     ; Stack local
;
      IM2                    ; Fijar modo de interrupcion 2
      MVI    A,30H         ; Direccion de rutina a servir: en 30-FF
      STAI
      LXI    B,Rutina      ; Para rutina de interrupcion
      SBCD   30FFH
      MVI    A,0EOH
      OUT    VI            ; Prender VI
```

```

;
Nucleo: LDED      Tiempo      ;Traer pausa
        LDA      Promed      ;Traer promedio
        MOV      B,A
        CALL     Pagina      ;Esperar fin de pagina
        MOV      A,B
        OUT      Puerta      ;Sacarlo
        MOV      B,A
        CALL     Prende      ;Prender DMA
        CALL     Pausa       ;Esperar
        LDED     Tiempo
        LDA      Nivel      ;Traer nivel
        MOV      B,A
        CALL     Pagina
        MOV      A,B
        OUT      Puerta      ;Sacarlo
        CALL     Apagar      ;Apagar
        CALL     Pausa
        CALL     Return      ;Hubo <CR> ?
        ORA      A           ;Redundante pero leible
        JNZ      Nucleo      ;No: seguir
        DI
        MVI      A,00H       ;Si:irse, dejando DMA apagado
        OUT      VI          ;Apagar VI
        LSPD     StackV      ;Reestablecer stack
        XRA      A           ;Para Pascal
        RET

;
Pagina: IN       82H
        ANI      Mascra      ;Fin de pagina ?
        JZ       Pagina      ;No: esperar
        RET       ;Si: volver

;
Prende: MVI      A,82H       ;Enable+12K+Nybble+8000
        OUT      82H
        MVI      A,00H
        OUT      83H
        RET

;
Apagar: MVI      A,00H
        OUT      82H
        OUT      83H        ;[(A) = 0 para Pascal]
        RET

;
Pausa:  XRA      A
        ORA      D
        ORA      E          ;(DE) = 0 ?
        RZ
        MOV      A,B        ;Si: irse
        OUT      Puerta     ;No: traer promedio o nivel
        EI       ;Sacarlo
        HLT
        JMP      Pausa      ;Permitir interrupcion
                                ;Esperarla

```

```
;
StackV: DS      02H      ;Para stack viejo
          DS      10H      ;Para stack nuevo
StackN: DS      02H
Nivel:  DS      01H      ;Para nivel
Promed: DS      01H      ;Para promedio
Tiempo: DS      02H      ;Para tiempo de espera
;
Puerta: EQU     19H      ;Puerta analoga 1
VI:      EQU     0FEH    ;Tarjeta Vector Interrupt
Masra:   EQU     40H      ;01000000
;
Rutina: EQU     30FFH+02H ;Justo despues de puntero
;
          ORG     Rutina  ;Primer lugar libre
;
Reloj:   MVI     A,0D0H
          OUT     VI      ;Interrupcion recibida
          DCX     D
          RET
;
          END
;
```

## 3- Rutinas varias, llamadas por programas en Pascal o Assembler.

```

        ENTRY   LeerSN
        ENTRY   MsgOut
        ENTRY   ContC
        ENTRY   Return
        ENTRY   CarOut
        ENTRY   CarIn
;
; Rutina para ingresar caracter de "decision". Si este no es N, n, S
; s espera otra vez. Devuelve caracter para Pascal.
;
        EXT     MsgOut
        EXT     CarOut
        EXT     CarIn
;
LeerSN: POP      D           ;Direccion de retorno
        POP      H           ;Direccion par dato
        PUSH     D           ;Direccion de retorno
        SSPD     StackV      ;Guardarla
        LXI     SP,StackN    ;Stack local
Otro:   CALL     CarIn
        CPI     's'         ;Caracter ingresado: 's' ?
        JZ      Cont        ;Si: seguir
        CPI     'n'         ;Caracter ingresado: 'n' ?
        JZ      Cont        ;Si: idem
        CPI     'S'         ;Caracter ingresado: 'S' ?
        JZ      Cont        ;Si: idem
        CPI     'N'         ;Caracter ingresado: 'N' ?
        JZ      Cont        ;Si: idem
        JMP     Otro        ;Ninguno de anteriores: otro intento
;
Cont:   MOV     B,A
        CALL    CarOut      ;Sacarlo a consola
        MOV     M,A         ;Colocarlo para Pascal
        LXI     D,Linea
        CALL    MsgOut      ;A la linea
        LSPD    StackV      ;Direccion de retorno
        XRA     A           ;Para Pascal
        RET
;
CR:     EQU     0DH
LF:     EQU     0AH
;
Linea:  DB      CR,LF,-1
;
StackV: DS     02H         ;Para direccion de retorno
        DS     10H         ;Para stack local
StackN: DS     02H

```

```

;
; Rutina para sacar mensaje a pantalla. Señal de fin: < 0

```

```

;
MsgOut: LDAX    D        ;Direccion de comienzo de mensaje
        ORA     A        ;Fin?
        RM      ;Si: Volver
        MOV     B,A
        CALL   CarOut   ;No: Sacarlo a pantalla
        INX    D
        JMP    MsgOut

```

```

;
; Rutina de Control-C

```

```

;
ContC:  IN      3        ;Status
        ANI     2
        XRI     2
        RNZ                    ;Volver si no han tecleado
        IN      2        ;Traer caracter
        ANI     7FH      ;Mask
        XRI     03H     ;03H es Control-C
        RET                    ;Volver con (A)=0 si hubo Cont-C

```

```

;
; Rutina que detecta ingreso de <CR>. No espera caracter y solo
; hace eco para <CR>. Si hubo <CR>, vuelve con acumulador en cero.

```

```

;
Return: IN      3        ;Status
        ANI     2
        XRI     2
        RNZ                    ;Volver si no han tecleado
        IN      2        ;Traerlo
        ANI     7FH      ;Mask
        CPI     0DH     ;0DH: <CR>
        RNZ                    ;Si no fue <CR>, volver
        MOV     B,A     ;Si hubo, sacarlo
        CALL   CarOut
        XRA     A        ;Volver con (A)=0
        RET

```

```

;
; Rutina para escribir caracter en consola

```

```

;
CarOut: IN      3        ;Status
        ANI     1
        JZ     CarOut   ;Esperar caracter
        MOV     A,B
        OUT    2        ;Sacarlo
        RET            ;Volver

```

```

; Rutina para leer caracter de consola

```

```

;
CarIn:  IN      3        ;Status
        ANI     2
        JZ     CarIn
        IN      2
        ANI     7FH     ;Mascara
        RET            ;Volver

```