TRABAJO DE PASANTÍA DE GRADO

LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CARACTERIZACIÓN DE LOS MECANISMOS DE PRE-ACTIVACIÓN EN LA PERCEPCIÓN VISUAL DEL MOVIMIENTO

Viviana Leticia Mezzetta Pizzanelli

Montevideo, 13 de marzo de 2012

Tutor: Leonel Gómez-Sena

Laboratorio de Neurociencias, Sección de Biomatemática, Facultad de Ciencias.
Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

Agradecimientos:

En primer lugar a Leo, mi tutor, por haberme orientado durante estos años, por la enorme paciencia y confianza que puso en mi, por su habilidad de alentarme día a día. Muchas gracias a todos mis amigos y estudiantes que fueron sujetos de experimentación, quienes asistieron día a día a repetir los experimentos, y a los que no pudieron serlo pero estuvieron dispuestos también. Por sobre todo quiero agradecer a Vero, Lau, Ceci, Helena, Fede, Sergio, Nico, Cintia, Vico, Eugenio, Rodrigo, Ismael, Moni, Violeta y Martín. También quisiera agradecer a mi hermana Andrea por enseñarme el fantástico mundo de los hipervínculos y a Vir por ser mi auditorio antes de salir al escenario. En general a todos mis amigos y familia, por siempre estar allí apoyándome, y a quienes pasaron por mi vida dejando un pequeño granito de arena en este proceso de aprendizaje y crecimiento.

SUMARIO

RESUMEN 4

INTRODUCCIÓN 4

ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DE LA CORTEZA VISUAL PRIMARIA 5

EXPERIMENTOS PSICOFÍSICOS Y ANTECEDENTES 7

HIPOTESIS 10

OBJETIVOS 11

OBJETIVO GENERAL 11

OBJETIVOS ESPECÍFICOS 11

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL 11

APLICACIÓN DE LOS EXPERIMENTOS 14

EXPERIMENTO 1: EFECTO DE LA ORIENTACIÓN DE LOS *PRIMERS* EN EL TR 14

RESULTADOS 15

EXPERIMENTO 2: EFECTO DE LA INTENSIDAD DE LOS *PRIMERS* EN EL TR 17

RESULTADOS 18

EXPERIMENTO 3: EFECTO DE LA DISPOSICIÓN DE LOS *PRIMERS* EN EL TR 20

RESULTADOS 21

EXPERIMENTO 4: EFECTO DEL CAMBIO TEMPORAL DE LOS *PRIMERS* EN EL TR 23

RESULTADOS 24

DISCUSIÓN 26

CONCLUSIÓN 34

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 35

RESUMEN

En el presente trabajo se realizan experimentos psicofísicos para estudiar la organización estructural y funcional de un supuesto mecanismo de pre-activación que generaría un efecto facilitador en la percepción visual del movimiento. Se cree que las conexiones horizontales de largo alcance (LH) de la corteza visual primaria funcionarían como mediadoras de dicho mecanismo al conectar los campos receptivos con orientaciones preferenciales similares pertenecientes a las neuronas involucradas, surgiendo el concepto de *campo de asociación perceptivo*. Dichas interacciones provocarían una reducción en la latencia perceptiva, lo cual se vería reflejado en el Tiempo de Reacción (TR). Nuestros resultados muestran que en determinadas condiciones y de acuerdo a la variación de ciertos parámetros, como son: la intensidad, orientación, espacio y tiempo de presentación de los estímulos, hay un efecto sobre el TR y por tanto en la latencia perceptiva.

INTRODUCCIÓN

Nuestro conocimiento del mundo está basado en nuestro "aparato biológico" para percibirlo. La percepción es un proceso constructivo que depende no solo de la información inherente de un estímulo sino también de la estructura perceptiva del sujeto (Kandel et al., 2000). Sin embargo, al decir de Ramachandran "*La percepción utiliza unas reglas de andar por casa, atajos y prestidigitaciones inteligentes que han sido adquiridas durante millones de años de selección natural basada en pruebas y errores"* (Crick, 1994).

Experimentos psicofísicos han demostrado que los humanos cometen algunos errores al calcular mal la velocidad o la dirección de ciertos estímulos generalmente infrecuentes, dichos errores permiten que funcione eficazmente un sistema racional diseñado para un mundo incierto; una estrategia computacional que es óptima en condiciones razonables (Masson and IIg, 2009). Por ejemplo, la transmisión entre la retina y la corteza visual primaria demora unos 72 milisegundos. Esta demora puede no ser problemática al percibir objetos estáticos, pero muy relevante al percibir objetos en movimiento, por ejemplo si un auto es conducido a una velocidad de 80 Km/h durante este tiempo el sujeto perdería 1.6 metros de información visual, por lo cual se considera que debe haber sistemas que permitan compensar las demoras neuronales, en caso contrario existiría una continua pérdida de localización de los objetos (Jancke et al., 2004).

La corteza visual primaria está altamente especializada en el procesamiento de la información registrada por la retina, tanto sobre los objetos estáticos como en movimientos.

Anatomía y fisiología de la corteza visual primaria

La corteza visual primaria (V1), se encuentra en el lóbulo occipital del cerebro en su parte posterior, ocupando los labios superior e inferior a la cisura calcarina por su parte medial, a su vez está delimitada por la cisura parietooccipital y se encuentra irrigada por la arteria calcarina, rama de la arteria cerebral posterior (Jacobson and Marcus, 2008).

Al igual que el resto del neocortex, V1 está formada por seis capas las cuales difieren entre sí por la cantidad y tipos de neuronas, a su vez dichas capas están organizadas en columnas, divididas verticalmente. Las neuronas con propiedades de respuesta similares se disponen en *columnas de orientación,* los campos receptivos de dichas neuronas monitorean la información de un mismo sector de la retina así como también presentan un mismo eje de orientación. Al conjunto de columnas que responden a barras de luz con los distintos ejes de orientación de una región concreta del espacio se le denomina hipercolumna. Cada hipercolumna se repite de forma regular ocupando una superficie de 1 a 2 mm^2 aproximadamente y procesa la información referente a todas las orientaciones dentro de una región del campo visual (Kandel et al., 2000).

Los módulos o columnas de orientación están conectados entre sí por conexiones horizontales de largo alcance formadas por colaterales axónicos de las neuronas piramidales correspondientes a las capas 3 y 5 de la corteza que viajan paralelamente a las capas con una velocidad de propagación de 0.1 y 0.5 m/s, lo que corresponde a una velocidad de 50/100 º/s en el espacio visual, formando un *campo de asociación perceptivo* para el procesamiento de los estímulos con iguales características a lo largo del campo visual (Georges et al., 2002; Series et al., 2002; Masson and Ilg, 2009).

A partir de registros intracelulares se ha descrito un campo de integración sináptica en el cual se podrían representar zonas vecinas en la retina las cuales se conectan mediante conexiones horizontales (Chavane et al., 2000).

Se sugiere que dichas conexiones son funcionalmente relevantes para el procesamiento de contornos, (Masson and IIg, 2009) así como también podrían influir en la percepción visual del movimiento al facilitar las respuestas de las células con orientación preferencial similar (Georges et al., 2002).

P. Series et al., (2002) propusieron un modelo simple para explicar cómo las conexiones horizontales podrían estar modulando la latencia en la respuesta, esta modulación se presentaría al mostrar al sujeto dos estímulos consecutivos afectando de ésta forma la latencia en la respuesta del segundo estímulo (Fig. 1).

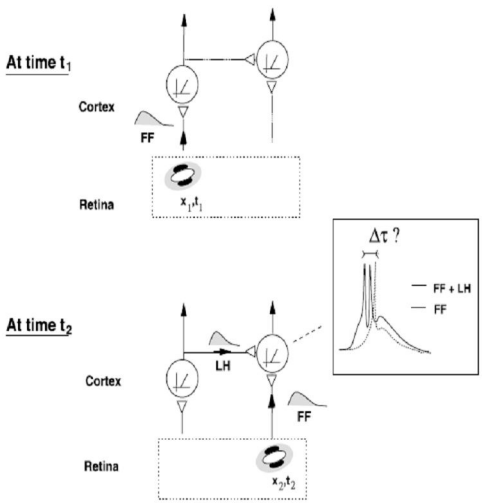


Fig. 1: Modelo que representa una serie de unidades corticales que tienen la misma preferencia de orientación, no presentan campos receptivos superpuestos. Las unidades están conectadas por conexiones horizontales de largo alcance. La respuesta de cada unidad evoca una señal sub-umbral en la actividad horizontal que se propaga lentamente por la corteza. Hipótesis del modelo: las conexiones horizontales se superponen temporalmente con las conexiones en serie provenientes de la retina lo cual resulta en una modulación de la latencia de respuesta
Series et al., 2002

El modelo intenta simular la respuesta de neuronas que tienen ejes de orientación preferencial similar frente a la presentación de estímulos breves y consecutivos. En el tiempo t_1 y posición x_1 se presenta un estímulo, las conexiones “feedforward” (FF) provenientes de la retina realizan sinapsis con neuronas situadas en la corteza visual primaria lo cual genera un potencial de acción en dichas neuronas. Este potencial evoca una señal subumbral que será transmitida a través de las conexiones horizontales de largo alcance (LH) a las neuronas vecinas (descriptas como segundas neuronas), así como también continúa la conexión FF a niveles más altos. En el tiempo t_2, posición x_2 la conexión en serie FF genera un potencial de acción sobre las segundas neuronas, las cuales a su vez estarían recibiendo el input subumbral LH mencionado anteriormente, la suma de inputs (FF + LH) reduciría la latencia en la respuesta de las segundas neuronas.

A continuación se presenta un mapa de interacciones espacio-temporales que se generarían a partir de la sumación de señales FF y las transmitidas por las conexiones LH, formando a nivel perceptivo el campo de asociación.

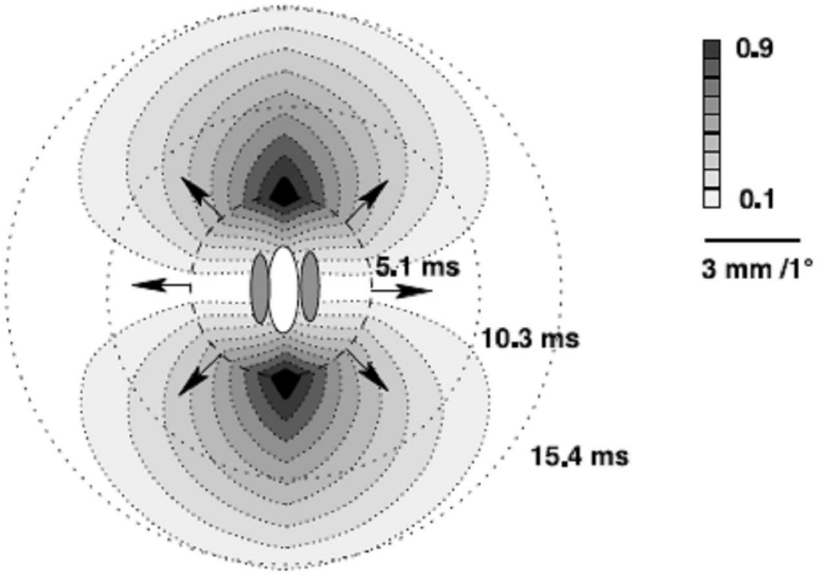


Figura 2. Mapa de correlaciones espacio-temporales: Influencia subliminal espacio-temporal por la respuesta de neuronas vecinas iso-orientadas a un estímulo visual vertical. El patrón de grises representa la normalización de las conexiones LH. Los círculos concéntricos ilustran el tiempo requerido para que las conexiones LH propaguen las señales desde el centro a la periferia. En el dibujo se asume un factor de magnificación M= 3 mm/deg. **Series et al., 2002.**

En patrones de gris se representa la normalización de la fuerza con la cual las conexiones LH conectan las neuronas centrales con el resto de las neuronas, el color negro indica la máxima intensidad de conexión neuronal, que se da entre las neuronas con menor distancia entre sí y el gris claro indica la mínima intensidad de conexión, que se presentaría a una distancia de 9 mm entre las unidades conectadas. La disposición de discos concéntricos indica el tiempo que tardan las conexiones LH en transmitir la señal del centro hacia la periferia, cuanto más alejadas se encuentran las neuronas entre sí, más tiempo demoran las conexiones LH en alcanzar a su neurona blanco (Series et al., 2002).

Experimentos psicofísicos y antecedentes

La psicofísica estudia la relación entre las características físicas de un estímulo y los atributos de la experiencia sensorial; tuvo sus comienzos en el siglo XIX dando lugar a tres principales áreas de investigación. 1) Umbrales absolutos: resulta de estudiar a que intensidad un sujeto detecta la presencia de un estímulo. Los estímulos que

presentan una intensidad que se encuentra debajo del umbral son indetectables. 2) Umbrales de discriminación: resultante de comparar como dos estímulos con amplitudes diferentes son distinguidos por los sujetos. 3) Relaciones funcionales entre estímulo y sensación: todos los sistemas sensoriales transmiten cuatro tipos básicos de información cuando son estimuladas; modalidad, ubicación, intensidad y tiempo. En conjunto, estos cuatro atributos dan como producto la sensación.

Posteriormente, a fines del siglo XIX, tras el interés de los científicos en analizar los procesos mentales se introduce el concepto de Tiempo de Reacción (TR) como herramienta para dicho estudio. El TR es el tiempo transcurrido entre la presentación de un estímulo sensorial y la respuesta del sujeto. En los experimentos de tiempo de reacción simple se presenta solamente un estímulo al cual el sujeto debe responder de una única forma. En los experimentos de tiempo de reacción complejo aumenta la complejidad del experimento debido a cuan complejos son los estímulos o cuantas opciones de respuestas distintas hay.

Existen dos momentos muy importantes en relación con la utilización del TR, el primero es en 1868 cuando el Fisiólogo Holandés Franciscus Donders aplica la lógica substractiva utilizada por Helmholtz en 1850 para medir la velocidad de conducción nerviosa del nervio periférico de la rana. Donders realizó varios experimentos psicofísicos que intentaban medir la duración de los procesos mentales tales como la detección y discriminación de estímulos. El segundo es en 1969 cuando Stephen S. Sternberg publica el método de los factores aditivos, el cual busca justificar o validar la existencia de procesos mentales. En éste último se propone un procedimiento experimental y estadístico para justificar los procesos mentales que supuestamente intervienen en la tarea (Blanco, 1996 ; Meyer et al., 1988; Bonnet, 1994)

Los experimentos de Tiempo de Reacción continúan siendo muy utilizados, ya que de acuerdo a las preguntas realizadas por el experimentador pueden proporcionar datos fiables sobre el procesamiento cognitivo al asumir ciertos parámetros constantes y otros variables. En nuestros experimentos utilizaremos la herramienta de Tiempo de Reacción Simple, el cual está conformado por el tiempo necesario para la percepción del estímulo y el tiempo de ejecución de la respuesta del sujeto, si mantenemos la misma tarea experimental podríamos suponer que el tiempo de ejecución se mantendría constante, por lo cual la comparación de TR a lo largo de un experimento dado, indicaría las distintas latencias perceptivas para los correspondientes estímulos. Asimismo, estas herramientas son económicas y no invasivas, lo cual las hacen buenas para el estudio cognitivo. (Kandel et al., 2000; Blanco, 1996).

A través de experimentos psicofísicos se ha podido profundizar el estudio sobre la percepción visual del movimiento, se pudo constatar por ejemplo que si a un sujeto se le presentan dos estímulos, uno en movimiento y otro un *flash* estacionario, el sujeto percibe de forma diferente sus localizaciones, lo cual depende de la "historia" del movimiento. Dos estímulos, un *flash* y un objeto en movimiento presentados alineados se perciben desplazados: el objeto en movimiento se observa delante del *flash* (Hazelhoff & Wiersma, 1924). Este efecto fue definido por Nijhawan en 1994 como efecto *flash lag,* una de las hipótesis explicativas es que el sistema visual es predictivo y extrapola la posición futura de un estímulo en movimiento. Estas extrapolaciones serían necesarias para compensar los retrasos neuronales, juzgar correctamente la posición de objetos en movimiento es de crucial importancia para evadir obstáculos, o cazar presas.

Jancke. et al., (2004b) realizaron registros extracelulares en neuronas de gatos, localizadas en la corteza visual primaria, luego de presentar a los animales anestesiados dos tipos de estímulos visuales: a) un cuadrado "flash" en siete instancias de tiempo, b) un cuadrado en "movimiento", cambia de posición en cada intervalo de tiempo, simulando un movimiento horizontal (del centro a la periferia de la pantalla y visceversa). El intervalo inter-estímulo es de t= 10 ms, ambos cuadrados tienen las mismas dimensiones y parten desde el mismo punto de origen tiempo t=0. En las imágenes obtenidas de la corteza visual primaria, pudieron observar que el objeto móvil se representaba de forma adelantada con respecto al estímulo "flash". A partir de éstas observaciones ellos postulan la hipótesis sobre la existencia de *latencias diferenciales* entre los estímulos en movimiento y los flash, donde el sistema presentaría latencias cortas para los estímulos en movimiento y más largas para los *flash*. Ellos sugieren que las conexiones horizontales podrían funcionar como sustrato de estos sistemas de facilitación al mediar la pre-activación de zonas de la corteza visual, y al aumentar la excitación lo que aumentaría las probabilidades de generar potenciales de acción cuando el estímulo se mueve a través de los campos receptivos pre-activados (Jancke et al., 2004a; Jancke et al., 2004b; Masson et al., 2009).

Los resultados de Maiche et al., 2007, apoyan el modelo de *latencias diferenciales*; usando esta lógica, ellos estudiaron dos estímulos en movimiento que convergen hacia un punto común donde aparecerá el estímulo *flash*, en dicho experimento se propone que los dos estímulos en movimiento sumarían sus pre-activaciones disminuyendo la latencia en la percepción de un objeto en movimiento. Compararon la latencia de uno de los objetos en movimiento con el estímulo *flash* y observaron que el

efecto *flash-lag* se incrementaba (Maiche et al., 2007; Maiche et al., 2008; Gómez-Sena et al., 2008; Gómez-Sena et al., 2009; Podestá et al., 2008). Estos investigadores consideran que si los mecanismos de pre-activación reducen la latencia perceptiva también debería reducir el tiempo de reacción en la respuesta de sujetos frente a la presentación de estímulos que aparezcan en la zona de facilitación.

Asimismo, y tomando en consideración las Fig 1 y 2, donde se muestra que la facilitación dada por la suma de las conexiones FF y LH ocurriría en un rango de tiempo determinado, podemos pensar que si las neuronas son estimuladas por estímulos consecutivos cuyo intervalo de tiempo supere al rango de tiempo estimado para la facilitación, no esperaríamos visualizar una disminución en el tiempo de reacción.

En el presente trabajo se sigue la línea de trabajo postulada por Maiche et al, utilizando para ello la herramienta de tiempo de reacción y se busca investigar alguna de las características mencionadas en los párrafos anteriores.

Los resultados experimentales podrían estar influidos por fenómenos atencionales de bajo nivel, es decir, el sujeto percibe estímulos que presentan diferentes variantes, a partir de los cuales ejecutará la respuesta. La atención del sujeto estaría dirigida por las propiedades inherentes a la imagen (bottom up) y no vinculadas a los objetivos y expectativas del mismo (top down). Se han realizado estudios sobre el tiempo que necesita el sujeto para fijar su atención entre un estímulo y otro; se pudo ver que dicho tiempo depende de algunas variables como la complejidad del diseño experimental, entre otros (Egeth and Yantis, 1997; Logan, 2005). Para focalizar la atención del sujeto, nosotros le indicamos al mismo que fije su mirada en un punto de fijación que se encuentra en el centro de la pantalla (+), donde posteriormente aparecerá el estímulo *target.* Hay estudios que indican que el TR disminuye si se le orienta previamente al sujeto en qué lugar del campo visual aparecerá el estímulo visual (Posner et al., 1980).

HIPÓTESIS

Se parte de la hipótesis que plantea la existencia de un mecanismo de pre-activación que generaría un efecto facilitador cuando los campos receptivos de las neuronas involucradas se encuentran alineados al movimiento, disminuyendo así la latencia perceptiva y por ende el tiempo de reacción.

Se realizan distintos experimentos para explorar la posible organización estructural y funcional de las conexiones que mediarían tales mecanismos de pre-activación en la percepción visual de movimiento.

OBJETIVOS

Objetivo General

Demostrar la existencia de latencias perceptivas diferenciales a partir de experimentos psicofísicos utilizando el Tiempo de Reacción como herramienta de análisis. Profundizar el entendimiento de los mecanismos subyacentes a la percepción del movimiento.

Objetivos Específicos

- ✓ Analizar la existencia de diferentes latencias perceptivas
- ✓ Caracterizar las diferentes latencias perceptivas a partir de la presentación de estímulos *primer* con variantes en sus configuraciones espacio-temporales.
- ✓ Analizar los posibles mecanismos de pre-activación a partir de la configuración diseñada con los estímulos *primer* a través de la relación que subyace en la variación de los tiempos de reacción.

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

Los experimentos psicofísicos se realizan en el laboratorio de Neurociencias sección Biomatemática de Facultad de Ciencias. El laboratorio es un cuarto oscuro que tiene como propósito minimizar la incidencia de estímulos ajenos a los presentados en los experimentos. Los estímulos se proyectan en un monitor de 17'' con una resolución de 1024 x 960 pixeles, a una frecuencia de 60 Hz.

Para el diseño de los protocolos de experimentación fue necesaria mi capacitación en el entorno de programación *Matlab* (Mathworks Inc.) así como también en la

herramienta *Psychophysics Toolbox,* se trata de una biblioteca que permite calibrar y controlar el despliegue de imágenes y así crear el estímulo con precisión. (Pelli, 1997)

En cada experimento participan 5 sujetos con visión normal o corregida a la normal que deben leer y firmar un consentimiento informado. Se les instruye respecto a mantener la mirada fija en un punto señalado con una cruz (+), de manera de mantener constante la proyección retiniana de los estímulos. El diseño experimental es monocular, para lo cual se les coloca a los sujetos lentes sin vidrio en el ojo derecho y con el lente izquierdo ocluido. También se les colocan auriculares que sirven para aislar al sujeto, así únicamente escucha el sonido indicador del acierto (sonido agudo) o error (sonido grave) de la respuesta al experimento presentado. Por otro lado, para mantener una distancia fija y ayudar a sostener la mirada en el punto de fijación se utiliza como apoyo una mentonera ajustable que mantiene una distancia aproximadamente constante de 40 cm entre el ojo del sujeto y el monitor.

El estudio está basado en la medición de los TRs en respuesta a un estímulo luminoso *target* presentado en el monitor sobre el punto de fijación que se había indicado previamente al sujeto (+). Dichos estímulos son parches gaussianos circulares con orientación neutra. El *target* es precedido siempre por una secuencia de movimiento aparente realizada a partir de tres gabor horizontales del lado izquierdo del punto de fijación con dirección hacia donde aparecerá el *target*. El parche *gabor* es un perfil de luminiscencia espacial sinusoidal modulado por una función gaussiana, se utiliza debido a que es el estímulo óptimo para las neuronas de V1. (Touryan and Dan, 2002; Okajima, 1998)

De acuerdo a las condiciones experimentales, en algunos casos se presentan *gabores* verticales (*primers*). Las distintas configuraciones de *primers* y su fundamentación se explicarán en detalle más adelante. El tamaño de todos los estímulos (*gabor* o gaussiano) es de 1.6º de ángulo visual. La distancia entre estímulos del *primer* es de 1.6º de ángulo visual.

Georges et al, 2002, proponen que un parche *gabor* parece más rápido al estar alineado con el movimiento aparente (con la modulación sinusoidal perpendicular al movimiento) que cuando la orientación del *gabor* se presenta con un ángulo distinto respecto al mismo; este efecto es máximo a velocidades entre 50 y 70º/s. (Georges et al., 2002). Los estímulos que aparecerán en las distintas configuraciones experimentales del presente proyecto permanecen en la pantalla por un tiempo de 16 ms, esto es debido a la tasa de refresco del monitor el cual tiene una frecuencia de 60 Hz, asimismo el tiempo entre marco y marco es de 16 ms, por lo cual el tiempo inter-

estímulo es de 16 ms. Por lo cual la velocidad del estímulo *primer* es de 53º/s (1.6º visuales / 32 ms).

Para evitar que el observador anticipe su respuesta al inicio de cada ensayo se añade un intervalo entre ensayos cuya duración varía en forma aleatoria (pausa). Cada experimento cuenta con 360 ensayos.

El esquema utilizado es *Go no-Go,* en dos tercios de los ensayos se presenta el *target* y el sujeto debe responder rápidamente (Go) y en un tercio de los ensayos no hay presentación de *target* por lo cual el sujeto no debe responder (no-Go). Dicho esquema es utilizado para evitar la anticipación del sujeto al dar la respuesta, es decir para evitar la automatización frente a la tarea a ejecutar. Asimismo, las distintas condiciones se disponen aleatoriamente. En todos los casos se le solicita al sujeto que responda a la presentación del *target* en el menor tiempo posible presionando una tecla. (Fig 3)

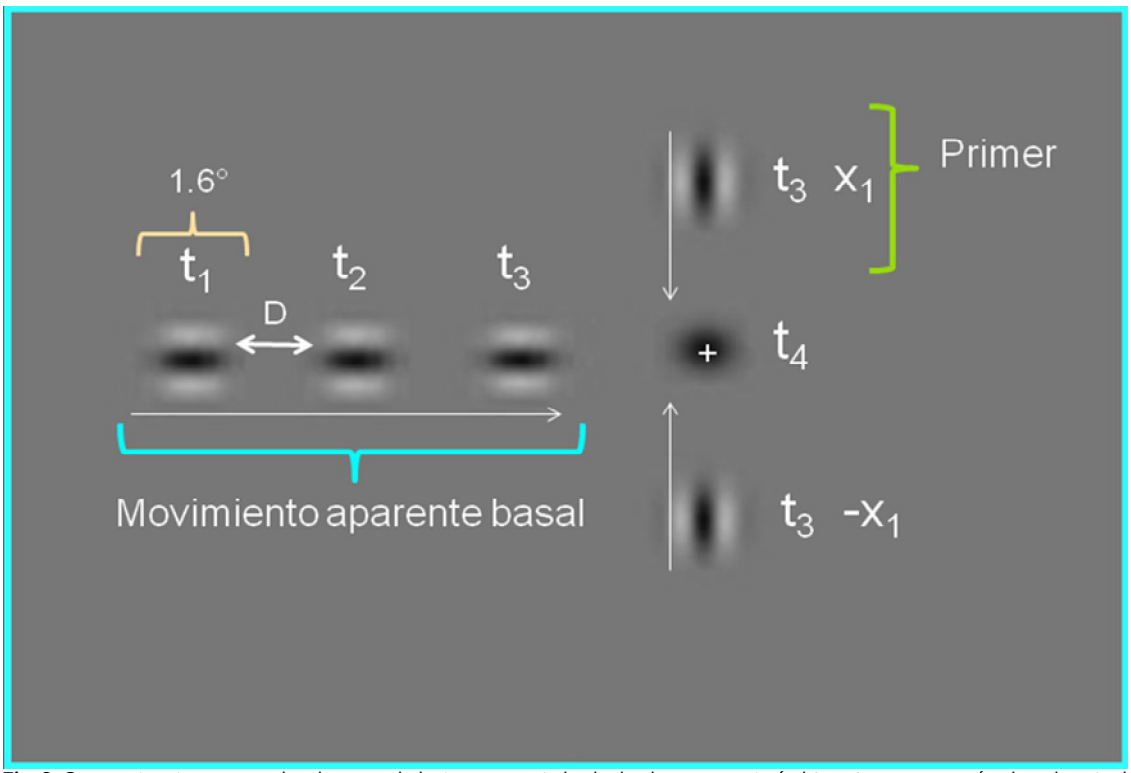


Fig. 3- Se muestran tres secuencias de un movimiento congruente hacia donde se presentará el *target* que aparecerá sobre el punto de fijación. La secuencia horizontal se presenta en todos los ensayos. El *primer* que se presenta (o no) varía de acuerdo a las condiciones experimentales (gabors verticales). Las flechas indican la dirección del movimiento aparente. Las t_i señalan los tiempos de presentación de las imágenes cercanas, i corresponde a los sucesivos refrescamientos de la pantalla. x_1 es la distancia vertical entre el *target* y los *primers*.

Para disminuir la variabilidad y aumentar la fidelidad, tal como se suele proceder en los experimentos psicofísicos, se trabajó con sujetos entrenados, en los casos donde los sujetos no contaban con una experiencia previa o reciente en éste tipo de experimentos se les solicito a los mismos realizaran como mínimo cinco ensayos de

cada experimento, los primeros dos ensayos no fueron utilizados para el análisis de resultados ya que se considera que los mismos eran parte del aprendizaje necesario para la correcta realización del experimento. En cada experimento se utilizó un total de cinco sujetos, dichos sujetos no realizaron los cuatro experimentos, sino que se contó con un total de nueve sujetos.

Los datos obtenidos se analizaron con el test no paramétrico Kruskal-Wallis, un test no paramétrico que se utiliza para comparar rangos de valores de dos o más grupos. La hipótesis nula establece que para valores del estadístico con probabilidad $p>\alpha$, no se puede rechazar la hipótesis nula que sostiene que las muestras presentan la misma mediana. Cuando $p<\alpha$, podemos desechar la hipótesis nula y decir que las poblaciones son significativamente diferentes entre sí, no presentando la misma mediana. Se utiliza un test de medianas, debido a que es un estimador más robusto que la media. Para comparar las condiciones experimentales utilizamos una función de comparación múltiple, la cual compara las condiciones de a pares, de ésta forma podemos analizar si las condiciones son significativamente diferentes entre sí ($p> \alpha$) o si no lo son ($p< \alpha$). Nuestro valor α es de 0.01, cuando el $p < \alpha$, se indica en las gráficas con un asterisco (*).

Aplicación de los experimentos

Se realizarán 4 experimentos con distintas condiciones experimentales, como son la intensidad, la orientación, la temporalidad, y la cantidad de estímulos previos al *target*. Se espera que la variación de dichas condiciones permita estudiar la estructura y funcionalidad del supuesto mecanismo de pre-activación.

Para la muestra de resultados y posterior análisis, en todos los casos se normalizan los datos en función del TR basal (condición sin *primer*), se calculan las medianas por condición y se grafican. En la parte A se calculan las medianas de TR por condición para cada sujeto, donde cada color se corresponde con un sujeto distinto y en la parte B se calculan las medianas de TR por condición para la población en su conjunto.

Experimento 1: Efecto de la orientación de los primers en el TR

Con el presente diseño experimental se busca estudiar el mecanismo de pre-activación al variar los ángulos de los *primers,* determinar si se puede evidenciar una relación entre la orientación de los mismos y el TR. Teniendo en cuenta el supuesto

planteado donde se detalla que las conexiones horizontales -que conectarían neuronas con orientaciones preferenciales similares en V1- estarían involucradas en el mecanismo de pre-activación, se espera que el TR disminuya a medida que la orientación del parche *gabor* se dispone mas co-lineal al sitio de aparición futura del *target* (Fig. 1).

Se plantean cinco condiciones:

a. Presentación de la secuencia horizontal.

b. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia se presenta un *primer* vertical colinear al movimiento (0º)

c. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia se presenta un *primer* vertical perpendicular al movimiento (90º)

d. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia se presenta un *primer* vertical con un ángulo de 45º con respecto al movimiento

e. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia se presenta un *primer* vertical con un ángulo de -45º con respecto al movimiento

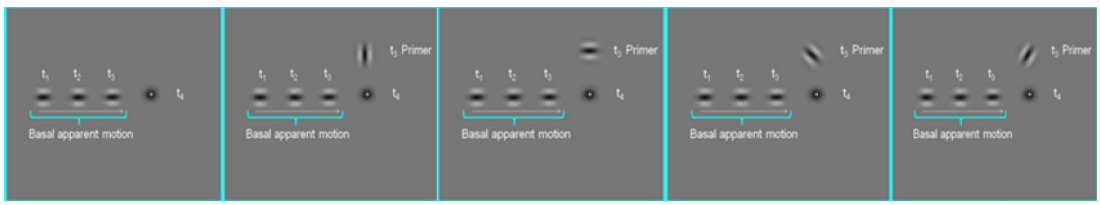


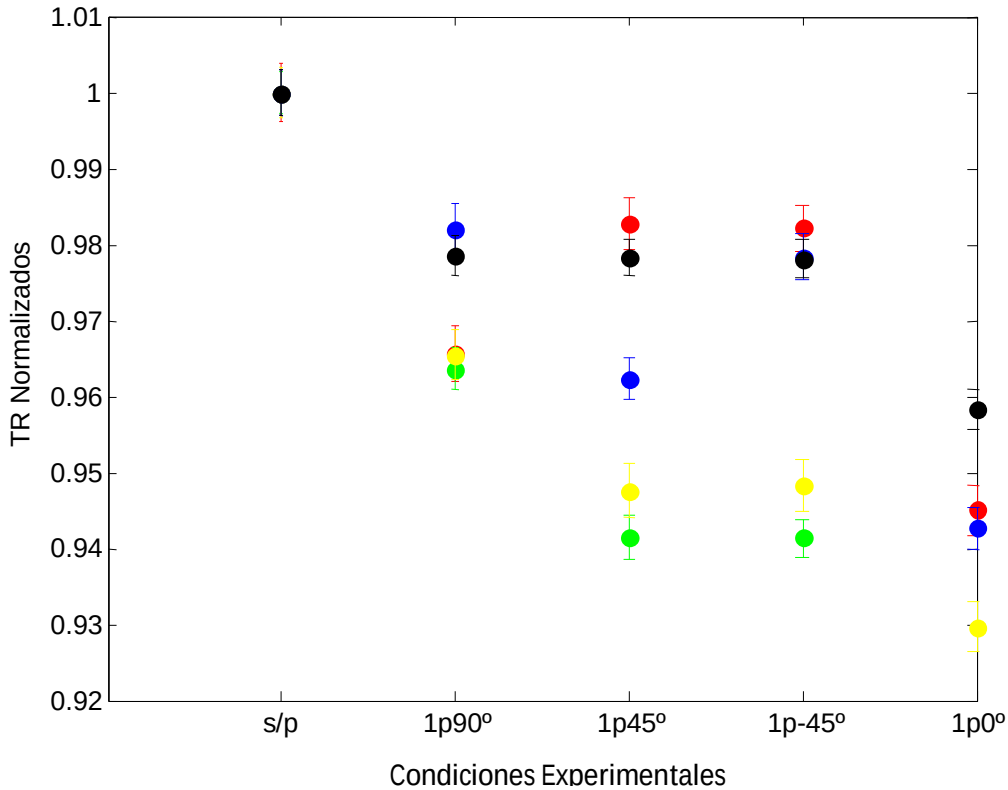
Fig. 4- Se muestran los distintos diseños experimentales, cada letra se corresponde con la configuración experimental descripta en el experimento; a) condición basal**;** b) *primer* con un ángulo $\alpha = 0º$ con respecto al *target*; c) *primer* con un ángulo $\alpha = 90º$ con respecto al *target*; d) *primer* con un ángulo $\alpha = 45º$ con respecto al *target*; e) *primer* con un ángulo $\alpha = -45º$ con respecto al *target*

Resultados

Los resultados obtenidos en el experimento 1 se muestran en la Fig. 5. Estos indican que cuanto más alineados están los *primers* en relación a la dirección donde aparecerá el *target* menor es el TR. Para realizar el análisis de los TR de la población

(Fig. 5B), agrupamos las dos condiciones que presentan el mismo valor absoluto de ángulo (45º y -45º). Esto se debe a que las mismas fueron diseñadas para verificar si sus TR presentaban valores similares (Fig. 5A), el análisis de cada una de estas condiciones por separado no afecta al análisis de los datos generales.

(A)



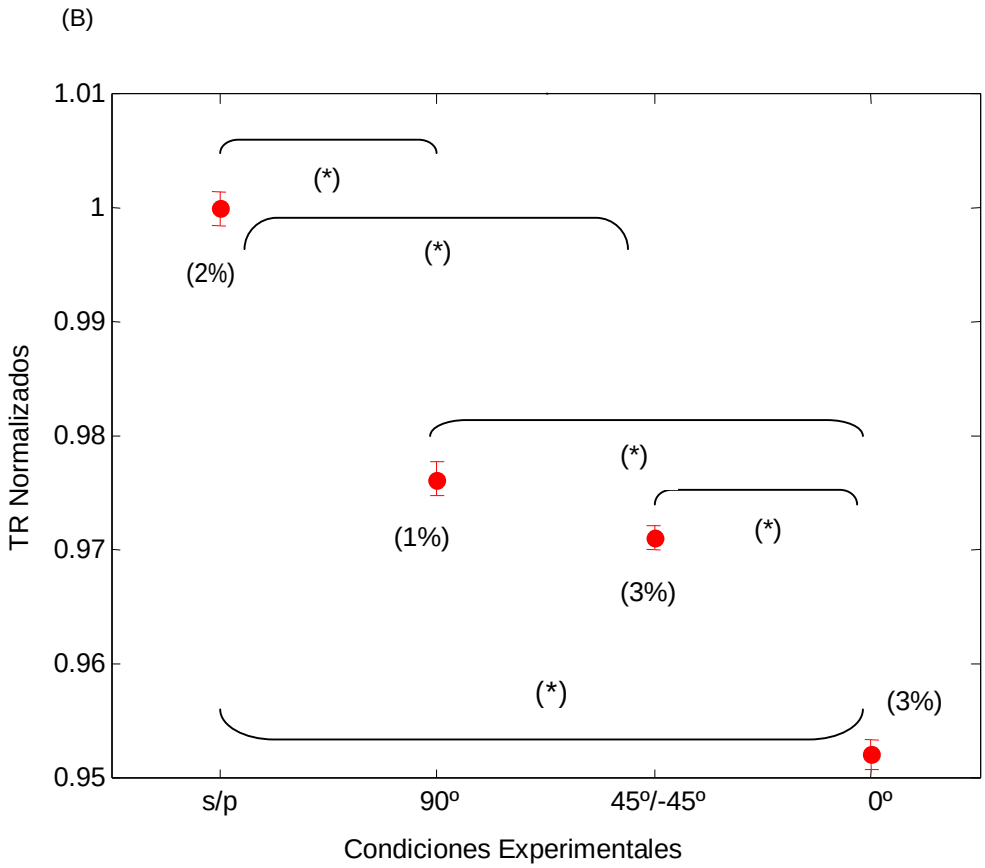


Figura 5. Efecto de la orientación de los *primers* en el TR (A): Se muestran las medianas de TR normalizadas para cada condición, cada color indica un sujeto **(B):** Se muestran las medianas de TR normalizados por condición de la población de datos, se agrupan las condiciones donde el *primer* está orientado a 45º/-45º. La tasa de error para cada condición se indica entre paréntesis. Las llaves indican los pares de condiciones que de acuerdo a la función de comparación múltiple mostraron una diferencia significativa entre sus medianas (*).

En la Fig. 5A se presentan las medianas de TR para cada condición, para cada sujeto. La Fig. 5B muestra las medianas de TR normalizados por condición para la población en su conjunto. Asimismo, ésta última figura indica que la tasa de error para cada condición aumenta a medida que disminuye el TR. Las distintas condiciones producen resultados significativamente diferentes para todos los pares, excepto para el caso en que los *primers* tienen una orientación de 45º/-45º, con respecto a la condición con un *primer* con orientación ortogonal de 90º.

Experimento 2: Efecto de la intensidad de los primers en el TR

El presente diseño experimental busca estudiar el mecanismo de pre-activación al variar únicamente la intensidad de los *primers*. Dicho experimento se basa en la hipótesis de que a mayor intensidad del *primer* mayor será la pre-activación y por ende menor el TR. Se espera que el TR para la condición que presenta un *primer* con mayor

intensidad (d) sea menor que el basal (a), y en los casos b y c se espera que se produzca un menor efecto que el correspondiente al caso d.

Se plantean cuatro condiciones:

a. Presentación de la secuencia horizontal, intensidad de referencia, se le adjudica el valor 1.

b. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia se presenta un *primer* vertical con intensidad 0.1

c. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia se presenta un *primer* vertical con intensidad 0.5

d. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia se presenta un *primer* vertical con intensidad 2

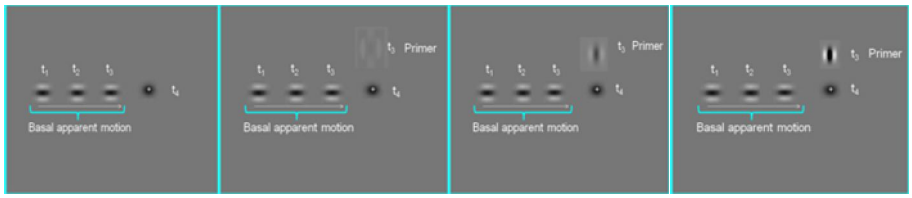
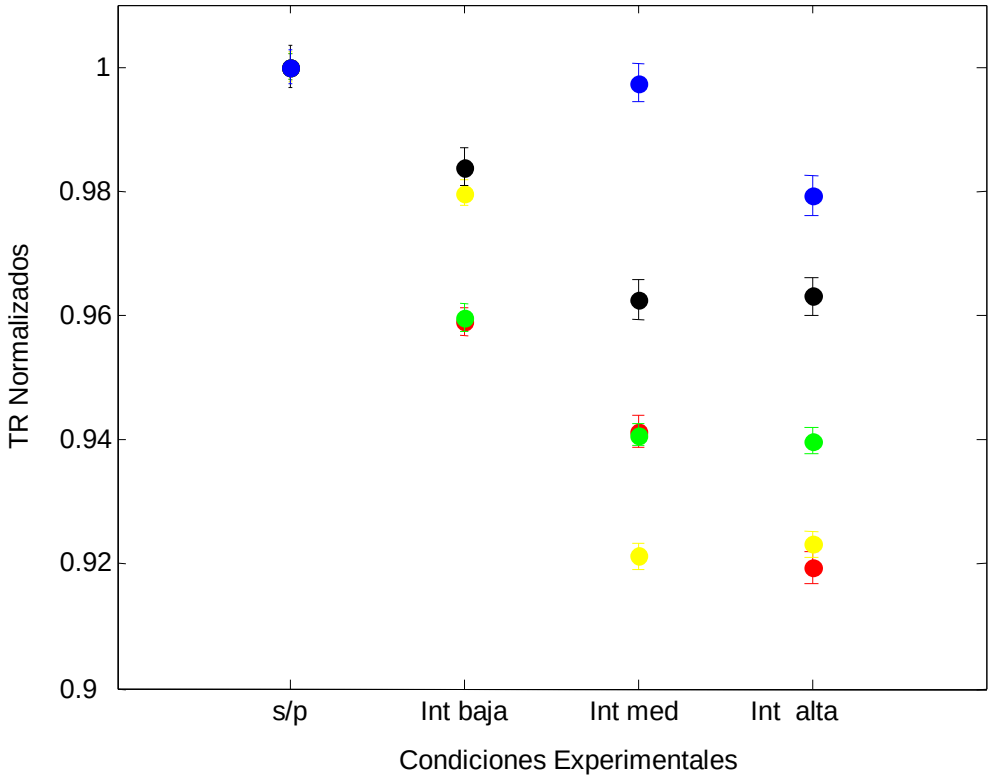


Fig. 6- Se muestran los distintos diseños experimentales correspondientes al experimento 2, cada letra se refiere a la configuración experimental descripta en el experimento; a) condición basal***;*** b) *primer* con intensidad baja de 0.1; c) *primer* con intensidad media de 0.5; d) *primer* con intensidad alta de 2.

Resultados

Los resultados obtenidos en el experimento 2 se muestran en la Fig. 7. Estos indican que a medida que aumentamos la intensidad del *primer,* disminuye el TR. En la Fig. 7B podemos ver que el porcentaje de error aumenta a medida que disminuye el TR. Por otro lado, a partir de la aplicación del test estadístico Kruskal Wallis y la función de comparación múltiple vemos que tres de las cuatro condiciones son significativamente diferentes entre sí, las condiciones que presentan una intensidad de *primer* mediana (0.5), con respecto a una intensidad *alta* (2) no se muestran significativamente diferentes.

(A)


1
0.98
0.96
0.94
0.92
0.9
TR Normalizados
s/p
Int baja
Int med
Int alta
Condiciones Experimentales

(B)

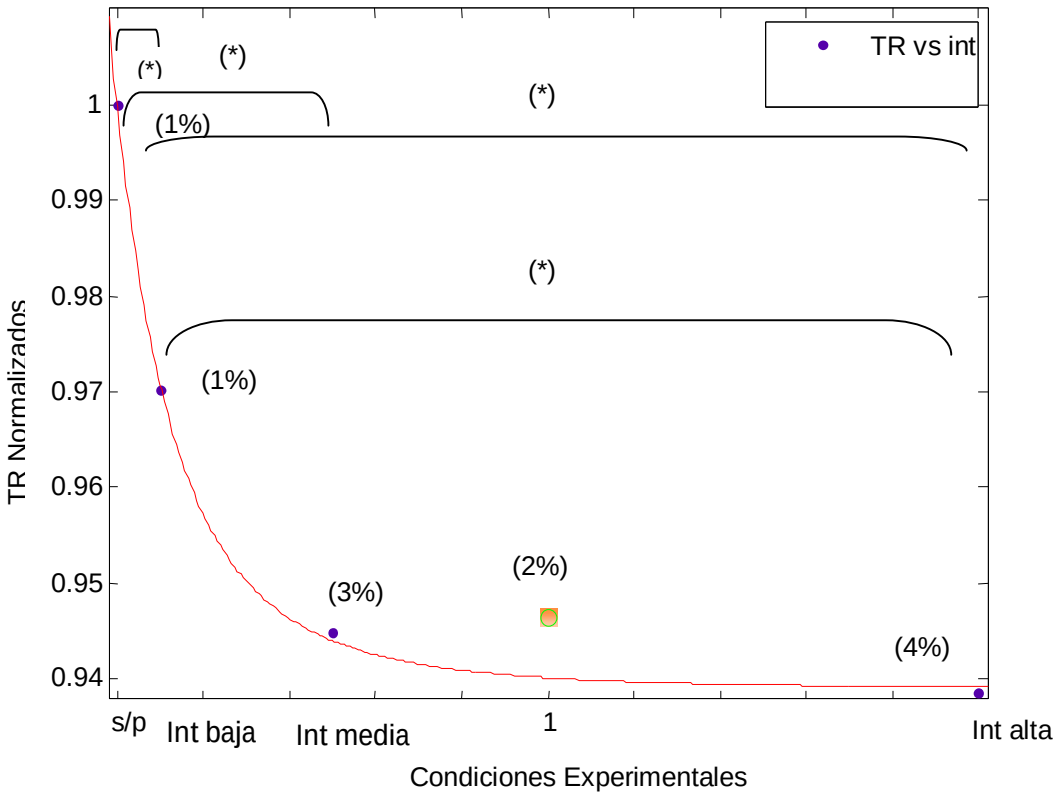

TR vs int
(*)
(*)
(*)
(*)
(1%)
(1%)
(3%)
(2%)
(4%)
1
0.99
0.98
0.97
0.96
0.95
0.94
TR Normalizados
s/p
Int baja
Int media
1
Int alta
Condiciones Experimentales

Figura 7 Efecto de la intensidad de los *primers* en el TR (A): Se muestran las medianas de TR normalizadas para cada condición, cada color indica un sujeto **(B):** Se muestran las medianas de TR normalizadas por condición de la población. Los datos se ajustan a una función hiperbólica. En color verde se indican la mediana de TR normalizada para las condiciones b) de los experimentos 1 y 3, dicho cálculo representa la mediana de TR para los *primers* con intensidad 1. La tasa de error de cada condición se indica entre paréntesis. Las llaves indican los pares de condiciones que de acuerdo a la función de comparación múltiple mostraron una diferencia significativa entre sus medianas (*).

Los datos mostrados en la Fig. 7B se ajustan a una función hiperbólica. Nuestra función está dada por:

$$TR = \beta(I + b)^{\alpha+} t_0$$

Donde ***TR*** es el tiempo de reacción, t_0 es el tiempo de reacción asintótico y finito que se asume relacionado a la modalidad sensorial pero también estaría relacionado con la complejidad de la tarea y la motivación del sujeto, ***I*** la intensidad de estímulo, α representa un parámetro de sensibilidad que determina la respuesta sensorial del sujeto a la tarea, y por último β depende de las unidades del estímulo y del rango de los TRs observados (Saleh and Bonnet, 1998). Dicha función se puede relacionar con la función hiperbólica de Pieron, lo cual se verá en la Discusión.

Por otro parte y teniendo en cuenta que en nuestro experimento no se diseñó una condición que presente la intensidad que se utiliza para la secuencia horizontal, así como para los *primers* del resto de los experimentos, se calcula la mediana (previamente normalizada) de las condiciones con *primer* con ángulo de 0º del experimento 1 y con un *primer* en la posición x_1 del experimento 3. Se elijen estas dos condiciones debido a que ambas se encuentran direccionadas hacia la futura disposición del *target* y por tanto presentan el mismo diseño que el experimento en cuestión. Para disminuir el error se utilizaron los datos correspondientes a tres sujetos que se repiten en los tres experimentos antes mencionados. El TR correspondiente a la intensidad de valor 1 dada por los experimentos antes mencionados tuvo el valor de **0.946**, que se agregó a la gráfica anterior en color diferente (Fig 7B).

Experimento 3: Efecto de la disposición de los primers en el TR

El presente diseño experimental busca estudiar el mecanismo de pre-activación al variar la cantidad y posición de estímulos con referencia al *target*. Tal como se indica en el apartado “Experimentos psicofísicos y antecedentes”, se quiere analizar si pueden existir otros modelos experimentales donde los *primers* no presenten una

disposición secuencial en el espacio y el tiempo, que también puedan mostrar una reducción del TR.

Se plantean 5 condiciones.

a. Presentación de la secuencia horizontal.

b. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia, se presenta un *primer* vertical en la posición x_1.

c. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 de dicha secuencia, se presenta un *primer* vertical en la posición $-x_1$.

d. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_2 de dicha secuencia se presenta un *primer* en la posición x_1, con la aparición del gabor en el tiempo t_3 se presenta un *primer* en la posición $-x_1$.

e. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_2 de dicha secuencia se presenta un *primer* en la posición $-x_1$, con la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 se presenta un *primer* en la posición x_1.

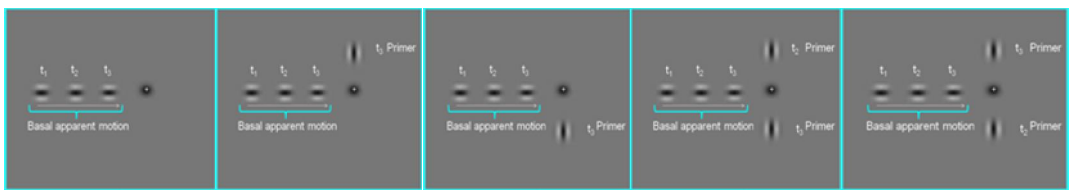


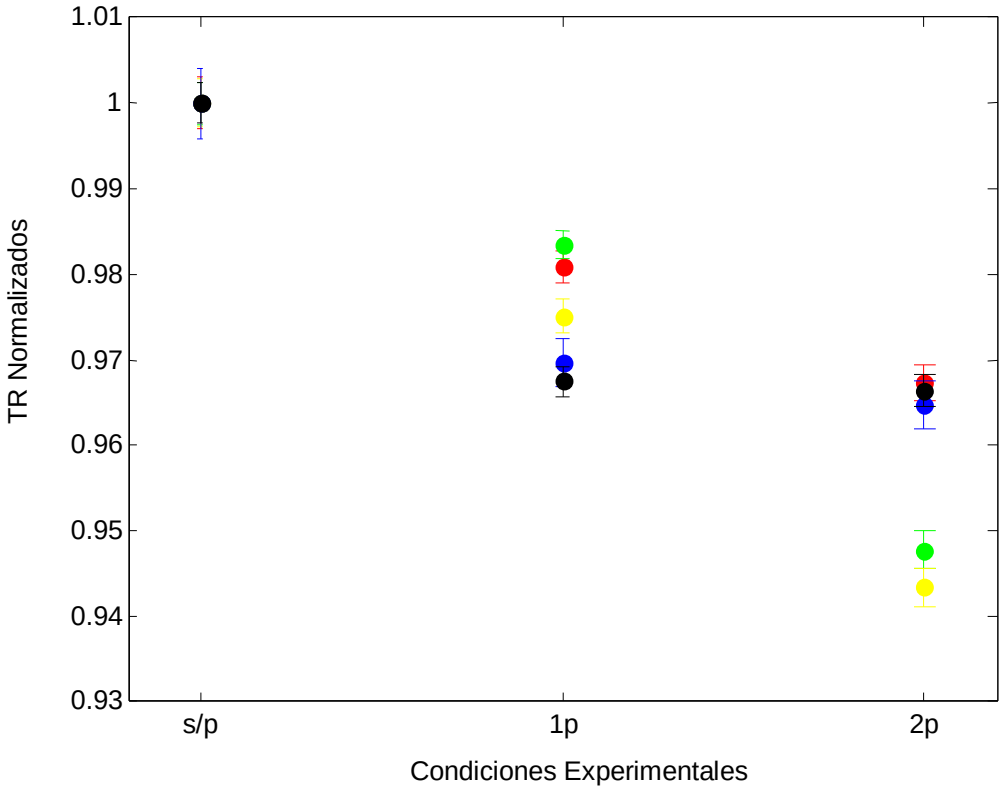
Fig. 8- Se muestran los distintos diseños experimentales correspondientes al experimento 3, cada letra se refiere a la configuración experimental descripta en el experimento; a) condición basal*;* b) un *primer* en posición x_1; c) un *primer* en posición $-x_1$; d) dos *primers,* uno se presenta primero en el tiempo t_2, posición x_1 y el segundo se presenta en el tiempo t_3 y posición $-x_1$;) dos *primers,* uno se presenta primero en el tiempo t_2, posición $-x_1$ y el segundo se presenta en el tiempo t_3 y posición x_1;

Resultados

Los resultados obtenidos en el experimento 3 se muestran en la Fig. 9. En este caso se puede constatar que a medida que aumentamos la cantidad de *primers* cercanos en tiempo y espacio con respecto al *target* disminuye el TR. Teniendo en cuenta que las condiciones 2 y 3 así como 4 y 5 se confeccionaron para comprobar si presentan

un TR similar entre sí, pero no afectan en el resultado global, se agrupan los datos de las mismas quedando tres condiciones (Fig 9).

(A)



(B)

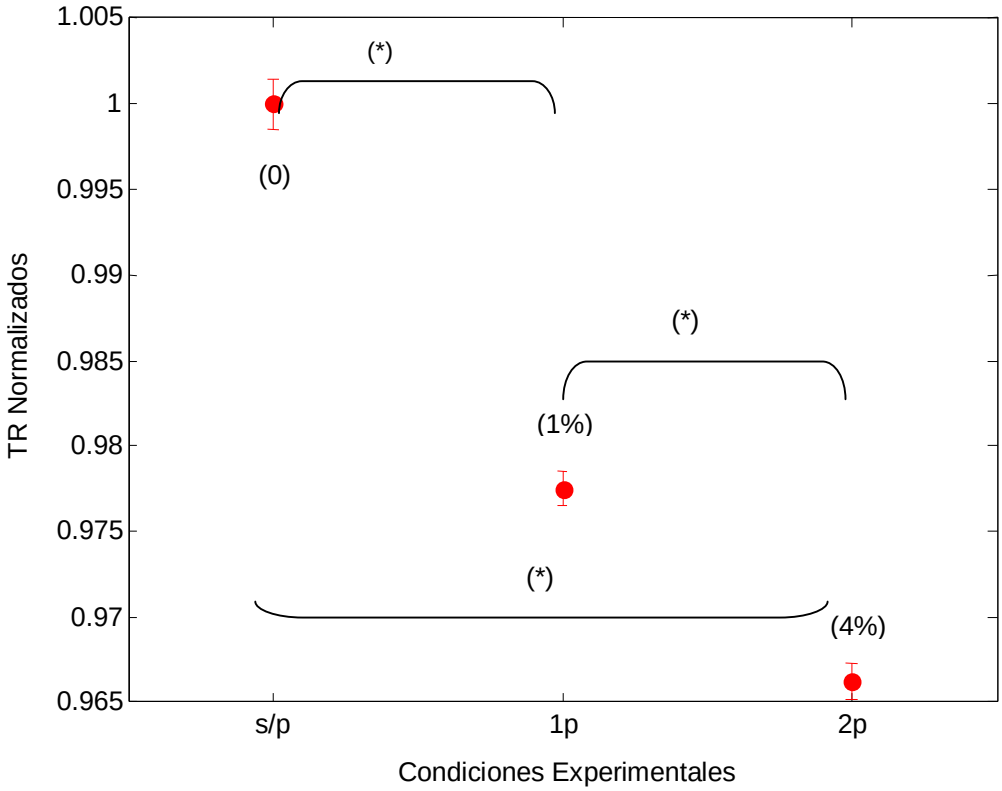


Figura 9. Efecto de la disposición de los *primers* en el TR (A): Se muestran las medianas de TR normalizadas para cada condición, cada color indica un sujeto (B): Se muestran las medianas de TR normalizadas por condición de la población de datos, se agrupan las condiciones donde se presenta un solo *primer* (1p) y las que presentan dos *primers* (2p). La tasa de error de cada condición se indica entre paréntesis. Las llaves indican los pares de condiciones que de acuerdo a la función de comparación múltiple mostraron una diferencia significativa entre sus medianas (*).

En la Fig. 9B se indica la tasa de error por condición, se puede ver que aumenta a medida que disminuye el TR. Con respecto al análisis estadístico Kruskal Wallis, y posterior aplicación del test de comparación múltiple, se puede ver que las tres condiciones estudiadas son significativamente diferentes entre sí, presentando un valor de $p<0.01$.

Experimento 4: Efecto del cambio temporal de los primers en el TR

El presente diseño experimental busca estudiar el mecanismo de pre-activación al variar el tiempo en la presentación de los *primers*. Se realizan dichas variaciones basándose en el supuesto de que a medida que disminuimos el intervalo de tiempo

entre el estímulo *primer* y el estímulo *target* menor será el TR y por ende mayor la facilitación. Remitir al apartado “Experimentos psicofísicos y antecedentes”.

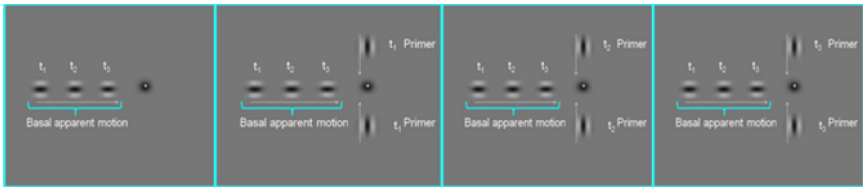
Se plantearán cuatro condiciones:

a. Presentación de la secuencia horizontal.

b. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_1 se presentan dos *primers* simultáneos en x_1 y $–x_1$.

c. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_2 se presentan dos *primers* simultáneos en x_1 y $–x_1$.

d. Presentación de la secuencia horizontal, junto a la aparición del *gabor* en el tiempo t_3 se presentan dos *primers* simultáneos en x_1 y $–x_1$.



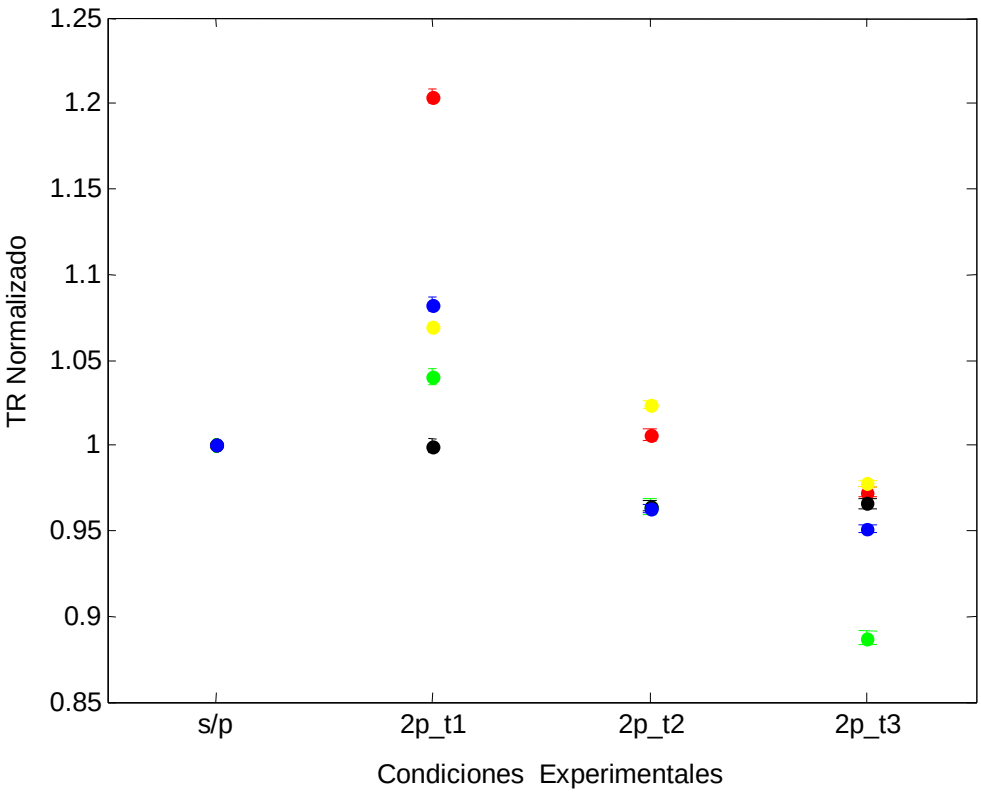
a b c d

Fig. 10- Se muestran los distintos diseños experimentales correspondientes al experimento 4, cada letra se refiere a la configuración experimental descripta en el experimento; a) condición basal***;*** b) dos *primers* en posición x_1 y $-x_1$ que se presentan en el tiempo t_1; c) dos *primers* en posición x_1 y $-x_1$ que se presentan en el tiempo t_2; d) dos *primers* en posición x_1 y $-x_1$ que se presentan en el tiempo t_3;

Resultados

Los resultados del experimento 4 se muestran en la Fig. 11, los mismos indican que a medida que la presentación del estímulo *primer* se encuentra más cercana en el tiempo a la presentación del estímulo *target* disminuye el TR. En la Fig. 11B se indica la tasa de error por condición, se puede ver que aumenta a medida que disminuye el TR. Con respecto al análisis estadístico Kruskal Wallis, y posterior aplicación del test de comparación múltiple, se puede ver que las cuatro condiciones estudiadas son significativamente diferentes entre sí, presentando un valor de $p<0.01$.

(A)


1.25
1.2
1.15
1.1
1.05
1
0.95
0.9
0.85
TR Normalizado
s/p
2p_t1
2p_t2
2p_t3
Condiciones Experimentales

(B)

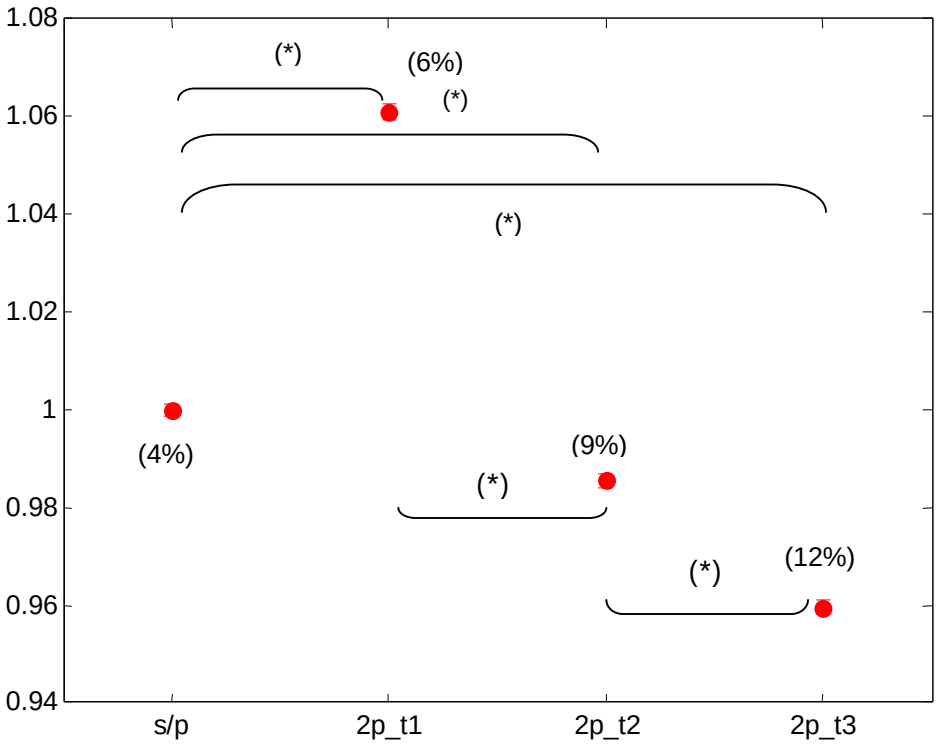

1.08
1.06
1.04
1.02
1
0.98
0.96
0.94
(*)
(6%)
(*)
(*)
(4%)
(9%)
(*)
(*)
(12%)
s/p
2p_t1
2p_t2
2p_t3

Figura 11. Efecto del cambio temporal de los *primers* en el TR (A): Se muestran las medianas de TR normalizadas para cada condición, cada color indica un sujeto **(B):** Se muestran las medianas de TR normalizadas por condición de la población de datos. La tasa de error de cada condición se indica entre paréntesis. Las llaves indican los pares de condiciones que de acuerdo a la función de comparación múltiple mostraron una diferencia significativa entre sus medianas (*).

En la Fig. 11B podemos ver por primera vez que una de las condiciones experimentales (donde se presenta un *primer* a un tiempo lejano con respecto al target, tiempo t_1) presenta un TR superior al basal. Este resultado se discutirá más adelante.

DISCUSIÓN

Tal como se detalla en la Hipótesis nosotros planteamos la existencia de un mecanismo de pre-activación que estaría funcionando como un sistema facilitador de las respuestas neuronales en determinadas condiciones. En base a antecedentes experimentales estudiamos algunas de las variables que podrían condicionar su funcionamiento, estas son intensidad, orientación y temporalidad de la presentación de los estímulos visuales. Asimismo, en el laboratorio de neurociencias se obtuvieron resultados consistentes con la idea de movimiento aparente, donde se pudo ver que el TR disminuía considerablemente en respuesta a un estímulo flash que aparecía en la supuesta zona de pre-activación (Maiche et al., 2008; Gómez-Sena et al., 2008; Gómez-Sena et al., 2009; Podestá et al., 2008). Poniendo a prueba ésta idea es que nos preguntamos si dicha reducción del TR también se podría evidenciar con una configuración experimental no seriada, en la cual se dispongan estímulos *primers* cercanos en tiempo y espacio al estímulo *target* pero no en disposición de movimiento aparente.

Se cree que las conexiones laterales en la corteza visual primaria están relacionadas a mapas de preferencia en la orientación de los estímulos, las cuales influirían en la modulación de las respuestas de las neuronas al sumarse estímulos (Pomerantz, 2008). Estudios realizados por Bosking et al., (1997), en los cuales combinan imágenes ópticas para visualizar las señales intrínsecas a partir de la presentación de estímulos visuales con distintos ángulos con respecto a la horizontal, e inyecciones extracelulares de biocitina (marca los botones terminales) en las capas superficiales de la corteza visual primaria de 13 musarañas, permitieron comparar las distribuciones de los botones terminales axonales con los mapas de orientación preferencial. Vieron que las conexiones horizontales recorrían grandes distancias y distribuían más botones terminales a lo largo del eje del mapa de campo visual que correspondía a la

orientación preferencial del lugar de inyección (Bosking et al., 1997). La actividad de sitios con orientación preferencial similar se encuentran fuertemente correlacionados (Fig. 2). Asimismo investigaciones intracelulares realizadas en campos receptivos de neuronas locales de la corteza visual de gatos y monos, muestran que las neuronas que presentaban determinada orientación preferencial estaban vinculadas fuertemente entre sí, lo cual sucedía en menor medida entre neuronas con orientaciones ortogonales (Nauhaus et al., 2009).

Los resultados del experimento 1 (Fig. 5), son consistentes con lo esperado, así como con resultados experimentales anteriores, se puede ver que cuando orientamos el estímulo *primer* en dirección al estímulo *target* el TR disminuye considerablemente. En la Fig. 12, se indica el ángulo α entre el estímulo *primer* y el estímulo *target*, el cual variamos en las distintas condiciones experimentales del presente experimento, en el esquema se indica un ángulo α =45º (Fig. 12).

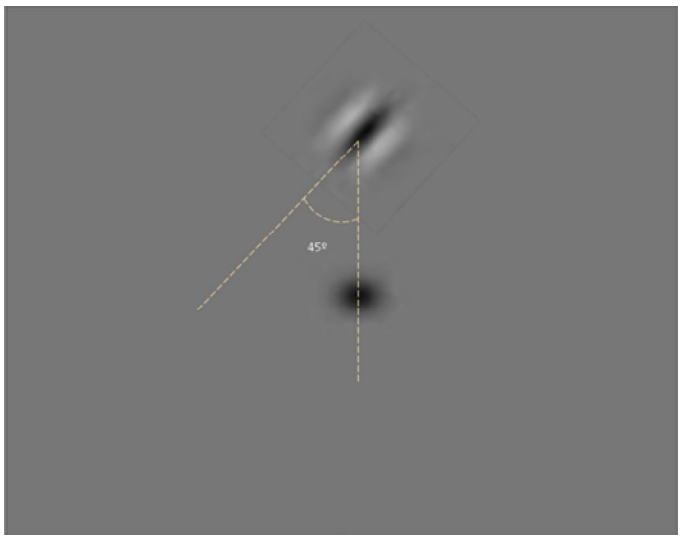


Figura 12. Angulo de orientación: se muestra el ángulo entre la orientación del estímulo *primer* y la presentación del estímulo *target,* en este caso el ángluo α = 45º.

De acuerdo a los datos obtenidos por el test de comparación múltiple vemos que la condición basal es significativamente diferente con respecto al resto de las condiciones (Fig. 5B). Si a su vez analizamos las mediana de TR de las condiciones con respecto a la mediana del TR basal, observamos que en el caso de la condición con ángulo α =0º disminuye en un 5% (14ms), en la condición intermedia α= 45º/-45º disminuye en un 3%(8ms) y en la condición ortogonal α= 90º, a pesar de no esperar un efecto facilitador, vemos una reducción del 2% (6ms). Con lo cual, hay un efecto cada vez menor a medida que α se aproxima a una orientación ortogonal con respecto al *target.* Teniendo en cuenta que en el caso de la condición ortogonal es

significativamente diferente con respecto a la condición basal, podríamos pensar que existiría otro tipo de facilitación, que podría ser de alto nivel. Las condiciones que presentan un ángulo α= 45º/-45º, son significativamente diferentes con respecto a la condición basal y a la co-linear, pero no así con respecto a la condición ortogonal. Podría existir un factor de ruido que afectase el resultado de éstas condiciones, (α=45º/-45º vs α=90º). Es decir, la técnica con la cual trabajamos no cuenta con la sensibilidad suficiente para detectar diferencias significativas entre los resultados de la condición α= 45/-45 y la condición α= 90. Sería posible disminuir el ruido si trabajáramos con mayor cantidad de sujetos entrenados.

En el sentido de analizar la influencia de la orientación sobre el supuesto mecanismo de pre-activación, existen estudios realizados por otros investigadores focalizados en la percepción de la velocidad a partir de configuraciones de movimiento aparente, en los cuales se varía la orientación de los estímulos. (Georges et al., 2002; Chavane et al., 2000; Seriès et al., 2002). Experimentos psicofísicos realizados por Georges et al., (2002) a sujetos humanos, donde se presentan secuencias gabor en movimiento aparente (arriba y abajo), con la orientación del gabor en distintos ángulos con respecto a la secuencia de movimiento aparente y a distintas velocidades; evidencia que a medida que el estímulo gabor se encuentra alineado en sentido del eje del movimiento el sujeto percibe un aumento en la velocidad en comparación con una secuencia donde el ángulo de sus gabor se encuentre a un ángulo mayor con respecto al movimiento aparente. Este efecto tiene un pico máximo a una velocidad de 64º/s y decrece a velocidades superiores o inferiores (Georges et al., 2002). Si bien nosotros no exploramos la velocidad percibida por los sujetos, nuestros resultados son consistentes con lo propuesto por estos autores. Siendo el mismo mecanismo subyacente (Fig. 1). En la Fig. 2, mostramos que cuando se presenta un estímulo direccionado en una cierta orientación, las neuronas que presentan esta orientación preferencial son estimuladas fuertemente por las conexiones LH cuanto más cercanas están entre sí, y a su vez la interacción entre ellas es más rápida. En base a estos resultados, se propone que el efecto provocado en la disminución de TR debería mantenerse en diseños experimentales que no presenten movimiento aparente, pero que sí mantengan ciertas variables que se plantean relevantes para éste efecto. Para explorar dicho supuesto se confeccionó el experimento 3 (Fig. 9). Se puede ver que cuando presentamos secuencialmente más de un estímulo en cercanía al target (x_1t_2 / $-x_1t_3$ ó $-x_1t_2$ y x_1t_3) el TR disminuye en un 4% (11ms) frente al TR basal y cuando presentamos un solo estímulo (x_1t_3 ó $-x_1t_3$) disminuye en un 2% (6ms). Se considera

que el efecto facilitador dado en la zona pre-activada se estaría produciendo en una ventana espacio-temporal, en el cual se produciría un efecto de suma sináptica sobre la neurona blanco del estímulo *target* (t_4), dado por la activación de neuronas periféricas vecinas en un tiempo t_2/t_3 anterior. Dicho efecto provocaría un acortamiento del tiempo perceptivo en t_4, lo cual se evidenciaría con una disminución del TR. Asimismo, también se esperaría una reducción, aunque menor, del TR con la presencia de un único estímulo *primer* en t*3.* Con lo cual vemos que nuestros datos son consistentes con lo esperado. En la Fig. 13 se presenta un esquema simplificado a tres neuronas, intenta mostrar como estaría funcionando la pre-activación de la zona y por ende la reducción de la latencia perceptiva en las respuestas neuronales.

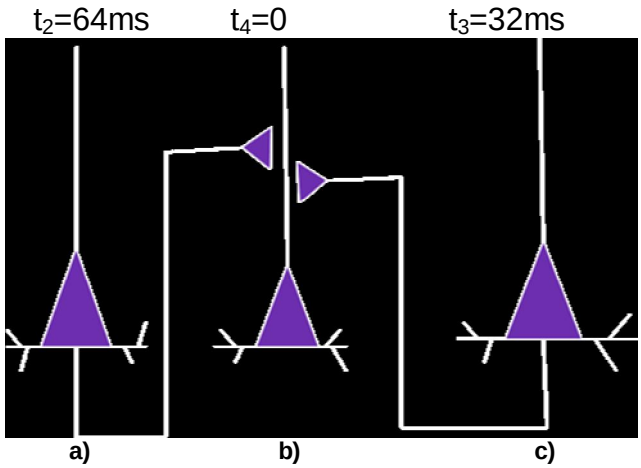


Figura 13. Efecto secuencial de los *primers*: las tres neuronas piramidales pertenecen a columnas de orientación similar en regiones vecinas en la corteza visual primaria. Son estimuladas por estímulos visuales, la neurona (a) es estimulada por un *primer* en x_1t_2, la neurona (c) en estimulada por un *primer* en $-x_1t_3$ y por último la neurona (b) es estimulada por el *target* en x_0t_4. Las neuronas a y c estimulan a través de potenciales de acción sub-umbrales a la neurona b, dicha estimulación provoca que al momento de ésta tercer neurona se encuentre pre-dispuesta a responder más rápidamente al recibir la estimulación visual, debido a que se encuentra en un potencial de membrana cercano al umbral gracias a la sumación sináptica generada por los potenciales sub-umbrales.

Siguiendo ésta línea y para profundizar nuestro estudio sobre los aspectos temporales del mecanismo de pre-activación, es que confeccionamos el experimento 4. Teniendo en cuenta las condiciones experimentales en las que trabajamos, donde no es posible explorar continuidad de rangos de tiempo debido a la tasa de refresco del monitor, realizamos estudios con variantes en la presentación de dos *primers* simultáneos en tiempos discretos (Fig. 11).

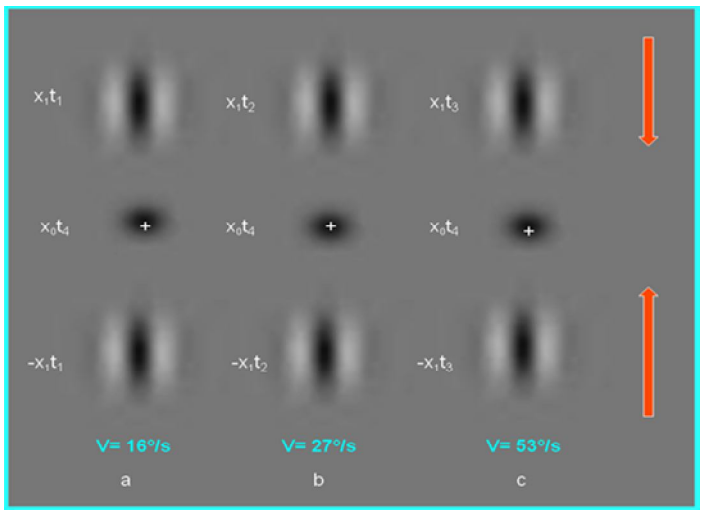


Figura 14. Efecto temporal de los *primers*: En la figura se indica la configuración vertical de los *primers* correspondientes al experimento 4: a) presentación de *primers* en un tiempo de 96ms, velocidad de 16º/s; b) presentación de *primers* en un tiempo de 64ms, velocidad de 27º/s; c) presentación de *primers* en un tiempo de 32ms, velocidad de 53º/s.

En los experimentos 1 y 2 utilizamos la misma velocidad para la presentación de los estímulos, de 53º/s, debido a que mantenemos fija la distancia (1.6º del ángulo visual) y el tiempo entre estímulos *primer* y *target* (0.032 s). Tal como se menciona en el apartado "Procedimiento experimental", dicha velocidad se encontraría en un rango de máximo efecto en la percepción visual del movimiento (Georges et al., 2002). En el presente experimento, dado que se varía el tiempo en la presentación de los estímulos *primers,* la velocidad aparente también varía.

La Fig. 14 muestra que a medida que el tiempo entre *primer* y *target* es mayor, la velocidad aparente es menor (más lenta), lo cual parece afectar en el TR (Fig. 11). Si comparamos las medianas de TR con respecto a la del TR basal vemos que, en el tiempo t_3=32ms hay una disminución del 4% (10ms), para el tiempo t_2=64ms del 2% (5ms) y para el tiempo t_3=96ms hay un **aumento** del 6% (16ms). Los resultados son consistentes con lo esperado, la existencia de una ventana espacio-temporal optima en la cual se sumarían los efectos dados por las conexiones FF al presentar el estímulo *target* y por las conexiones LH durante la presentación de los distintos *primers*. Podríamos pensar que los potenciales sub-umbrales transmitidos por las conexiones LH sobre la neurona "blanco" del estímulo *target,* las colocarían en fases distintas. La primer fase sería de crecimiento, esta fase se daría con la presentación de los *primers* x_1t_3 y $-x_1t_3$ donde las neuronas estimuladas en ésta instancia generarían potenciales sub-umbrales transmitidos por LH a las neuronas vecinas, excitándolas, provocando que éstas se encuentren cercanas al valor umbral del

potencial de acción al momento de ser estimuladas por el *target,* la sumación de FF y LH darían como resultado una reducción en la latencia perceptiva que se vería reflejada en una reducción del TR. La segunda fase sería la intermedia, se daría con la presentación de los *primers* en x_1t_2 y $-x_1t_2$, las neuronas estimuladas también transmitirían potenciales sub-umbrales a través de conexiones LH que estimularían a las neuronas vecinas, pero teniendo en cuenta que la brecha de tiempo entre la presentación de los estímulos *primers* y el *target* es mayor, podría pasar que al momento de la estimulación dada por el estímulo *target* se encontrasen alejadas del valor umbral, ya en descenso, debido a que la onda de facilitación hubiese prácticamente pasado, no esperándose un efecto facilitador pronunciado. La tercera y última etapa sería de descenso, esta etapa estaría dada por la presentación de los *primers* en x_1t_1 y $-x_1t_1$, al igual que en los casos anteriores, las neuronas activadas estimularían a través de conexiones LH a las neuronas vecinas, pero dado el intervalo de tiempo entre ambos estímulos, sería esperable que al momento de estimulación del *target* la onda de facilitación ya hubiese pasado, no esperando diferencia con el TR basal. Sin embargo, nuestros resultados muestran que los TR son significativamente diferentes entre sí, en éste último caso hay además un incremento del 6% (16ms). A partir de este resultado inesperado nos surgen varias interrogantes, debido a que no solo no vemos facilitación, sino que vemos un efecto inhibidor. Para explicar éste dato llamativo, nosotros exponemos las siguientes posibles situaciones. 1) Los potenciales sub-umbrales transmitidos por las conexiones horizontales estimulasen neuronas inhibitorias que hiperpolaricen a las neuronas vecinas, blanco del estímulo *target*, lo cual provocaría que, al momento de ser estimuladas por las conexiones FF les "costara" más tiempo alcanzar el umbral, debido a una competencia entre la despolarización e hiperpolarización. En la Fig. 15 se presenta un esquema que intenta mostrar como estaría funcionando la pre-activación de la zona y por ende la modulación de la latencia perceptiva en las respuestas neuronales. 2) Podría existir un factor atencional en la focalización del sujeto frente al estímulo, lo cual podría afectar en su respuesta. Sobre éste último punto, como se menciona en "Antecedentes", se han realizado algunos experimentos, los investigadores obtuvieron resultados consistentes con la idea de que el desplazamiento del foco atencional frente a la presentación de dos estímulos consecutivos y de iguales características lleva un tiempo aproximado de 50ms (Egeth & Yantis, 1997), es decir que la activación de circuitos neuronales responsables del desplazamiento atencional tiene un costo de tiempo real. En base a éstos resultados, si tenemos en cuenta que mover la atención llevaría determinado tiempo. Podríamos pensar que la diferencia de tiempo entre los

primers presentados en t_2 y t_3 (64ms y 32ms respectivamente) y el *target* es pequeña, con lo cual el sujeto no tiene tiempo de movilizar su foco atencional. En el caso de la presentación del *primer* en t_1 (96ms), la diferencia de tiempo se incrementa con respecto a la presentación del *target*, con lo cual el sujeto podría haber desplazado su foco atencional hacia otro sector de la pantalla, esto haría que al momento de presentar el *target* su TR se incrementara.

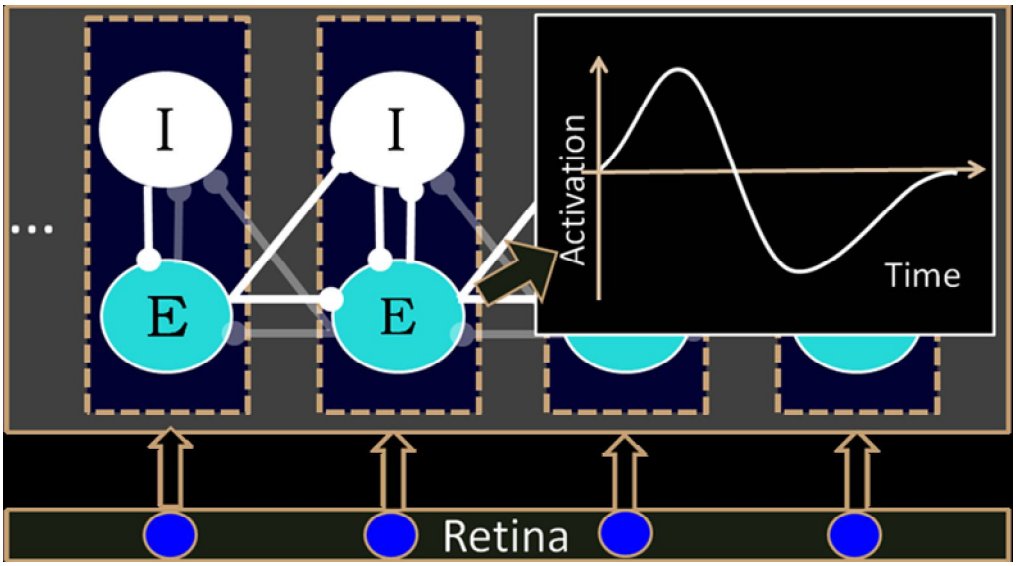


Figura 15. Modelo de Wilson y Cowan: En la figura se muestra como estaría funcionando la interconexión neuronal, se trata de una red homogénea de neuronas inhibitorias (I) y excitatorias (E). Las neuronas E excitadas por las conexiones feedforward (FF) provenientes de la retina en t_4, también reciben contacto excitatorio por parte de las conexiones horizontales de largo alcance (LH) de las neuronas vecinas que fueron estimuladas en t_1, estas conexiones LH excitan a neuronas inhibitorias I que inhibieran a las neuronas E antes mencionadas. Las neuronas E también contactarán excitatoriamente a las neuronas inhibitorias I y a las neuronas vecinas a través de sus conexiones LH. **Gómez – Sena 2010**

Si consideramos que en determinada situaciones, las conexiones LH y FF sumarían sus efectos sobre neuronas blanco, provocando la reducción del TR. Entonces esperaríamos una mayor reducción del TR si estimulamos a dichas neuronas con dos estímulos simultáneos en lugar de uno. De manera de analizar esta premisa es que calculamos la mediana de TR para los experimentos 1 y 3, utilizando para dicho análisis la condición donde el *primer* tiene una orientación de 0º y la presentación de un *primer* en la posición x_1 respectivamente, comparamos la mediana de TR con respecto a la mediana de TR para la condición x_1t_1 y $-x_1t_1$ del presente experimento (4). Sin embargo no obtuvimos el resultado esperado, sino que la mediana de TR para la presentación de un solo *primer* fue un 2% (5ms) menor que la correspondiente a la presentación de dos *primers* simultáneos. Dichos valores podrían deberse a las distintas complejidades experimentales presentes en los distintos experimentos, o tal vez a que existe un factor distractor al presentarse dos *primers* simultáneos. Para

realizar un correcto análisis sería necesario confeccionar un experimento que contemplara la presentación de distinta cantidad de *primers* en relación a distintos eventos temporales.

En el experimento 2 (Fig. 7), vemos que al aumentar la intensidad del *primer* disminuye el TR. Esto podría deberse a que dicho aumento podría producir un aumento en la cantidad de neuronas estimuladas, o que la estimulación de las neuronas sea más fuerte que con una intensidad inferior, lo cual provocaría un menor TR. Se espera que dicho efecto sea gradual, monotónico decreciente llegando a un valor asintótico, la función que presenta éstas características es una hipérbola. Dichos resultados son consistentes con los experimentos llevados a cabo por Pieron, quién en 1914 describió una función hiperbólica que permite representar la variación del tiempo de reacción en relación con la intensidad del estímulo, en la cual el tiempo de reacción disminuye cuando la intensidad aumenta. A partir de cierta intensidad máxima el tiempo de reacción permanece constante, tiempo que se denomina basal $t_{0,}$ que en nuestro caso disminuye en un 7% (19ms) aproximadamente, con respecto al TR basal (Fig. 7B). Tal como se menciona en el apartado “Aplicación de los experimentos”, teniendo en cuenta que los experimentos se realizan en condiciones análogas, esperaríamos que los resultados para condiciones que presentaran las mismas variables fueran consistentes, es que se realizó una validación cruzada con los datos de una de las condiciones utilizadas para los experimentos 1 y 3, de manera de obtener la mediana de TR para la intensidad 1. El valor obtenido si bien no cae sobre la curva (Fig. 7B) se encuentra dentro del rango esperado. Si quisiéramos eliminar el ruido generado por la comparación de tres experimentos para obtener la mediana de TR para la intensidad en 1, deberíamos realizar otro experimento en el cual incluyéramos una nueva condición con éste valor, lo que conlleva la utilización de mas sujetos, así como cantidad de ensayos por experimento.

Es importante destacar que en todos nuestros diseños experimentales se pudo ver que a medida que disminuye el TR aumenta la tasa de error, en antecedentes experimentales se puede ver que la precisión y la velocidad de respuesta covarían: cuanto mayor rapidez de respuesta, mayor es la cantidad de errores cometidos (Blanco, 1996). Es decir, cuando el sujeto se encuentra más predispuesto a responder, lo cual sucedería cuando la zona se pre-activa fuertemente, y no hay presentación de *target* el sujeto se equivoca con mayor frecuencia al anticiparse y responder.

Vemos que nuestros resultados son consistentes con nuestra hipótesis, asimismo lo son con respecto a resultados encontrados por distintos grupos de investigación, donde se utilizó como herramienta de estudio tanto el registros intracelulares de la corteza visual de animales (gatos), como experimentos psicofísicos.

CONCLUSIÓN

Los distintos experimentos realizados en el presente trabajo se confeccionaron para explorar la estructura y funcionamiento del mecanismo de pre-activación, en los mismos se varían algunos parámetros y se mantienen otros fijos para evaluar los resultados obtenidos a partir de dichas variantes. Se espera que el mecanismo genere un efecto facilitador direccionado cuando los campos receptivos de las neuronas involucradas se encuentran alineados, cuando la intensidad de la estimulación neuronal es alta, así como cuando se estimula a las mismas dentro de una ventana de tiempo y espacio determinado. De acuerdo a nuestros resultados podemos ver que efectivamente hay una disminución del TR cuando orientamos los *primers* en dirección a la aparición de un futuro estímulo, al aumentar la intensidad de los estímulos anticipadores al estímulo target, existiendo en éste caso un valor asintótico mínimo de TR y por tanto máximo de intensidad que causa saturación, la presentación temporal de los estímulos debe encontrarse en un rango de tiempo, el cual no podemos calcular con exactitud pero podemos decir, basándonos en nuestros resultados, que dicho rango estaría por debajo de los 96 ms entre la presentación de un estímulo y el siguiente, aunque dicho rango podría variar de acuerdo a la configuración del experimento. En nuestro caso, una vez alcanzado los 96 ms vemos que el TR supera al basal, por lo cual podríamos pensar que el mecanismo de pre-activación se comportaría como inhibidor y ya no facilitador. Por otro lado, pudimos constatar que existen otros diseños que también producen un efecto facilitador, y no solamente el propuesto como Movimiento Aparente.

Este trabajo sugiere la realización de varios experimentos que tengan como objetivo continuar la exploración del supuesto mecanismo de pre-activación al estudiar la relación entre las distintas variables. Por ejemplo, sería importante realizar experimentos que vinculen la cantidad de estímulos con la relación temporal entre estímulos, la exploración de distintas configuraciones experimentales que relacionen la orientación de los estímulos con la intensidad de los mismos, entre otros.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

[1] BLANCO, M.J. (1996): *Psicofísica*; Madrid: Universitas S.A.

[2] BONNET, C. (1994): *Psicofísica de los tiempos de reacción: Teorías y Métodos.* Revista Latinoamericana de Psicología; Madrid; 26(003):431-444

[3] BOSKING, W.H., ZHANG, Y., SCHOFIELD, B., FITZPATRICK, D., (1997): *Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex:* The Journal of Neuroscience; 17:2112–2127.

[4] CHAVANE, F., MONIER, C., BRINGUIER, V., BAUDOT, P., BORG-GRAHAM, L., LORENCEAU, J., FREGNAC, Y.(2000): *The visual cortical associeation field: A Gestalt concept or a psychophysiological entity?.* Journal of Physiology; 94: 333-342.

[5] CRICK, F. (1994): *La búsqueda científica del alma*; Madrid: Debate

EGETH, H.E. & YANTIS S. (1997): *Visual Attention: Control, Representation, and Time Course. Annual Review of Psychology*; 48: 269-297

[6] FAN, J., MCCANDLISS, B.D., FOSSELLA, J., FLOMBAUM, J.I., POSNER, M.I., (2005): *The activation of attentional networks. NeuroImage*; 26: 471-479

[7] GEORGES, S., SERIÉS, P., FRÉGNAC Y. & LORENCEAU, J. OSSELLA (2002): *Orientantion dependent modulation of apparent speed: Psychophysical Evidence. Vision Research*; 42; 2757–2772

[8] GÓMEZ-SENA, L., BUDELLI, R., MAICHE, A. (2008): *Motion, preactivation and reaction time.* Evento: Regional, I Congreso IBRO/LARC de Neurociencias de América Latina, Caribe y Península Ibérica, Buzios

[9] GÓMEZ-SENA, L., BUDELLI, R., MAICHE, A. (2009): *Reaction time used as a mean to asses perceptual latencies in cortical motion processing.* Evento: Regional, Tercer Congreso Ibérico de Percepción, Guimaraes

[10] GÓMEZ-SENA, L., (2010): *Getting evidence about cortical mechanisms of facilitation (pre-activation) through behavior in motion perception.* Conferencia: Bielefeld, Alemania

[11] HAZELHOFF, F.F., WIERSMA, H., (1924): *The sensation time*. Z. Psychologie, 96, 171-188.

[12] JACOBSON, S. & MARCUS E.M. (2008): *Neuroanatomy for the neuroscientist;* New York: Springer

[13] JANCKE, D., CHAVANE, F., NAAMAN, S., & GRINVALD, A. (2004a): *Imaging cortical correlates of illusion in early visual cortex,* Nature, 428(6981), 423–426.

[14] JANCKE, D., ERLHAGEN, W., SCHONER, G., & DINSE, H. R. (2004b): *Shorter latencies for motion trajectories than for flashes in population responses of cat primary visual cortex*, J Physiol 556.3: 971-982.

[15] KANDEL, E.R., SCHWARTZ J.H., JESSELL T.M. (2000): *Principles of Neural Science*; New York: Mc Graw-Hill.

[16] LOGAN, G.D. (2005): *The time it takes to switch attention,* Psychonomic Bulletin & Review, 12(4), 647-653

[17] MAICHE, A., BUDELLI, R., GÓMEZ-SENA, L. (2008): *Motion spatial facilitation assessed by reaction time.* 31th European Conference, Visual Perception, ECVP2008, Utrecht, Holanda, Perception Supplement, 37, pp: 68

[18] MAICHE, A., BUDELLI, R., GÓMEZ-SENA, L. (2007): *Spatial facilitation is involved in flash-lag effect,* Vision Research, 47(12), 1655-1661.

[19] MASSON, G.S., IIG, U.J. (2009): *Dynamics of Visual Motion Processing*; New York: Springer.

[20] MEYER, D.E., OSMAN A.M., IRWIN D.E. & YANTIS S. (1988): *Modern mental chronometry*. Biological psychology, 26, 3-67

[21] NAUHAUS, I., BAUSSE, L., CARANDINI, M. & RINGACH, D.L. (2009): *Stimulus contrast modulates functional connectivity in visual cortex*. Nat Neuroscience, 12(1), 70-76

[22] OKAJIMA, K. (1998): *Two-dimensional Gabor-type receptive field as derived by mutual information maximization.* Neuronal Networks;11:441-447

[23] PELLI, D. (1997): *The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies*. Spatial Vision, 10(4) 437-442.

[24] PODESTÁ, S.R., MAICHE, A., GÓMEZ-SENA, L. & BUDELLI, R. (2008). REVERSAL PHI MOTION: *an effect of spatial facilitation. Neurolatam. Buzios, Brasil.*

[25] POMERANTZ, J.R. (2008): *Topics in Integrative Neuroscience: From Cells to Cognition; London; Cambridge University Press.*.

[26] POSNER, M.I., SNYDER, C.R.R., DAVIDSON, B.D. (1980): *Attention and the Detection of Signals.* Journal of Experimental Psychology. General, Vol 109, No.2, 160-174.

[27] SALEH, M. & BONNET, C. (1998): *Practice effect and sensitivity in reaction time. IMFS UMR7507 du CNRS, Strasbourg (France)*

[28] SERIES, P., GEORGES, S., LORENCEAU, J., FREGNAC, Y. (2002): *Orientation dependent modulation of aparent speed: a model based on the dynamics of feed-forward and horizontal connectivity in V1 cortex*. Vision Research, 42, 2781-2797.

[29] SERIES, P., LORENCEAU, J. & FREGNAC, Y. (2003): *The "silent" surround of V1 receptive fields: theory and experiments*. Journal of Physiology, 97, 453-474.

[30] TOURYAN, B., LAU, B. & DAN, Y. (2002): *Isolation of Relevant Visual Features from Random Stimuli for Cortical Complex Cells*. The Journal of Neuroscience, 22 (24):10811-10818