

Percepción del Movimiento:

Estudio Psicofísico y

Electroencefalográfico

Tesis de Maestría

Año 2014

Helena González Ramos

Orientador: Leonel Gómez-Sena

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Laboratorio de Neurociencias-Grupo de Neurociencia Cognitiva

Contenido

Abreviaturas.....	4
Resumen.....	5
Introducción.....	6
Desde la Retina a la Corteza Visual Primaria.....	6
Magnificación Cortical.....	7
Organización Funcional de la Corteza Visual Primaria.....	8
Percepción Visual.....	10
Percepción del Movimiento.....	13
Debate sobre Jerarquía e Interacción entre los procesos Cognitivos.....	23
Atención.....	23
¿Cómo abordar el estudio de la Percepción en humanos?.....	26
Psicofísica.....	26
Registro Electroencefalográfico y Oscilaciones.....	26
Tipos de Actividad Oscilatoria y Análisis.....	28
Potencial Evocado (PE).....	29
Análisis de Ensayos Individuales.....	30
Análisis de Tiempo-Frecuencia (TF).....	30
Análisis Wavelet.....	31
Análisis de Fase.....	32
La Potencia.....	34
Antecedentes específicos del equipo de trabajo.....	36
Hipótesis.....	38
Objetivos.....	40
Objetivo General.....	40
Objetivos específicos.....	40
Materiales y Métodos.....	41
Participantes.....	41
Procedimiento.....	41
Estímulos.....	42
Primes.....	42
Estímulo Blanco o diana.....	43
Cruz de Fijación.....	44
Claves Atencionales.....	44

Tareas Experimentales	44
1) Orientación.....	45
2) Convergencia.....	47
3) Claves Atencionales y Percepción del Movimiento	48
Registro y Análisis Psicofísico	50
Registro y Análisis Electroencefalográfico	51
Análisis de Actividad Oscilatoria	53
Resultados y Discusión	54
1) Orientación.....	54
Comportamiento – Psicofísica.....	55
Actividad Neuronal – EEG.....	58
Conclusiones.....	74
2) Convergencia.....	75
Comportamiento – Psicofísica.....	76
Actividad Neuronal – EEG.....	81
Conclusiones.....	95
3) Tarea Movimiento: Claves Atencionales y Percepción del Movimiento	96
Comportamiento – Psicofísica.....	97
Actividad Neuronal – EEG.....	100
Conclusiones.....	108
Discusión General.....	110
Agradecimientos	116
Referencias Bibliográficas	116
ANEXO	126

Abreviaturas

C1	Componente visual primario
EEG	Electroencefalográfico
EFL	Efecto Flash-Lag
F3	Frontal izquierda
fMRI	Imagenología por resonancia magnética funcional
Fp1	Prefrontal izquierda
Fp2	Prefrontal derecha
PGA	Parche Gaussiano
PGB	Parche Gabor
Go	Ensayo experimental con estímulo blanco
McCc	Movimiento Congruente Clave Congruente
McCi	Movimiento Congruente Clave Incongruente
MEG	Magnetoencefalografía
MiCc	Movimiento Incongruente Clave Congruente
MiCi	Movimiento Incongruente Clave Incongruente
MT	Área Visual de Asociación, Medial Temporal o V5.
N1	Primera deflexión negativa
NoGo	Ensayo experimental sin estímulo blanco
O1	Occipital izquierda
O2	Occipital derecha
Oz	Occipital central
P1	Primera deflexión positiva
P2	Segunda deflexión positiva
P3	Parietal izquierda
P4	Parietal derecha
PE	Potencial Evocado
PET	Tomografía por emisión de positrones
Pz	Parietal central
sEEG	Electroencefalografía intracerebral
SPECT	Tomografía por emisión de fotón único
TF	Tiempo-Frecuencia
TR	Tiempo de Reacción
V1	Corteza Visual Primaria o Corteza Estriada.
V2	Área Visual de Asociación, Extra-Estriada.

Resumen

La percepción visual no constituye un fenómeno instantáneo. El procesamiento biológico de la información sensorial consume tiempo, y sin embargo no existen en general, retrasos perceptivos que impidan un vínculo adecuado y oportuno con los objetos en movimiento.

Los resultados previos del grupo de investigación en Neurociencia Cognitiva, reconocen a los mecanismos de facilitación cortical como aquellos implicados en la resolución que el sistema ofrece para sobreponerse a los retrasos de procesamiento. La facilitación, estaría mediada por las conexiones horizontales en la corteza visual primaria, que vinculan módulos que procesan características similares del estímulo. Estas conexiones, propiciarían la pre-activación de las regiones corticales en la dirección del movimiento, aumentando la probabilidad de disparo de un potencial de acción, cuando el objeto en movimiento alcanza la zona pre-activada.

Sin embargo, el debate continúa ya que otros investigadores postulan la intervención de mecanismos conocidos como extrapolación del movimiento, integración temporal, postdicción e incluso se vincula a los fenómenos atencionales como aquellos responsables de la compensación temporal en la percepción del movimiento. Nuestros resultados previos apuntan a un mecanismo que tendría origen en niveles de procesamiento jerárquicamente inferiores. De esta forma, se evitaría una mayor complejidad y consecuentemente, un mayor retraso temporal. Por ello, se postula que si bien el estado atencional del sujeto repercute sobre su percepción, la atención no residiría en el origen de los mecanismos de compensación temporal.

Mediante la combinación de técnicas y métodos psicofísicos junto con el registro electroencefalográfico (EEG), se abordó el estudio de los mecanismos neuronales y correlatos de actividad eléctrica subyacentes a la percepción del movimiento. Se profundizó en la línea de investigación iniciada sobre los mecanismos de facilitación cortical que postula que dos objetos en movimiento convergente suman sus respectivas pre-activaciones, y por ello dan lugar a una mayor facilitación en la percepción del movimiento. Mediante el diseño de distintas configuraciones de estimulación, se avanzó en la caracterización de la dinámica espacio-temporal del fenómeno de facilitación cortical. Los resultados comportamentales son consistentes con la hipótesis de facilitación. El registro de potenciales evocados de corta latencia en derivaciones occipitales apunta a la ocurrencia en la corteza visual primaria, consistente con la acción de un mecanismo de bajo nivel. El análisis de tiempo-frecuencia de los resultados EEG reveló cambios en la sincronización de oscilaciones en bandas de frecuencias específicas en localizaciones occipitales, lo cual sugiere una comunicación favorecida en esta región. Además, se logró modular la latencia perceptiva modificando la atención y la percepción del movimiento. Se encontró una independencia entre estos procesos que sugiere que los mecanismos atencionales no residen en la base del mecanismo subyacente a la percepción del movimiento.

Introducción

Desde la Retina a la Corteza Visual Primaria

La visión es uno de los sistemas sensoriales primordiales en los humanos para explorar y conocer el mundo. Una gran proporción del cerebro de los primates está dedicada a la visión. Esto sugiere la importancia del sistema visual y además revela la complejidad que implica resolver el proceso cognitivo de ver, del cual hacemos uso sin aparente esfuerzo: solo se trata de abrir los ojos.

El primer paso en el proceso de la visión implica la transducción de la energía lumínica en señales eléctricas a cargo de los fotorreceptores (conos y bastones) en la retina-la porción neural del ojo- . Las células ganglionares proyectan sus axones en el tracto óptico y alcanzan estructuras diencefálicas y mesencefálicas (Fig. 1). El blanco principal en el diencefalo es el núcleo geniculado lateral del tálamo. Las neuronas del núcleo geniculado lateral proyectan sus axones mediante la radiación óptica de la cápsula interna hacia la corteza visual primaria, también denominada corteza estriada, área 17 de Brodmann o V1, ubicada sobre la cisura calcarina del lóbulo occipital (Rodieck, 1998).

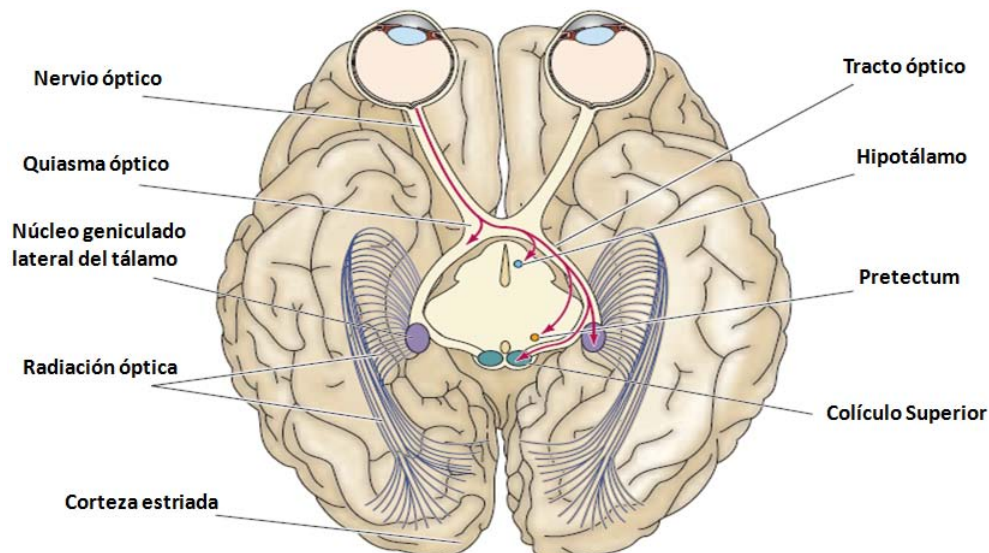


Figura 1_ Proyección central de las células ganglionares de la retina. La vía principal de los axones de las células ganglionares tiene como blanco el tálamo, pero además existe una importante vía de proyección hacia el colículo superior, el pretectum y el hipotálamo (Modificado de Purves, 2004).

Magnificación Cortical

La relación espacial que presentan las neuronas ganglionares en la retina se mantiene a lo largo de los relevos centrales conformando representaciones ordenadas o mapas de campo visual. Sin embargo, existen características de magnificación cortical que modulan la representación del campo visual de acuerdo a la proyección retinotópica mantenida en V1 (Fig. 2). La relación entre la posición que se mapea en la corteza y la posición del estímulo en el campo visual fue descrita por Schwartz (1980) como una función logarítmica que permite calcular la posición en la corteza considerando la excentricidad del estímulo y el ángulo meridional. La relación entre la posición de un estímulo en el campo visual y su mapeo cortical en primates y humanos indica en primer lugar, que existe una sobre-representación de la fovea, y además predice que en V1 habría un mayor cambio en el mapeo cortical para el movimiento vertical que para el movimiento en el eje horizontal.

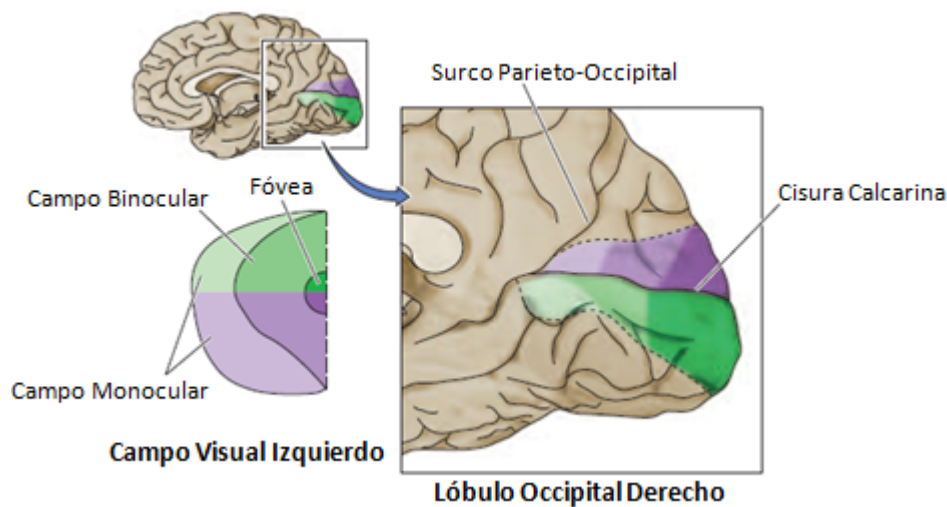


Figura 2_ Organización visuotópica de la corteza visual primaria en el lóbulo occipital derecho observado desde un corte medial sagital. Se indica con colores la región del lóbulo occipital ocupada por la corteza visual primaria. El área de la visión foveal del campo visual tiene una gran representación en la porción caudal o posterior del lóbulo, mientras que la visión periférica tiene una representación en porciones anteriores. Además la parte superior del campo es representada por debajo de la cisura calcarina (en verde) y el campo visual inferior se representa en la parte superior de la cisura calcarina (en violeta) (Modificado de Purves, 2004)

Organización Funcional de la Corteza Visual Primaria

La noción de campo receptivo fue desarrollada por Hartline en 1930-1940 mediante el estudio de los axones de neuronas individuales en el ojo lateral del cangrejo *Limulus* y en el ojo de la rana (Ratliff, 1974). El campo receptivo se define clásicamente como la porción de la superficie sensorial (retina) o ambiente (campo visual) en el cual un estímulo provoca el disparo de una célula. Las neuronas en el núcleo geniculado lateral y en la retina se activan frente a puntos luminosos y están caracterizadas por campos receptivos de tipo centro-periferia. Sin embargo, en V1 las neuronas se activan fuertemente frente a estímulos en forma de barras claras y oscuras o contornos, y son selectivas a la orientación de la barra (Gilbert and Wiesel, 1985).

Con respecto a la selectividad para la orientación, las neuronas en V1 se ordenan formando columnas, en las que se agrupan neuronas con campos receptivos de características similares. Las columnas adyacentes varían sutilmente la preferencia a la orientación, conformando un mapa de orientación columnar (Mountcastle, 1997).

Además de esta organización específica para la orientación, desde el núcleo geniculado lateral del tálamo existe una organización en capas que distingue neuronas magnocelulares y parvocelulares. Estas capas de neuronas reciben información de distintas células ganglionares, caracterizadas por diferentes tamaños. Las células ganglionares de tipo M proyectan a la capa magnocelular y son más grandes, con más arborización dendrítica y axones de mayor diámetro que las células ganglionares P, las cuales proyectan a la capa parvocelular. Asimismo, los axones de las capas magno y parvocelular del núcleo geniculado lateral, proyectan en diferentes estratos de la capa 4 en V1. Por lo tanto, la vía retino-geniculada se compone de una proyección magnocelular y otra parvocelular que transportan diferente tipo de información. Esto se debe a que las células M tienen campos receptivos más grandes, y sus axones tienen una mayor velocidad de conducción que las células P. Las M presentan respuestas transitorias a la presentación de estímulos mientras que las P tienen respuestas sostenidas. Las células P, reciben información de distintos tipos de conos en el centro y periferia de su campo receptivo con lo cual son capaces de transmitir información de color, a diferencia de las células M que reciben información

fundamentalmente de los bastones en la periferia de la retina y de tipos similares de conos, lo que las hace insensibles a las diferencias en la longitud de onda de la luz (Dacey, 2000). La información transportada por la vía parvocelular es especialmente importante para una alta resolución espacial, el análisis detallado de la forma, el tamaño y el color de los estímulos. La vía magnocelular es crítica para tareas de alta resolución temporal, evaluar la localización, la velocidad y la dirección de los objetos en movimiento. Además, se ha identificado una vía koniocelular relevante para la percepción del color (Kaplan and Shapley, 1986).

Percepción Visual

La percepción constituye un proceso cognitivo que da lugar a una relación operativa, práctica y adecuada con el medio en que vivimos. Las representaciones perceptivas, se enmarcan en las capacidades y limitaciones impuestas por la organización y estructura de los sistemas biológicos que las sustentan. La “realidad psíquica” que obra en nuestros pensamientos y acciones, no es necesariamente idéntica a la “realidad física” de los objetos percibidos. A pesar de estos desajustes, los mecanismos de percepción mantenidos por la selección natural dan lugar a un oportuno vínculo con el medio en que vivimos (Munar et al., 2007).

La corteza visual primaria (V1) es el primer nivel de procesamiento cortical de la información proveniente de la retina a través del nervio óptico y el pasaje por el núcleo geniculado lateral del tálamo. Clásicamente se ha interpretado a V1 como un filtro pasivo, que solamente genera información sobre contrastes locales y orientación, y que transfiere esa información a niveles corticales superiores donde ocurren procesos de mayor complejidad (Gilbert, 2008). Sin embargo, actualmente se construye una nueva interpretación ya que se constata que V1 está implicada en procesos mucho más complejos en el contexto de un entendimiento más dinámico y menos serial del procesamiento visual, donde las distintas áreas interactúan y cooperan para generar una interpretación de la escena visual. Las propiedades de las neuronas corticales que las hacen superiores o complejas se ven reflejadas en la dependencia de su respuesta por el contexto del estímulo. Las propiedades de las neuronas en V1 reflejan un proceso de modificación continua dependiente de la experiencia. Este proceso comienza en etapas tempranas de la vida mediante la incorporación de propiedades estructurales del mundo visual en las propiedades funcionales de las neuronas. Continúa a lo largo de la vida adulta, codificando la información sobre las diferentes características de las imágenes visuales con las cuales los individuos se familiarizan (Gilbert, 2008).

“The brain operates in an oscillatory mode, whose main task is prediction” (Buzsáki, 2006a).

La percepción es un proceso activo y constructivo, ya que no se trata de una simple recepción de estímulos que impactan en la retina y alcanzan el cerebro. Implica un aprendizaje a nivel evolutivo y a nivel del desarrollo en el que se conocen las regularidades estadísticas espacio-temporales del medio en el cual los organismos viven. El conocimiento a priori de estas regularidades estadísticas del mundo físico, nos confiere cierta capacidad predictiva y nos permite realizar inferencias, descartando en primer lugar las configuraciones menos probables (Clark, 2013). Las regularidades estadísticas en las imágenes naturales son esenciales para manejar la complejidad y ambigüedad de su interpretación (Kersten and Yuille, 2003). Por ejemplo, cuando un objeto se mueve en línea recta con velocidad constante, se puede predecir fácilmente sus posiciones futuras desde un punto dado en el espacio y en el tiempo. En este sentido, el cerebro no oscila entre todas las posibles configuraciones o posiciones que dicho objeto puede tomar, sino que se decide por la más probable y sus acciones, movimientos o decisiones, serán acordes a dicha predicción.

En las escenas naturales, los elementos vecinos tienden a presentar altas correlaciones temporales y espaciales (Weliky et al., 2003). Del mismo modo, la dinámica de respuesta temporal de las neuronas en la corteza visual primaria (V1), se encuentra en sintonía con las propiedades estadísticas de la escena visual (Fiser et al., 2004). En general la distribución de las conexiones está sintonizada para extraer la información más probable del ambiente. El pequeño costo que pagamos por la imperfección que inevitablemente se presenta cuando el cerebro se enfrenta ocasionalmente con un estímulo o configuración inusual, de baja probabilidad en el medio natural, son las ilusiones (Buzsáki, 2006b). En estos casos de ilusiones, los desajustes entre la realidad física y la experiencia perceptiva quedan al descubierto. El sistema resuelve eficazmente el conjunto de patrones estimulantes más probables por ser aquellos que le confieren ventajas adaptativas, pagando el menor costo de una performance sub-óptima en aquellas situaciones poco probables (Weiss et al., 2002).

Se han encontrado muchas ilusiones en los laboratorios de percepción cuando el sistema visual es forzado a trabajar en el límite de su capacidad de discriminación espacial y temporal. Las ilusiones y sesgos sistemáticos registrados en las respuestas de los sujetos, revelan información sobre los mecanismos corticales del procesamiento de la señal (Herzog et al., 2003).

Percepción del Movimiento

Una vez que la información visual de una escena impacta en la retina, debemos esperar decenas de milisegundos para que dicha información alcance la corteza y sea percibida. En ese tiempo un objeto en movimiento pudo haber avanzado varios metros. Juzgar correctamente la localización espacial de un objeto en movimiento -especialmente a altas velocidades- es fundamental para evitar peligros, evadir obstáculos o predadores, así como para garantizar el éxito en la planificación de acciones motoras, a la hora de cazar una presa, o manipular objetos. Si la información necesaria fuera retrasada como consecuencia de los tiempos de procesamiento y la conducción neuronal, la percepción del movimiento -fundamentalmente a altas velocidades- estaría sistemáticamente desfasada de la realidad física y atentaría contra la supervivencia (Jancke et al., 2004b). Sin embargo, esto no parece ocurrir en la mayoría de las circunstancias, por lo cual debe existir algún mecanismo, favorecido por la selección natural, que compense tal retraso perceptivo (Maiche et al., 2007).

Por ejemplo, algunos investigadores apoyan una explicación basada en mecanismos de extracción de características implementadas por células en V1 que median la modulación contextual por interacciones de centro-periferia (Hubel and Wiesel, 1968, Pack et al., 2003) y que explica la dinámica de la respuesta neuronal en áreas de asociación visual como MT (área visual medial temporal, también conocida como V5). Por otra parte, otras investigaciones argumentan sobre la acción de un mecanismo de filtro, en el cual el movimiento es computado por una mezcla de señales excitatorias e inhibitorias de diferentes canales espacio-temporales desde V1 a MT, siendo un proceso más complejo y que consume más tiempo (Smith et al., 2005, Rust et al., 2006).

Sorprendentemente muchos aspectos de la percepción del movimiento no han sido estudiados profundamente a lo largo de los años. En principio, algunos estudios psicofísicos destacaban que la percepción del movimiento atraviesa un complejo curso

temporal cuando se les presenta a los participantes señales ambiguas de movimiento ¹ (Yo and Wilson, 1992, Castet et al., 1993, Lorenceau et al., 1993), pero es solo más recientemente que la dinámica temporal de la percepción del movimiento ha recibido la atención de los fisiólogos (Livingstone et al., 2001). Si bien existe un acuerdo sobre las características temporales del procesamiento de los estímulos en movimiento, el origen de esa dinámica neuronal es un tema controversial.

Uno de los diseños experimentales para abordar el tema de la percepción del movimiento es la ilusión o “Efecto Flash Lag” (EFL), que constituye una tarea paradigmática en el estudio de la percepción del movimiento (Mackay, 1958, Nijhawan, 1994). Consiste en presentar un objeto en movimiento y un flash físicamente alineados en el espacio. Con este diseño se constata que el observador percibe al objeto en movimiento por delante del flash. En este sentido habría una facilitación para percibir objetos en movimiento respecto a objetos que se destellan simultáneamente. A partir de este efecto se han propuesto una serie de mecanismos que lo explican y que estarían implicados en la percepción del movimiento.

Mecanismo Neuronal subyacente al EFL:

Extrapolación del Movimiento

Nijhawan (1994) propuso que el sistema visual emplea las señales de movimiento para predecir espacialmente y extrapolar en el tiempo la posición del objeto. De esta manera se compensan los retrasos en el procesamiento. Como consecuencia de la extrapolación del objeto en movimiento, el flash se percibe atrasado, incluso si ambos objetos están alineados físicamente. Se postula que la extrapolación no ocurre en el caso del breve flash, ya sea porque éste no se mueve, o porque su duración es demasiado corta como para iniciar los mecanismos de extrapolación.

¹En el procesamiento visual temprano, las neuronas con pequeños campos receptivos sólo pueden responder al componente del movimiento perpendicular a la orientación del contorno que pasa a través de ellas (denominado “problema de apertura”). Un patrón de movimiento visual con contornos de diferente orientación puede generar respuestas neuronales conflictivas sobre la información del movimiento.

Integración Temporal y Postdicción

El modelo de integración temporal propone que el sistema visual integra las señales de posición en el tiempo y se basa en dicha integración para estimar la posición de un objeto en movimiento. Según esta hipótesis, en el EFL el sistema visual integra información tras la aparición del flash, provocando por esta razón, un retraso en la percepción (Eagleman and Sejnowski, 2000).

La hipótesis de postdicción sugiere que el flash constituye un estímulo de alta saliencia, provocando un *reseteo* en el modelo interno de integración del movimiento, y éste debe ser re-construido. Al tiempo que el modelo interno del mundo está siendo re-construido, el objeto en movimiento se mueve más por lo cual es percibido por delante de la posición del flash.

Mecanismos Atencionales

Existen investigaciones que postulan la intervención de mecanismos de alto nivel, como los mecanismos atencionales, que modularían la latencia perceptiva como consecuencia de cambios en el foco atencional (Baldo and Klein, 1995, Krekelberg and Lappe, 2001). Según esta hipótesis el cambio en el foco atencional estaría dado por una captura de la atención provocada por la aparición del flash. Al presentarse un estímulo de características salientes junto con el movimiento, éste provocaría la captura atencional y por lo tanto su procesamiento y detección implicaría más tiempo.

El debate entre la participación de mecanismos de alto nivel, como la atención, en procesos de bajo nivel implicados en la percepción es un debate vigente. Es decir, el vínculo entre mecanismos tardíos y complejos, y mecanismos perceptivos tempranos constituye un tema no resuelto (Khurana et al., 2000).

Latencias Diferenciales

Otra de las explicaciones para el EFL, se basa en la existencia de latencias visuales diferenciales (Purushothaman et al., 1998). Según esta hipótesis dicho efecto ocurre simplemente porque el sistema visual responde con latencias más cortas a los estímulos en movimiento que a los flashes. Así, la coincidencia temporal de las representaciones neuronales de los dos estímulos ocurre cuando el estímulo en

movimiento se encuentra más adelante en su camino y no cuando ambos estímulos coinciden físicamente.

A favor de la hipótesis de latencias diferenciales, se han realizado registros poblacionales de neuronas en la corteza visual primaria del gato (Fig. 3), que muestran que la actividad en un cierto punto en V1 presenta latencias significativamente reducidas para los objetos en movimiento respecto a las respuestas encontradas para el estímulo flash (Jancke et al., 2004a, Jancke et al., 2004b).

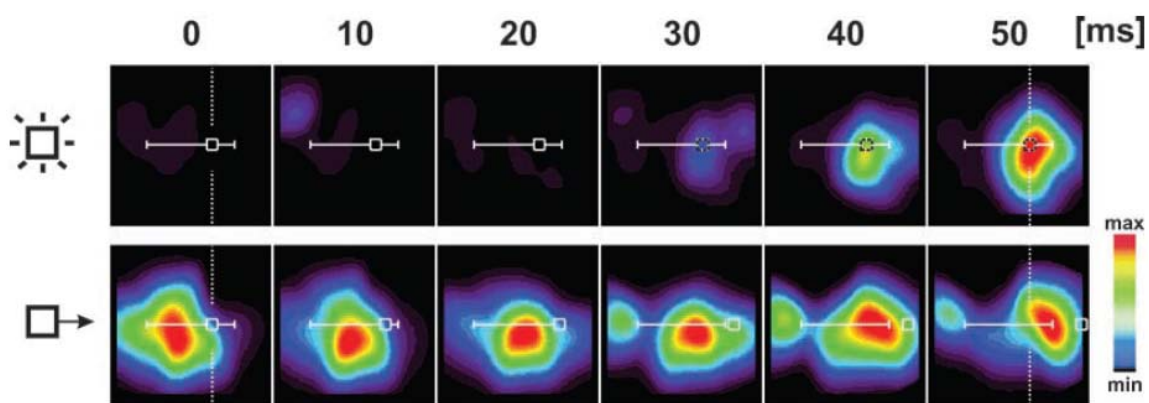


Figura 3_ Registro de la distribución de actividad en V1 representada como el campo receptivo poblacional. Se muestra la actividad en código de color en función del tiempo (columnas cada 10 ms). La fila superior muestra la actividad frente a un estímulo estático de aparición corta (tipo flash) y la inferior la actividad para un estímulo móvil. El estímulo móvil evoca un pico de actividad poblacional registrado en lapsos de tiempo previos a 0, y en tiempo 0 el estímulo móvil y el flash tienen la misma posición. En los instantes posteriores de tiempo surge la actividad para el flash mientras que el pico de actividad para el movimiento continúa propagándose. Cuando la actividad para el flash alcanza su máximo (50 ms) el pico de movimiento ha pasado la posición del flash debido a un procesamiento más rápido o favorecido (Jancke et al., 2004b).

¿Qué sustrato neuronal sustenta la existencia de latencias diferenciales?

Conexiones Horizontales

El elemento funcional central de los sistemas sensoriales es el campo receptivo: la porción de la superficie sensorial (retina) o ambiente (campo visual) en el cual un

estímulo provoca el disparo de una célula. Sin embargo, desde los trabajos originales en campo receptivo, se conocía que la respuesta de la célula puede ser modulada en una amplia región y que esta área extendida debe ser incorporada en la definición de campo receptivo (Kuffler, 1953). La definición del campo receptivo depende de la naturaleza del estímulo utilizado para medirlo. Consecuentemente, la caracterización del campo receptivo ha atravesado cambios de acuerdo al uso de estímulos complejos y la exploración de las influencias contextuales (Gilbert, 2008).

Las interacciones de contexto evidenciadas tanto a nivel perceptivo como a nivel de los campos receptivos presentan una estrecha relación con la geometría de los circuitos corticales. De hecho, parte de la evidencia original de que las neuronas en V1 integran información sobre grandes áreas del espacio visual surge de conexiones intercelulares, que revelan una red de conexiones de largo alcance que se extienden varios milímetros en paralelo a la superficie cortical. Dada la organización topográfica de la corteza visual primaria, estas conexiones permiten que las células integren información de un área de la corteza visual representando un área relativamente grande del espacio visual (Gilbert and Wiesel, 1979, Rockland and Lund, 1982, Martin and Whitteridge, 1984).

El descubrimiento de estas conexiones fue sorprendente dado que su alcance es mayor que el campo receptivo clásico identificado por métodos convencionales. La solución para esta aparente contradicción es que las conexiones horizontales ejercen una influencia moduladora, sin activar por sí mismas a sus células blanco. Sin embargo, su influencia puede ser considerable si se activan junto con otros estímulos. Una característica distintiva de las conexiones horizontales es la distribución agrupada de las colaterales axonales. Dicha distribución otorga a las conexiones horizontales una considerable especificidad intrínseca, mediante la cual el patrón de conexiones se ordena de acuerdo a la arquitectura funcional de la corteza.

Como se mencionaba anteriormente, las células en V1 son selectivas a la orientación del estímulo que se ubica sobre su campo receptivo, y las células con preferencia de orientación similar se distribuyen en columnas que presentan un cambio regular en la selectividad a la orientación, con una periodicidad entre los 0.75-1mm. Las

agrupaciones de conexiones horizontales unen columnas con similar preferencia de orientación (Gilbert and Wiesel, 1989, Malach et al., 1993, Weliky et al., 1995, Bosking et al., 1997). Esta característica hace que las conexiones horizontales sean funcionalmente relevantes para el procesamiento de contornos (Series et al., 2003).

Facilitación Cortical por Conexiones Horizontales en la Percepción del Movimiento

Los estudios de imágenes ópticas (Jancke et al., 2004a) y los registros intracelulares (Bringuier et al., 1999) demuestran que las interacciones laterales a través de las conexiones horizontales de largo alcance propagan actividad con una velocidad en el rango de 0.05-0.5 metros/segundo (Georges et al., 2002). Esta velocidad característica de las conexiones de largo alcance en V1 es estable en las estimaciones entre especies (Lorenceau et al., 2001). Con estas propiedades, las conexiones horizontales no son solo importantes para el procesamiento de contornos, sino que además ofrecen una posible explicación a la hipótesis de latencias diferenciales en la percepción del movimiento y constituyen un posible sustrato para la hipótesis de facilitación en la percepción del movimiento (Fig. 4).

Estas conexiones pueden mediar la pre-activación de áreas en la corteza visual en la dirección del movimiento, provocando así un aumento en la probabilidad de disparo del potencial de acción cuando el estímulo efectivamente alcanza el campo receptivo pre-activado (Jancke et al., 2004b). Esto es concordante con lo establecido respecto a que la respuesta de las neuronas en V1 frente a un estímulo presentado en el campo receptivo clásico (supra-umbral), puede ser modulada por estímulos localizados fuera del campo receptivo clásico en regiones adyacentes del campo visual (Bringuier et al., 1999, Khoe et al., 2004). Estas observaciones apoyan la interpretación de las representaciones sensoriales en términos de códigos poblacionales, ya que un gran número de neuronas contribuyen a la representación cortical de los estímulos (Jancke et al., 1999).

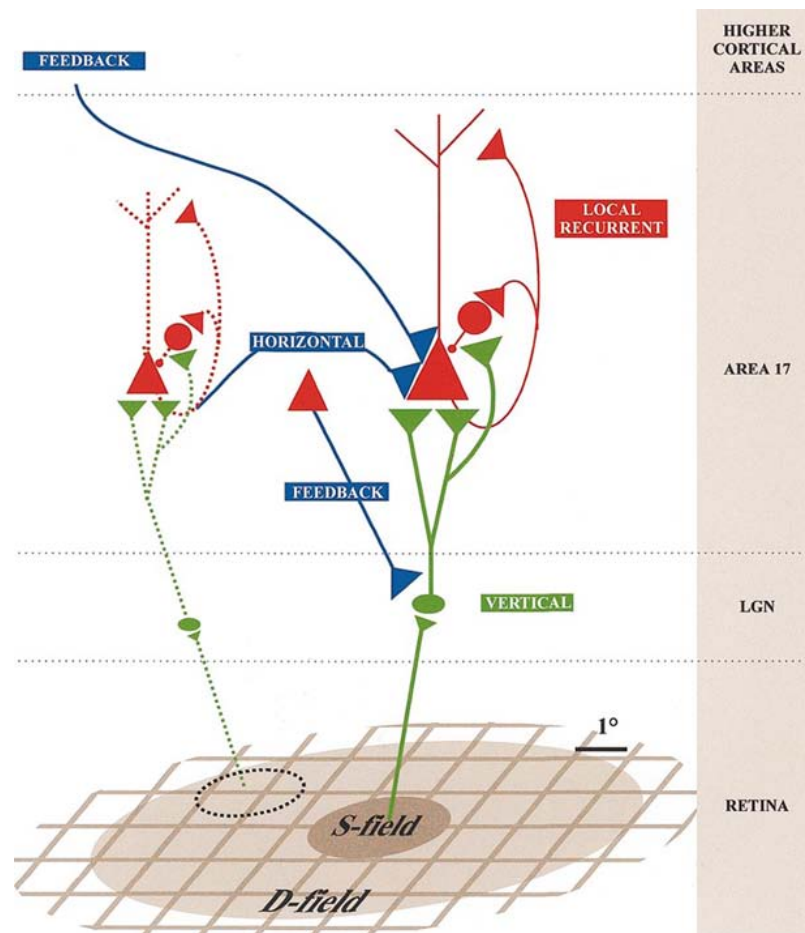


Figura 4_ Esquema del campo receptivo clásico (S-field) y el campo receptivo no clásico (D-field). Las representaciones corticales de zonas vecinas en la retina se conectan mediante conexiones horizontales, que constituyen un posible substrato neuronal para el mecanismo de facilitación mediando el esparcimiento de actividad sub-umbral (Chavane et al., 2000).

Conexiones horizontales: Antecedentes Electrofisiológicos y Comportamentales

Existen resultados comportamentales consistentes con la conocida microanatomía de la corteza visual primaria en la cual las conexiones horizontales de largo alcance conectan columnas corticales (Fig. 5). En este sentido, las conexiones horizontales que dan lugar a interacciones laterales en la corteza se traducen en consecuencias a nivel de la percepción, por impactar en las propiedades del campo receptivo. Por ejemplo, se ha visto que el umbral de detección para estímulos visuales puede ser influenciado por la información que se presenta en regiones adyacentes del campo visual. En este sentido, se constató que la detección de un estímulo tipo barra o segmento ocurre con un 40% menos de contraste si está presente una segunda barra colineal y cercana,

respecto a la presentación de la barra blanco únicamente (Dresp, 1993, Polat and Sagi, 1993, 1994, Kapadia et al., 1995). Además, la respuesta de las células en las capas superficiales de V1 a la presentación de una barra en el centro del campo receptivo se ve facilitada cuando se presenta una segunda barra colineal fuera del campo receptivo clásico (Kapadia et al., 1995).

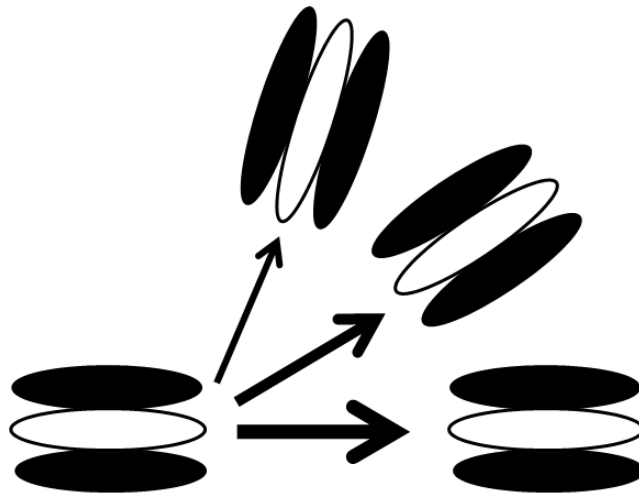


Figura 5_ Representación de la microanatomía de la corteza visual primaria, en la cual las conexiones horizontales conectan más fuertemente a las columnas corticales con preferencias de orientación similar y menos fuertemente a aquellas columnas selectivas para orientaciones disímiles.

Del mismo modo, se constató que el umbral de detección para un parche Gabor ² de bajo contraste, disminuye cuando se presentan parches adyacentes o “flancos” con una orientación colineal al estímulo blanco, en comparación a cuando los flancos se disponen con orientación ortogonal al estímulo blanco (Khoe et al., 2004). Además, el grupo de Khoe (2004) registró los potenciales evocados (Fig. 6) durante dicha tarea de detección y encontró una distribución de voltaje en la línea media occipital consistente con la existencia de un generador en la corteza visual primaria (C1, P1, N1). Asimismo, registraron un incremento en la deflexión positiva de las derivaciones occipitales entre los 80 y los 140 ms posteriores a la presentación del parche Gabor rodeado por parches colineales.

² Un parche Gabor constituye un estímulo visual con un perfil de luminancia espacial sinusoidal modulado por una función gaussiana. Se describe más detalles en la sección “Materiales y Métodos” en “Estímulos”.

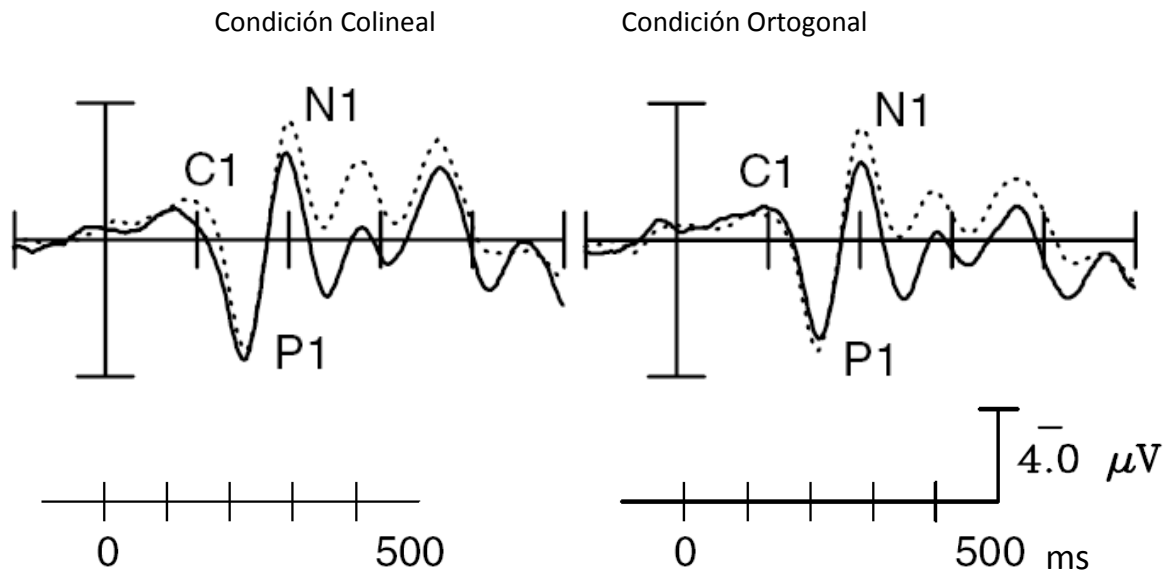


Figura 6_ Potenciales evocados registrados en la derivación occipital medial para la condición de estimulación colineal y ortogonal de los flancos respecto al estímulo blanco. Los ERP contienen los componentes C1, P1 y N1 (modificado de (Khoe et al., 2004)).

El componente C1 registrado en los potenciales evocados en derivaciones occipitales, es indicador de procesamiento en la corteza visual primaria dada su corta latencia en relación al estímulo blanco foveal (inicio a los 60 ms y pico menor a los 100 ms) y su localización occipital (Rauss et al., 2011). C1 surge al estimular la zona de la fovea que activa V1 en la cisura calcarina. Es relevante destacar que la representación de la fovea en la corteza presenta grandes diferencias individuales en cuanto a su tamaño y localización (Dougherty et al., 2003) por lo que la localización precisa del meridiano horizontal es sutil y suelen activarse neuronas con orientación opuesta, lo cual dificulta en ocasiones la visualización de este componente en los potenciales evocados (Fig. 7). La reversión de polaridad de C1 es otra característica que sugiere un generador neuronal en áreas visuales tempranas, dado que V1 es la única área visual temprana en la que las neuronas que codifican para diferentes partes del campo visual presentan una orientación opuesta.

Otros estudios psicofísicos también han revelado resultados comportamentales análogos para la detección del estímulo blanco, y consistentes con la microanatomía de V1. Polat & Sagi (1993, 1994) han propuesto el “paradigma de interacción lateral” en el cual la percepción de un estímulo de bajo contraste se ve fuertemente

influenciado por la presencia y orientación de estímulos flancos que se presentan adyacentes en el campo visual.

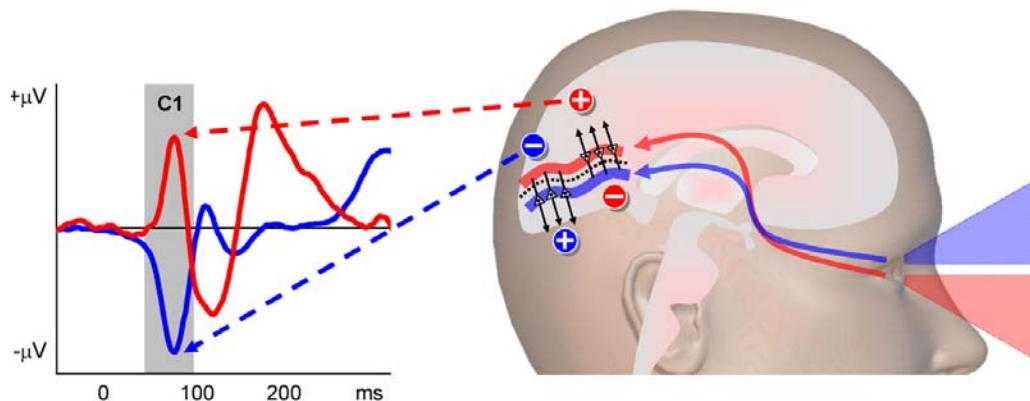


Figura 7_ La estimulación del campo visual superior vs inferior activa poblaciones neuronales orientadas con dirección opuesta en la cisura calcarina generando polaridad opuesta en el componente C1 (Rauss et al., 2011).

Encontraron una facilitación en la detección cuando los flancos y el blanco presentan la misma orientación en comparación a la presentación del blanco solamente. Además no registraron facilitación cuando los flancos y el blanco se disponen ortogonales entre sí. Esta observación ha sido replicada y generalizada en varias investigaciones (Polat and Sagi, 1993, Kovacs and Julesz, 1994, Polat and Sagi, 1994, Zenger and Sagi, 1996, Bonnef and Sagi, 1998, Snowden and Hammett, 1998, Williams and Hess, 1998, Solomon et al., 1999, Freeman et al., 2001, Zenger-Landolt and Koch, 2001). En general los resultados se discuten en relación a la arquitectura de las conexiones horizontales en la corteza visual primaria. Si bien hay muchas investigaciones que han estudiado la fisiología de las conexiones horizontales en primates no humanos, muy pocas investigaciones combinan el abordaje electrofisiológico con el psicofísico para profundizar en la participación de las conexiones horizontales en la percepción de los humanos (Khoe et al., 2004) y aún menos en la percepción del movimiento (Georges et al., 2002).

Debate sobre Jerarquía e Interacción entre los procesos Cognitivos

La visión clásica del procesamiento de la información en el cerebro está basada en la organización jerárquica. Las vías de procesamiento en el sistema visual comienzan con el análisis de características muy simples y locales, y la representación de la información visual se va complejizando a medida que se avanza en el nivel de jerarquía. Sin embargo, hay quienes plantean que desde un punto de vista computacional, es poco probable que los mecanismos *feed-forward* puedan alcanzar por sí mismos un patrón de reconocimiento flexible e invariante en un ambiente complejo y en permanente cambio. Existen hallazgos que destacan el alcance, el papel y la diversidad funcional de las interacciones de alto nivel de tipo *top-down* en la corteza. Este punto de vista establece que cualquier área de la corteza cerebral, incluyendo la corteza visual primaria, es afectada por la influencia de tipo *top-down*. La idea general de la influencia *top-down* es que la información compleja, que es representada en niveles superiores de procesamiento, influye sobre procesos más simples que ocurren en niveles inferiores previos. Mientras que algunos trabajos sobre atención sugieren que sus influencias son significativas solo en niveles superiores de la vía visual, otros postulan que incluso en los niveles más tempranos del procesamiento cortical las propiedades funcionales de las neuronas son sujeto de la influencia de la atención, así como de otras formas de modulación de tipo *top-down* (Gilbert and Sigman, 2007).

Atención

La atención no se define como una función unitaria, si no que se han identificado 3 redes neuronales relacionadas a distintos aspectos de la atención (Fan et al., 2005). Estas redes llevan adelante las funciones de alerta, orientación y atención ejecutiva (Fan et al., 2007). El sistema atencional de alerta, permite alcanzar y mantener un estado de alerta, y se asocia a la activación de áreas parietales y frontales del hemisferio derecho. El sistema de orientación, da lugar a la selección de información desde la entrada sensorial, y se asocia con activación en ciertas regiones del lóbulo parietal y frontal. Por último, el sistema de control ejecutivo, permite resolver conflictos entre posibles respuestas, y se vincula fundamentalmente con áreas corticales frontales y prefrontales (Fan et al., 2002). Si bien estas redes atencionales

son independientes, estos sistemas cooperan y trabajan en estrecha interacción (Raz and Buhle, 2006).

Además, se han establecido dos componentes de la atención: el componente endógeno y el componente exógeno. El componente endógeno de la atención trabaja bajo un control voluntario y consciente, que depende del resultado de los procesos perceptuales sujetos a la guía ejecutiva y objetivos del individuo, presenta un curso temporal lento y de larga duración (Fischer and Weber, 1998). La atención endógena sustenta la selección de estímulos sensoriales basada en objetivos internos o expectativas (Corbetta et al., 2008).

El componente exógeno actúa de forma automática, involuntaria, y con un rápido curso temporal. Este tipo de atención especializada en la detección de estímulos inesperados y relevantes para el comportamiento, recibe el nombre de atención exógena porque implica un proceso guiado por estímulos externos (Baars, 2007). El componente exógeno es central para re-orientar la atención rápidamente frente a un estímulo novedoso, potencialmente peligroso, o hacia una recompensa. Si bien se interpreta como un componente automático implica una compleja interacción de sistemas corticales especializados para la selección de información sensorial (Corbetta et al., 2008).

Un procedimiento seminal para el estudio de la atención es el paradigma de claves de Posner en el cual los participantes tienen que responder lo más rápido posible a un estímulo periférico que puede ser precedido por una clave central o periférica (Posner, 1980). Es relevante profundizar sobre la red de orientación que es la que permite la alineación de la atención con la fuente de señal sensorial. La orientación puede ser manipulada por la presentación de una clave periférica que indica dónde en el espacio es probable que se presente el estímulo blanco, dirigiendo la atención hacia la ubicación señalada por la clave (Posner, 1980). Cuando se presenta un estímulo blanco en la localización contraria a la señalada por la clave, la atención tiene que desengancharse y moverse a una nueva localización lo cual se traduce en un aumento en el tiempo de respuesta del participante. Este proceso activa a la unión temporal-parietal (Corbetta and Shulman, 2002) y las lesiones en la unión temporal parietal han

sido consistentemente correlacionadas con dificultades en la orientación (Karnath et al., 2001, Posner and Rothbart, 2007).

Si bien se sabe que la habilidad para realizar tareas de discriminación visual mejora cuando se presenta el estímulo blanco en la localización previamente señalizada por una clave que en las localidades no señalizadas, la naturaleza y significación de los correlatos neuronales de este fenómeno son fuente de debate. Mientras que algunos investigadores postulan que las áreas visuales que son directamente moduladas por la atención incluyen a neuronas en áreas secundarias (extra-estriadas), no queda claro si la atención también modula directamente la respuesta de las neuronas en la corteza visual primaria. Por ejemplo Motter (1993) encontró que la tasa de disparo de las neuronas en V1 es afectada por la atención, mientras que el grupo de Luck no encontró ningún efecto de la atención en V1 (Luck et al., 1997).

¿Cómo abordar el estudio de la Percepción en humanos?

Psicofísica

La percepción y su relación con los atributos físicos del estímulo, puede ser analizada con las herramientas de los métodos psicofísicos. Dichos métodos resultan particularmente útiles en la investigación de los mecanismos de adquisición y procesamiento de la información visual en participantes humanos voluntarios (Kandel, & Wurtz, 2001). Las herramientas psicofísicas, económicas y no invasivas, permiten realizar mediciones del comportamiento que revelan procesos internos, pudiendo vincular los resultados con los mecanismos neuronales que los explican (Pelli & Farell, 1995).

El tiempo empleado por el participante para generar un juicio acerca de un estímulo, conocido con el tiempo de reacción (TR), representa una primera medida de su rendimiento y una aproximación para revelar los procesos mentales (Pelli & Farell, 1995). Este tiempo, constituye una variable de gran importancia dado que contiene información sobre las distintas etapas del procesamiento de la información que realiza nuestro sistema nervioso. La psicofísica de los TR tiene como idea de base que la complejidad del procesamiento aumenta el TR, es decir que cuanto más compleja es una tarea, más tiempo se necesita para emitir una respuesta.

La psicofísica de la visión nos ofrece una amplia variedad de estímulos que pueden ser utilizados para explorar la percepción del movimiento, como por ejemplo grillas, puntos en movimiento o segmentos que nos permiten caracterizar la percepción del movimiento al variar parámetros del estímulo como la orientación, velocidad, distancia, frecuencia espacial, frecuencia temporal, contraste, coherencia del movimiento, excentricidad, duración, entre otros (Lorenceau, 2001).

Registro Electroencefalográfico y Oscilaciones

Las neuronas y los grupos neuronales presentan la propiedad intrínseca de oscilar. El registro de la actividad eléctrica asociada al funcionamiento cerebral puede realizarse mediante el electroencefalograma (EEG). La señal eléctrica cortical es detectable a través del cuero cabelludo mediante la colocación de electrodos, y por ser un método no invasivo, es particularmente útil en la investigación de las funciones cognitivas en

humanos. Además, el registro EEG tiene una alta resolución temporal que lo hace especialmente adecuado para el estudio de la percepción del movimiento. Sin embargo la resolución espacial es pobre, y por lo tanto no es la técnica más adecuada para estudiar fenómenos que varían espacialmente (Fig. 8).

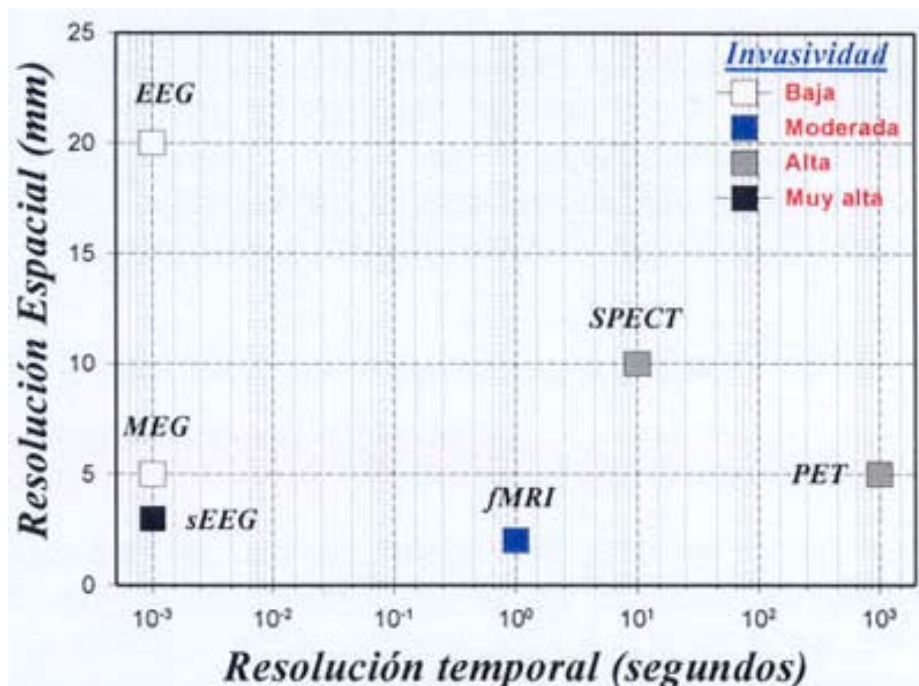


Figura 8_ Representación de la capacidad de resolución espacial (milímetros) vs resolución temporal (segundos) de distintas técnicas de imagenología cerebral (EEG: electroencefalografía, MEG: magnetoencefalografía, sEEG: electroencefalografía intracerebral, fMRI: imagenología por resonancia magnética funcional, SPECT: tomografía por emisión de fotón único, PET: tomografía por emisión de positrones). Se observa que el EEG tiene una capacidad de resolución temporal en el orden de los 10^{-3} segundos, mientras que su resolución espacial está en el orden de los 20 mm.

En cuanto al origen de la señal EEG registrada en el cuero cabelludo, se ha descartado a nivel fisiológico que los potenciales de acción en el axón constituyan una parte importante de la señal EEG, y se considera que está principalmente originada por los potenciales postsinápticos (Carretié, 2001). De hecho, se ha visto que al eliminar mediante anestesia profunda los potenciales de acción en el cerebro de gatos, sigue registrándose la señal EEG (Li and Jasper, 1953). Posiblemente esto se deba a que a pesar de que los potenciales de acción son más potentes, son mucho más breves que los potenciales postsinápticos. Además, el cráneo y el tejido neural son malos conductores y actúan como filtro pasa bajo, eliminando las señales de alta frecuencia.

Sumado a esto, la actividad eléctrica de cada neurona particular es muy débil, por lo que únicamente es posible registrar en el cuero cabelludo la actividad integrada o sumada de un alto número de neuronas. Relacionado con lo dicho antes, la breve duración de los potenciales de acción hace que sea menos probable que se sumen para generar campos eléctricos macroscópicos visibles por el EEG. A nivel anatómico, tampoco parece ser el origen de dicha actividad las estructuras neuronales cerradas (por ejemplo, núcleos del tronco cerebral) dado que la actividad de estas neuronas se anula entre ellas si se intenta registrar desde el exterior (Lorente, 1974). Las estructuras que sí parecen originar los campos eléctricos detectables desde el exterior son las estructuras neuronales abiertas, como las neuronas que se orientan en capas de forma paralela en la corteza, cerebelo y tálamo (Carretié, 2001).

La combinación del registro psicofísico y el registro EEG para la investigación de la percepción permite relacionar medidas neurofisiológicas y comportamentales en humanos, de modo no invasivo y con bajo costo. La conjunción de las ventajas de estas dos metodologías es especialmente útil para la elucidación de mecanismos corticales implicados en la percepción del movimiento.

Tipos de Actividad Oscilatoria y Análisis

Según la clasificación propuesta por Galambos (1992) la actividad oscilatoria puede ser espontánea, inducida, o evocada (Fig. 9).

Todos estos tipos de actividad se diferencian por el grado de corrimiento de fase respecto al estímulo (denominado *phase-locking* en inglés). Según este criterio, la actividad espontánea no presenta ninguna correlación con la ocurrencia del estímulo o condición experimental. La actividad inducida sí se correlaciona con el estímulo, pero no presenta una relación estricta de fase con la presentación del estímulo (denominado *jitter* en inglés). Por su parte, la actividad evocada presenta un corrimiento de fase estrictamente correlacionado con la presentación del estímulo en todos los ensayos que se repite la presentación del mismo.

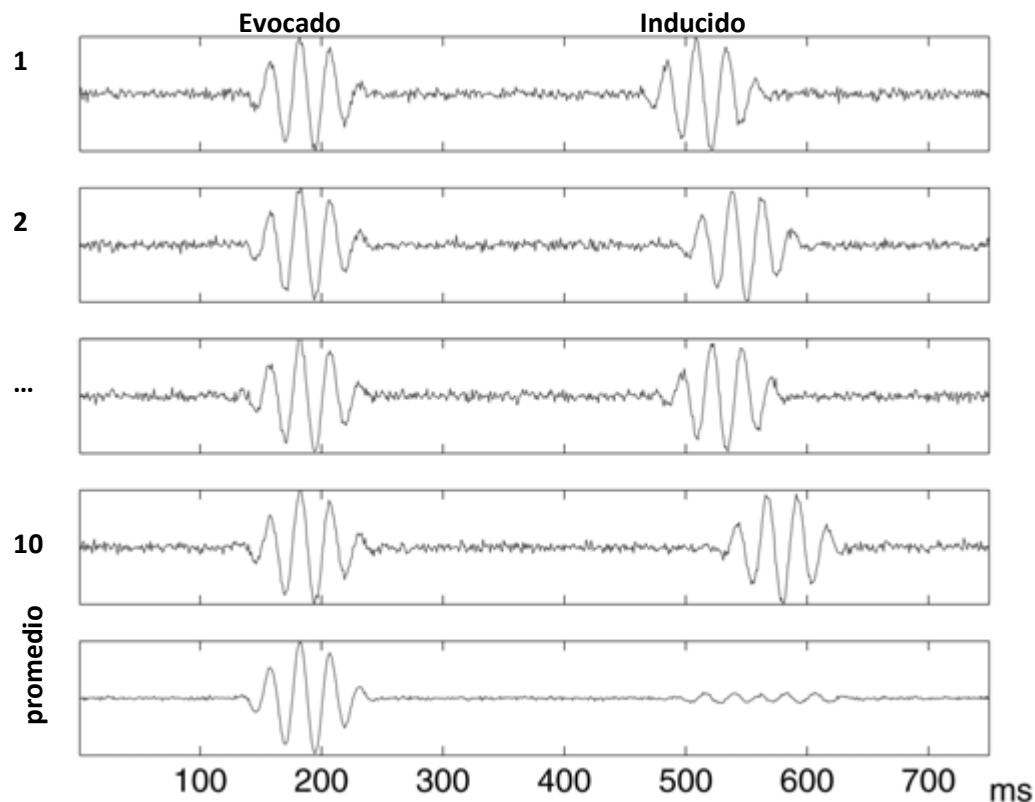


Figura 9_ Si las oscilaciones ocurren con la misma latencia tras la aparición del estímulo y con la misma fase relativa al estímulo en múltiples ensayos, se consideran evocadas por el estímulo (filas 1-4 de la columna izquierda “evocado”). Si la latencia o la fase varían en relación a la aparición del estímulo, se considera que las oscilaciones son inducidas por el estímulo (filas 1-4 de la columna derecha “inducido”). La actividad evocada se adiciona en el promedio, mientras que la inducida puede cancelarse (fila 5) (Modificado de Herrmann et al., 2005).

La actividad evocada, que comienza siempre al mismo tiempo tras la estimulación, se adiciona y es visible en el gran promedio, conocido como Potencial Evocado (PE)³ (Herrmann et al., 2005).

Potencial Evocado (PE)

El abordaje de PE permite enfocarse en la señal electrofisiológica que ocurre sistemáticamente después de presentarse el estímulo de interés (Rockstroh et al., 1982).

³El término “Potencial Evocado” será utilizado en este trabajo para referirse a los cambios rápidos en la actividad eléctrica del sistema nervioso originados por eventos o estímulos puntuales y con una estricta relación de fase con el estímulo. Otras denominaciones posibles son: Potencial Relacionado al Evento (PRE), Potencial Relacionado con Acontecimientos Discretos (PRAD) o en inglés *Evoked Potential*.

La reducida amplitud de los potenciales en comparación con otros eventos fisiológicos, puede dificultar la identificación de la señal de interés. Por esta razón, en los diseños experimentales se presenta el estímulo repetidamente. Luego se fragmenta la señal EEG registrada un tiempo antes y un tiempo después de la presentación del estímulo de interés y se promedia eliminando de la señal resultante los eventos no evocados por el estímulo. Generalmente se establece el tiempo de presentación del estímulo como tiempo cero. Las ondas de PE se describen según la secuencia de aparición respecto al tiempo cero del estímulo y según la polaridad de la deflexión. Por ejemplo, el componente N1 refiere a la primera deflexión negativa en la onda, y P2 sería el segundo pico positivo. En la descripción de los PE, también pueden incluirse las latencias, por ejemplo N100 constituye un pico negativo a los 100 ms respecto a la presentación del estímulo (Carretié, 2001).

Análisis de Ensayos Individuales

El análisis de ensayos individuales puede proveer información a la que no es posible acceder visualizando el promedio de PE. Aunque la realización de estos grandes promedios mejora la relación señal/ruido, implica una pérdida de información sobre las variaciones sistemáticas o no sistemáticas entre ensayos individuales (Quiroga, 2007). Se ha postulado que el análisis de los ensayos individuales es particularmente útil para evidenciar aspectos del curso temporal de la respuesta neuronal asociada a procesos cognitivos (Eichele et al., 2008).

Análisis de Tiempo-Frecuencia (TF)

Las señales EEG pueden descomponerse en oscilaciones sinusoidales de distintas frecuencias en el tiempo mediante métodos de análisis de TF. Existen diversos métodos que permiten extraer oscilaciones en determinados rangos de frecuencia. Entre dichos métodos se encuentra la transformada de Fourier, el análisis wavelet, análisis de multitapers, entre otros. El análisis de TF es un abordaje más sensible, en comparación con los PE, que puede ser de particular utilidad para el estudio de procesos cognitivos.

En función de la frecuencia registrada se clasifican los distintos tipos de actividad EEG en diferentes dominios de frecuencia (Fig. 10), denominados según el alfabeto griego: alfa, beta, gamma, theta y delta (Herrmann et al., 2005).

Frecuencia	Denominación
0-4 Hz	Delta
4-8 Hz	Theta
8-12 Hz	Alfa
12-30 Hz	Beta
30-80 Hz	Gamma

Figura 10_ Escala de frecuencias (Hz) de las oscilaciones neuronales y sus denominaciones según el alfabeto griego.

Es necesario considerar que las propiedades de filtro pasa bajo del cráneo y el tejido neural, que han sido mencionadas anteriormente, eliminan las señales de alta frecuencia en el registro a nivel del cuero cabelludo, lo que dificulta el análisis de este tipo de oscilaciones en abordajes no invasivos.

Análisis Wavelet

La transformación wavelet descompone una señal temporal en términos de versiones trasladadas y dilatadas de una forma de onda finita (denominada wavelet madre). Las señales neuroeléctricas típicamente varían su composición espectral en función de la topografía y el tiempo del registro. A diferencia de la transformada de Fourier, que pierde la información temporal de la señal para obtener una representación en el espacio de las frecuencias, la transformación wavelet permite construir una representación tiempo-frecuencia de una señal con una muy buena localización tanto en tiempo como en frecuencias (Samar et al., 1999, Quiroga et al., 2001). La técnica en su forma continua se basa en calcular la convolución de la wavelet con la señal para cada valor de escala de la misma. El análisis wavelet utiliza ventanas temporales grandes donde se necesita precisión en frecuencias bajas y ventanas temporales chicas donde se requiere información sobre las altas frecuencias (Herrmann et al., 2005). La señal temporal es procesada sucesivamente por filtros pasa bajo y pasa alto que permiten separar de la señal los componentes de baja y alta frecuencia. Luego, el mismo procedimiento se aplica sobre los componentes que han sido removidos de la

señal original. El resultado de este procedimiento es una descomposición en componentes ortogonales de la señal original con sus respectivos coeficientes (que indican la presencia de cada componente en cada momento de la señal) (Yordanova et al., 2001).

Existen diversas funciones wavelets con variedad de formas. Algunas wavelets no se asemejan a las señales biológicas (ej. Haar) mientras que otras sí tienen una forma similar a las señales biológicas y especialmente a las señales neuronales. En este sentido, es conveniente elegir una función wavelet que presente la mayor coincidencia con la señal que se quiere estudiar, para obtener una resolución óptima de los eventos de interés (Samar, et al., 1999).

Entre las funciones wavelets, se encuentra la función Morlet compleja, la cual consiste de una parte imaginaria y una real moduladas por una envolvente Gaussiana (Fig. 11). Las wavelets sinusoidales, como la Morlet, son ideales para detectar actividad sinusoidal EEG ya que presentan grandes coincidencias (Schiff et al., 1994).

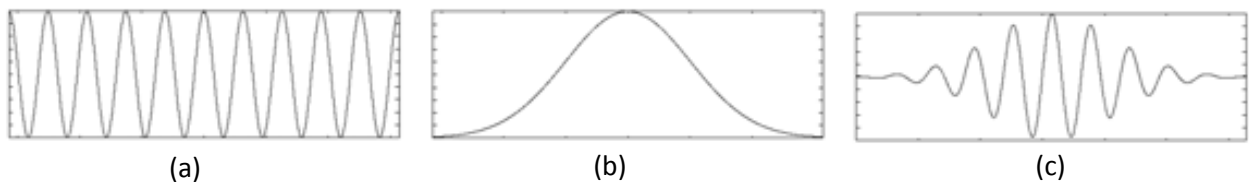


Figura 11_ Representación de una función wavelet (c) que surge de multiplicar una función sinusoidal (a) con una función envolvente (b).

Análisis de Fase

Las oscilaciones pueden ser concebidas y visualizadas en la dimensión del espacio o del tiempo. El plano de la fase de una oscilación puede representarse como un círculo. En esta representación se puede recorrer una, dos o billones de veces el círculo y siempre se llegará al mismo punto. El recorrido sobre este círculo puede medirse como corrimiento de fase (Fig. 12). De modo alternativo, la periodicidad puede visualizarse como una serie de ondas seno. Al recorrer esta representación no llegaremos al mismo punto, sino que el sistema evoluciona en el tiempo. En ambas formas de comprender la periodicidad de la señal oscilatoria en un sistema periódico, el pasado puede predecir el futuro de la posición o el momento (Buzsáki, 2006a).

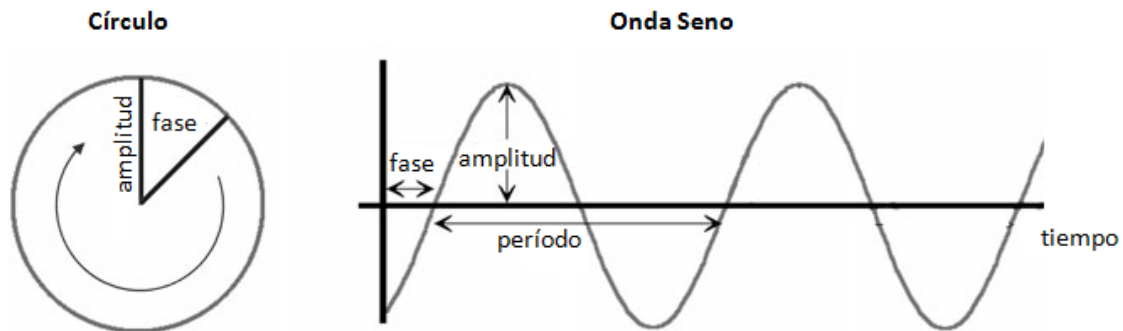


Figura 12_ Las oscilaciones ilustran una relación ortogonal entre la frecuencia y el tiempo y entre el espacio y el tiempo. La oscilación puede representarse como un círculo (izquierda) dando la idea de que no hay cambio, o de modo alternativo el evento representado como una onda seno evoluciona en el tiempo (derecha) (Modificado de Buzsáki, 2006a)

Las oscilaciones constituyen una propiedad intrínseca de los grupos neuronales activos. Implican modulaciones rítmicas de la excitabilidad neuronal, afectando tanto la probabilidad de disparo como la sensibilidad al input sináptico. Los picos de excitabilidad rítmica generan ventanas rítmicas, re-ocurrentes de comunicación (Fig. 13). Algunos investigadores postulan que sólo los grupos neuronales con oscilaciones en sincronía de fase pueden comunicarse efectivamente porque sus ventanas de comunicación están abiertas al mismo tiempo (Fries, 2005).

Un cambio de fase es un cambio en la correspondencia de los picos positivos y negativos de una onda (Carretié, 2001). La sincronización de fase puede ocurrir entre distintas bandas de frecuencia. El reseteo de fase de una banda de frecuencia ocurre cuando un cierto estímulo provoca un cambio sistemático en la fase de la oscilación en dicha frecuencia. También puede ocurrir una sincronización de fase entre dos o más estructuras, este fenómeno recibe la denominación de coherencia (Buzsáki, 2006a).

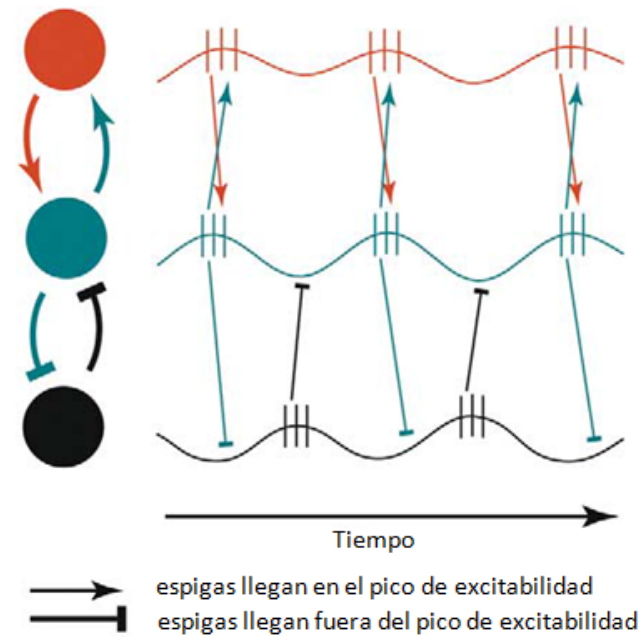


Figura 13_ Representación de grupos neuronales como círculos de colores que reciben y envían actividad eléctrica. Las espigas que llegan en el pico de excitabilidad del grupo neuronal receptor se indican con flechas y las que no alcanzan el pico de excitabilidad se representan como flechas truncas. Los grupos neuronales verde y rojo presentan fluctuaciones de excitabilidad sincrónicas lo que permite una comunicación efectiva. El grupo neuronal negro presenta picos de excitabilidad no sincrónica con el grupo verde y su comunicación se ve impedida (Fries, 2005).

La Potencia

La potencia es una medida de la actividad total de la señal para una banda de frecuencia en el tiempo. El análisis de la potencia contiene tanto actividad inducida como evocada. Para calcular la suma de toda la actividad en una banda de frecuencia, se promedian los valores absolutos de la transformada wavelet (Herrmann et al., 2005). Las funciones wavelet pueden normalizarse previo a la convolución de modo de presentar una energía unitaria para todas las bandas de frecuencia. De esta manera, el espectro de potencia wavelet de una señal es directamente comparable entre todas las bandas.

En los últimos años diversos estudios han intentado correlacionar procesos cognitivos con las variaciones en los ritmos cerebrales (Kahana, 2006). Entre las oscilaciones de alta frecuencia, la oscilación gamma ha sido correlacionada con funciones cerebrales complejas (Engel et al., 2001). Se ha sugerido que puede constituir un correlato neuronal de la conciencia (Llinas and Ribary, 1993). Los procesos que se asocian

frecuentemente con las oscilaciones gamma son el fenómeno de *binding* (Tallon et al., 1995, Tallon-Baudry et al., 1996, Muller et al., 1997), la percepción de objetos con significado (Tallon-Baudry et al., 1997, Keil et al., 1999), y la atención, (Tiitinen et al., 1993, Muller et al., 1998, Debener et al., 2003).

Por su parte, las oscilaciones de baja frecuencia como theta se han correlacionado con funciones del proceso de memoria de trabajo (Tesche and Karhu, 2000, Jensen and Tesche, 2002). Las oscilaciones beta han sido investigadas en el contexto de acciones motoras. También han sido observadas durante movimientos imaginados (Salmelin and Hari, 1994). Además de los procesos sensoriales y motores se ha relacionado a la oscilación beta en procesos cognitivos como la práctica (*rehearsal*) de memoria (Tallon-Baudry et al., 2001, Debener et al., 2003)

La oscilación alfa se relacionó inicialmente con tareas internas como la realización aritmética mental y la imaginería visual, lo cual se interpretó como el reflejo de una inhibición de la entrada sensorial (Ray and Cole, 1985). En este sentido, típicamente se observa alfa cuando se le pide al participante que cierre sus ojos (efecto Berger). Por lo tanto la oscilación alfa se ve modulada por estímulos sensoriales y también por el movimiento. Además, se postula que alfa es modulada por la atención. En tareas de atención visual, se ha visto que las claves atencionales provocan una supresión en alfa que es más pronunciada en derivaciones occipitales contralaterales en comparación a las ipsilaterales al hemi-campo visual atendido. Este resultado, de acuerdo con la teoría de inhibición, estaría representando el foco selectivo de la atención que fisiológicamente se implementaría mediante la liberación de la inhibición de las áreas relevantes para la tarea. Por otra parte, es interesante que en tareas de detección somatosensorial, las variaciones en la frecuencia alfa registradas en regiones sensoriomotoras reflejan la performance psicofísica. De hecho en este estudio, la amplitud alfa previa al estímulo se asocia con una detección facilitada y menores TR. Estas observaciones no son consistentes con el concepto de alfa vinculada a la inhibición cortical (Palva and Palva, 2007).

Antecedentes específicos del equipo de trabajo

El grupo de investigación en Neurociencia cognitiva, ha probado experimentalmente la hipótesis de que dos objetos en movimiento con trayectorias convergentes, producen un mayor adelanto en la percepción del objeto móvil, con el consecuente aumento en la magnitud de EFL percibido (Maiche et al., 2007). Para probar la hipótesis de que el movimiento concurrente incrementa el EFL por una disminución en la latencia de percepción del movimiento, utilizaron un esquema de dos objetos en movimiento convergente, un anillo y un objeto denominado *prime*, como se muestra en la figura 14. Se varió la dirección del movimiento del *prime* (de *b* hacia *a*), además se varió la distancia entre el *prime* y el anillo, así como el contraste del *prime*. Con este diseño se encontró que el segundo objeto en movimiento incrementa significativamente la magnitud del EFL y se evidenció que el incremento es selectivo para la dirección hacia el estímulo blanco, está espacialmente limitado y varía gradualmente con el contraste del segundo objeto en movimiento.

Estos resultados encuentran la mejor explicación en modelos de bajo nivel de jerarquía en el procesamiento de la información. En particular en el modelo de facilitación cortical, ya que si los estímulos con movimiento convergente suman sus respectivas pre-activaciones en la zona de cruce, generan una mayor facilitación para la percepción del objeto en movimiento y por lo tanto un mayor retraso relativo en la percepción del flash (Maiche et al., 2007). Esta propuesta descarta la existencia de una extrapolación en el tiempo del objeto en movimiento (Whitney and Murakami, 1998) aunque mantiene la interesante noción de anticipación que postula la hipótesis de extrapolación (Nijhawan, 1994).

Por otra parte, podría argumentarse que actúa un mecanismo de postdicción del *prime* estático a su posición final después de que aparece el flash (Eagleman and Sejnowski, 2000). Para descartar esta posibilidad, se realizó un experimento en el cual el *prime* aparece en posiciones iniciales o finales al azar y permanece estático durante todo el ensayo experimental. No se encontró diferencias significativas en las curvas psicométricas, con lo cual se concluye que el incremento en la magnitud del EFL es consecuencia del movimiento del *prime* y no de su presencia estática

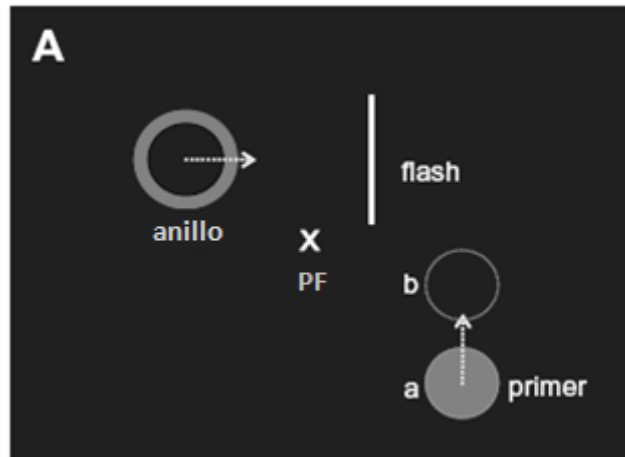


Figura 14_ Representación esquemática de un ensayo experimental. Se muestran los dos objetos y la dirección del movimiento con la flecha punteada. El participante mantiene su mirada en el punto de fijación (PF), comienza a moverse el anillo, el *primer* se mantiene estático y comienza a moverse 200 ms antes de la aparición flash de la barra vertical (modificado de (Maiche et al., 2007)).

Una explicación alternativa para el efecto encontrado en este trabajo es que la atención es capturada por el segundo objeto en movimiento, retrasando de algún modo el proceso de comparación lo que provoca el incremento en la magnitud del EFL (Baldo and Klein, 1995). Si bien el diseño utilizado no logra descartar la participación de la atención, los resultados no sugieren la acción de este mecanismo de alto nivel ya que sería difícil explicar por qué la atención sólo actúa con movimiento convergente y no cuando el objeto se mueve en la dirección opuesta (Maiche et al., 2007).

Hipótesis

Con estos antecedentes, se postula que el mecanismo neuronal de facilitación cortical subyace a la percepción del movimiento, y da explicación al fenómeno de latencias perceptivas diferenciales para un objeto en movimiento respecto a uno estático.

Si la facilitación cortical está implicada en los mecanismos intrínsecos de la percepción del movimiento y ligados a la corteza visual primaria, donde se manifiesta claramente la sensibilidad a la orientación del estímulo (Hubel and Wiesel, 1962), se espera evidenciar una mayor facilitación cuando se presenta movimiento aparente compuesto por parches Gabor iso-orientados en comparación a una condición de parches consecutivos ortogonales entre sí. En este sentido los resultados psicofísicos deberían evidenciar una disminución en el TR para la presentación de movimiento aparente compuesto por parches iso-orientados, en comparación a la condición ortogonal. También se espera encontrar una modulación de componentes tempranos en los potenciales evocados registrados en las derivaciones occipitales. Esto estaría sugiriendo que el procesamiento de los estímulos en movimiento ha tenido lugar en el circuito intrínseco de la corteza visual primaria. En contraste, una modulación de componentes de mayor latencia sugerirían, la acción de la corteza visual extra-estriada (Khoe et al., 2004). Esta hipótesis fue probada con el experimento “1) Orientación” que se describe en la sección “Tareas Experimentales”.

Por otra parte, si la facilitación cortical da explicación al fenómeno de latencias diferenciales en la percepción del movimiento, debería poder modularse la latencia perceptiva mediante experimentos psicofísicos de tiempo de reacción en un esquema de dos objetos en movimiento con trayectorias convergentes. Se postula que dichos objetos sumarían sus respectivas pre-activaciones, modulando la latencia perceptiva frente a un objeto estático que se presenta en la zona de cruce. Se espera que a nivel de la actividad cerebral electroencefalográfica puedan identificarse cambios en la composición temporal-espectral de la señal, según distintas condiciones experimentales. Esta hipótesis es analizada con el diseño experimental “2) Convergencia” que se detalla en la sección “Tareas Experimentales”.

Por otra parte, se postula que los mecanismos atencionales de alto nivel no participan en la base del mecanismo neuronal de percepción del movimiento. Si bien el vínculo entre mecanismos tardíos y complejos, y mecanismos perceptivos tempranos no constituye un tema resuelto (Khurana et al., 2000) los resultados previos del grupo de trabajo muestran una interacción en el nivel perceptivo que no sería razonable si el sistema estuviera trabajando con una codificación del movimiento más abstracta o de mayor nivel. Además, considerando que el mecanismo subyacente al EFL supone una compensación de los retrasos perceptivos, es razonable que surja en niveles de procesamiento jerárquicamente inferiores, siendo suficientemente simple como para evitar mayores retrasos de procesamiento (Maiche et al., 2007). Por lo tanto, se espera que la modulación de la atención sea independiente del efecto de facilitación. Esto indicaría la acción de ambos mecanismos en paralelo, permitiendo descartar la interferencia del mecanismo de atención en el mecanismo de percepción del movimiento. Este asunto fue abordado mediante el experimento “3) Claves Atencionales y Percepción del Movimiento” que se detalla en la sección “Tareas Experimentales”.

Objetivos

Objetivo General

El objetivo general del trabajo es aportar a la elucidación de los mecanismos neuronales que subyacen a la percepción del movimiento. Se busca evidenciar correlatos comportamentales y electroencefalográficos de los mecanismos de facilitación cortical en la percepción del movimiento.

Objetivos específicos

1. Caracterizar la dinámica espacio-temporal del fenómeno de facilitación cortical, que suponemos subyace a las modulaciones de los TRs encontradas previamente por el grupo de trabajo. Para ello, aplicar una tarea psicofísica que permita evaluar la participación de la corteza visual primaria, mediante la variación en la orientación de los estímulos, registrando TR y EEG concomitante a la realización de la tarea. Este objetivo se aborda con el experimento "Orientación".
2. Caracterizar la dinámica del mecanismo de percepción del movimiento, bajo la hipótesis de sumación de efectos facilitadores, mediante la aplicación de una tarea psicofísica que representa una versión simplificada del esquema de dos objetos en movimiento publicado por Maiche et al. (2007), realizando un registro de TR y EEG. Este objetivo se aborda con el experimento "Convergencia".
3. Avanzar en la comprensión del nivel de acción del mecanismo subyacente a la percepción del movimiento aplicando una tarea psicofísica que permita evaluar la participación de procesos de alta jerarquía y complejidad en el origen de los mecanismos de compensación del retraso perceptivo. Este objetivo se aborda con el experimento "Claves atencionales y Percepción del Movimiento".

Materiales y Métodos

Participantes

Participantes humanos voluntarios (hombres y mujeres) con visión normal o corregida de edades entre 24-30 años realizaron pruebas psicofísicas con registro EEG concomitante. Se trabajó con 10 participantes por experimento (no siempre los mismos 10 para cada experimento) que realizaron 4 repeticiones del mismo. Los participantes leyeron y firmaron un consentimiento informado en cual se les informa sobre los objetivos generales de la investigación, la metodología y las consideraciones éticas pertinentes. El protocolo general de investigación fue aprobado por el Comité de Ética de la Facultad de Medicina.

Procedimiento

El registro experimental se realizó en la sala de experimentación del Laboratorio de Neurociencias, especialmente acondicionada para la realización de estas tareas con el fin de minimizar la incidencia de estímulos ajenos al experimento y mantener constantes las condiciones de luminancia. La sala cuenta con un procesador, un monitor tipo CRT (*cathodic ray tube monitor*) con frecuencia de 60Hz, tamaño de 15 pulgadas y resolución de 1280 Hz. También se utilizó una mentonera, que permite fijar la distancia entre el participante y el monitor (40 cm), centrar la pantalla en la fovea y evitar movimientos de cabeza que pueden dañar el registro EEG. Además la sala dispone de un equipo de electroencefalografía de 32 canales (Fig. 15).

Previo al registro, los participantes realizan una etapa de entrenamiento en la tarea específica para disminuir la variabilidad en las respuestas, lograr una performance estable, y disminuir el número de errores o anticipaciones en la respuesta. El entrenamiento consistió en realizar una sesión completa del experimento tal como si fuera un registro, pero estos datos no fueron considerados en el análisis.

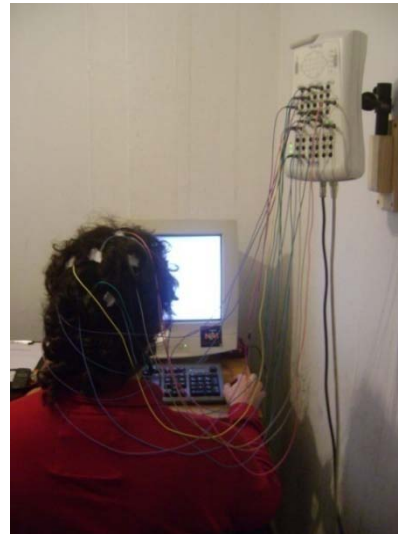


Figura 15_ Imágenes de participantes previo a la realización de la tarea. Se puede observar la mentonera, el monitor, los electrodos colocados y el equipo de electroencefalografía.

Tras el entrenamiento cada participante realizó 4 registros de 30 minutos. Nunca se realizó más de 2 registros en un mismo día con el objetivo de evitar la sobrecarga y fatiga del participante.

Para comenzar el registro el participante se ubica sentado, con su cabeza sobre la mentonera a 40 cm del monitor, en la sala oscura. Se utilizó un lente que habilita solamente la visión del ojo derecho, para simplificar el registro evitando la respuesta doble consecuencia del mismo procesamiento por ambos ojos. También se utilizaron auriculares, con el objetivo de aislar máximamente al participante de sonidos externos a la tarea, y además para proveer un *feedback* auditivo cuando el sujeto realiza una respuesta correcta, así como cuando realiza una respuesta incorrecta tras la cual el participante escucha un sonido diferente.

Estímulos

Primes

Denominamos *primes* a los estímulos presentados con el objetivo de modular la latencia perceptiva.

Los *primes* son parches Gabor (PGB) (similares a los utilizados por Polat & Sagi, 1993) diseñados a partir del perfil del campo receptivo de las células en la corteza visual primaria. Se presentan en posiciones cercanas al sitio donde se desplegará el estímulo blanco, con el fin de evaluar si producen una modulación de la latencia en la percepción del mismo.

Los parches PGB tienen un perfil de luminancia espacial sinusoidal modulado por una función gaussiana. Los PGB se generan a partir de la ecuación:

$$PGB(x, y, x_0, y_0) = \cos(2\pi/\lambda((x - x_0)\cos\theta_1 + (y - y_0)\sin\theta_1)) \times \exp(-((x - x_0)^2 + (y - y_0)^2)/\sigma^2)$$

en la x es el valor del eje horizontal, y del eje vertical, θ refiere a la orientación del PGB (en radianes), λ a la longitud de onda y σ a la desviación estándar de la función gaussiana. Los parámetros utilizados para los PGB son: $\sigma = 0.1723$ grados visuales, $\lambda = 2$ ciclos por grado visual, θ varía entre $\pi/2$ y 2π en el experimento "Orientación" (ver sección "Tareas Experimentales" - "Orientación") y toma el valor de 2π en los restantes experimentos.

El tamaño de este estímulo visual y la separación espacial entre los mismos es de 1.4° de ángulo visual. Su duración es de 16ms y su color está en el rango entre gris y blanco.

Estímulo Blanco o diana

El estímulo diana consiste en un parche gaussiano (PGA) de configuración espacial neutra (igual ancho que largo) de color blanco y con una duración de 16 ms. En algunos experimentos el PGA se presenta sobre la cruz central donde los participantes fijan la mirada, mientras que en otro experimento se presenta con localización para-foveal, a los costados del punto de fijación. En todos los experimentos, el participante debe responder a la aparición de este estímulo diana pulsando una tecla, lo más rápido posible.

Los parches PGA se generan de acuerdo a la ecuación:

$$PGA(x, y, x_0, y_0) = \exp\left(\frac{(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2}{\sigma^2}\right)$$

en la x es el valor del eje horizontal, y del eje vertical, y σ refiere a la desviación estándar.

Cruz de Fijación

Como punto de fijación de la mirada se utiliza una cruz tenue, centrada en la fovea que se mantiene durante todo el experimento en el centro de la pantalla. Se le indica al participante que mantenga la mirada sobre este punto durante todo el experimento de manera que el campo visual proyecte en forma estable sobre la retina.

Claves Atencionales

Se utiliza un estímulo con forma de asterisco, con tamaño de 1° grado visual y con una duración de 16 ms, en uno de los experimentos que busca afectar mecanismos atencionales.

Tareas Experimentales

El diseño de las tareas se realizó mediante el software *MatLab* y un paquete de bibliotecas que lo complementan denominado *Psychtoolbox* (Pelli, 1997). Con *MatLab* se generaron los programas para los experimentos que se despliegan en el monitor mediante las funciones del *Psychtoolbox* con el objetivo de mejorar el *display* del video, la exactitud de los tiempos registrados y la interfase teclado-pantalla.

Todas las tareas comienzan con la cruz de fijación en el centro del monitor, que se mantiene presente durante todo el experimento. El resto de los estímulos tienen una duración de 16 ms y transcurren 32 ms entre estímulo sucesivos. Con estas características de estimulación el participante percibe movimiento y no una secuencia de estímulos. Considerando que los estímulos sucesivos se presentan a una distancia de 1.4 grados visuales, la velocidad del movimiento aparente es de 44 grados visuales/segundo. La velocidad seleccionada para el movimiento con el objetivo de evaluar la plausibilidad de participación de las conexiones horizontales, es comparable con la correspondiente velocidad de conducción en dichas conexiones y similar a la utilizada en otras investigaciones (Georges et al., 2002).

En las distintas tareas la presentación de las condiciones experimentales se alterna en forma aleatoria con la condición control.

Todas las tareas tienen un diseño de tipo *Go/NoGo*. A fin de evitar que los participantes se anticipen a la aparición del estímulo blanco, dicho estímulo se presenta solo en un 70% de los ensayos, seleccionados al azar; estos casos constituyen ensayos de tipo *Go* y el participante debe responder. El participante tendrá que inhibir su respuesta en los casos *NoGo* en los que no se presenta el estímulo blanco.

Para elucidar distintos aspectos del mecanismo subyacente al efecto perceptivo de facilitación, se realizaron experimentos psicofísicos con diferentes configuraciones de estimulación que buscan evaluar la acción del mecanismo de pre-activación cortical mediado por conexiones horizontales. Las tareas psicofísicas buscan modular la latencia perceptiva mediante *primes* presentados en tiempo y espacio consecutivo que generan la ilusión de movimiento.

1) Orientación

Este experimento busca evaluar la participación del mecanismo de facilitación cortical implementado en la corteza visual primaria en la percepción del movimiento, mediante variaciones en la orientación de los estímulos dada la conocida selectividad de las neuronas en V1 a la orientación (Hubel and Wiesel, 1962, Gilbert and Wiesel, 1989). Para ello se genera la percepción de movimiento mediante una secuencia de 3 *primes* presentados en tiempos consecutivos (32 ms) que varían su orientación en dos condiciones experimentales: *primes* iso-orientados y *primes* ortogonales (Fig. 16).

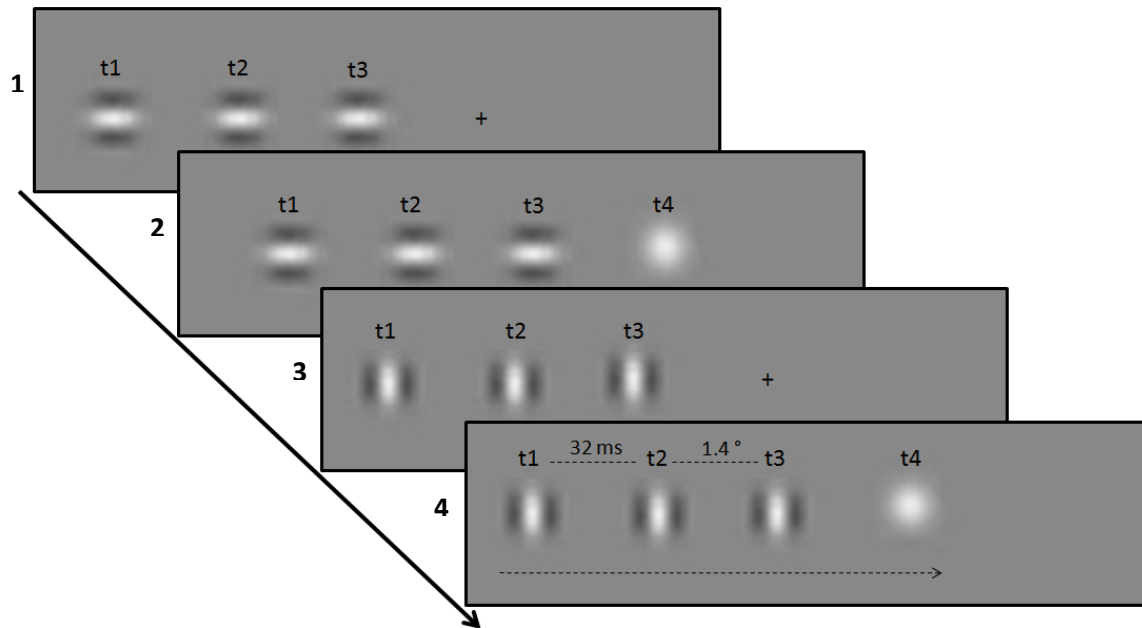


Figura 16_ Se muestra una secuencia de 4 ensayos experimentales indicando el avance de los distintos ensayos con una flecha negra continua. En cada ensayo se muestra el orden temporal de presentación de los estímulos sucesivos (t1, t2, t3 y t4) que generan la percepción de movimiento. El primer ensayo experimental corresponde a la condición de *primes* iso-orientados y es un ensayo *NoGo*. El segundo ensayo corresponde a la condición de *primes* iso-orientados y es *Go*. El tercer ensayo corresponde a la condición de *primes* ortogonales y es de tipo *NoGo*. El cuarto ensayo experimental corresponde a la condición de *primes* ortogonales y es *Go*. En el cuarto ensayo se indica con una flecha punteada la dirección del movimiento y se señala la separación temporal (32 ms) y espacial (1.4° visuales) de los estímulos sucesivos.

Los *primes* se presentan desde la periferia en el campo visual izquierdo generando la percepción de movimiento horizontal en dirección hacia el punto de fijación central. En el tiempo consecutivo a la presentación de la secuencia de movimiento, se presenta el estímulo blanco en los ensayos *Go*, ubicado sobre el punto de fijación, y el participante debe responder lo más rápido posible.

Este experimento tiene 300 ensayos, de los cuales 200 son de tipo *Go*, y 100 *NoGo*. A su vez el 50% de los ensayos *Go* y *NoGo* corresponde a la condición experimental de *primes* iso-orientados y el otro 50% corresponde a *primes* ortogonales. El participante mantiene su mirada en la cruz central durante todo el experimento. En este experimento participaron 4 mujeres y 6 hombres.

2) Convergencia

Este experimento tiene el objetivo de evidenciar los correlatos electroencefalográficos del fenómeno de facilitación, utilizando una versión simplificada y más controlable del esquema de interacción de dos movimientos convergentes empleado por Maiche, et al., 2007.

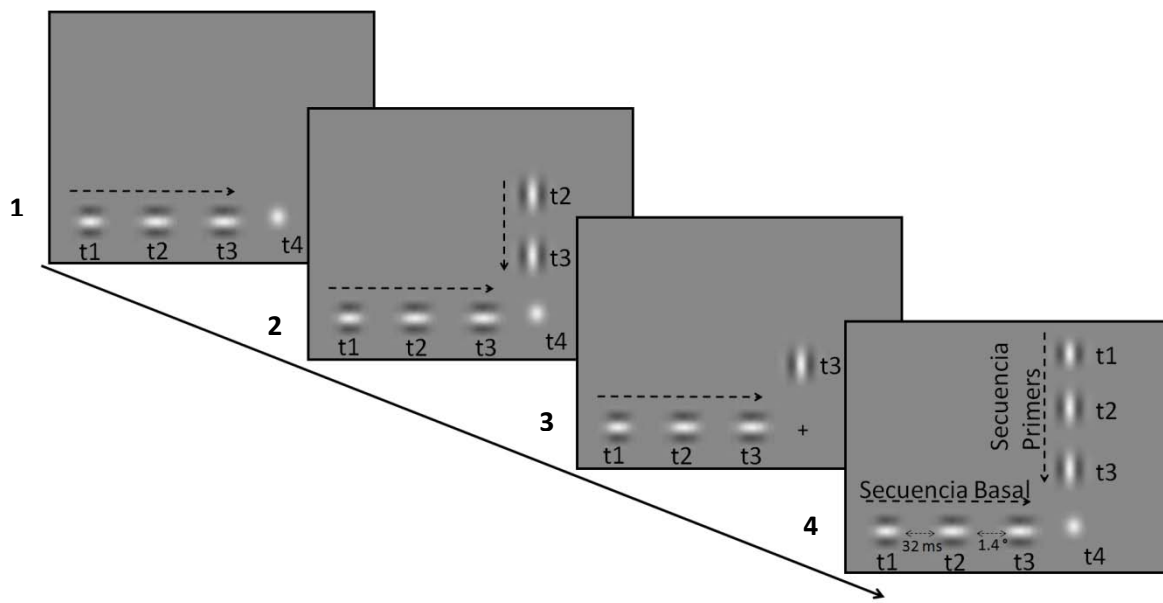


Figura 17_ Se muestra una secuencia de 4 ensayos experimentales y se señala con una flecha negra continua el transcurso de los ensayos. En todos los ensayos se presenta la secuencia de movimiento horizontal denominada secuencia basal. El primer ensayo experimental corresponde a la condición 0 *primes* y es un ensayo *Go*. El segundo ensayo corresponde a la condición 2 *primes* y es *Go*. El tercer ensayo corresponde a la condición 1 *prime* y es de tipo *NoGo*. El cuarto ensayo experimental corresponde a la condición de 3 *primes* *Go*. En cada ensayo se indica con flechas negras punteadas la dirección del movimiento y se muestra el orden temporal de la presentación de los estímulos (t1, t2, t3 y t4) en intervalos de 32 ms y espaciados por 1.4° visuales, tal como se indica en el cuarto ensayo.

En todos los ensayos experimentales se presentará una secuencia de 3 *primes* iso-orientados “secuencia basal” que genera la percepción de movimiento en sentido horizontal, desde la periferia del campo visual del sujeto en dirección al punto de fijación central. Las condiciones experimentales consisten en la presentación de 0, 1, 2 ó 3 *primes* orientados en sentido vertical y convergente hacia el punto central donde aparece el estímulo blanco. La secuencia de *primes* provoca la percepción de movimiento convergente al punto central (Fig. 17). Se postula que las secuencias de

movimiento convergente sumarán sus respectivas pre-activaciones modulando la latencia perceptiva y la actividad EEG en relación a la presentación del estímulo blanco sobre el sitio pre-activado.

Este experimento tiene 360 ensayos, de los cuales 240 son de tipo *Go*, y 120 *NoGo*. A su vez los ensayos *Go* y *NoGo* tienen igualmente distribuidas las 4 condiciones experimentales (0, 1, 2 y 3 *primes*). El participante mantiene su mirada en la cruz central durante todo el experimento. En este experimento participaron 4 mujeres y 6 hombres.

3) Claves Atencionales y Percepción del Movimiento

Con este diseño experimental se busca evaluar el nivel de jerarquía del mecanismo subyacente a la percepción del movimiento. En particular se analiza la implicancia de mecanismos atencionales de orientación en etapas tempranas de la percepción. Para ello se introducen claves espaciales congruentes e incongruentes con una secuencia de movimiento y con el estímulo blanco, lo cual permite evaluar la interacción entre la atención, la percepción del movimiento y la facilitación.

Durante todo el experimento el participante mantiene su mirada en el punto de fijación central, y en los lados se marca con tenues círculos el espacio del campo visual donde aparecerá el estímulo blanco en los ensayos *Go*, con el objetivo de dirigir la atención hacia estos dos sitios (Fig. 18). La secuencia de movimiento vertical, está compuesta por 3 *primes* y puede presentarse a un lado o al otro del punto central. Todos los ensayos comienzan con la presentación de 1 *prime* a cada lado, para evitar que el sujeto anticipe el hemisferio de presentación de la secuencia de movimiento con la aparición del primer *prime*. En el mismo tiempo se presenta una clave, con forma de asterisco, en uno de los tenues círculos. A continuación se presentan 2 *primes* en tiempos consecutivos creando la percepción de movimiento.

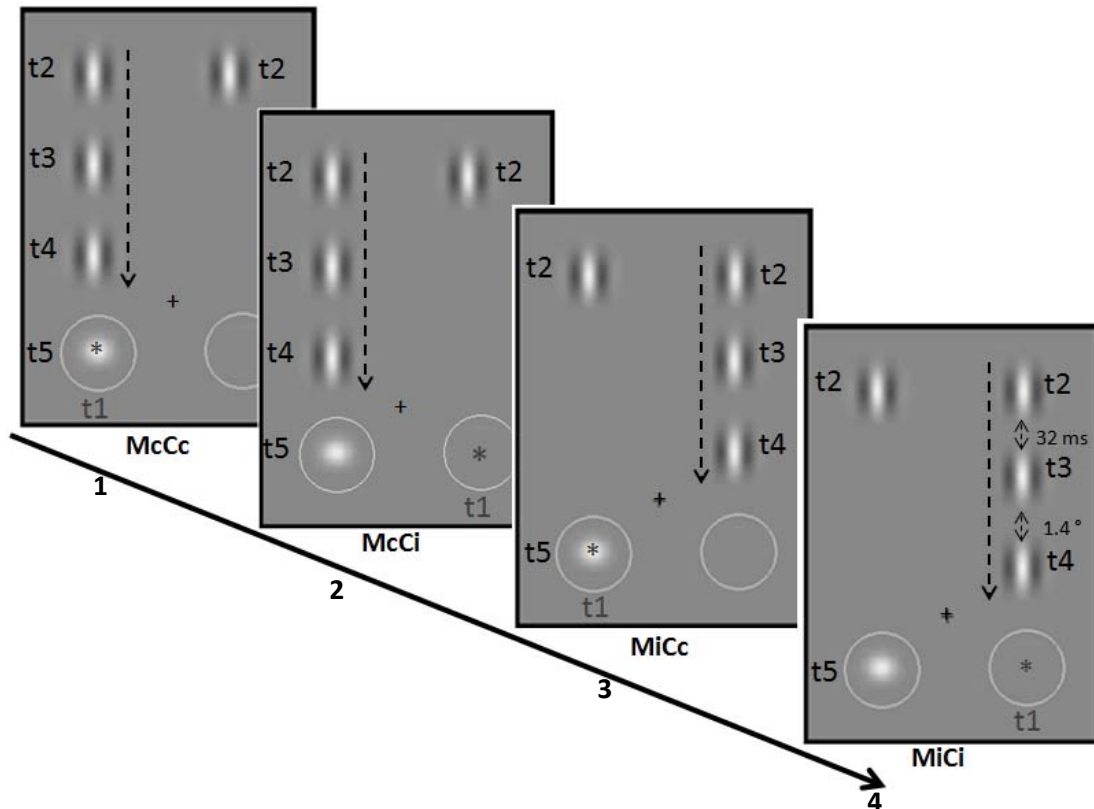


Figura 18_ Se muestra una secuencia de 4 ensayos experimentales de tipo Go y se indica el avance de los ensayos con una línea negra continua. El primer ensayo experimental corresponde a la condición Movimiento Congruente Clave Congruente (McCc) respecto a la posición del estímulo blanco. El segundo ensayo corresponde a la condición Movimiento Congruente Clave Incongruente (McCi) respecto al blanco. El tercer ensayo corresponde a la condición Movimiento Incongruente Clave Congruente (MiCc) respecto al estímulo blanco. El cuarto ensayo experimental corresponde a la condición Movimiento Incongruente Clave Incongruente (MiCi). En cada ensayo se indica con flechas negras punteadas la dirección del movimiento y se muestra el orden temporal de la presentación de los estímulos sucesivos (t1, t2, t3 y t4), presentados cada 32 ms y espaciados por 1.4° visuales, tal como se indica en el cuarto ensayo.

Existen 4 condiciones experimentales; en una condición tanto la secuencia de movimiento como la clave espacial se presentan en el mismo hemisferio que el blanco, por lo tanto esta es una condición de congruencia entre el movimiento, la clave y el blanco. En la segunda condición la secuencia de movimiento es congruente con el blanco, pero la clave se presenta en el hemisferio contrario, es decir la clave es incongruente. En la tercera condición, la clave es congruente con el blanco, pero el movimiento se presenta en el lado contrario al blanco, es decir el movimiento es incongruente con el blanco. En la cuarta condición tanto el movimiento como la clave son incongruentes con el blanco.

Este experimento tiene 300 ensayos, de los cuales 200 son de tipo *Go*, y 100 *NoGo*. A su vez los ensayos *Go* y *NoGo* tienen igualmente distribuidas las 4 condiciones experimentales de congruencia e incongruencia entre el blanco, la clave y la secuencia de movimiento. El participante mantiene su mirada en la cruz central durante todo el experimento. En este experimento participaron 5 mujeres y 5 hombres.

Registro y Análisis Psicofísico

Se registraron los Tiempos de Reacción (TR) de los participantes frente a la presentación del estímulo blanco. La instrucción que reciben los participantes es: cuando se presenta el estímulo blanco, responder presionando cualquier tecla con la mano derecha lo más rápido posible evitando errores o anticipaciones. Mantener la mirada siempre fija en la cruz central y evitar parpadeos cuando se presenta el estímulo blanco.

El análisis de los datos comportamentales se realizó mediante el software MATLAB con el cual se programó un código de análisis automatizado. Se trabajó con el valor de la mediana, ya que resulta más robusto frente a valores extremos en comparación con el valor de la media, por lo que la mediana es usualmente empleada en los análisis de tiempos de reacción (Ratcliff, 1993).

Para analizar estadísticamente los datos comportamentales de TR se empleó la prueba de Wilcoxon. En los casos en que hay más de 2 condiciones experimentales se aplicó la prueba Wilcoxon de a pares para evaluar las diferencias entre condiciones. Se consideran significativamente diferentes si el $p < 0.0125$ (corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples).

Además también se trabajó con los datos de TR normalizados. La normalización permite combinar los resultados de todos los participantes sin que la variabilidad inter-subjetiva enmascare y afecte el resultado. La normalización consistió en realizar una transformación Z, mediante la cual la distribución de datos de TR en segundos se transforma en una distribución normal con media cero y desviación estándar 1. A partir de la normalización por participante, se calcula mediana total y se analiza con la prueba Wilcoxon.

Registro y Análisis Electroencefalográfico

El registro electroencefalográfico (EEG) se realizó mediante electrodos de Ag-AgCl que se posicionan de acuerdo al sistema internacional 10-20 (Fig. 19) y todos referidos a ambas mastoides. El sistema 10-20 denomina cada derivación con una letra, correspondiente a la localización registrada (O: occipital, P: parietal, F: frontal, Fp: pre-frontal, C: central, T: temporal). Además se indica la zona central con una “z”, por ejemplo Oz corresponde a la derivación occipital central. Con números se indica la localización lateral, los números pares corresponden a localizaciones a la derecha de la línea media y los impares a la izquierda, por ejemplo O1 corresponde a la derivación occipital a la izquierda de la línea media.

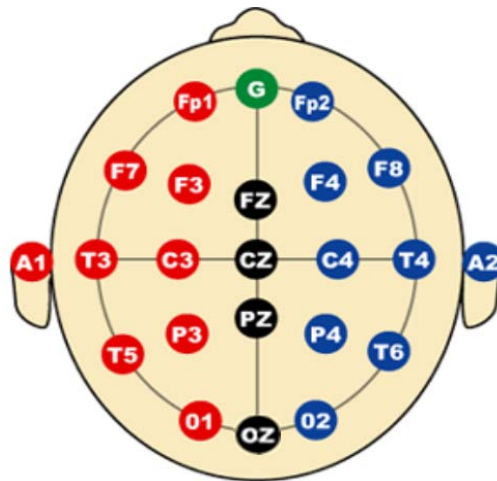


Figura 19_ Esquema del Sistema Internacional 10-20 (SI 10-20) que ubica las distintas derivaciones y sus relaciones de distancia utilizado para la colocación de electrodos. El SI 10-20 recibe su nombre del hecho de que, en su primera versión, las posiciones básicas para la colocación de los electrodos se distanciaban entre sí un 10% o un 20% de la medida total de cada cráneo. En la revisión de 1991 se introdujeron nuevas posiciones que no superan el 10% de la medida de la cabeza, por lo que en ocasiones se denomina SI 10-10 a este nuevo esquema (Carretié, 2001).

El montaje de los electrodos incluye derivaciones frontales, con el objetivo de monitorear la respuesta motora con la mano derecha (F3); derivaciones pre-frontales (Fp2 y F1) para evaluar el comportamiento decisional del sujeto frente a las condiciones *Go* y *NoGo*; derivaciones occipitales, que son las de mayor interés para analizar la respuesta en la corteza visual (O1 O2 Y Oz); además se registró a nivel de las

regiones parietal y central (Pz y/o Cz P3 y P4), implicadas en el procesamiento sensorial y atencional. Las resistencias se mantienen <5 kOhms.

Por otra parte, considerando las características de la magnificación cortical (Fig. 2), la representación del movimiento desde el campo visual izquierdo hacia la fóvea tiene lugar en V1 de acuerdo a una activación con desplazamiento desde la porción anterior hacia la parte posterior en la cara medial del lóbulo occipital. Por lo tanto, en los experimentos “Orientación” y “Convergencia” el movimiento de los estímulos es ortogonal a los sensores occipitales O1, O2 y Oz. Como consecuencia resulta complejo predecir aspectos espaciales de la actividad registrada con estos sensores en dichas tareas, siendo más esperable evidenciar diferencias temporales pero no espaciales.

En experimentos piloto se registró los movimientos oculares mediante dos electrodos ubicados verticalmente con respecto al ojo derecho y dos horizontalmente en ambos cantos oculares, para monitorear la fijación de la mirada en el punto central. Se logró verificar que con el entrenamiento los participantes logran no realizar grandes movimientos oculares ni parpadeos durante la presentación de estímulos (sí pueden hacerlo durante los intervalos entre ensayos) y por lo tanto, no se monitorearon los movimientos oculares en los registros experimentales. En su lugar, las épocas del EEG contaminadas con movimientos oculares o artefactos musculares fueron rechazadas así como aquellas que presenten señales mayores a $300\mu\text{V}$ pico a pico. Las señales se filtraron con cortes en 1- 100 Hz. La frecuencia de muestreo fue de 1000 Hz (ver ANEXO).

Para realizar los análisis de la señal EEG que se presentan a continuación, se utilizó el software MATLAB y se programó un código de análisis automatizado tanto para los PE, análisis de ensayos individuales, y análisis de TF (ver ANEXO). En la evaluación estadística se realizaron comparaciones intra e intergrupales mediante ANOVA (Yordanova et al., 2001). Tras la aplicación del análisis ANOVA para realizar comparaciones entre condiciones se aplicó una función de comparación múltiple utilizando el comando “multcompare” del software MATLAB que permite determinar qué pares de datos son significativamente distintos y cuáles no, utilizando el Tukey como test post-hoc. Se consideran significativamente diferentes si el $p < 0.05$.

Análisis de Actividad Oscilatoria

En este trabajo se analizó la actividad evocada, la actividad inducida y la actividad en ensayos individuales.

Para el análisis de los grandes promedios o PE se centra y fragmenta la señal EEG registrada un tiempo antes y un tiempo después de la presentación del estímulo de interés para todos los ensayos experimentales en que se repite la presentación de los estímulos y se promedia eliminando de la señal resultante los eventos no evocados por el estímulo. Generalmente se establece el tiempo de presentación del estímulo como tiempo cero. Sin embargo, en las tareas experimentales de este trabajo, no hay un solo estímulo, con lo cual se define como tiempo cero, la presentación del primer estímulo que se presenta en la secuencia. Este criterio afecta la latencia de los componentes que se identifican en el análisis de PE y es relevante considerar la relatividad de este tiempo cero en el caso de los diseños de estimulación que se utilizan en este trabajo.

En este trabajo se utilizó el análisis de ensayos individuales para evaluar el cambio en el potencial tras la presentación de los estímulos, a lo largo del tiempo, en cada ensayo del experimento, así como para evaluar cambios en la composición temporal-espectral de la señal tras la presentación de los estímulos. Para evaluar los ensayos individuales se fragmenta la señal EEG registrada un tiempo antes y un tiempo después de la presentación del estímulo de interés, para luego visualizar el cambio en el potencial o en el dominio tiempo-frecuencia en código de color.

Respecto al análisis de Tiempo-Frecuencia se aplicó un análisis mediante wavelets. Como se ha trabajado con señales digitalizadas, se utilizó el algoritmo para realizar la transformación wavelet de una señal discreta (Samar et al., 1999, van Drongelen et al., 2007). Se realiza la transformación usando la wavelet Morlet compleja que resulta en una nueva función f . Este cálculo de transformación wavelet implica una normalización en el espectro de frecuencia. A partir de esta transformación se puede calcular la fase y la potencia (Yamanaka and Yamamoto, 2010) (ver ANEXO).

Resultados y Discusión

Los experimentos diseñados y el abordaje metodológico propuesto permitió correlacionar datos comportamentales (TR) con correlatos electroencefalográficos en tareas de percepción del movimiento. En términos generales, tanto la modulación de la latencia perceptiva como los cambios en los potenciales evocados y en la composición temporal-espectral de la señal han resultado consistentes con la hipótesis de facilitación cortical y conexiones horizontales como sustento del mecanismo de percepción del movimiento.

1) Orientación

Este experimento evalúa las características de la conectividad funcional implicada en el mecanismo de percepción del movimiento. Testea la hipótesis de participación de las conexiones horizontales y del mecanismo de facilitación cortical implementado en la corteza visual primaria. Si el mecanismo subyacente a la percepción del movimiento es implementado por neuronas en la corteza visual primaria selectivas a la orientación del estímulo, debería evidenciarse una respuesta diferencial cuando el movimiento aparente se compone de *primes* iso-orientados respecto a *primes* ortogonales. Para ello se generó la percepción de movimiento mediante una secuencia de 3 *primes* en dos condiciones de orientación: *primes* iso-orientados y *primes* ortogonales. Los *primes* se presentaron desde la periferia en el hemi-campo visual izquierdo generando la percepción de movimiento horizontal en dirección al punto de fijación centrado en la fovea, sobre el cual se presenta el estímulo blanco en los ensayos *Go* (Fig. 20 y Fig. 21).

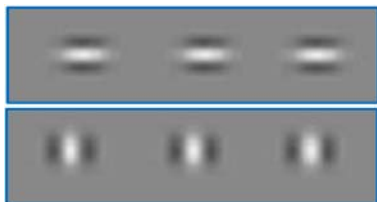


Figura 20_ Esquema de la configuración de estimulación en la condición iso-orientado y ortogonal en ensayos *Go*.

Comportamiento - Psicofísica

Los resultados comportamentales de los 10 participantes revelan medianas de TRs significativamente menores en la condición de movimiento compuesto por *primes* iso-orientados en comparación a la condición ortogonal (Fig. 21) (Wilcoxon, * $p= 0.002$, $W=0$).

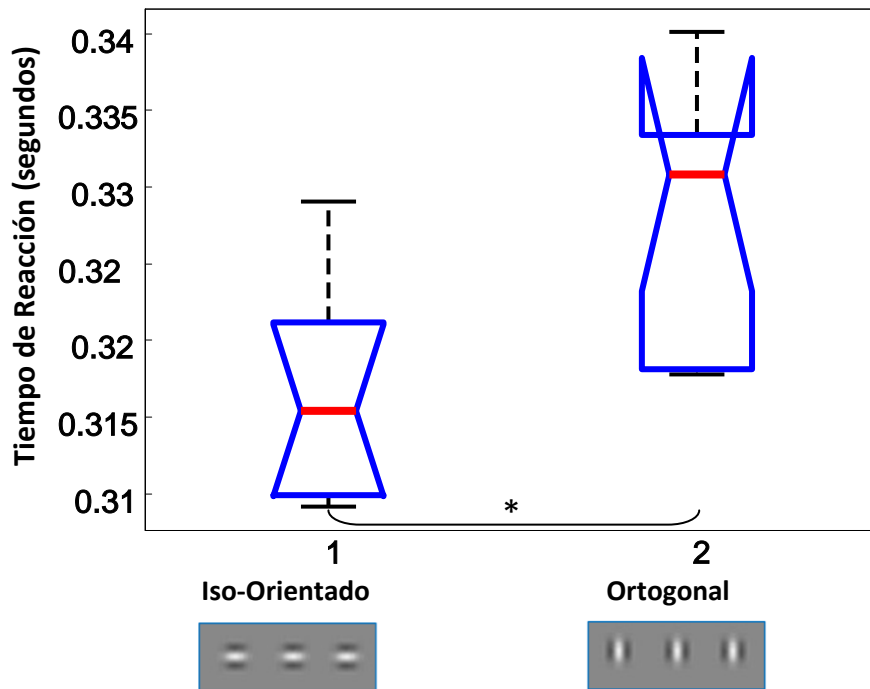


Figura 21_ Mediana ($n=10$) de los tiempos de respuesta (TR(segundos)) representada con líneas rojas, los recuadros azules representan los percentiles 25 y 75, las barras se extienden hasta los valores extremos. La diferencia entre condiciones es significativa (Wilcoxon * $p= 0.002$, $W=0$)

La diferencia en los TRs entre condiciones es de 0.0154 segundos. De acuerdo a los antecedentes mencionados en la introducción (Georges et al., 2002), la velocidad de propagación a través de las conexiones horizontales se encuentra en el rango de los 0.05 a 0.5 m/s. La conversión de estos valores a grados visuales depende del factor de magnificación cortical pero ronda en el rango de los 50-500 grados visuales/segundo. La velocidad de movimiento seleccionada para los estímulos - 44 grados visuales/segundo - es comparable a la velocidad de propagación de la actividad neuronal en las conexiones horizontales de la corteza visual primaria. Por lo tanto, la diferencia en los TRs para ambas condiciones de orientación (Fig. 21) es concordante

con la posibilidad de que el procesamiento en la condición iso-orientada esté favorecido por la conducción de actividad sub-umbral mediante las conexiones horizontales de V1 y que dicha facilitación no estaría presente en la condición ortogonal.

Se puede observar que el cambio significativo en el TR equivale a un aumento del 5% en la condición ortogonal (correspondiente a 0.0154 s) respecto a la iso-orientada. Este dato porcentual constituye una modificación sutil del TR que es consistente con la acción moduladora de las conexiones horizontales, ya que éstas median la generación de cambios sub-umbrales afectando la probabilidad de disparo de las células en V1.

Por lo tanto, los resultados se ajustan a lo esperado y apoyan la participación de las conexiones horizontales en V1 para el procesamiento visual del movimiento. Si las conexiones horizontales en V1 median el esparcimiento de actividad sub-umbral entre columnas neuronales que procesan características de orientación similares, es consistente encontrar que los *primes* ortogonales reduzcan la facilitación como consecuencia de un menor esparcimiento de actividad sub-umbral. Este resultado sugiere una menor pre-activación en la condición ortogonal que hace que el umbral de disparo del potencial de acción se alcance más lentamente en comparación con la condición de iso-orientación, lo que se traduce en un aumento del TR. Por el contrario, en la condición de iso-orientación, las conexiones horizontales habrían mediado el esparcimiento de actividad sub-umbral en la dirección del movimiento, con lo cual la respuesta se alcanza rápidamente una vez que el estímulo en movimiento alcanza la zona pre-activada (Fig. 5), y esto se traduce en una disminución del TR.

En la figura 23 se muestra el histograma de los TRs ($n=10$) para ambas condiciones experimentales. Se observa que la mayor parte de las respuestas ocurren alrededor de los 300 ms posteriores a la presentación del estímulo blanco. Estos TRs son consistentes con una tarea a la cual subyace un procesamiento temprano y rápido. Los tiempos de respuesta sugieren que no hay lugar para la participación de mecanismos de alto nivel, como los atencionales, ya que en tareas cognitivas de alto nivel los TRs típicamente superan los 300 ms (Egeth and Yantis, 1997, Dehaene and Changeux, 2011).

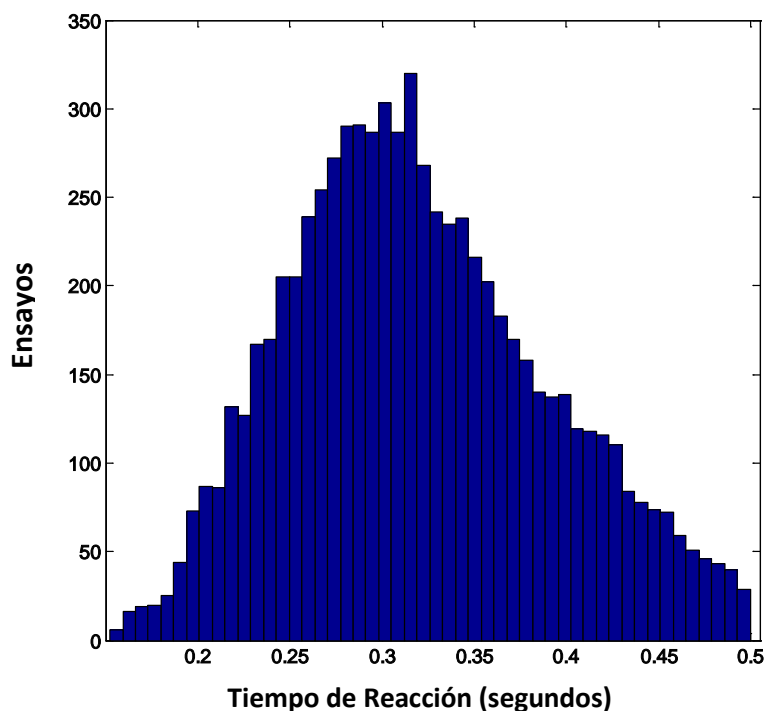


Figura 23_ Histograma de TR (s) ($n=10$) en la tarea de “Orientación” para ambas condiciones en los ensayos *Go*.

En conclusión, el resultado más relevante del análisis comportamental es que se encuentran resultados diferenciales de acuerdo a la orientación de los estímulos, indicando la acción de un mecanismo que se resuelve probablemente en la corteza visual primaria, en donde las células responden selectivamente a la orientación (Hubel and Wiesel, 1962).

Actividad Neuronal – EEG

Análisis de Ensayos Individuales

El resultado en la figura 24 permite verificar la existencia de cambios en el potencial detectables a nivel del análisis de ensayos individuales. Esto implica un cambio consistente en el potencial, que no es sólo visible en los promedios (Quiroga et al., 2006). Además el resultado sugiere diferencias entre las condiciones experimentales.

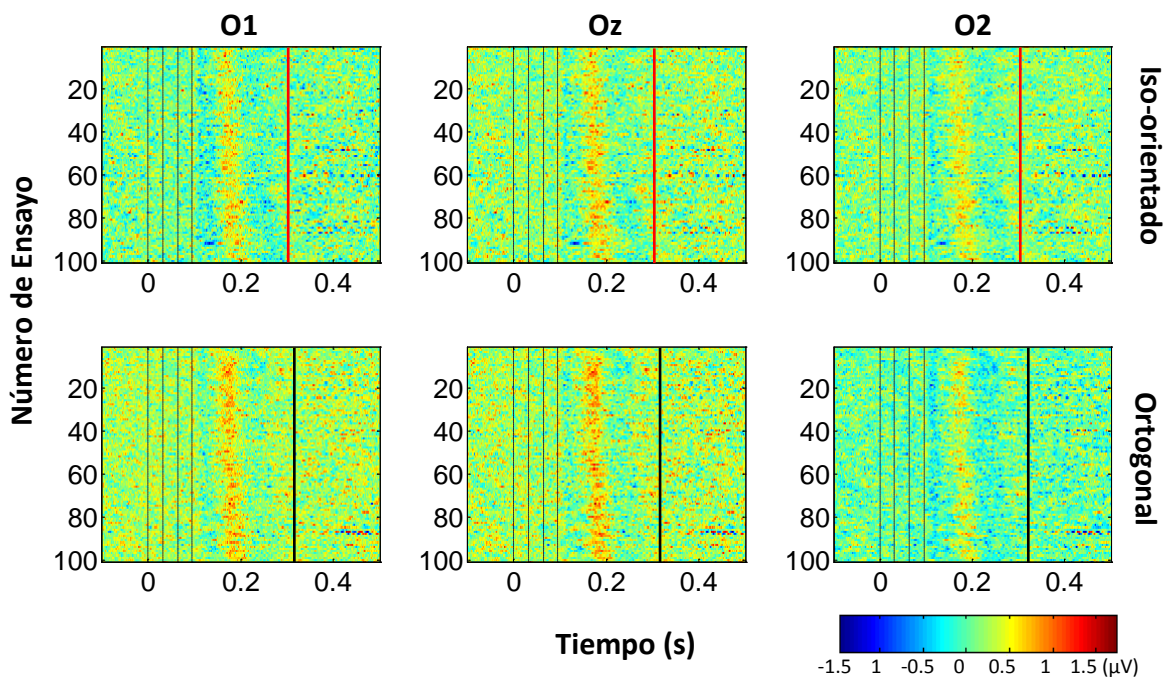


Figura 24_ Potencial registrado en O1 (columna 1), Oz (columna 2) y O2 (columna 3), representado en código de color para ensayos individuales Go (eje ordenadas) en función del tiempo (eje abscisas). Se muestran las dos condiciones de orientación en las filas (fila 1 iso-orientado, fila 2 ortogonal). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Se considera como punto “cero” el momento de presentación del primer *prime*. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los 3 *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco. Se indica con líneas continuas la mediana de los TRs en cada condición (iso-orientado: rojo, ortogonal: negro).

Se considera como punto cero el momento de presentación del primer estímulo *prime*. Se observa una negatividad tras la presentación del estímulo blanco, indicado por la cuarta línea punteada. Esta negatividad es seguida por un cambio a potenciales positivos alrededor de los 200 ms posteriores a la presentación del primer *prime* y 104 ms posteriores al estímulo blanco, luego se vuelve a registrar un cambio a potenciales negativos. Estos resultados son consistentes con los antecedentes presentados por

Khoe et al. (2004) en los cuales identifican componentes de ERP de polaridad y latencia similar (C1, P1 y N1). Por lo tanto, el registro de esta distribución de potencial en la línea media occipital, podría estar sustentado por un generador a nivel de la corteza visual primaria.

Potenciales Evocados

En la figura 25 puede observarse el potencial evocado resultante del promedio de los ensayos *Go* ($n=10$ participantes \times 4 registros \times 200 ensayos *Go*) en 3 derivaciones occipitales (O1, Oz, O2). Se muestra en rojo el potencial evocado para la condición iso-orientado y en negro para la condición ortogonal.

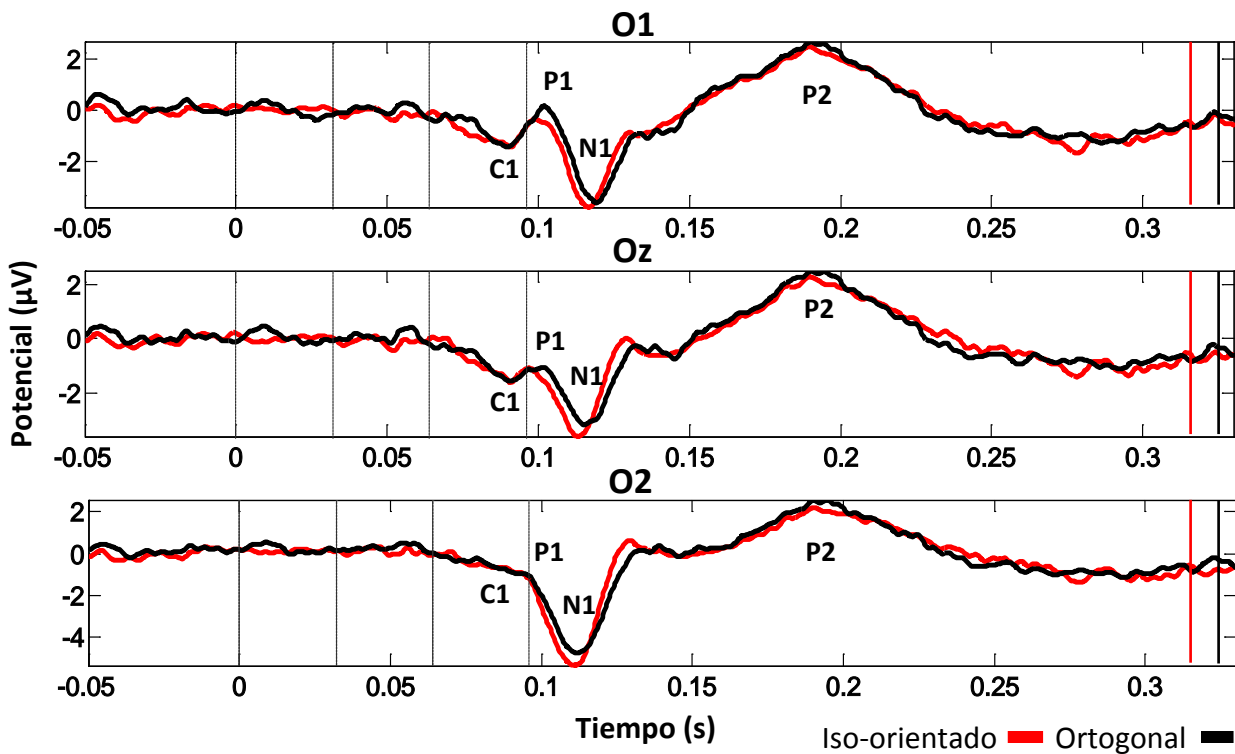


Figura 25_ Potencial evocado (μV) ($n=10 \times 200$ ensayos \times 4 registros) en derivaciones occipitales, en torno a la presentación del primer *prime* ($t=0$) en función del tiempo (s), para ensayos *Go*. Condiciones experimentales de orientación iso-orientado: rojo; ortogonal: negro. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Se considera como tiempo=0 el momento de presentación del primer *prime*. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los 3 *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco. Se indican los componentes C1, P1, N1, P2. Se indica con líneas continuas la mediana de los TRs en cada condición (iso-orientado: rojo, ortogonal: negro).

Consistentemente con el análisis de ensayos individuales, en el promedio general se identifican las mismas deflexiones (Fig. 24 y 25). En este sentido puede observarse un componente temprano C1, una positividad P1, y una negatividad N1. Además se observa un componente tardío P2 que por su latencia posiblemente no esté reflejando aspectos tempranos del procesamiento.

Se observan diferencias en las amplitudes y latencias de las señales evocadas entre las diferentes derivaciones (O1, Oz, y O2) que podrían ser consecuencia de la configuración de estimulación monocular.

Por otra parte, es interesante destacar que la latencia a la respuesta foveal es menor que la estándar, ya que C1 presenta una latencia pico previa a la presentación del estímulo blanco foveal, mientras que su latencia pico típica es entre 60 - 100ms referida al estímulo foveal (Di Russo et al., 2002). Por lo tanto, es posible que el componente C1 indique actividad vinculada al procesamiento de los primeros *primes*, con lo cual su latencia sería de 80 ms respecto al primer *prime* y de 48 ms respecto al segundo. Sin embargo, no podemos discriminar la contribución de lo que ocurre de forma excéntrica a lo foveal, para eso habría que diseñar un experimento en el cual se presente en forma aislada cada *prime* excéntrico de la secuencia de movimiento. Esto permitiría evaluar la señal evocada para cada uno de los estímulos aislados y relacionarlo con la respuesta frente a la secuencia de los tres *primes* presentados en forma consecutiva.

En N1 se observa una diferencia entre la condición iso-orientado y ortogonal, en la cual la condición iso-orientado presenta una señal de latencia más temprana y una mayor amplitud en comparación a la condición de orientación ortogonal (Fig. 25). Este resultado podría estar reflejando una activación temprana del área visual primaria en la condición iso-orientada, como consecuencia del mecanismo de pre-activación propuesto en este trabajo. Además la deflexión negativa mayor para el caso de parches iso-orientados podría interpretarse como un procesamiento facilitado, de acuerdo a los antecedentes (Khoe et al., 2004).

Al analizar las diferencias de los potenciales evocados (medias) entre las dos condiciones de orientación en las derivaciones occipitales para cada participante, y

evaluar la media de esas diferencias se logró evidenciar una ventana donde la diferencia de potencial entre ambas condiciones es claramente diferente de 0, correspondiente a la ventana temporal del componente N1 (Fig. 26) (ver ANEXO).

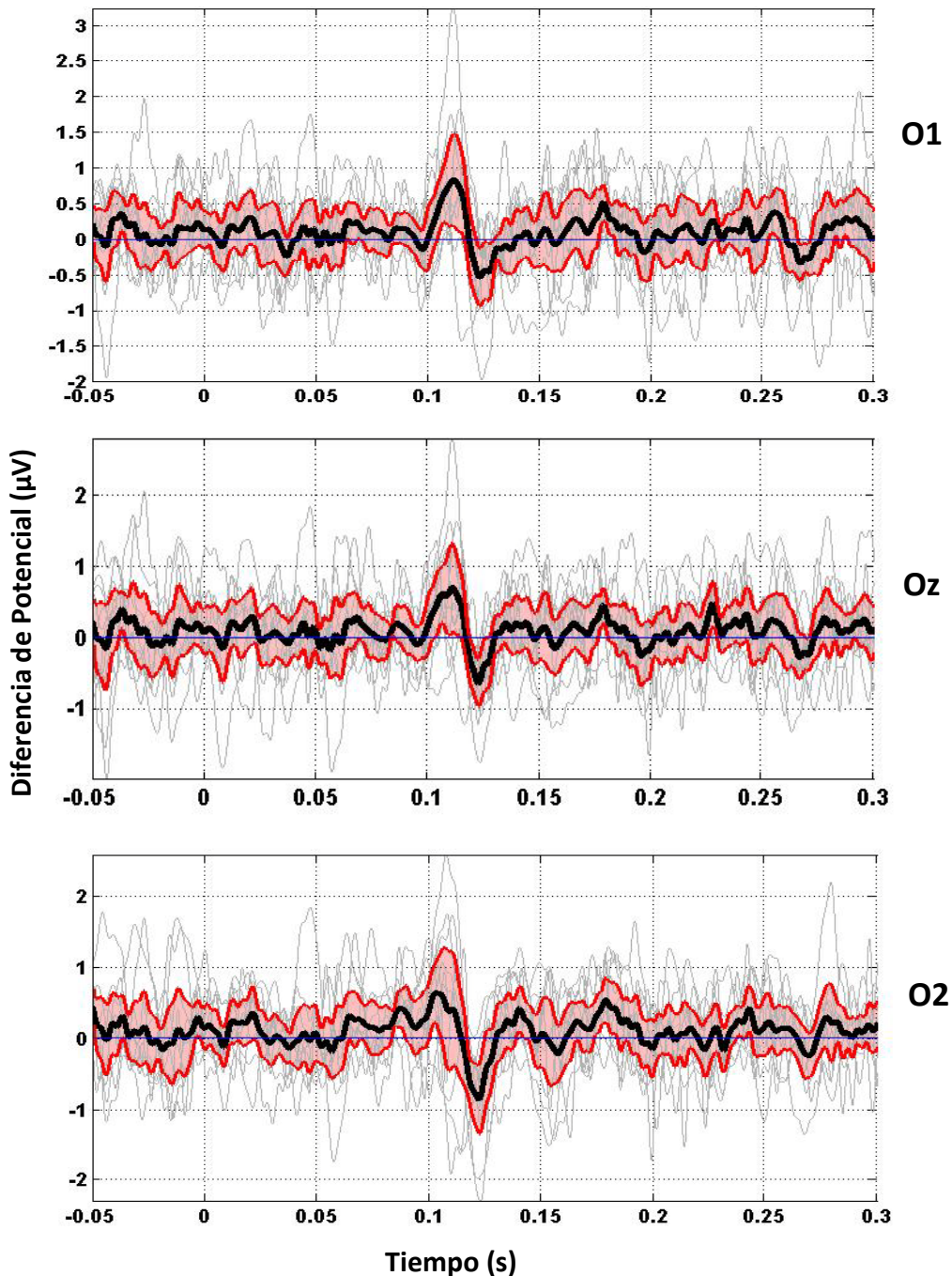


Figura 26_ Gráfico de las diferencias de las medias entre las dos orientaciones para las derivaciones occipitales (O1, Oz, O2) correspondientes a cada participante (en gris). Se superpone el gráfico de la media de esas diferencias (línea gruesa en negro) y la banda roja representa ± 2 errores estándar.

Este análisis (Fig. 25) indica que la técnica de registro EEG es sensible a la orientación de los estímulos en movimiento aparente y es concordante con los resultados

comportamentales. El resultado de una activación de menor latencia y mayor amplitud para la condición de iso-orientación (Fig. 25 y 26) apunta a un procesamiento facilitado respecto a la condición ortogonal.

En la figura 27 se presenta el gráfico de la probabilidad conjunta, de los tests de t para las tres derivaciones occipitales, de que la comparación entre condiciones (iso-orientado-ortogonal) sea igual a cero en cada instante de tiempo (ver ANEXO). Este resultado revela una ventana de baja probabilidad conjunta a los 100 ms, coincidente con el tiempo del componente N1, lo cual sugiere que los tiempos de activación y la amplitud del componente N1 difieren según la orientación del estímulo.

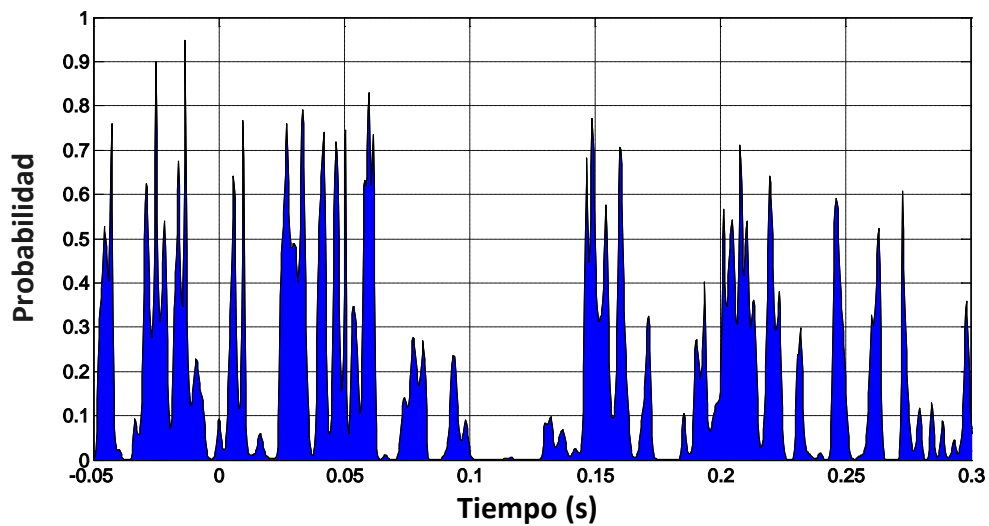


Figura 27_ Gráfico de la probabilidad conjunta en función del tiempo para las tres derivaciones occipitales.

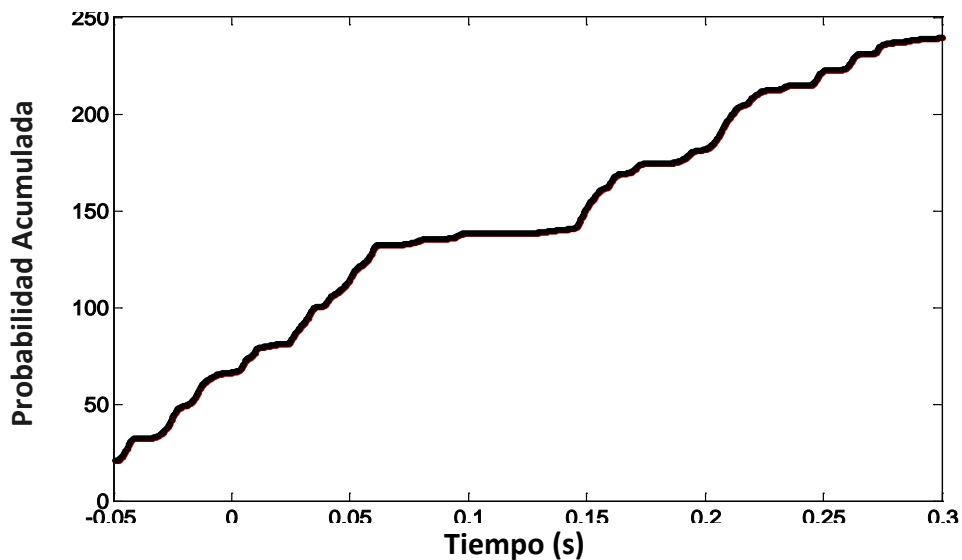


Figura 28_ Gráfico de la probabilidad conjunta acumulada en función del tiempo para las tres derivaciones occipitales.

El análisis de la suma acumulada en el tiempo de las probabilidades conjuntas de los tests de t para la diferencia entre las señales evocadas en ambas condiciones en las tres derivaciones occipitales en función del tiempo (Fig. 28) apunta al mismo resultado. Se observa un claro cambio en la pendiente de crecimiento en la ventana que va entre los 60 a los 145 ms, lo que indica que las probabilidades en esa ventana son muy chicas. Este resultado también indica que el tiempo de activación y la amplitud del componente N1 según la orientación de los estímulos para las tres derivaciones occipitales, presenta una muy baja probabilidad de ser similar entre las condiciones en la ventana de tiempo entorno a los 100 ms, correspondiente a N1 (Fig. 25).

Además, se comprobó que los componentes de los PE presentados en la figura 25 son de carácter local ya que las diferencias tempranas entre las señales evocadas para ambas condiciones experimentales no existen en las derivaciones pre-frontales Fp1, Fp2 y frontal F3 (Fig. 29). Mientras que en las derivaciones occipitales la diferencia entre condiciones se evidencia a los 100 ms, en las derivaciones frontales las diferencias entre condiciones se presentan en ventanas temporales tardías, comenzando alrededor de los 180 ms. Este resultado indica que la respuesta evidenciada en las derivaciones occipitales no es consecuencia de un fenómeno global, sino que se trata de un proceso de carácter local en la región occipital.

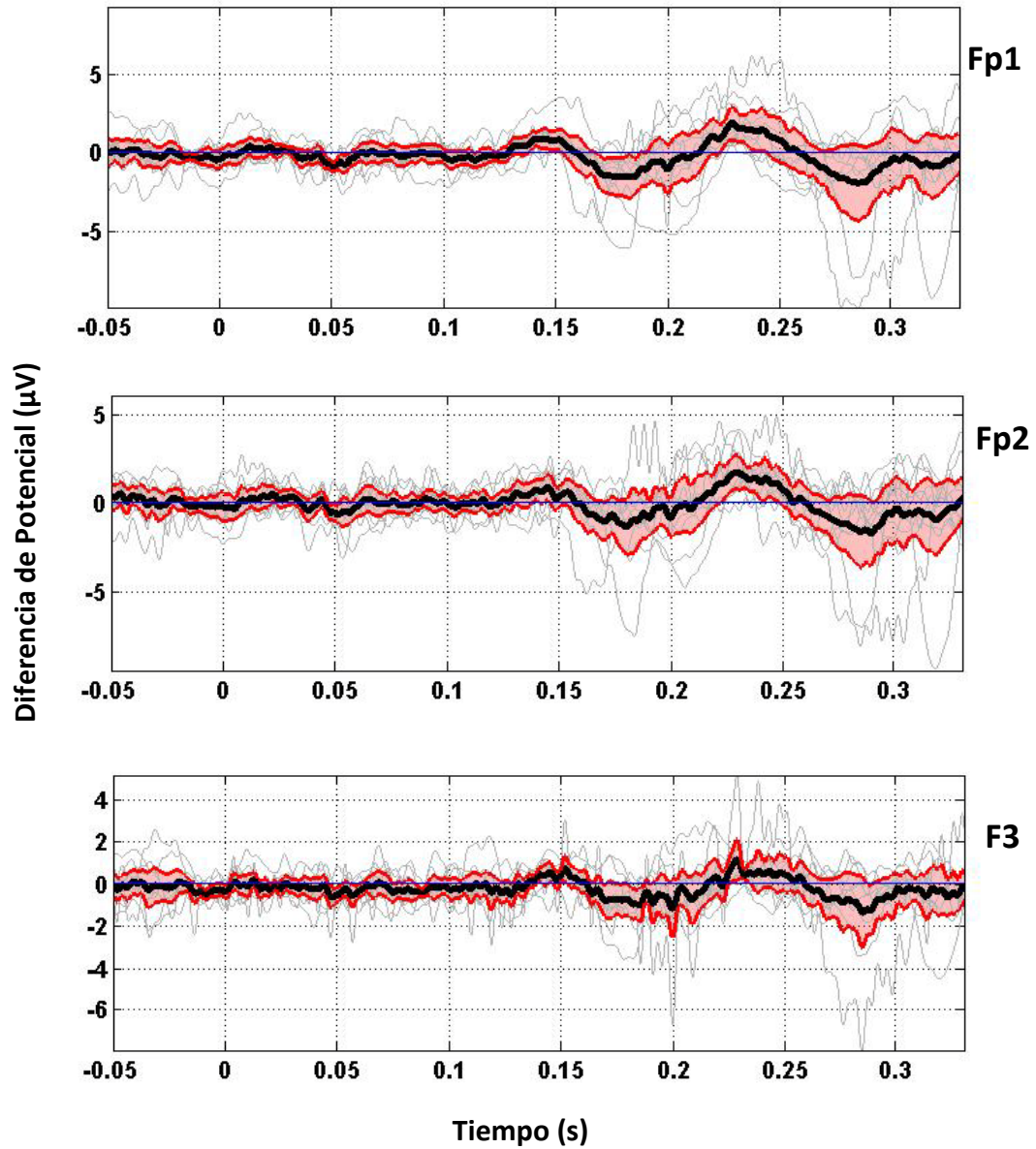


Figura 29_ Gráfico de las diferencias de las medias entre las dos orientaciones para las derivaciones frontales (Fp1, Fp2, F3) correspondientes a cada participante (en gris). Se superpone el gráfico de la media de esas diferencias (línea gruesa en negro) y la banda roja representa ± 2 errores estándar.

En la figura 30 puede observarse el potencial evocado resultante del promedio de los ensayos *NoGo* ($n=10$ participantes \times 4 registros \times 100 ensayos *NoGo*) en 3 derivaciones occipitales (O1, Oz, O2). Se muestra en rojo el potencial evocado para la condición iso-orientado y en negro para la condición ortogonal. Se observa el mismo patrón de cambios que el registrado para los ensayos *Go* (Fig. 25).

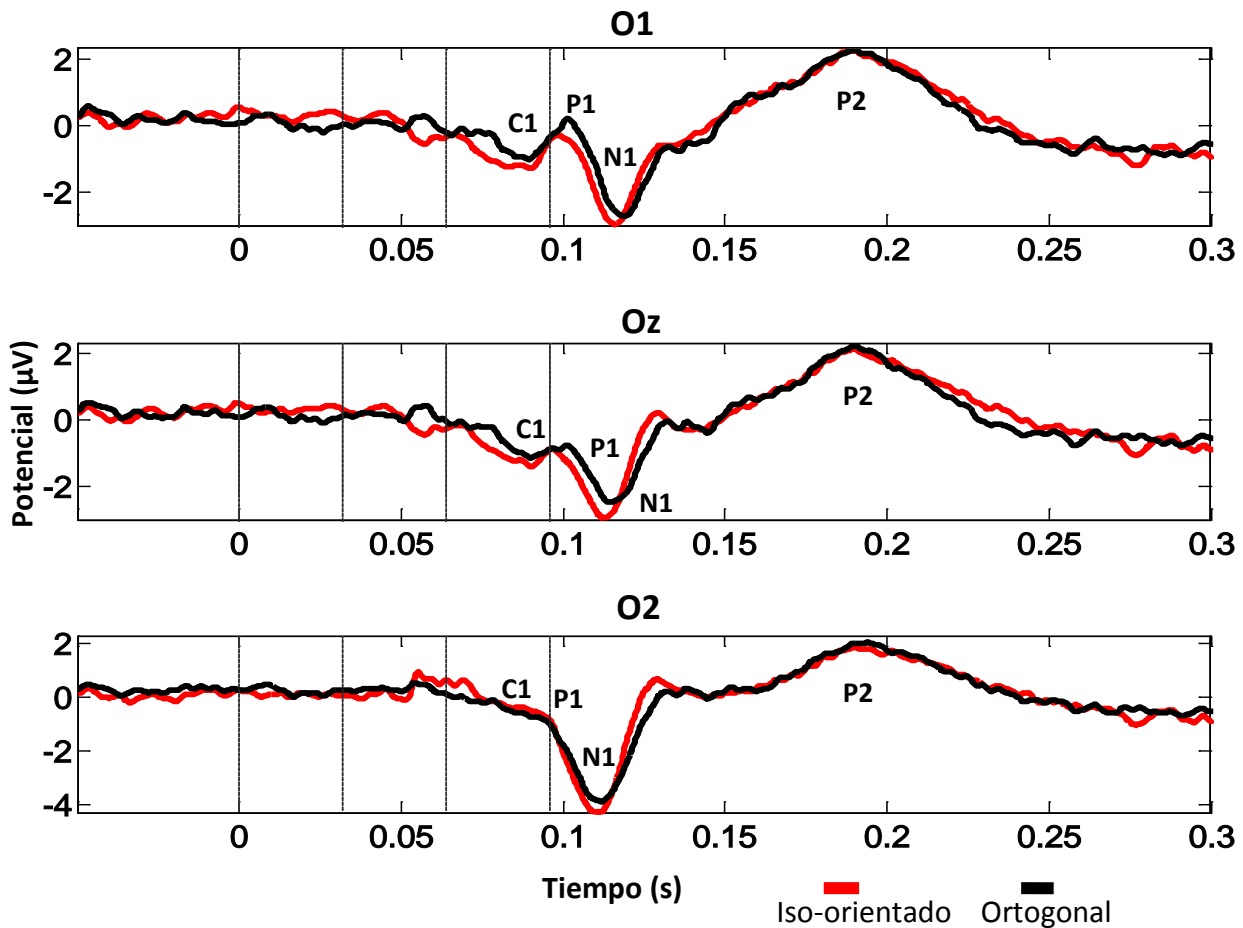


Figura 30_ Potencial evocado (μV) ($n=10 \times 100$ ensayos \times 4 registros) en derivaciones occipitales entorno a la presentación del primer parche gabor ($t=0$) en función del tiempo (s), para ensayos *NoGo*. Condiciones experimentales de orientación (isorientado: rojo; ortogonal: negro). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Se considera como tiempo=0 el momento de presentación del primer *prime*. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los 3 *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

Es pertinente preguntarse a cuáles componentes de los PE registrados contribuye el estímulo blanco, y a cuáles contribuyen los *primes*. Es posible que la presentación de un estímulo brillante, como es el estímulo blanco, evoque un potencial de gran

amplitud. El estímulo blanco es importante para poder evaluar el aspecto comportamental, ya que permite obtener medidas de TR. Sin embargo, para el análisis EEG, el potencial evocado por el estímulo blanco podría enmascarar la actividad evocada por los *primes* considerando su brillo, mientras que el efecto de los *primes* está presente tanto cuando aparece el blanco y el participante responde (ensayos *Go*) como cuando el blanco no se presenta (ensayos *NoGo*). Asimismo, la expectativa y la preparación de la respuesta están presentes en ambos tipos de ensayos (*Go* y *NoGo*). Sin embargo, en los ensayos *NoGo* el participante debe inhibir la respuesta frente a una estimulación constituida por la ausencia de estímulo diana. Para evaluar la señal evocada por el estímulo blanco se realizó una sustracción entre el potencial evocado para los ensayos *Go*, en los que se presentan los *primes* y el blanco, y los ensayos *NoGo* en los cuales solo se presentan los *primes*, pero no el blanco (Fig. 31).

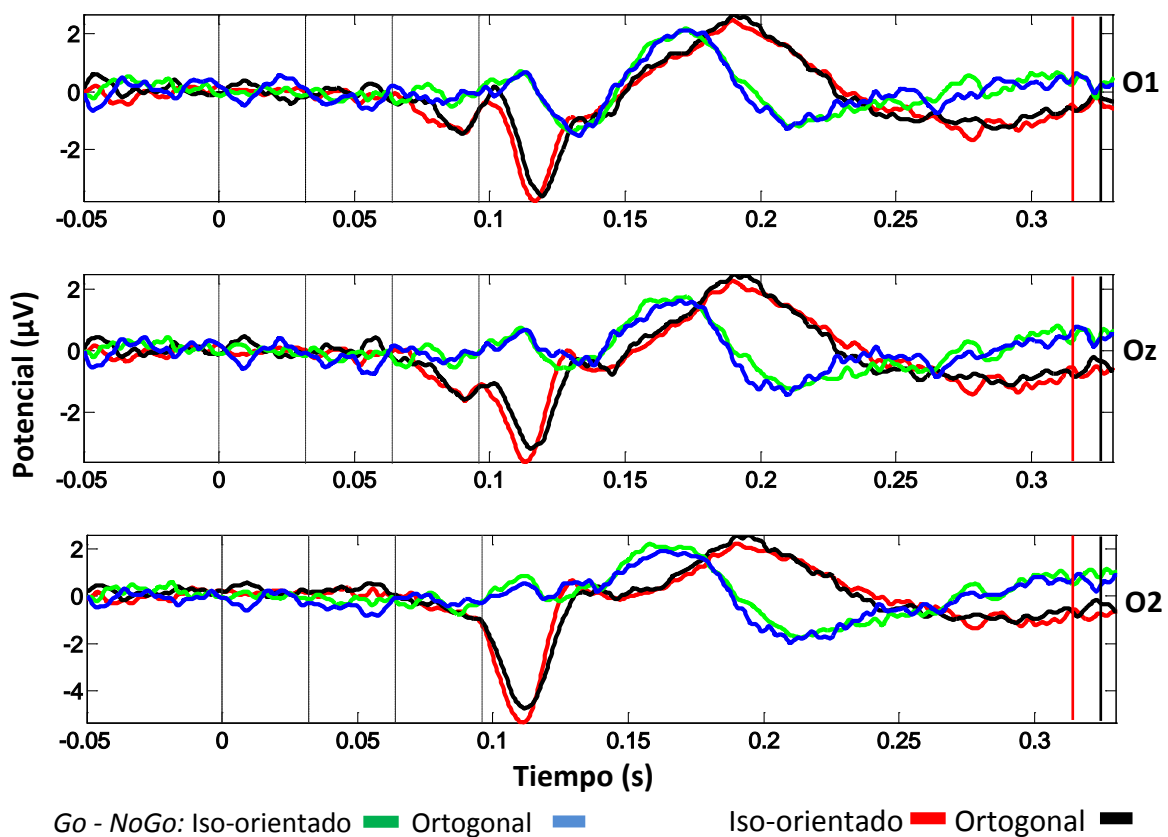


Figura 31_ Potencial evocado (μV) ($n=10$) en O1, Oz y O2 entorno a la presentación del primer *prime* ($t=0$) en función del tiempo (s), para la sustracción *Go-NoGo* en verde (iso-orientado) y en azul (ortogonal), y para ensayos *Go* en rojo (iso-orientado) y en negro (ortogonal). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los *primes* y la cuarta a la presentación del estímulo blanco. Se indica con líneas continuas la mediana de los TRs en cada condición (iso-orientado: rojo, ortogonal: negro).

Por lo tanto, a partir de dicha sustracción, se obtiene la señal evocada por el estímulo blanco. En la figura 31 se muestra el resultado de la sustracción *Go-NoGo* para ambas condiciones experimentales (iso-orientado: verde, ortogonal: azul), y se superpone la señal evocada para los ensayos *Go* en ambas condiciones (iso-orientado: rojo, ortogonal: negro) en las tres derivaciones occipitales registradas.

Para evaluar la contribución del estímulo blanco a los componentes evocados por los *primes* se analizó el apartamiento de cero de la señal evocada por el blanco (tomando la media de ambas condiciones juntas) para cada participante en las derivaciones occipitales, y se calculó la media total de esas diferencias y su desviación estándar (Fig. 32) (ver ANEXO). Se considera que la señal es distinta de cero cuando se aparta por ± 2 errores estándar.

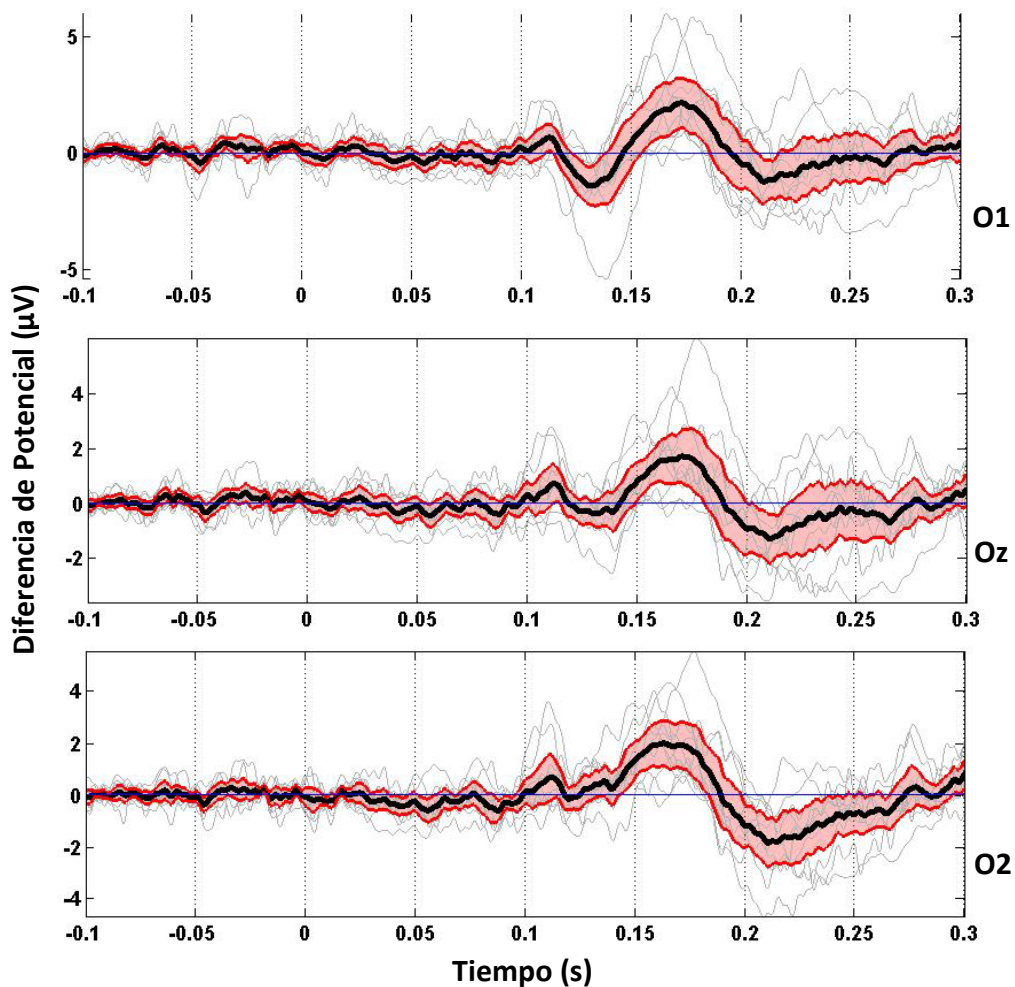


Figura 32_ Gráfico de las medias de la señal correspondiente al estímulo blanco para las derivaciones occipitales (O1, Oz, O2) en cada participante (en gris). Se superpone el gráfico de la media total (línea gruesa en negro) y la banda roja representa ± 2 errores estándar. Para este resultado se utilizó la media entre ambas condiciones, ya que no existen diferencias entre ellas en este caso.

Con este análisis se logró evidenciar una clara diferencia respecto al 0 (más de 2 desviaciones estándar) con un pico en los 170 ms (Fig. 32). Por otra parte, en las tres derivaciones occipitales se observa una diferencia menos pronunciada con un pico positivo en los 115 ms que indica una respuesta temprana al estímulo blanco. Dada su corta latencia, es posible que esta actividad sea una respuesta temprana al estímulo blanco, como consecuencia de la actividad generada por los estímulos *primes*. Por lo tanto, este análisis permite por un lado, descartar la posibilidad de enmascaramiento de la actividad de los *primes* por el estímulo blanco y además se puede atribuir los componentes más tempranos a la presentación de los *primes*. Por otra parte este resultado indica que la mayor contribución del estímulo blanco reside en componentes tardíos (170 ms) y sugiere que la respuesta al blanco se ve modulada por los componentes tempranos provocados por los *primes*.

Análisis Wavelets

En la figura 33 se muestran los cambios en la sincronización de fase inducidos por la presentación del estímulo en distintas bandas de frecuencia (de 5 a 40 Hz) en función del tiempo, para ambas condiciones experimentales y en todas las derivaciones registradas. Estos cambios son especialmente pronunciados en las derivaciones occipitales (filas 4, 5 y 6), en un amplio rango de bandas de baja frecuencia (entre 5 y 40 Hz).

El análisis de la sincronización de fase sugiere que la estimulación presentada “resetea” la oscilación en distintas bandas de baja frecuencia como Delta, Theta, Alfa e incluso Beta generando una sincronización en estos ritmos (Busch et al., 2009). Además el enganche de fase es especialmente pronunciado en las derivaciones occipitales, lo cual sugiere que estas regiones presentan una sincronización en sus ventanas de excitabilidad. Según lo postulado por Fries (2005), este resultado apunta a una comunicación favorecida en las áreas occipitales, la cual podría estar mediada por las conexiones horizontales.

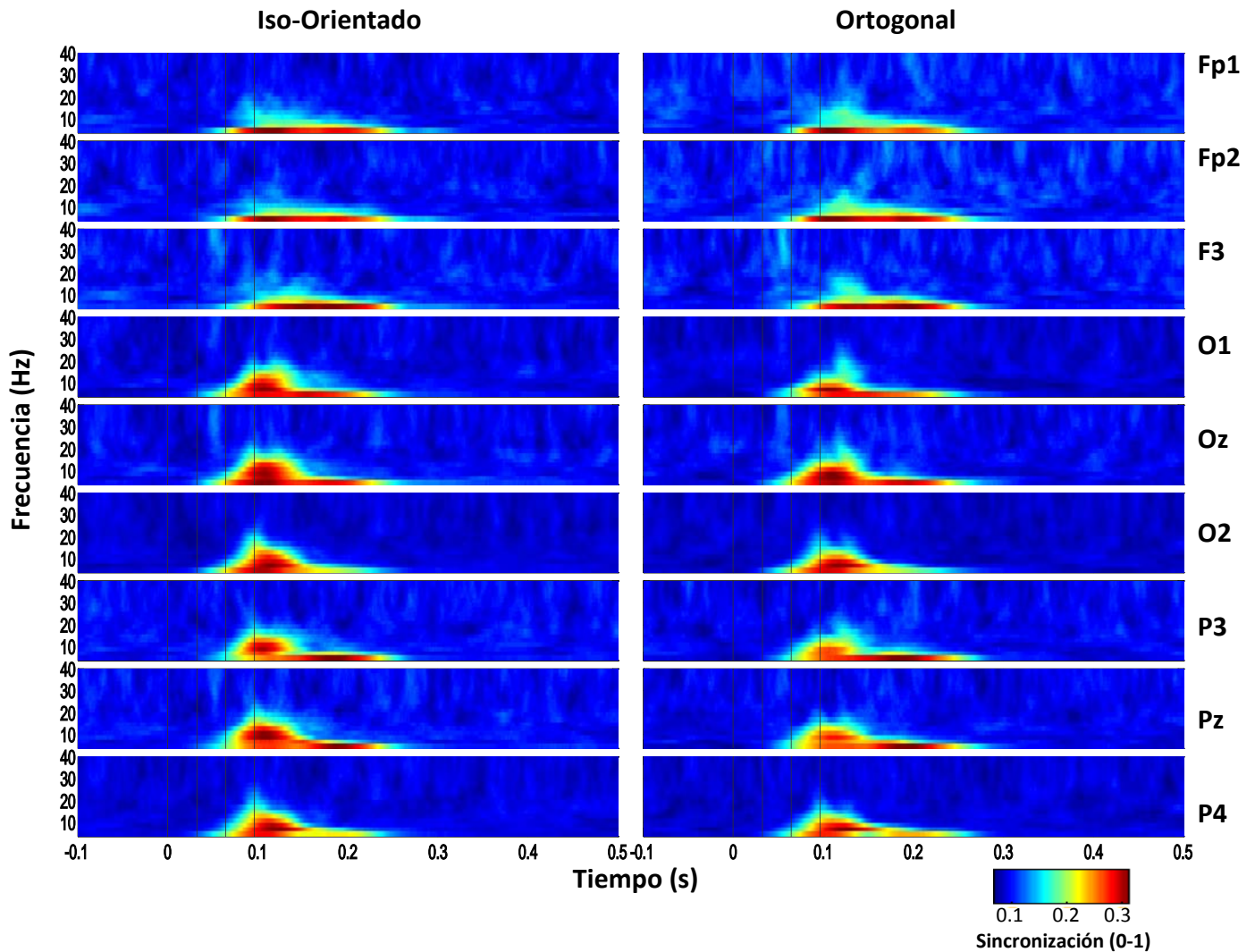


Figura 33_ Sincronización de fase (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo en segundos. Se muestra el resultado promedio ($n=10$) de los ensayos *Go* para las 9 derivaciones registradas en filas, y las columnas corresponden a las condiciones experimentales (izquierda: iso-orientado; derecha: ortogonal). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco. Se observan cambios en la fase tras la presentación del estímulo.

Por otra parte, en las derivaciones parietales se registra un resultado similar al de las derivaciones occipitales (Fig. 33). Si bien podría argumentarse que este aumento en el enganche de fase refleja la acción de mecanismos atencionales soportados por redes de neuronas parietales (Fan et al., 2002), el cambio registrado en este caso presenta una corta latencia (64 ms respecto al primer estímulo) con lo cual estaría inducido por el procesamiento del propio estímulo. La corta latencia no es consistente con el curso temporal de los procesos atencionales (Egeth and Yantis, 1997, Dehaene and Changeux, 2011). Los resultados que se presentan más adelante permitirán

profundizar en esta discusión. Es posible que el resultado registrado en los sensores parietales sea similar al de los occipitales por su proximidad, considerando la baja resolución espacial del EEG (Fig. 8).

En las derivaciones pre-frontales y frontal (Fp1, Fp2, y F3) se constata un aumento en la sincronización de fase de bandas de baja frecuencia y una disminución en la sincronización de oscilaciones de frecuencia media (Fig. 33). Este cambio también presenta una corta latencia (64 ms) y una corta duración (hasta los 250 ms) con lo cual no podría relacionarse con procesos decisionales relacionados a estas regiones (Platt, 2002) e implicados en la tarea dado el diseño *Go/NoGo* de la misma. Es posible que se trate de cambios inducidos por el procesamiento temprano del propio estímulo. También podría tratarse de un efecto global, en el cual el estímulo resetea globalmente las frecuencias lentas.

Por otra parte es relevante preguntarse si existen diferencias entre los cambios de fase registrados para las dos condiciones experimentales. Para evaluarlo, se realizó la sustracción (Fig. 34) entre la matriz correspondiente a los cambios de fase para la condición iso-orientada, y la matriz correspondiente a la condición ortogonal (Fig. 33). El resultado obtenido indica que sí existen diferencias, especialmente en torno a la presentación del estímulo blanco para las derivaciones occipitales y también para las derivaciones parietales. Dado que la sustracción se realizó en sentido Iso-orientado – Ortogonal, la actividad en código de color rojo o amarillo en la figura 34, representa una mayor sincronización de fase para la condición iso-orientada en comparación a la ortogonal, y la señal en código de color azul o verde representa un menor enganche de fase en la condición iso-orientada en comparación a la ortogonal.

Es interesante observar que en las derivaciones occipitales y parietales el enganche de fase es mayor en la condición iso-orientada en torno a la presentación del estímulo blanco en comparación a la condición ortogonal. Este resultado también puede interpretarse como un aumento en la ventana de comunicación en estas localizaciones. En las derivaciones occipitales podría ser consecuencia de la postulada participación del mecanismo de pre-activación mediado por las conexiones horizontales.

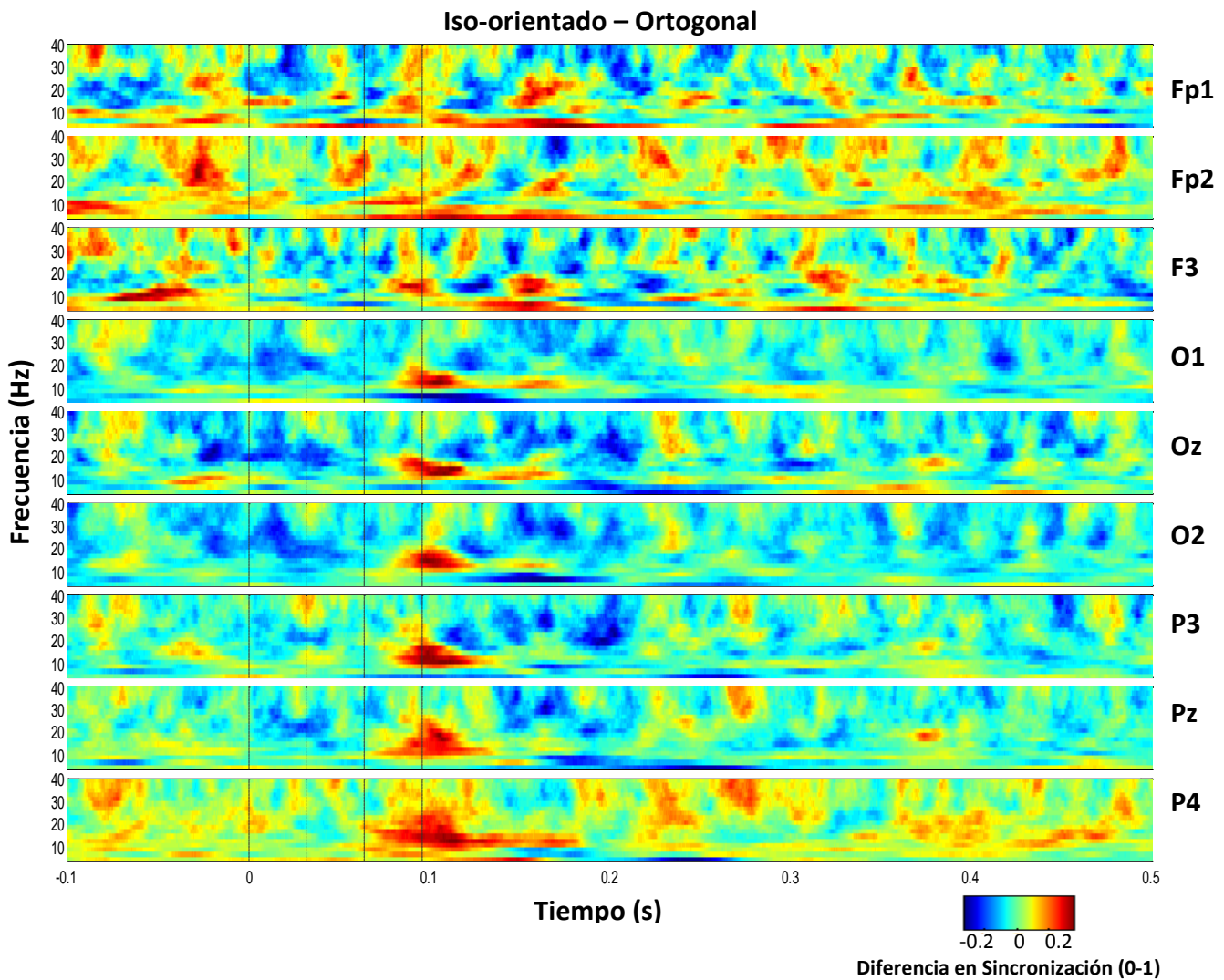


Figura 34_ Comparación entre condiciones experimentales de los cambios de fase (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo en segundos. Se muestra el resultado para las 9 derivaciones registradas (en filas). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

Para analizar la significancia estadística de estas diferencias en el enganche de fase entre las condiciones de orientación, se evaluó la suma acumulada del cambio de fase para la ventana de tiempo en torno a la presentación del estímulo blanco (0.064-0.129 ms) y para las bandas de frecuencia (5-13 Hz) que mostraron el mayor cambio (Fig. 33) en cada participante. Tras la integración por participante, se calculó la media y la desviación estándar de la integral para todos participantes en la ventana tiempo-frecuencia seleccionada y se aplicó la prueba ANOVA para comparar el cambio entre las condiciones de orientación (ver ANEXO). Esta comparación evidencia diferencias

significativas entre condiciones para la derivación Oz ($p=0.024$). Sin embargo, las diferencias no resultaron significativas para las restantes derivaciones. Es posible que un mayor número de registros revele significancia en las demás derivaciones occipitoparietales para esta comparación.

En la figura 35 se muestra el análisis de los cambios en la potencia para distintas bandas de frecuencia (de 4 a 50 Hz) registrados en las dos condiciones experimentales. Este resultado revela cambios en la potencia inducidos por la presentación del estímulo, en un amplio rango de frecuencias.

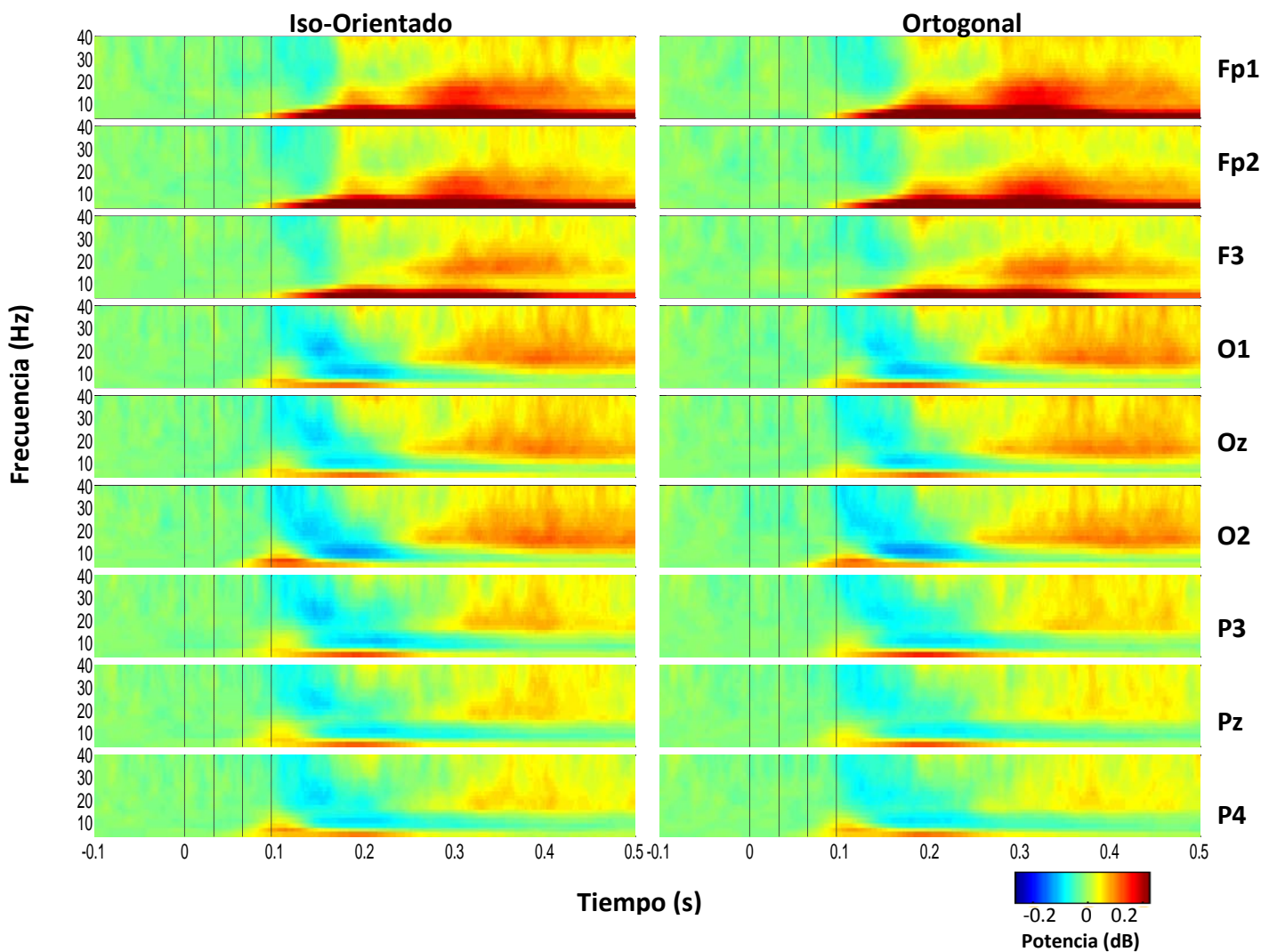


Figura 35_ Cambios en la potencia (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo. Se muestra el resultado promedio ($n=10$) de los ensayos *Go* para las 9 derivaciones registradas en filas, y las columnas corresponden a las condiciones experimentales (izquierda: iso-orientado; derecha: ortogonal). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

En las derivaciones occipitales en torno a la presentación del estímulo se registra inicialmente un aumento de la potencia en bandas de frecuencia bajas, y una disminución en la potencia de frecuencias medias y altas. En tiempos posteriores (a partir de los 250 ms) se registra un aumento sostenido en la potencia de bandas de frecuencia medias y altas (Fig. 35). El aumento sostenido de la potencia podría estar vinculado al *feedback* sensorial generado por la respuesta que provoca cambios en el estado de alerta de los participantes.

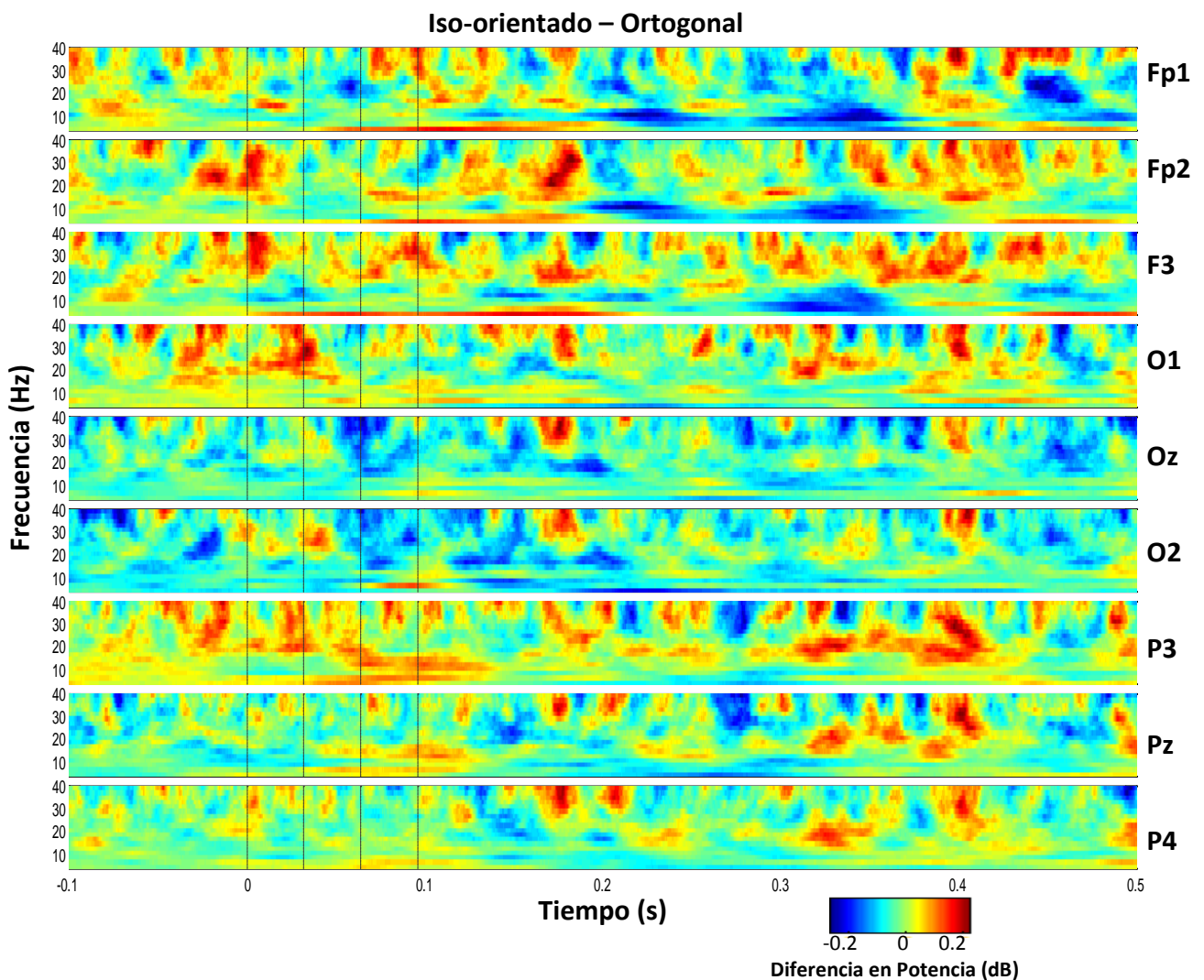


Figura 36_ Comparación entre condiciones experimentales de los cambios en la potencia (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo en segundos. Se muestra el resultado para las 9 derivaciones registradas. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

Al realizar una comparación mediante sustracción de los cambios en la potencia en ambas condiciones experimentales (Fig. 36) no se observa ningún patrón de cambios específicamente ligado a los estímulos. Tampoco se encuentran diferencias significativas en ninguna derivación entre las condiciones al realizar la comparación mencionada anteriormente para el cambio de fase, que implica evaluar mediante ANOVA el resultado de la integración del cambio en la potencia en el tiempo en torno a la presentación del estímulo blanco (0.064-0.129 ms), para cada participante y en las bandas de frecuencia que mostraron el mayor cambio (5-13 Hz) para ambas condiciones experimentales. Por lo tanto el resultado en la Figura 36 no permite realizar mayores interpretaciones sobre el vínculo entre la potencia y los estímulos presentados.

Conclusiones

Los resultados comportamentales son consistentes con la hipótesis de facilitación mediada por conexiones horizontales, revelando un menor tiempo de reacción cuando se presenta movimiento compuesto por *primes* iso-orientados respecto a la condición ortogonal, de acuerdo con la hipótesis de conectividad anatómica y funcional postulada.

Los resultados de potenciales evocados y de ensayos individuales sugieren la existencia de un generador en la corteza visual primaria sustentando la acción de un mecanismo temprano y de bajo nivel. Es relevante destacar que los componentes tempranos identificados (C1, N1) posiblemente representen una respuesta a la secuencia de los *primes* y no sólo al primer *prime* que se considera como tiempo cero. El análisis de la contribución de los estímulos a los componentes de los PE sugiere un vínculo entre los componentes tempranos y la presentación de los estímulos *primes*, lo cual también es consistente con la hipótesis. En los potenciales evocados se registraron diferencias significativas entre las condiciones experimentales, evidenciando latencias de activación diferenciales para el componente N1 (menor para los *primes* iso-orientados). Este resultado sugiere un procesamiento favorecido para la presentación de *primes* iso-orientados a la dirección del movimiento respecto a la condición ortogonal.

El análisis de tiempo-frecuencia mediante wavelets reveló aumentos en la sincronización de fase para bandas de baja frecuencia (delta, theta, alfa y beta) en derivaciones occipitales que pueden interpretarse como una ventana de comunicación favorecida en estas áreas, consistente con el esparcimiento de actividad mediada por las conexiones horizontales. Además el enganche de fase es mayor en la condición iso-orientada en comparación a la ortogonal, lo cual es coherente con la microanatomía de la corteza visual primaria que se postula como sustento de la percepción del movimiento. También se evidenciaron cambios en la potencia inducidos por la presentación de los estímulos, pero no se identificó una relación entre estos cambios y el mecanismo de percepción visual.

2) Convergencia

Este experimento tiene el objetivo de evidenciar correlatos electroencefalográficos del fenómeno de facilitación cortical, utilizando una versión simplificada del esquema de interacción de dos movimientos convergentes empleado por Maiche, et. al 2007.

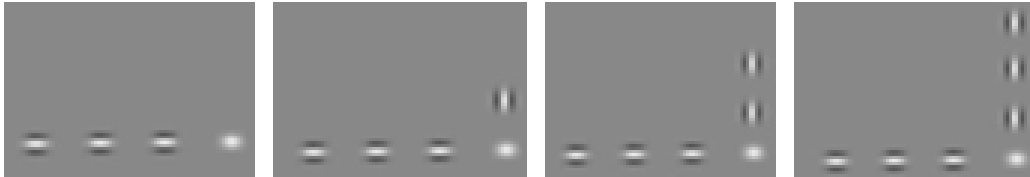


Figura 37_Esquema de la configuración de estimulación. Se muestran las cuatro condiciones experimentales (de izquierda a derecha: 0 *primes*, 1 *prime*, 2 *primes*, 3 *primes*).

La tarea consiste en responder lo más rápidamente posible a un blanco que aparece sobre el punto de fijación precedido de una secuencia basal de 3 *primes* iso-orientados con la dirección del movimiento en sentido horizontal desde la periferia del campo visual del participante en dirección al punto de fijación. Concomitantemente con esta secuencia basal constante se presentan las distintas condiciones experimentales que consisten en la presentación de 0, 1, 2 ó 3 *primes* iso-orientados en sentido vertical y convergente hacia el punto de fijación donde aparece el estímulo blanco (Fig. 37). Se postula que las secuencias de movimiento convergente sumarán sus respectivas pre-activaciones en el sitio hacia el cual convergen, que sería el sitio facilitado donde se

presenta el estímulo blanco. Debido a esta facilitación se espera que disminuya la latencia perceptual y por lo tanto el TR.

Comportamiento – Psicofísica

En la figura 38 se presenta el histograma de TRs realizado para todas las condiciones experimentales (n=10). Se observa un patrón similar al histograma del experimento de Orientación (Fig. 23), lo cual es consistente con un procesamiento equivalente en ambas tareas de percepción del movimiento.

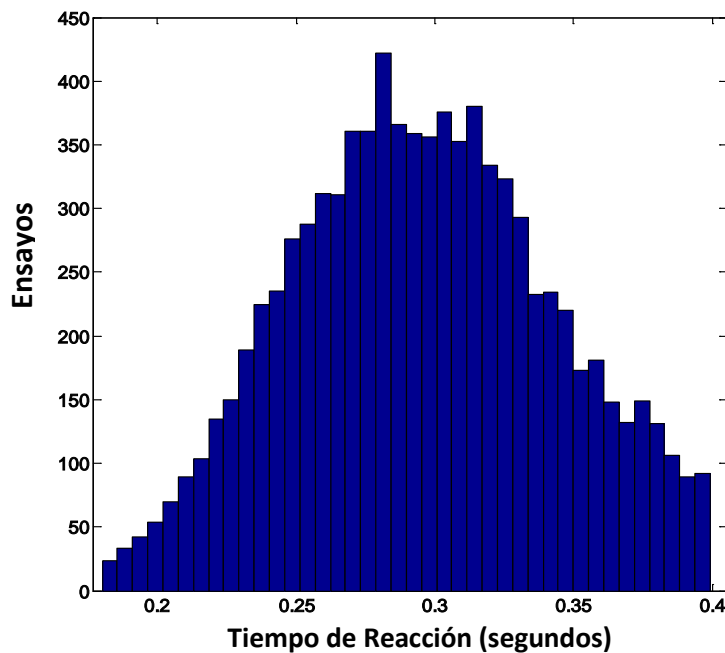


Figura 38_ Histograma de TR (segundos) (n=10) en la tarea de “Convergencia” para todas las condiciones experimentales en los ensayos Go.

En la figura 39 se muestra la mediana de los TRs normalizados de los 10 participantes. La normalización se realizó para cada participante aplicando una transformación de tipo Z, en la que se transforman los datos de acuerdo a una distribución con media cero y desviación estándar 1. Luego se calculan las medianas totales para cada condición (Fig. 39). La normalización permite eliminar la variabilidad entre participantes que puede enmascarar el efecto en estudio. En la figura 40 se presenta el resultado comportamental de TR en segundos.

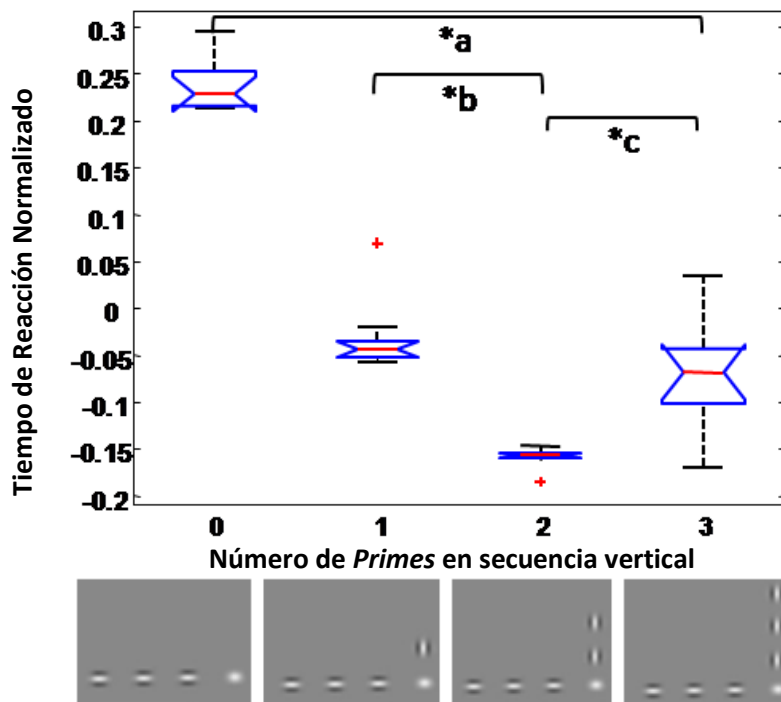


Figura 39_ Mediana (n=10) de los tiempos de reacción normalizados representada con líneas rojas, los recuadros azules representan los percentiles 25 y 75, las barras se extienden hasta los valores extremos. Las comparaciones pareadas con el test Wilcoxon indican que la condición 0 *prime* es significativamente diferentes a las demás (*a p=0.02, W=0 en todas las comparaciones pareadas); la condición 1 *prime* es significativamente diferente de 2 *prime* (*b p=0.002, W=0), pero no de 3 *primes* (p=0.1309, W=12) y la condición 2 *primes* es diferente de 3 *primes* (*c p=0.0039, W=1).

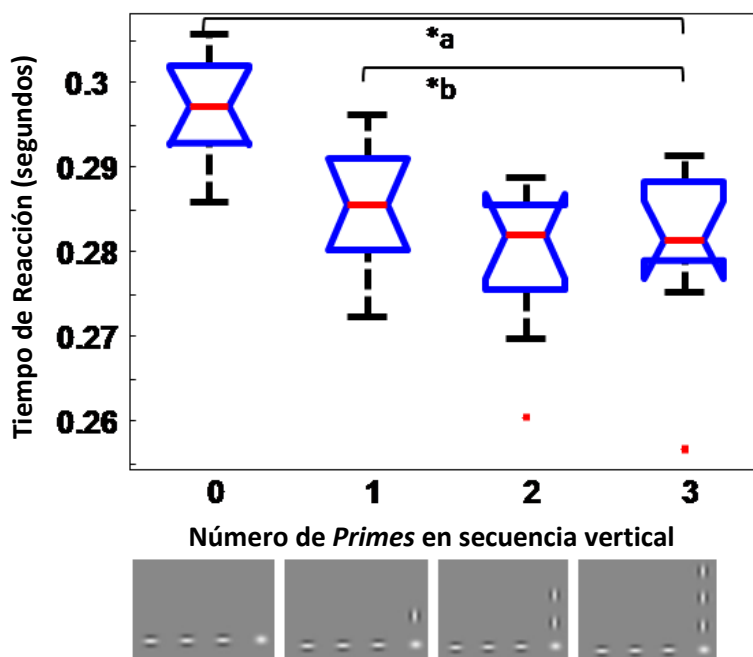


Figura 40_ Mediana (n=10) de los tiempos de reacción (en segundos) representada con líneas rojas, los recuadros azules representan los percentiles 25 y 75, las barras se extienden hasta los valores extremos. Las comparaciones pareadas con el test Wilcoxon indican que la condición 0 *prime* es significativamente diferentes a las demás (*a p=0.02, W=0 en todas las comparaciones pareadas); la condición 1 *prime* es significativamente diferente de 2 *prime* (*b p=0.002, W=0), y de 3 *primes* (*b p=0.037, W=7) pero la condición 2 *primes* no es diferente de 3 *primes* (p=0.275, W=16).

Se constata una modulación del TR dada por los componentes *primes* en la secuencia vertical de movimiento convergente (Fig. 39 y 40). Estos resultados indican que el protocolo experimental diseñado revela cambios en los retardos perceptuales dependientes de las condiciones experimentales y son concordantes con los antecedentes y con la hipótesis.

Respecto a la condición 0 *prime* el TR disminuye alrededor de un 4 % (11.5 ms) con la presencia de 1 *prime* y alrededor de un 6% (15.3 ms) con 2 *primes*. En el caso de 3 *primes* se registra una disminución alrededor del 3% (15 ms) respecto a la condición 0 *prime*, pero en el análisis de normalización se evidencia un 3% de aumento en el TR respecto a la condición anterior (2 *primes*). En el análisis estadístico (Wilcoxon) de comparaciones entre condiciones en el análisis de TR en segundos, la condición 0 *prime* es significativamente diferentes a las demás (Fig. 40 *a $p=0.02$, $W=0$ en todas las comparaciones pareadas), mientras que la condición 1 *prime* es significativamente diferente de 2 *prime* (Fig. 40 *b $p=0.002$, $W=0$) y de 3 *prime* (Fig. 40 *b $p=0.037$, $W=7$), pero las condiciones 2 y 3 *primes* no presentan diferencias significativas entre sí ($p=0.275$, $W=16$). En el análisis estadístico Wilcoxon para los datos normalizados, la condición 0 *prime* es significativamente diferentes a las demás (Fig. 39 *a $p=0.02$, $W=0$ en todas las comparaciones pareadas), mientras que la condición 1 *prime* es significativamente diferente de 2 *prime* (Fig. 39 *b $p=0.002$, $W=0$), pero no de 3 *primes* ($p=0.1309$, $W=12$) y la condición 2 *primes* es diferente de 3 *primes* (Fig. 39 *c $p=0.0039$, $W=1$). Por lo tanto, se observa un efecto acumulado cuando se pasa de cero a uno y dos *primes*, consistente con la hipótesis, pero, a diferencia de lo esperado, se observa una disminución del efecto con tres *primes*, definiendo una relación no lineal entre en número de *primes* y el TR, tal como se evidencia claramente en el análisis de normalización (Fig. 39) que compensa la variabilidad entre participantes evitando enmascaramientos y permite visualizar el efecto en estudio. Este resultado sugiere un mecanismo más complejo que la simple sumación de efectos facilitadores. El efecto no lineal podría ser consecuencia de un mecanismo inhibitorio, demorado respecto al componente excitador.

Los componentes inhibitorios son un recurso del cerebro en sus operaciones normales, y permiten una dinámica cerebral ordenada. Las redes corticales excitatorias son

inherentemente inestables y deben ser balanceadas por fuerzas inhibitorias provistas por las neuronas inhibitorias o interneuronas. Las neuronas principales sólo pueden transmitir excitación y en ausencia de interneuronas, se generaría un efecto predecible y lineal: una avalancha de excitación, que acabaría involucrando a toda la población celular (Buzsáki, 2006c). La inhibición, interpretada como una “fuerza negativa” introduce la no-linealidad. De hecho, de acuerdo con el planteo de Buzsaky (2006c) la no linealidad y la complejidad funcional en las redes corticales es en general consecuencia del sistema de interneuronas inhibitorias que introducen efectos difíciles de predecir.

A partir de estos conceptos, el efecto comportamental registrado en la tarea de percepción del movimiento podría tener lugar mediante una red de inhibición retardada respecto al componente excitador (Fig.41). Este modelo surge a partir de la propuesta de (Wilson and Cowan, 1972, 1973) que se mantiene vigente por su capacidad de reproducir una variedad de fenómenos corticales y por capturar la dinámica de las poblaciones neuronales de un modo sencillo y de acuerdo con los resultados experimentales (Ernst and Eurich, 2003). No modelan neuronas individuales sino poblaciones espacialmente modulares que representan mediante ecuaciones diferenciales las columnas que interactúan mediante conexiones de largo alcance en la corteza visual primaria (Bressloff and Cowan, 2002). El tejido nervioso cortical contiene una densa red de neuronas inhibitorias y excitatorias. Un modelo general de esta red debe incluir necesariamente ambos tipos celulares y representar conexiones entre ellos (Ernst and Eurich, 2003). Asimismo se sabe que las conexiones laterales que median estos circuitos surgen casi exclusivamente de neuronas excitatorias (Gilbert and Wiesel, 1983, Rockland and Lund, 1983) mientras que un 20% terminan en células inhibitorias que pueden tener efectos inhibitorios significativos (McGuire et al., 1991). Por lo tanto si la corteza se constituye de estos módulos, es posible que exista un mecanismo de crecimiento o “*build-up*” de la inhibición que se traduzca en un mecanismo de inhibición retardada respecto al componente excitador de acuerdo al esquema en la figura 41. Para probar este modelo será necesario generar simulaciones y evaluar su comportamiento respecto a los datos experimentales.

Según este esquema de funcionamiento (Fig. 41) la red neuronal implicada en la tarea de percepción del movimiento contiene neuronas principales excitadoras (triángulos) e interneuronas inhibitoras (círculos). La red de inhibición es retardada como consecuencia de su acción mediante dos sinapsis, mientras que la acción excitadora es monosinaptica. Al presentarse un *prime* en el campo receptivo clásico de la neurona A ésta se activa y ocurre un esparcimiento de actividad sub-umbral hacia la célula B y también hacia la interneurona A' (cuadrante 1) acercándolas a su umbral de disparo. Al presentarse el segundo *prime* en el campo receptivo de la neurona B (cuadrante 2) ésta responde rápidamente por estar pre-activada y además la suma de actividad genera la excitación de la interneurona B' y la pre-activación de la neurona C. Al presentarse el tercer *prime* (cuadrante 3) sobre el campo receptivo de la neurona C ésta alcanza más lentamente su umbral de activación por la inhibición que recibe desde la interneurona B'. La acción de la red de interneuronas se hace más fuerte y podría volverse más rápida a medida que reciben una estimulación mayor.

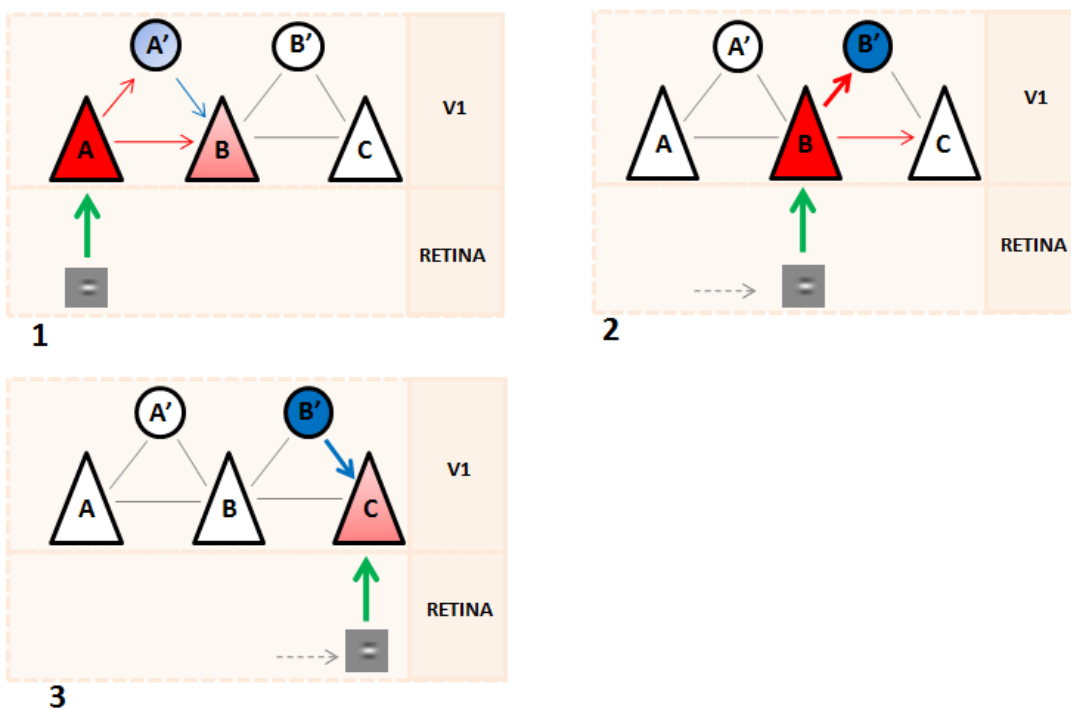


Figura 41_ Representación esquemática de un posible modelo de inhibición retardada como explicación al efecto no lineal en los datos comportamentales para la tarea de percepción del movimiento. Se muestra la activación de campos receptivos clásicos (flechas verdes) a nivel de la retina por la presentación de *primes* consecutivos (en la dirección de las flechas punteadas) y la red neuronal implicada en la tarea de percepción del movimiento a nivel de V1. Las células principales se representan como triángulos y las interneuronas como círculos. En rojo se representa la excitación y en azul la inhibición. La intensidad del color en las neuronas indica su nivel de activación y el grosor de las flechas indica el nivel de estimulación.

Por lo tanto, el comportamiento no lineal observado podría explicarse mediante un sistema de inhibición retardado hacia las células principales. Sin embargo para validar este modelo, habría q estudiarlo de forma cuantitativa variando sus parámetros para evaluar su funcionamiento y ver si se puede ajustar a los datos experimentales.

Por otra parte, un sistema de inhibición retardado no es la única solución posible para el efecto de no linealidad encontrada en los resultados comportamentales de percepción del movimiento. De modo alternativo, la relación no lineal que implica un aumento en la condición de 3 *primes* podría estar reflejando una captura atencional por el tercer *prime*. La captura y el desenganche atencional mediado por el tercer *prime*, agregaría tiempo de procesamiento que se traduce en un aumento del TR registrado en esta condición (Baldo and Klein, 1995). Esta posibilidad alienta el debate y el estudio de la relación y el alcance de los mecanismos cognitivos de alto nivel, como la atención, y los mecanismos perceptivos tempranos de bajo nivel, que continúa siendo discutido en este trabajo (Gilbert and Sigman, 2007).

Actividad Neuronal – EEG

La figura42 muestra los resultados de potenciales evocados (n=10) en función del tiempo en las derivaciones occipitales registradas (O1, O2 y Oz).

Se pueden identificar 5 componentes, un componente temprano C1 seguido por una positividad temprana P1, luego se observa N1 a los 200 ms, seguido por componentes tardíos P2 y N2. El registro de los componentes tempranos C1, P1 y N1 es consistente con los resultados del experimento anterior y sustenta su vínculo con el procesamiento de la información visual en movimiento. Es interesante destacar que los PE en este experimento presentan una mayor amplitud en comparación al experimento de Orientación (Fig. 25). Este resultado puede estar reflejando el procesamiento de una mayor cantidad de estímulos visuales en este experimento respecto al de Orientación.

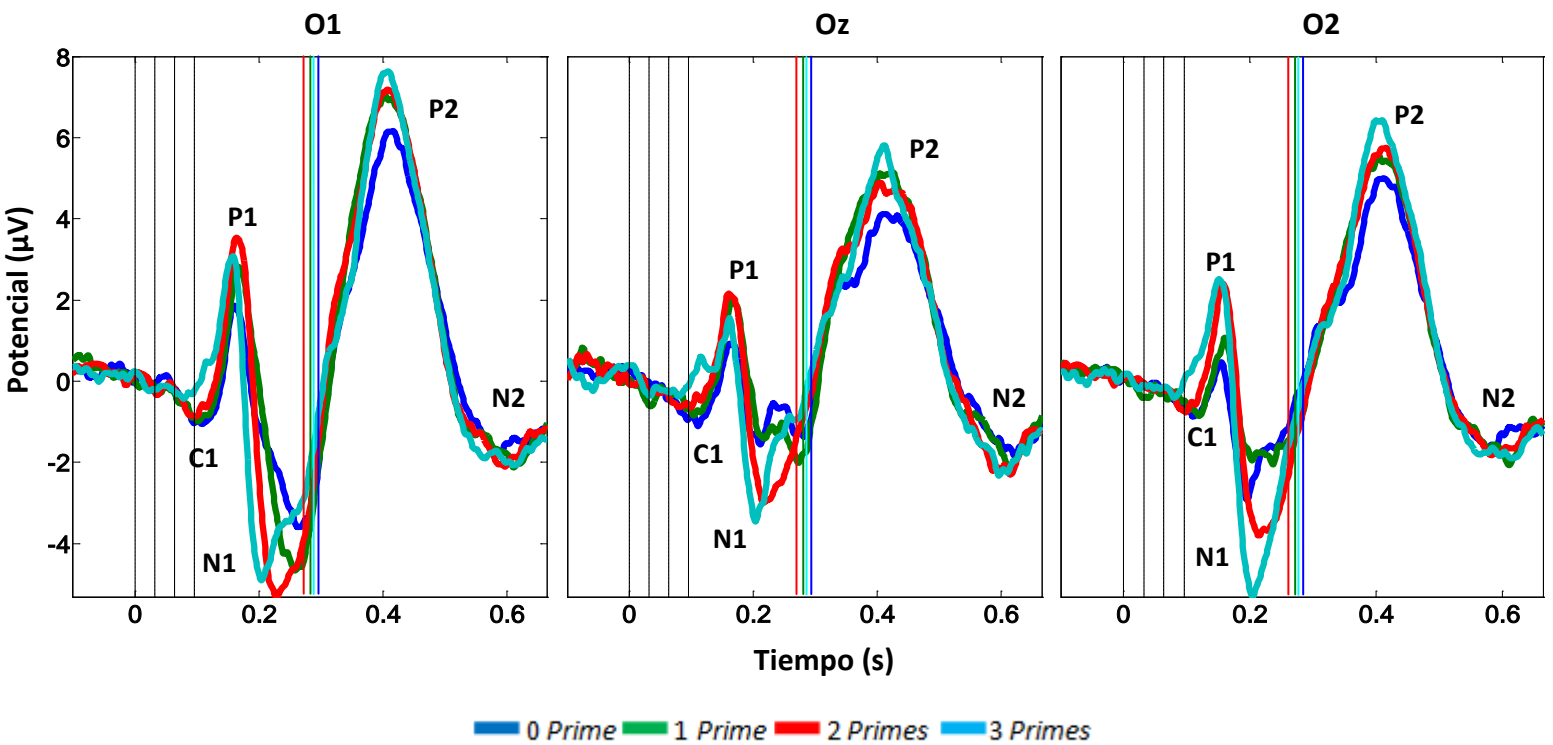


Figura 42_ Potencial evocado (μV) en función del tiempo (s) en las derivaciones occipitales O1, Oz y O2 para los ensayos *Go* ($n=10$) indicando las distintas condiciones experimentales con código de color (0 *prime*: azul, 1 *prime*: verde, 2 *primes*: rojo, 3 *primes*: celeste). Con el mismo código de color se señalan las medianas de los TRs con líneas continuas. El tiempo=0 corresponde al comienzo de la secuencia basal, dado por la aparición del primer *prime* indicado por una línea vertical punteada negra. Las restantes líneas verticales punteadas negras marcan la presentación del segundo y tercer *prime* y del objeto blanco a los 96 ms.

Además una mayor amplitud respecto al experimento de Orientación puede interpretarse como consistente con la hipótesis de sumación del efecto facilitador en una configuración de movimiento convergente. Resta saber si existen diferencias significativas entre las condición de movimiento sin *prime* en la secuencia vertical y las condiciones de movimiento convergente con 1, 2 y 3 *primes*.

Para averiguar si hay diferencias en la latencia de estas señales, se realizó una comparación entre las señales evocadas en las condiciones con *primes* respecto a la señal sin *prime* en función del tiempo. Este resultado implica una sustracción entre las señales con *primes*, respecto a la señal sin *prime* y se realizó para los ensayos *Go* en las derivaciones occipitales (Fig. 43).

A partir de esta comparación se observan distintos tiempos de activación de la señal entre las diferentes condiciones experimentales en N1. De hecho, los tiempos de activación se ordenan en sentido 3 *primes* - 2 *primes* – 1*prime* (Fig. 43).

Este resultado es consistente con un procesamiento favorecido que podría explicarse por una facilitación de menor latencia para la condición 3 *primes* que aumenta con 2 *primes* y es aún más lenta con 1 *prime*. Además en N1 la amplitud de los componentes también se ordena en ese sentido: 3 *primes* con mayor amplitud, seguido por 2 *primes* y 1 *prime* (Fig. 43) lo cual es consistente con los resultados del experimento anterior y con los antecedentes (Khoe et al., 2004) que atribuyen un procesamiento favorecido frente a este tipo de resultados.

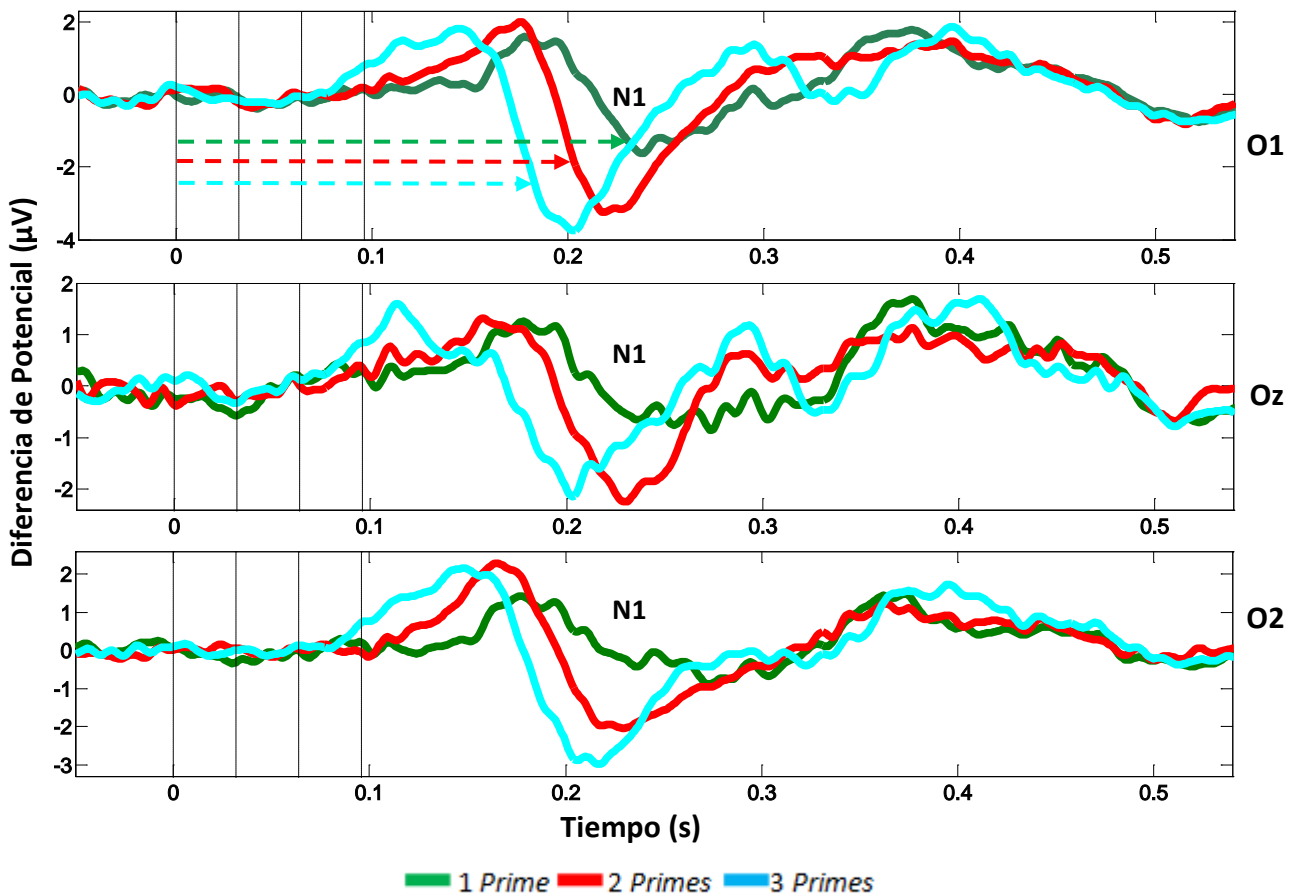


Figura 43_Sustracción entre el potencial evocado para las condiciones con *primes* y la señal evocada para la condición sin *prime*. Se muestra esta diferencia de potencial (μV) en función del tiempo (s) para la condición de 1 *prime*-0 *prime* (verde), 2 *primes*-0 *prime* (rojo) y 3 *primes*-0 *prime* (celeste) registrada en las derivaciones occipitales O1, Oz y O2 durante los ensayos Go (n=10). En O1 se señala con flechas los tiempos de activación del componente N1 para cada condición experimental según el código de color.

El patrón de ordenamiento de latencia y amplitud podría atribuirse al efecto esperado de sumación de efectos facilitadores por la presentación de *primes* convergentes. En el análisis estadístico (ANOVA) se evaluó el cambio de potencial en el tiempo para la ventana temporal entre 0ms y el tiempo de activación de N1 en cada condición experimental y para cada participante (Fig. 43). Para definir el tiempo de activación del pico en N1 en cada participante se calculó en cada registro el punto de la pendiente de la señal que se separa por 3 desvíos estándar de la variabilidad previa al tiempo cero. En el análisis de la media total en la derivación O1 se encontró que las tres condiciones experimentales se diferencian estadísticamente entre sí (Fig. 44) (en las comparaciones pareadas mediante Tukey todas presentan un $p < 0.05$). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas al realizar este análisis para las derivaciones occipitales O2 y Oz. Si bien el resultado sugiere que existen diferencias en las 3 derivaciones occipitales (Fig. 43), es posible que el método de identificación del pico en N1 no sea lo suficientemente preciso para identificar este componente en todos los registros de los participantes.

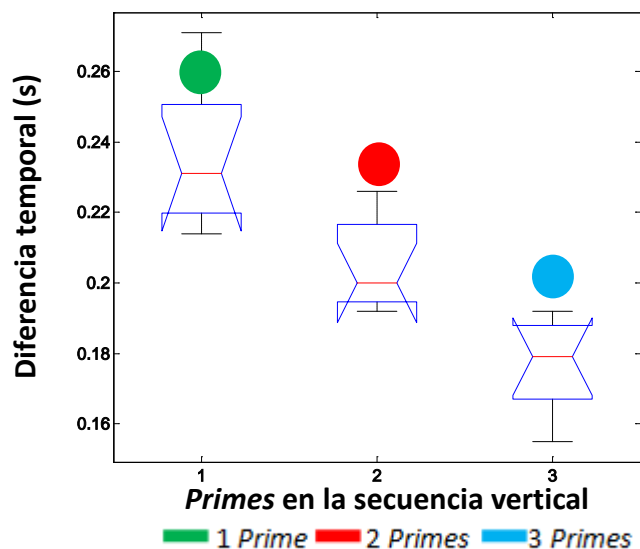


Figura 44_ Resultado del análisis ANOVA de la comparación entre señales con *primes* y la señal sin *prime*. Se representa la media de los tiempos de activación con líneas rojas, los recuadros azules representan los percentiles 25 y 75, las barras se extienden hacia los valores extremos. Con círculos de colores se indican las condiciones comparadas.

En el análisis presentado en la Figura 43 y 44 no se evidencia el efecto no lineal que revelan los resultados comportamentales. Por lo tanto, es posible que la no linealidad

es resultado de un mecanismo que se resuelve en etapas posteriores del procesamiento y no en V1.

Otro modo de evaluar la implicancia de los distintos componentes identificados en el potencial evocado en las derivaciones occipitales: C1, P1, N1, P2, N2 (Fig. 42), es identificar en qué momento los participantes han tomado la decisión de responder en el caso de los ensayos *Go*, o han decidido inhibir la respuesta, en los ensayos *NoGo* (Platt, 2002). Identificar en qué momento se toma la decisión, permite concluir que las etapas de procesamiento sensorial tempranas, han tenido lugar anteriormente. Por lo tanto, los componentes con latencias mayores al tiempo de la decisión, no estarían vinculados al procesamiento temprano de interés, mientras que los componentes anteriores sí podrían estar reflejando aspectos de un mecanismo de bajo nivel.

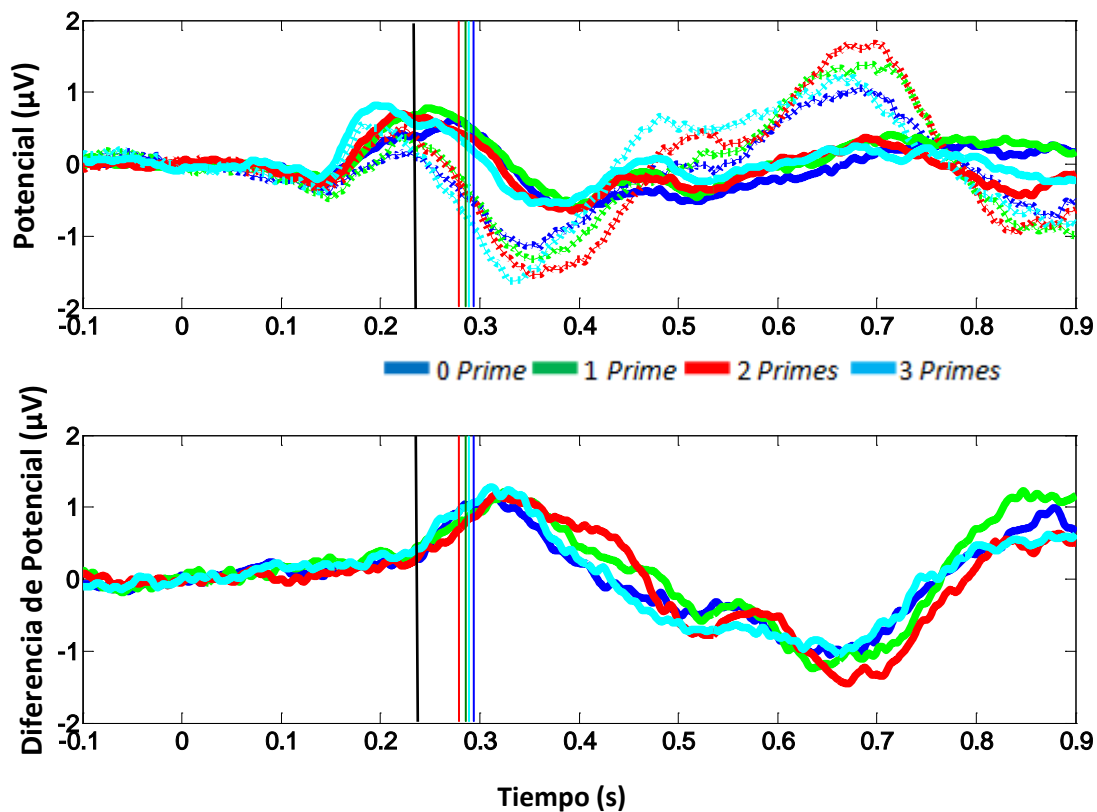


Figura 45_ Potencial registrado en la derivación Fp1. Las distintas condiciones experimentales se representan con colores (sin *prime*: azul, un *prime*: verde, dos *primes*: rojo, tres *primes*: celeste). Con el mismo código de color se señalan las medianas de los TRs con líneas continuas. En el cuadrante superior se muestra el potencial evocado en los ensayos *Go* (líneas continuas) y *NoGo* (líneas punteadas). En cuadrante inferior se muestra la resta entre el potencial en los ensayos *Go* y *NoGo*. Se observa una diferenciación entre las señales *Go* y *NoGo* a los 240 ms (indicado por la línea negra).

Para identificar el momento promedio de decisión entre todos los participantes (n=10) se realizó una comparación entre las señales evocadas en los ensayos *Go* y las señales evocadas en los ensayos *NoGo* en las derivaciones prefrontales Fp1 y Fp2, ya que la correspondiente área cortical se vincula con la toma de decisiones (Fig. 45 y 46 respectivamente).

Esta comparación, sugiere que las señales *Go* y *NoGo* se diferencian a partir de los 240 ms posteriores a la presentación del primer *prime* (144 ms respecto al estímulo blanco) en ambas derivaciones prefrontales. Para evaluarlo, se analizó el apartamiento de la señal resultante de la diferencia *Go-NoGo* en las derivaciones prefrontales para cada participante, y se calculó la media de esas diferencias y su desviación estándar. Se considera que la señal es distinta de cero cuando se aparta por ± 2 desviaciones estándar (Fig. 47).

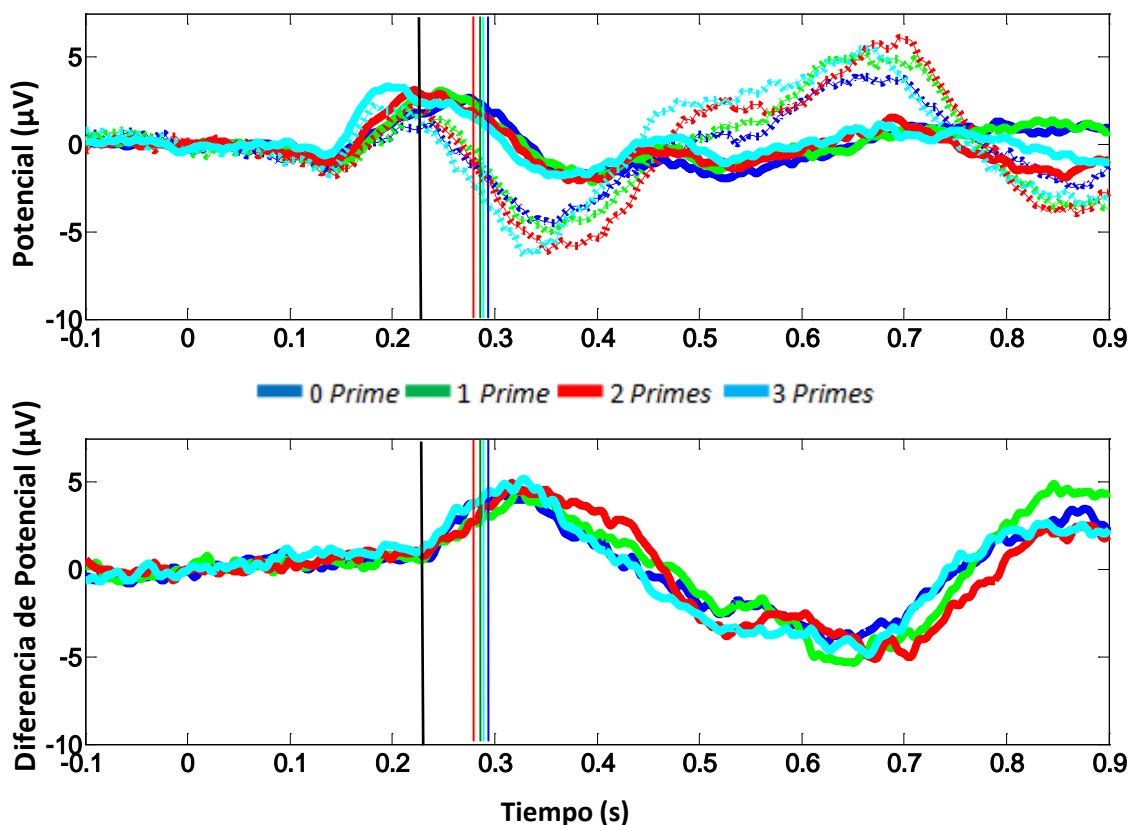


Figura 46_ Potencial registrado en la derivación Fp2. Las distintas condiciones experimentales se representan con colores (sin *prime*: azul, un *prime*: verde, dos *primes*: rojo, tres *primes*: celeste). Con el mismo código de color se señalan las medianas de los TRs con líneas continuas. En el cuadrante superior se muestra el potencial evocado en los ensayos *Go* (líneas continuas) y *NoGo* (líneas punteadas). En el cuadrante inferior se muestra la resta entre el potencial en los ensayos *Go* y *NoGo*. Se observa una diferenciación entre las señales *Go* y *NoGo* a los 240 ms (indicado por la línea negra).

Por lo tanto, el análisis que se presenta en la figura 47 permite concluir que todo el procesamiento sensorial y la discriminación ocurrieron antes de los 240 ms. Este análisis sugiere que no existe un vínculo directo entre los componentes tardíos P2 y N2 y las etapas de procesamiento visual primarias. La actividad posterior posiblemente refleje niveles de procesamiento de mayor nivel, no implicados en el mecanismo de facilitación postulado.

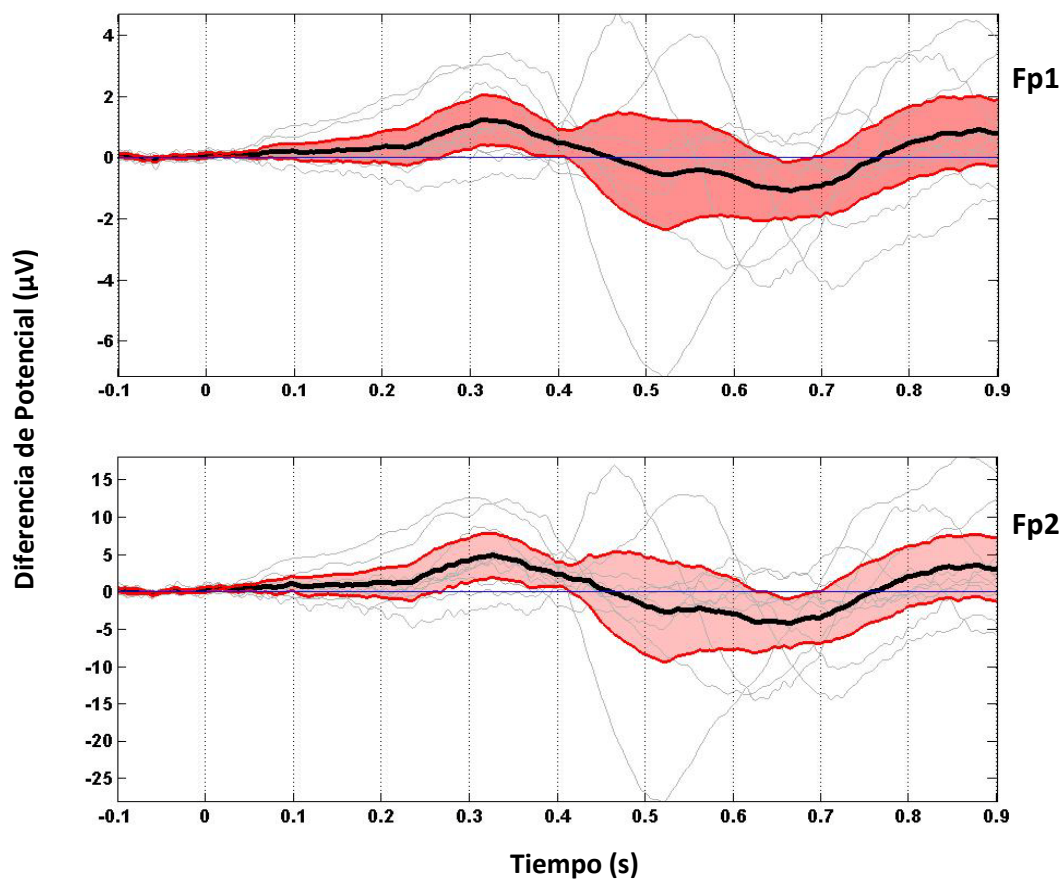


Figura 47_ Gráfico de las diferencias de las medias entre la señal *Go-NoGo* para las derivaciones prefrontales (Fp1, Fp2) correspondientes a cada participante (en gris). Se superpone el gráfico de la media (línea gruesa en negro) y la banda roja representa ± 2 errores estándar.

Análisis Wavelets

En la figura 48 se muestran los cambios en la sincronización de fase de distintas bandas de frecuencia (de 5 a 40 Hz) inducidos por la presentación del estímulo en función del tiempo para las cuatro condiciones experimentales y todas las derivaciones

registradas. Estos cambios son especialmente pronunciados en las derivaciones occipitales (filas 2, 3 y 4), en un amplio rango de bandas de frecuencia. En la derivación parietal (Pz) se observa un patrón similar al de los sensores occipitales mientras que en las derivaciones pre-frontales (Fp1 y Fp2) no se evidencian mayores cambios en la sincronización de fase.

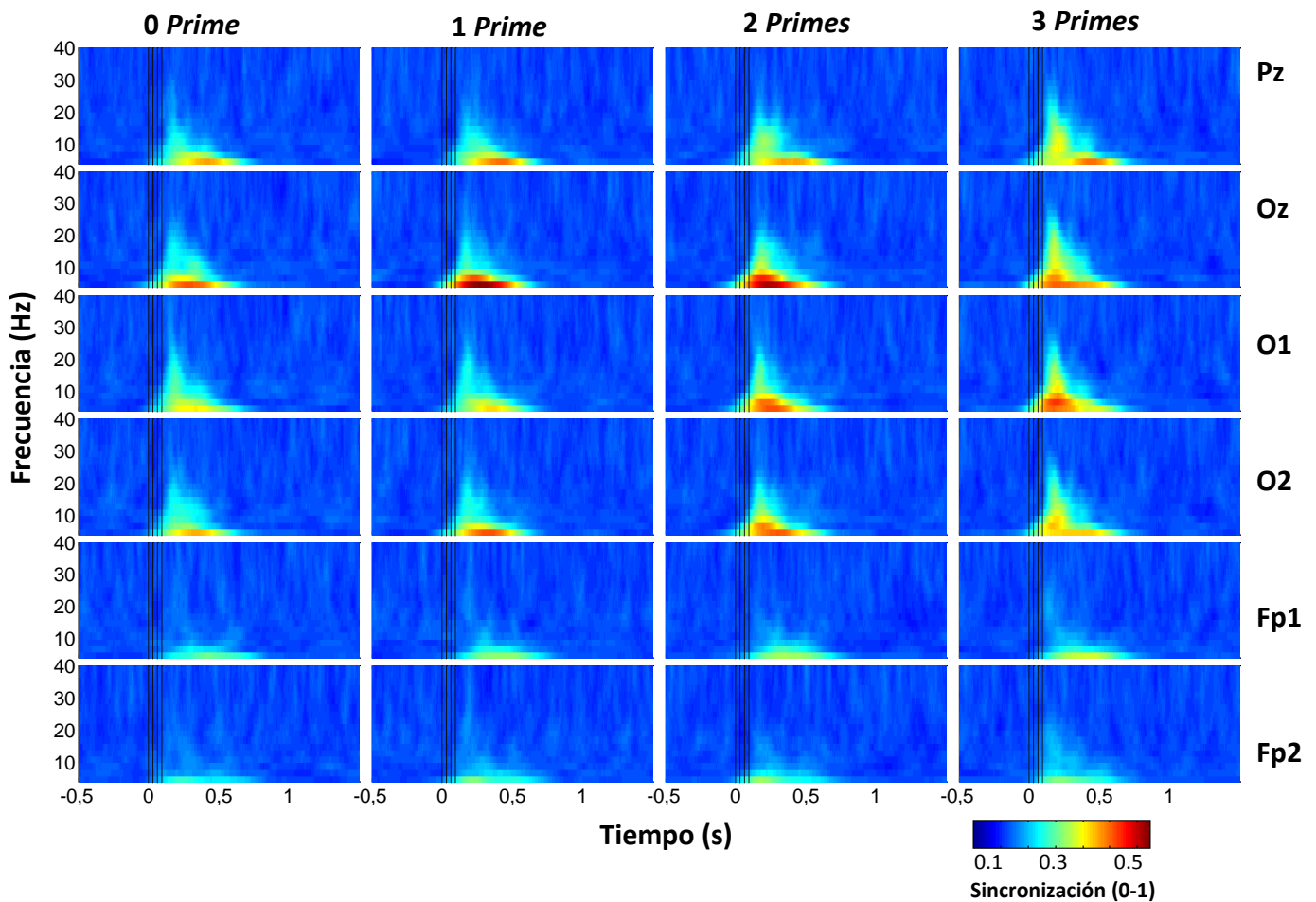


Figura 48_Sincronización de fase (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia (5-40 Hz) en función del tiempo (s). Se muestra el resultado promedio (n=10) en 6 derivaciones registradas en filas, y las columnas corresponden a las condiciones experimentales (0, 1, 2 y 3 *primes*). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco. Se observan cambios en la fase tras la presentación del estímulo.

Tal como se discutió en el experimento anterior, el resultado en las derivaciones parietales posiblemente refleje correlatos similares a las derivaciones occipitales dada su proximidad y la baja resolución espacial de la técnica EEG (Fig. 8 y 19).

El resultado en las derivaciones posteriores, al igual que el análisis del enganche de fase en el experimento anterior de "Orientación", sugiere que la estimulación presentada "resetea" la oscilación en distintas bandas de frecuencia generando una sincronización (Busch et al., 2009). El cambio especialmente pronunciado en las derivaciones occipitales, sugiere que estas regiones presentan una sincronización en sus ventanas de excitabilidad, que podría ser consecuencia de un aumento en la comunicación entre las neuronas que oscilan a frecuencias bajas y medias en estas áreas (Fries, 2005). Este resultado podría explicarse por la acción de las conexiones horizontales que median el esparcimiento de actividad sub-umbral entre columnas de la corteza visual primaria. Es interesante notar que en este experimento de movimiento convergente la sincronización de fase máxima alcanza valores de 0.6 (correspondientes al rojo) en las condiciones 1 *prime* y 2 *primes* de la derivación Oz mientras que en el experimento de Orientación el valor máximo de sincronización de fase alcanzado es de 0.3 (Fig. 33). Esto indica una mayor sincronización de fase en Oz en el caso de movimiento convergente con 1 y 2 *primes* (Fig. 48, columna 2 y 3, fila 2), consistente con la hipótesis de sumación del efecto de facilitación frente a esta configuración de estimulación.

Si bien se observa que el estímulo "resetea" una amplia gama de ritmos, el efecto es más pronunciado para bandas de baja y media frecuencia (Fig. 48) como por ejemplo alfa (8-12Hz). De hecho, el "reseteo" en alfa también se evidencia tras el análisis de ensayos individuales en la derivación occipital O1 (Fig. 49). Al evaluar los cambios en la sincronización de la oscilación alfa en trazos unitarios, se observa un enganche en la fase de la oscilación, que se puede observar en la figura 49 como bandas verticales, tras la presentación de los estímulos. Se evidencia una mayor alineación para las condiciones con *primes* (indicadas con recuadros de colores verde, rojo y celeste) en comparación con la condición 0 *prime* (recuadro azul). Esta observación es consistente con la hipótesis de sumación de efectos facilitadores en la configuración de movimiento convergente.

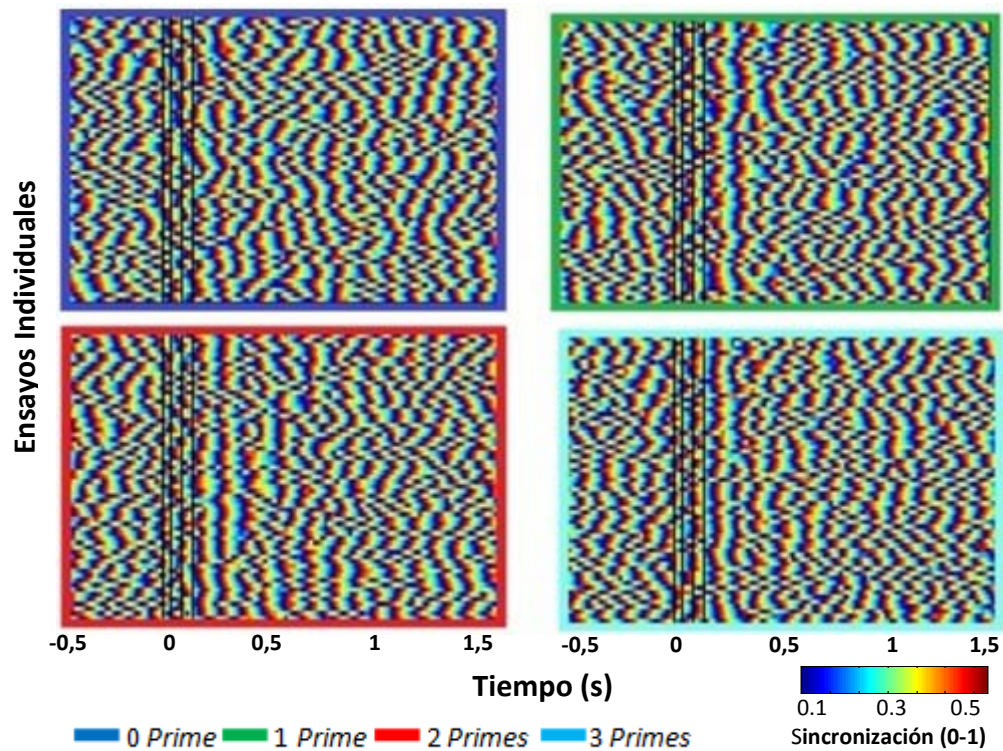


Figura 49_ Análisis de la fase en O1 para la banda alfa (8-12Hz). Se representan los cambios de fase (en código de color) por trazo unitario en función del tiempo para un registro de uno de los participantes, en las cuatro condiciones experimentales recuadradas con colores (0 *prime*: azul; 1 *prime*: verde; 2 *primes*: rojo; 3 *primes*: celeste) en ensayos *Go*. Las líneas representan la presentación de los estímulos visuales.

El “reseteo” diferencial de la banda alfa inducido por la estimulación, también se evidencia en el promedio del enganche de fase para todos los participantes (Fig. 50) registrado en la derivación occipital O1. Es interesante observar que en el punto máximo de enganche de fase, las condiciones experimentales se ordenan en sentido ascendente: 0 *prime* - 1 *prime* - 2 *primes* - 3 *primes*. El análisis estadístico de las diferencias entre condiciones en el promedio de la sincronización de fase alfa (8-12Hz) indica que las condiciones 0 y 1 *prime* se diferencian estadísticamente en todas las comparaciones (anova, post-hoc: tukey, *a y *b $p < 0.05$ en todas las comparaciones múltiples) mientras que no existen diferencias significativas entre 2 y 3 *primes* ($p > 0.05$). El resultado revela una sincronización que aumenta en relación a la cantidad de *primes*, consistente con la hipótesis de sumación de efectos facilitadores en la configuración de movimiento convergente.

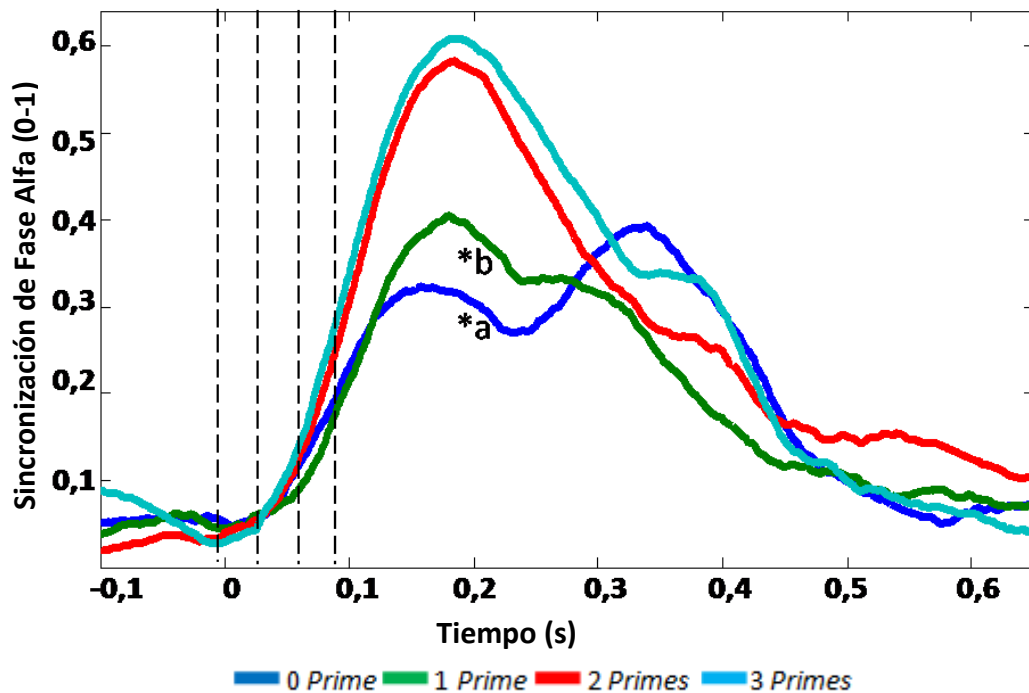


Figura 50_Promedio (n=10) del cambio en la fase alfa en función del tiempo en segundos, tras la presentación de los *primes* y el estímulo blanco (indicado por las líneas punteadas) para la derivación occipital O1. Se muestran en distintos colores las condiciones experimentales. 0 y 1 *prime* se diferencian estadísticamente en todas las comparaciones (anova, post-hoc: tukey, *a y *b $p < 0.05$).

La comparación estadística de los cambios en el enganche de fase en las condiciones con *primes* respecto a la condición 0 *prime* revela una mayor sincronización de fase en bandas de baja frecuencia para las condiciones con *primes* (Fig. 51) tal como lo indicaban los resultados anteriores. Esta comparación surge de la sustracción de la sincronización de fase en cada condición con *primes* y la condición sin *primes* (Fig. 48). Se integró el cambio de fase en el tiempo entorno a la presentación del estímulo blanco (0.064-0.129 ms) y para las bandas de frecuencia (5-13 Hz) que mostraron el mayor cambio para cada participante. Tras la integración por participante, se calculó la media total su la desviación estándar y se aplicó la prueba ANOVA para comparar las condiciones con *primes* respecto a la condición sin *primes*. Este análisis revela diferencias significativas en la derivación O2 para la comparación 2-0 *prime* ($p=0.029$) y para la comparación 3-0 *prime* ($p=0.038$), en la derivación Oz para la comparación 2-0 *primes* ($p=0.025$) y en la derivación O1 para la comparación 1-0 *prime* se alcanza una diferencia cercana a la significación estadística ($p=0.059$). En el resto de las derivaciones solo se evidenció una diferencia significativa para Fp1 en la comparación

2-0 *primes* ($p=0.045$). Estos resultados sugieren que el estímulo “resetea” la fase de oscilaciones de baja frecuencia diferencialmente según la presencia de *primes*. Este efecto diferencial ocurre fundamentalmente en la región occipital, y no se encuentran diferencias en la mayoría de los restantes sensores (Pz, Fp2 y F3).

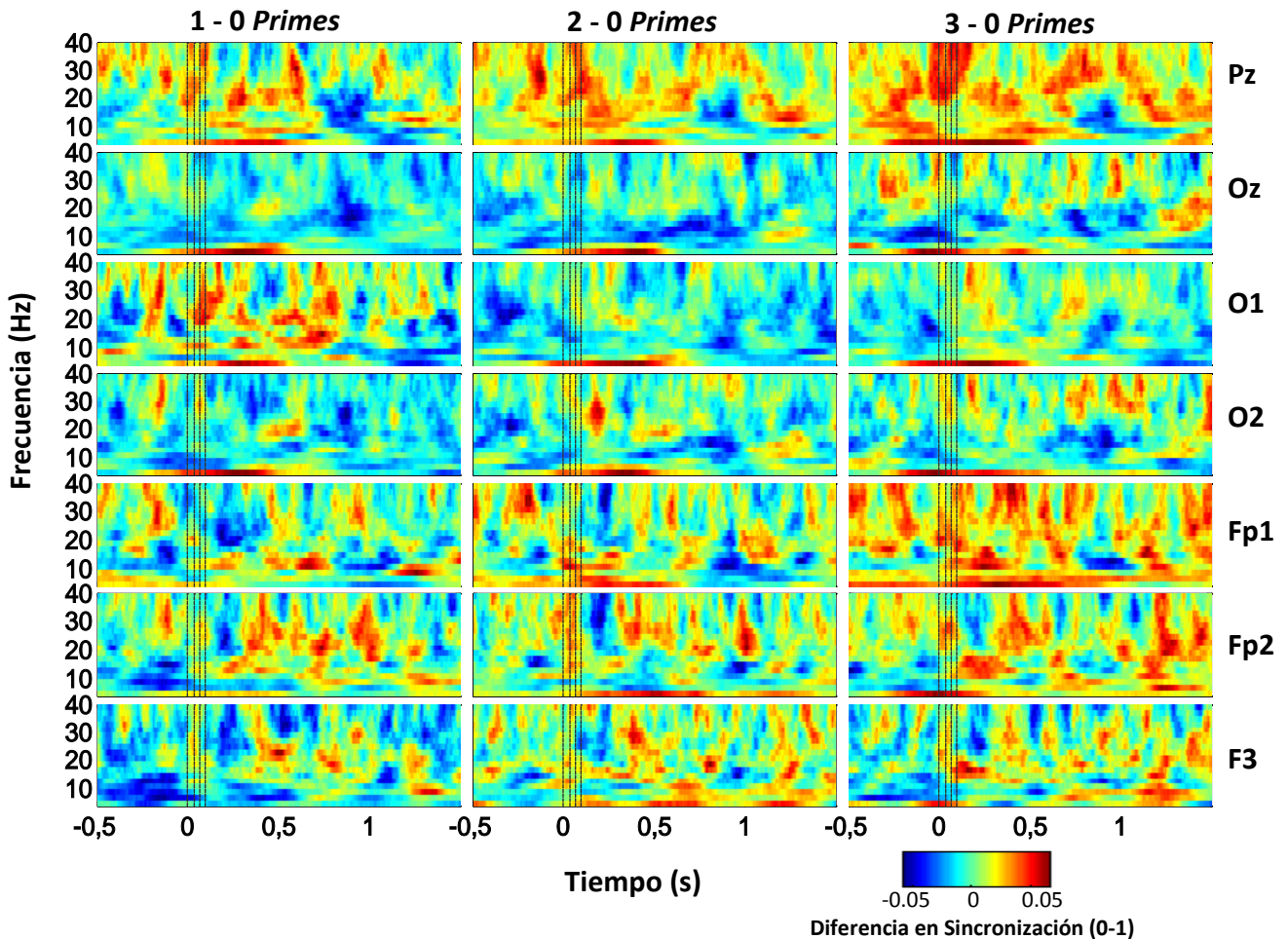


Figura 51_ Comparación entre condiciones experimentales, de los cambios en el enganche de fase (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo en ensayos *Go*. Se muestra el resultado para las 7 derivaciones registradas. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos visuales.

En la figura 52 se muestran los cambios en la potencia inducidos por la presentación del estímulo en el rango de bandas de frecuencia analizadas (5 a 40 Hz) según las condiciones experimentales. Tras la presentación de los estímulos, en las derivaciones occipitales se observa un aumento en la potencia de bajas frecuencias, especialmente pronunciado en la derivación Oz, seguido por una disminución en la potencia de frecuencias medias y altas.

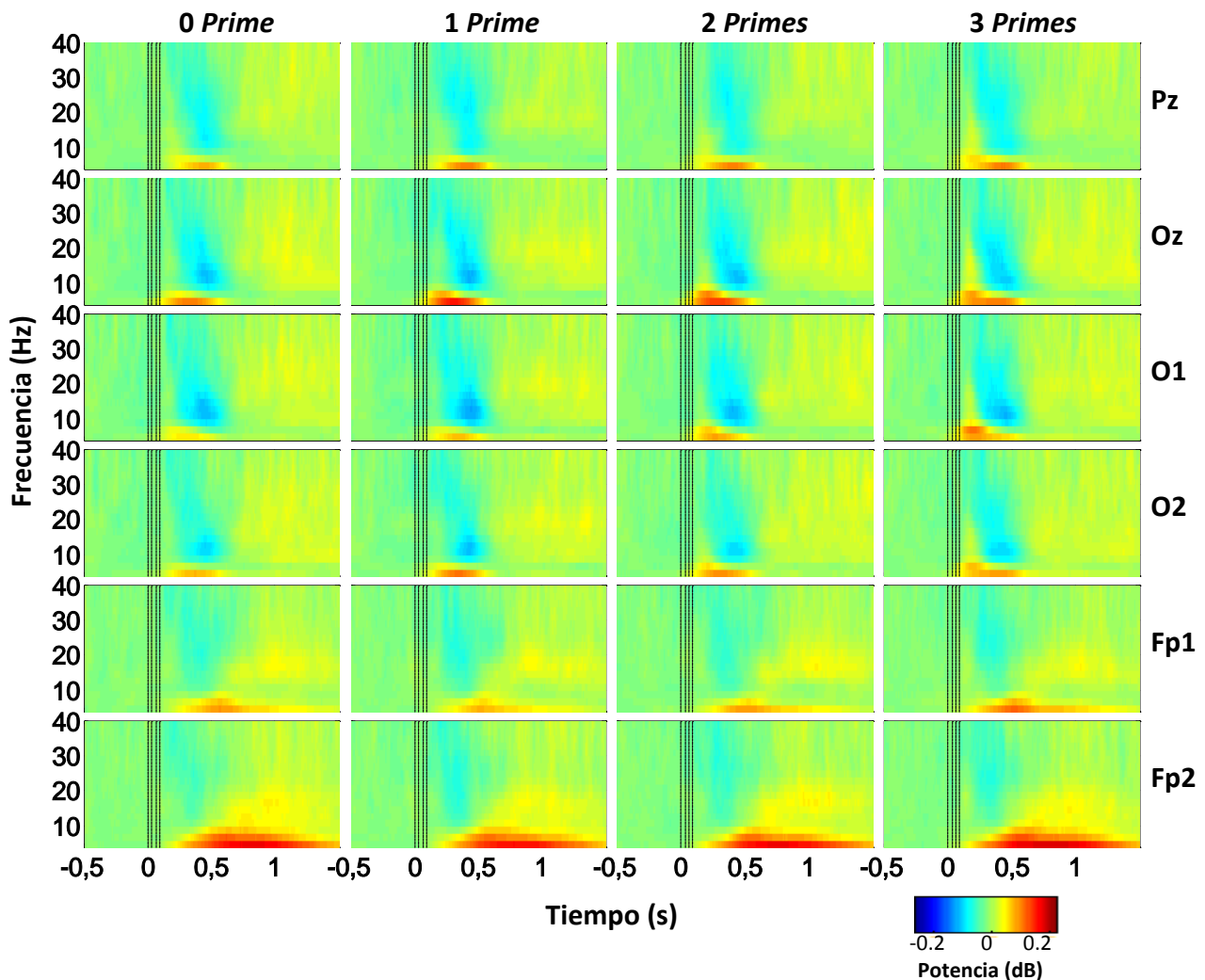


Figura 52_ Potencia en distintas bandas de frecuencia (5-40 Hz) en código de color. Se muestra el resultado promedio ($n=10$) para las distintas condiciones experimentales (en columnas) y para cada derivación (en filas) en ensayos *Go*. Se indica con líneas punteadas, el tiempo de presentación de los estímulos visuales. Se observan cambios en la potencia tras la presentación del estímulo.

La figura 53 presenta la comparación de los cambios en la potencia en las condiciones con *primes* respecto a la condición 0 *prime*. En las derivaciones occipitales se observa una mayor potencia de las oscilaciones de frecuencia media y baja en las condiciones con *primes*. Se integró el cambio de la potencia en el tiempo entorno a la presentación del estímulo blanco (0.064-0.129 ms) y para las bandas de frecuencia (5-13 Hz) que mostraron el mayor cambio, para cada participante. Tras la integración por participante, se calculó la media total y su desviación estándar y se aplicó la prueba ANOVA para comparar las condiciones con *primes* respecto a la condición sin *primes*. Este análisis revela diferencias significativas en la derivación Oz en la comparación 3-0 *primes* ($p=0.0305$). No se encontraron diferencias en las restantes derivaciones.

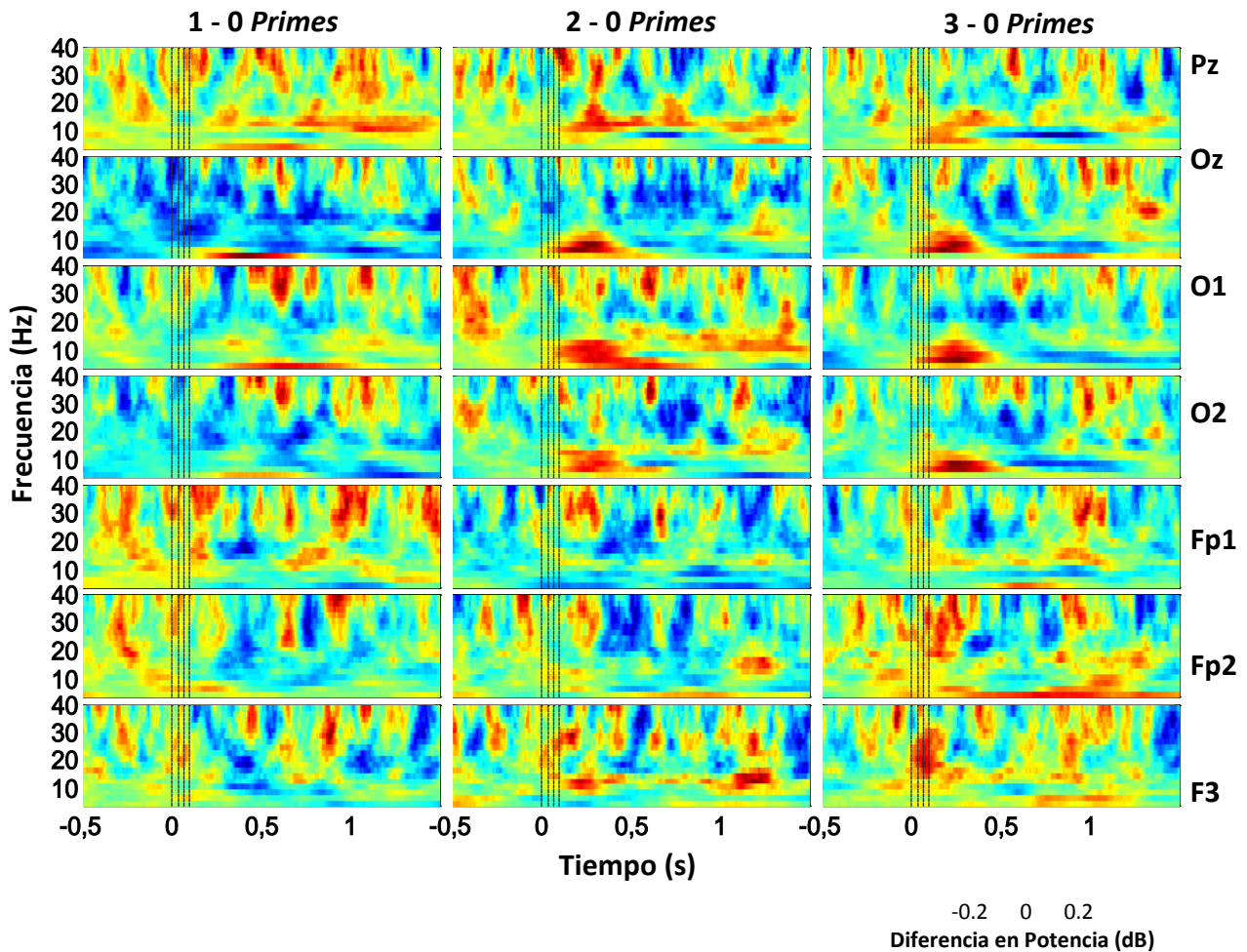


Figura 53_ Comparación entre condiciones experimentales de los cambios en la potencia (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia (5 - 40 Hz) en función del tiempo (s). Se muestra el resultado promedio para las 7 derivaciones registradas. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos.

Al evaluar el promedio ($n=10$) del cambio en la potencia de la oscilación en alfa (8-12 Hz) se verifica un aumento de la potencia seguido de una disminución (Fig. 54). Además en el pico máximo de aumento de la potencia se observa una agrupación entre las condiciones 3 *primes* y 2 *primes*, mientras que las condiciones 1 *prime* y 0 *prime* se agrupan presentando un menor aumento de la potencia alfa en el pico. El análisis estadístico de las diferencias en promedio de la potencia alfa (8-12Hz) entre condiciones revela que tanto la condición 0 como 1 *prime* se diferencian estadísticamente de 2 y 3 *primes* (anova, post-hoc: tukey, *a $p<0.05$ en las comparaciones múltiples) mientras que no existen diferencias entre 0 y 1 ni entre 2 y 3 *primes* (anova, post-hoc: tukey, $p>0.05$ en las comparaciones múltiples). El

ordenamiento acorde a las condiciones experimentales sugiere que el cambio en la potencia alfa podría estar vinculado al mecanismo subyacente a la percepción del movimiento.

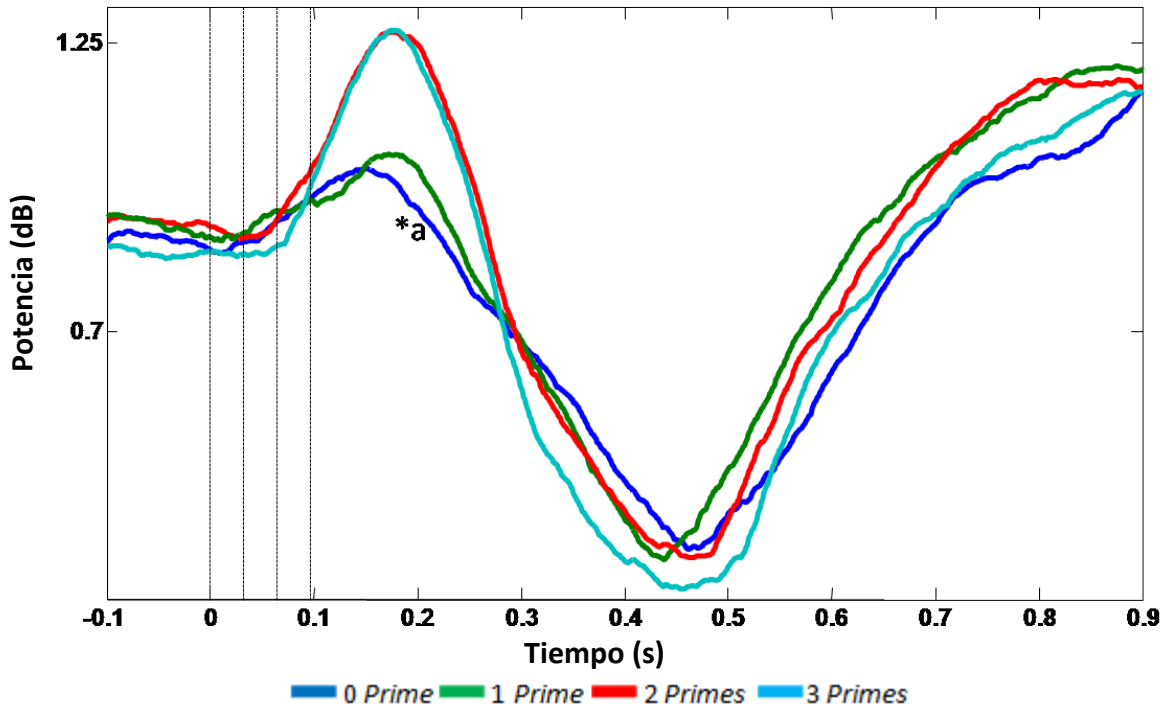


Figura 54_Promedio (n=10) del cambio en la potencia de la oscilación en alfa en función del tiempo (s), tras la presentación de los *primes* y el estímulo blanco (indicado por las líneas punteadas) para la derivación occipital O1. Se muestran en distintos colores las condiciones experimentales. Las condiciones 0 y 1 *prime* se diferencia estadísticamente de 2 y 3 *primes* (anova, post-hoc: tukey, *a p<0.05 en las comparaciones múltiples)

Conclusiones

Los resultados comportamentales son consistentes con la hipótesis de sumación de efectos facilitadores en la configuración de movimiento convergente. Estos resultados apuntan a un efecto de sumación no lineal. La no linealidad podría estar vinculada a la participación de un mecanismo inhibitorio tardío o a la participación de un mecanismo atencional que introduce tiempo de procesamiento. Sin embargo, esta última alternativa no es consistente con los resultados del experimento “Orientación” en donde se constatan resultados diferenciales según la orientación indicando un protagonismo de la corteza visual primaria. El siguiente experimento aporta datos suplementarios sobre este resultado expandiendo el tema de atención en la percepción del movimiento.

Los resultados de potenciales evocados frente al movimiento convergente revelan tiempos de activación diferenciales entre las condiciones experimentales y consistentes con la hipótesis. A nivel del análisis de los potenciales evocados no se evidencia el efecto no lineal que muestran los resultados comportamentales, lo cual sugiere la posibilidad de que el efecto inhibitorio sea parte de un mecanismo que se resuelve más tardíamente. Los resultados del análisis wavelet revelan un reseteo en la fase y un aumento de la potencia, especialmente en la oscilación alfa, provocados por la presentación de los estímulos y ordenados según las condiciones experimentales, sustentando la sensibilidad de la metodología para el mecanismo estudiado y sustentando la hipótesis.

3) Tarea Movimiento: Claves Atencionales y Percepción del Movimiento

Con este diseño experimental se analiza la influencia de mecanismos de atención de orientación exógena en etapas tempranas de la percepción. Para ello se introduce una clave espacial (un asterisco) para capturar la atención del participante en el mismo sitio de aparición del blanco (clave congruente) o en sitio contrario (clave incongruente). Además se presenta una secuencia de movimiento que causaría el efecto de facilitación en el sitio de presentación del estímulo blanco (movimiento congruente) o en sitio contrario (movimiento incongruente) (Fig. 55). Este diseño busca evaluar la interacción entre el efecto atencional y el efecto de facilitación por movimiento.

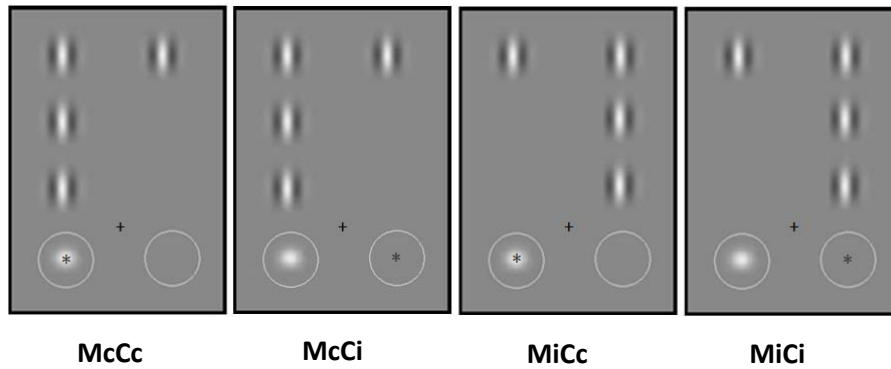


Figura 55_ Configuración de estimulación en las cuatro condiciones experimentales: Movimiento Congruente Clave Congruente con el estímulo blanco (McCc); Movimiento Congruente Clave Incongruente (McCi); Movimiento Incongruente Clave Congruente (MiCc), Movimiento Incongruente Clave Incongruente con el estímulo blanco (MiCi).

En la condición experimental “McCc” (Movimiento congruente Clave congruente con estímulo blanco) tanto la secuencia de movimiento como la clave espacial se presentan en el mismo hemisferio que el estímulo blanco, por lo tanto esta es una condición de congruencia de la presunta facilitación por el movimiento y por la clave atencional para el procesamiento del estímulo blanco. En la condición “McCi” la secuencia de movimiento es congruente con el blanco, pero la clave se presenta en el hemisferio contrario. En la condición “MiCc” la clave es congruente con el blanco pero el movimiento se presenta en el lado contrario al blanco. En la condición “MiCi” tanto el movimiento como la clave son incongruentes con el estímulo blanco.

Comportamiento - Psicofísica

En la figura 56 y 57 se presenta el resultado de medianas de TRs en segundos y TR normalizado respectivamente, en función de las condiciones experimentales. Se constata una modulación de la mediana del TR según las condiciones de estimulación.

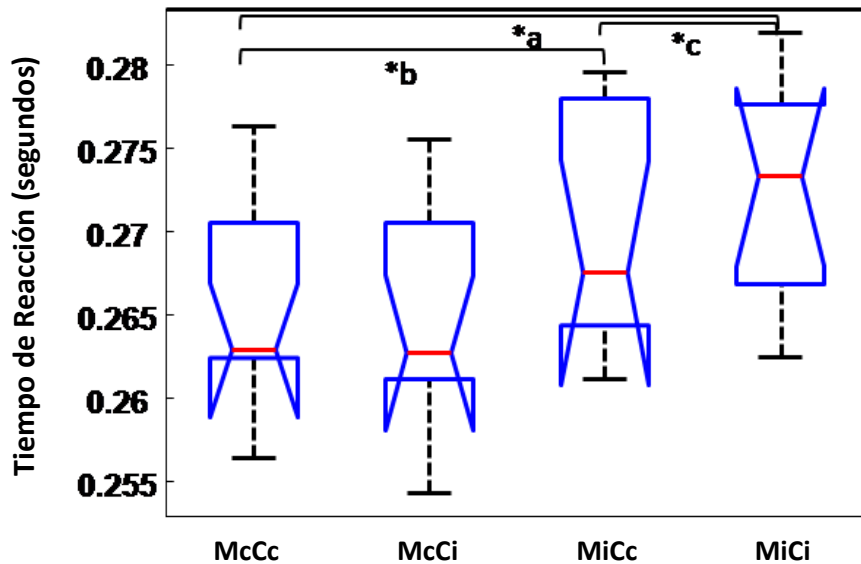


Figura 56_ Mediana (n=10) de los tiempos de reacción (en segundos) representada con líneas rojas, los recuadros azules representan los percentiles 25 y 75, las barras se extienden hasta los valores extremos. Las comparaciones pareadas con el test Wilcoxon indican que la condición McCc y McCi no son significativamente diferentes (comparación pareada $p=0.0977$, $W=8$) mientras que las condiciones MiCc y MiCi sí presentan diferencias significativas en todas las comparaciones pareadas (*a $p=0.002$, $W=0$, *b $p=0.002$, $W=0$, *c $p=0.0098$, $W=3$)

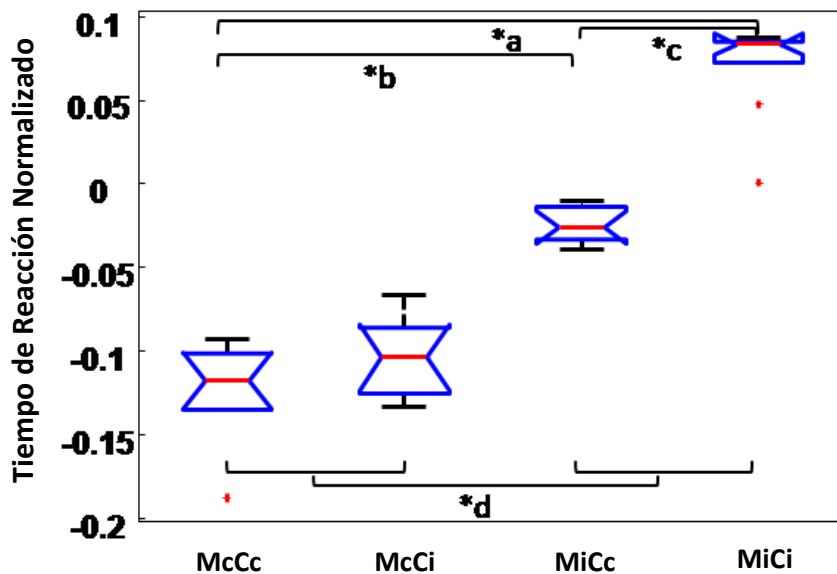


Figura 57_ Mediana (n=10) de los tiempos de reacción normalizados representada con líneas rojas, los recuadros azules representan los percentiles 25 y 75, las barras se extienden hasta los valores extremos. Las comparaciones pareadas con el test Wilcoxon indican que la condición McCc y McCi no son significativamente diferentes (comparación pareada $p=0.257$, $W=16$) mientras que las condiciones MiCc y MiCi sí presentan diferencias significativas en todas las comparaciones pareadas (*a, *b y *c $p=0.002$, $W=0$). Además los datos agrupados según el movimiento (McCc-McCi y MiCc-MiCi) también son significativamente diferentes *d $p=0.002$, $W=0$)

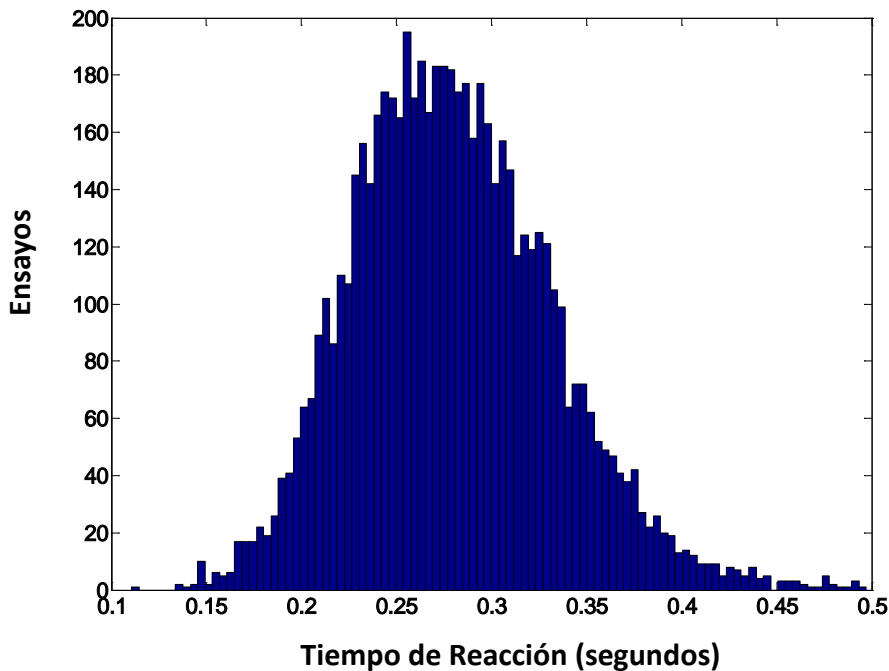


Figura 58_ Histograma de TR (s) (n=10) en ensayos *Go* de la tarea “Atención y Percepción del movimiento” calculado para todas las condiciones experimentales de congruencia e incongruencia.

El resultado de TRs en segundos (Fig. 56) y el histograma de TRs (Fig. 58) revela respuestas más rápidas en esta tarea experimental en comparación a los TRs de la tarea Orientación y Convergencia (Fig. 20 y 39 respectivamente). Es interesante constatar que si bien se observa una modulación por las condiciones experimentales la carga cognitiva de la tarea no alcanza a interferir con el objetivo de evaluar la percepción del movimiento. Es posible que la disminución de los tiempos de respuesta esté vinculada a la configuración de estimulación parafoveal, que implica una mayor activación de las células ganglionares magnocelulares, en comparación a una estimulación foveal que activa fundamentalmente a las células parvocelulares que presentan una latencia de respuesta mayor (Dacey, 2000).

Por otra parte, los resultados comportamentales normalizados (Fig. 57) muestran una agrupación de los TRs según la congruencia o incongruencia del movimiento, independientemente de la congruencia o incongruencia de la clave atencional. Esto sugiere que la modulación de la facilitación por movimiento es independiente de la

modulación de la atención exógena, y además indica que es el mecanismo de percepción del movimiento el que predomina en la agrupación de los datos comportamentales (Fig. 57, 2 grupos según congruencia o incongruencia del movimiento: McCc-McCi y MiCc-MiCi, Wilcoxon *d $p=0.002$, $W=0$). Además, el efecto de la modulación atencional se manifiesta en las diferencias comportamentales intragrupo. Es decir, en ambos grupos se evidencia que la congruencia de la clave atencional genera TRs menores en relación a la condición de incongruencia de la clave atencional (Fig. 56 y 57). Esto indica que la clave atencional presentada es eficaz en capturar la atención de los participantes y por lo tanto, el diseño experimental logra modular la atención. Sin embargo, en presencia de movimiento congruente (condiciones McCc y McCi) y de la postulada facilitación cortical, la presencia/ausencia de la clave atencional no afecta significativamente el resultado comportamental, tal como lo indica el análisis estadístico Wilcoxon (Fig. 56 comparación pareada McCc – McCi: $p=0.0977$, $W=8$; Fig. 57 comparación pareada McCc – McCi: $p=0.275$, $W=16$). En ausencia de la presunta facilitación (casos de movimiento incongruente) la clave atencional sí ejerce un efecto significativo (comparación pareada MiCc – MiCi, Fig. 56 *c $p=0.0098$, $W=3$; Fig. 57 *c $p=0.002$, $W=0$). Por lo tanto, se concluye que ante la ausencia de facilitación por movimiento la clave atencional modula eficazmente el TR, mientras que en su presencia la clave es indiferente.

El resultado principal de este experimento es que la captura de la atención exógena modula el TR en la tarea de percepción del movimiento, pero el efecto de facilitación se mantiene y predomina en el resultado comportamental. El hecho de que ambos procesos tengan lugar simultáneamente y que la modulación de la atención no enmascare el efecto de facilitación, sugiere que estos procesos son independientes. Por lo tanto, se puede inferir que la atención exógena de orientación no reside en la base del mecanismo de percepción del movimiento.

Actividad Neuronal – EEG

El análisis de ensayos individuales permite verificar la existencia de cambios en el potencial en este nivel de análisis (Fig. 59).

Se observan cambios tempranos tras la presentación del estímulo (Fig. 59), pero además se un patrón de cambios tardíos en el potencial, que no se registraron en los experimentos anteriores vinculados exclusivamente a la percepción del movimiento (Fig. 24 y 42). Estos cambios tardíos posiblemente reflejen aspectos vinculados a la respuesta, pero además podrían estar reflejando la acción de mecanismos de mayor complejidad como los atencionales (Fan et al., 2007).

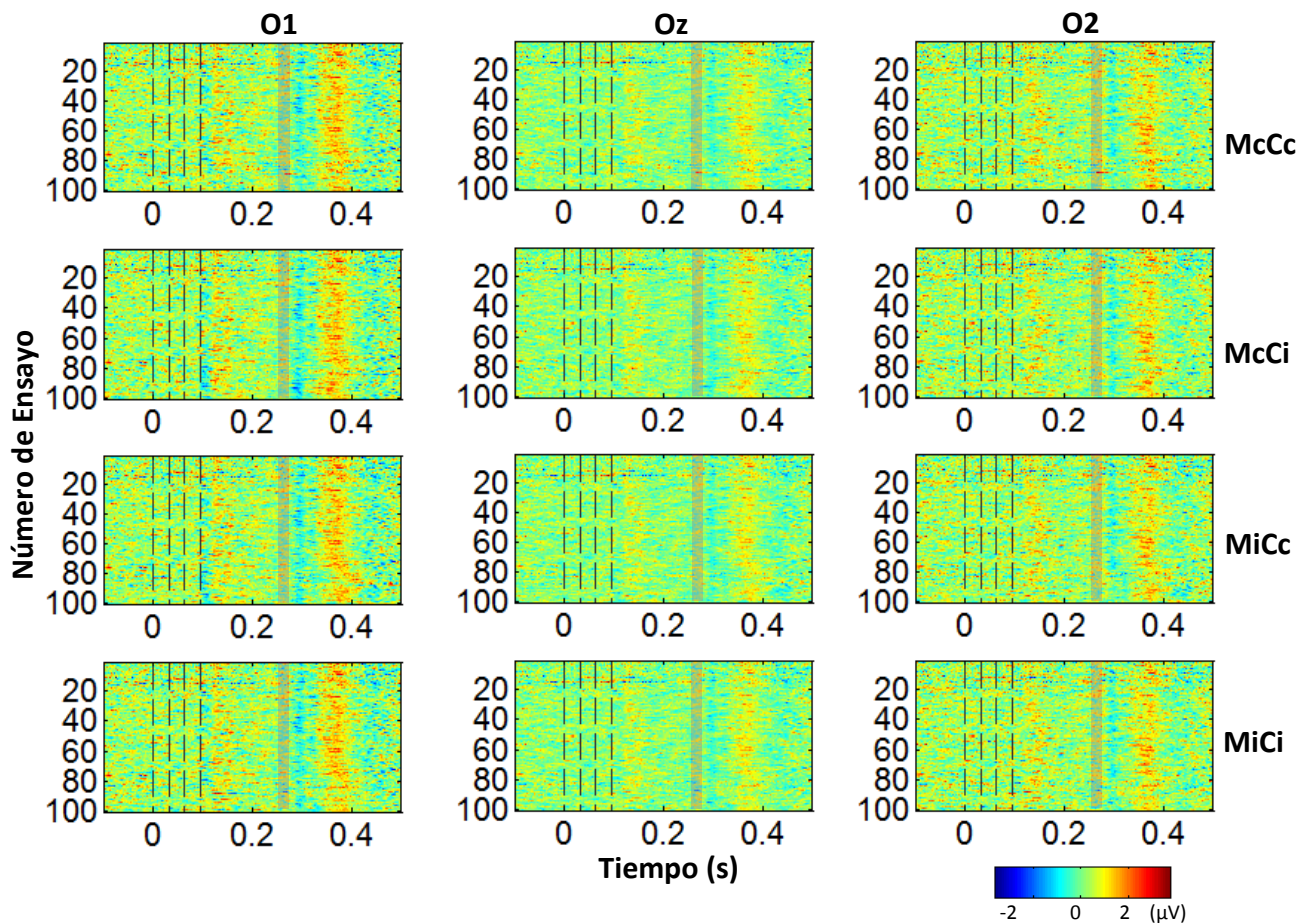


Figura 59_ Potencial registrado en O1 (columna 1), Oz (columna 2) y O2 (columna 3), representado en código de color para ensayos individuales *Go* en función del tiempo (segundos). Se muestran las cuatro condiciones de orientación en las filas (McCc: fila 1, McCi: fila 2, MiCc: fila 3, MiCi: fila 4). Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Se considera como tiempo=0 el momento de presentación del primer *prime* y la clave. Las siguientes 2 líneas corresponden a la presentación de los otros 2 *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco. Se indica con una barra las medianas de los TRs para las cuatro condiciones experimentales.

En el análisis de potenciales evocados (Fig. 60) en las derivaciones occipitales se observa un cambio en la forma de la actividad evocada respecto a los experimentos anteriores, que en parte se debe a que la estimulación en este caso es parafoveal.

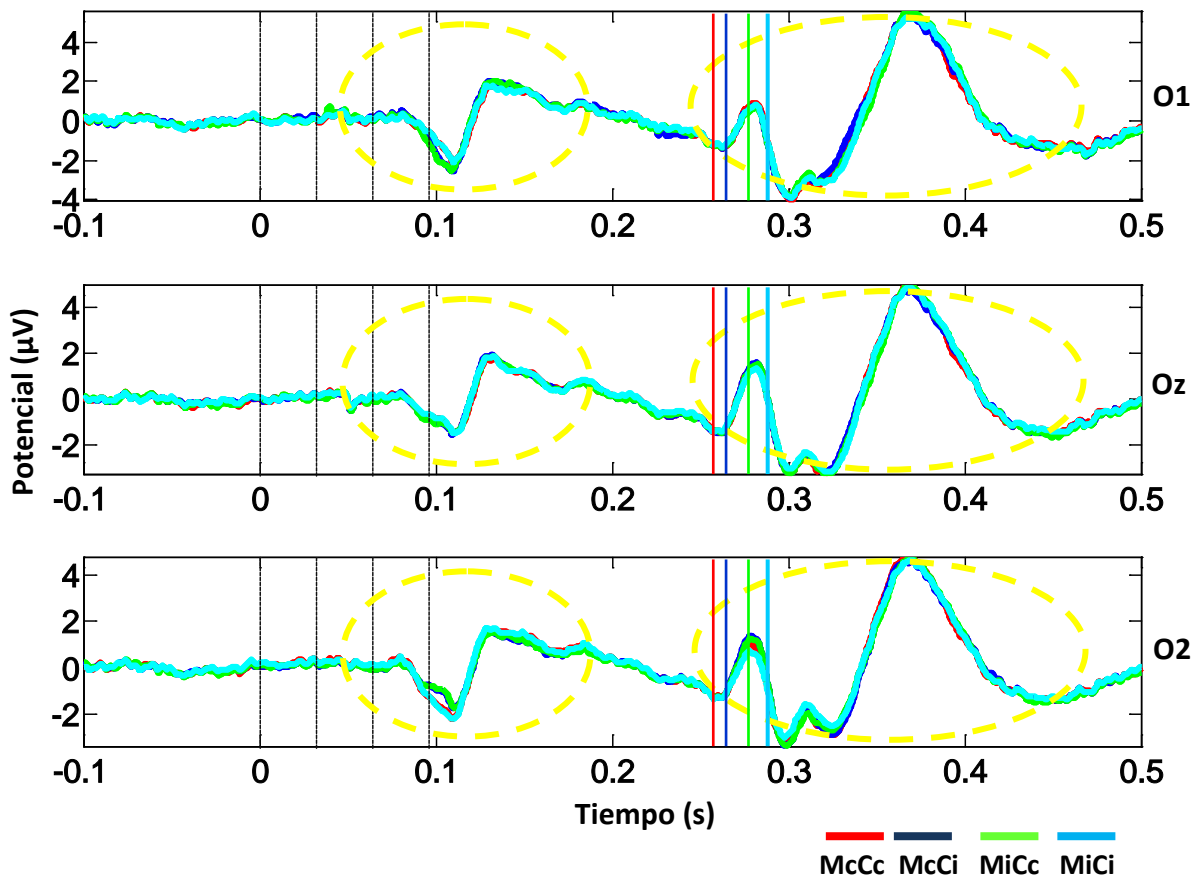


Figura 60_ Potencial evocado (μV) ($n=10$) en derivaciones occipitales, en torno a la presentación del primer *prime* ($t=0$) en función del tiempo (segundos), para ensayos *Go*. Se señalan las distintas condiciones experimentales con color (McCc: rojo; McCi: azul; MiCc: verde; MiCi: celeste). Con el mismo código de color se indican las medianas de los TRs con líneas continuas. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Se considera como tiempo=0 el momento de presentación del primer *prime* y la clave. Las siguientes 2 líneas corresponden a la presentación de los otros 2 *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco. Se indica en amarillo los componentes tempranos y tardíos.

Por otra parte, también se observa un grupo de componentes tempranos y otro de componentes tardíos (Fig. 60), sin embargo, no se visualiza ninguna diferencia entre condiciones experimentales. La superposición completa entre condiciones experimentales en el análisis de los potenciales evocados en contraposición con las diferencias comportamentales registradas, sugiere que en la medida que los efectos

estudiados son sutiles, la estimulación parafoveal no es suficientemente eficaz como para revelar diferencias entre las condiciones.

Es posible que los componentes tempranos registrados estén vinculados al procesamiento perceptivo de bajo nivel mientras que los componentes tardíos estén reflejando un procesamiento más complejo, de mayor nivel y que implique más tiempo de procesamiento como por ejemplo los mecanismos atencionales. La separación en el tiempo de estos dos grupos de componentes sustenta la hipótesis de que se trata de dos procesos que no interfieren y que ocurren de modo independiente (Fig. 60). Por lo tanto este resultado sugiere que a la percepción del movimiento subyacen mecanismos tempranos e independientes de aquellos implicados en la captura atencional exógena.

Al evaluar los cambios en el enganche de fase para distintas bandas de frecuencia (5-40 Hz) se observa en términos generales un patrón de cambios más complejo (Fig. 61) que el evidenciado en los experimentos anteriores (Fig. 33 y 48) que puede ser consecuencia de haber incluido no sólo al procesamiento visual de movimiento, sino también a los mecanismos de captura atencional (Fan et al., 2007). Asimismo, como se mencionaba anteriormente el cambio en el patrón de actividad se debe a que la estimulación en este caso es parafoveal. Posiblemente vinculado a este hecho, los valores de sincronización son bastante menores ($<.1$) en este experimento (Fig. 61) en comparación a los casos anteriores (Fig. 33 y 48).

En las derivaciones occipitales se observa un aumento tardío y sostenido en la fase de frecuencias bajas (Fig. 60, filas 8-10). En el sensor occipital central Oz se evidencia un aumento temprano (32 ms) en la sincronización de oscilaciones de frecuencia media, consistente con los resultados en experimentos anteriores.

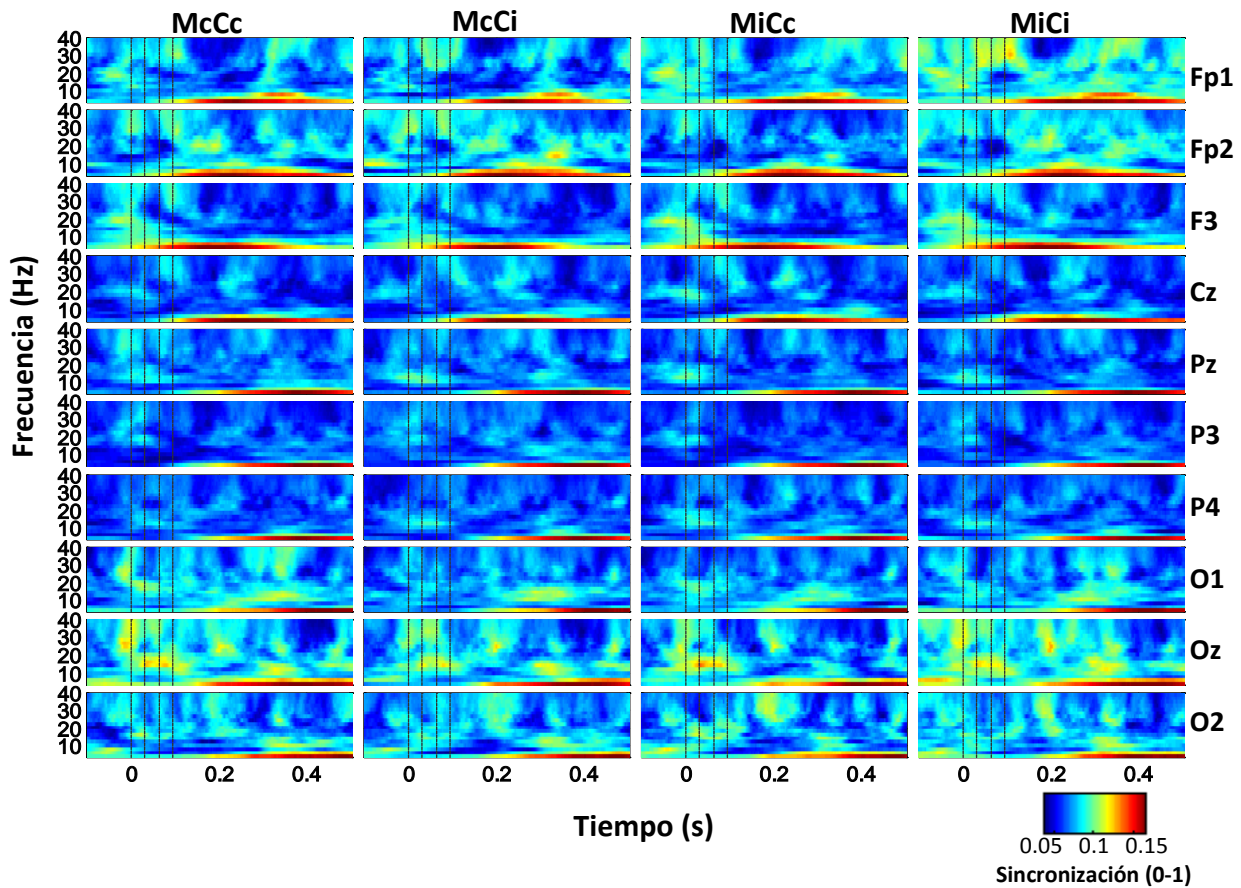


Figura 61_ Sincronización de fase (código de color) para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo. Se muestra el resultado para las 10 derivaciones registradas en filas, y las columnas corresponden a las condiciones experimentales. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de la clave y los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

En las derivaciones parietales se observa el mismo aumento tardío y sostenido en la fase de frecuencias bajas que se registra en los sensores occipitales. En este experimento se esperaba ver cambios en la sincronización de las oscilaciones en los sensores parietales dada su implicancia en los procesos atencionales (Karnath et al., 2001, Posner and Rothbart, 2007). Es posible que se requiera un aumento del número de registros para evidenciar mejores resultados, dada la complejidad de este experimento. Por otra parte, en las derivaciones pre-frontales y frontal (Fp1, Fp2 y F3) se constata un complejo patrón de cambios en la sincronización de fase. Se destaca el aumento en la sincronización en oscilaciones de baja frecuencia que comienza a los 100 ms (respecto a la presentación del primer estímulo) y se mantiene hasta los 500 ms. Este cambio de latencia media y larga duración no se había registrado en los

experimentos anteriores (Fig. 33 y Fig. 48) y puede estar reflejando la acción de procesos de alto nivel vinculados a las funciones ejecutivas, la toma de decisiones y la atención (Platt, 2002).

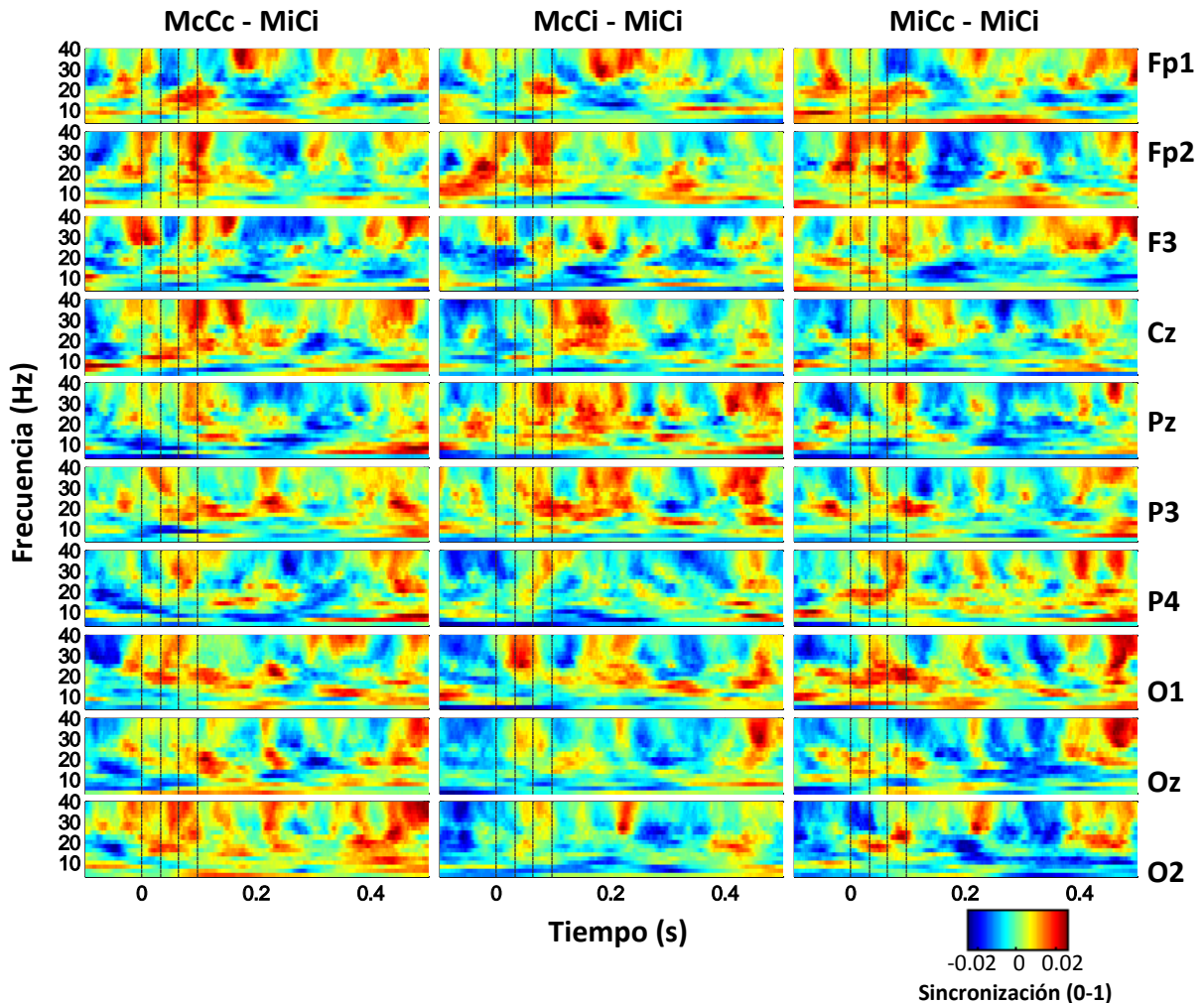


Figura 62_ Comparación de los cambios en la fase (en código de color) entre condiciones experimentales para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo. Se muestra el resultado para las 10 derivaciones registradas. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de la clave y los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

Al comparar el enganche de fase en las distintas bandas de frecuencia respecto a la condición de incongruencia MiCi, se observa un complejo patrón de cambios que no permite elaborar grandes conclusiones, pero en términos generales todas las condiciones presentan un mayor enganche de fase en torno a la presentación de los estímulos (Fig. 62) en la comparación con la condición de incongruencia. Esta mayor sincronización se diferencia de los experimentos anteriores por manifestarse en

oscilaciones de frecuencia medias y altas que se han vinculado a procesos de alto nivel (Engel et al., 2001, Tiitinen et al., 1993, Muller et al., 1998, Debener et al., 2003). Este complejo patrón de cambios en un amplio rango de frecuencias que involucra a oscilaciones en beta y gamma sugiere que el diseño experimental ha sido exitoso en implicar la acción de procesos de alta jerarquía como los atencionales. Sin embargo, el complejo patrón de cambios dificulta la interpretación y la realización de más análisis.

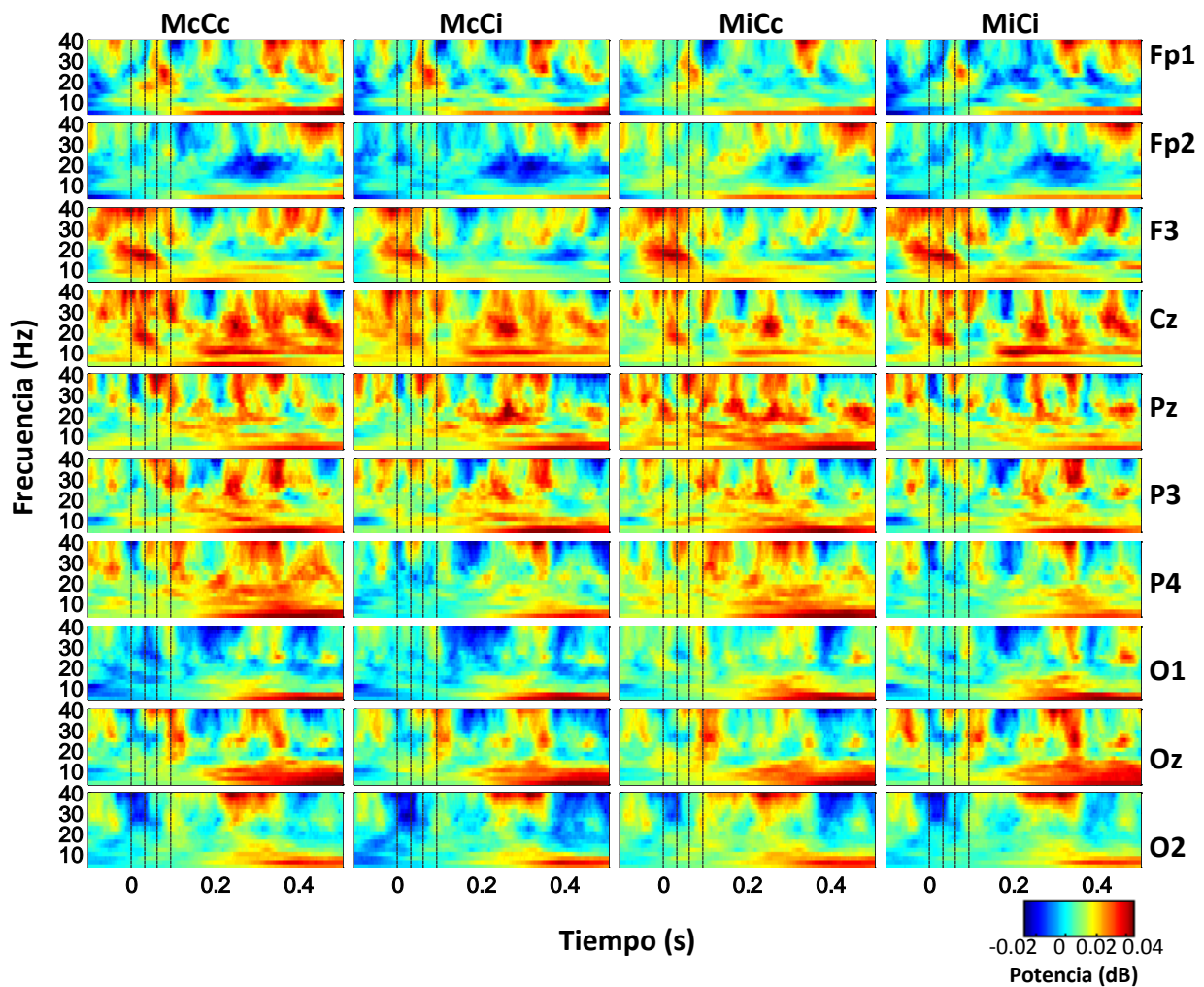


Figura 63_ Potencia (en código de color) para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo. Se muestra el resultado para las 10 derivaciones registradas en filas, y las columnas corresponden a las condiciones experimentales. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de la clave y los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

Al evaluar los cambios en la potencia para las distintas bandas de frecuencia (5-40 Hz) también se evidencia un complejo patrón de cambios en un amplio rango de bandas de frecuencia (Fig. 63). De este análisis lo que se destaca es el aumento en la potencia registrada en las derivaciones centro-parietales (Cz, Pz, P3, P4) que posiblemente refleje la acción de redes que sustentan procesos atencionales, ya que no se había observado un cambio de esta magnitud en los experimentos de percepción del movimiento exclusivamente (Fig. 35 y 52).

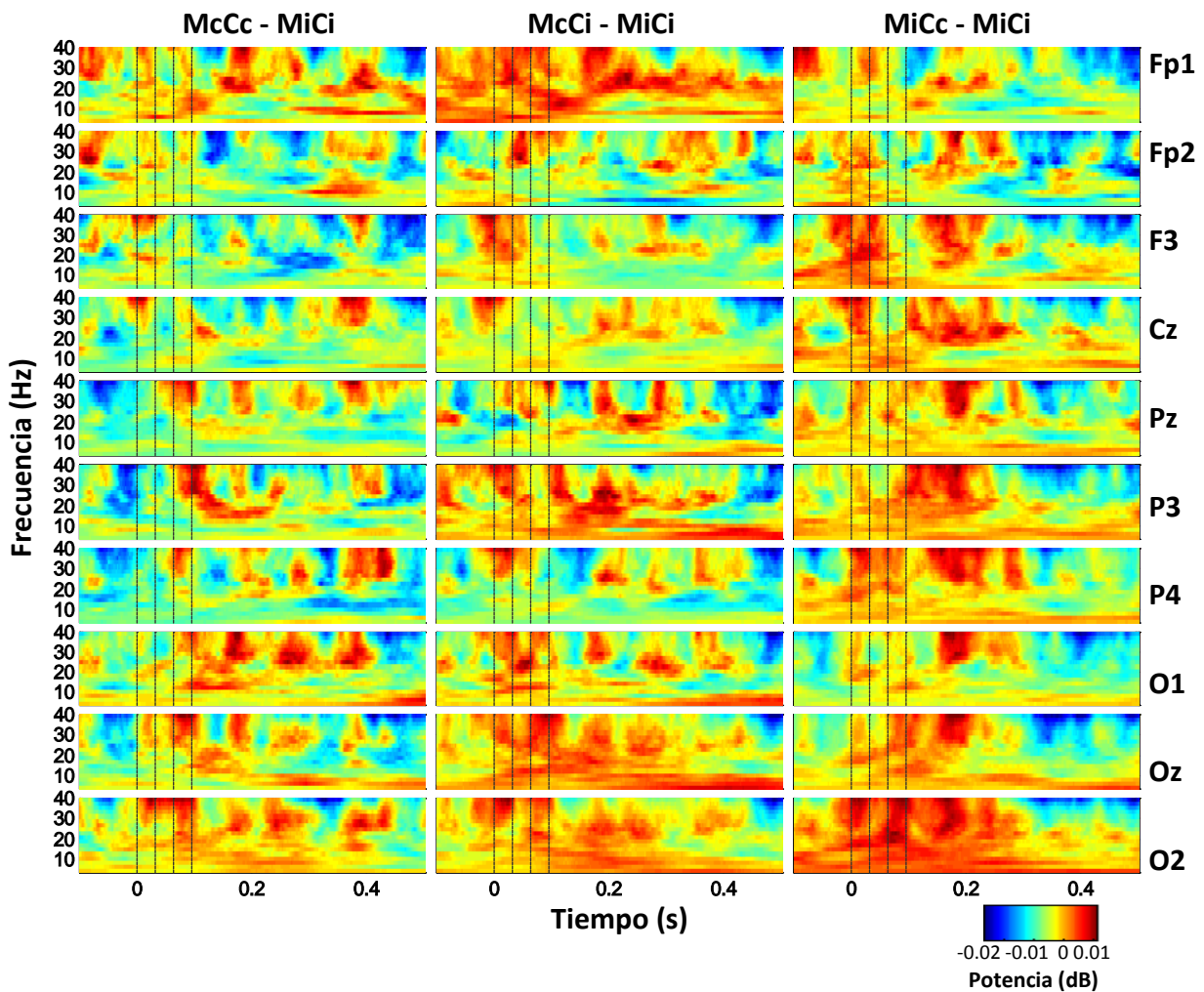


Figura 64_Comparación de los cambios en la potencia (en código de color) entre las condiciones experimentales para las distintas bandas de frecuencia en función del tiempo. Se muestra el resultado para las 10 derivaciones registradas. Con líneas punteadas se indica los tiempos de presentación de los estímulos. Las primeras 3 líneas corresponden a la presentación de la clave y los *primes*, y la cuarta a la presentación del estímulo blanco.

Al comparar la potencia en las distintas bandas de frecuencia respecto a la condición de incongruencia MiCi se observa en términos generales una mayor potencia en todas

las comparaciones (Fig. 64) que podría sugerir un procesamiento favorecido. Sin embargo el complejo patrón de cambios observados dificulta la realización de más análisis y la interpretación de este resultado.

Conclusiones

Los resultados comportamentales sugieren que la modulación de la atención espacial no interfiere con el mecanismo de percepción del movimiento estudiado, ya que ambos procesos se modularon de modo independiente. Una motivación importante para este experimento era evaluar que ocurre cuando se presentan tres *primes*, ya que los resultados del experimento “Convergencia” sugerían la posibilidad de una captura atencional como explicación. Sin embargo, los efectos atencionales son pequeños y los recursos atencionales se movilizan poco, posiblemente porque su funcionamiento implica más tiempo.

Los resultados de ensayos individuales y potenciales evocados permitieron evidenciar un grupo de componentes tempranos, presuntamente vinculados al procesamiento perceptivo y un grupo de componentes tardíos en la actividad, lo cual es coherente con una posible acción tardía de mecanismos más complejos y de alto nivel como la atención. Sin embargo, no se observaron diferencias entre las condiciones experimentales, posiblemente porque los efectos estudiados son sutiles y la estimulación parafoveal no es suficientemente eficaz.

El análisis de la composición temporal espectral de la señal permitió evidenciar un complejo patrón de cambios en la sincronización de fase y en la potencia tras la presentación de los estímulos, que son consistentes con la modulación de procesos de alto nivel. Esto sugiere que el diseño experimental es eficaz en su objetivo de modular la atención en una tarea de percepción del movimiento. Sin embargo la magnitud de los cambios en la sincronización de fase son pequeños comparados con los experimentos anteriores (“Orientación” y “Convergencia”) posiblemente como consecuencia de la estimulación parafoveal.

La configuración de estimulación de este experimento fue diseñada para evaluar la captura de atención exógena por una clave espacial en una situación de 3 *primes* en

movimiento, con el objetivo de lograr un diseño comparable con la supuesta situación de captura atencional por el tercer *prime* en el experimento de “Convergencia”. El diseño parafoveal permite generar condiciones de congruencia e incongruencia entre ambos procesos: atencional y movimiento, permitiendo además evaluar su interacción. Sin embargo, los resultados apuntan a que la estimulación parafoveal no es suficientemente eficaz como para revelar los correlatos electroencefalográficos analizados, mientras que sí se observan resultados comportamentales concordantes con la hipótesis. Una configuración de estimulación foveal alternativa podría ser un diseño de movimiento vertical que puede presentarse en el hemisferio superior o inferior, dirigido hacia un estímulo blanco foveal y claves espaciales que se presentan en uno u otro hemisferio siendo congruentes o incongruentes con el movimiento. De esta manera, se mantiene la facilitación por el movimiento y se varía la facilitación atencional por la clave en una situación de estimulación foveal que podría revelar mejores resultados en el análisis EEG.

Discusión General

Elucidar los mecanismos neuronales que subyacen a fenómenos perceptivos en humanos es complejo ya que las condiciones en las cuales esto se podría abordar directamente son muy excepcionales. Con este trabajo se aportan evidencias que apoyan la participación de mecanismos de pre-activación y facilitación en la percepción del movimiento. El análisis EEG y los resultados comportamentales sugieren un procesamiento diferencial de los estímulos según el contexto de *primes* presentados en movimiento aparente. Se han identificado correlatos electroencefalográficos concordantes con los datos comportamentales que apuntan a la implicación del mecanismo de facilitación cortical mediado por conexiones horizontales en la percepción del movimiento. La correlación entre los datos comportamentales obtenidos con los métodos psicofísicos y el EEG permiten elucidar conclusiones más robustas en la identificación de mecanismos neuronales implicados en procesos cognitivos en humanos, constituyendo un abordaje no invasivo y económico.

El análisis de los potenciales evocados en las tareas de percepción del movimiento (“Orientación” y “Convergencia”) evidencia una modulación significativa de la latencia de los componentes tempranos en función de las condiciones experimentales en las derivaciones occipitales. El resultado de componentes de corta latencia sugiere que el procesamiento de los estímulos en movimiento ha tenido lugar en el circuito intrínseco de la corteza visual primaria (Kloeber, et al., 2004). Aún más, si se considera la relatividad del “tiempo cero” en la identificación de los componentes dada la presentación de múltiples estímulos y se destaca la posibilidad de considerar como “tiempo cero” la presentación del estímulo blanco, se hace más notoria la corta latencia de estos componentes lo cual sugiere fuertemente un procesamiento en el área visual primaria. Si bien, se ha logrado identificar una acción protagonista de la corteza visual primaria, se necesitará más investigación para relacionar esta dinámica de actividad y su relación con áreas como V2 y MT. Para avanzar aún más en la caracterización espacio-temporal del mecanismo de facilitación cortical se podría explorar las respuestas comportamentales y electrofisiológicas frente a diseños de estimulación que varíen

parámetros del estímulo como su latencia y distancia para analizar los alcances espaciales y temporales del mecanismo subyacente.

Cabe destacar la validez del método psicofísico de TRs para evaluar los retardos perceptivos. En general, se evalúa el efecto de los *primes* en el aumento a la sensibilidad y a la probabilidad de detección de un estímulo blanco (Dresp, 1993, Polat and Sagi, 1993, 1994, Kapadia et al., 1995, Khoe et al., 2004) pero la modulación del TR es menos frecuentemente utilizada para detectar cambios temporales. Asimismo, la vinculación entre las conexiones horizontales con la detección de contornos (Series et al., 2003) y por lo tanto con el procesamiento de una imagen, es un tema que ha sido muy estudiado (Bishop et al., 1971, Spillmann and Werner, 1996). Sin embargo, son menos las investigaciones que abordan la vinculación de las conexiones horizontales con los aspectos dinámicos (Georges et al., 2002).

Por otra parte, se logró evidenciar una modulación de la latencia perceptiva mediante una configuración de estimulación de dos objetos en movimiento con trayectorias convergentes. Los resultados favorecen la hipótesis de que dichos objetos sumarían sus respectivas pre-activaciones hacia la zona de cruce. Sin embargo se constata un efecto no lineal que podría explicarse por la acción de una inhibición retardada, más que con una implicación de mecanismos atencionales ya que los resultados del experimento de “Claves Atencionales y Percepción del Movimiento” sugieren una independencia entre ambos procesos cognitivos, aunque se vio que existe una modulación entre estos dos procesos manifestada en los resultados comportamentales.

La facilitación en la percepción del movimiento puede interpretarse como un mecanismo de codificación predictiva. La percepción es comprendida como un proceso activo que implica un aprendizaje filio y ontogenético de las regularidades estadísticas espacio-temporales del medio con el cual los organismos habitualmente interactúan. Este conocimiento a priori confiere cierta capacidad predictiva que permite entre otras cosas, lidiar con los retardos neurales que podrían dificultar una interacción efectiva con realidades rápidamente cambiantes, en particular objetos en movimiento. Una posible realización de este conocimiento previo incorporado en la estructura del

sistema son las conexiones horizontales de largo alcance que vinculan módulos que procesan características similares del estímulo en la corteza visual primaria. Un mecanismo de este tipo basado en las características locales de la imagen y asumiendo que los espacios contiguos en una imagen tienen características similares, otorga a los circuitos neuronales una capacidad predictiva (Clark, 2013). Es interesante destacar que para que este mecanismo de codificación sea eficiente y adaptativo, debe ser dinámico, adaptándose y variando como resultado de la adaptación a la escena o al contexto en términos generales (Hosoya et al., 2005).

Por otra parte, tal como se ha descrito en los antecedentes, los cambios en la composición espectral de las oscilaciones, en particular en la potencia, se relacionan con diversos procesos cognitivos (Kahana, 2006, Engel et al., 2001, Llinas and Ribary, 1993, Tallon et al., 1995, Tallon-Baudry et al., 1996, Muller et al., 1997, Tallon-Baudry et al., 1997, Keil et al., 1999, Tiitinen et al., 1993, Muller et al., 1998, Debener et al., 2003). Sin embargo, una relación funcional entre las oscilaciones y los procesos cognitivos, caracterizando a la oscilación como propia y específica de la función o del proceso, no parece ser la interpretación más adecuada. Una visión alternativa para explicar la correlación entre las oscilaciones con tan diversa gama de funciones cognitivas, es interpretar a las oscilaciones, sus cambios en la fase y sus cambios en la potencia, como un mecanismo de comunicación neuronal que puede aplicarse en el curso de diferentes procesos o fenómenos cognitivos. En el análisis de los cambios en la composición temporal-espectral de la señal en los experimentos de movimiento (“Orientación” y “Convergencia”), se observa una sincronización de fase y un aumento en la potencia concordante con la hipótesis. Si bien es interesante que este novedoso análisis revele diferencias en el sentido de la hipótesis, la interpretación del significado de los cambios en la potencia y la sincronización de fase no es completamente evidente. Una posibilidad discutida es que habría un procesamiento favorecido en relación a la percepción del movimiento como consecuencia de la facilitación. Este procesamiento favorecido se refleja en el aumento de la potencia y la sincronización de las oscilaciones de baja frecuencia, considerando que la coincidencia de los picos de excitabilidad constituyen ventanas de posible interacción entre los grupos neuronales (Fig. 13) (Fries, 2005). Por otra parte, en mayor o menor grado, el aumento en la

sincronización se observa en todas las derivaciones registradas al presentarse el estímulo (Fig. 33 y 48). Sin embargo, la sincronización de fase es más fuerte en los sensores occipitales. Por lo tanto, podría tratarse de un mecanismo de comunicación global, originado en las aéreas occipitales. La comunicación neuronal podría verse favorecida en su mecánica por la sincronización neuronal (Engel et al., 2001, Buzsaki and Draguhn, 2004, Fries, 2005). Los cambios en la fase constituyen fluctuaciones rítmicas de excitabilidad, que producen ventanas temporales para la comunicación. De acuerdo con el mecanismo de facilitación propuesto y con la hipótesis de comunicación por sincronización (Fries, 2005) la comunicación favorecida podría estar sustentada por las conexiones horizontales en la corteza visual primaria. Por otra parte, Fries (2005) extiende aún más el alcance de la comunicación por sincronización de un modo interesante. En este sentido, las oscilaciones no serían solamente una propiedad emergente del sistema de comunicación clásico mediado por los potenciales de acción y sustentados anatómicamente por los axones. Según esta teoría, habría un patrón flexible de comunicación mediado por los cambios en la coherencia (sincronización entre áreas) y potencia que puede llegar a funcionar más allá de las conexiones anatómicas directas. De este modo se define una estructura de comunicación flexible que argumentan podría sustentar la flexibilidad cognitiva del sistema. Si bien no se realizó un análisis de la coherencia, la facilitación mediada por las conexiones horizontales que presuntamente explicarían el aumento en la sincronización registrado, también podrían estar dando lugar a una comunicación más flexible.

Por otra parte, los resultados de este trabajo sugieren que los mecanismos atencionales no residen en la base del mecanismo neuronal de percepción del movimiento. Se encontró que la modulación de la atención exógena fue independiente del efecto de facilitación. Esto indica una acción en paralelo de los mecanismos, sugiriendo que no existe una interferencia del mecanismo de atención exógena con el mecanismo de percepción del movimiento. El debate entre mecanismos de alto y de bajo nivel no queda en absoluto resuelto, pero se ha evidenciado una acción independiente a pesar de que un proceso puede modular al otro. Además, la delimitación temporal y espacial de los distintos procesos cognitivos es -en cierta

medida- una clasificación relativa y no necesariamente cuentan con una delimitación temporal y espacial identificable en el cerebro. En este sentido, no hay ninguna razón para asumir que necesariamente el cerebro se organiza de acuerdo a los conceptos psicológicos (Buzsáki, 2006a). Es posible que la cognición se trate de procesos que son en parte continuos y se superponen en tiempo y espacio. Por lo tanto, el objetivo de comprender los mecanismos neurales propios de la percepción, puede requerir evitar cualquier asunción de estricta independencia o interdependencia con otros procesos cognitivos. Es frecuente la predilección por las dicotomías en el estudio de los procesos cognitivos, buscamos categorizar los fenómenos en una cosa u otra. Por ejemplo, las teorías sobre la atención que categorizan al procesamiento cognitivo como pre-atencional o atencional (Logan, 1992) asumen un procesamiento serial y no continuo. Este tipo de razonamientos, según Anderson (2011), conducen a la construcción de falsas dicotomías. De hecho, la atención -que parece colarse en la interpretación de demasiados estudios sobre la cognición- constituye un término utilizado para referirse a diferentes mecanismos (Anderson, 2011), cuando puede interpretarse como un proceso general de filtro o de prioridad de procesamiento, implementado a través de las redes neuronales propias de cada área. Por ejemplo, como se vio en este trabajo en el caso de la percepción visual del movimiento, la facilitación mediada por las conexiones horizontales en V1, otorga un procesamiento favorecido para los estímulos en movimiento iso-orientado y no se trata de que se le esté “prestando” más atención al movimiento respecto a los estímulos estáticos. En este sentido, la propia facilitación podría constituir una implementación a bajo nivel de un mecanismo que en un nivel superior puede conceptualizarse como un fenómeno atencional (Schneider and Bavelier, 2003). La falta de precisión en el término “atención” puede rastrearse desde los comienzos de la Psicología Cognitiva con Williams James (1890-1950) y su famosa afirmación *“Everyone knows what attention is”* de la cual se infiere que todos pensamos lo mismo sobre su definición. Sin embargo, en la práctica la atención puede sub-dividirse por modalidad (visual vs auditiva), por nivel de análisis (características vs objetos) por su alcance espacial (focal vs global) su disparador (endógeno o exógeno) entre otras clasificaciones posibles. Por lo tanto, los hechos parecen indicar que difícilmente todos tengamos el mismo concepto de atención. Aún más difícil será negar la acción de un proceso que está tan vagamente definido y como consecuencia

aparece en el centro de otros procesos como la percepción visual. La ausencia de una definición explícita y concreta se mantiene en muchas investigaciones que trabajan sobre este tema (Cattell and Farrand, 1896; Johnston and Dark, 1986) lo cual dificulta una clara comunicación y además sugiere la existencia de una interpretación errónea.

En suma, el estudio de los procesos cognitivos en general y en particular de aquellos que conducen a la percepción del movimiento revitaliza la necesidad de investigación apuntalada en los mecanismos neuronales subyacentes. Para avanzar en la definición de cuál aproximación teórica descifra la complejidad de los procesos cognitivos y poder incidir en sus implicancias en la cognición social, en el aprendizaje, en la memoria, lenguaje, percepción y atención, parece necesario comprender profundamente el nivel de los mecanismos de computación neuronal y las reglas de conectividad evitando constructos psicológicos ambiguos. También será necesario vincular las dinámicas poblacionales con las propiedades integrativas de las neuronas individuales animándonos a navegar en escenarios experimentales complejos propios de la cognición humana y sin los cuales no podremos avanzar en su comprensión. El movimiento es una poderosa fuente de información entre los seres vivos no sólo para controlar nuestras acciones básicas sino también para resolver tareas cognitivas de alto nivel, como por ejemplo el reconocimiento de estímulos sociales. Por ejemplo, los rostros están en permanente movimiento por lo que su memoria y reconocimiento son afectados por la percepción del movimiento (Roark et al., 2003). Asimismo el reconocimiento de la acción biológica, para inferir a partir de la percepción de movimientos como gestos y expresiones la intención de los otros (Blake and Shiffrar, 2007). Incluso se ha visto en el estudio de la percepción de movimiento biológico que las intenciones pueden ser reconocidas por una secuencia de puntos en movimiento. Estos ejemplos proveen un puente de unión entre el procesamiento de características sencillas y la representación de información compleja.

El desafío de la investigación en cognición será compensar una aproximación que incluya la complejidad real en donde actúan tantas variables, sobre un firme suelo de comprensión de los mecanismos más básicos y tempranos del procesamiento.

Agradecimientos

A todos los que me acompañaron en este camino que mezcla la curiosidad con la ciencia, el misterio con la metodología y la construcción del conocimiento, la persistencia con la creatividad y la búsqueda, dando lugar a un largo curso de crecimiento que recién empieza:

A Leo, a todos los integrantes del piso 4, los compañeros del Núcleo Interdisciplinario en Ciencias Cognitivas, a la gente del centro de Investigación Básica en Psicología, a mis amigos de toda la vida, a los de la Facultad que me enseñaron tantas cosas importantes de la vida y la ciencia, a toda mi familia, a mis tías y mis primos, a mi padre y a mi madre, mis abuelos, mis tres hermanos, y a Javi que comparte la vida conmigo y me enseña todos los días a disfrutar y a construir la felicidad juntos.

Referencias Bibliográficas

- Anderson B (2011) There is no Such Thing as Attention. *Frontiers in psychology* 2:246.
- Baars (2007) Attention and consciousness. En *Cognition, Brain, and Consciousness: Introduction to Cognitive Neuroscience* (1o Edición) (Baars y Gage ed.), pp. 225-53. Elsevier.
- Baldo MV, Klein SA (1995) Extrapolation or attention shift? *Nature* 378:565-566.
- Bishop PO, Coombs JS, Henry GH (1971) Responses to visual contours: spatio-temporal aspects of excitation in the receptive fields of simple striate neurones. *The Journal of physiology* 219:625-657.
- Blake R, Shiffrar M (2007) Perception of human motion. *Annual review of psychology* 58:47-73.
- Bonneh Y, Sagi D (1998) Effects of spatial configuration on contrast detection. *Vision research* 38:3541-3553.
- Bosking WH, Zhang Y, Schofield B, Fitzpatrick D (1997) Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 17:2112-2127.
- Bressloff PC, Cowan JD (2002) An amplitude equation approach to contextual effects in visual cortex. *Neural computation* 14:493-525.
- Bringuiet V, Chavane F, Glaeser L, Fregnac Y (1999) Horizontal propagation of visual activity in the synaptic integration field of area 17 neurons. *Science* 283:695-699.
- Busch NA, Dubois J, VanRullen R (2009) The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 29:7869-7876.
- Buzsaki G (2006a) *Rhythms of the Brain. Cycle 1 Introduction*. Oxford University Press, Inc.

- Buzsaki G (2006b) Rhythms of the Brain. Cycle 2 Structure Defines Function. Oxford University Press, Inc.
- Buzsaki G (2006c) Rhythms of the Brain. Cycle 3 Diversity of Cortical Functions Is Provided by Inhibition. Oxford University Press, Inc.
- Buzsaki G, Draguhn A (2004) Neuronal oscillations in cortical networks. *Science* 304:1926-1929.
- Carretié L (2001) Psicofisiología. Capítulo Metodología de estudio de la actividad cerebral. Ediciones Pirámide - Grupo Anaya S.A.
- Castet E, Lorenceau J, Shiffrar M, Bonnet C (1993) Perceived speed of moving lines depends on orientation, length, speed and luminance. *Vision research* 33:1921-1936.
- Cattell J, Farrand, L (1896) Physical and mental measurements of the students of Columbia University. *Psychol. Rev.* 3, 618-648.
- Clark A (2013) Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *The Behavioral and brain sciences* 36:181-204.
- Corbetta M, Patel G, Shulman GL (2008) The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind. *Neuron* 58:306-324.
- Corbetta M, Shulman GL (2002) Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature reviews Neuroscience* 3:201-215.
- Chavane F, Monier C, Bringuier V, Baudot P, Borg-Graham L, Lorenceau J, Fregnac Y (2000) The visual cortical association field: a Gestalt concept or a psychophysiological entity? *Journal of physiology, Paris* 94:333-342.
- Dacey DM (2000) Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual review of neuroscience* 23:743-775.
- Debener S, Herrmann CS, Kranczioch C, Gembris D, Engel AK (2003) Top-down attentional processing enhances auditory evoked gamma band activity. *Neuroreport* 14:683-686.
- Dehaene S, Changeux JP (2011) Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron* 70:200-227.
- Di Russo F, Martinez A, Sereno MI, Pitzalis S, Hillyard SA (2002) Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human brain mapping* 15:95-111.
- Dougherty RF, Koch VM, Brewer AA, Fischer B, Modersitzki J, Wandell BA (2003) Visual field representations and locations of visual areas V1/2/3 in human visual cortex. *Journal of vision* 3:586-598.
- Dresp B (1993) Bright lines and edges facilitate the detection of small light targets. *Spatial vision* 7:213-225.
- Eagleman DM, Sejnowski TJ (2000) Motion integration and postdiction in visual awareness. *Science* 287:2036-2038.

- Egeth HE, Yantis S (1997) Visual attention: control, representation, and time course. *Annual review of psychology* 48:269-297.
- Eichele T, Calhoun VD, Moosmann M, Specht K, Jongsma ML, Quiroga RQ, Nordby H, Hugdahl K (2008) Unmixing concurrent EEG-fMRI with parallel independent component analysis. *International journal of psychophysiology : official journal of the International Organization of Psychophysiology* 67:222-234.
- Engel AK, Fries P, Singer W (2001) Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. *Nature reviews Neuroscience* 2:704-716.
- Ernst UA, Eyrich WC, Cortical population dynamics and psychophysics, 2003. *The handbook of brain theory and neural networks*, Arbib, M.A.
- Fan J, Byrne J, Worden MS, Guise KG, McCandliss BD, Fossella J, Posner MI (2007) The relation of brain oscillations to attentional networks. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 27:6197-6206.
- Fan J, McCandliss BD, Fossella J, Flombaum JI, Posner MI (2005) The activation of attentional networks. *NeuroImage* 26:471-479.
- Fan J, McCandliss BD, Sommer T, Raz A, Posner MI (2002) Testing the efficiency and independence of attentional networks. *Journal of cognitive neuroscience* 14:340-347.
- Fischer B, Weber H (1998) Effects of pre-cues on voluntary and reflexive saccade generation. I. Anti-cues for pro-saccades. *Experimental brain research* 120:403-416.
- Fiser J, Chiu C, Weliky M (2004) Small modulation of ongoing cortical dynamics by sensory input during natural vision. *Nature* 431:573-578.
- Freeman E, Sagi D, Driver J (2001) Lateral interactions between targets and flankers in low-level vision depend on attention to the flankers. *Nature neuroscience* 4:1032-1036.
- Fries P (2005) A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in cognitive sciences* 9:474-480.
- Galambos, R. (1992). A comparison of certain gamma band (40 Hz) brain rhythms in cat and man. In E. Başar & T. Bullock (Eds.), *Induced rhythms in the brain* (pp. 201-216). Boston: Birkhauser.
- Georges S, Series P, Fregnac Y, Lorenceau J (2002) Orientation dependent modulation of apparent speed: psychophysical evidence. *Vision research* 42:2757-2772.
- Gilbert DC (2008) *Cortical Dynamics and visual perception Topics in Integrative Neuroscience: From Cells to Cognition*, ed. Pomerantz JR. Published by Cambridge University Press.
- Gilbert CD, Sigman M (2007) Brain states: top-down influences in sensory processing. *Neuron* 54:677-696.

- Gilbert CD, Wiesel TN (1979) Morphology and intracortical projections of functionally characterised neurones in the cat visual cortex. *Nature* 280:120-125.
- Gilbert CD, Wiesel TN (1983) Clustered intrinsic connections in cat visual cortex. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 3:1116-1133.
- Gilbert CD, Wiesel TN (1985) Intrinsic connectivity and receptive field properties in visual cortex. *Vision research* 25:365-374.
- Gilbert CD, Wiesel TN (1989) Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 9:2432-2442.
- Herrmann CS, Crigutsch M, Busch, NA (2005) EEG Oscillations and Wavelet Analysis. Event-related potentials: A methods handbook, 229.
- Herzog MH, Ernst UA, Etzold A, Eurich CW (2003) Local interactions in neural networks explain global effects in Gestalt processing and masking. *Neural computation* 15:2091-2113.
- Hosoya T, Baccus SA, Meister M (2005) Dynamic predictive coding by the retina. *Nature* 436:71-77.
- Hubel DH, Wiesel TN (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of physiology* 160:106-154.
- Hubel DH, Wiesel TN (1968) Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *The Journal of physiology* 195:215-243.
- Jancke D, Chavane F, Naaman S, Grinvald A (2004a) Imaging cortical correlates of illusion in early visual cortex. *Nature* 428:423-426.
- Jancke D, Erlhagen W, Dinse HR, Akhavan AC, Giese M, Steinhage A, Schonher G (1999) Parametric population representation of retinal location: neuronal interaction dynamics in cat primary visual cortex. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 19:9016-9028.
- Jancke D, Erlhagen W, Schonher G, Dinse HR (2004b) Shorter latencies for motion trajectories than for flashes in population responses of cat primary visual cortex. *The Journal of physiology* 556:971-982.
- Jensen O, Tesche CD (2002) Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *The European journal of neuroscience* 15:1395-1399.
- Johnston WA, Dark, VJ (1986) Selective attention. *Annu.Rev.Psy- chol.*37, 43–75.
- Kahana MJ (2006) The cognitive correlates of human brain oscillations. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 26:1669-1672.

- Kapadia MK, Ito M, Gilbert CD, Westheimer G (1995) Improvement in visual sensitivity by changes in local context: parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron* 15:843-856.
- Kaplan E, Shapley RM (1986) The primate retina contains two types of ganglion cells, with high and low contrast sensitivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 83:2755-2757.
- Kandel, Wurtz. (2001) Formación de la imagen visual. En *Principios de Neurociencia* (4o Edición) (Kandel, Schwartz, Jessell ed.), pp. 492-06. McGraw Hill.
- Karnath HO, Ferber S, Himmelbach M (2001) Spatial awareness is a function of the temporal not the posterior parietal lobe. *Nature* 411:950-953.
- Keil A, Muller MM, Ray WJ, Gruber T, Elbert T (1999) Human gamma band activity and perception of a gestalt. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 19:7152-7161.
- Kersten D, Yuille A (2003) Bayesian models of object perception. *Current opinion in neurobiology* 13:150-158.
- Khoe W, Freeman E, Woldorff MG, Mangun GR (2004) Electrophysiological correlates of lateral interactions in human visual cortex. *Vision research* 44:1659-1673.
- Khurana B, Watanabe K, Nijhawan R (2000) The role of attention in motion extrapolation: are moving objects 'corrected' or flashed objects attentionally delayed? *Perception* 29:675-692.
- Kovacs I, Julesz B (1994) Perceptual sensitivity maps within globally defined visual shapes. *Nature* 370:644-646.
- Krekelberg B, Lappe M (2001) Neuronal latencies and the position of moving objects. *Trends in neurosciences* 24:335-339.
- Kuffler SW (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of neurophysiology* 16:37-68.
- Li CL, Jasper H (1953) Microelectrode studies of the electrical activity of the cerebral cortex in the cat. *The Journal of physiology* 121:117-140.
- Livingstone MS, Pack CC, Born RT (2001) Two-dimensional substructure of MT receptive fields. *Neuron* 30:781-793.
- Logan GD (1992) Attention and preattention in theories of automaticity. *The American journal of psychology* 105:317-339.
- Lorenceanu J, Shiffrar M, Wells N, Castet E (1993) Different motion sensitive units are involved in recovering the direction of moving lines. *Vision research* 33:1207-1217.

- Lorenceanu J, Baudot P, Seriès P, Georges S, Pananceau M, Frégnac Y (2001) Modulation of apparent motion speed by horizontal intracortical dynamics. Vision Science Society Meeting Sarasota.
- Lorente De Nó R (1947) Action potential of the motoneurons of the hypoglossus nucleus. *Journal of cellular and comparative Physiology*, 29 (3), 207-287.
- Luck SJ, Chelazzi L, Hillyard SA, Desimone R (1997) Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of neurophysiology* 77:24-42.
- Llinas R, Ribary U (1993) Coherent 40-Hz oscillation characterizes dream state in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90:2078-2081.
- Mackay DM (1958) Perceptual stability of a stroboscopically lit visual field containing self-luminous objects. *Nature* 181:507-508.
- Maiche A, Budelli R, Gomez-Sena L (2007) Spatial facilitation is involved in flash-lag effect. *Vision research* 47:1655-1661.
- Malach R, Amir Y, Harel M, Grinvald A (1993) Relationship between intrinsic connections and functional architecture revealed by optical imaging and in vivo targeted biocytin injections in primate striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90:10469-10473.
- Martin KA, Whitteridge D (1984) Form, function and intracortical projections of spiny neurones in the striate visual cortex of the cat. *The Journal of physiology* 353:463-504.
- McGuire BA, Gilbert CD, Rivlin PK, Wiesel TN (1991) Targets of horizontal connections in macaque primary visual cortex. *The Journal of comparative neurology* 305:370-392.
- Mountcastle VB (1997) The columnar organization of the neocortex. *Brain : a journal of neurology* 120 (Pt 4):701-722.
- Motter BC (1993) Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of neurophysiology*, 70, 909-909.
- Muller MM, Junghofer M, Elbert T, Rochstroh B (1997) Visually induced gamma-band responses to coherent and incoherent motion: a replication study. *Neuroreport* 8:2575-2579.
- Muller MM, Teder-Salejarvi W, Hillyard SA (1998) The time course of cortical facilitation during cued shifts of spatial attention. *Nature neuroscience* 1:631-634.
- Munar, Rosselló, Maiche, Travieso, Nadal. (2007) Modelos teóricos y neurociencia cognitiva de la percepción. En *Manual de Neuropsicología* (Viguera ed.), pp.69-108.

- Nijhawan R (1994) Motion extrapolation in catching. *Nature* 370:256-257.
- Pack CC, Livingstone MS, Duffy KR, Born RT (2003) End-stopping and the aperture problem: two-dimensional motion signals in macaque V1. *Neuron* 39:671-680.
- Palva S, Palva JM (2007) New vistas for alpha-frequency band oscillations. *Trends in neurosciences* 30:150-158.
- Pelli DG (1997) The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spatial vision* 10:437-442.
- Pelli and Farell.(1995) Psychophysical methods. En *Handbook of Optics Bass* (2o Edición) (Van Stryland, Williams, and Wolfe ed.), pp. 21-9. McGraw-Hill.
- Platt ML (2002) Neural correlates of decisions. *Current opinion in neurobiology* 12:141-148.
- Polat U, Sagi D (1993) Lateral interactions between spatial channels: suppression and facilitation revealed by lateral masking experiments. *Vision research* 33:993-999.
- Polat U, Sagi D (1994) The architecture of perceptual spatial interactions. *Vision research* 34:73-78.
- Posner MI (1980) Orienting of attention. *The Quarterly journal of experimental psychology* 32:3-25.
- Posner MI, Rothbart MK (2007) Research on attention networks as a model for the integration of psychological science. *Annual review of psychology* 58:1-23.
- Purushothaman G, Patel SS, Bedell HE, Ogmen H (1998) Moving ahead through differential visual latency. *Nature* 396:424.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Hall CW, LaMantia AS, McNamara JO, Williams SM (2004) *Neuroscience*. Sinauer Associates, Inc.
- Quiroga RQ, Atienza M, Cantero JL, Jongsma ML A (2006) What can we learn from single-trial event-related potentials?. *Chaos and Complexity Letters*, 2 (2).
- Quiroga RQ, Rosso OA, Basar E, Schurmann M (2001) Wavelet entropy in event-related potentials: a new method shows ordering of EEG oscillations. *Biological cybernetics* 84:291-299.
- Lorente de No (1947) Action potential of the motoneurons of the hypoglossus nucleus. *Journal of cellular physiology* 29:207-287.
- Ratcliff R (1993) Methods for dealing with reaction time outliers. *Psychological bulletin* 114:510-532.
- Rauss K, Schwartz S, Pourtois G (2011) Top-down effects on early visual processing in humans: a predictive coding framework. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 35:1237-1253.

- Ray WJ, Cole HW (1985) EEG alpha activity reflects attentional demands, and beta activity reflects emotional and cognitive processes. *Science* 228:750-752.
- Raz A, Buhle J (2006) Typologies of attentional networks. *Nature reviews Neuroscience* 7:367-379.
- Roark DA, Barrett SE, Spence MJ, Abdi H, O'Toole AJ (2003) Psychological and neural perspectives on the role of motion in face recognition. *Behavioral and cognitive neuroscience reviews* 2:15-46.
- Rockland KS, Lund JS (1982) Widespread periodic intrinsic connections in the tree shrew visual cortex. *Science* 215:1532-1534.
- Rockland KS, Lund JS (1983) Intrinsic laminar lattice connections in primate visual cortex. *The Journal of comparative neurology* 216:303-318.
- Rockstroh B, Elbert T, Lutzenberger W, Birbaumer N (1982) The effects of slow cortical potentials on response speed. *Psychophysiology* 19:211-217.
- Roedick, RW (1998) *First Steps in Seeing*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Rust NC, Mante V, Simoncelli EP, Movshon JA (2006) How MT cells analyze the motion of visual patterns. *Nature neuroscience* 9:1421-1431.
- Salmelin R, Hari R (1994) Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement. *Neuroscience* 60:537-550.
- Samar VJ, Bopardikar A, Rao R, Swartz K (1999) Wavelet analysis of neuroelectric waveforms: a conceptual tutorial. *Brain and language* 66:7-60.
- Schneider KA, Bavelier D (2003) Components of visual prior entry. *Cognitive psychology* 47:333-366.
- Series P, Lorenceau J, Fregnac Y (2003) The "silent" surround of V1 receptive fields: theory and experiments. *Journal of physiology, Paris* 97:453-474.
- Smith MA, Majaj NJ, Movshon JA (2005) Dynamics of motion signaling by neurons in macaque area MT. *Nature neuroscience* 8:220-228.
- Snowden RJ, Hammett ST (1998) The effects of surround contrast on contrast thresholds, perceived contrast and contrast discrimination. *Vision research* 38:1935-1945.
- Solomon JA, Watson AB, Morgan MJ (1999) Transducer model produces facilitation from opposite-sign flanks. *Vision research* 39:987-992.
- Spillmann L, Werner JS (1996) Long-range interactions in visual perception. *Trends in neurosciences* 19:428-434.
- Schwartz, E. L. (1980). Computational anatomy and functional architecture of striate cortex: a spatial mapping approach to perceptual coding. *Vision research*, 20(8), 645-669.

- Tallon-Baudry C, Bertrand O, Delpuech C, Pernier J (1997) Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 17:722-734.
- Tallon-Baudry C, Bertrand O, Delpuech C, Pernier J (1996) Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 16:4240-4249.
- Tallon-Baudry C, Bertrand O, Fischer C (2001) Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short-term memory maintenance. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 21:RC177.
- Tallon C, Bertrand O, Bouchet P, Pernier J (1995) Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans. *The European journal of neuroscience* 7:1285-1291.
- Tallon-Baudry C, Bertrand O, Peronnet F, Pernier J (1998) Induced γ -band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *The Journal of neuroscience*, 18:11, 4244-4254.
- Tesche CD, Karhu J (2000) Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97:919-924.
- Tiitinen H, Sinkkonen J, Reinikainen K, Alho K, Lavikainen J, Naatanen R (1993) Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans. *Nature* 364:59-60.
- van Drongelen W, Lee HC, Stevens RL, Hereld M (2007) propagation of seizure-like activity in a model of neocortex. *Journal of clinical neurophysiology : official publication of the American Electroencephalographic Society* 24:182-188.
- Weiss Y, Simoncelli EP, Adelson EH (2002) Motion illusions as optimal percepts. *Nature neuroscience* 5:598-604.
- Weliky M, Fiser J, Hunt RH, Wagner DN (2003) Coding of natural scenes in primary visual cortex. *Neuron* 37:703-718.
- Weliky M, Kandler K, Fitzpatrick D, Katz LC (1995) Patterns of excitation and inhibition evoked by horizontal connections in visual cortex share a common relationship to orientation columns. *Neuron* 15:541-552.
- Whitney D, Murakami I (1998) Latency difference, not spatial extrapolation. *Nature neuroscience* 1:656-657.
- Wilson HR, Cowan JD (1972) Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. *Biophysical journal* 12:1-24.

- Wilson HR, Cowan JD (1973) A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue. *Kybernetik* 13:55-80.
- Williams CB, Hess RF (1998) Relationship between facilitation at threshold and suprathreshold contour integration. *Journal of the Optical Society of America A, Optics, image science, and vision* 15:2046-2051.
- Yamanaka K, Yamamoto Y (2010) Single-trial EEG power and phase dynamics associated with voluntary response inhibition. *Journal of cognitive neuroscience* 22:714-727.
- Yo C, Wilson HR (1992) Perceived direction of moving two-dimensional patterns depends on duration, contrast and eccentricity. *Vision research* 32:135-147.
- Yordanova J, Banaschewski T, Kolev V, Woerner W, Rothenberger A (2001) Abnormal early stages of task stimulus processing in children with attention-deficit hyperactivity disorder--evidence from event-related gamma oscillations. *Clinical neurophysiology : official journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology* 112:1096-1108.
- Zenger-Landolt B, Koch C (2001) Flanker effects in peripheral contrast discrimination--psychophysics and modeling. *Vision research* 41:3663-3675.
- Zenger B, Sagi D (1996) Isolating excitatory and inhibitory nonlinear spatial interactions involved in contrast detection. *Vision research* 36:2497-2513.

ANEXO

A continuación se presentan algunos de los procedimientos y cálculos que han sido aplicados en el análisis de la señal EEG. No se trata de un documento detallado de todo el procedimiento, sino que solamente se presentan los cálculos que pueden ser de mayor interés para la comprensión del análisis realizado.

PROCESAMIENTO INICIAL DE LA SEÑAL:

Los siguientes procedimientos fueron aplicados a la señal cruda del EEG. En los análisis posteriores se utiliza las matrices resultantes de este procesamiento inicial.

1. Filtros básicos utilizados:

Para la aplicación de filtros se utilizó la función “butter” y “filtfilt” del software MATLAB.

Con la función “butter” se pueden diseñar filtros pasa bajo, pasa alto o pasa-banda variando el parámetro “ftype” (low, high o stop respectivamente) y la frecuencia de corte “Wn”. Se utilizaron filtros de segundo o de tercer orden (parámetro deg de la función). El orden del filtro controla la pendiente de la transición entre la frecuencia de corte y 0. A mayor grado más pronunciada la pendiente en el diagrama de Bode del filtro. La ecuación general para este filtro es:

$$[b,a] = \text{butter}(\text{deg}, \text{Wn}, \text{ftype})$$

La función “filtfilt” realiza un filtrado digital de fase cero mediante el procesamiento de de la matriz “x” hacia un lado y otro de la matriz (en dirección de avance y retroceso). El vector “b” proporciona los coeficientes del numerador del filtro y el vector “a” proporciona los coeficientes del denominador. Después de filtrar los datos en la dirección de avance, “filtfilt” invierte la secuencia filtrada y se ejecuta nuevamente. La aplicación de “filtfilt” minimiza los transitorios del comienzo y final de la matriz. La ecuación general para aplicar “filtfilt” es:

$$y = \text{filtfilt}(b, a, x)$$

El parámetro f_s es frecuencia de muestreo en los registros realizados que fue de 1000 Hz. Este parámetro se utiliza en varios de los cálculos que se describen a continuación.

Filtro “Pasa-Banda” para frecuencia alterna:

Se aplicó un filtro pasa-banda utilizando la función “butter” con un corte bajo en 45 y un corte alto en 55 (Hz). Luego se aplicó la función “filtfilt”.

Filtro “Pasa-Alto”:

Se utilizó un filtro pasa-alto para eliminar frecuencias menores a 1Hz utilizando la función “butter”. Luego se aplicó la función “filtfilt”.

Filtros “Pasa-Bajo”:

Se aplicó un filtro pasa-bajo para eliminar frecuencias mayores a 100Hz utilizando la función “butter”, tras la cual se aplica la función “filtfilt”.

Filtro Móvil:

Sobre la matriz resultante “data2” se aplicó un filtro utilizando un promedio móvil:

```
data2=smooth (data2, V, 'loess')
```

El parámetro “V” toma el valor 9 en el análisis realizado y define la ventana para el cálculo del promedio móvil. Al utilizar el comando “loess” el promedio móvil se calcula como la regresión local ponderada utilizando mínimos cuadrados lineales y un polinomio de 2º grado.

2. Filtro para Artefactos:

Para eliminar artefactos musculares y oculares, se calculó la desviación estándar para cada matriz de datos (f), luego se calcula la media de esta desviación, y la desviación estándar de la media. Se eliminó aquellos vectores de la matriz que presenten una desviación 1.5 veces mayor a la desviación estándar de la media.

Al aplicar la función “std” se calcula la desviación estándar indicando la dimensión de la matriz para la cual se realiza el cálculo (en este caso es la segunda dimensión: 2).

gaux = std (f, [], 2)

La función “mean” calcula la media.

Mg = mean (gaux)

Sg = std (gaux)

La función “find” encuentra los puntos de la matriz de acuerdo a las características especificadas y se guarda la matriz de datos “f” utilizando los índices de los vectores que cumplan con dichas características, en este caso que presenten una desviación 1.5 veces menor a la desviación estándar de la media.

Ind = find (abs (gaux - Mg) < 1.5*Sg)

f = (f (Ind, :))

3. Corrección por Línea de Base:

Para realizar la corrección por línea de base se realizó una sustracción entre la matriz “f” y la media de “f” para todas las filas (indicado por el símbolo “:”) y los primeros 200 puntos de tiempo.

f = f - mean (f (:, 1:200))

ESTADÍSTICA POTENCIALES EVOCADOS:

1. Comparación entre condiciones

Para comparar las diferencias entre las señales evocadas en las distintas condiciones experimentales, se realizó una sustracción entre las matrices correspondientes a ambas condiciones para todos los participantes.

C = A - B

Las matrices “A” y “B” tienen 2 dimensiones, la primera corresponde al tiempo y la segunda corresponde a los 10 participantes. Además “A” y “B” han sido calculadas

para cada derivación occipital y corresponden a las condiciones experimentales comparadas. El procedimiento se repite para las demás derivaciones.

A continuación se recorre la matriz C (mediante el loop “for-end”) en su primera dimensión (tiempo) y se calcula la media (función “mean”) y la desviación estándar (función “std”) sobre la raíz cuadrada (sqrt) de 10, correspondiente a la cantidad de participantes.

```
fori= 1 : length (C)
DM (i) = mean (C (i, :))
DS (i) = std (C (i, :)) ./sqrt (10)
end
```

Luego se grafica (mediante la función “plot”) la matriz “C” correspondiente a cada participante y se superpone la media total “DM” señalando el área correspondiente a ± 2 desviaciones estándar calculada a partir de “AS” mediante la función “errorarea”.

```
plot (tiempo, C)
errorarea (tiempo, DM, 2*DS, 2*DS)
plot (tiempo, DM)
plot (tiempo, DM-2*DS)
plot (tiempo, DM+2*DS)
```

2. Probabilidad Conjunta

La comparación estadística del valor de potencial entre condiciones para cada instante de tiempo presenta el problema de las comparaciones múltiples que acarrea errores de tipo II. Al mismo tiempo las correlaciones seriales en el tiempo hace que los valores para cada instante no sean independientes. Encontramos significación estadística en la ventana de interés pero también en otras ventanas de menor duración que podrían ser espurias. Por esta razón calculamos la probabilidad conjunta en las tres derivaciones utilizando el test de t.

El test de t se puede aplicar en MATLAB utilizando el comando “ttest”. Al aplicar esta función se evalúa la hipótesis nula de que los datos corresponden a una muestra al azar con distribución normal, media 0 y varianza desconocida, contra la alternativa de que la media es diferente de 0. El resultado de la función “ttest” se guarda en una variable “h”. Si h=1 se rechaza la hipótesis nula con un nivel de significancia del 5%, si h=0 no se logra rechazar dicha hipótesis.

Con el siguiente procedimiento se recorre mediante un *loop* la matriz “C” (que resulta de la comparación o sustracción entre condiciones) y se aplica el “ttest” para cada instante de tiempo.

```
for i = 1 : length (C)
[p h j stats ]=ttest(C(i,:))
p2 ( i ) = p
H1 (i) = h
stats(i)=statsa.tstat
end
```

La iteración anterior se repite para todas las derivaciones en estudio y luego se calcula la probabilidad conjunta:

```
PC=H1.*H2.*H3
```

3. Contribución de la señal por Diferenciación del Cero

Para analizar la señal evocada por el estímulo blanco (o la señal registrada en las derivaciones pre-frontales), se consideró la media de cada participante y su desviación estándar, la media total de todos los participantes y la desviación estándar de la media total. Se evaluó la diferenciación de la señal resultante respecto al cero, considerando +- 2 desviaciones estándar.

La matriz tiene 2 dimensiones, la primera corresponde al tiempo y la segunda corresponde a los 10 participantes. Además la matriz ha sido calculada como la media entre la señal para ambas condiciones (“A”).

Para realizar este procedimiento se recorre la matriz (mediante el loop “for-end”) en su primera dimensión (tiempo) y se calcula la media (función “mean”) y la desviación estándar (función “std”) sobre la raíz cuadrada (sqrt) de 10, correspondiente a la cantidad de participantes.

```
for i = 1 : length (A)
AM (i) = mean ( A ( i, : ) )
AS (i) = std ( A ( i, : ) ) ./ sqrt (10)
end
```

Luego se grafica (mediante la función “plot”) la matriz correspondiente a cada participante y se superpone la media total “AM” señalando el área correspondiente a ± 2 desviaciones estándar calculada a partir de “AS” mediante la función “errorarea”.

```
plot (tiempo, A)
errorarea ( t, AM, 2*AS, 2*AS)
plot ( tiempo, AM)
plot ( tiempo, AM-2*AS)
plot ( tiempo, AM + 2*AS)
```

WAVELETS:

1. Morlet Compleja

Para calcular la transformación wavelet de la señal se utiliza la función de MATLAB “cwt” que computa los coeficientes wavelet de la señal “data2” en escalas reales y positivas, utilizando la wavelet que se indique. En este caso se utilizó “cmor” que refiere a la wavelet Morlet compleja la cual ha sido seleccionada de acuerdo a los antecedentes (Yamanaka and Yamamoto, 2010). Las escalas se calculan a partir de las bandas de frecuencia (entre 5-60 Hz) según la ecuación que se muestra a continuación.

```
banda = 5 : 60
escalas = 1 ./ ([banda] * 1 / fs)
```

Con este procedimiento se recorre la matriz de datos “data2” realizando la convolución con la función wavelet Morlet Compleja.

```
for i = 1 : size ( data2, 2 )
```

```
f ( :, i ) = cwt ( data2 ( :, i ), escalas, 'cmor1-1' )
```

```
end
```

El algoritmo del software MATLAB para el comando wavelet “cwt” indicando el uso de la función Morlet compleja “cmor1-1” se realiza de acuerdo a la ecuación:

```
f = ((pi*escalas)^(-0.5))*exp(2*i*pi*FC*X)*exp(-X^2/escalas)
```

en donde el término subrayado implica una normalización de la energía de cada escala centrada en el factor FC que representa la frecuencia máxima o central de la wavelet (Tallon-Baudry, 1998).

Cálculo de enganche de Fase y Potencia

Para analizar la sincronización de fase a partir de la matriz “f” que surge de la transformación wavelet, se aplica la siguiente ecuación (Yamanaka and Yamamoto, 2010).

```
atan2(imag(f),real(f))
```

La función “atan” calcula el arco-tangente, “imag” refiere a la parte imaginaria compleja de “f” y la función “real” calcula la parte real de “f”.

Para analizar la potencia en distintos dominios de frecuencia a partir de la función f que surge de la transformación wavelet, se utilizó la siguiente ecuación:

```
Imag(f).^2 + real(f).^2
```

La función “imag” refiere a la parte imaginaria compleja de “f”, la función “real” genera el cálculo de la parte real de “f”, y al realizar la operación “.^2” se calcula la segunda potencia de cada elemento de “f”.

2. Diferencias en los cambios de fase o potencia entre condiciones

Para evaluar las diferencias en los cambios de fase y potencia entre condiciones, se integró la matriz de cambios de fase (o potencia) "W" para cada participante en ventanas de tiempo entorno a la presentación del estímulo blanco y en el rango de frecuencia que evidencia el mayor cambio. Para realizar la integral se utilizó la función "cumsum" de MATLAB que calcula la suma acumulada de "W" en el intervalo de tiempo-frecuencia (indicado por el símbolo ":") definido por los parámetros "t1", "t2" y "b1", "b2" para el tiempo y frecuencia respectivamente. El parámetro "c" refiere a las condiciones experimentales y por lo tanto puede tomar valores enteros según la cantidad de condiciones. Al variar el parámetro "h" toma valores enteros y al variarlo es posible realizar este cálculo para cada una de las derivaciones registradas.

Para calcular la integral en la ventana de tiempo frecuencia se aplicó:

$$W (c, h, n) = \text{cumsum} (\text{cumsum} (W (t1 : t2, c, h, b1 : b2, n), 1), 4)$$

Luego se calculó la mediana "M" a través de la función "median" y la desviación estándar "S" con la función "std".

$$M = \text{median} (W (t1 : t2, c, h, b1 : b2, n), 5)$$

$$S = \text{std} (W (t1 : t2, c, h, b1 : b2)) ./ \text{sqrt} (\text{size} (M (t1 : t2, c, h, b1 : b2, n), 5))$$

Finalmente se aplicó la prueba ANOVA y se evaluó el valor "p" resultante para cada derivación.

$$p (h) = \text{anova1} (W, [], 'off')$$

La función "anova1" realiza la prueba ANOVA de una vía para comparar las medias de las columnas correspondientes a las condiciones experimentales en la matriz W y calcula el valor "p" bajo la hipótesis nula de que ambas columnas tienen la misma media.