



**MINISTERIO DE EDUCACIÓN SUPERIOR  
CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS  
CENTRO DE NEUROCIENCIAS DE CUBA**

**ATENCIÓN ORIENTADA A OBJETO:**

**estudio psicofísico y electrofisiológico de la supresión sensorial asociada.**

**Dr. Valia Rodríguez Rodríguez**

**Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Médicas**

**Ciudad Habana  
2003**

**MINISTERIO DE EDUCACIÓN SUPERIOR  
CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS  
CENTRO DE NEUROCIENCIAS DE CUBA**

**ATENCIÓN ORIENTADA A OBJETO:**

**estudio psicofísico y electrofisiológico de la supresión sensorial asociada.**

**Autor: Dr. Valia Rodríguez Rodríguez**

**Tutor: Dr. Mitchel Valdés Sosa, Dr.C.**

**Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Médicas**

**Ciudad Habana  
2003**

## SINTESIS

*My brain ?*

*It 's my second favourite organ*

*Woody Allen, 1973*

El sistema visual no puede procesar eventos que ocurren cercanos en el tiempo. Cuando se reconoce un objeto, debe transcurrir al menos medio segundo para que se pueda identificar a otro. Esta incapacidad del sistema ha recibido el nombre de “parpadeo atencional” (PA). Sin embargo, existe un debate en tomo a si esta limitación se origina durante el procesamiento sensorial de los estímulos o si por el contrario refleja procesos post- perceptuales como los debidos a conflictos en memoria.

En este trabajo de tesis se estudió el PA en un modelo desarrollado en nuestro centro para explorar la atención a objetos visuales. En este modelo debían identificarse cambios en la dirección del movimiento de superficies transparentes. El objetivo fundamental del estudio fue determinar si este PA genera un costo en el procesamiento neuronal de los todos atributos de la superficie no atendida (sean o no atributos de movimiento), y en particular si la limitación presente para juzgar los cambios de dirección se debe a una supresión de la actividad de áreas visuales sensoriales de bajo nivel que codifican estos rasgos (en particular del área visual de movimiento MT).

Los resultados obtenidos demuestran que el PA para cambios de dirección de movimiento provoca una supresión de distintas formas de información sensorial contenida en la superficie que no es atendida y que parte de dicha supresión ocurre en el área MT. Además se demuestra que a mayor supresión más errores cometen los sujetos. Por tanto la interrupción del procesamiento de información en etapas tempranas de la visión es una limitación fundamental cuando se intenta desplazar la atención de un objeto a otro en escenas reales.

## INDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Introducción</b>	<b>1</b>
<b>1.2 Resumen de problemas</b>	<b>9</b>
<b>1.3 Hipótesis</b>	<b>10</b>
<b>1.4 Objetivos</b>	<b>10</b>
1.4.1 Tareas a resolver	10
<b>1.5 Novedad del trabajo</b>	<b>11</b>
<b>2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b>	<b>13</b>
<b>2.1 Anatomía funcional del sistema visual</b>	<b>14</b>
<b>2.2 Percepción visual</b>	<b>16</b>
<b>2.3 Atención visual</b>	<b>19</b>
2.3.1 Atención espacial	20
2.3.2 Atención a objetos	21
2.3.3 Bases neurales de la atención	26
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES</b>	<b>30</b>
<b>3.1 Estudios con superficies transparentes</b>	<b>30</b>
3.1.1 Potenciales relacionados a eventos	31
<b>3.2 Estudios en monos</b>	<b>31</b>
3.2.1 Sujetos, procedimientos quirúrgicos y rutina diaria	31
3.2.2 Estímulo visual	32
3.2.3 Entrenamiento	33
3.2.4 Registros electrofisiológicos	33
3.2.5 Obtención de datos	34
<b>4. SECCION DE ARTÍCULOS</b>	<b>36</b>

<b>4.1 Estructura de la tesis y resultados principales</b>	<b>37</b>
<b>4.2 La influencia de la organización de la escena en la atención visual: estudio psicofísico y electrofisiológico</b> (The influence of scene organization on attention: psychophysics and electrophysiology)	<b>43</b>
<b>4.3 Dividiendo la atención entre la forma y el movimiento durante la percepción de superficies transparentes</b> (Dividing attention between form and motion during transparent surface perception)	<b>44</b>
<b>4.4 El procesamiento del movimiento en primates no-humanos (Macaca arctoides) es modulado por la atención basada en objetos</b> (Object-based attentional modulation of motion processing in areas MT/MST)	<b>45</b>
<b>4.5 La interferencia entre dos objetos depende de la configuración de la atención al</b> (Two-object interference depends on attentional set)	<b>46</b>
<b>5. DISCUSIÓN GENERAL</b>	<b>47</b>
<b>6. CONCLUSIONES</b>	<b>53</b>
<b>7. RECOMENDACIONES</b>	<b>54</b>
<b>8. AUTOREFERENCIAS</b>	<b>55</b>
<b>9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>56</b>
<b>10. CURRICULUM VITAE</b>	<b>68</b>

## 1. Introducción

*Fiat lux!*  
*Génesis, 1. 3*

Y cuando la luz 'se hace' todo comienza. Una multitud de objetos son iluminados simultáneamente en las escenas. Un conglomerado de texturas, colores y sombras definiendo formas y patrones con diferentes dimensiones y significados yacen frente a nuestros ojos compitiendo por ser percibidos. ¿Qué miramos primero? ¿Cuál de todas las cosas que miramos vemos? ¿Cuál de la multitud de imágenes presentes será el objeto de procesamiento de nuestro cerebro?

De eso trata esta tesis: de cómo seleccionamos la información disponible en el mundo y de cómo este proceso se implementa en nuestro cerebro. A partir de ahora estaremos hablando de la *Atención Visual*.

### 1.1 Introducción

*Brain, n*  
*An apparatus with which we think that we think.*  
*cynic 's word book, 1906*

Las escenas visuales son tan ricas e n información que al Sistema Visual le resulta imposible procesar todos sus componentes con igual efectividad. Sin embargo, no toda la información disponible en un momento determinado es relevante para el observador. Es imprescindible extraer, de entre toda esa información, aquellos datos que sean importantes para lograr un comportamiento funcional en el medio. La información que se selecciona es el resultado de la interacción entre las expectativas del que observa una escena -su experiencia, necesidades o propósitos inmediatos-, con las propiedades inherentes a los objetos -con su prominencia o la organización de sus atributos- siendo posible que en un determinado momento, un mecanismo u otro influya más en la selección de la información. Estos dos mecanismos han recibido respectivamente el nombre de mecanismo guiado por metas (endógeno o de arriba-abajo) y de mecanismo guiado por los estímulos (exógeno o de abajo- arriba)<sup>24,136</sup>. Este proceso de selección de lo relevante para ulterior procesamiento recibe el nombre de *atención*. Al ser la atención responsable de la selección para el procesamiento sensorial depende de procesos como la experiencia perceptual, la memoria, y el más subyugante de todos, la conciencia. Lamentablemente, a pesar de lo mucho aprendido en las

últimas décadas sobre la sutil maquinaria de nuestro cerebro, las bases sobre la cual se elige la información relevante para nuestra conducta inmediata y futura continúan sin estar claras.

Los estudios en torno a la atención constituyeron uno de los principales temas de investigación en las pasadas dos décadas, entre otras razones por su relación con la conciencia. Los estudios clásicos la concibieron como un proceso de filtraje donde determinadas estructuras crean un 'cuello de botella' en el flujo de información por tener una capacidad limitada de procesamiento. Según este modelo parte de la información sensorial es eliminada por un mecanismo tipo 'filtro' que deja pasar sólo lo considerado 'interesante'<sup>12,31,161</sup>. Otros modelos postulaban la existencia de un mecanismo de 'administración de recursos' que regula la capacidad limitada del sistema distribuyéndola adecuadamente entre las diferentes tareas<sup>77,125</sup>. Pero, ¿cuál es la base neural del 'cuello de botella' o del recurso limitado? Fuera de ser metáforas útiles, que impulsaron el estudio de este proceso, estos modelos estaban limitados por no reflejar los conocimientos neurofisiológicos existentes.

#### Atención en el espacio y el tiempo

Hasta la década de los 80s la mayoría de las investigaciones en torno a la atención selectiva planteaba que la selección se basaba en mecanismos espaciales. La atención a manera de un 'foco de luz'<sup>136,137</sup> o de 'lente con apertura regulable'<sup>44</sup>, iluminaba zonas del espacio donde toda la información era procesada con prioridad sobre la que se mantenía en la penumbra. Además de ser intuitiva, la teoría espacial del 'foco de luz' o reflector gozó por muchos años de aceptación por poseer un aparente substrato anatómo-fisiológico en los mapas retinotópicos de la corteza visual. Bastaría excitar o inhibir regiones de estos mapas para lograr un foco atencional. Estudios electrofisiológicos en primates no-humanos han demostrado la existencia de tal efecto modulador de la atención en distintas áreas visuales<sup>19,30,105,140,164</sup>.

Evidencias a favor de la selección espacial han sido aportadas también por estudios con Potenciales Relacionados a Eventos (PRE) en humanos, donde se ha observado que las respuestas eléctricas provocadas por estímulos presentados en regiones atendidas del espacio son de mayor amplitud que las provocadas por la presentación en zonas no atendidas<sup>41,65,67,104,109</sup>. La latencia de estas respuestas y los resultados de estudios de localización de fuente<sup>110,111</sup> indican que la atención espacial afecta procesos perceptuales tempranos de la visión. Congruente con estos resultados es el hallazgo de diversos estudios de que la atención espacial modifica la intensidad de las respuestas neuronales en primates no

humanos, causando un incremento en la frecuencia de descarga de las neuronas cuando el animal atiende al estímulo presente dentro de su campo receptivo en comparación a cuando atiende a cualquier otro lugar<sup>30</sup>.

Pero las dificultades para procesar información no sólo se ponen de manifiesto por incapacidad para dividir la atención entre distintas zonas del espacio. Existen también limitaciones que se originan por dificultades para procesar eventos que ocurren muy cercanos en el tiempo en la misma región del espacio. Esta incapacidad del sistema visual para identificar eventos en estrecha vecindad temporal ha recibido el nombre de “parpadeo atencional” (PA).

El PA ha sido básicamente estudiado presentando brevemente caracteres alfanuméricos en rápida sucesión. El reconocimiento de un elemento diana de la secuencia (T1) impide el procesamiento subsiguiente de un segundo elemento diana (T2), dificultad que se mantiene hasta que entre las dianas han transcurrido cientos de milisegundos o un número de elementos distractores. Es como si la atención quedara atrapada en el primer objeto (T1) durante medio segundo. En cambio, si se les pide a los sujetos que ignoren T1, la identificación de T2 puede ser llevada a cabo sin problemas. Esto pone de manifiesto que el PA se debe a una competencia atencional.

Sin embargo, se conoce poco de las bases neuronales que sustentan este fenómeno. Según han propuesto Keysers y Perret<sup>82</sup>, el PA pudiera originarse como resultado de la competencia que se establece entre las poblaciones neuronales que representan los dos eventos próximos. Pero los estudios electrofisiológicos del PA son escasos y contradictorios. Vogel y cols<sup>176</sup>, utilizando la presentación rápida de una secuencia de letras y dígitos, exploraron la existencia de modulación de los componentes tempranos de los PRE encendiendo simultáneamente una sonda blanca junto con el evento considerado T2. Durante el PA presente en esta tarea, no se encontró supresión de los componentes P1/N1 del PRE provocados por la presentación de la sonda. Estos autores concluyeron que el PA no está relacionado con supresión de información sensorial y que probablemente refleja procesos post-perceptuales. Esta es la opinión generalmente aceptada.

#### Atención a objetos

Una alternativa a la teoría espacial es en cambio que el mecanismo de selección escogiera objetos ya segmentados dentro de la escena (teoría de la atención dirigida a objetos). Es decir, que en vez de escoger locaciones del campo visual se seleccionan objetos previamente organizados -y con significado propio- para ser procesados con distinta

prioridad. La selección de un objeto hace que todas sus características (relevantes o no para la tarea) sean procesadas con ventaja sobre las de los objetos ignorados; mientras que la selección simultánea de más de uno da lugar a una interferencia competitiva entre ellos, con costos en el procesamiento<sup>29,35,38, 87,174</sup>.

Sin embargo, el estudio de la atención dirigida a objetos no ha gozado de la misma suerte que su rival espacial. Un problema fundamental es que es difícil disociar los efectos debido a la selección de regiones del espacio de los debido a la selección de los objetos. Y es que objeto y espacio están indisolublemente ligados: los objetos siempre ocupan un lugar determinado en las escenas. Esta dificultad se ve reflejada en la escasez de estudios que abordan este problema con PRE en humanos y registros intracorticales en monos.

Una de las estrategias básicas que han utilizado los partidarios de la atención orientada a objetos para desvincular estas dos dimensiones, es la presentación de objetos superpuestos en la misma región del espacio. Esta manipulación impide la selección de un objeto sobre la base de sus coordenadas espaciales y permite demostrar que existen ventajas para el procesamiento de varias características de un solo objeto, pero que existe interferencia si las características pertenecen a objetos diferentes<sup>38</sup>. Este resultado ha sido replicado en numerosos estudios<sup>173,174,191</sup>. O sea, hay un costo en tratar de atender a dos objetos al mismo tiempo por muy cercanos que estén uno al otro.

Sin embargo, los primeros resultados obtenidos con esta técnica no apoyaron inequívocamente la existencia de la atención basada en objetos ya que podían ser explicados mediante enfoques alternativos, como por ejemplo: modelos espaciales modificados<sup>86,180</sup> o por selección basada en rasgos elementales como el color, el contenido de frecuencia espacial, el movimiento<sup>59,138,181</sup>. Por ejemplo, imaginemos un lápiz azul rayado sobre una hoja rosa cuadrículada, ambos con una frecuencia espacial diferentes para las rayas y la cuadrícula. En una situación semejante, el procesamiento de la frecuencia espacial de la hoja, facilita la discriminación del tamaño de la cuadrícula pero interfiere con el juicio acerca del tamaño del lápiz. En otras palabras, existen ventajas para el procesamiento de las características del objeto seleccionado e interferencia entre las de objetos diferentes acorde con un modelo de la atención basado en objetos. Sin embargo, el costo en la ejecución de atender simultáneamente el lápiz y la hoja podría también explicarse por la diferencia existente entre las frecuencias espaciales de ambos objetos que exigiría un número mayor de frecuencias a considerar, en lugar de costos producto de la competencia entre objetos.

Los primeros estudios realizados por nuestro grupo de trabajo en el tema<sup>166,167</sup>, estuvieron encaminados a resolver esta dicotomía entre objeto y espacio. Para ello se diseñó

un estímulo en forma de superficies que eran creadas por interpolación de estructura a partir de movimiento y que inducían la percepción de transparencia. Esta ilusión visual, llamada ‘movimiento transparente’ es creada cuando dos conjuntos de puntos atraviesan una misma región del espacio en distintas direcciones. El efecto resultante de esta manipulación es la percepción de dos superficies transparentes independientes que se deslizan una sobre la otra. En este diseño experimental la frecuencia espacial y el tamaño de los estímulos superpuestos utilizados fue hecho corresponder por lo que permitió aislar los efectos del espacio del de los objetos.

Los resultados obtenidos con este diseño, en una tarea de atención sostenida a una de las dos superficies superpuestas, demostraron que era fácil discriminar cambios frecuentes en la dirección de movimiento de la superficie atendida y que la exactitud de la discriminación era menor para eventos equivalentes que afectaban la superficie no atendida. El costo de mover la atención del objeto atendido al no atendido no podía ser explicado con un modelo de la atención a manera de reflector o ‘foco de luz’<sup>136,137</sup> que ‘iluminara’ una parte de la escena, pues ambas superficies ocupaban la misma región del espacio y no podían ser seleccionadas con un foco unitario.

Más aún, dado el hecho de que ambas superficies tenían una frecuencia espacial con puntos altamente entremezclados y distribuidos, y a que el movimiento de traslación se realizó con una coherencia parcial, el efecto atencional observado no podía deberse a que los sujetos habían segmentado los estímulos en subconjuntos atendidos y no atendidos o a que habían seleccionado las superficies en base a la frecuencia espacial. Así mismo, este resultado es también incompatible con los modelos espaciales modificados de la atención<sup>162,163,182</sup> y con los modelos cartesianos donde la atención es ubicada de acuerdo a coordenadas centradas en el observador o como un arreglo espacial agrupado<sup>123,174,184</sup>.

Con este paradigma se obtuvieron además las primeras evidencias electrofisiológicas de la literatura (en sujetos humanos) de la existencia de la atención orientada a objetos<sup>166</sup>. Como los cambios de dirección ocurrían secuencialmente, afectando al azar una u otra superficie, fue posible obtener PRE separados para las dos superficies. El componente N200 (reflejo del procesamiento del cambio en la dirección del movimiento) que estaba relacionado con el cambio de dirección de la superficie no atendida era de menor amplitud que el de la superficie atendida. Al ocupar ambas superficies simultáneamente la misma región del espacio, la modulación de la N200 no podía tampoco ser explicada por un mecanismo de selección basado en la posición espacial, sino que era consistente con la teoría de selección

basada en los objetos, la cual, según parece sugerir este estudio, se pone en evidencia desde los estadios iniciales del procesamiento visual.

#### Atención a objetos en el tiempo

El uso de superficies transparente permitió además poner en evidencia la existencia de un PA que difiere de anteriores descripciones del fenómeno en relación a su posible naturaleza perceptual. En estos estudios se puso en evidencia que no hay dificultad en percibir dos cambios breves de dirección de movimiento de una misma superficie<sup>134</sup>. Sin embargo, cuando los cambios de dirección correspondían a superficies distintas y el tiempo entre los eventos era pequeño (menos de 0.5 s), el segundo cambio era procesado con dificultad. En este tipo PA, la amplitud de la N200 provocada por T2 (cambio de dirección), a diferencia de estudios anteriores descritos, se redujo. En otras palabras, T2 evocó una N200 menor cuando ocurría en una superficie diferente a donde previamente había ocurrido T1, lo que sugería un posible origen sensorial de la interferencia.

Dado que la tarea de discriminación empleada estaba basada en el movimiento visual, la modulación de la N200 observada podría ser expresión de la supresión de la actividad de las neuronas de las áreas corticales visuales que analizan este tipo de atributo, en especial del área MT. Diversos resultados obtenidos en estudios de resonancia magnética funcional (IRMf) en sujetos humanos sugieren que esta pudiera ser la causa. Estos estudios han demostrado la presencia de modulación atencional basada en objetos de la señal de IRMf en diferentes áreas visuales de sujetos humanos que realizan tareas de procesamiento de movimiento<sup>13,17,130</sup>. Sin embargo, queda por ser demostrado si efectivamente la modulación de la N200 obtenida en nuestros estudios se origina como consecuencia de una supresión basada en objetos de la actividad de MT. Esto requiere la realización de estudios de localización de fuentes del efecto atencional sobre N200.

Pero una exploración aún más directa al problema de si la supresión sensorial provocada por la atención selectiva a superficies en movimiento se origina en el área MT provendría de registros intracorticales realizados en esta área. Los resultados de un abordaje semejante aportarían las primeras evidencias electrofisiológicas intracorticales de la atención orientada a objetos. Para ello se hace necesario la adaptación del paradigma de las superficies transparentes para primates no humanos y el registro simultáneo de la actividad neuronal.

Por otra parte, si el PA observado en estos estudios fuera realmente la expresión de una supresión temprana de información sensorial que afecta los procesos de toma de decisión, la amplitud de la N200 (reflejo directo de esta supresión sensorial) variaría en función de si

los sujetos acertaron o no en la discriminación. Si así fuera, los ensayos donde los sujetos discriminan correctamente T2, estarían asociados con una N200 mayor que aquellos en los cuales cometen errores. El único estudio que ha explorado esta dependencia con estímulos en movimiento, realizada por el grupo de Niedeggen<sup>127</sup>, no encontró relación entre la conducta de los sujetos y la reducción de la amplitud de la N200. Los autores de este trabajo plantearon que si bien el PA está asociado a una N200 de menor amplitud, este efecto no es un indicador de la supresión sensorial que contribuye al mismo. Hay que destacar que los estímulos utilizados por estos investigadores son de naturaleza distinta a los usadas por nuestro grupo. Desafortunadamente, en los estudios realizados hasta el momento con el diseño de las superficies transparentes no es posible determinar si tal relación existe, pues no se han examinado por separado la amplitud de la N200 asociada con discriminaciones correctas e incorrectas.

A pesar de que los experimentos llevados a cabo por Valdés-Sosa y col<sup>134,167,168</sup> demostraron incuestionablemente que la atención puede basarse en los objetos, las conclusiones de estos estudios fueron limitadas porque estos estuvieron restringidos al uso de tareas de discriminación de movimiento. El movimiento se procesa dentro de una subdivisión del sistema visual, la llamada vía dorsal. Otros autores habían explorado con anterioridad el costo que se produce cuando la atención se divide entre atributos de distintos objetos tales como el color, la forma, la textura, la orientación, la frecuencia espacial<sup>7-9,179</sup>. Sin embargo, al ser todas estas características procesadas por otra subdivisión del sistema visual, la vía ventral<sup>47</sup>, es posible plantear que el costo atencional observado en estos estudios, como en el caso de los experimentos de Valdés-Sosa, refleja una interferencia específica de señales dentro de un mismo subsistema o módulo de procesamiento.

La importancia de este argumento estriba en que la mayoría de los modelos que predicen limitaciones atencionales basadas en objetos no están restringidos a un solo dominio de características (ya sea al de forma o al de movimiento). De hecho un modelo que ha ganado popularidad en los últimos años, el modelo de la competencia sesgada<sup>29,37,172</sup>, plantea que la atención a un atributo o característica de un objeto favorece el procesamiento del resto de los atributos del mismo, inhibiendo al mismo tiempo todas las características de los objetos que con él compiten. El objeto que gana la competencia (sesgo para el procesamiento), ya sea por factores dependientes del estímulo (mecanismo de abajo-arriba, exógeno) o por la relevancia del objeto para la conducta futura (mecanismo de arriba-abajo, endógeno), es representado con ventaja en todos los subsistemas neuronales, de forma tal que todo el sistema entra en un estado donde el mismo objeto domina el procesamiento.

En el caso del paradigma desarrollado por nuestro grupo la integración a través de los subsistemas se manifestaría conductualmente en el hecho de que dos discriminaciones en diferentes dimensiones acerca del mismo objeto (forma y movimiento por ejemplo) pueden ser reportadas sin que se afecte la exactitud de la discriminación. Sin embargo, esta predicción no ha sido hasta el momento explorada.

Otro aspecto relevante que no ha sido examinado es la manera en que la superficie a atender gana ventaja en el procesamiento. En los trabajos iniciales del grupo se pensó que el sesgo de la competencia a nivel de la representación de las superficies podía lograrse de dos formas igualmente plausibles: 1) por la ocurrencia de un primer evento (T1), que sesgaría la competencia a favor del objeto que afecta, imposibilitando al mismo tiempo el procesamiento de cualquier evento subsiguiente (T2) que se produzca en cualquier otro objeto; o 2) por un sesgo logrado a través de la instrucción que se le da al sujeto antes de comenzar cada ensayo (preaviso endógeno) de favorecer uno de los dos conjuntos. La ventaja alcanzada con un preaviso endógeno se transmite a las áreas de control atencional, las cuales a su vez influirían el procesamiento a nivel sensorial.

Sin embargo, el papel del preaviso endógeno como favorecedor de la ubicación anticipada de los recursos atencionales en nuestros estudios ha sido cuestionado por Reynolds y cols<sup>139</sup>. Estos autores plantearon que es la ocurrencia, exógena, del primer evento de movimiento (T1), y no el preaviso endógeno, lo que atrae la atención hacia la superficie de interés. Tal divergencia acerca del mecanismo de control atencional presente en este paradigma debe ser resuelto con un diseño apropiado.

En este trabajo de tesis se ofrecen evidencias de que la selección orientada a objetos lograda con nuestro paradigma, provoca una supresión de distintos tipos de información sensorial contenida en la superficie no atendida (tanto de las representadas en la vía dorsal como en la ventral) producto de la competencia existente entre sus representaciones neurales, y que dicha supresión ocurre en áreas tempranas, anatómica y temporalmente, de la vía visual. Específicamente se demuestra que la atención selectiva a superficies transparentes provoca una supresión de la actividad del área MT y que mientras mayor es esta supresión más errores comete el sujeto en la tarea de discriminación.

## Resumen de Problemas

*Competence, like truth, beauty and contact lenses,  
is in the eye of the beholder*  
Laurence Peter. 1969

Poco se conoce de las bases neuronales del PA. Los pocos estudios que han profundizado en el fenómeno no han encontrado una relación entre el PA y la supresión de los componentes tempranos de los PRE, por lo que han concluido que el PA no está relacionado con supresión de información sensorial sino que más bien refleja procesos post-perceptuales. Sin embargo, en los experimentos con superficies transparentes el resultado ha sido diferente. En el PA encontrado en estos estudios, la amplitud de la N200 provocada por T2 (cambio de dirección) se redujo. Dado que la tarea de discriminación empleada estaba basada en el movimiento visual, la modulación de la N200 observada podría ser expresión de la supresión de la actividad de las neuronas de las áreas visuales que analizan este tipo de atributo, en especial del área MT. Para apoyar esta idea hay que demostrar primeramente que la modulación de la N200 se origina en cambios de la actividad de fuentes de corriente en MT.

Más aún, una demostración directa de que la supresión atencional observada en esta tarea de discriminación de movimiento se origina en MT provendría del registro de la actividad unitaria y multiunitaria de neuronas de esta área en un primate no humano. Esta comprobación necesita la adaptación del paradigma de humanos y el montaje de técnicas electrofisiológicas que permitan dicha exploración.

Existen divergencias acerca de si la N200 refleja la cantidad de información sensorial disponible, para los procesos de toma de decisión, como los manifestados en el PA. Si así fuera, los ensayos donde los sujetos discriminan correctamente T2, estarían asociados con una N200 mayor que aquellos en los cuales cometen errores. Desafortunadamente en los estudios realizados hasta el momento con el diseño de las superficies transparentes no es posible determinar si tal relación existe, pues no se han examinado por separado la amplitud de la N200 asociada con discriminaciones correctas e incorrectas. Por ello hay que extraer por separado la N200 durante pruebas asociadas a aciertos y errores.

Por último, no es posible afirmar sobre la base de los resultados anteriores que el preaviso endógeno utilizado en nuestro esquema de estimulación permite la ubicación efectiva y anticipada de los recursos atencionales sesgando la competencia a favor de una de las superficies, ni que la ventaja obtenida por la misma trascienda más allá del procesamiento de atributos de movimiento. Se hace necesario el desarrollo de estrategias de estimulación que permitan la comprobación de tales efectos.

### 1.3 Hipótesis

*You see things; and you say Why?"  
But I dream things that never were; and  
I say "Why not?" "*  
George Bernard Shaw, 1921

El desplazamiento de la atención de un objeto atendido a uno no atendido genera un costo en el procesamiento neuronal de los todos atributos del segundo, que se manifiesta como una supresión de actividad en las áreas visuales sensoriales de bajo nivel que codifican estos atributos.

### 1.4 Objetivos

*That is the essence of Science:  
ask an impertinent question, and  
you are on the way to a pertinent answer.*  
Jacob Bronowski. 1973

1. Evaluar si la supresión de la amplitud de los potenciales cerebrales en la tarea de atención al movimiento transparente puede explicarse por cambios en la actividad del área visual MT.
2. Evaluar si la atención a objetos modula la respuesta de las neuronas del área visual MT/MST en primates no humanos.
3. Determinar si la supresión de las señales sensoriales que se originan en el área MT está correlacionada con la exactitud del juicio perceptual de los sujetos.
4. Determinar si existe una facilitación en el procesamiento de todos los atributos de un objeto aún cuando estos atributos sean analizados en dominio diferentes.
5. Determinar si el preaviso endógeno permite la ubicación efectiva y por anticipado de la atención sobre una de 1 as superficies i lusorias creadas por el movimiento transparente.

#### 1.4.1

##### Tareas a resolver

- Desarrollo de paradigmas de estimulación que excluyeran cualquier participación de mecanismos espaciales en la selección de información.
- Aplicación de técnicas psicofísicas y psicofisiológicas.
- Empleo de paquetes comerciales de localización de generadores neurales.
- Implante de dispositivos oculares y craneales en monos.

- Medición de movimientos oculares en monos por la técnica de inducción magnética.
- Entrenamiento conductual de primates.
- Registros electrofisiológico intracerebrales.
- Diseño de un sistema computarizado para la estimulación visual y registro electrofisiológico en primates no humanos.

### 1.5 Novedad del trabajo

*We, my lords, may thank heaven that we have  
something better than our brains no depend upon.  
PDS Chesterfield*

Esta tesis aborda un tema de gran interés para las neurociencias de hoy: la atención visual. Si bien las neurociencias han avanzado extraordinariamente en la comprensión de las funciones sensoriales básicas, el estudio de las funciones psíquicas superiores ha tenido un progreso sostenido pero necesariamente más lento dada la complejidad del tema. En el campo de la atención visual se presenta la posibilidad de abordar una función psíquica compleja con las herramientas elaboradas (y los conocimientos acumulados) en el campo de la neurociencias de la visión. De ahí los esfuerzos que se dedican al estudio de esta temática en muchos laboratorios de avanzada del mundo. El estudio de los mecanismos atencionales contribuye además a la mejor comprensión de las alteraciones de esta función que se observan como parte de algunas enfermedades, y ayudan a la rehabilitación de este proceso.

Si bien se ha estudiado extensamente el desplazamiento de la atención en el espacio, se conoce menos de como la atención se desplaza entre objetos y en el tiempo. En particular este trabajo de tesis aporta resultados originales sobre los mecanismos neurales que subyacen al desplazamiento de la atención entre objetos y en especial al llamado parpadeo atencional (PA), contradiciendo la opinión establecida de que este es un proceso postperceptual y demostrando que depende de la organización perceptual de la escena.

Con el desarrollo de esta tesis se introdujeron y desarrollaron por primera vez en el país, una serie de técnicas, dentro de las que se destaca la medición de movimientos oculares por doble inducción magnética y los registros unitarios y multi-unitarios, para el estudio del sistema visual de primates no-humanos vigiles realizando tareas conductuales. Como resultado hoy el Centro de Neurociencias cuenta con un laboratorio de electrofisiología de la visión.

El contenido de la tesis ha sido publicado, o está en proceso de publicación, en 3 artículos en revistas de alto impacto (Cognitive Brain Research, Attention and Performance, International Journal of Psychophysiology) lo que avala su reconocimiento y aceptación por la comunidad científica internacional, además de un artículo en una revista nacional (revista CNIC). Attention and Performance XX, es una publicación periódica que se edita cada 2 años con los trabajos que en el período han hecho los aportes más importantes en el campo de la ciencia de la cognición, en especial en el estudio de la atención y la conciencia. Representa por tanto un importante aval para el grupo de trabajo, y en específico para los resultados que se presentan, que entre toda la comunidad que estudia el tema hayamos sido escogidos para publicar en este número.



## 2. Revisión Bibliográfica

*Nosotros estamos tan familiarizados con el acto de ver,  
que nos cuesta imaginarnos los problemas que deben ser  
resueltos para ello... Del patrón de estimulación de la retina  
nosotros percibimos el mundo de objetos y no hay nada  
más cercano al milagro que esto*

*RL Gregory, Eye and Brain, 1966*

Contrariamente a lo que intuitivamente creemos, nuestras percepciones no son una copia exacta del mundo que nos rodea. El cerebro más que registrar pasivamente el mundo exterior, crea representaciones del mismo basado en su anatomía funcional y la dinámica molecular de sus células e interconexiones. De todos los sistemas perceptuales, el sistema visual es el que enfrenta un mayor reto creativo. Partiendo de la proyección sobre la retina de una imagen bidimensional, distorsionada e invertida, en forma de un patrón de puntos de luz y oscuridad, reconstruye una representación estable, coherente y tridimensional del mundo.

Pero más aun, los objetos y las superficies que componen las escenas visuales son raramente vistas en una sola condición. Todo lo contrario, objetos y superficies son observados continuamente desde distintos ángulos y distancias, en distintos entornos y bajo diferentes condiciones de iluminación. Sin embargo nosotros no tenemos la impresión de que los objetos cambien, si no que a pesar de las disímiles condiciones, objetos y superficies mantienen su identidad. La existencia de la constancia perceptual implica un sistema visual que no analiza pasivamente el mundo externo sino que realiza una serie de operaciones y cálculos para eliminar las continuas variaciones provenientes del mundo exterior. De esta forma el sistema visual logra aproximar con la mejor fidelidad posible su reconstrucción a las verdaderas constantes físicas de los objetos. Esta reconstrucción-aproximación del mundo es lo fascinante del sistema.

## 2.1 Anatomía funcional del sistema visual

*If you gave Ruth a rose, she'd peel all the petal off  
to make sure there weren't any greenfly.  
And when she'd done that, she'd turn round and say,  
do you coll that a rose? look at it's all n bits*  
Alan Ayckbourn, 1975

El hecho de que la mayor parte de la información que obtenemos del mundo exterior nos llegue a través de la visión, ha influido indiscutiblemente en que este haya sido el sistema sensorial más estudiado.

La respuesta a la luz comienza en los fotorreceptores, conos y bastones, los cuales contienen los pigmentos visuales. Mientras que los bastones median la visión nocturna o en penumbras por su alta sensibilidad a la luz (pueden ser activados por un quanta luminoso), los conos son responsables de la visión diurna y la percepción de los colores. La absorción de la luz por los fotopigmentos desencadena una cascada de reacciones bioquímicas que culminan con la hiperpolarización de los fotorreceptores<sup>159</sup>. Luego de sinapsis intermedias con células bipolares, horizontales y amacrinas, la activación originada en los fotorreceptores alcanza las células ganglionares cuyos axones abandonan el ojo como parte del nervio óptico.

Tanto los fotorreceptores, como las células bipolares y las horizontales no generan potenciales de acción sino respuestas locales graduadas. Los primeros potenciales de acción aparecen en la retina por la incidencia de la luz sobre el campo receptivo (CR)<sup>1</sup> de las células ganglionares. Estos CR tienen una estructura circular, concéntrica, con organización de oponencia entre el centro y la periferia. Dicha organización determina activaciones máximas en estas neuronas cuando un punto de luz rodeado por penumbra incide sobre el centro del CR de una célula ganglionar 'ON' o cuando un punto oscuro rodeado por un halo luminoso incide sobre el centro del CR de una ganglionar 'OFF'<sup>6,90</sup>. En la retina existen dos tipos de células ganglionares con características morfo-funcionales diferentes: las ganglionares P (parvocelulares) y las M (magnocelulares)<sup>97</sup>. Las ganglionares tipo P realizan una discriminación espacial fina y son sensibles al color. Por su parte las tipo M responden mejor a estímulos en movimiento y a pequeños cambios de contraste luminoso. De esta manera, por proyecciones desde ganglionares tipo P y M, viaja la información de la retina hasta el núcleo geniculado lateral (NGL) donde la organización topográfica de la retina (retinotopía) es conservada.

---

<sup>1</sup> El campo receptivo de una neurona es el área restringida de la superficie de receptores que modula (excita o inhibe) el disparo de esta neurona.

Una vez en el geniculado la información de los distintos subtipos de células ganglionares retinianas se distribuye de forma organizada en las 6 capas del mismo: los axones de las ganglionares P terminan en las capas parvocelulares del NGL, mientras que las ganglionares M terminan en las capas magnocelulares<sup>71</sup>. La estructura y respuesta de los CR de las neuronas de esta estructura, son muy similares a los descritos para las células ganglionares de la retina.

De forma segregada y respetando la retinotopía, llega la información desde el NGL a la corteza cerebral primaria (VI), área 17 de Broadman, a través de estas vías magno- y parvocelulares (Figura 1). La corteza visual primaria, también conocida como corteza estriada, está compuesta por 6 capas neuronales a donde arriba la información de forma diferenciada: las fibras procedentes del NGL hacen sinapsis en VI con las neuronas de la capa 4, por su parte las neuronas de las capas 2,3 y 5 reciben sólo información de la corteza cerebral. La salida de la información desde VI se realiza a través de las capas 5 y 6 hacia estructuras subcorticales, y desde las capas 2 y 3 hacia otras áreas de la propia corteza cerebral<sup>48,107</sup>.

Las neuronas de VI se organizan verticalmente en columnas de orientación y de dominancia ocular<sup>72,101</sup>. Es así que cada columna de orientación funciona como un módulo donde todas las células responden a similares ángulos de orientación espacial. Por su parte en las columnas de dominancia ocular se encuentran las neuronas que responden preferencialmente a la información de uno u otro ojo. Si transitamos de columna a columna encontramos una representación organizada de todo el campo visual.

Los axones de las capas M y P del NGL llegan a diferentes subdivisiones de la capa 4 de VI, determinando dos vías independientes y paralelas que analizan distintos atributos de los objetos visuales. Mientras que la vía M o magnocelular es sensible a diferencias de contraste y profundidad y detecta principalmente estímulos en movimiento, la vía P o parvocelular procesa el detalle fino de las escenas por su alta sensibilidad a la frecuencia espacial, y el color de las superficies<sup>48,107</sup>.

De forma segregada estas vías abandonan VI y se proyectan a diferentes regiones de V2, desde donde la vía magnocelular sigue un camino más dorsal (áreas V3, MT, MST) hasta el área parietal superior, y la vía parvocelular se dirige ventralmente, pasando por las áreas V3 y V4, hasta el área temporal inferior (Figura 1)<sup>100,119</sup>. Cada una de estas áreas posee una especialización funcional distintiva que las hace más eficientes en el procesamiento de atributos específicos de los objetos como la profundidad (VI, V3, V5)<sup>10,69,99,133,143,165</sup>, la forma (VI, V2, V3, V4)<sup>51-53,190</sup>, el color (VI, V4)<sup>26,188</sup> o el movimiento (V1, MT,

MST)<sup>32,102,112,151,169,171</sup>. A pesar de la segregación entre las dos vías (vía dorsal o del DÓNDE y vía ventral o del QUÉ), existe cierto grado de entrecruzamiento entre ellas a los distintos niveles. Es así como durante la percepción visual, atributos de un mismo objeto como el color y el movimiento son analizados por separado en distintas áreas cerebrales.

Pero para poder llevar a cabo la identificación de un objeto es necesario que las características o atributos del estímulo sean agrupadas en un percepto único. La integración de la información que viaja por ambas vías (información de identidad del objeto e información sobre su localización) ocurre en la corteza prefrontal donde las áreas parietales y temporales confluyen. La corteza prefrontal es considerada, y existe evidencias que así lo confirman<sup>36,116,117</sup>, un área de integración que interviene en funciones cognitivas de orden superior, entre las que sobresalen la memoria de trabajo y la atención.

En el tránsito por cada una de estas áreas los CR de las neuronas involucradas en el procesamiento crecen y se complejizan sus propiedades de respuesta<sup>189</sup>. Esta complejización en las propiedades de los CR sugiere una organización jerárquica de la vía donde la información procedente de un nivel se combina en el nivel subsiguiente produciendo un grado mayor de abstracción en el análisis de la información<sup>71,73</sup>.

Pero en la vía visual, como en el resto de los sistemas sensoriales, además de la cascada de activación jerárquica que fluye desde las áreas de bajo nivel (áreas visuales de entrada) hasta las áreas superiores (cortezas temporal, parietal y frontal), existe información recurrente que llega a través de conexiones horizontales dentro del área y de retroalimentación desde áreas superiores<sup>94</sup>. Esta información se incorpora y modula la respuesta que se organiza sirviendo de base a procesos como la atención y la conciencia<sup>74,92,132</sup>.

## 2.2 Percepción visual

*It was beautiful and simple,  
All truly great swindles are  
O. Henry. 1908*

La concepción moderna de la percepción visual como un proceso holístico, un todo que va más allá de la simple suma de sus partes, sino la percepción como un proceso activo y creativo, tuvo sus orígenes en la década de los años 20 del pasado siglo en una escuela fundada por psicólogos alemanes que afirmaban que lo que percibimos es el resultado de la organización de las sensaciones en el cerebro más que propiedades de los objetos en sí<sup>85</sup>. Siglos antes los filósofos se habían referido a la percepción como la simple suma de sensaciones puntuales<sup>68</sup>.

Los psicólogos gestaltistas (del alemán Gestalt: todo, configuración, forma) planteaban que era el cerebro quien creaba las experiencias tridimensionales a partir de imágenes en dos dimensiones, organizando las sensaciones en un patrón estable (Gestalt) que permanece constante independientemente de variaciones en la información que recibe. Por ejemplo, una melodía es más que la simple suma de las notas individuales que la conforman, sino la interrelación entre las mismas. Un cambio en la octava o en la clave en que se interpreta la melodía, alteraría las notas pero no impediría que nos siguiera pareciendo la misma. Es la interrelación de las notas, el patrón que ellas adoptan, lo que mantiene la identidad de la melodía. Así mismo un objeto visual puede ser observado desde cualquier ángulo, distancia o iluminación, que el tamaño y sus colores cambiarían pero no su identidad, porque el cerebro mantiene constante la relación entre los componentes de la imagen. Dicha organización en las sensaciones se logra procesando la información visual (la forma, el color, la distancia, el movimiento) según reglas computacionales propias del sistema. De esta forma el cerebro trabaja sobre un supuesto de qué es lo que está presente en las escenas, de qué es lo visible en el mundo; supuesto que depende de la experiencia del observador y del patrón de interconexiones inherentes al sistema visual.

Los gestaltistas, encabezados por Max Wertheimer, Kurt Koffka, Wolfgang Koehler, fueron, indiscutiblemente, inteligentes y progresistas al llamar la atención sobre enigmáticos problemas del mundo que los rodeaba. Sus influencias en el estudio de la percepción ayudaron a modificar la influencia de las tendencias conductistas-estructuralistas prevalecientes en la época.

Esta escuela identificó un grupo de reglas, principios o propiedades que gobernaban la apariencia de las formas y las ilustró con ilusiones visuales, constancias perceptuales e imágenes ambiguas. La psicología y la fisiología de nuestros días han encontrado soporte anatómico-funcional para algunos de estos principios<sup>50,56,79,88,89,93,120,157</sup>.

Por ejemplo, ellos determinaron que dos propiedades que influyen extraordinariamente la organización de las figuras son la proximidad y la similitud. Una matriz de puntos puede tender a verse como columnas o filas si los puntos están más próximos o son más similares entre sí (Figura 2a). Otros principios como la buena continuación, el área y el cierre de las figuras o el destino común (Figura 2b) de los elementos que la componen, fueron también enfatizados en la teoría Gestalt como propiedades que agrupan los elementos de las figuras y lograban la "mejor" organización de la misma.

Sin embargo uno de los principios más básicos y simples de la organización perceptual postulado por los psicólogos gestaltistas era la segregación figura-fondo (Figura 3).

Aunque un contomo divida la estimulación del ojo en dos regiones, la forma de ambas regiones no puede ser observada al mismo tiempo: sólo una u otra puede ser apreciada en un momento dado, aunque pueden alternar si se observan suficiente tiempo. La región observada, y por tanto visible, se denomina figura y la región que parece yacer por detrás de la figura a una distancia indeterminada se denomina fondo.

Un buen ejemplo de que el cerebro recrea el mundo aplicando supuestos a la información que recibe lo constituyen las ilusiones visuales. Tomemos por ejemplo la ilusión de Mueller-Lyer (Figura 2b) donde dos líneas de igual longitud parecen diferentes. Saber que las dos líneas son iguales no evita la ilusión, porque el cerebro utilizala forma como un indicador del tamaño. O pensemos en una ilusión más cotidiana, la 'ilusión de la luna'. Todos hemos experimentado como la luna aparenta ser más grande cuando se encuentra cerca del horizonte que cuando e stá sobre nuestras cabezas. Yes que el cerebro utiliza la distancia relativa para juzgar el tamaño de los objetos por medio de inferencias inconscientes.

De la misma forma juicios de tamaño y distancia entre los objetos son realizados sobre la base de inferencias acerca de las relaciones espaciales de los mismos. Pero uno de los supuestos más interesantes que el cerebro realiza es el de que vivimos en un mundo con una única fuente de luz. El conocimiento implícito que todos tenemos de la existencia de un único sol que nos ilumina siempre desde arriba, determina que patrones de luz y oscuridad en las superficies sean asociados a convexidades o concavidades presentes en las mismas (Figura 4).

La mayoría, sino todas las propiedades enunciadas por los teóricos gestaltistas, pueden ser reducidas a un principio común: simplicidad -'Vemos lo que es más simple de ser visto'-<sup>68</sup>. Ya sea una propiedad innata o adquirida muy temprano en el aprendizaje perceptual, nuestro cerebro reconstruye el mundo perceptual de forma tal que los objetos y las superficies percibidas se mantengan tan simples y constantes como sea posible a pesar de que la imagen sobre la retina varíe.

Tenemos así que percibir es un acto creativo que realizamos a cada instante, donde combinamos la información que nos llega del mundo con el esquema anticipado que tenemos de él y nuestras expectativas. Quién duda entonces que la maravilla del mundo 'está en el cerebro' del que lo mira.

### 2.3 Atención visual

"... Everyone knows what attention is. It is the taking possession by the mind in clear and vivid form of one out of what seem several simultaneous objects or trains of thoughts "  
William James. 1890

Pero el cerebro es un órgano compuesto de sistemas con capacidad limitada de procesamiento. Esto determina que toda la información contenida en las escenas visuales no pueda ser procesada simultáneamente sino que una parte de la información disponible, la relevante para la tarea que se ejecuta, sea seleccionada para el subsiguiente procesamiento. La selección de información permite ahorrar tiempo y capacidad de procesamiento al no emplear recursos en procesar información que no es de interés. Como resultado de este proceso, la información relevante es procesada con ventaja, garantizándose una mayor velocidad de respuesta y de sensibilidad ante el contenido de la misma. Este proceso de selección de un tipo de información visual a expensas del 'filtraje' de otra recibe el nombre de *atención visual*.

Sin embargo, el momento o estadio del procesamiento sensorial en que ocurre el proceso de selección de la información continúa siendo un tema de debate y estudio hasta nuestros días. En 1958 Broadbent <sup>12</sup> propuso que la información sensorial irrelevante era filtrada en base a atributos físicos elementales tales como su intensidad o el espacio que esta ocupaba. El modelo de 'filtro precategorial' de Broadbent colocaba al proceso de selección en un estadio temprano del procesamiento, justo antes de la identificación de los estímulos. Esta teoría, llamada de *la selección temprana* predecía que sólo los atributos físicos de la información que no es atendida sino filtrada, eran analizados. Por su parte la teoría de la *selección tardía* sostenía que la selección ocurría luego que la entrada sensorial ha sido categorizada y analizada semánticamente (filtro postcategorial) <sup>31</sup>, es decir luego que los estímulos han sido en cierto grado identificados. Posiciones intermedias entre estos dos extremos proponían sin embargo que la información irrelevante, más que ser filtrada o procesada en su totalidad, es atenuada (modelo del filtro atenuador) <sup>161</sup>. Los resultados de los estudios realizados en este campo en los últimos años sugieren que si bien la información no atendida no es completamente filtrada su procesamiento difiere del de la información atendida. La atención más que un proceso único parece ser un proceso multifacético compuesto por distintos niveles de procesamiento y de momentos en que se puede realizar la selección según la tarea que se realice.

Pero la atención es un proceso que puede tomar diversas formas. Se pueden

atender selectivamente los procesos mentales (escoger por ejemplo entre analizar el contenido semántico de una página o la ortografía de la misma), un espacio particular de la escena (censar, digamos, activamente toda persona que entra y sale por una puerta para identificar una persona en particular) o los objetos mismos (imaginemos a un profesor que explica un problema interesante mientras navega por el aula: no importa a que lugar del aula se mueva el profesor durante su explicación, que todas sus acciones serán seguidas con detenimiento por los estudiantes). Todas las estrategias o formas de 'prestar atención' son válidas y no exclusivas entre si. Escoger entre una u otra dependerá de las metas y expectativas del sujeto en cuestión.

### 2.3.1

#### Atención Espacial

El proceso de selección atencional tiene lugar en el tiempo y en el espacio. Los estudios que han explorado los aspectos espaciales de la selección ha utilizado tareas de focalización de la atención sobre un subgrupo de elementos dentro de un arreglo espacial sobre las cuales se hacen referencias selectivas de información. La atención ha sido comparada metafóricamente con un 'foco de luz' (del ingles 'spotlight')<sup>136,137</sup> que ilumina o revela partes específicas de las escenas.

El uso del preaviso ha sido una herramienta común en los estudios que exploran el carácter de 'foco' de la atención espacial<sup>136</sup>. En este tipo de experimento el estímulo diana, al cual los sujetos deben responder tan rápido como les sea posible, es siempre precedido por un preaviso cuya función consiste en atraer la atención del sujeto (o ubicar el 'foco') al lugar donde aparecerá el estímulo diana. Como regla general, el preaviso facilita la detección y respuesta al estímulo presentado en la región preavisada<sup>18,105,152,187</sup>. De esta forma Posner<sup>136,137</sup> describió la atención espacial como un 'foco' o reflector que mejora la eficiencia de la detección de eventos dentro de una secuencia y que podía orientarse utilizando preavisos exógenos o endógenos.

En el caso de los preavisos endógenos, la ubicación de la atención está bajo control expreso del sujeto. A esta forma de orientar la atención también se le ha llamado de *arriba-abajo* (del ingles *top-down*) o *atención dirigida a metas*<sup>24,136,185</sup>. Un experimento que utilice una flecha en el centro del campo visual para señalar dónde debe ser ubicada la atención es un experimento con preaviso endógeno. En cambio los preavisos exógenos consisten en eventos transientes externos que capturan automática e involuntariamente la atención de los sujetos hacia un lugar del espacio. Es por eso que esta forma de atención ha

recibido también el nombre de *atención de abajo-arriba* (del inglés *bottom-up*) o *dirigida por el estímulo*. Por ejemplo, las luces intermitentes de una ambulancia atraen automáticamente y exógenamente la atención.

La metáfora del foco presenta, no obstante, limitaciones que impiden sea aceptada literalmente como un modelo válido de la atención:

1. Un verdadero foco de luz que se mueva del punto A al B iluminará el espacio intermedio entre ambos puntos. El foco atencional sin embargo, es retirado del punto A y reubicado en el punto B sin iluminar' necesariamente el espacio intermedio<sup>144,154</sup>.
2. El foco atencional se dirige normalmente a objetos más que a regiones del espacio<sup>95,146</sup>
3. La distribución de la atención dentro del foco no es homogénea, sino que disminuye con el aumento de la excentricidad del foco<sup>33,45,70,91,150</sup>
4. El foco atencional puede dividirse en múltiples y no continuas regiones del espacio. Por ejemplo, puede seleccionarse un objeto aunque esté dividido en regiones no continuas, como sucede en el caso de la oclusión de un objeto por otro<sup>173</sup>, o pueden seguirse simultáneamente y con éxito de 3 a 6 elementos en continuo movimiento entremezclados con una cantidad total mayor de elementos distractores también en movimiento, y luego reportar su posición final<sup>14</sup>.
5. El foco de la atención puede ser desplegado sobre escenas tridimensionales<sup>4,33</sup> y restringido a ciertos planos de profundidad que definen superficies en el espacio<sup>124</sup>
6. El control atencional no es perfecto sino que depende de factores tales como la carga o dificultad de la tarea que se realiza. Para que la atención permanezca focalizada es necesario que la carga perceptual que la tarea impone sea suficientemente alta como para asegurar que no queda capacidad de procesamiento disponible que permita procesar eventos no relevantes<sup>42,43,96,118</sup>

### 2.3.2

#### Atención a Objetos

A pesar de que intuitivamente resulta más natural atender objetos que al espacio que estos ocupan, experimentalmente resulta difícil diseñar paradigmas que separen las dos dimensiones puesto que los objetos están indisolublemente ligados al espacio donde se encuentran. Más aún, dos objetos diferentes no ocupan una misma región del espacio. Este

hecho ha contribuido a la dominancia de los modelos espaciales durante muchos años. Los modelos que postulan la existencia de atención basada en objetos se han visto obligados a demostrar no sólo la existencia de la interferencia y la competencia entre objetos, sino también que tal competencia no puede ser explicada invocando la acción de mecanismos espaciales.

El uso de estímulos superpuestos fue una de las estrategias exitosas que permitió restringir la posibilidad del uso del espacio en la ubicación de la atención. En 1975, Neisser y Becklen<sup>126</sup> le presentaron a sus sujetos dos películas superpuestas donde se presentaba en una de ellas un grupo de personas pasándose una pelota, mientras que en la otra otro grupo realizaba un juego de manos. La tarea de los sujetos consistía en atender selectivamente una de las dos películas superpuestas. Como resultado de este experimento Neisser y Becklen observaron que mientras les era posible a los sujetos seguir las acciones realizadas en la película atendida y realizar discriminaciones de eventos específicos a solicitud del experimentador, los eventos aislados que ocurrían en la película no atendida eran raramente percibidos. Debido a que las escenas estaban superpuestas era imposible atribuirle los efectos de la atención selectiva observados a una estrategia basada en el espacio.

Pero la superposición no es sólo una manipulación de laboratorio. En la vida cotidiana nos enfrentamos con situaciones de este tipo cuando miramos una escena a través de una ventana de cristal, donde además se refleja la habitación donde nos encontramos. Atender una u otra escena, en la misma región del espacio, es una decisión del observador.

Siguiendo la línea iniciada por Neisser y Becklen de la superposición espacial, Duncan<sup>38</sup> realizó un experimento donde se superponían en la misma región del espacio una línea y un rectángulo. Cada objeto estaba formado por atributos propios que debían ser discriminados en la tarea: la textura u orientación de la línea (discontinua o punteada, inclinada a la derecha o a la izquierda) y la altura y orientación de una apertura en el rectángulo (alta o baja, abierto hacia la derecha o hacia la izquierda). En cada ensayo los sujetos debían realizar dos discriminaciones que podían concernir dos atributos del mismo objeto (por ejemplo la textura y la orientación de la línea) o dos atributos de objetos diferentes (como la textura de la línea y la altura del rectángulo). Los resultados mostraron que cuando los juicios implicaban discriminaciones sobre el mismo objeto no se producían costos en la ejecución de la tarea, siendo la eficiencia de los sujetos similar a cuando realizaban un solo juicio. En cambio cuando las discriminaciones concernían juicios sobre objetos diferentes, ambas discriminaciones se interferían causando costos en la ejecución de la tarea.

Al estar ubicados estos objetos en la misma región del espacio, estos resultados no

eran explicables invocando mecanismos espaciales. Todo lo contrario, estos hallazgos pusieron en evidencia que si se impide la selección espacial, es posible hablar de selección entre objetos. Estos resultados han sido replicados en otros estudios<sup>83,174</sup> que tomados en su conjunto permitieron plantear los principios básicos de la atención a objetos:

1. Las representaciones de dos objetos diferentes se interfieren, compiten entre si.
2. La representación del objeto seleccionado se activa en su conjunto como una unidad en la cual todas sus partes y atributos se procesan con igual prioridad, sean o no relevantes para la ejecución de la tarea.

Los objetos perceptuales son el resultado de la unificación de fragmentos y pedazos de las imágenes siguiendo leyes de agrupación y operaciones de completamiento perceptual<sup>78,80,123</sup>. Es así que la atención basada en los objetos es también influenciada por factores que determinan la agrupación perceptual. Por ejemplo, estímulos distractores lejanos que son agrupados con el estímulo diana debido a su movimiento común (una propiedad perceptual que induce la agrupación), producen más interferencia que distractores cercanos que no pueden ser agrupados con el estímulo diana<sup>34</sup>. Ha sido demostrado además que la interferencia de los distractores sobre el estímulo diana es reducida cuando ambos, distractores y diana, pertenecen a distintos objetos.

Los modelos de la atención basada en objetos no han particularizado especialmente en las representaciones internas de los mismos. De forma general se entiende por objeto una entidad perceptual compleja e independiente, definida por una conjunción de atributos y que tiene un significado psicológico o una identidad propia. Kahneman y cols.<sup>75</sup> propusieron la existencia de 'archivos de objetos' como un modelo flexible y dinámico de las representaciones internas de los objetos. Los archivos de objetos serían representaciones episódicas que 'mantienen la identidad y la continuidad de un objeto percibido en un momento particular'. Estos archivos son modificables, y se actualizan con las nuevas informaciones sensoriales que los transforman. La atención según el enfoque de Kahneman activa o suprime las representaciones neurales de dichos archivos y de los eventos que los afectan.

El hecho de que la atención base su selección en el espacio o en los objetos dependerá, como habíamos dicho antes, de lo que el sujeto en cuestión esté tratando de hacer. En cualquiera de los dos casos la misma pregunta es válida: ¿cómo un objeto o un lugar del espacio es seleccionado del resto de los objetos o lugares presentes en las escenas?. La 'saliencia' o relevancia, propiedad que determina que un elemento se destaque sobre otro en una escena y capture la atención, es lo que determina que un estímulo (espacio u objeto)

sesgue la competencia y gane en el procesamiento sobre otro. El sesgo en la competencia entrañaría, de acuerdo con la hipótesis de la competencia integrada<sup>29,35,37,172</sup>, una facilitación en la respuesta al estímulo relevante asociada con una supresión de la respuesta a los otros estímulos. Dada la integración entre subsistemas o componentes de la red sensorimotora propuesta por esta hipótesis, todos los atributos del estímulo ganador serían procesados con ventajas sobre las del resto de los estímulos en todos los subsistemas neurales.

Pero la relevancia de un evento es una propiedad que depende tanto del significado de los atributos intrínsecos al estímulo (mecanismo de abajo-arriba), como de los sesgos cognoscitivos impuestos por la tarea que se ejecuta (mecanismo de arriba-abajo)<sup>24</sup>. La detección de un cambio es probablemente el atractor de la atención más constante basado en propiedades intrínsecas de los estímulos, especialmente cuando se asocia con la aparición de nuevos estímulos en las escenas<sup>1,64</sup>. Un evento transiente *per se* no captura nuestra atención<sup>64,186</sup>, lo cual es razonable y útil desde el punto de vista ecológico ya que las escenas constantemente están siendo afectadas por eventos transientes no relevantes. La relevancia, y por tanto, la captura de la atención depende de la interacción entre las propiedades de los objetos y el estado del observador, o lo que es lo mismo, depende de la interacción entre los mecanismos de arriba-abajo y de abajo-arriba.

Estructuras situadas en los lóbulos parietales y frontales, en particular las áreas intraparietal lateral (IPL), los campos frontales de los ojos (CFO), así como áreas en la corteza prefrontal dorsolateral, juegan un papel importante en el control del movimiento del foco de la atención<sup>175</sup>. Neuronas en estas áreas son sensibles a la novedad de un estímulo dentro de su CR", a la selección que antecede el movimiento expreso de los ojos hacia un estímulo<sup>58</sup> y a los atributos del estímulo previamente definido como diana<sup>145</sup>.

En los últimos años una aproximación teórica al problema de la segregación de los objetos y la atención basada en los mismos, ha comenzado a ganar en popularidad al encontrar soporte en datos experimentales. La teoría de la competencia sesgada<sup>29,37,172</sup> propone que los objetos compiten en las escenas visuales por ser procesados. El objeto que gana la competencia (sesgo para el procesamiento), ya sea por factores dependientes del estímulo (mecanismo de abajo-arriba) o por la relevancia del objeto para la conducta futura (mecanismo de arriba-abajo), es representado con ventaja en todos los subsistemas neuronales de forma tal que todo el sistema entra en un estado donde el mismo objeto domina el procesamiento. Numerosas propiedades del objeto están así disponibles para controlar los distintos aspectos de la conducta. La integración a través de los subsistemas presentes en esta competencia, se manifiesta conductualmente en el hecho de que dos discriminaciones

simultáneas en diferentes dimensiones acerca del mismo objeto pueden ser reportadas sin que se afecte la exactitud de la discriminación<sup>38,39,76</sup>.

A pesar de las evidencias en favor de la existencia de la atención orientada a objetos, otras explicaciones alternativas han sido propuestas para muchas de las demostraciones que la sustentan. Por ejemplo, en los experimentos de Duncan<sup>38</sup> donde la línea se presentaba superpuesta al rectángulo, cuando se atendía a este último los sujetos tenían una información mejor distribuida de ambas figuras que cuando atendían a la línea. En este experimento se puede invocar que en cada condición de atención existían dos focos espaciales de distinto tamaño<sup>86</sup>. Además, la información de frecuencia espacial contenida en el rectángulo y en la línea son diferentes<sup>180</sup>, por lo que el costo en dividir la atención entre las dos figuras pudiera deberse a la necesidad de ampliar el procesamiento a un rango mayor de frecuencias espaciales y no a costos basados en objetos.

En un intento por solucionar la dicotomía entre objeto y espacio, Valdés-Sosa y cols desarrollaron un paradigma de estimulación consistente en superficies que eran creadas por interpolación de estructura a partir de movimiento e inducían la percepción de transparencia. Esta ilusión visual de movimiento transparente es creada cuando dos conjuntos de puntos atraviesan una misma región del espacio en distintas direcciones. El efecto resultante de esta manipulación es la percepción de dos superficies transparentes independientes que se deslizan una sobre la otra. En este diseño experimental la frecuencia espacial y el tamaño de los estímulos superpuestos utilizados fue hecho corresponder por lo que permitió aislar los efectos del espacio del de los objetos.

Los resultados obtenidos con este diseño se ajustaron a las predicciones del modelo de la atención basada en objetos: fue más fácil discriminar dos eventos de movimiento sucesivos cuando estos pertenecían a la misma superficie y que la exactitud de la discriminación disminuía cuando ambos eventos estaban ubicados en superficies diferentes<sup>167,168</sup>. Este costo atencional no podía ser explicado con un modelo de la atención a manera de reflector o 'foco de luz'<sup>136,137</sup> que 'iluminara' una parte de la escena, pues ambas superficies ocupaban la misma región del espacio y no podían ser seleccionadas con un foco unitario.

Más aún, el hecho de que ambas superficies tuvieran una frecuencia espacial con puntos altamente entremezclados y distribuidos, y dado que el movimiento de traslación se realizó con una coherencia parcial, el efecto atencional observado no puede deberse a que los sujetos hayan segmentado los estímulos en subconjuntos atendidos y no atendidos. Así mismo, este resultado es también incompatible con los modelos espaciales modificados de la atención<sup>162,163,182</sup> y con los modelos cartesianos donde la atención es ubicada de acuerdo a

coordenadas centradas en el observador o como un arreglo espacial agrupado<sup>123,174,184</sup>.

### 2.3.3 Bases neuronales de la atención

Los estudios de las bases neuronales de la atención espacial comenzaron hace 30 años con la exploración en primates no humanos del efecto de un movimiento expreso hacia un punto de luz sobre el disparo de neuronas del colículo superior (CS), la corteza visual primaria (VI) y la corteza parietal posterior. Estos primeros estudios mostraron<sup>183</sup> que cuando el animal fijaba el punto de luz las células del CS respondían intensamente, mientras que las de VI mostraban poco modulación. Sin embargo, el incremento en la respuesta de las neuronas coliculares dependía de la iniciación del movimiento ocular y no de la atención que el animal prestara al estímulo. En cambio, las neuronas de la corteza parietal superior incrementaban su frecuencia de disparo cuando el animal miraba o dirigía una extremidad hacia el punto.

En un estudio posterior Moran y Desimone<sup>30</sup>, demostraron la presencia de efectos atencionales sobre las neuronas de V4 y de la corteza temporal inferior. En lo que hoy se considera un estudio clásico, estos investigadores presentaron simultáneamente dentro del CR de una neurona dos tipos de estímulos: un estímulo efectivo<sup>2</sup> y otro inefectivo. El animal recibía la instrucción de atender selectivamente uno u otro. Mientras que el estímulo permanecía invariable de ensayo a ensayo dentro del CR, se observó que la respuesta de la neurona dependía de cuál de los dos estímulos era atendido: cuando el animal atendía al estímulo inefectivo, la neurona no respondía a la presencia del estímulo efectivo dentro de su CR. Este hallazgo demostró que la atención modula la respuesta neuronal determinando que el estímulo que compite en el procesamiento sea eliminado o filtrado.

Desde entonces a la fecha diversos estudios han reportado que la atención modifica la intensidad de las respuestas neuronales, causando, en la mayor parte de los casos, que la célula incremente su frecuencia de descarga cuando el animal atiende al estímulo presente dentro de su campo receptivo en comparación a cuando atiende a cualquier otro lugar. Este efecto es modulado por la dificultad de la tarea<sup>155,156</sup> y por el contraste del estímulo<sup>141</sup>, y ha sido observado en muchas áreas corticales visuales de la vía dorsal y ventral: V2<sup>103,121</sup>, V3A<sup>122</sup>, V4<sup>19,23,103,113,114,121,140</sup>, IT<sup>114,156</sup>, MT/MST<sup>164</sup>, IPL<sup>14,22,54</sup>. En el

<sup>2</sup> Un estímulo es considerado 'efectivo' o 'preferido' cuando su presentación dentro del CR de un neurona provoca su descarga máxima. Por el contrario, es considerado 'inefectivo' o 'no-preferido' cuando bajo las mismas condiciones provoca inhibición de la respuesta neuronal.

caso particular de VI, los efectos atencionales dependen del contexto del estímulo, obteniéndose efectos mayores en tareas donde el estímulo diana es presentado en un contexto con información irrelevante<sup>74</sup>. La magnitud de los efectos atencionales crece a medida que se asciende en la jerarquía del sistema visual. Ahora bien, si la modulación atencional de la actividad neuronal se debe a la supresión de la información irrelevante, a la facilitación de la información de interés o a ambas cosas, resta aún por dilucidar, pero hay indicios de que ambos mecanismos están presentes<sup>164</sup>.

Tomados todos estos estudios en conjunto los resultados sugieren que la función de selección de la atención tiene como resultado resolver la ambigüedad presente en las escenas<sup>106</sup>. Dicha ambigüedad surge como consecuencia de la presencia simultánea de elementos que compiten por procesamiento por lo que los resultados de estos estudios sirven además de soporte a la teoría de la competencia sesgada<sup>29,37,172</sup>.

En el hombre estudios similares han sido realizados utilizando la técnica de los potenciales relacionados a eventos (PRE). La presentación de estímulos visuales provoca comúnmente una secuencia de deflexiones tempranas en el potencial evocado que comienzan alrededor de los 50 ms llamadas CI, PI y NI. La modulación atencional de estos componentes ha sido estudiada en distintas tareas de selección espacial<sup>40,62,65,67,104,109</sup>. La lógica que soporta el uso de esta técnica en los estudios de la atención, y en especial en la determinación de su curso temporal, subyace en que si la atención opera en etapas tempranas del procesamiento sensorial, la amplitud de los componentes tempranos del PRE serán de mayor amplitud en relación con el estímulo atendido que con el no atendido<sup>106</sup>. En cambio, si la atención influye las etapas más tardías son entonces los componentes tardíos del PRE los afectados.

Un diseño muy utilizado en estos estudios es el de pedirle a los sujetos que atiendan selectivamente una parte del campo visual mientras mantienen la vista fija en el centro de la pantalla. Bajo estas condiciones una serie de estímulos son presentados rápida y secuencialmente a la derecha e izquierda del campo visual. La tarea de los sujetos consiste en detectar la ocurrencia de un estímulo diana ('target') el cual es presentado infrecuentemente en el campo visual atendido. Manteniendo la secuencia de estímulo de ensayo a ensayo pero cambiando el campo visual atendido es posible comparar las respuestas al mismo estímulo cuando es presentado en un lugar atendido o ignorado. Los PRE obtenidos en esta tarea mostraron una modulación en los componentes PI y NI, los cuales fueron de mayor amplitud cuando el 'target' era presentado en el campo atendido que en el no atendido, con poco o ningún cambio en la latencia y en la distribución sobre el cuero cabelludo<sup>106</sup>. Estos

componentes, cuyas latencias en el rango de los 100 ms permite plantear que están relacionados con la selección temprana de la información, parecen tener sus generadores en áreas extraestriadas, según indican datos obtenidos en estudios combinados de PRE y tomografía de emisión de positrones (TEP)<sup>63,108</sup>, así como en estudios de modelación de fuentes neuronales<sup>111</sup>. En cambio el componente CI, una deflexión negativa mucho más temprana y que sí es generada en la corteza visual primaria<sup>21</sup>, no es afectado por manipulaciones atencionales, lo cual es un indicio de que el procesamiento inicial de la información en VI no es afectado por la atención y que los efectos reportados en esta área deben ser una consecuencia del retomo de la información desde áreas superiores tal y como indica la latencia de los mismos.

Por otra parte, la atención a características o atributos no espaciales de los objetos (por ejemplo, al color) no modula diferencialmente la amplitud de los componentes PI y NI a estímulos atendidos y no atendidos. La atención a atributos no espaciales provoca una negatividad lenta y más tardía, llamada negatividad de selección o SN<sup>57</sup> que se superpone a los componentes PI y NI de los estímulos con el atributo atendido.

Escasos son sin embargo los estudios que demuestran cambios en la actividad eléctrica del cerebro cuando el centro de la atención son los objetos mismos, más que el espacio que ellos ocupan. Unos de estos estudios, registrando desde poblaciones de neuronas de VI en macacos, reportó el incremento de la frecuencia de descarga de estas neuronas cuando el CR contenía parte del objeto atendido<sup>142</sup>. En este estudio dos curvas (objetos), una de las cuales estaba conectada con el punto de fijación (PF), fueron presentadas a animales entrenados a atender sólo una de ellas. La tarea consistía en hacer una sacudida desde el PF hasta el extremo de la curva atendida. La respuesta de la población neuronal fue mayor cuando el CR contenía un segmento de la curva atendida que un segmento de la no atendida. Este hallazgo es importante dado el hecho de que estudios anteriores de atención espacial no habían encontrado modulación atencional en VI.

Así mismo también parece existir selección basada en objetos en el campo frontal de los ojos (CFO), área ubicada en la región dorsomedial de los lóbulos frontales<sup>175</sup>. Esta área parece representar una selectividad espacial centrada en el objeto para la dirección de los movimientos de los ojos. Es decir, las neuronas de esta área parecen codificar la posición espacial dentro de un objeto. Independientemente a dónde se muevan los ojos, a la derecha o la izquierda del campo visual, un grupo de neuronas del CFO incrementa su descarga cuando los ojos son dirigidos a regiones específicas del objeto.

Sin embargo, los escasos intentos, realizados antes de los estudios de Valdés-Sosa

y cols con superficies transparentes<sup>134,166</sup>, de hallar evidencias electrofisiológicas de la atención basada en objetos utilizando los PRE habían obtenido resultados pobres y no esclarecedores. La introducción de este paradigma de estimulación permitió demostrar que la atención selectiva provoca una modulación de la amplitud de los componentes tempranos (N200) del potencial relacionado con el inicio de movimiento (PR-IM). El componente N200 relacionado con el movimiento de la superficie no atendida era de menor amplitud que el de la superficie atendida siempre y cuando los sujetos tuvieran desde el inicio una percepción clara de dos objetos bien segregados. Al ocupar ambas superficies simultáneamente la misma región del espacio, la modulación de la N200 no podía ser explicada por un mecanismo de selección basado en la posición espacial, sino que era consistente con la teoría de selección basada en los objetos.

Finalmente, el control de la atención visual parece estar mediado en humanos por una red de interconexiones corticales y subcorticales que incluye la corteza prefrontal dorsolateral, la corteza parietal posterior, el giro cingulado anterior y el pulvinar del tálamo<sup>115,129</sup>. En particular la corteza prefrontal participa en la iniciación y mantenimiento del sesgo sensorial en la memoria de trabajo, mientras que la corteza parietal tiene la función de dirigir la atención hacia las locaciones específicas del espacio extra-personal<sup>3,16,25,81,83,116,135,153</sup>. El circuito en general determina cuál es el estímulo que es procesado por el sistema visual con prioridad y cuál no, a través de proyecciones anatómicas a la vía ventral y dorsal<sup>24,149</sup>.

3.

### **Materiales y Métodos Generales**

*Il faut n'appeler Science que l'ensemble des recettes  
qui réussissent toujours. Tout le reste est littérature.  
Paul Valéry. 1932*

La metodología detallada de los experimentos se describe en los artículos respectivos de la sección 4. En esta sección se ofrece una racionalización sobre el uso de la transparencia en la construcción de los estímulos. Debido a que en nuestro centro no habían sido realizados antes registros intracerebrales, los aspectos técnicos del mismo son descritos en detalles en esta sección.

#### **3.1**

##### **Estudios con superficies transparentes**

*I paint objects as I think them.  
not as I see them.  
Pablo Picasso. 1959*

Los estímulos visuales utilizados en esta tesis fueron construidos sobre la base de la transparencia. La transparencia ofrece la ventaja de permitir ver diferentes objetos con el mismo foco atencional, sin que este tenga que ser modificado. En la vida cotidiana nos enfrentamos con situaciones de este tipo cuando miramos una escena a través de una ventana de cristal, donde además se refleja la habitación donde nos encontramos. Observar la escena más allá del cristal o la reflexión de la habitación, es una alternativa del observador. Experimentalmente la transparencia es lograda a través de la estereoscopia, donde cada plano de imagen se ubica a diferente profundidad, o del movimiento relativo de escenas superpuestas.

En los estímulos utilizados en nuestros experimentos, la transparencia se logró por medio del movimiento relativo de dos conjuntos (de puntos o de figuras geométricas) de diferente color, que inducían la percepción de dos superficies u objetos que se deslizaban uno por encima del otro. El valor metodológico de esta manipulación se deriva de las siguientes razones: 1) la superposición en condiciones de transparencia impide el uso del espacio en la selección atencional, 2) el movimiento de los elementos de las superficies los disocia de cualquier localización espacial particular, 3) los elementos ubicados en distintas superficies son más próximos entre sí que los elementos de la misma superficie, por lo que cualquier ventaja para juicios 'intra' superficie respecto a los 'entre' superficies no puede ser atribuido a la proximidad espacial.

### 3.1.1 Potenciales relacionados a eventos

Los potenciales relacionados a eventos (PRE) son deflexiones de voltaje que se producen en la actividad eléctrica espontánea del cerebro en relación con la presentación de un estímulo o la ejecución de una respuesta. Su origen proviene de la sumación de los potenciales post-sinápticos de la corteza cerebral que son conducidos pasivamente desde el cerebro hasta el cuero cabelludo <sup>66</sup>.

Los PRE consisten en deflexiones positivas y negativas llamadas componentes cuya secuencia refleja los procesos neurales gatillados por el estímulo: procesamiento sensorial, evaluación del estímulo, decisión y respuesta. La latencia y amplitud de los componentes que los componen son utilizados para medir el curso temporal del procesamiento cognitivo, mientras que su distribución de voltaje sobre el cuero cabelludo es utilizada para estimar el origen anatómico de estos procesos <sup>106</sup>.

### 3.2 **Estudios en monos**

*There are one hundred and ninety-three living species of monkeys and apes. One hundred and ninety-two of them are covered with hair. The exception is a naked ape self-named Homo Sapiens.*

*Desmond Morris, 1967*

Todos los procedimientos que se describen a continuación fueron realizados conformes a la guía para el uso y cuidado de los animales de laboratorio del Instituto Nacional de Salud de los Estados Unidos <sup>128</sup>, guía aceptada y utilizada en la mayoría de los laboratorios que en el mundo utilizan esta técnica de registro.

La estimulación y la adquisición de los datos se realizaron a través de un sistema diseñado y desarrollado para este propósito sobre computadoras personales en nuestro laboratorio (Figura 5).

#### 3.2.1 Sujetos, procedimientos quirúrgicos v rutina diaria

Un mono Macaca arctoides macho, de 5 años de edad, sirvió como sujeto experimental. El animal fue preparado para el entrenamiento conductual y los registros electrofisiológicos utilizando técnicas convencionales. Antes del inicio del entrenamiento un poste de acero inoxidable fue quirúrgicamente implantado al cráneo del animal <sup>46</sup> para estabilizar la posición de la cabeza durante los experimentos. En la misma intervención

quirúrgica, una bobina de escleral fue colocada bajo la conjuntiva del ojo derecho para el monitoreo de los movimientos oculares en los experimentos. Luego de varios meses de entrenamiento en una tarea de discriminación de movimiento, el animal fue re-intervenido y un cilindro de acero inoxidable fue implantado sobre una craneotomía en la corteza occipitoparietal que permitió la penetración dorsal del electrodo para los registros electrofisiológicos en MT/MST. Todos los procedimientos quirúrgicos fueron realizados en condiciones de asepsia utilizando anestesia intramuscular (Ketamina 15-20 mg/kg, Atropina 0.05 mg/kg, Diazepan 1 mg/kg).

Siguiendo la recuperación de la cirugía, el mono comenzó un entrenamiento diario de 1 a 6 horas de duración para lo cual se le adaptó previamente a sentarse sin estrés en la silla de primate con la cabeza restringida, en una habitación tranquila y en penumbras. Luego de cada sesión, el animal fue devuelto a su habitación. La ingestión de líquidos fue restringida durante el entrenamiento y registro, lográndose el control conductual por técnicas de condicionamiento operante con agua o jugo como recompensa positiva.

### 3.2.2

#### Estímulo visual

Los estímulos visuales fueron generados usando un controlador gráfico programable (Number Nine GXi) instalado en la computadora de estimulación y presentados en un monitor RGB 21" (Magnavox) colocado 68 cm frente a los ojos del mono.

Los estímulos consistieron en:

1. una barra de alto contraste, cuyas dimensiones, posición y orientación era controlada por el experimentador a través del 'mouse' y el teclado de la computadora.
2. un patrón de puntos aleatorios (superficie) de alto contraste cuya densidad, dimensiones, posición en pantalla, tipo y velocidad de movimiento a representar (4 traslaciones cardinales, 4 traslaciones oblicuas, rotación izquierda, rotación derecha, expansión y contracción) y duración eran controlados por el experimentador
3. dos superficies superpuestas, una roja y otra verde, cuya luminosidad, densidad, dimensiones, posición en pantalla, parámetros de movimiento y duración eran controlados por el experimentador.

### 3.2.3

#### Entrenamiento

El mono fue entrenado utilizando técnicas de condicionamiento operante con agua o jugo como recompensa positiva por la conducta deseada. Luego de la preparación quirúrgica el animal fue entrenado en una secuencia de tareas ilustrada en la Figura 6. La secuencia incluyó: 1) fijación, 2) fijación seguida de una sacada a una diana única, 3) sacada a una diana única en presencia de un patrón de puntos aleatorios, 4) seleccionar entre dos dianas en base a la dirección de movimiento del patrón de puntos aleatorios, 5) seleccionar entre dos dianas en base al color y la dirección de movimiento de uno de dos patrones de puntos aleatorios superpuestos (superficies).

Cuatro semanas fueron necesarias para que el animal aprendiera la tarea de selección forzada entre dos dianas con un solo patrón de puntos. Una correlación del 100 % de movimiento de los puntos fue utilizada en las fases iniciales de entrenamiento. Posteriormente el animal fue enseñado a generalizar la tarea sobre un número de dimensiones que incluía diámetro y ubicación del patrón, velocidad y densidad de los puntos, dirección de movimiento. Finalmente se le enseñó a realizar la misma generalización con los dos patrones superpuestos. El proceso de aprendizaje requirió 6-7 meses hasta que el rendimiento del animal se hubo estabilizado.

### 3.2.4

#### Registros electrofisiológicos

Los registros electrofisiológicos extracelulares fueron realizados con microelectrodos de tungsteno, manufacturados y comerciales (FHC, Inc), con impedancia entre 0.5-2 MOhms a 1 kHz. Los electrodos fueron insertados en la corteza cerebral a través de un tubo guía transdural cuya punta se extendía 1 a 2 mm bajo la duramadre. El tubo guía fue mantenido en posición por un enrejillado plástico, el cual brinda un sistema de coordenadas estables para el posicionamiento, y que fue colocado dentro del cilindro de registro<sup>27</sup>. El descenso del electrodo a través de la corteza hasta el área MT/MST fue realizado con un manipulador hidráulico (David Kopf).

La actividad neuronal registrada fue amplificada, filtrada (Bak Electronics) y monitoreada en línea con un osciloscopio, un monitor de audio y mediante la graficación de histogramas peri-estímulo (HTPE) en el monitor de la computadora de registro. Los potenciales de acción (PA) de neuronas o de pequeñas poblaciones neuronales fueron