

**PROCESAMIENTO VISUAL TEMPRANO DURANTE LA RIVALIDAD
BINOCULAR**

AUTORA: CARMEN DE LABRA PINEDO

2001

**PROCESAMIENTO VISUAL TEMPRANO DURANTE LA RIVALIDAD
BINOCULAR**

AUTORA: CARMEN DE LABRA PINEDO

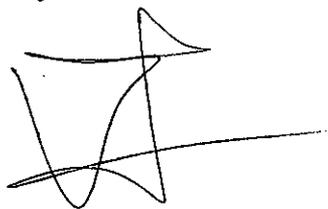
DIRECTOR: FERNANDO DEL VALLE-INCLÁN ALSINA

Departamento de Psicología

Universidad de La Coruña

Fernando del Valle-Inclán Alsina, Profesor Titular de Psicobiología, Departamento de Psicología de la Universidad de La Coruña, ha dirigido la Tesis Doctoral realizada por Carmen de Labra Pinedo con el título "PROCESAMIENTO VISUAL TEMPRANO DURANTE LA RIVALIDAD BINOCULAR". Este trabajo cumple todos los requisitos necesarios para ser presentado y defendido como Tesis Doctoral.

La Coruña, a 16 de Mayo de 2001

A handwritten signature in black ink, consisting of several overlapping loops and a long horizontal stroke extending to the right.

Fdo: Fernando del Valle-Inclán Alsina

1. RIVALIDAD BINOCULAR: DESCRIPCIÓN DEL FENÓMENO

1.1. DEFINICIÓN

1.2. INDUCCIÓN DE LA RIVALIDAD BINOCULAR

1.3. INICIO DE LA RIVALIDAD BINOCULAR

1.4. CURSO TEMPORAL DE LA RIVALIDAD

1.5. CARACTERÍSTICAS DEL ESTADO DE DOMINANCIA Y SUPRESIÓN

2. EL SITIO DE LA SUPRESIÓN

2.1. ESTRATEGIAS PSICOANATÓMICAS

2.1.1. POSTEFECTOS VISUALES DE ADAPTACIÓN

2.1.2. TRANSFERENCIA INTEROCULAR EN LOS POSTEFECTOS

2.1.3. MOVIMIENTO APARENTE

2.1.4. ANÁLISIS SEMÁNTICO

3. ESTUDIOS FISIOLÓGICOS EN LA RIVALIDAD BINOCULAR

3.1. REGISTROS EN NEURONAS AISLADAS

3.2. ESTUDIOS CON POTENCIALES EVOCADOS VISUALES (VEPs)

3.3. ESTUDIOS CON MAGNETOENCEFALOGRAFÍA (MEG)

3.4. ESTUDIOS CON RESONANCIA MAGNÉTICA FUNCIONAL (fMRI)

4. RIVALIDAD BINOCULAR: COMPETICIÓN ENTRE LOS OJOS O LOS ESTÍMULOS

5. RESUMEN INTERMEDIO

6. POTENCIALES EVOCADOS VISUALES (VEPs)

6.1. DESCRIPCIÓN DE LOS COMPONENTES EVOCADOS POR LA
PRESENTACION DE UN ESTÍMULO CON CONTORNOS

6.2. ORIGEN NEURAL DE CI

7. EXPERIMENTO CON MEDIDAS ELÉCTRICAS 1

7.1. OBJETIVO

7.2. MÉTODOS Y MATERIALES

7.3. RESULTADOS

7.4. DISCUSIÓN

8. EXPERIMENTO CON MEDIDAS ELÉCTRICAS 2

8.1. OBJETIVO

8.2. MÉTODOS Y MATERIALES

8.3. RESULTADOS

8.3.1. EXCLUSIÓN DE LAS FRECUENCIAS BAJAS

8.4. DISCUSIÓN

9. EXPERIMENTO CON MEDIDAS ÓPTICAS

9.1. OBJETIVO

9.2. FUNDAMENTOS DE LAS MEDIDAS ÓPTICAS NO INVASIVAS

9.3. EROS (EVENT-RELATED OPTICAL SIGNAL)

9.4. MÉTODOS Y MATERIALES

9.5. RESULTADOS

9.6. DISCUSIÓN

10. CONCLUSIONES

11. BIBLIOGRAFÍA

Otra diferencia que se encuentra es tardía. Esta aparece sobre los 190-200 ms y se manifiesta en el componente CIII. Cuando las probes se presentan en dominancia, el componente CIII es más negativo que cuando las probes se presentan en supresión (ver fig.8.8). Un ANOVA 2 (ojo dominante: izquierdo, derecho) X 2 (ojo estimulado: izquierdo, derecho) X 2 (localización del damero: arriba, abajo) efectuado sobre el pico de CIII, reveló un efecto significativo en la interacción ojo dominante X ojo estimulado. Esta interacción fue significativa en los todos los electrodos occipitales y en los parietales y parieto-occipitales más alejados de la línea media (la mayor significación se alcanzó en el electrodo PO7 ($F(1,11)=10.79$, $p<0.007$)).

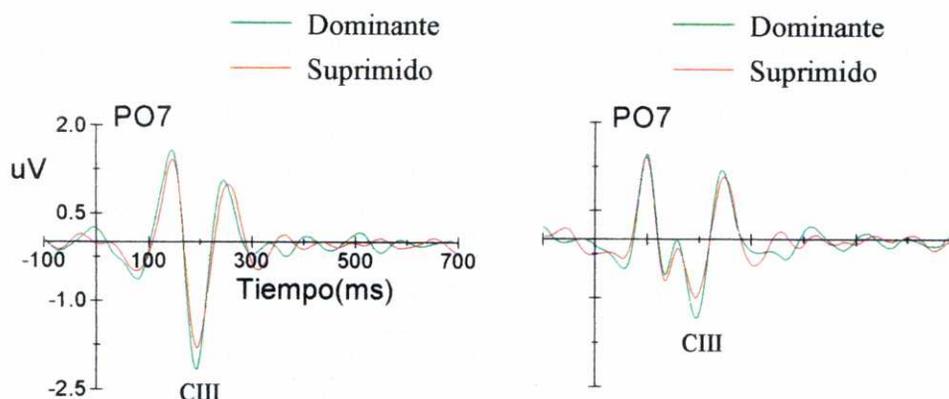


Fig.8.8. ERPs a daderos presentados dominancia y supresión en el hemisferio visual superior (izquierda) e inferior (derecha). Diferencias entre dominancia y supresión en el componente CIII. Filtro 5-20 Hz.

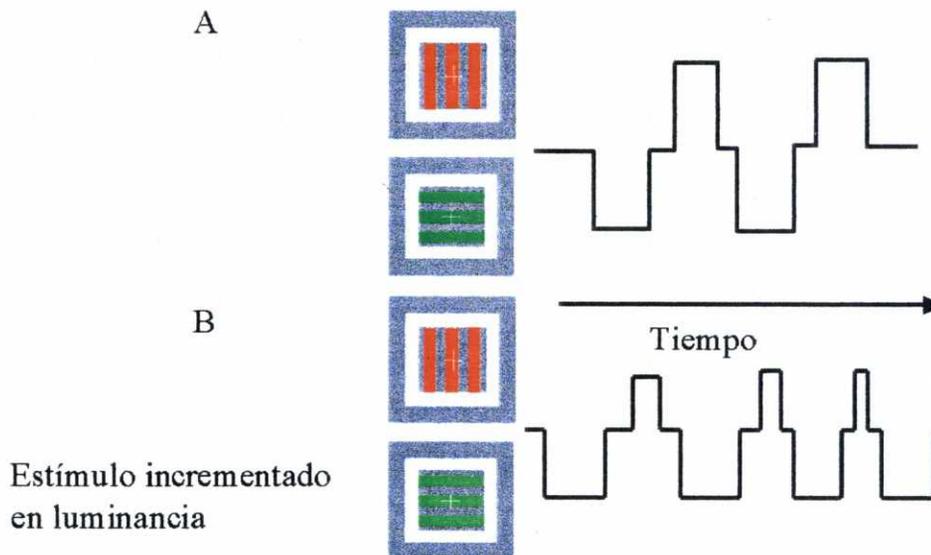


Fig.1.1.A. Ejemplo de unos estímulos que elicitán rivalidad binocular y de cómo podrían ser las alternancias perceptuales que se observan en el tiempo. B. Curso temporal de la rivalidad cuando se incrementa la luminancia de uno de los estímulos.

1.2.INDUCCIÓN DE LA RIVALIDAD BINOCULAR

Las únicas características que han de poseer un par de estímulos para producir rivalidad binocular son que la información presentada a los dos ojos no sea congruente, que los estímulos estén por encima del umbral de detección (Blake, 1977) y que las condiciones

para producir fusión fracasen (Bradley, 1982). La práctica usual consiste en presentar a ambos ojos estímulos foveales con diferente orientación, como por ejemplo, rayas verticales a un ojo y rayas horizontales al otro. El empleo de estímulos foveales favorece que la rivalidad sea unitaria y completa mientras que cuando se utilizan estímulos relativamente grandes (mayores de 2 grados) se observa una supresión del estímulo no sistemática, en la que partes de un estímulo permanecen visibles y otras suprimidas, con lo que se ve una especie de mosaico dinámico compuesto por parte de los dos estímulos ("piecema fusion").

1.3. INICIO DE LA RIVALIDAD BINOCULAR

Si se presentan líneas verticales a un ojo y horizontales al otro por un tiempo menor a 150 ms se observa un especie de red o cuadrícula (por ejemplo, O' Shea y Crassini, 1984). Con intervalos temporales mayores la rivalidad comienza (Wolfe, 1983). Una vez iniciada la rivalidad, esta continúa tanto tiempo como los dos estímulos rivales estén presentes.

Ese tiempo relativamente largo (150 ms) parece implicar que la rivalidad binocular es una condición de fallo que se produce cuando la fusión ha fracasado. Esto lo confirma un estudio de Blake y Boothroyd (1985). En este se observa que cuando ambos ojos ven contornos verticales idénticos (fusión), los tiempos de reacción a decrementos en el contraste en cualquiera de los dos estímulos es muy rápido. Sin embargo, cuando se presenta a un ojo rayas verticales y al otro ojo rayas horizontales (rivalidad), los tiempos de reacción a decrementos en el contraste son más rápidos cuando se producen en el ojo dominante que

cuando se producen en el suprimido. Sin embargo cuando a un ojo se le presentan rayas verticales y al otro un conjunto de rayas verticales y horizontales, los tiempos de reacción a decrementos en el contraste de cualquiera de esos contornos son comparables a aquellos medidos bajo fusión. Este patrón de resultados indica que la fusión tiene precedencia sobre la rivalidad binocular y de aquí que la rivalidad sea un proceso lento que se desarrolle después de que el sistema haya buscado la coherencia y fracasado.

1.4. CURSO TEMPORAL DE LA RIVALIDAD

Una propiedad de la rivalidad binocular es que las fases sucesivas de dominancia y supresión son secuencialmente independientes, es decir, la duración de una fase no está relacionada con la duración de la fase anterior (Fox y Herrmann, 1967). Aunque esto pueda parecer la conducta caótica de un sistema dinámico, cuando las duraciones de las fases individuales se normalizan, por ejemplo se expresan como una fracción de su media, se obtiene una distribución que se aproxima mucho a una distribución gamma.

El porcentaje de tiempo que dominan los estímulos durante la rivalidad binocular depende en gran medida de la fuerza de los estímulos rivales. El término fuerza designa la capacidad de un estímulo monocular para suprimir a un estímulo presentado en el otro ojo. Esta capacidad de supresión viene determinada por el contraste, la luminancia o el contorno por unidad de área (Levelt, 1965). Cuando la fuerza de los estímulos es igual, los dos tienden a percibirse el mismo porcentaje de tiempo. Pero cuando se incrementa la fuerza de uno de los

dos estímulos, el número de alternancias aumenta, como también aumenta el tiempo que se percibe el estímulo con más fuerza. Esto no implica que el ojo que recibe el estímulo con más fuerza incremente la duración media de las fases de dominancia, sino que disminuye el tiempo que está suprimido (Fahle, 1982; Fox y Rasche, 1969; Levelt, 1965), (ver fig.1.1.B).

1.5. CARACTERÍSTICAS DEL ESTADO DE DOMINANCIA Y SUPRESIÓN

Los estados de dominancia y supresión se estudiaron frecuentemente con métodos indirectos. El más empleado consistió en presentar estímulos sonda o “probes” (un flash) en cada fase para medir la sensibilidad de las mismas. La investigación con este método ha establecido los siguientes puntos:

- a) La detección de flases está reducida durante la supresión, relativo a los umbrales de detección encontrados en dominancia y condiciones de vista monoculares. Los sujetos son igual de rápidos a la hora de detectar un flash en las fases de dominancia que en condiciones de no rivalidad. Esto implica que hay una verdadera reducción en sensibilidad durante el estado de supresión (Wales y Fox, 1970).
- b) La supresión constituye una elevación en el umbral en el orden de media unidad logarítmica relativo a los umbrales encontrados durante dominancia y condiciones de vista monoculares (Fox y Check, 1968).
- c) Esta reducción en sensibilidad permanece constante durante todo el tiempo que dura la fase de supresión del estímulo (Fox y Check, 1972).

-
- d) La reducción en sensibilidad no depende de la fuerza que tenga el estímulo rival (Blake y Camisa, 1979).
- e) La supresión atenúa toda clase de estímulos independientemente de su similitud con el estímulo suprimido. Blake y Fox (1974b) presentaron dos estímulos que diferían en frecuencia espacial y orientación. Bien en las fases de dominancia, bien en las de supresión, se cambió la frecuencia espacial u orientación de uno de los estímulos, sin cambiar la luminancia media de los mismos. Se instruyó a los sujetos para que reaccionaran tan rápidamente como fuese posible a cualquier cambio que ocurriera en los estímulos. Cuando los cambios ocurrían en dominancia, estos eran inmediatamente detectados. Pero cuando los cambios ocurrían durante supresión, no se detectaban hasta que la fase de supresión terminaba. Esto indica que nueva información puede estar incidiendo en la retina del ojo suprimido y no ser detectada.
- f) La presentación de un estímulo que supere la elevación del umbral producido por la supresión interrumpe el estado de supresión (Blake y Fox, 1974b; Walker y Powell, 1979).

2. EL SITIO DE LA SUPRESIÓN

Durante la rivalidad binocular un estímulo puede estar suprimido de la conciencia durante varios segundos mientras el otro ojo es dominante. Cómo se las arregla el cerebro para bloquear de la conciencia un estímulo monocular es un gran misterio que recientemente ha llamado la atención a muchos neurocientíficos (Blake, 1995, Leopold y Logothetis, 1996, Logothetis y Schall, 1989, Sengpiel, Blakemore y Harrad, 1995).

2.1. ESTRATEGIAS PSICOANATÓMICAS

En las últimas décadas el conocimiento del sistema visual del primate creció de forma considerable. En contraste, disponemos de menos conocimiento sobre el sistema visual del hombre, debido en parte a que muchas de las técnicas que se utilizan en investigación con primates no se pueden emplear en el hombre. Las “técnicas psicoanatómicas” son muy útiles para obtener información sobre el lugar de la vía visual en que se localizan diferentes procesos, con la ventaja de poder emplearse en humanos. Estas técnicas consisten en utilizar datos psicofísicos para sacar conclusiones sobre la organización de las distintas etapas de las que consta el procesamiento visual.

2.1.1. POSTEFECTOS VISUALES DE ADAPTACIÓN

La exposición prolongada a cierto estímulo puede alterar la apariencia de otros estímulos vistos posteriormente. Por ejemplo la exposición a un conjunto de rayas horizontales

moviéndose hacia abajo (fase de adaptación), causa que un conjunto estacionario de contornos horizontales se vea después moviéndose hacia arriba. Estas alteraciones en la apariencia del estímulo se conocen como postefectos. La duración o magnitud del postefecto aumenta a medida que se incrementa la fase de adaptación. Imagina que presentamos un estímulo que queremos adaptar a un ojo. Al mismo tiempo presentamos un estímulo diferente al otro ojo. Esto provocará que los dos estímulos “entren” en rivalidad binocular. El sujeto en consecuencia percibirá el estímulo a adaptar únicamente una fracción de tiempo del total. La pregunta inmediata es si la supresión del estímulo influye en el postefecto.

Sabemos que la supresión del estímulo no debilita la magnitud del postefecto a líneas inclinadas (Wade y Wenderoth, 1978), elevación en el contraste y cambio aparente en frecuencia espacial (Blake y Fox, 1974a) y movimiento de contornos en una determinada dirección (O’Shea y Crassini, 1981). En otras palabras, estos postefectos se originan independientemente de que el estímulo a adaptar se perciba o no. Los postefectos a la orientación, contraste, frecuencia espacial y movimientos de contornos en una determinada dirección se atribuyen a alteraciones en la respuesta de las neuronas del cortex visual primario (también llamado V1) (Blakemore y Campbell, 1969; Blakemore y Sutton, 1969).

Existen otros postefectos que sí son susceptibles a la supresión. Estos postefectos incluyen adaptación al movimiento complejo, en el que la imagen se expande o rota (Blake, 1995; Blake, Yu, Lokey y Norman, 1998; Wiesenfelder y Blake, 1990). Blake et al. (1998) realizaron un experimento en el que el estímulo a adaptar estaba *siempre* presente en el ojo

suprimido. Con este método encontraron robustos postefectos al movimiento simple de puntos aleatorios pero no encontraron postefectos al movimiento complejo. Las neuronas que responden al movimiento simple y complejo de puntos aleatorios se localizan en el área visual V5 (Beckers y Zeki, 1995; Graziano, Andersen y Snowden, 1994).

Estos resultados parecen indicar que la supresión se sitúa entre V1 y V5. Si la supresión del estímulo ocurriese en algún lugar anterior a V1, la magnitud de los postefectos de orientación, contraste y frecuencia espacial se deberían haber debilitado. V5 registra movimiento simple y complejo y ambos tipos de movimiento responden de forma diferente a la supresión.

2.1.2. TRANSFERENCIA INTEROCULAR EN LOS POSTEFECTOS

Muchos estudios de rivalidad binocular con postefectos de orientación, contraste y frecuencia espacial se hicieron adaptando un ojo a un estímulo y midiendo el postefecto en ese mismo ojo, lo que no permite distinguir la implicación de las neuronas monoculares y binoculares en la supresión. Con la técnica de transferencia interocular se adapta un ojo a un estímulo visual y se miden los postefectos de esta adaptación en el ojo no adaptado. Si el postefecto se observa en el ojo no adaptado, se dice que el postefecto se transfiere interocularmente (entre los ojos). La transferencia interocular se toma como evidencia de que la adaptación a un determinado estímulo ocurre en o más allá del sitio donde la información de los dos ojos ha sido integrada neuronalmente (Blake, Overton y Lema-Stern, 1981). Esta

integración no ocurre hasta el cortex visual primario.

La exposición de un estímulo simple (por ejemplo de rayas de diferente orientación, contrast y/o frecuencia espacial) a un ojo durante rivalidad binocular produce un postefecto que se experimenta también con el ojo no adaptado. Esto implica que durante la adaptación la información sobre el estímulo a adaptar llega a las neuronas monoculares del otro ojo, lo que sitúa a la supresión en algún sitio del sistema nervioso visual en o más allá de las neuronas binoculares de V1 (Blake y Overton, 1979).

2.1.3. MOVIMIENTO APARENTE

Imagina una secuencia rápida de dos diapositivas, en la que un rectángulo en la primera diapositiva se mueve, por ejemplo, a la derecha en la segunda diapositiva. Los observadores verán un rectángulo que se mueve. Esto es lo que se conoce como movimiento aparente. Ahora podemos hacernos la misma pregunta de antes, ¿qué pasará si la primera diapositiva se presenta en supresión? ¿el observador experimentará igualmente el movimiento aparente?. Ramachandran (1975) y Wiesenfelder y Blake (1991) encontraron que los observadores podían discriminar la dirección del movimiento incluso cuando la primera diapositiva de la secuencia de movimiento aparente estaba suprimida durante la rivalidad binocular. En el estudio de Wiesenfelder y Blake (1991) se presentaba a los sujetos un estímulo con forma de sol, mientras que el otro ojo veía un conjunto estático de puntos blancos y negros. Los sujetos presionaban una tecla siempre que el estímulo con forma de sol era completamente dominante. Esto hacía

que se presentara en el ojo suprimido una segunda diapositiva en la que un subconjunto de puntos había cambiado de lugar en una determinada dirección. Encontraron que la ejecución de los sujetos indicando la dirección del movimiento aparente fue perfecta y no se distinguía de cuando el movimiento aparente ocurría bajo la condición de dominancia. Evidentemente, la información de la primera diapositiva se tuvo que registrar durante la supresión y tuvo que estar disponible para integrarla con la información de la segunda diapositiva.

Estos resultados sugieren que el análisis del movimiento aparente en el sistema visual tiene que ser anterior al lugar donde se produce la supresión. Como mencionado con anterioridad, las neuronas que responden al movimiento se localizan en V5. Estos resultados apoyan que la supresión de estímulos en movimiento se debe de producir en o más allá de V5.

2.1.4. ANÁLISIS SEMÁNTICO

El “priming semántico” consiste en que la gente es más rápida y más precisa en clasificar una palabra si previamente ha sido expuesta a otra palabra relacionada semánticamente con la primera. La primera palabra “prima” el procesamiento de las siguientes exposiciones. Zimba y Blake (1983) realizaron un experimento en el que se le presentaba al sujeto de forma rápida una palabra (“prime”) bien durante las fases de dominancia o de supresión de la rivalidad. Encontraron que los tiempos de reacción se acortaban (el “prime” tenía efecto) sólo cuando la palabra se presentaba durante las fases de dominancia. Las fases de supresión perjudicaban el reconocimiento de la palabra y eliminaban el “priming” semántico.

Parece que la supresión se sitúa en una etapa de procesamiento anterior al lugar dónde se produce el reconocimiento de las palabras.

3. ESTUDIOS FISIOLÓGICOS EN LA RIVALIDAD BINOCULAR

3.1. REGISTROS EN NEURONAS AISLADAS

El hecho de que la rivalidad dependa de la orientación y se manifieste como una pérdida de visión de la imagen de un ojo sugirió que el mecanismo fisiológico que la explicase debería residir en un lugar donde hubiese neuronas monoculares selectivas a la orientación. Esto señaló al cortex visual primario como posible locus neural de la rivalidad.

Dentro del cortex visual primario Sengpiel, Blakemore y Harrad (1995) registraron las neuronas monoculares de gatos anestesiados. Encontraron que cuando la neurona estaba respondiendo a un estímulo de orientación óptima, si se presentaba un estímulo rival al otro ojo se producía una depresión. Sin embargo, la inhibición de la neurona era independiente de si el nuevo estímulo era rival o no. Este patrón no es coherente con la respuesta de unas neuronas que proporcionen el sustrato neural de la rivalidad binocular.

En contraste, aproximadamente la mitad de las neuronas binoculares del cortex visual primario de gatos mostraban una depresión en su respuesta únicamente cuando se presentaba un estímulo rival en el otro ojo (Sengpiel y Blakemore, 1994; Sengpiel, Blakemore y Harrad, 1995). Esta depresión sólo sucedía cuando el estímulo rival se presentaba de forma intermitente, con el otro estímulo viéndose de forma continua. La supresión neuronal en el cortex visual primario, una vez establecida, no mostraba una modulación temporal de su actividad, modulación que parece necesaria para explicar las transiciones perceptuales características de la rivalidad binocular. Sengpiel (1997) propone que la percepción no se basa,

probablemente, en el modelo de actividad de las neuronas de V1, sino que se basa en el modelo de actividad de neuronas situadas en etapas posteriores del procesamiento visual. Cuando un ojo está viendo un estímulo y se presenta un estímulo rival al otro ojo, el primero de los estímulos se deja de percibir y, en consecuencia, las áreas superiores que responden a este obtendrán una respuesta más débil. La respuesta de las neuronas de V1 al nuevo estímulo, al ser novedoso, será muy grande, pero irá disminuyendo a medida que las neuronas se adaptan. Una vez que la actividad de estas neuronas sea suficientemente pequeña, las áreas visuales superiores podrían empezar a seleccionar entre uno u otro estímulo.

Con monos despiertos, Logothetis y Schall (1989) registraron en el área MT y Leopold y Logothetis (1996) en las áreas V1/V2 y V4. Hay que señalar que los estímulos empleados para instigar rivalidad fueron diferentes en los distintos estudios. Estos siempre fueron los ideales para la neurona bajo registro, lo que varía de acuerdo con el área estudiada. Encontraron que mientras el disparo de algunas neuronas de las áreas V1/V2, V4 y MT correlacionaban con el informe perceptual del mono, la mayoría no estaba afectada por la rivalidad. En concreto encontraron un 20%, 38% y 43% de neuronas, en V1/V2, V4 y MT respectivamente, que seguían el percepto. Además encontraron que dentro de las neuronas de V4 y MT que seguían el percepto durante rivalidad, algunas disparaban excitándose cuando su estímulo óptimo estaba suprimido. Sheinberg y Logothetis (1997) realizaron otros registros en dos regiones del lóbulo temporal, en las áreas IT (cortex inferotemporal) y STS (surco temporal superior). Observaron que el 90% de las células aumentaba su tasa de disparo cuando

el mono indicaba que percibía el estímulo óptimo de la neurona, en comparación con cuando informaba que estaba viendo el estímulo rival.

De estos datos hay que recalcar que hay dos áreas corticales (V4 y MT) que contienen no sólo neuronas que responden a la dominancia de su estímulo preferido, sino que también existen neuronas que responden a la supresión del mismo. Esta clase de neuronas no están presentes en las áreas IT y STS. Esto sugiere que las áreas IT y STS representan una etapa de procesamiento en la que la rivalidad parece estar resuelta ya que la actividad de las neuronas únicamente refleja el percepto (Logothetis, 1998).

3.2. ESTUDIOS CON POTENCIALES EVOCADOS VISUALES (VEPs)

Lansing (1964) fue el primero en informar de una disminución en la amplitud del EEG (electroencefalograma) durante la supresión. Presentó a un ojo un estímulo que parpadeaba a una determinada frecuencia, lo que producía una respuesta rítmica de la misma frecuencia en el EEG, mientras que el otro ojo se estimulaba con una luz no parpadeante. Encontró que la supresión del estímulo parpadeante producía una disminución en la amplitud de la respuesta rítmica del EEG. Esta disminución en la amplitud del EEG durante la supresión fue confirmada por varios investigadores. Cobb, Morton y Ettliger (1967b) encontraron que la respuesta evocada del ojo suprimido era de menor amplitud que la del ojo dominante. Wright, Ary, Shors y Eriksen (1986) presentaron a cada ojo separadamente la misma imagen de televisión, pero una de las imágenes tenía superpuesto un ajedrezado que invertía su contraste. Esto permitía

que se fundiesen de las imágenes de televisión, pero también causaba alguna rivalidad debido a la presencia de los ajedrezados superpuestos sobre una de las imágenes. La supresión del ajedrezado estuvo de acuerdo con la disminución de amplitud observada en el componente P100 del potencial evocado. Este componente P100 se piensa que representa actividad a nivel del cortex estriado, de lo que se deduce que la supresión del estímulo podría ocurrir en el cortex visual estriado o antes (registros realizados en el núcleo geniculado lateral de gatos anestesiados fracasaron en encontrar un correlato de la rivalidad binocular (Sengpiel, Blakemore y Harrad, 1995), lo que sugiere que probablemente la rivalidad no se produce antes del cortex estriado).

Esta disminución en la amplitud del potencial evocado no sólo aparece con el fenómeno de la rivalidad binocular, sino que aparece con otros procedimientos que también implican desaparición subjetiva de un estímulo. MacKay (1968) mostró que si se estimulaba un ojo con un flash (dos veces por segundo), y a la vez, 30 ms ó 90 ms después se estimulaba el otro ojo con ruido blanco, la percepción del flash desaparecía. A este fenómeno se le conoce como supresión interocular. En consonancia con la desaparición del estímulo, y similar a los resultados anteriores, los VEPs registrados al flash reducían su amplitud respecto a una condición control en la que únicamente se presentaba el flash.

La conclusión de los trabajos hasta ahora revisados es que los VEPs del ojo suprimido evocan una respuesta de menor amplitud que la relacionada con el ojo dominante. Pero un conjunto de investigaciones llegó a una conclusión diferente. Cobb, Morton y Ettliger (1967a)

estimularon un ojo con rayas verticales mientras que el otro ojo veía rayas horizontales. Estos estímulos rivales se iluminaban con flashes y se registraba la respuesta evocada al flash durante dominancia y durante supresión. Riggs y Whittle (1967) presentaron a un ojo unas líneas iluminadas de forma intermitente con luz blanca mientras que el otro veía otras líneas orientadas ortogonalmente iluminadas de forma continua. Ambos estudios encontraron que los VEPs, cuando se emplean flashes, son iguales en dominancia y supresión.

3.3. ESTUDIOS CON MAGNETOENCEFALOGRAFÍA (MEG)

Tononi, Srinivasan, Russell y Edelman (1998) emplearon 148 sensores de MEG e indujeron rivalidad con dos estímulos parpadeando a una frecuencia ligeramente diferente. La tarea del sujeto consistía en indicar cuál de los dos estímulos percibía. Para comparar las diferencias entre dominancia y supresión debido a la rivalidad binocular con la presencia o ausencia física del estímulo, emplearon unos ensayos control de alternancia de estímulos (no rivalidad). En estos ensayos, se presentaba monocularmente uno de los estímulos rivales a un ojo parpadeando a una determinada frecuencia durante un intervalo de tiempo, después del cual se presentaba el otro estímulo rival parpadeando a otra frecuencia por otro intervalo de tiempo. Observaron que la respuesta a los estímulos rivales ocurría en un gran número de regiones corticales, tanto si el estímulo era dominante como suprimido. La respuesta evocada se extendía a regiones anteriores, un tipo de actividad que no había sido estudiada anteriormente en la rivalidad binocular.

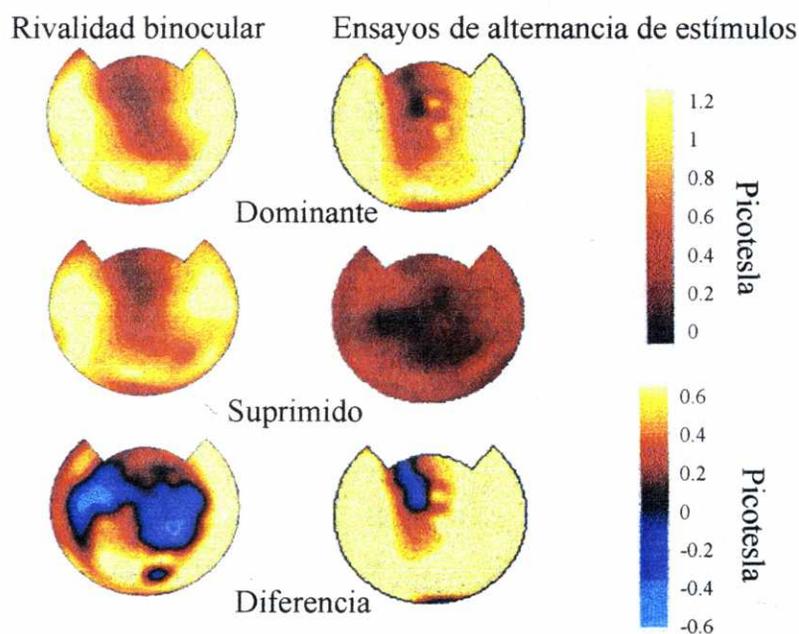


Fig.3.1.Distribución topográfica correspondiente a la dominancia perceptual, supresión y diferencia entre dominancia y supresión. En los ensayos de rivalidad la distribución de la respuesta durante dominancia es similar a la distribución en supresión. Se observa una diferencia en amplitud positiva entre dominancia y supresión que se extiende bilateralmente por los canales occipitales, temporales y frontales. En los ensayos de alternancia de estímulos la diferencia en amplitud es similar a cuando se presenta el estímulo.

El principal hallazgo de este estudio fue que la respuesta neuromagnética evocada por el estímulo fue de mayor magnitud cuando el sujeto percibía el estímulo que cuando no lo percibía. De forma interesante también señalaron la existencia de un número de canales que mostraban el efecto opuesto. Es decir, la respuesta evocada era mayor durante la

supresión perceptual del estímulo. Los canales que mostraban modulación no se restringían a sensores situados sobre áreas visuales, sino que se extendían a regiones de los lóbulos temporales y frontales. Comparado con la dominancia perceptual, la magnitud de la respuesta durante supresión fue del 50-85%. Cuando los estímulos eran dominantes, la respuesta evocada se distribuyó de forma similar a la condición de no rivalidad (ver fig.3.1).

Estos resultados muestran que el diferente procesamiento que reciben los estímulos rivales se asocia con cambios en la actividad simultánea de un gran número de neuronas ampliamente distribuidas.

3.4. ESTUDIOS CON RESONANCIA MAGNÉTICA FUNCIONAL (fMRI)

Varios estudios investigaron la rivalidad binocular con la técnica de resonancia magnética funcional. La ventaja de la fMRI es que permite estudiar en humanos y de forma no invasiva la actividad de áreas específicas del cerebro. Con fMRI se investigó en qué áreas cerebrales la actividad correlaciona con la percepción de los estímulos y con las alternancias perceptuales características de la rivalidad binocular.

Lumer, Friston y Rees (1998) investigaron los mecanismos que caracterizan la actividad neural asociada con los cambios perceptuales durante la rivalidad binocular. Registraron la respuesta de fMRI asociada al tiempo que ocurrían las transiciones perceptuales entre un enrejado en movimiento y una cara. Compararon esta condición de rivalidad con otra condición en la que se presentaban monocularmente los estímulos rivales siguiendo una

secuencia idéntica a la obtenida durante rivalidad. Ya que estas dos condiciones producían iguales perceptos y respuestas motoras, se presupuso que compartirían la misma maquinaria neural en lo que concierne a la representación de los estímulos visuales y a la generación de respuestas motoras. Esto se confirmó con los datos de fMRI en los que la actividad durante rivalidad fue igual a la condición de no rivalidad en el giro fusiforme y áreas asociadas con el movimiento. En lo único que diferían las dos condiciones era en la forma en que los estímulos alcanzaban la percepción. Los cambios durante la condición de no rivalidad se lograban con una manipulación exógena del estímulo mientras que en rivalidad los estímulos estaban presentes todo el tiempo. La comparación de las dos condiciones, por lo tanto, reflejaría el mecanismo mediante el cual se produce la selección de los estímulos en las dos condiciones. El resultado de comparar la condición de rivalidad y la condición de no rivalidad indicó que la actividad durante rivalidad fue mayor en diferentes regiones del cortex frontal y parietal derecho, lo que les llevó a proponer que estas regiones se asocian con las alternancias perceptuales que se producen durante la rivalidad.

Tong, Nakayama, Vaughan y Kanwisher (1998) en un estudio similar al anterior investigaron si dos áreas extraestriadas humanas, como son el FFA (área del giro fusiforme de caras) y PPA (área parahipocampal de lugares), se relacionaban con la percepción durante rivalidad binocular. Para ello presentaron una cara a un ojo y una casa al otro (ver fig.3.2). Los sujetos informaban si la percepción cambiaba de la cara a la casa o viceversa.

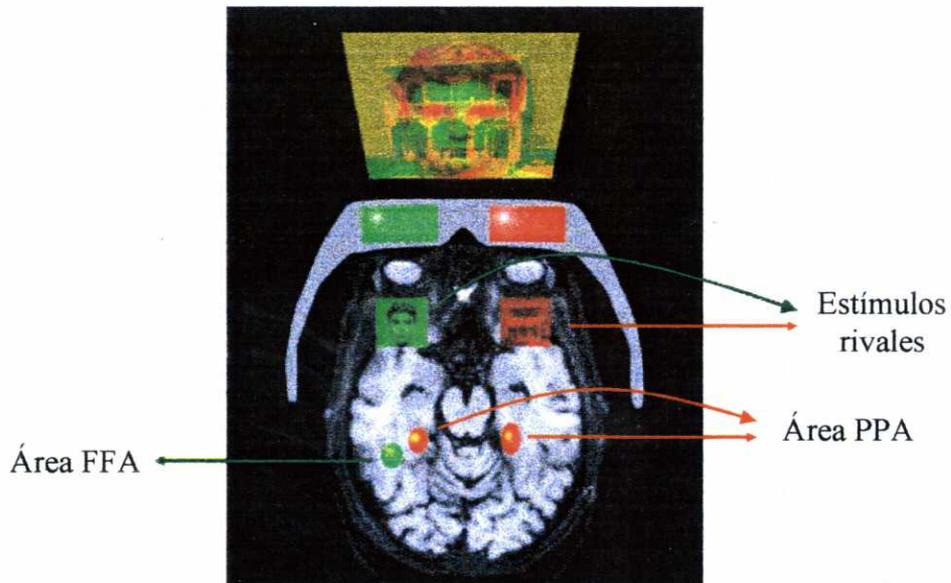


Fig.3.2. Figura mostrando los estímulos empleados por Tong et al. (1998) y las áreas cerebrales que responden a esos estímulos.

Encontraron que la percepción de la cara llevaba a que se registrase un aumento de actividad en el área FFA y un decremento de actividad en el área PPA. La percepción de la casa llevaba al modelo opuesto de actividad. La duración y magnitud de la respuesta de fMRI correspondía con el tiempo que el sujeto informaba que estaba viendo un determinado estímulo. Cuando se incrementaba el tiempo en que se percibía la casa se producía una respuesta más amplia y durante más tiempo en el área PPA y un decremento mayor y durante más tiempo en el área FFA. Esto indica que la actividad de las áreas FFA y PPA está unida a la percepción durante rivalidad. Para determinar en qué medida las áreas FFA y PPA

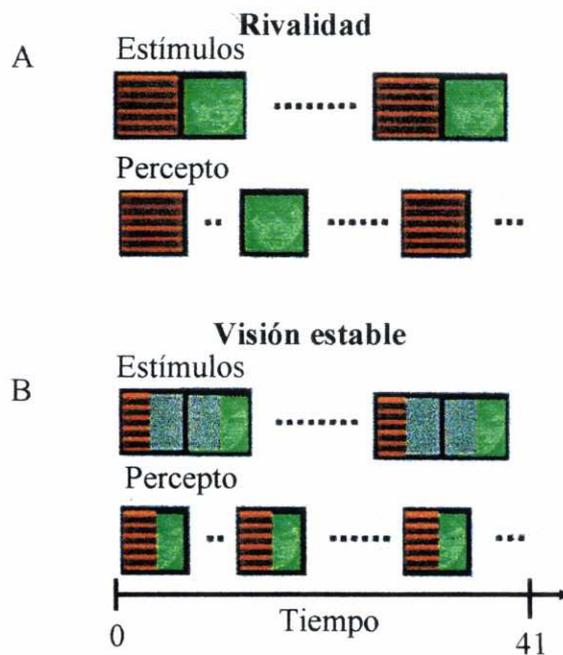
reflejaban el estímulo percibido, los cambios en la señal de fMRI se compararon con una condición control de no rivalidad. En esta se presentaban monocularmente la cara o la casa, empleando una secuencia temporal idéntica a la informada por los sujetos durante rivalidad. Observaron que la magnitud de los cambios encontrados cuando los estímulos se presentaban en rivalidad era igual a la evocada sin rivalidad de estímulos. Esto les llevó a sugerir que la rivalidad ya está resuelta para cuando la información alcanza las áreas FFA y PPA.

El experimento que se acaba de mencionar propone un límite superior dónde la rivalidad binocular podría estar resuelta. Sin embargo no se menciona nada acerca de cuál podría ser el límite inferior dónde los estímulos rivales empiezan a tratarse de forma diferente. Esto lo trataron de dilucidar Lumer y Rees en su estudio de 1999. Para ello midieron la actividad cerebral, con fMRI, mientras los sujetos veían dicópticamente un par de estímulos monoculares que consistían en unas líneas rojas y grises moviéndose hacia arriba y una cara verde. Esto producía que la percepción alternara, cada pocos segundos, entre la cara y las líneas (fig.3.3.a). Para no contaminar los datos con información motora se instruyó a los sujetos a que miraran de forma pasiva los estímulos sin indicar cuál de los dos percibían. Lumer y Rees anticiparon que las alternancias perceptuales durante la rivalidad se reflejarían en una modulación de la respuesta en las áreas que estuvieran implicadas en la percepción. Examinaron la actividad cerebral en el cortex visual extraestriado temprano (área de Broadmann o BA 18/19), previamente implicado en la rivalidad, y en el cortex visual estriado

(V1). Observaron que la actividad del BA 18/19 exhibía una modulación temporal característica de la rivalidad mientras que la actividad de V1 no mostraba modulación alguna. Estos hallazgos evidencian que la percepción del estímulo durante la rivalidad se asocia con actividad del cortex visual extraestriado pero no con actividad del cortex estriado. Conjeturaron que el diferente patrón de actividad que mostraban esas áreas se podría deber a que poseen interacciones diferentes con otras áreas visuales y no visuales. Contrario a la actividad del área V1 que no mostraba correlación alguna con la actividad de otras áreas, observaron que la respuesta del área de Broadmann 18/19 correlacionaba con el giro fusiforme, regiones de V5 implicadas en el movimiento, cortex parietal bilateral inferior y superior, cortex frontal superior derecho, giro frontal medio y giro frontal inferior. Estas múltiples correlaciones les llevaron a sugerir que las interacciones entre áreas visuales extraestriadas y áreas no visuales pudieran ser importantes para el registro consciente de eventos perceptuales. Si esto fuese así, presupusieron que la correlación entre esas áreas sería mayor bajo rivalidad binocular que bajo otra condición de no rivalidad (en la que no se elicitan cambios perceptuales). Para comprobar esto presentaron a los sujetos imágenes monoculares que consistían de la mitad del enrejado y de la mitad de la cara, la mitad nasal de ambas imágenes monoculares estaba ocupada por un rectángulo gris (fig.3.3.b). La comparación de las dos condiciones puso de relieve que las regiones frontales y parietales inferiores correlacionaban más con el BA 18/19 durante rivalidad que con la condición de vista estable. Esto sugiere que podrían ser las interacciones entre áreas visuales y no visuales las que hacen que sea posible el registro

consciente. Estos resultados apoyan las predicciones de teorías neurales de conciencia visual que sugieren que para que se produzca la percepción es importante la interacción cooperativa entre áreas visuales extraestriadas y áreas no visuales (por ejemplo Crick y Koch, 1995).

Fig.3.3. Estímulos empleados en el estudio de Lumer y Rees (1998).



En un reciente estudio Polonsky, Blake, Braun y Heeger (2000) midieron la implicación del área V1 en la rivalidad binocular empleando para ello fMRI. Indujeron rivalidad presentando a los sujetos los estímulos mostrados en la fig.3.4.a. Los estímulos empleados tenían diferente contraste, una característica que permite medir la actividad del área V1. Ya que la respuesta de fMRI en V1 se incrementa monotónicamente con el contraste (por ejemplo Heeger et al., 2000), se puede utilizar la

magnitud de la señal de fMRI como marcador en V1 para la representación de los dos estímulos. Observaron que la actividad en V1 correlacionaba con el percepto informado por los sujetos: la actividad en V1 se incrementaba cuando los sujetos percibían el estímulo de alto contraste y decrecía cuando percibían el de bajo contraste. Este incremento en la actividad de V1 fue de menor magnitud (43-85%) que la evocada durante una condición control de alternancia física de los estímulos en la que los enrejados se presentaban de forma alternante durante un tiempo, determinado aleatoriamente de la distribución de duraciones durante la condición rival (fig.3.4.b). El patrón de actividad de V1 relacionado con la rivalidad, se mantuvo para las áreas visuales extraestriadas V2, V3, V3a y V4v, lo que parece contrastar con los estudios que encuentran que la actividad relacionada con la rivalidad aumenta en las áreas visuales superiores (Leopold et al., 1996). Este estudio de Polonsky et al. (2000) implica que, en la visión humana, los eventos neuronales críticos para la rivalidad binocular se expresan en áreas tan tempranas como V1.

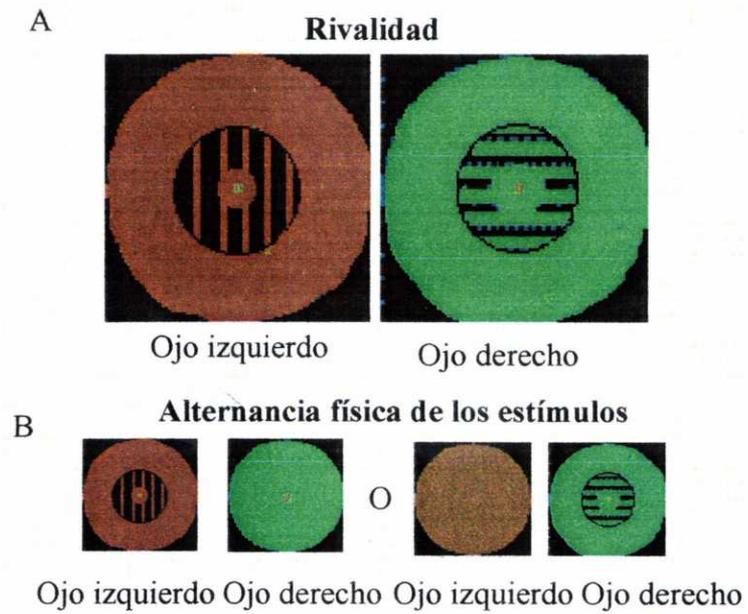


Fig.3.4. Estímulos empleados en el estudio de Polonsky et al. (2000). El enrejado verde y negro es el que posee mayor contraste.

4.RIVALIDAD BINOCULAR: COMPETICIÓN ENTRE LOS OJOS O LOS ESTÍMULOS

Saber qué compite durante rivalidad binocular, el ojo o el estímulo, es importante. De ello deriva el lugar del sistema nervioso visual dónde buscar el locus de la supresión. Si fuese el ojo lo que compite por la dominancia, los mecanismos neurales responsables de la supresión deberían de situarse en una etapa temprana del procesamiento visual, dónde todavía hubiese neuronas que contuviesen información del ojo de origen. Si fuese el estímulo lo que en realidad compitiese por la dominancia perceptual, la supresión se debería situar en una etapa de procesamiento más avanzada.

La rivalidad binocular normalmente se induce presentando a cada ojo un estímulo diferente, cada uno de los cuales forma una figura coherente. Bajo estas condiciones las variables ojo de origen y coherencia del estímulo están íntimamente relacionadas. Esto hace difícil saber si la dominancia se debe al ojo o al estímulo. Kovács, Ppathomas, Yang y Feher (1996) realizaron un experimento en el que la rivalidad se inducía de dos formas diferentes. En la condición de rivalidad convencional presentaron a cada ojo una figura coherente (fig.4.1.a), y en la condición de rivalidad "fragmentada" presentaron a un ojo parte de dos figuras coherentes mientras que el otro ojo veía las otras partes de los estímulos (fig.4.1b). Este último modo de presentación de estímulos rompe la asociación entre ojo de origen y coherencia del estímulo. Observaron que durante la rivalidad convencional la frecuencia de un percepto coherente fue del 60%, mientras que en la condición de rivalidad "fragmentada" la frecuencia fue del 47%. Si la coherencia del

estímulo condujese el percepto de igual forma que lo hace el ojo de origen, en la condición de rivalidad fragmentada el percepto coherente se debería de ver un tiempo similar al que se produce durante rivalidad convencional. Esto les llevó a sugerir que, aunque la coherencia del estímulo es una fuerza poderosa en organizar la percepción, no puede ser completamente independiente del ojo de origen.

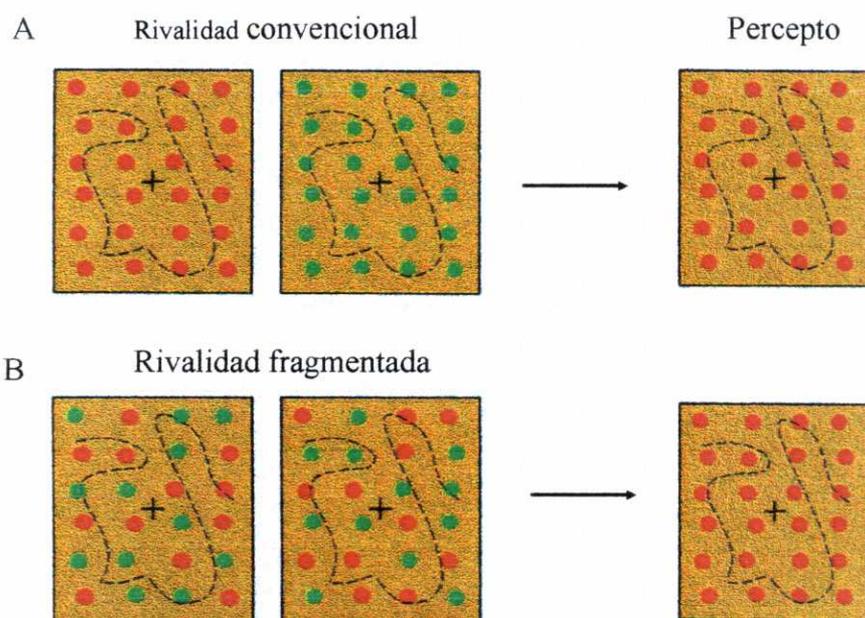


Fig.4.1. A. Estímulos empleados en la rivalidad convencional en los que ojo de origen y coherencia del estímulo están relacionados. B. Parte de los estímulos que forman una figura coherente se presentan a los dos ojos, rompiendo de este modo la relación que generalmente se observa entre ojo de origen y coherencia del estímulo.

La visión de que es el estímulo lo que compete por la percepción durante rivalidad es apoyada por Logothetis, Leopold y Sheinberg (1996). En su estudio presentaron una figura rival coherente a cada ojo e intercambiaron los estímulos entre los ojos cada 333 ms. Además de esto, los dos estímulos rivales (líneas orientadas ortogonalmente) parpadeaban rápidamente a 18 Hz y eran de bajo contraste. Bajo estas condiciones observaron que las fluctuaciones en visibilidad entre los dos estímulos rivales seguían un curso de tiempo que recordaba a la rivalidad convencional. Los cambios perceptuales informados eran más lentos que la velocidad a la que se intercambiaban los estímulos entre los ojos. En consonancia con sus resultados sugirieron que es el estímulo, y no el ojo de origen, lo que compete por la dominancia. Para comprobar la verdadera extensión de esta afirmación, Lee y Blake (1999) realizaron un experimento en el que había dos tipos de ensayos. Unos ensayos imitaban a la rivalidad convencional, y de este modo los sujetos veían enrejados ortogonales. En otros ensayos los enrejados se cambiaban entre los ojos de forma regular entre 1.4 y 6 Hz. Los estímulos parpadeaban a 18 Hz. En los ensayos de rivalidad convencional los sujetos informaban que los cambios percibidos en la orientación de los estímulos eran lentos e irregulares. En los ensayos en los que se intercambiaban los estímulos entre los ojos de forma lenta los observadores veían cambios rápidos y abruptos (lo que evidencia rivalidad entre los ojos). Cuando los estímulos se cambiaban de forma rápida entre los ojos y eran de bajo contraste (condiciones empleadas por Logothetis) los sujetos informaban que percibían cambios lentos similares a los percibidos durante la rivalidad convencional. Esto demuestra que parece haber dos tipos de rivalidad, una de

ojos y otra de estímulos y que las condiciones que deben reunir los estímulos para que se produzca la “rivalidad del estímulo” son mucho más restringidas que las que se necesitan para que se produzca la rivalidad de ojo. Ya que las condiciones que deben reunir los estímulos para que se produzca la una o la otra son diferentes, los mecanismos que las expliquen también deben de ser diferentes.

Experimentos que apoyan la supresión “del ojo” durante la rivalidad se realizaron, entre otros, por Blake, Westendorf y Overton (1980). Ellos desarrollaron el procedimiento de intercambiar los estímulos entre los ojos. Aquí los observadores presionaban una tecla cuando dominaba uno de los estímulos rivales. La presión de la tecla causaba el inmediato intercambio de los estímulos, el estímulo que se estaba viendo por el ojo dominante pasaba al ojo suprimido y viceversa. El resultado perceptual era que el estímulo percibido antes como dominante pasaba ahora a estar suprimido, mientras que el suprimido se convertía en dominante. Otros experimentos son los realizados por Blake y Fox (1974b) y Blake, Yu, Lokey y Norman (1998). En estos se variaba la orientación, la frecuencia espacial o la dirección de movimiento de un estímulo cuando estaba en la fase de supresión, con el resultado de que los cambios permanecían sin detectarse durante varios segundos, en concreto no se detectaban hasta que el ojo pasaba a ser dominante. Estos dos tipos de experimentos apoyan que es el ojo lo que está suprimido en la rivalidad y no el estímulo.

En conclusión, se puede decir que bajo un amplio rango de condiciones es “el ojo” lo que compite por la dominancia. Esto no quiere decir que la supresión se localice en una etapa de procesamiento muy temprana donde sólo hay neuronas monoculares. Es más, por

trabajos psicofísicos de transferencia interocular de postefectos (Blake y Overton, 1979) sabemos que la supresión se sitúa más allá de las neuronas binoculares de V1. Decir que es el ojo lo que compite no quiere decir que todo el estímulo que se presenta a un ojo es dominante por un periodo de tiempo dado, sino que fragmentos dentro de un mismo ojo pueden ser dominantes a la vez que puede haber fragmentos contiguos que estén suprimidos. Esto se basa en que empleando estímulos rivales grandes se suelen percibir fragmentos de los estímulos presentados a los dos ojos ("piecemeal rivalry") (Blake, O'shea y Mueller, 1992). Estas observaciones indican que la rivalidad se produce dentro de regiones locales de cada ojo y que son esas regiones las que compiten por la percepción.

5. RESUMEN INTERMEDIO

Aunque la rivalidad binocular es un fenómeno que se conoce desde hace más de un siglo y sus características psicofísicas se han estudiado en detalle, los mecanismos neurales responsables de este fenómeno son todavía escurridizos. A primera vista, la rivalidad se manifiesta como si en un ojo no existiese estímulo alguno, lo que sugiere que el mecanismo fisiológico que la explique debe de residir en un lugar anterior al sitio donde se combinan las señales que proceden de los dos ojos. Esto hizo que las neuronas monoculares de V1 se presentasen como un candidato ideal para estar implicadas en la rivalidad. Sin embargo, las investigaciones realizadas tanto por Sengpiel et al. (1995) con gatos anestesiados como por Leopold y Logothetis (1996) con monos despiertos, mostraron que no era probable que las neuronas monoculares de V1 estuviesen implicadas en la rivalidad. En vez, mostraron que la etapa más temprana en la que se encuentran indicios de procesamiento diferencial entre los dos estímulos (dominante y suprimido) es en un pequeño porcentaje de neuronas binoculares del cortex visual primario. La mayoría de las neuronas de V1 responden independientemente de que el estímulo sea dominante o suprimido. El porcentaje de neuronas implicadas en la rivalidad aumenta a medida que los registros se realizan en etapas más elevadas del procesamiento visual. Para implicar a unas neuronas en la percepción, estas deben de modular su actividad dependiendo del estímulo percibido. Pero los registros de Logothetis muestran que muchas de las neuronas registradas muestran cambios en su ratio de disparo de "vida corta" y parecen estar más asociados a transiciones perceptuales que a estados perceptuales duraderos. Sólo en el cortex temporal se registraron el tipo de neuronas que mostraban actividad sostenida durante todo el

periodo de dominancia. Este resultado sugiere que no sólo las áreas tempranas y tardías participan en diferente grado durante la rivalidad, sino que también poseen diferentes papeles. Las áreas tempranas pudiendo estar dedicadas a iniciar la rivalidad mientras que las áreas tardías reflejarían la percepción (Leopold y Logothetis, 1999).

Diferentes estudios realizados con fMRI han añadido más evidencia para implicar a las áreas extraestriadas en la rivalidad. Tong et al. (1998) señalaron que las interacciones competitivas que subyacen a la rivalidad están resueltas para cuando la información visual alcanza las áreas FFA y PPA. Lumer et al. (1998) van un paso más allá y postulan que para que se produzca la percepción, las áreas visuales extraestriadas deben de actuar en concierto con centros no visuales (prefrontales, parietales y temporales). Sin embargo, quizás debido a los diseños experimentales empleados en los estudios hasta ahora mencionados, no fue posible implicar al cortex visual primario en la rivalidad. Únicamente disponemos de un estudio para implicar al área V1 en la rivalidad (Polonsky et al., 2000).

Todos estos estudios añaden una importante contribución a los trabajos pioneros de rivalidad realizados con EEG y con técnicas psicoanatómicas. Los primeros habían mostrado una relación entre actividad neural y percepción durante rivalidad binocular, pero no localizaron el sitio de dónde podría provenir tal modulación. Los estudios psicofísicos acotaron los límites de dónde buscar los mecanismos neurales que subyacen a la rivalidad, situándolos en el amplio rango entre V1 y MT. Es con el desarrollo de las modernas tecnologías de registro con lo que se da un gran paso a la hora de investigar las bases neurales de la rivalidad binocular. Pero las nuevas tecnologías también poseen problemas. La limitación de los estudios

con resonancia magnética funcional es que, aunque proporcionan información precisa sobre el lugar neural donde suceden las cosas, proporcionan poca información sobre el tiempo en el que estas suceden. Además se ha comprobado, al menos en el caso de los efectos de la atención selectiva en V1, que la variable temporal es una variable crítica que se debe añadir a los estudios de fMRI (Martinez, Anllo-Vento, Sereno, Frank, Buxton, Dubowitz, Wong, Hinrichs, Heinze y Hillyard, 1999). Ya que los VEPs poseen una gran resolución temporal, sería bueno añadir esta información al conocimiento aportado por la fMRI. Este es el objetivo de los siguientes capítulos.

6. POTENCIALES EVOCADOS VISUALES (VEPs)

6.1. DESCRIPCIÓN DE LOS COMPONENTES EVOCADOS POR LA PRESENTACION DE UN ESTÍMULO CON CONTORNOS

Los potenciales evocados visuales se han demostrado útiles para el estudio del procesamiento visual temprano en la corteza. Spehlmann (1965) estudió la respuesta eléctrica promediada en función de la posición del estímulo en el campo visual. Pero fueron Jeffreys y Axford (1972a, b) los que hicieron el primer intento sistemático para relacionar esos cambios con la organización retinotópica del cortex visual.

Jeffreys y Axford (1972a, b) registraron la respuesta a la presentación rápida de un damero desde 14 electrodos centrados en el inion, la mitad posicionados en una fila longitudinal y la otra mitad en una fila transversal centrada en el inion. Identificaron tres componentes que aparecen dentro de los primeros 150 ms del VEP y que denominaron CI, CII y CIII. La latencia de estos tres componentes variaba dependiendo de la luminosidad del estímulo. Reducir la intensidad del estímulo resultaba en un incremento proporcional en la latencia y un decremento en la amplitud de todos los componentes (Kriss y Barret, 1985). De estos tres componentes sólo los dos primeros se han estudiado a fondo, debido a que CIII es más variable en la forma.

Jeffreys y Axford (1972a, b) observaron que estos componentes variaban su polaridad dependiendo del lugar dónde el estímulo incidía en la retina. Utilizando estímulos mayores de 2° observaron que los estímulos presentados en el hemicampo visual inferior producían un CI positivo, mientras que la estimulación del hemicampo visual superior daba lugar a un CI

negativo. CI era máximo en la línea media. La estimulación del hemicampo visual inferior evocaba un CI que alcanzaba su máxima amplitud en electrodos más posteriores que la estimulación del hemicampo visual superior. CII mostraba polaridad opuesta a CI. De este modo era positivo cuando se estimulaba el hemicampo visual superior y negativo cuando se estimulaba el inferior (ver fig.6.1).

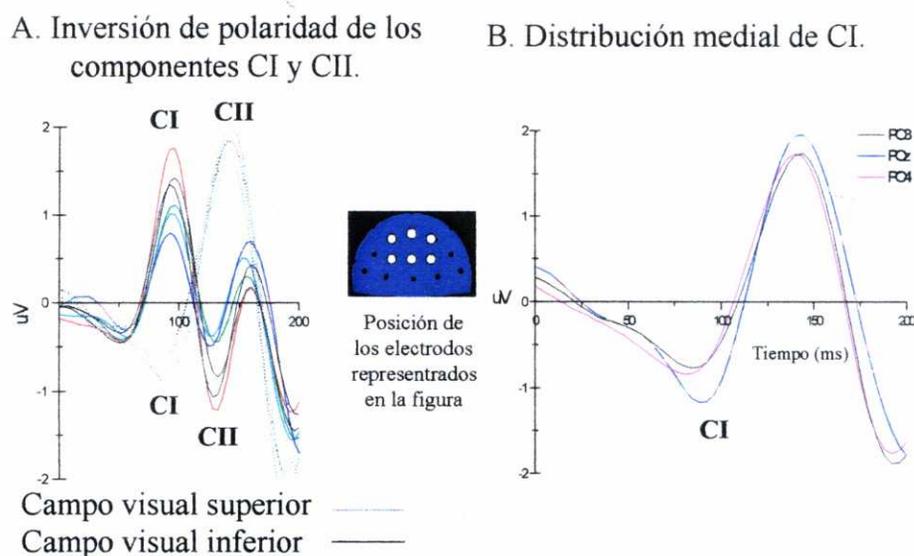


Fig.6.1. Respuesta evocada a la aparición de un damero en el hemicampo visual superior e inferior (A) y superior (B). En el recuadro del medio se muestran los electrodos utilizados.

La estimulación del hemicampo visual derecho o izquierdo evocaba un CI con polaridad positiva en los electrodos contralaterales al hemicampo estimulado e invertía de polaridad en los electrodos situados en el hemisferio ipsilateral (fig. 6.2).

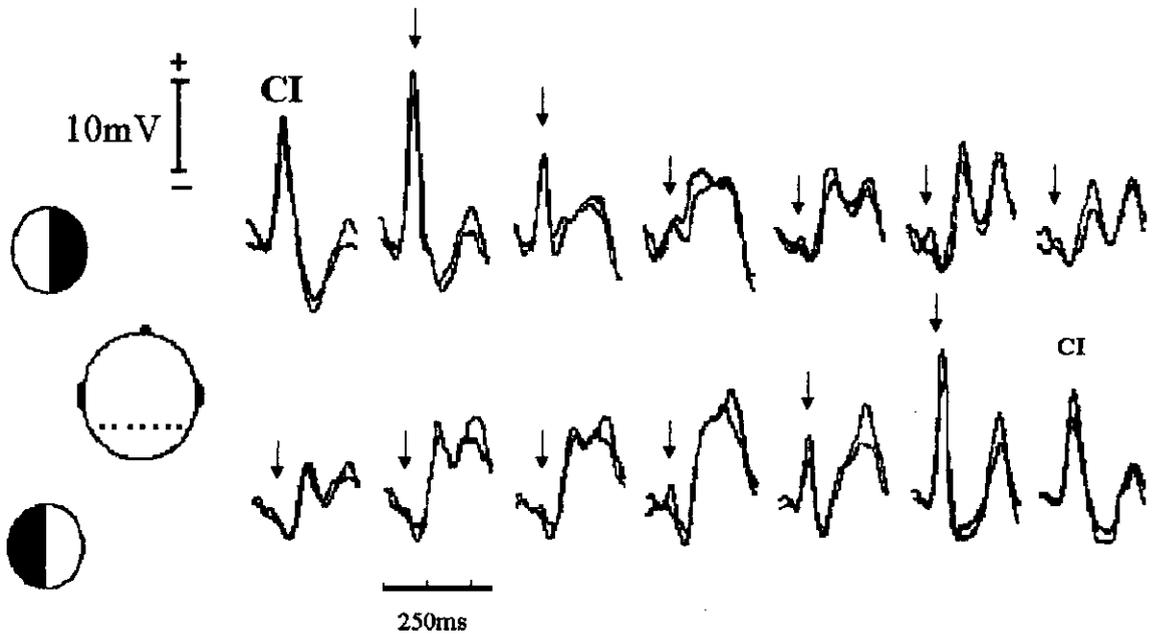


Fig.6.2. Respuesta evocada a la aparición de un damero en el hemicampo visual derecho e izquierdo (Jeffreys y Axfröd, 1972). La región sombreada muestra dónde se presentó el estímulo. Se muestran dos sesiones diferentes, representadas por dos diferentes trazos.

Las distribuciones que observaron cuando estimulaban de forma independiente los distintos cuadrantes del campo visual eran ligeramente diferentes. Así, mientras que para los cuadrantes superiores CI era negativo, de poca amplitud y alcanzaba su mayor amplitud bien en la línea media bien en el hemisferio ipsilateral al hemicampo estimulado, para los cuadrantes inferiores CI era claramente asimétrico, mostrando una amplitud positiva mayor en los electrodos contralaterales al hemicampo estimulado que decrecía abruptamente a través

línea media.

6.2. ORIGEN NEURAL DE CI

La topografía que muestran estos componentes se puede relacionar con la anatomía de las áreas corticales visuales. Jeffreys y Axford se centraron principalmente en el primero de estos componentes (CI). Las inversiones de polaridad observadas en CI les llevó a sugerir que el área cortical dónde se originase tendría que tener orientaciones invertidas para la representación de cada hemisferio. Teniendo en cuenta la anatomía de V1 y su organización retinotópica (fig.6.3), propusieron que CI podría reflejar la organización retinotópica del cortex visual primario.



Fig.6.3. Mapa del campo visual en V1. Cada área del cortex visual primario se encarga de analizar partes específicas del campo visual. (Manson y Kandel, 1991).

Asumieron una representación cruciforme del cortex estriado en la que cada cuadrante del campo visual estaba representado por una porción del cortex. Los cuadrantes visuales superiores se representan en la mitad inferior de la cisura calcarina, y los cuadrantes visuales inferiores se representan en la mitad superior de la misma. Cada cuadrante visual, derecho e izquierdo, se representa en la parte contralateral de la cisura calcarina. A causa de las orientaciones invertidas de las regiones del cortex en lados opuestos, bien del espacio interhemisférico o de la cisura calcarina, los potenciales asociados con tales regiones tenderán a cancelarse (fig.6.4). Los potenciales producidos por estimulación del hemicampo visual superior e inferior deben originarse principalmente en las regiones corticales que forman el 'suelo' y el 'techo', respectivamente, de las dos cisuras calcarinas. Similarmente, los potenciales producidos por estimulación de los hemicampos visuales derecho e izquierdo deben surgir principalmente en la porción medial contralateral del cortex estriado.

Esta disposición del cortex estriado predice distribuciones que invierten de polaridad en la línea media cuando se estimula el hemicampo visual derecho e izquierdo y distribuciones de polaridad opuesta cuando se estimulan el hemicampo visual superior e inferior.

Este esquema del cortex estriado no sólo predice bien la distribución y polaridad de CI cuando se estimulan los diferentes hemicampos visuales sino que también permite explicar las variaciones observadas cuando se estimulan los diferentes cuadrantes. De esta forma, la estimulación de uno de los cuadrantes visuales superiores o inferiores dará lugar a un par de dipolos, que son los que corresponden a estimular independientemente los dos octantes que forman cada cuadrante. En concreto, los octantes verticales se proyectan en la porción medial

del cortex estriado mientras que los octantes horizontales se representan en la fisura calcarina. El potencial que resulta de estimular un determinado cuadrante es la suma de los potenciales asociados a los dos octantes que lo constituyen.

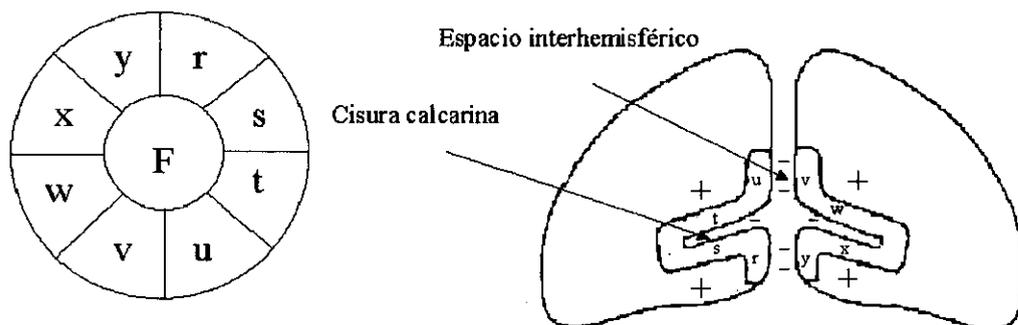


Fig.6.4. Representación esquemática del modelo cruciforme del cortex estriado. Figura tomada de Buttler et al. (1987).

La propuesta de Jeffreys y Axford de que el componente CI se origina en cortex estriado ha sido cuestionada por algunos investigadores (ver tabla 1).

<u>Autores</u>	<u>Origen neural de CI</u>
Biersdorf (1974)	Área 17
Bodis-Wollner et al. (1972)	Área 17
Butler et al. (1987)	Área 17
Clark et al. (1995)	Área 17
Darcey et al. (1980)	Área 17
Jeffreys y Axford (1972 a, b)	Área 17
Kriss y Halliday (1980)	Área 17
Mangun et al. (1993)	Área 17
Parker et al. (1982)	Área 17
Serevro (1987)	Área 17
Edwards y Drasdo (1989)	Área 18
Lesevre y Joseph (1979)	Área 19
Ossenblok y Spekreijse (1991)	Área 18
Maier et al (1987)	Área 18 ó 19

Tabla 1. Conclusiones de estudios considerando las áreas visuales que dan lugar al primer componente que aparece tras la súbita aparición de un damero. Área 17 = cortex visual primario, cortex estriado o V1.

Lesevre y Joseph (1979) observaron diferencias en la distribución sobre el cuero cabelludo cuando el componente CI tenía polaridad negativa y positiva, siendo el primero de ellos menor en amplitud y localizándose el pico en electrodos más anteriores que el segundo de ellos. Además encontraron que cuando los estímulos se presentaban en el hemisferio visual inferior, CI en el 40% de los sujetos aparecía como una onda que alcanzaba su máximo en la línea media, mientras que en el 60% de los sujetos aparecía como dos picos simétricos normalmente localizados cerca de la línea media. Cuando los estímulos se presentaban en el hemisferio visual superior, CI siempre alcanzaba su pico en la línea media de electrodos. Sugirieron que esta distribución no era compatible con un origen estriado de CI, ya que si este fuese el caso, los dipolos que se formarían al estimular independientemente el hemisferio visual superior o inferior estarían muy cerca los unos de los otros, lo que haría que las distribuciones fuesen muy similares. Lesevre y Joseph propusieron que estos resultados son compatibles con un generador neural del componente CI en V3, ya que la porción de la misma que representa el hemisferio superior y el inferior están muy alejadas la una de la otra (ver fig.6.5). En esta situación, los potenciales generados por estímulos presentados en el hemisferio visual inferior estarían representados en la parte de V3 dorsal. Esto haría que los electrodos situados sobre la superficie del cuero cabelludo estuviesen muy próximos a esta área, pudiendo dar lugar a que se registrasen dos picos bien diferenciados. Los potenciales generados por estímulos presentados en el hemisferio superior, surgirían de la parte ventral de V3 (también llamada VP), un área que dista bastante de los electrodos. Esto haría que se registrase un potencial con un único pico en la línea media y de menor amplitud.

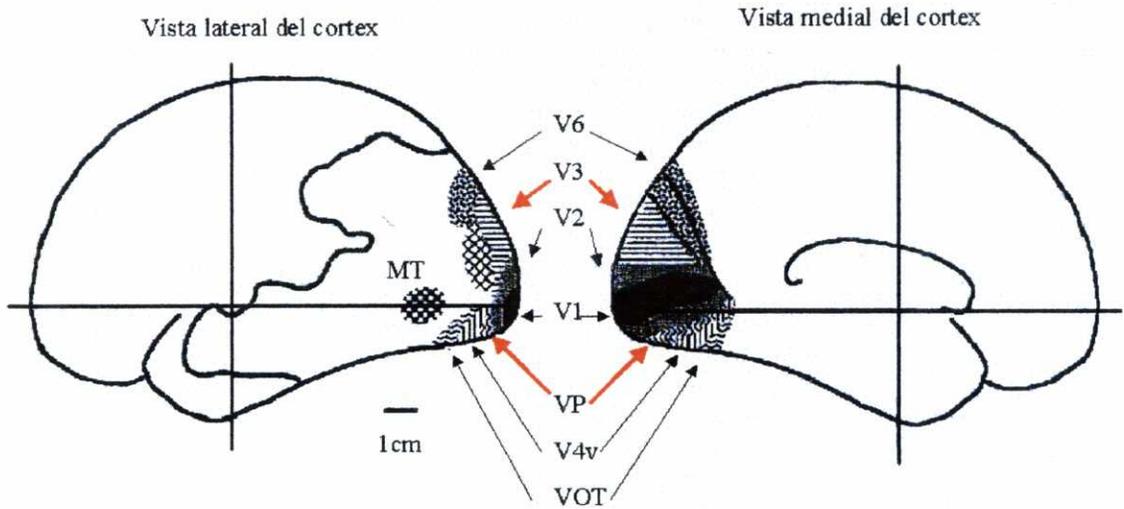


Fig.6.5. Disposición aproximada de las áreas visuales en el cerebro humano (Gulyás, 1997)

Esta conclusión de Lesevre parece que pasó por alto la influencia de un componente temprano (curso de tiempo similar al de CI), siempre positivo y que aparece en áreas extraestriadas contralaterales al hemicampo estimulado. Clark, Fan y Hillyard (1995) propusieron que este P100 podría cambiar la aparente topografía del componente CI. Esta confusión de componentes, por parte del grupo de Lesevre, podría haber resultado del pequeño número de electrodos empleados en sus registros (9 electrodos en forma de cruz). Esto podría haber llevado a no registrar de forma óptima el P100 lateral y mal interpretar el origen neural

de CI. Clark, Fan y Hillyard diferenciaron el CI del simultáneo P100 por la mayor sensibilidad de CI a cambios en la posición del estímulo. Al igual que Jeffreys y Axford (1972) notaron que CI variaba su polaridad y topografía de forma que era consistente con un origen estriado.

Otro motivo que ha llevado a cuestionar que CI se genera en el cortex estriado es que fracasa en predecir los efectos de estimulación foveal (Butler, 1987; Lesevre, 1982 y Lesevre y Joseph, 1979). Se cree que esta parte del campo visual, la fovea, está representada en el polo posterior del lóbulo occipital mientras que el campo periférico se representa en la superficie medial y en la cisura calcarina (fig.6.6, arriba). Con esta disposición del cortex estriado, se presupone que si CI se originase en el cortex estriado, la estimulación de la fovea haría que los electrodos posteriores registrasen un CI negativo que no invirtiese de polaridad. Pero pudiera ser que la fovea no se represente únicamente en el polo occipital, sino que también abarque parte de la pared medial y de la cisura calcarina (Horton y Hoyt, 1991)(ver fig.6.6, abajo), por consiguiente, la estimulación selectiva de la misma debería dar lugar a unos VEPs que invirtiesen de polaridad de igual forma que cuando se estimula la periferia.

7. EXPERIMENTO CON MEDIDAS ELÉCTRICAS 1

7.1 OBJETIVO

Un único estudio implicó al área visual V1 en la rivalidad binocular (Polonsky et al., 2000). Ya que este experimento se realizó con una técnica que posee escasa resolución temporal (fMRI), no es seguro que los efectos ahí encontrados se originen por el paso inicial de la información visual a través del área V1. Esa actividad podría reflejar una reentrada (“feedback”) procedente de áreas visuales superiores. Si la actividad registrada por ellos se originase por el paso inicial de la información a través de V1, utilizando el procedimiento adecuado, se debería de poder captar con una técnica que posea una buena resolución temporal. El objetivo de este experimento es comprobar, con registros eléctricos, si la actividad en el área visual V1 responde de forma diferente dependiendo del estado en el que se encuentren los estímulos (dominante o suprimido).

7.2. MÉTODOS Y MATERIALES

Sujetos. Seis mujeres (edades comprendidas entre los 21 y 27 años) y un hombre (37 años), con visión normal o corregida a normal, participaron en el experimento.

Procedimiento. Los estímulos, que se presentaron sobre un fondo oscuro en un monitor VGA, se veían a través de un estereoscopio de espejos. Se utilizó el MEL (MicroExperimental Laboratory) como programa de presentación de estímulos. En este experimento para inducir rivalidad se presentó un estímulo diferente a cada ojo con un tamaño de 2 X 2°. El ojo izquierdo siempre se estimuló con un patrón de rayas verticales

rojas y grises, mientras que el ojo derecho se estimuló con rayas horizontales verdes y grises. Para ayudar a la fusión se añadió un cuadrado gris a forma de marco que redondeaba a los estímulos (fig.7.1 arriba). El sujeto, que estaba dentro de una habitación insonorizada, debía mantener la mirada todo el tiempo en un punto de fijación, situado en el punto medio de ambos estímulos. Su tarea consistía en indicar, presionando una de dos teclas con su mano derecha, qué estímulo percibía. La longitud de los periodos de dominancia se definió como el intervalo temporal que transcurría desde que el sujeto presionaba una tecla indicando que sólo veía uno de los dos estímulos, hasta que percibía el otro estímulo o una mezcla de ambos, momento en que soltaba la tecla.

Una vez que el sujeto indicaba cuál de los dos estímulos dominaba, y dentro de un intervalo temporal aleatorio de 300-400 ms, se presentaba un ajedrezado, también de forma aleatoria en la mitad inferior de uno de los dos estímulos. Los ajedrezados eran blancos y negros, tenían un tamaño de $2 \times 1^\circ$, el tamaño de los cuadrados que lo componían era de $12'$ y la luminancia media del mismo era de 54 cd/m^2 . Estos se presentaban durante 28 ms. (fig.7.1 inferior).

La tarea se dividió en 18 bloques de 40 periodos de dominancia cada uno. Ni en el primer ni último bloque se presentaron ajedrezados o probes, ni tampoco durante la primera fase de dominancia de cada bloque.

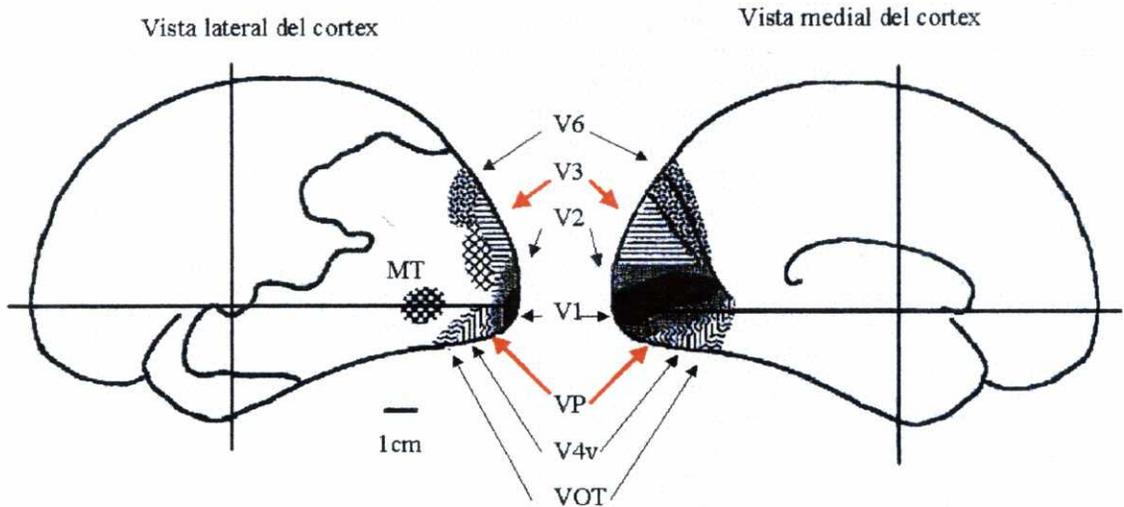


Fig.6.5. Disposición aproximada de las áreas visuales en el cerebro humano (Gulyás, 1997)

Esta conclusión de Lesevre parece que pasó por alto la influencia de un componente temprano (curso de tiempo similar al de CI), siempre positivo y que aparece en áreas extraestriadas contralaterales al hemicampo estimulado. Clark, Fan y Hillyard (1995) propusieron que este P100 podría cambiar la aparente topografía del componente CI. Esta confusión de componentes, por parte del grupo de Lesevre, podría haber resultado del pequeño número de electrodos empleados en sus registros (9 electrodos en forma de cruz). Esto podría haber llevado a no registrar de forma óptima el P100 lateral y mal interpretar el origen neural

Los "epochs" del EEG se extendían desde 100 ms antes de la presentación del damero hasta 750 ms después. Los artefactos producidos en el EEG por parpadeos o por movimientos oculares se corrigieron con el procedimiento de Gratton, Coles y Donchin (1983). Los "epochs" que contenían amplitudes mayores de 75 μ V se excluyeron de los análisis. Después de esto, los segmentos de EEG se promediaron de acuerdo con la condición de rivalidad a la que pertenecían (dameros presentados al ojo dominante, dameros presentados al ojo suprimido).

7.3.RESULTADOS

Cuando los dameros se presentaban al ojo dominante, la duración media de la fase de dominancia aumentaba, comparado con la condición control en la que no se presentaba ningún damero, aunque esta comparación no resultó ser significativa. Asimismo, cuando los ajedrezados aparecían en el ojo suprimido, la longitud de las fases de dominancia se reducía, de nuevo esto comparado con la condición control. A diferencia de antes, esta comparación fue significativa ($F(1,6) = 11.27, p < 0.01$). (Ver fig.7.2).

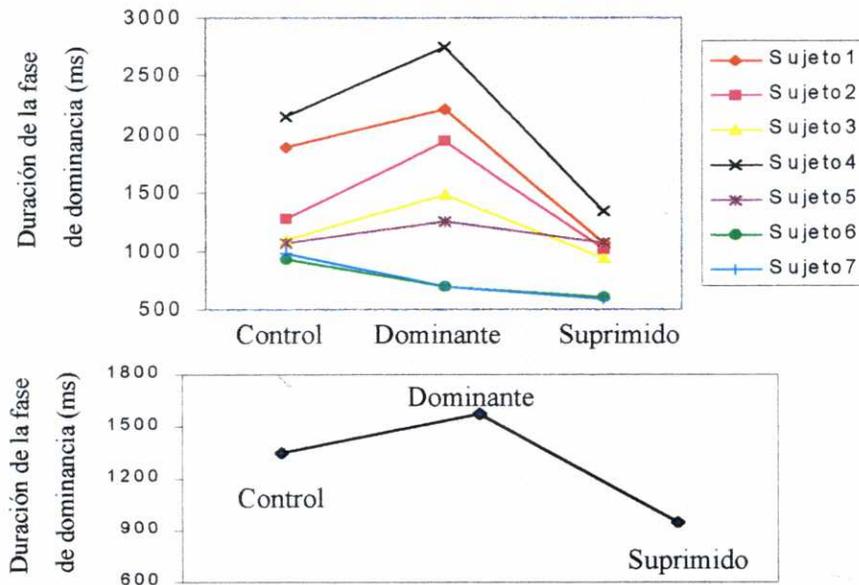


Fig.7.2. Duración media de las fases de dominancia en función de la condición de rivalidad en que se presentó o no el damero. Arriba se representan las duraciones medias de dominancia perceptual para cada sujeto. Abajo se representa el promedio de todos los sujetos.

La fig. 7.3 muestra los ERPs (Event-Related Potentials) cuando el damero se presentó en dominancia y en supresión. Se pueden ver dos efectos, uno temprano (que se extiende desde 70 ms hasta 300 ms) y otro tardío (que abarca de 400 ms hasta 700 ms). Como se observa, las diferencias en los ERPs entre ambas condiciones (dominancia y supresión) son constantes en el rango de CI a CIII, extendiéndose unos 100 ms después

en el tiempo. Comparaciones realizadas con la *t* de Student entre las dos condiciones de rivalidad sobre intervalos de 50 ms consecutivos promediados mostraron diferencias significativas en la ventana temporal que se extiende de los 70 ms a los 240 ms. El ERP fue más positivo durante dominancia que durante supresión, encontrándose la mayor diferencia en el electrodo Pz ($1.20\mu\text{V}$, $t(1,6) = 2.71$, $p < 0.03$).

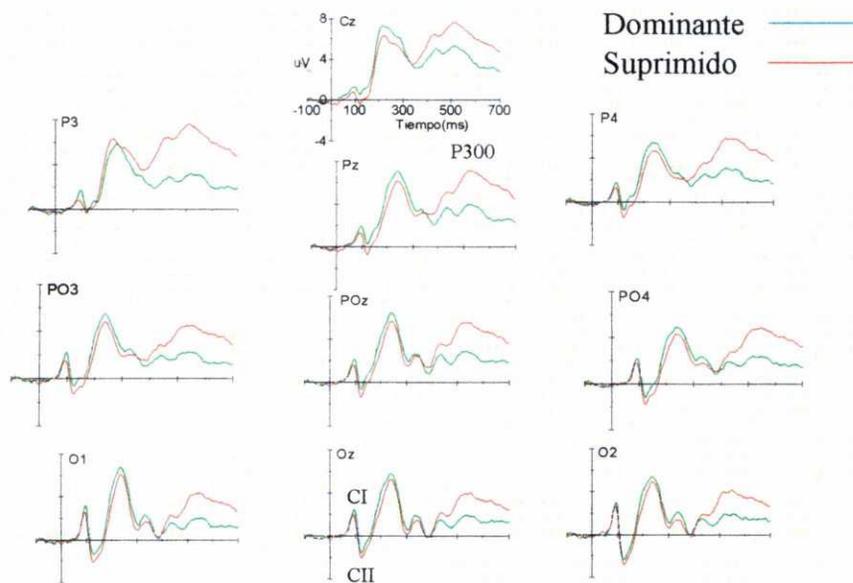


Fig.7.3. ERPs correspondientes a los electrodos señalados. La gráfica superior muestra los valores de los ejes.

El efecto tardío que se observa entre dominancia y supresión es evidente desde los 400 hasta los 700 ms. Consiste en una deflexión positiva asociada a los ERPs en supresión y está ampliamente distribuida con un máximo en parietales, alrededor de los 550 ms. Este hallazgo se confirmó promediando el voltaje entre 400 y 600 ms y

comparando las dos condiciones de rivalidad. En Pz la diferencia fue $3.94 \mu\text{V}$, $t(1,6) = 3.62$, $p < 0.01$. (ver fig. 7.3).

7.4.DISCUSIÓN

Se encontraron dos diferencias importantes entre dominancia y supresión. Una de ellas temprana (70-240 ms) y otra tardía (400-700 ms). La diferencia entre las dos condiciones rivales comienza tan temprano como el componente CI (70 ms) y es constante hasta los 240 ms. Esto sugiere la presencia de un componente endógeno (un potencial eléctrico que no es evocado por las características físicas del estímulo) que se solapa sobre los componentes exógenos. Este componente endógeno, que llamamos RRP (Rivalry-Related Potential), parece ser un correlato neural de la rivalidad binocular.

El RRP mostró una polaridad positiva y una amplia distribución (fig.7.4). La polaridad positiva del RRP es compatible con un generador en el cortex visual primario. Los estímulos presentados en el hemisferio visual inferior se proyectan en la mitad superior de la cisura calcarina, haciendo que se registre un potencial positivo en electrodos situados en la línea media (ver apartado 5). Sin embargo, su amplia distribución sugiere que pudieran estar implicados en sus orígenes neurales un número amplio de generadores corticales o incluso una estructura subcortical. En el siguiente experimento exploraremos estas dos posibilidades.

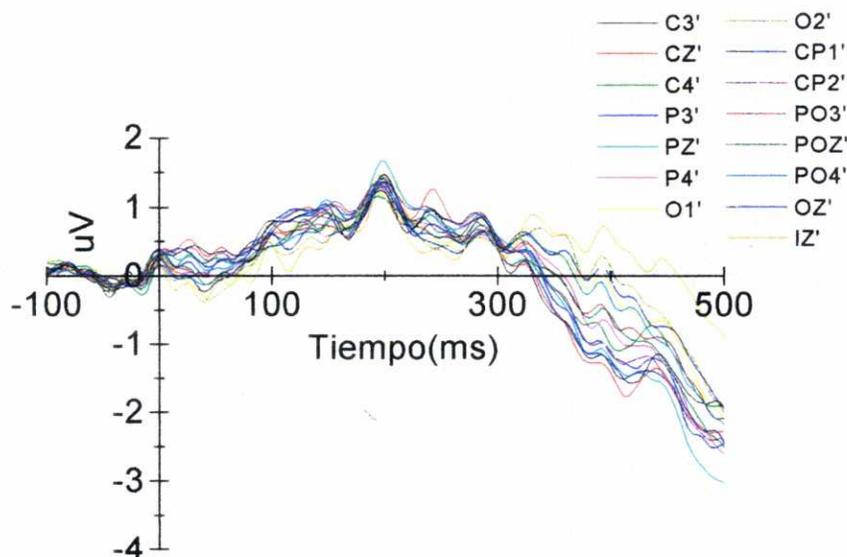


Fig.7.4. El RRP se aísla sustrayendo los ERPs a dameros presentados en dominancia de los ERPs a dameros presentados en supresión. Representación del RRP en los electrodos próximos a la línea media. La negatividad que se observa sobre los 400 ms corresponde a la deflexión positiva asociada a los VEPs en supresión (P300).

Posterior al RRP hay una diferencia eléctrica tardía, que comprende desde 400 hasta 700 ms. Esta deflexión positiva asociada a los ERPs en supresión puede explicarse del siguiente modo: la aparición del damero en el ojo suprimido produce un cambio en la dominancia perceptual, es decir, el estímulo que se estaba percibiendo dejaba de ser dominante, lo que lleva asociado un cambio relevante en la tarea. Por el tiempo en que se manifiesta, su distribución parietal y su relación con la ejecución esta deflexión positiva recuerda a un P300 (ver fig.7.3).

8. EXPERIMENTO CON MEDIDAS ELÉCTRICAS 2

8.1. OBJETIVO

El experimento anterior mostró la existencia de un potencial endógeno (RRP) que parece reflejar diferencias en el procesamiento entre estímulos dominantes y suprimidos. El objetivo de este experimento es intentar averiguar dónde se origina el RRP. Del experimento anterior sabemos que el RRP es un potencial positivo y de amplia distribución. Su polaridad positiva es compatible con un generador neural en V1. Si el RRP se originase en V1, presentando los daderos en el hemisferio visual superior deberíamos de registrar un RRP que tuviese una polaridad invertida a la del experimento anterior, en este caso la polaridad del RRP debería de ser negativa.

8.2. MÉTODOS Y MATERIALES

Sujetos. 12 sujetos, con visión normal o corregida a normal, participaron de forma voluntaria en el experimento.

Procedimiento. La tarea del sujeto y parámetros de los estímulos fueron iguales al Experimento 1. Varió el tamaño de los estímulos (en este experimento tuvieron un tamaño de 2,5 X 2,5°), la localización de los daderos en el campo visual (aquí los daderos se presentaban, de forma aleatoria, bien en la mitad superior bien en la mitad inferior del estímulo) y el número de bloques y ensayos (en este experimento los sujetos relajaron 30 bloques de 2 minutos cada uno).

Los segmentos de EEG se promediaron de acuerdo con la condición de rivalidad a la que pertenecían (dameros presentados al ojo dominante, dameros presentados al ojo suprimido) y a la localización del damero en el campo visual (hemicampo visual superior y hemicampo visual inferior).

8.3.RESULTADOS

Igual que sucedió en el experimento anterior, cuando los dameros se presentaban en el ojo dominante las fases de dominancia eran mayores, comparado con los ensayos control en los que no se presentaba el ajedrezado ($F(1,11)=16.94$, $p<.002$). Similarmente pero a la inversa, cuando los dameros se presentaban al ojo suprimido la duración media de las fases de dominancia eran menores, también comparado con la condición control ($F(1,11)=38.85$, $p<.000$) (fig. 8.1).

La figura 8.2 muestra los ERPs para dameros presentados en el hemicampo visual inferior y superior. La estimulación del hemicampo visual inferior evoca un CI positivo (alcanza su mayor amplitud a los 96 ms) seguido por un CII negativo (pico a los 128 ms). De forma inversa, cuando el damero se presenta en el hemicampo visual superior, se registra un CI negativo (pico a los 88 ms) seguido de un CII positivo (máximo a los 148 ms). El componente CIII, que aparece sobre las 200 ms, siempre es negativo, no importa si la probe se presenta en el campo visual superior o inferior.

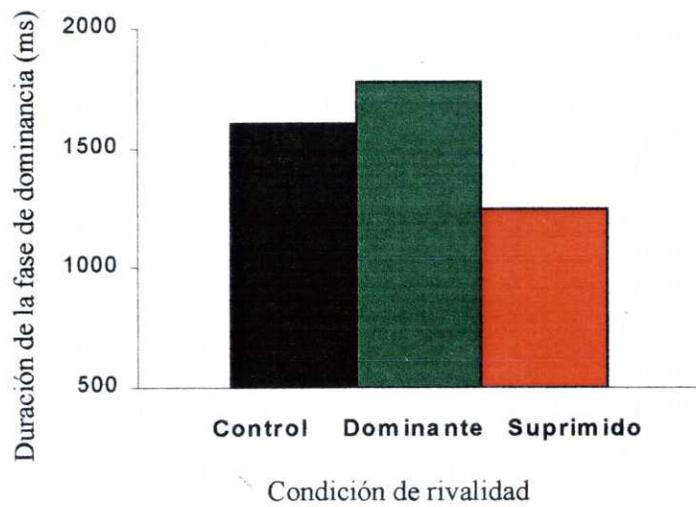


Fig.8.1. Duración media de las fases de dominancia en función de la condición de rivalidad en que se presentó o no el damero.

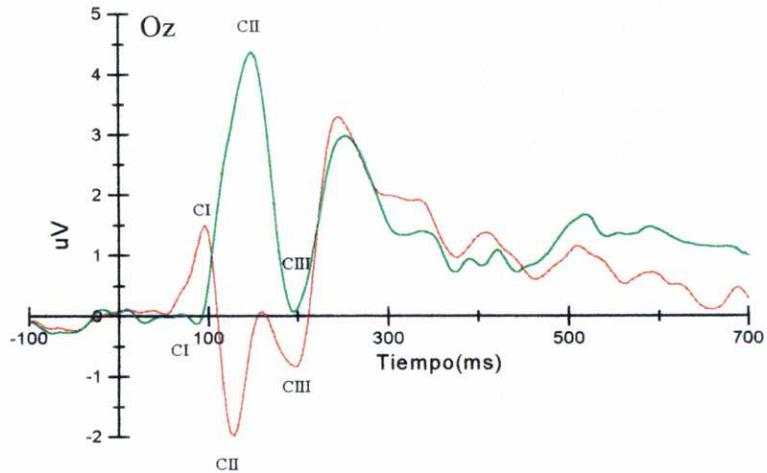


Fig.8.2. ERPs registrados a la aparición del damero en dominancia en el hemicampo visual superior (verde) e inferior (rojo).

Para saber si los componentes CI y CII, que se supone tienen un origen estriado y extraestriado respectivamente, estaban modulados por la rivalidad binocular, los ERPs a probes presentadas en el hemisferio visual inferior se restaron de los ERPs a probes presentadas en el hemisferio visual superior. El resultado de esta sustracción es que la única actividad que se debe observar es aquella que proviene de regiones organizadas como VI, mientras que toda actividad que no proviene de un área así organizada debe desaparecer. Esta sustracción se hizo tanto para estímulos presentados en dominancia como para estímulos presentados en supresión. La figura 8.3 muestra que hay un completo solapamiento entre la condición de dominancia y supresión que se extiende de los 50 hasta los 200 ms.

La figura 8.4 muestra el resultado de restar las condiciones de dominancia y de supresión cuando se estimuló el hemisferio superior e inferior. En ambos casos aparece un potencial positivo de larga duración que comienza muy temprano (50-70 ms), y aunque también está ampliamente distribuido, ahora parece que muestra una distribución de potencial más posterior que la encontrada en el experimento anterior (ver fig.8.5).

El RRP parece dividirse en dos partes, una temprana que se extiende de los 50 a los 180 ms y otra tardía que abarca de los 225 hasta cerca de los 500 ms. Un ANOVA 2 (ojo dominante: izquierdo, derecho) X 2 (ojo estimulado: izquierdo, derecho) X 2 (localización del damero: arriba, abajo) realizado punto a punto mostró que había diferencias en los ERPs entre cuando el damero se presentaba en el ojo dominante Vs cuando se presentaba en el ojo suprimido en casi todos los sitios parietales y occipitales. Estas se extendían desde 80 a 150 ms y desde 210 a 500 ms. ($p < .05$).

Aunque el comienzo del RRP es muy temprano, no es probable que tenga su origen en las mismas áreas que los componentes exógenos, ya que la distribución que ambos muestran sobre el cuero cabelludo es diferente. A esto se le debe añadir que, independientemente del hemicampo visual estimulado, el RRP no invierte su polaridad.

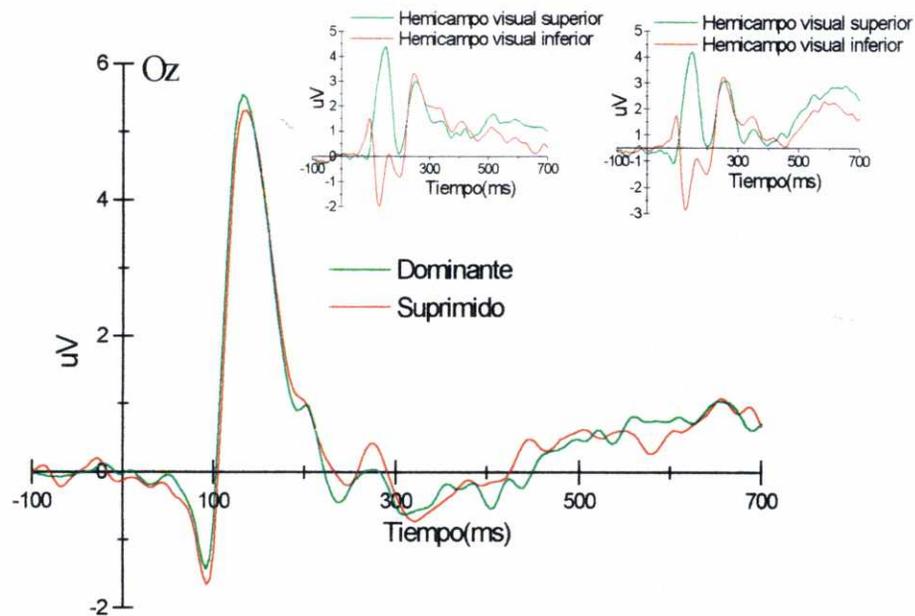


Fig.8.3. Cada una de las gráficas pequeñas representa los ERPs a probes presentadas en dominancia (izquierda) y supresión (derecha). La sustracción de las ondas mostradas en cada una de las gráficas se compara en la gráfica principal.

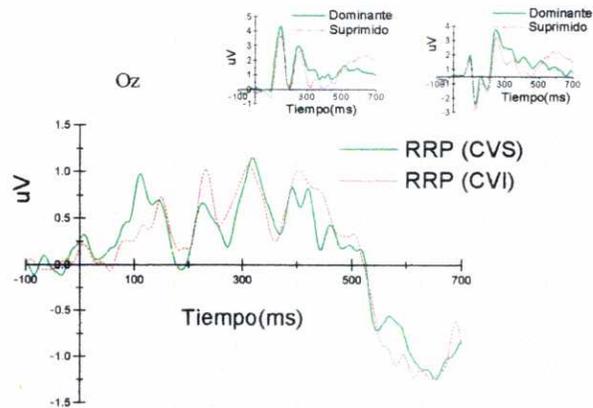


Fig.8.4. Cada una de las gráficas pequeñas muestran los ERPs a probes presentadas en dominancia y supresión. Derecha (cuando se estimó el hemisferio visual superior), izquierda (cuando se estimó el hemisferio visual inferior). La gráfica principal muestra la no inversión de polaridad del RRP.

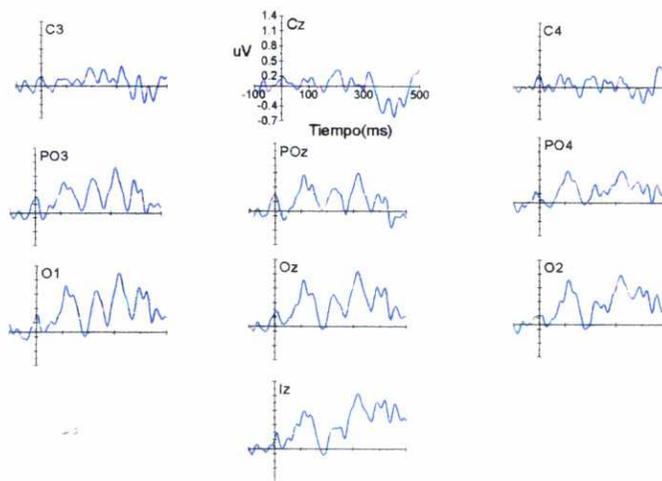


Fig.8.5. Distribución y polaridad del RRP registrado a probes presentadas en el hemisferio visual superior. Los valores de los ejes se muestran en el electrodo Cz.

8.3.1. EXCLUSIÓN DE LAS FRECUENCIAS BAJAS

Debido a que el potencial endógeno RRP pudiera ocultar alguna diferencia entre cuando el damero se presenta en dominancia y cuando el damero se presenta en supresión en los componentes sobre los que se solapa, analizamos los datos excluyendo las bajas frecuencias con un filtro de entre 5 y 20 Hz.

Al no contener los potenciales evocados bajas frecuencias aparecen dos diferencias entre cuando la probe se presenta en dominancia y cuando la probe se presenta en supresión. Una de las diferencias es muy temprana, anterior al componente CI. Este componente (al que nos referiremos como N70, ver discusión) pica a los 60 ms, posee siempre una polaridad negativa, con independencia del hemicampo estimulado y manifiesta su máxima amplitud en los electrodos parieto-occipitales alejados de la línea media. Su presencia es más evidente cuando se estimula el hemicampo visual inferior, ya que su polaridad es opuesta a la de CI (ver fig.8.6)

El componente N70 es más negativo cuando los dameros se presentan durante dominancia que durante supresión en los electrodos situados sobre el hemisferio izquierdo. Esto se confirmó con un ANOVA 2 (ojo dominante: izquierdo, derecho) X 2 (ojo estimulado: izquierdo, derecho) X 2 (localización del damero: arriba, abajo) realizado promediando el voltaje entre 30 y 80 ms. El ANOVA mostró un efecto significativo en la interacción ojo dominante X ojo estimulado en electrodos parieto-occipitales y occipitales situados en el hemisferio izquierdo, alcanzándose la máxima significación en el electrodo O1 ($F(1,11)=15.14, p<.003$) (fig.8.7).

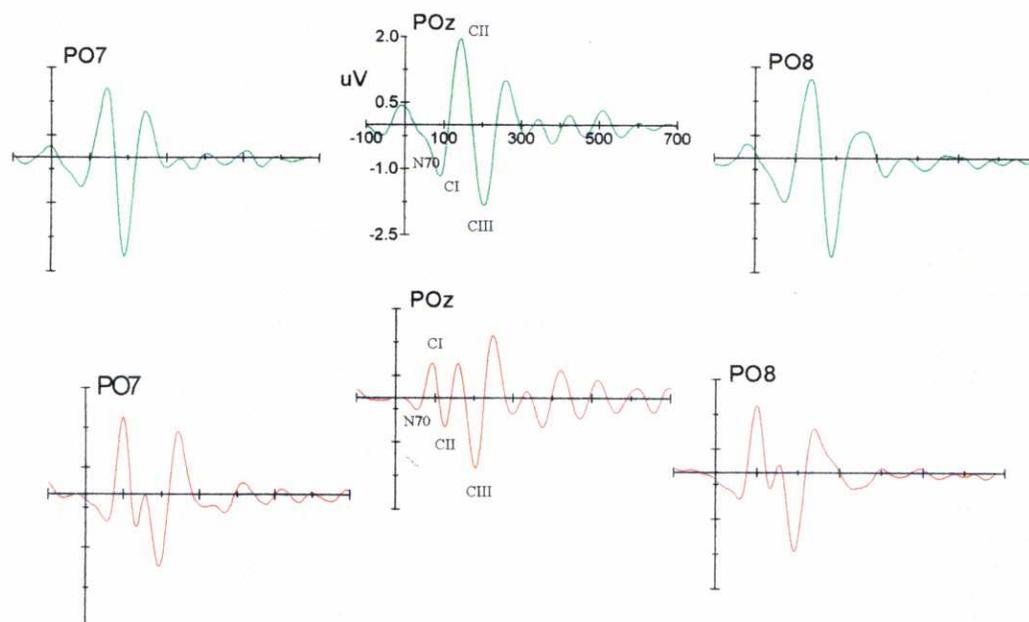


Fig.8.6. ERPs elicited by the presentation of the damero in the superior (above) and inferior (below) dominance. ERPs filtered between 5 and 20 Hz.

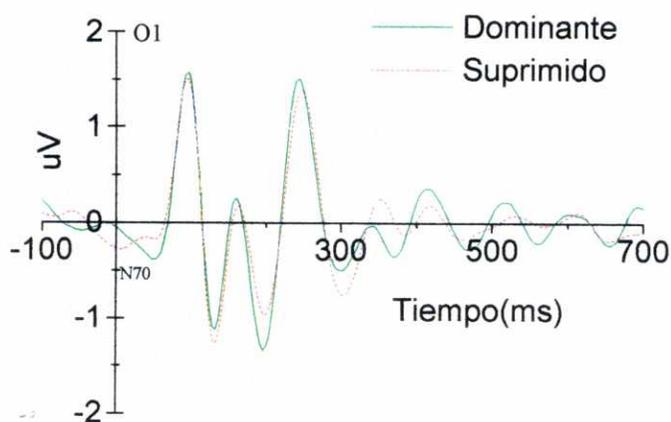


Fig.8.7. ERPs to dameros presented in the inferior visual hemifield. Figure showing the modulation of the component N70. Filter 5-20 Hz.

Otra diferencia que se encuentra es tardía. Esta aparece sobre los 190-200 ms y se manifiesta en el componente CIII. Cuando las probes se presentan en dominancia, el componente CIII es más negativo que cuando las probes se presentan en supresión (ver fig.8.8). Un ANOVA 2 (ojo dominante: izquierdo, derecho) X 2 (ojo estimulado: izquierdo, derecho) X 2 (localización del damero: arriba, abajo) efectuado sobre el pico de CIII, reveló un efecto significativo en la interacción ojo dominante X ojo estimulado. Esta interacción fue significativa en los todos los electrodos occipitales y en los parietales y parieto-occipitales más alejados de la línea media (la mayor significación se alcanzó en el electrodo PO7 ($F(1,11)=10.79$, $p<0.007$)).

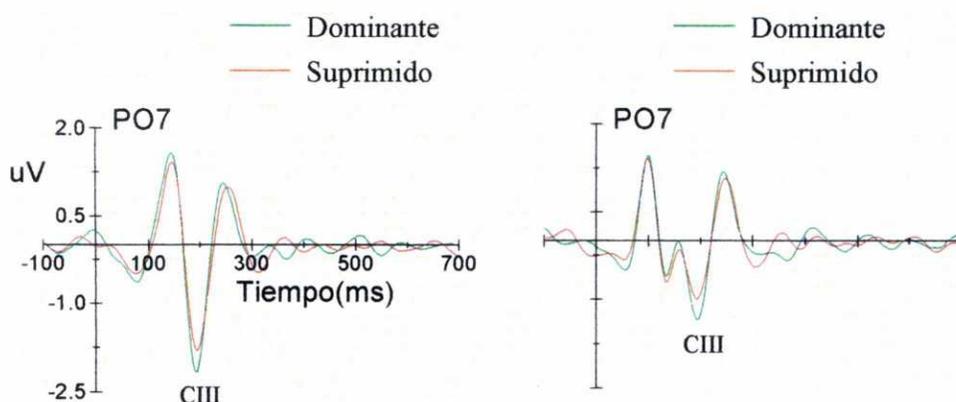


Fig.8.8. ERPs a daderos presentados dominancia y supresión en el hemicampo visual superior (izquierda) e inferior (derecha). Diferencias entre dominancia y supresión en el componente CIII. Filtro 5-20 Hz.

8.4. DISCUSIÓN

De forma similar al experimento anterior, cuando los dameros se presentan en el ojo suprimido se produce un cambio en la percepción de los sujetos, lo que lleva asociado un cambio relevante en la tarea. En la figura 8.9 se representa el P300 asociado con esta interrupción de la dominancia.

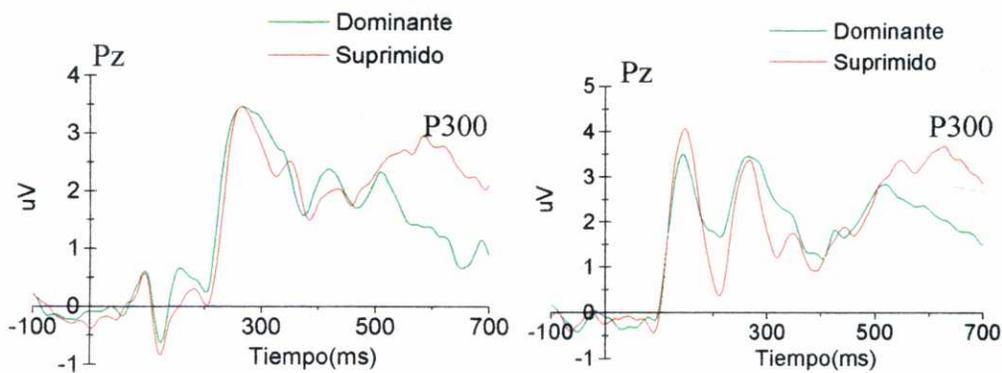


Fig.8.9. P300 cuando los dameros se presentan en el hemicampo visual inferior (izquierda) y superior (derecha).

Teniendo en cuenta la propuesta de Jeffreys y Axford (1972) y de Clark et al. (1995) de que CI se origina en V1, los datos aquí informados sugieren que el área cortical visual primaria no parece estar modulada por la rivalidad. CI y CII no parecen variar, ni en amplitud ni en latencia, con el estado perceptual del sujeto.

Los resultados replican nuestro previo hallazgo mostrando un RRP positivo cuando los daderos se presentan en el hemisferio visual inferior. Sin embargo, el RRP cuando los daderos se presentan en el hemisferio visual superior también es positivo. Esto argumenta contra que su origen pudiera ser la cisura calcarina. Pero hay evidencias señalando que su origen, aunque no estriado, es muy temprano dentro del procesamiento visual. Una de ellas es su pronto comienzo, sobre los 80 ms, y otra es su distribución, occipital.

Los resultados de los ERPs con el filtro pasa banda parecen indicar que el índice más temprano de procesamiento diferencial entre los estímulos rivales se manifiesta en el componente N70. Hackley, Woldorff y Hillyard (1990), en una tarea de atención selectiva, presentaron a sus sujetos flashes en el hemisferio visual derecho y registraron la respuesta visual evocada por ellos. Encontraron un serie de ondas positivas y negativas alternantes en el lado contralateral al hemisferio estimulado. Una de ellas, N70, alcanzó su mayor amplitud en electrodos occipitales y mostró una polaridad opuesta en los electrodos ipsilaterales y contralaterales al hemisferio estimulado. Argumentaron que esta distribución era compatible con la sugerencia de Kraut, Arezzo y Vaughan (1985), basado en estudios de supuestos homólogos del componente N70 en monos, que este potencial puede reflejar activación del cortex estriado. El componente que se cita en esta investigación pudiera recordar al previamente descrito por el tiempo en que alcanza su pico, pero la no inversión de polaridad cuando se presentan los estímulos en el hemisferio visual superior e inferior, argumenta en contra de un origen estriado. Su máxima amplitud, alcanzada a los 60 ms, implica que este componente se

origina en las áreas visuales tempranas. Los datos también sugieren la posibilidad de que el componente N70 sea ruido y no un componente real.

Nuestros resultados muestran que el componente CIII, al que se le atribuye un origen extraestriado (Jeffreys, 1977), pudiera estar modulado por la rivalidad. Esto está en consonancia con las investigaciones psicofísicas quienes postulan que las imágenes rivales se procesan de forma diferente en algún lugar del cortex visual más allá de V1.

9. EXPERIMENTO CON MEDIDAS ÓPTICAS

9.1. OBJETIVO

La no inversión de polaridad del RRP para estímulos presentados en el hemicampo visual superior e inferior parece sugerir que el área V1 no está implicada en la rivalidad binocular. Aunque el temprano comienzo del RRP parece sugerir que este se origina en un área temprana del procesamiento visual, la baja resolución espacial del EEG no permite saber dónde se origina. Para intentar hallar el locus neural del RRP realizamos un experimento diferente empleando una nueva técnica de registro conocida con el nombre de EROS (Event-Related Optical Signal). La ventaja que ofrece el EROS es que combina la resolución temporal del EEG con una buena resolución espacial.

9.2. FUNDAMENTOS DE LAS MEDIDAS ÓPTICAS NO INVASIVAS

La luz cercana a la longitud de onda infrarroja (NIR, near-infrared) es capaz de atravesar los tejidos del cuerpo humano y volver a salir. Parte de los fotones introducidos en el cuerpo humano los absorben los tejidos y otra parte se refleja varias veces (dispersión de la luz) antes de salir. La información que llevan las dos señales (dispersión y absorción) corresponde con la actividad de dos sistemas fisiológicos diferentes (ver la revisión de Villringer y Chance, 1997).

Las diferencias en absorción de la luz NIR en un mismo tejido se deben a variaciones en el flujo sanguíneo, o más específicamente, a variaciones en las concentraciones de hemoglobina y deoxihemoglobina. A su vez, el flujo sanguíneo local en el cerebro está regulado por la actividad neural. El mecanismo no se conoce en detalle, pero se admite que la tasa de disparos neural es lo que mejor correlaciona con el

aumento del flujo local. De esta forma, midiendo la concentración de una de las formas de hemoglobina, tendremos una medida del flujo sanguíneo regional, que está correlacionado con la actividad neural local.

La experimentación ha demostrado que la luz NIR atraviesa el cuero cabelludo, los huesos del cráneo y la duramadre (Frostig, Lieke, Ts'o y Grinvald, 1990), alcanza una profundidad de 4-5 cm y parte de ella se refleja en la corteza, vuelve a atravesar el cráneo y el cuero cabelludo y puede registrarse con un fotomultiplicador. Por tanto, se pueden monitorizar las diferencias de absorción de luz NIR a través del cráneo intacto. La trayectoria de la luz entre el emisor de luz NIR y el fotodetector define el área de la corteza que se está registrando. La resolución espacial no es tan buena como con la resonancia magnética funcional, ni se tiene información anatómica con este método. Sin embargo, se puede 'modelar' sobre una imagen de resonancia magnética estructural la trayectoria de la luz dentro del cráneo y obtener el volumen de corteza que atravesaron los fotones detectados.

Debe notarse que en cierto sentido las medidas ópticas de absorción de luz NIR son más sensibles que la resonancia magnética funcional con 1.5 T. La concentración de la deoxihemoglobina, medida por absorción de luz, aumenta inicialmente ('initial dip') y después decae, mientras que en los datos de las otras técnicas no muestran rastros de ese aumento transitorio de deoxihemoglobina. Recientemente, con equipos de 4T, se ha podido observar el aumento inicial en la concentración de deoxihemoglobina (Kim, Duong y Kim, 2000).

La otra señal que puede extraerse de la luz NIR es la *dispersión* producida dentro del tejido en estudio. La dispersión de la luz se produce en aquellas zonas en que

hay un cambio de refractancia y se ha demostrado, a niveles celulares, que aumenta cuando la neurona dispara un potencial de acción. Más interesante aún es que los cambios en dispersión siguen fielmente los cambios eléctricos de la neurona (Stepnoski, LaPorta, Raccuia-Behling, Blonder, Slusher y Kleinfeld, 1991). Una medida de la dispersión es el tiempo que tarda en recorrer la luz desde el emisor hasta el detector (a mayor tiempo, mayor dispersión). La experimentación del grupo de Gratton (ver Gratton y Fabiani, 1998) ha demostrado que esta señal tiene un curso temporal similar al de los ERP.

En suma, las medidas ópticas no invasivas pueden tener una resolución espacial del orden de centímetros y una resolución temporal del orden de milisegundos. Pueden dar información del flujo local, de las correspondientes concentraciones de hemoglobinas, y del estado de activación de las neuronas (medidas de dispersión).

9.3. EROS (EVENT-RELATED OPTICAL SIGNAL)

El EROS es un método óptico no invasivo basado en las medidas de dispersión. Entre sus principales ventajas está el poseer buena resolución temporal y espacial. El énfasis del EROS, a diferencia de otras medidas ópticas, está en los cambios “rápidos” (orden de milisegundos) que se producen en el cerebro cuando una zona se activa. Estos efectos no es probable que se deban a cambios en la concentración de hemoglobina y deoxihemoglobina, sino a cambios en las propiedades de *dispersión*.

La señal del EROS se obtiene colocando una fibra óptica que emite luz en el rango NIR (750 nm, modulada a 110 MHz) sobre la superficie de la cabeza. La cantidad de energía que emite el foco es muy pequeña (en el orden de milivatios) y por lo tanto

es completamente no invasiva. La luz atraviesa el cuero cabelludo, cráneo y alcanza el cerebro. Esta se difunde al azar a través del tejido, y alguna de ella sale de la cabeza en la localización donde está un detector (normalmente a unos cm de distancia del foco, ver fig.9.1.derecha). Esta luz, que se amplifica con el uso de un fotomultiplicador, se compara con una luz que no atraviesa la cabeza y que sirve de control. El empleo de medidas resueltas en el tiempo que utiliza el EROS, permite determinar el tiempo que les lleva a los fotones viajar entre el foco y el detector (ver fig.9.1 derecha). La figura 9.1 (izquierda) muestra como se utilizan esos datos para calcular la señal de EROS. El registro se segmenta en “epochs” bloqueados al tiempo en que ocurre la estimulación y los diferentes “epochs” se promedian juntos, de una manera similar a como se hace en las investigaciones con ERPs.

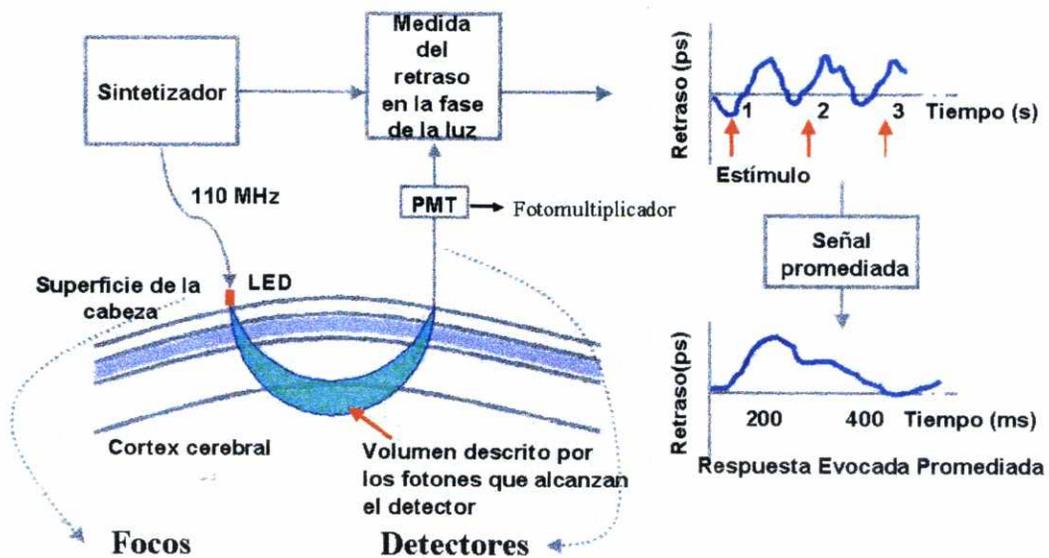


Fig.9.1. Técnica EROS.



Fig.9.2. Figura mostrando el “setup” del EROS.

La investigación con el EROS ha demostrado que es un método adecuado para el estudio de la actividad neural en la corteza motora (Gratton, Fabiani, Friedman, Franceschini, Fantini y Gratton, 1995), auditiva (Rinne, Gratton, Fabiani, Cowan, Maclin, Stinard, Sinkkonen, Alho y Näätänen, 1999) y visual (Gratton, Corballis, Cho, Fabiani y Hood, 1995; Gratton, Fabiani, Corballis, Hood, Goodman-Wood, Hirsch, Kim, Friedman y Gratton, 1997). El objetivo principal de los experimentos que investigaron el EROS en las áreas occipitales, en respuesta a estímulos visuales, fue determinar si se podía registrar el EROS en las áreas visuales, y en caso afirmativo,

investigar su curso de tiempo y su resolución espacial. Para ello estimularon los diferentes cuadrantes del campo visual cada 500 ms con un ajedrezado que invertía su contraste. Observaron que el damero elicita una respuesta aproximadamente a los 100 ms y la localización espacial de la misma dependía del cuadrante estimulado. La respuesta fue consistente con la representación contralateral invertida del cortex visual primario (Gratton et al, 1995). En un siguiente experimento, utilizando un procedimiento igual al previamente descrito, se comparó el curso de tiempo del EROS con el de los VEPs y la localización de la señal estudiada con el EROS con la de la actividad registrada con fMRI. Los resultados revelan una correspondencia temporal entre los VEPs y el EROS y una correspondencia espacial entre el locus del EROS y la señal de fMRI en el cortex occipital medial (presumiblemente en el área V1). Estos resultados apoyan que el EROS puede ser utilizado para estudiar el curso de tiempo de actividad neuronal en áreas específicas del cerebro.

9.4. MÉTODOS Y MATERIALES

Sujetos. 19 sujetos participaron de forma voluntaria y todos dieron su consentimiento escrito antes de empezar el experimento. Su visión era normal o estaba corregida a normal.

Procedimiento. El procedimiento, tarea del sujeto y parámetros de los estímulos fueron iguales a los anteriores experimentos, excepto el tamaño de los estímulos (en este experimento tuvieron un tamaño de $2 \times 2^\circ$) y la localización de los dameros en el

campo visual (aquí los dameros se presentaban, de forma aleatoria, en la mitad temporal de uno de los dos estímulos)(fig.9.3).

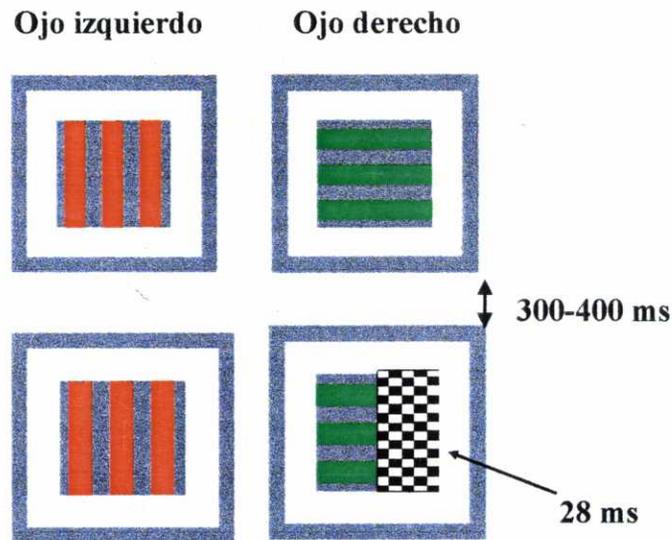


Fig.9.3. Los estímulos son iguales a los empleados en los experimentos 1 y 2, lo único que varía es la localización del damero en el campo visual.

El experimento constó de 4 sesiones, cada una conteniendo 15 bloques y cada bloque duraba un minuto. Una vez terminados los 15 bloques, el experimentador cambiaba la posición de las fibras ópticas y la siguiente sesión comenzaba.

Durante las sesiones experimentales, las medidas ópticas se registraron de forma continua desde 32 localizaciones diferentes (8 por sesión) sobre el área occipital de interés y centradas 2.5 cm sobre el inion. La distancia entre el foco y el detector fue de 3 cm, con lo que la profundidad del área del cerebro responsable de los efectos del EROS no es superior a 3 cm (Gratton, Sarno, Maclin, Corballis y Fabiani, 2000).

9.5.RESULTADOS

En la figura 9.4 se muestran los resultados conductuales. De nuevo, como se puede apreciar, cuando los dameros se presentaron en el ojo dominante, tendían a hacer las fases de dominancia más largas que en la condición control, donde no se presentó ningún damero ($F(1,18)= 3.75, p<.07$). La presentación de la probe en el ojo suprimido interrumpía la actual fase de dominancia, pasando ese ojo ahora a estar suprimido ($F(1,18)= 11.37, p<.01$).

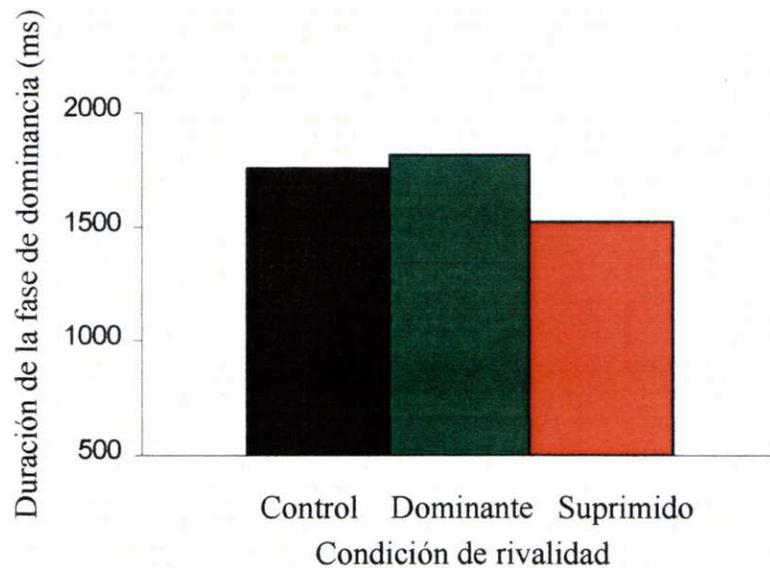


Fig.9.4. Duración media de las fases de dominancia en función de la condición de rivalidad en que se presentó o no el damero.

Consistente con investigaciones previas (Gratton, 1997; Gratton, 1998; Gratton, Fabiani, Corballis, Hood, Goodman-Wood, Hirsch, Kim, Friedman, Gratton, 1997), la deflexión inicial de la respuesta óptica picó a los 80 ms.

En este experimento se identificaron dos regiones de interés (ROI). Una de ellas medial (fig.9.5.a) y otra lateral (fig.9.5.b). La región medial presumiblemente representa actividad en el área V1/V2. Como se aprecia en la figura 9.5.a, la respuesta evocada dentro de la región medial no es sensible a la rivalidad binocular, ya que no se diferencian las estimulaciones en dominancia y en supresión.

La figura 9.5.b muestra qué sucede dentro de la región lateral. La actividad evocada dentro de esta región lateral es sensible a fluctuaciones en el estado rival. La respuesta a los 80 ms aumentó cuando el damero se presentó en el ojo dominante en comparación con cuando el mismo se presentó en el ojo suprimido, ($t(18) = 2.91$ y 2.37 , respectivamente, para el hemisferio izquierdo y derecho, $p < .005$ y $.02$). La figura 9.6 muestra la señal de EROS, a 80 ms tras la aparición del damero, superpuesto en una imagen de resonancia magnética estructural. Las regiones coloreadas muestran diferencias en la respuesta entre cuando el damero se presentó sobre el estímulo visible versus cuando el damero se presentó sobre el estímulo invisible. Esta región lateral se extendía 1.5-2.0 cm contralateral a la línea media y 1.25-1.75 cm arriba del inion.

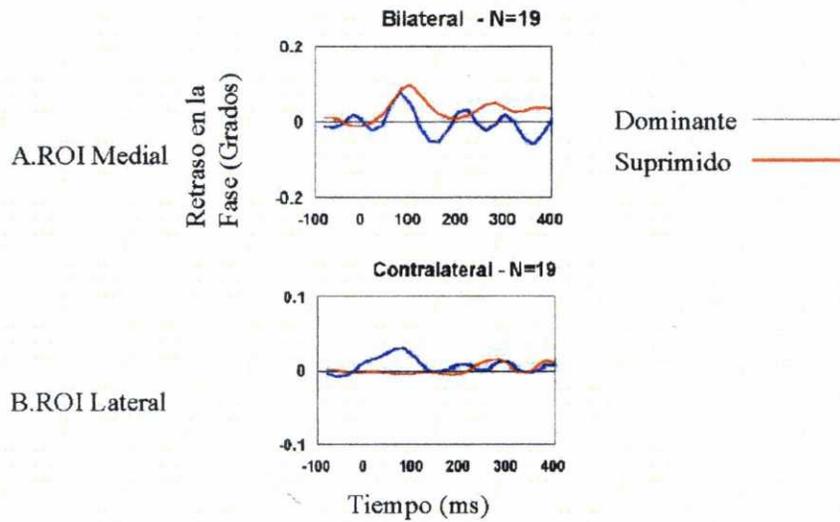


Fig.9.5. Señal EROS promediada dentro de la región de interés medial (arriba) y lateral (abajo).

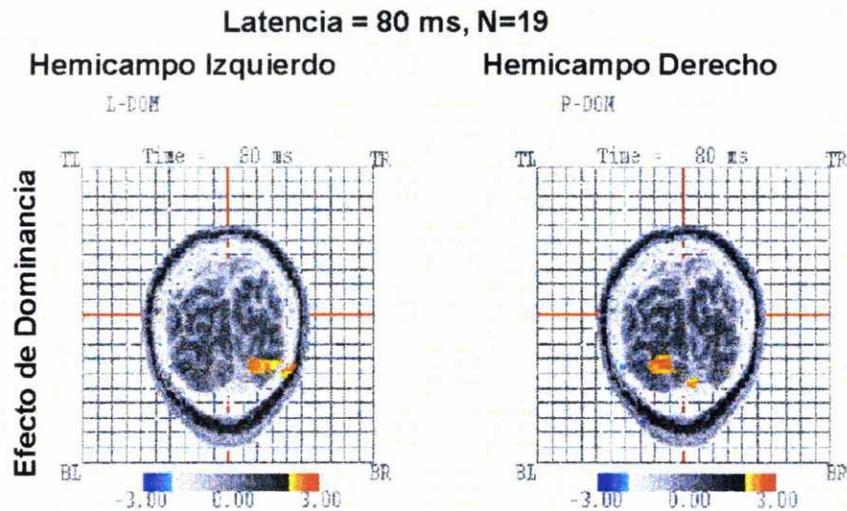


Fig.9.6. Diferencia entre cuando el damero se presento en el ojo dominante Vs cuando el damero se presentó en el ojo suprimido superpuesto en una imagen de resonancia magnética estructural. Esta región se extiende 1.5-2.0 cm contralateral a la línea media y 1.25-1.75 cm arriba del inión.

9.6. DISCUSIÓN

Tanto los registros eléctricos, presentados en los experimentos anteriores, como los ópticos de este, apuntan a resultados similares. En este experimento encontramos una región medial que, aunque responde a la aparición del damero, no muestra diferencias entre cuando el damero se presentó en dominancia o en supresión. Esto mismo se muestra en la figura 8.3 del experimento anterior, que muestra que los componentes exógenos no están modulados por la rivalidad.

En un sitio ligeramente más lateral apareció una región sensible a la rivalidad binocular, donde la respuesta durante dominancia es mayor que la respuesta durante supresión. Aunque se sabe que esta región lateral corresponde con un lugar de la corteza extraestriada, no se puede decir con certeza que sitio es, ya que en esta región confluyen muchas de las diferentes áreas corticales extraestriadas. Este componente que se origina en la región lateral comparte varias características con el RRP, una de ellas es la latencia y otra es la sensibilidad al estado perceptual. Pudiera ser que esta región extraestriada represente la primera porción en la que parece estar dividido el RRP.

10. CONCLUSIONES

Asumiendo que la inversión de polaridad del componente CI implica un origen en V1 y que la región medial del registro óptico es V1/V2, de nuestros experimentos parece deducirse que el procesamiento del damero en V1 no estuvo afectado por el estado de rivalidad (dominancia y supresión). Esto está de acuerdo con los estudios de fMRI realizados por Lumer y Rees (1999) y Tong et al. (1998) y con la evidencia psicofísica (Blake y Fox, 1974; O'Shea y Crassini, 1981, entre otros). Nuestros resultados son aparentemente contradictorios con los registros de una sola unidad (Leopold et al., 1996) y con los de Polonsky et al. (2000), quienes observaron que la actividad de las neuronas de V1 varía en consonancia con las alternancias perceptuales propias de la rivalidad binocular. En nuestro trabajo los estímulos empleados parecen ser adecuados para evocar respuesta en las neuronas de V1, pero fracasamos en encontrar un efecto de rivalidad ahí. ¿A qué se podría deber la diferencia entre nuestro estudio y el de Polonsky et al. (2000) y Leopold et al. (1996)?

Una posibilidad es que mientras la fMRI es sensible al ratio de disparo de las neuronas (Heeger, Huk, Geisler y Albrecht, 2000), los ERPs registran la actividad sincrónica de potenciales postsinápticos. Pudiera ser que el diferente procesamiento que observó Polonsky en el procesamiento de sus estímulos rivales en V1 no se observara en los aquí presentados por un mayor número de neuronas respondiendo al estímulo dominante de una forma asincrónica.

Otra posibilidad es que la longitud media de los periodos de dominancia fuese un indicador de la fuerza de la rivalidad. En el estudio de Polonsky et al. (2000) la duración media de los periodos de dominancia fue de 3.9 segundos, en el de Leopold et al. (1996)

fue de 2.3 segundos y en el nuestro fue de 1.6 segundos. Así, mientras que Polonsky et al. (2000) encontraron que los efectos de rivalidad son aproximadamente iguales en las áreas V1, V2 y V4, Leopold et al. (1996) encontraron que el porcentaje de neuronas implicadas en la rivalidad se incrementaba a medida que el registro se hacía en áreas superiores del procesamiento visual. La falta de efectos de rivalidad en V1 pudiera explicarse por un pequeño efecto de rivalidad que se oscureció por una saturación de la respuesta neuronal evocada por el damero.

Otra posibilidad podría ser que mientras Polonsky et al. (2000) y Leopold et al. (1996) registran la respuesta neuronal en dominancia y supresión a los mismo estímulos que utilizan para instigar la rivalidad, en nuestros experimentos existen grandes diferencias entre los estímulos que inducen rivalidad y el estímulo que empleamos para medir los efectos de rivalidad (el damero). Se sabe que, con estímulos cerca del umbral de detección, la supresión atenúa toda clase de estímulos independientemente de su similitud con el estímulo suprimido (Blake y Fox, 1974b). Sin embargo, cambios grandes en el estímulo suprimido son fácilmente detectados (Walker y Powell, 1989). Pudiera ser que, con estímulos muy por encima del umbral de detección, la supresión atenuase únicamente estímulos similares al estímulo suprimido. Si esto fuese cierto, la presentación de estímulos que fuesen muy diferentes de los estímulos que inducen rivalidad (como en nuestros experimentos) serían procesados por un conjunto de neuronas que podrían no estar implicadas en la rivalidad. Consecuentemente los ERPs deberían ser similares para probes presentadas en dominancia y supresión (como ocurre en nuestros experimentos). Quedaría abierta la cuestión de si empleando estímulos rivales y probes similares se encontraría una modulación de los ERPs.

Con los registros eléctricos observamos que las diferencias en el procesamiento entre dominancia y supresión comienzan tan pronto como el componente CI y estas se mantienen en el intervalo que abarca desde los 70 hasta los 240 ms. Esto sugiere la presencia de un componente endógeno, el RRP, que se solapa con los componentes exógenos CI-CII-CIII. La polaridad del RRP siempre fue la misma con independencia de la posición del dadero en el campo visual, lo que sugiere que no se origina en V1, pero su temprano comienzo indica que este podría originarse en un lugar temprano del procesamiento visual. Estos resultados son congruentes con los obtenidos con el registro óptico que mostraron una región extraestriada que responde de forma diferente dependiendo de si el estímulo a procesar es dominante o suprimido.

Hasta ahora hemos considerado al RRP como un potencial endógeno positivo relacionado con el diferente procesamiento visual que recibe el dadero en dominancia y en supresión. Sin embargo, los datos aquí presentados pueden interpretarse de una forma alternativa. El RRP podría asociarse bien con el cambio de ojo, bien con el cambio de percepto que se produce cuando el dadero se presenta en el ojo suprimido. Si el RRP estuviese relacionado con el cambio de ojo, las neuronas que lo originasen deberían de situarse en la cisura calcarina (ya que V1 es el único sitio de la corteza visual que posee neuronas monoculares), pero ahora no se limitarían a las situadas en una parte de la misma sino que estarían distribuidas de forma uniforme en el banco superior e inferior. Esto haría que la polaridad del RRP fuese siempre la misma, independientemente de la localización del dadero en el campo visual.

Si el RRP estuviese relacionado con el cambio perceptivo, este podría ser la suma de diferentes "selection negativities" (se sabe que atender selectivamente a otras

características no espaciales produce un potencial relativamente lento, que se solapa sobre los componente exógenos y se le conoce como “selection negativity” (Harter y Aine, 1984)). Considerando que la dominancia perceptual se corresponde con el estado de sensibilidad visual normal (Wales y Fox, 1970) se podría describir al RRP como un potencial endógeno negativo. La “selection negativity” y el RRP se parecerían en que ambos son potenciales endógenos negativos que alcanzan su máximo en electrodos temporo-occipitales. Se diferencian en que mientras que el RRP se extiende desde los 70 hasta los 300 ms, la “selection negativity” abarca desde los 100 hasta los 300 ms. Parece tentador sugerir que el RRP pudiera reflejar atención selectiva a las nuevas dimensiones del estímulo (orientación, color y frecuencia espacial). Pero la posible relación que exista, si alguna, entre la “selection negativity” y el RRP requiere de futura investigación.

Los resultados de este trabajo indican que, al menos empleando estímulos de alto contraste (los dameros), los estímulos rivales empiezan a procesarse de forma diferente en áreas extraestriadas. Esta conclusión, en principio aparentemente contradictoria con el hallazgo de Polonsky et al. (2000), podría explicarse por una principal diferencia en nuestros procedimientos experimentales. Así, mientras ellos registran la respuesta neuronal a la rivalidad sobre los mismos estímulos que utilizan para inducirlos, nosotros registramos la respuesta neuronal a la rivalidad a estímulos diferentes (y de mayor contraste) de los que utilizamos para inducirlos. Nuestra conclusión, sin embargo, está de acuerdo con los trabajos psicofísicos realizados sobre rivalidad binocular y en parte de acuerdo con los trabajos de Logothetis, quienes encuentran que el número de neuronas implicadas en la rivalidad aumenta en gran medida de etapas inferiores a etapas superiores del procesamiento visual.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Beckers G y Zeki S (1995) The consequences of inactivating areas V1 and V5 on visual motion perception. *Brain* 118 (Pt 1), 49-60
- Blake R y Fox F (1974a) Adaptation to invisible gratings and the site of binocular rivalry suppression. *Nature* 249, 488-490
- Blake R y Fox R (1974b) Binocular rivalry suppression: Insensitive to spatial frequency and orientation change. *Vision Res* 14, 687-692
- Blake R (1977) Threshold conditions for binocular rivalry. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 3, 251-257
- Blake R y Camisa J (1979) On the inhibitory nature of binocular rivalry suppression. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 5, 315-323
- Blake R y Overton R (1979) The site of binocular rivalry suppression. *Perception* 8, 143-152
- Blake R, Westendorf DH y Overton R (1980) What is suppressed during binocular rivalry?. *Perception* 9, 223-231
- Blake R, Overton R y Lema-Stern S (1981) Interocular transfer of visual aftereffects. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 7, 367-381
- Blake R y Boothroyd K (1985) The precedence of binocular fusion over binocular rivalry. *Percept Psychophys* 37, 114-124
- Blake R. (1989) A neural theory of binocular rivalry. *Psychol Rev* 96, 145-167
- Blake R, O'Shea RP y Mueller TJ (1992) Spatial zones of binocular rivalry in central and peripheral vision. *Vis Neurosci* 8, 469-478
- Blake R (1995) Psychoanatomical Strategies for Studying Human Visual Perception. En Papanicolaou T, Chubb C, Kowler E, Goreh A (Eds): *Early vision and beyond*. Cambridge, MA: MIT Press
- Blake R, Yu K, Lokey M y Norman H (1998) Binocular rivalry and motion perception. *J Cogn Neurosci* 10, 46-60
- Blakemore C y Campbell FW (1969) On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. *J Physiol* 203, 237-260

- Blakemore C y Sutton P (1969) Size adaptation: a new aftereffect. *Science* 166, 245-247
- Bradley DR (1982) Binocular rivalry of real Vs subjective contours. *Percept Psychophys* 32, 85-87
- Butler SR, Georgiou GA, Glass A, Hancox RJ, Hopper JM y Smith KR (1987) Cortical generators of the CI component of the pattern-onset visual evoked potential. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 68, 256-267
- Clark VP, Fan S y Hillyard SA (1995) Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographical analyses. *Human Brain Mapping* 2, 170-185
- Cobb WA, Ettliger G y Morton HB (1967a) Visual potentials evoked in binocular rivalry. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl* 26, 100-107
- Cobb WA, Morton HB y Ettliger G (1967b) Cerebral potentials evoked by pattern reversal and their suppression in binocular rivalry. *Nature* 216, 1123-1125
- Corbetta M (1998) Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems?. *Proc Natl Acad Sci USA* 95, 831-838
- Crick F y Koch C (1995) Are we aware of neural activity in primary visual cortex?. *Nature* 375, 121-123
- Fahle M (1982) Binocular rivalry: suppression depends on orientation and spatial frequency. *Vision Res* 22, 787-800
- Felleman DJ y Van Essen DC (1991) Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* 1, 1-47
- Fox R y Herrmann J (1967) Stochastic properties of binocular rivalry alternations. *Perception and psychophysics* 2, 432-436
- Fox R y Check R (1968) Detection of motion during binocular rivalry suppression. *Journal of Experimental Psychology* 78, 388-395
- Fox R y Rasche F (1969) Binocular rivalry and reciprocal inhibition. *Perception & Psychophysics* 5, 215-217
- Fox R y Check R (1972) Independence between binocular rivalry suppression duration and magnitude of suppression. *Journal of experimental Psychology* 93, 283-289

Frostig RD, Lieke EE, Ts'o DY y Grinvald A (1990) Cortical functional architecture and local coupling between neuronal activity and the microcirculation revealed by in vivo high-resolution optical imaging of intrinsic signals. *Proc Natl Acad Sci USA* 87, 6082-6086

Gratton G, Coles MGH y Donchin E (1983) A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 55, 468-484

Gratton G, Corballis PM, Cho E, Fabiani M y Hood DC (1995) Shades of gray matter: noninvasive optical images of human brain responses during visual stimulation. *Psychophysiology* 32, 505-509

Gratton G, Fabiani M, Friedman D, Franceschini MA, Fantini S y Gratton E (1995) Rapid changes of optical parameters in the human brain during a tapping task. *Journal of Cognitive Neuroscience* 7, 446-456

Gratton G (1997) Attention and probability effects in the human occipital cortex: An optical imaging study. *Neuroreport* 8, 1749-1753

Gratton G, Fabiani M, Corballis PM, Hood DC, Goodman-Wood MR, Hirsch J, Kim K, Friedman D y Gratton E (1997) Fast and localized event-related optical signal (EROS) in the human occipital cortex: Comparisons with the visual evoked potential and fMRI. *Neuroimage* 6, 168-180

Gratton G (1998) The contralateral organization of visual memory: A theoretical concept and research tool. *Psychophysiol* 35, 638-647

Gratton G y Fabiani M (1998) Dynamics brain imaging: Event-related optical signal (EROS) measures of the time course and localization of cognitive-related activity. *Psychonomic Bulletin & Review* 5, 535-563

Gratton G, Sarno A, Maclin E, Corballis PM y Fabiani M (2000) Toward noninvasive 3-D imaging of the time course of cortical activity: investigation of the depth of the event-related optical signal. *Neuroimage* 11, 491-504

Graziano MS, Andersen RA y Snowden RJ (1994) Tuning of MST neurons to spiral motions. *J Neurosci* 14, 54-67

Gulyás B (1997) Functional Organization of Human Visual Cortical Areas. En Rockland KS, Kaas JH y Peters A (Eds.): *Cerebral Cortex*. Vol. 12. Plenum Press, New York

Hackley SA, Woldorff M y Hillyard SA (1990) Cross-modal selective attention effects on retinal, myogenic, brainstem, and cerebral evoked potentials. *Psychophysiology* 27, 195-208

- Harter MR y Aine CJ (1984) Brain Mechanisms of Visual Selective Attention. En Parasuraman R y Davies DR (Eds.): *Varieties of attention*. Orlando, Florida: Academic Press
- Heeger DJ, Huk AC, Geisler WS y Albrecht DG (2000) Spikes versus BOLD: what does neuroimaging tell us about neuronal activity?. *Nat Neurosci* 3, 631-633
- Holmes G (1945) The organization of the visual cortex in man. *Proc R Soc Lond B* 132, 348-361
- Horton JC y Hoyt WF (1991) The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map. *Arch Ophthalmol* 109, 816-824
- Hubel DH (1988) *Eye, Brain and Vision*. New York: W.H. Freeman
- Jeffreys DA y Axford JG (1972a) Source locations of pattern –specific components of human visual evoked potentials.I.Component of striate cortical origin. *Exp Brain Res* 16, 1-21
- Jeffreys DA y Axford JG (1972b) Source locations of pattern –specific components of human visual evoked potentials.II.Component of extrastriate cortical origin. *Exp Brain Res* 16, 22-40
- Jeffreys DA (1977) The physiological significance of pattern visual evoked potentials. Desmedt JE (Ed.): *Visual evoked potentials in man: New developments*. Oxford: Clarendon Press
- Kim DS, Duong TQ y Kim SG (2000) High-resolution mapping of iso-orientation columns by fMRI. *Nat Neurosci* 3, 164-169
- Kovács I, Papathomas TV, Yang M y Feher A (1996) When the brain changes his mind: Interocular grouping during binocular rivalry. *Proc Natl Acad Sci USA* 93, 15508-15511
- Kraut MA, Arezzo JC y Vaughan HG (1985) Intracortical generators of the flash VEP in monkeys. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 62, 300-312
- Kriss A y Barret G (1985) Checkerboard VEPs: A review of stimulus-response relationships. Papakostopoulos D, Butler SR, Martin I (Eds.): *Clinical and Experimental Neurophysiology*. London Croom Helm.
- Lansing RW (1964) Electroencephalographic correlates of binocular rivalry in man. *Nature* 146, 1325-1327
- Lee SH y Blake R (1999) Rival ideas about binocular rivalry. *Vision Res* 39, 1447-1454

- Lehmunke SW y Fox R (1975) Effect of binocular rivalry suppression on the motion aftereffect. *Vision Res* 15, 855-859
- Leopold y Logothetis (1996) Activity changes in early visual cortex reflect monkey's percepts during binocular rivalry. *Nature* 379, 549-553
- Lesevre N y Joseph JP (1979) Modifications of the pattern-evoked potential (PEP) in relation to the stimulated part of the visual field (clues for the most probable origin of each component). *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 47, 183-203
- Lesevre N (1982) Chronotopographical analysis of the human evoked potentials in relation to the visual fields (data from normal individuals and hemianopic patients). *Ann NY Acad Sci* 388, 156-182
- Levelt WJM (1965) On binocular rivalry. Soesterberg, The Netherlands: Institute for perception RVO-TNO
- Logothetis NK y Schall JD (1989) Neuronal correlates of subjective visual perception. *Science* 245, 761-763
- Logothetis NK, Leopold DA y Sheinberg DL (1996) What is rivaling during binocular rivalry?. *Nature* 380, 621-624
- Logothetis NK (1998) Single units and conscious vision. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353, 1801-1818
- Leopold DA y Logothetis NK (1999) Multistable phenomena: changing views in perception. *Trends Cogn Sci* 3, 254-264
- Lumer ED, Friston KJ y Rees G (1998) Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science* 280, 1930-1934
- Lumer ED y Rees G (1999) Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception. *Proc Natl Acad Sci USA* 96, 1669-1673
- MacKay DM (1968) Evoked potentials reflecting interocular and monocular suppression. *Nature* 217, 81-83
- Martinez A, Anillo-Vento L, Sereno MI, Frank LR, Buxton RB, Dubowitz DJ, Wong EC, Hinrichs H, Heinze HJ y Hillyard SA (1999) Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nat Neurosci* 2, 364-369
- Mason C y Kandel ER, (1991) Central Visual Pathways. En Kandel ER, Schwartz JH y Jessell TM (Eds.): *Principles of Neural Science*. Third edition, [Englewood Cliffs, New York] Prentice-Hall International

- Polonsky A, Blake R, Braun J y Heeger DJ (2000) Neuronal activity in human primary visual cortex correlates with perception during binocular rivalry. *Nat Neurosci* 3, 1153-1159
- O'Shea RP y Crassini B (1981) Interocular transfer of the motion after-effect is not reduced by binocular rivalry. *Vision Res* 21, 801-804
- O'Shea RP y Crassini B (1984) Binocular rivalry occurs without simultaneous presentation of rival stimuli. *Percept Psychophys* 36, 266-267
- Ramachandran VS (1975) Suppression of apparent motion during binocular rivalry. *Nature* 256, 122-123
- Rinne T, Gratton G, Fabiani M, Cowan N, Maclin E, Stinard A, Sinkkonen J, Alho K y Näätänen R (1999) Scalp-recorded optical signals make sound processing in the auditory cortex visible?. *Neuroimage* 10, 620-624
- Sengpiel F y Blakemore C (1994) Interocular control of neuronal responsiveness in cat visual cortex. *Nature* 368, 847-850
- Sengpiel F, Blakemore C y Harrad R (1995) Interocular suppression in the primary visual cortex: a possible neural basis of binocular rivalry. *Vision Res* 35, 179-195
- Sengpiel F (1997) Binocular rivalry: Ambiguities resolved. *Curr Biol* 7, R447-450
- Sheinberg DL y Logothetis NK (1997) The role of temporal cortical areas in perceptual organization. *Proc Natl Acad Sci USA* 94, 3408-3413
- Stepnoski RA, LaPorta A, Raccuia-Behling F, Blonder GE, Slusher RE y Kleinfeld D (1991) Noninvasive detection of changes in membrane potential in cultured neurons by light scattering. *Proc Natl Acad Sci USA* 88, 9382-9386
- Tong F, Nakayama K, Vaughan JT y Kanwisher N (1998) Binocular rivalry and visual awareness in the human extrastriate cortex. *Neuron* 21, 753-759
- Tononi G, Srinivasan R, Russell DP y Edelman GM (1998) Investigating neural correlates of conscious perception by frequency-tagged neuromagnetic responses. *Proc Natl Acad Sci USA* 95, 3198-3203
- Varela FJ y Singer W (1987) Neuronal dynamics in the visual corticothalamic pathway revealed through binocular rivalry. *Exp Brain Res* 66, 10-20
- Villringer A y Chance B (1997) Non-invasive optical spectroscopy and imaging of human brain function. *Trends Neurosci* 20, 435-442

Wade NJ y Wenderoth P (1978) The influence of colour and contour rivalry on the magnitude of the tilt after-effect. *Vision Res* 18, 827-835

Wales R y Fox R (1970) Increment detection threshold during binocular rivalry suppression. *Perception & Psychophysics* 8, 90-94

Walker P y Powell DJ (1979) The sensitivity of binocular rivalry to changes in the nondominant stimulus. *Vision Res* 19, 247-924

Wiesenfelder H y Blake R (1990) The neural site of binocular rivalry relative to the analysis of motion in the human visual system. *J Neurosci* 10, 3880-3888

Wiesenfelder H y Blake R (1991) Apparent motion can survive binocular rivalry suppression. *Vision Res* 31, 1589-1599

Wolfe JM (1983) Influence of spatial frequency, luminance, and duration on binocular rivalry and abnormal fusion of briefly presented dichoptic stimuli. *Perception* 12, 447-456

Wright KW, Ary JP, Shors TJ y Eriksen KJ (1986) Suppression and the pattern visual evoked potential. *J Pediatr Ophthalmol Strabismus* 23, 252-257

Zimba LD y Blake R (1983) Binocular rivalry and semantic processing: Out of sight, out of mind. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 9, 807-815

UNIVERSIDADE DA CORUÑA
Servicio de Bibliotecas



1700757400