

**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE MEDICINA
ESCUELA DE POSTGRADO**



Valores de conectividad funcional asociados al control voluntario de cambios perceptuales durante la percepción de imágenes biestables

Ricardo Ignacio Morales Torres

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE

MAGISTER EN NEUROCIENCIAS

Director de Tesis: Prof. Dr. Pedro Maldonado Arbogast

Director de Tesis: Prof. Dr. Eugenio Rodríguez Balboa

2019

**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE MEDICINA
ESCUELA DE POSTGRADO**

INFORME DE APROBACION TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Comisión de Grados Académicos de la Facultad de Medicina, que la Tesis de Magister presentada por el candidato

Ricardo Ignacio Morales Torres

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito para optar al Grado de Magister en Neurociencia en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día

**Prof. Dr.....
Director de Tesis
Universidad de Chile**

**Prof. Dr.....
Director de Tesis
Pontificia Universidad Católica de Chile**

COMISION INFORMANTE DE TESIS

Prof. Dr. Diego Cosmelli

Prof. Dr. Paul Delano

Prof. Dr. Pablo Gaspar

**Prof. Dr Romulo Fuentes
Presidente Comisión**

Dedico este trabajo a mi madre y familia.

Agradecimientos

Agradezco de manera muy especial a mis profesores guías. Al Dr. Pedro Maldonado, quien me recibió en su laboratorio de manera desinteresada, me introdujo a pensar como un científico y a entender que es una hipótesis. Al Dr. Eugenio Rodríguez, quien me ha enseñado a encantarme por la ciencia, generar preguntas rigurosas, por sus maravillosas lecciones sobre como analizar datos y por siempre ser un ejemplo tanto científica como humanamente.

A los miembros de los laboratorios que me han recibido durante este proceso, sin ellos este trabajo no habría tenido su forma actual. Del laboratorio de Neurosistemas especialmente a la Dra. Christ Devia, por prestarme su inigualable ayuda en momentos importantes. Del laboratorio de Neurodinámica son muchas personas a quien tengo que agradecer por su compañía y amistad; Dr (c) Claudio Artigas, Dr. German Campos, Dr. Mario Villena, Dr (c). Felipe Rojas y Dr. Ismael Palacios.

A cuatro amigos que tienen un lugar especial en mi corazón, Mg (c) Marcela Osorio, Mg. Miguel Ibaceta, Dra. Cristina Jara y Dr. Cristobal Mohene, quienes hicieron este camino sumamente agradable.

Por último, y más importante, a mi madre. Por su apoyo y amor incondicional.

Resumen	6
Abstract	7
Introducción	8
Objetivo e Hipótesis	13
Pregunta de Investigación:	13
Hipótesis:	13
Objetivo general:	13
Objetivos específicos:	13
Materiales y Métodos	14
Participantes	14
Tarea y Estímulos	14
Procedimiento	17
Registro y pre-procesamiento	17
Análisis de datos	18
Datos conductuales	18
Datos electrofisiológicos	20
Resultados	24
Discusión y Conclusión	44
Bibliografía	51
Anexo 1: Pruebas no paramétricas en datos conductuales	61

Resumen

Cuando nos enfrentamos a información visual ambigua nuestro sistema perceptual, mediante claves contextuales, busca llegar a la interpretación más adecuada. Si no existe información suficiente para que esto ocurra la percepción fluctúa entre las distintas interpretaciones del estímulo ambiguo. Esto es lo que ocurre durante la observación de estímulos bi-estables, estímulos ambiguos que se pueden interpretar de dos formas diferentes. Cuando un sujeto observa este tipo de estímulo su percepción cambia, de forma espontánea, entre las dos interpretaciones posibles. Sin embargo, se ha reportado que los observadores (además de percibir cambios espontáneos) pueden controlar de forma voluntaria los cambios perceptuales.

A pesar que existen unos pocos estudios sobre los procesos asociados a los cambios perceptuales voluntarios, los mecanismos neurales que subyacen este proceso aún no son comprendidos. En el siguiente trabajo postulamos que el control de los cambios perceptuales estaría asociado a la integración funcional entre la actividad de áreas frontales derechas, parietales y occipitales. Para probar esto le pedimos a un grupo de sujetos que observaran un estímulo bi-estable y que reportaran los cambios espontáneos que percibían, para luego tratar de voluntariamente percibir una interpretación determinada mientras que intenten evitar la otra interpretación. Encontramos que, previo al reporte del cambio, durante los cambios voluntarios áreas frontales derechas, parietales y occipitales sincronizan su actividad por medio de oscilaciones en banda delta, las cuales tienen una direccionalidad desde áreas anteriores hacia áreas posteriores.

Abstract

When we are faced with ambiguous visual information our perceptual system seeks to reach the most appropriate interpretation, via contextual clues. If there is not enough information the perception fluctuates between the different interpretations of the stimulus. This is what happens during the observation of bi-stable stimuli, ambiguous stimuli that can be interpreted in two different (an mutually exclusive) ways. When observers are faced with a bistable stimuli their perception changes, spontaneously, between the two interpretations. However, it has been reported that observers, in addition to perceiving spontaneous changes, can exert some degree of volitional control over the interpretations of the bistable stimuli.

Although there are a few studies on the processes associated with volitionally controlled perceptual changes, the neural mechanisms that underlie this process are not yet understood. In the following thesis we postulate that voluntary control of perceptual changes is associated with the functional integration of the activity in right frontal, parietal and occipital areas. To test this hypothesis, we ask a group of subjects to observe a bi-stable stimulus and report the spontaneous changes, and then to try to exert volitional control over the interpretation of the bistable image that they were perceiving. We found that, during the voluntary perceptual changes, right frontal, parietal and occipital areas functionally synchronize its activity, mostly in the delta band, with a fronto-occipital directionality.

Introducción

Cuando estamos frente a imágenes visuales ambiguas, tales como objetos parcialmente ocluidos o ilusiones ópticas, nuestro sistema visual tiende a generar una interpretación estable (no ambigua), a partir de la información contextual disponible. Sin embargo, cuando no existe información contextual que permita interpretar una imagen ambigua nuestro sistema visual tiende a, espontáneamente, cambiar entre las distintas interpretaciones que se le puedan dar a la escena ambigua. Esto ocurre durante la observación de imágenes visuales bi-estables (**figura 1**).

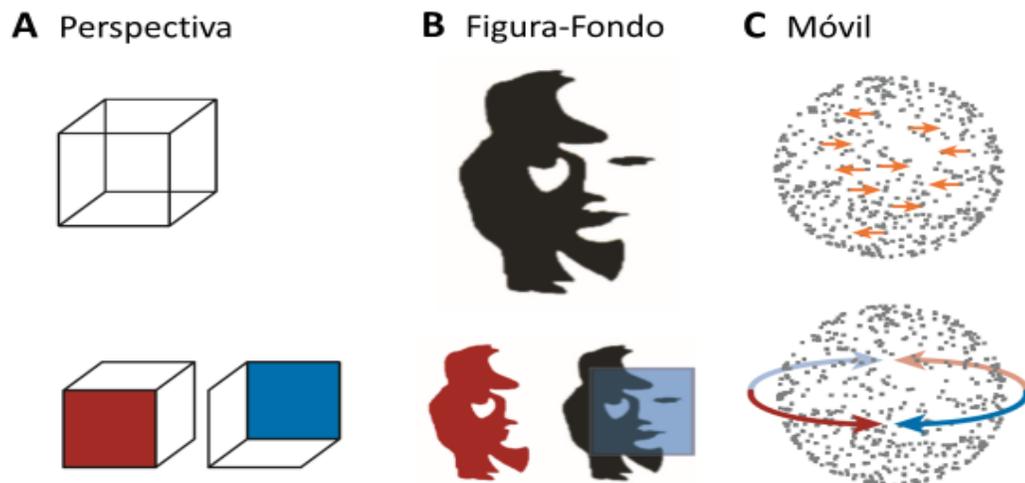


Figura 1 | Ejemplos de estímulos visuales bi-estables. Existen diversos tipos de imágenes bi-estables. Debajo de cada imagen se muestran las dos interpretaciones que pueden percibirse. **(A)** El cubo de Necker, un estímulo donde cambia la perspectiva, puede verse sobresaliendo hacia arriba o abajo. **(B)** La imagen de la mujer-jazzista requiere de un cambio entre lo que se percibe como figura y fondo para observar la otra interpretación. Se puede ver el jazzista o la cara de una mujer, siempre que la otra interpretación pase a ser el fondo de la imagen. **(C)** Conocido como Structure From Motion (SFM), este estímulo bi-estable móvil es una serie de puntos que se desplazan horizontalmente, pero puede interpretarse como una esfera que gira hacia la izquierda o hacia la derecha. Adaptado de Brascamp, Sterzer, Blake, & Knapen (2018)

El fenómeno que ocurre cuando observamos imágenes biestables ha sido denominado percepción biestable, y es definido como el proceso de percibir cambios espontáneos entre las diferentes interpretaciones (o perceptos) de un estímulo sensorial ambiguo. Se ha propuesto que este fenómeno tiene las siguientes características (Huguet y Rinzel, 2015):

- 1) **Exclusividad:** las representaciones visuales conflictivas no están presentes simultáneamente.
- 2) **Inevitabilidad:** Los cambios entre las distintas interpretaciones del estímulo (cambios perceptuales) inevitablemente tienden a ocurrir en el tiempo.
- 3) **Aleatoriedad:** La duración de los estados perceptuales tienden a ser estocásticos.

Experiencialmente, lo anterior se traduce en que cuando un estímulo bi-estable es observado por periodos extendidos de tiempo no se experimenta una interpretación estable de forma continua. Lo que ocurre es que la percepción fluctúa entre las distintas interpretaciones que el estímulo puede tener.

Particularmente un proceso que ha generado un gran interés ha sido la capacidad de controlar, de forma voluntaria, los cambios perceptuales; ya sea aumentando o disminuyendo la frecuencia de los cambios (Mathes, Strüber, Stadler, & Basar-Eroglu, 2006; Pitts, Nerger, & Davis, 2007; Sangiuliano Intra et al., 2018) o manteniendo estable una interpretación determinada (Shimaoka, Kitajo, Kaneko, & Yamaguchi, 2010; Strüber & Stadler, 1999). Esta capacidad se ha estudiado mediante distintos estímulos bi-estables tales como: el cubo de Necker (Kornmeier, Maira, & Bach, 2009; Mathes et al., 2006), las grillas de Necker (Pitts et al., 2007), grillas reversibles (Van Ee, Van Dam, & Brouwer, 2005), estímulos bi-estables móviles (Brouwer & van Ee, 2006; Sangiuliano Intra et al., 2018) y la cara-jarrón de Rubin (Daniel Strüber & Stadler, 1999).

Distintas hipótesis se han propuesto para explicar la capacidad de controlar los cambios perceptuales. Por un lado, existen hipótesis que enfatizan el aspecto bottom-up de los cambios voluntarios, las cuales han postulado que estos ocurren a partir de la conducta ocular de los sujetos (Lack, 1974), enfatizando que es solamente un cambio en información sensorial lo que produciría los cambios perceptuales. Por otro lado, hipótesis que enfatizan aspectos top-down plantean que los cambios voluntarios ocurren debido a que los sujetos atienden selectivamente a las características que hacen más saliente una interpretación determinada (Shimaoka et al., 2010; Toppino, 2003). Sin embargo, a pesar de las distintas propuestas que intentan explicar los procesos cognitivos mediante los cuales se puede controlar la percepción bi-estable, los mecanismos neurales subyacentes aún no son comprendidos.

Hasta ahora, dentro de nuestro conocimiento, se han estudiado las bases neurales de los cambios voluntarios a partir de electroencefalografía (EEG) y a partir de estudios de lesiones. Estudios mediante EEG han intentado mostrar que bandas de frecuencia se ven moduladas cuando los cambios perceptuales son producidos voluntariamente. Mathes et al. (2006) encontraron que cuando los sujetos tratan de controlar la frecuencia de cambios existe un aumento en la actividad gamma en áreas frontal derechas y en la actividad delta en áreas parietales, mientras que Intra et al. (2018) mostraron una disminución en la actividad alfa en áreas occipitales, en relación a cuando los cambios son espontáneos. Shimaoka et al. (2010) encontraron que cuando los observadores son capaces de generar un cambio perceptual, hacia la interpretación que se les pide que intenten percibir, existen patrones de conectividad entre distintas regiones corticales, principalmente hacia áreas frontales.

Estudios mediante lesiones reales, y “lesiones” inducidas por estimulación magnética transcranial (TMS), han intentado encontrar que áreas están relacionadas con la capacidad de,

voluntariamente, cambiar desde una interpretación hacia otra. Tanto Ricci & Blundo (1990) como Meenan & Miller (1994) encontraron que pacientes con daño frontal, pero no pacientes con daño parietal, tenían dificultades para cambiar voluntariamente desde una interpretación hacia la otra. Más recientemente Windmann, Wehrmann, Calabrese, & Güntürkün (2006) mostraron que pacientes con daño en áreas frontales derechas reportaban una cantidad de cambios similar a los cambios espontáneos percibidos por sujetos control, pero que tenían mayor dificultad para poder controlar la cantidad de cambios perceptuales. Un estudio mediante TMS, realizado por De Graaf, De Jong, Goebel, Van Ee, & Sack (2011), encontró que “lesiones” artificiales, producidas en áreas frontales derechas, evitaban que los sujetos pudieran controlar voluntariamente los cambios perceptuales, pero que no tenían un impacto en la cantidad de cambios espontáneos que reportaban. Por otra parte, “lesiones” en áreas parietales y occipitales no generaban dificultades para poder controlar los cambios perceptuales. Congruentemente, esta evidencia apunta a que son áreas frontales derechas las que están relacionadas con la capacidad de controlar los cambios perceptuales.

Se ha postulado que la actividad frontal derecha (además de estar involucrada en los cambios voluntarios) durante los cambios espontáneos reflejaría procesos top-down que inician una reorganización de la actividad en cortezas visuales (Leopold & Logothetis, 1999). Esto debido a que regiones frontales, principalmente derechas, poseen mayor actividad metabólica durante el periodo previo al cambio perceptual (Kleinschmidt et al., 2002; Sterzer, Kleinschmidt, & Rees, 2009; Weilhhammer, Ludwig, Hesselmann, & Sterzer, 2013).

La influencia de áreas frontales en los cambios perceptuales ocurriría a partir de la mediación de áreas parietales, las que serían un centro de transmisión de información entre regiones anteriores y posteriores. Apoyando esta idea Baker, Karapanagiotidis, Coggan, Wailes-Newson, &

Smallwood (2015) mostraron que el área anterior del lóbulo parietal superior exhibe niveles de conectividad robustos con áreas occipitales y que el área posterior del lóbulo parietal superior exhibe niveles de conectividad robustos con áreas frontales. Además, la fortaleza de estas conexiones permite predecir el tiempo que los sujetos pasan en las distintas interpretaciones de una imagen bi-estable. Esta evidencia permitiría postular que una posible función de las áreas parietales, durante la percepción de estímulos bi-estables, es servir como un punto de interacción entre áreas frontales, las que podrían influenciar los cambios perceptuales (Brascamp, Sterzer, Blake, & Knapen, 2018) y entre áreas occipitales, las que se ha reportado influyen tanto en el contenido de la percepción (Castelo-Branco et al., 2002) como en los cambios perceptuales (de Jong et al., 2016).

Los párrafos anteriores indican que durante los cambios espontáneos existe una relación entre áreas frontales (Brascamp et al., 2018), parietales (Baker et al., 2015) y occipitales (de Jong et al., 2016). De forma similar, durante los cambios voluntarios también existe una modulación de la actividad en aquellas áreas (Mathes et al., 2006; Intra et al., 2018). Sin embargo, los estudios mediante lesiones han mostrado que compromisos de la actividad frontal derecha dificultan la capacidad de producir cambios voluntarios (Meenan & Miller, 1994; Ricci & Blundo, 1990; Windmann et al., 2006), pero no la de reportar cambios espontáneos (De Graaf et al., 2011). A partir de esto nosotros postulamos que la actividad frontal derecha tendría un rol importante sobre la capacidad de producir cambios perceptuales de forma voluntaria. Sin embargo, esta influencia no ocurriría debido solamente al aumento de la actividad local en esa área (como ha sido reportado por Mathes et al., 2006), sino que las áreas frontales tendrían una influencia sobre los cambios voluntarios, a partir de la integración funcional de su actividad junto con la actividad

de áreas parietales y occipitales, como parecerían sugerir investigaciones previas (Shimaoka et al., 2010).

Objetivo e Hipótesis

Pregunta de Investigación:

¿Qué mecanismo neural permitiría controlar voluntariamente los cambios perceptuales, durante la observación de estímulos bi-estables?

Hipótesis:

Los procesos de control voluntario sobre los cambios durante la percepción bi-estable están asociados a una integración funcional entre la actividad de áreas frontales derechas, parietales y occipitales.

Objetivo general:

Este proyecto tiene como objetivo general estudiar las diferencias entre los patrones de conectividad funcional, entre regiones frontales derechas, parietales y occipitales, asociados a los cambios perceptuales cuando estos son producidos espontáneamente y cuando estos son controlados por los sujetos.

Objetivos específicos:

1. Identificar si los sujetos pueden controlar la cantidad de cambios que realizan hacia un percepto.
2. Identificar si los sujetos pueden controlar la duración de un percepto, cuando están instruidos a observar esa interpretación y evitar la otra interpretación posible.
3. Comparar los valores de una métrica de conectividad funcional cuando un sujeto reporta un cambio perceptual espontaneo, a cuando reporta un cambio perceptual voluntario.

3.1 Comparar los valores de una métrica de conectividad funcional cuando un sujeto reporta un cambio perceptual espontaneo, a cuando reporta un cambio perceptual hacia una interpretación que esta instruido a percibir.

3.2 Comparar los valores de una métrica de conectividad funcional cuando un sujeto reporta un cambio perceptual espontaneo, a cuando reporta un cambio perceptual hacia una interpretación que esta instruido a evitar.

Materiales y Métodos

Participantes

Para el primer experimento fueron reclutados 5 participantes (3 mujeres y 2 hombres) (edad promedio = 21.4, DS = 1.95). Para el segundo experimento fueron reclutados 10 participantes (8 mujeres y 2 hombres) (edad promedio = 22.1, DS = 2.51). Todos los participantes eran diestros, tenían visión normal o corregida y firmaron un consentimiento informado previo a su participación.

Tarea y Estímulos

Experimento 1: A los sujetos se les presento el estímulo del cubo de Necker, dibujado en líneas blancas sobre un fondo negro. Se les pidió que mantuvieran sus ojos en una cruz de fijación, presentada en el medio del estímulo, durante toda la tarea. Las instrucciones generales pedían que los sujetos luego de un cambio perceptual indicaran que interpretación del percepto veían mediante 2 teclas diferentes (cada una para una interpretación determinada) pero que no reportaran cuando no estuvieran seguros de que interpretación primaba en su percepción.

El experimento consistía en 3 bloques: (1) Se les pedía a los sujetos que reportaran los cambios que percibieran espontáneamente. (2) Se les pedía que intentaran aumentar la cantidad de cambios del estímulo y (3) Se les pedía que intentaran reducir la cantidad de cambios del estímulo. Cada bloque tenía una duración de 360 segundos (**figura 2**).

Previo a cada bloque se les presentaba una cruz de fijación por 30 segundos y se les pedía que se mantuvieran relajados mirándola hasta que apareciera el cubo, momento donde empezaba la tarea.

Experimento 2: A los sujetos se les presentó el estímulo de la cara-jarrón de Rubin (**figura 3**), donde las caras y el delineado de la imagen estaban coloreadas en gris, la copa en negro, y el resto de la pantalla en un fondo negro. Se les pidió que mantuvieran su mirada en el centro de la imagen o el punto donde las “dos narices” indican. Las instrucciones iniciales pedían que los sujetos, luego de un cambio perceptual, indicaran que interpretación del percepto veían mediante 2 teclas diferentes, cada una para una interpretación determinada. Además, las instrucciones

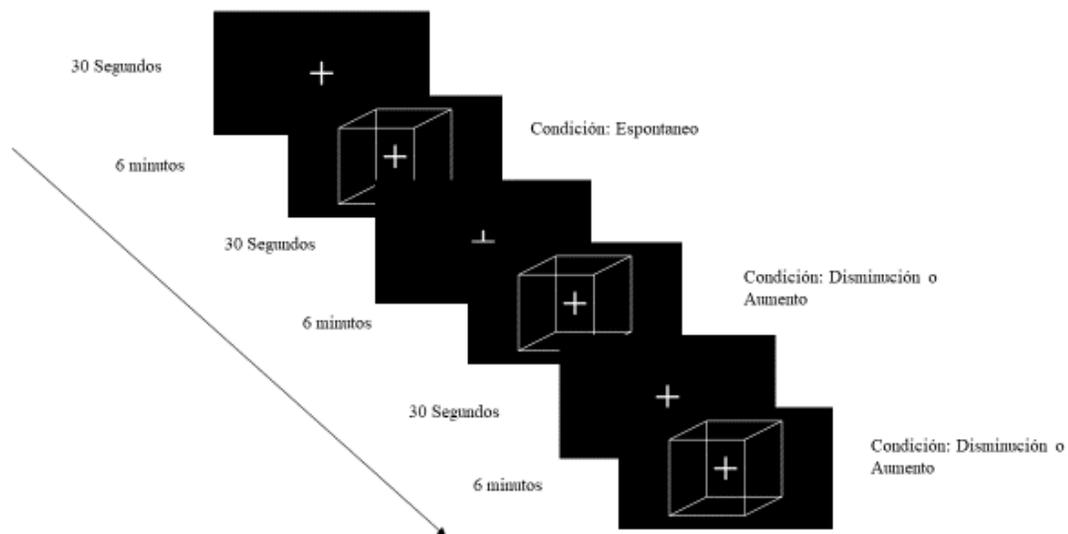


Figura 2 | Estructura del primer paradigma experimental.

indicaban que los sujetos no reportaran cuando no estuvieran seguros de qué interpretación primaba en su percepción.

El experimento consistía en 3 bloques: (1) Se les pedía a los sujetos que reportaran los cambios que percibieran espontáneamente. (2) Se les pedía que intentaran mantener la interpretación de la cara, evitando pasar a la interpretación del jarrón y que cuando esto ocurriera intentaran volver a la interpretación de la cara. (3) Se les pedía que intentaran mantener la interpretación del jarrón, evitando pasar a la interpretación de la cara y que cuando esto ocurriera intentaran volver a la interpretación del jarrón. Cada uno de estos bloques duraba 600 segundos (con un descanso autoadministrado luego de los primeros 300 segundos). Por último, existía un cuarto bloque de 300 segundos donde se presentaba una cruz de fijación y se les pedía a los sujetos que se mantuvieran relajados mirándola.

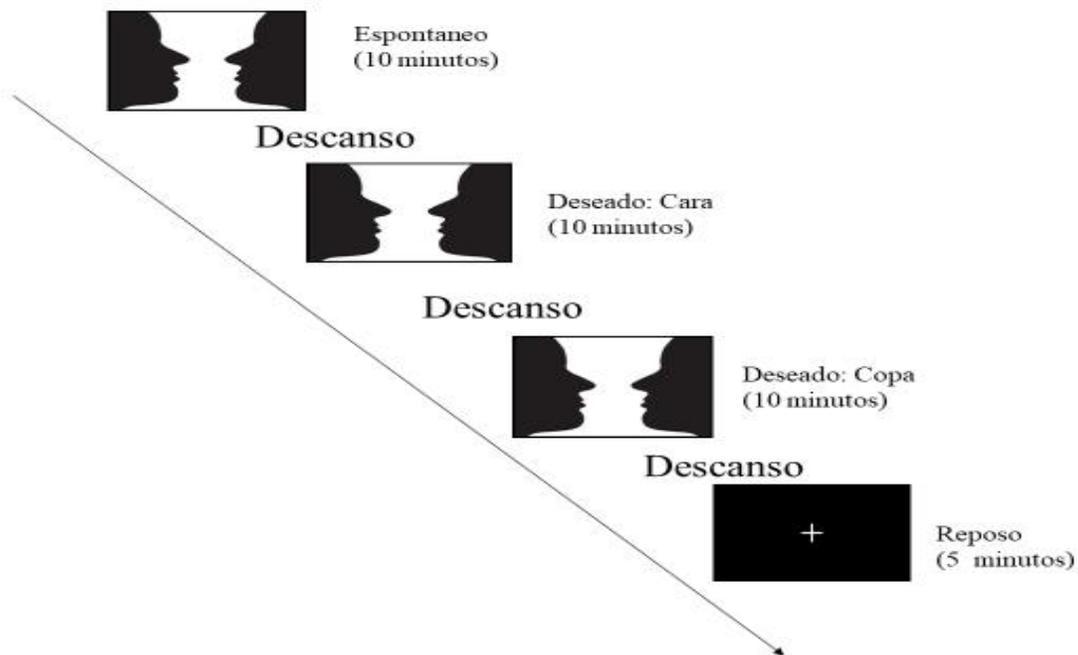


Figura 3 | Estructura del segundo paradigma experimental.

Procedimiento

Ambos experimentos se realizaron en una sala débilmente iluminada, donde los sujetos se sentaban a una distancia de 65 cm de la pantalla del computador de registro. Ambos estímulos fueron presentados con 6 grados de ángulo visual.

Previo a cada bloque, a los sujetos se les explicaban las instrucciones de cada condición y se les mostraba el respectivo estímulo bi-estable. La tarea empezaba cuando los sujetos estaban cómodos con las instrucciones correspondientes. Terminado cada bloque los sujetos pasaban por un periodo de descanso autoadministrado, donde ellos explicitaban el momento en que querían proseguir con el experimento.

Para ambos experimentos los bloques (1) fueron mantenidos como la primera condición, mientras que los bloques (2), (3) y (4) fueron contrabalanceados. Esto se debe a que el presentar una situación donde se les pide que controlen los cambios, antes de los reportes espontáneos, sesga a que los sujetos traten de controlar los cambios, cuando estos debieran ocurrir de forma espontánea (Kornmeier et al., 2009).

Registro y pre-procesamiento

Los datos de EEG fueron registrados mediante un electroencefalograma, marca Biosemi, a 2048 Hz. Durante el registro se usaron 64 electrodos en el cuero cabelludo y 2 situados en ambos mastoides. Paralelamente se registró la conducta ocular mediante un eye tracker de 300 Hz. Los análisis fueron realizados mediante MATLAB (The MathWorks, Inc.), utilizando los toolbox EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004), Fieldtrip (Oostenveld, Fries, Maris, & Schoffelen, 2011) y scripts propios.

Los datos, fuera de línea, fueron decimados a 1024 Hz y re-referenciados al promedio de los 64 electrodos. Luego fueron filtrados mediante un filtro pasa alto de 0.1 Hz y un filtro pasa bajo de 100 Hz, ambos filtros Butterworth de segundo orden. Se generaron épocas desde -2 segundos hasta 1.5 segundos, en relación al reporte manual del cambio perceptual. Se eliminaron las épocas que dentro de ese periodo de tiempo contuvieran un segundo reporte y las que presentaran una excesiva cantidad de ruido muscular o parpadeos.

Análisis de datos

Datos conductuales

Los datos conductuales fueron analizados mediante el software R (versión 3.5.3). En ambos experimentos se trató de comparar la cantidad de cambios que los sujetos realizaban. Para esto se realizó un análisis multinivel. Este tipo de análisis permite comparar la media entre distintas condiciones, controlando por la variabilidad que presenta cada sujeto. Una característica de un análisis multinivel es que no requiere que los grupos cumplan el supuesto de heteroscedasticidad y permite comparar las medias de los grupos, mediante contrastes ortogonales, de tal forma de evitar realizar comparaciones post-hoc mientras se tenga una hipótesis previa de cuál será la relación entre las medias a comparar (Field, Miles, & Field, 2012). Nuestra hipótesis para construir los contrastes es que los sujetos tendrán una mayor cantidad de cambios cuando se les pidiese los realicen de forma voluntaria, en relación a la cantidad de cambios espontáneos y disminuidos, y que la cantidad de cambios espontáneos será mayor que la cantidad de cambios que realicen cuando se les pida que intenten disminuir la frecuencia de cambios.

Para el segundo experimento, adicionalmente a comparar el número de cambios, se realizó una comparación del tiempo que los sujetos pasaban en cada tipo de percepto. Para esto se agruparon los datos en 3 categorías: *perceptos espontáneos*, que incluye el tiempo que cada sujeto está

percibiendo los perceptos del bloque 1; *perceptos deseados*, que incluye el tiempo que el sujeto pasa observando la interpretación de las caras como la del jarrón, cuando se le pide que esa sea la interpretación que debe observar y; *perceptos evitados*, que incluye el tiempo que el sujeto pasa observando la interpretación de las caras como la del jarrón, cuando esta se le pide que sea la interpretación que debe evitar. Para este análisis también se realizó un análisis multinivel sobre el promedio del tiempo que los sujetos pasaron en cada percepto. Nuestra hipótesis para construir los contrastes fue que los sujetos pasan una mayor cantidad de tiempo en los perceptos deseados, en relación al tiempo que pasan en los perceptos espontáneos y evitados, y que la cantidad de tiempo que pasan en los perceptos espontáneos será mayor que la cantidad de tiempo que pasan en los perceptos evitados.

Por último, se realizó una comparación entre las distribuciones del tiempo que cada sujeto pasa en un tipo de percepto con una distribución gamma. Esto debido a que el tiempo que un sujeto pasa en las interpretaciones de una imagen bi-estable tiende a seguir ese tipo de distribución (Nakatani & Van Leeuwen, 2006; van Ee, Noest, Brascamp, & van den Berg, 2006), lo que permitiría contrastar nuestros resultados con la literatura acerca de este proceso. Para evaluar esto se utilizó el método de ajuste de Villaseñor & González-Estrada (2015), el cual compara una distribución de datos contra una distribución gamma. Si tras esta comparación el valor p es mayor a 0,05 se acepta la hipótesis nula de que la distribución es parte de la familia de las distribuciones gamma.

Para graficar la duración de cada tipo de percepto lo que hicimos fue normalizar su duración por sujeto. Para esto se normalizó la duración de los perceptos, a partir del tiempo promedio que cada sujeto pasaba en los perceptos espontáneos. Luego de normalizar los datos en cada sujeto estos fueron promediados entre sujetos.

Datos electrofisiológicos

Debido a que se ha reportado que existe actividad relacionada a los cambios perceptuales, incluso antes de 1,2 segundos previo al reporte manual (İşoğlu-Alka et al., 1998; İşoğlu-Alkaç & Strüber, 2006) y que los cambios perceptuales ocurrirían entre 0,5 y 0,4 segundos previos al reporte manual (Kornmeier, & Bach, 2012) se evaluara la conectividad funcional en una ventana de entre 1,5 hasta 0,5 segundos, previos al reporte manual.

En primer lugar, los datos de cada sujeto fueron filtrados con un filtro pasa banda para cada una de las frecuencias canónicas de EEG; delta (2.5 a 4.5 Hz), theta (4.5 a 7), alfa (8 a 12), beta (12 a 30) y gamma (30 a 45 Hz). Luego de esto, a los datos filtrados se les aplicó la transformada de Hilbert, la cual permite obtener los exponentes complejos de cada señal de forma análoga a la transformada de Fourier (Le Van Quyen et al., 2001). Luego de obtener la señal analítica de cada electrodo se usó la versión no sesgada del weighted phase lag index (wPLI), para evaluar la sincronía entre canales. Esta es una medida de sincronía de fase que busca ignorar las diferencias de fase de 0 y 180 grados, intentado así eliminar los efectos de la conducción volumétrica (Vinck, Oostenveld, Van Wingerden, Battaglia, & Pennartz, 2011). El análisis de conectividad fue realizado entre cada uno de los 64 electrodos, para las 5 bandas de frecuencia anteriormente señaladas. Para cada banda de frecuencia se evaluó la conectividad durante ventanas que contemplaran (al menos) 3 ciclos de la frecuencia más baja (Cohen, 2014), dentro del periodo de entre -1.5 hasta -0.5 segundos previo al reporte manual. Para comparar los resultados entre los sujetos se realizó una normalización en puntaje Z de los valores de conectividad, en comparación con los periodos de reposo donde los sujetos solo veían una cruz de fijación, periodo que actúa como una línea base.

Para evaluar si existía un cambio en relación a la línea base se realizó una prueba de permutaciones, mediante corrección de clusters, para así evitar el problema de comparaciones múltiples (Maris, 2012; Maris & Oostenveld, 2007). Para evaluar si existía una diferencia sostenida entre los sujetos, en relación a los valores de la actividad basal de cada uno, generamos intervalos de 99% de confianza sobre los promedios de conectividad para cada par de electrodos. Si el intervalo de confianza contenía el valor 0 (lo que indica que no existe diferencia con la línea base) el punto de la matriz que representaba esa conexión se volvía 0, de lo contrario se volvía 1.

Luego de binarizar la matriz se guardaron los valores de los clusters que se formaron. Para comparar estos valores se aleatorizó la asociación entre cada sujeto y su línea base, para luego proceder a binarizar esa matriz y guardar el cluster de mayor tamaño. Se repitió la aleatorización 1000 veces para generar una distribución del cluster mayor en cada permutación, para comparar contra los clusters de la binarización real. Se consideró significativo un cluster que fuera mayor al 95% de los clusters obtenidos a partir del proceso de aleatorización.

Para evaluar si existían diferencias significativas entre las condiciones también se realizó una prueba de permutaciones, con corrección por clusters (Maris, 2012; Maris & Oostenveld, 2007). El procedimiento es similar solo que, en lugar de intervalos de confianza, el criterio para binarizar la matriz es a partir de una prueba t entre las condiciones a comparar, donde se convierten en 0 todos los puntos de la matriz que tengan un valor t asociado a un valor p mayor a 0,05 (donde no hay una diferencia significativa entre condiciones), de lo contrario se convierte en 1.

Para evaluar la direccionalidad de la influencia entre cada par de canales, para el experimento 2, adicionalmente al análisis de conectividad se realizó un análisis de Causalidad de Granger (CG). Este análisis es una medida estadística que cuantifica si una serie de tiempo puede predecir a otra (Cohen, 2014). Esto se realiza a partir del siguiente supuesto: si la historia de la señal A

mejora la predicción de la señal B , en relación a la predicción de la señal B sobre la señal B , entonces la señal A se dice que predice a la señal B . Esta medida puede realizarse tanto en el tiempo, como en frecuencia (Barnett & Seth, 2011). Un análisis de CG en el dominio de la frecuencia provee de un espectro de la interacción causal entre dos señales, en función de su frecuencia, siendo este último el acercamiento es que realizamos debido a que los análisis anteriores también se han centrado en la actividad relacionada a distintas frecuencias.

Los valores de conectividad pueden calcularse mediante métodos paramétricos, basados en modelos autorregresivos, o no paramétricos. El método no paramétrico estima la causalidad directamente a partir de las matrices espectrales (Dhamala, Rangarajan, & Ding, 2008). En este estudio nosotros utilizamos una versión no paramétrica de CG. Aplicamos este método en la misma ventana que los análisis de conectividad, de -1.5 hasta -0.5 segundos, en relación al reporte manual.

Para probar si los patrones de causalidad se distinguían entre condiciones, de forma estadísticamente significativa, utilizamos una prueba de permutaciones no paramétrica, con corrección de cluster (Maris, 2012; Maris & Oostenveld, 2007) siguiendo pasos similares a los de Bastos et al. (2015) y Michalareas et al. (2016). Para cada par de electrodos (A y B) cada sujeto entregaba dos valores conectividad con distinta dirección (A prediciendo B y B prediciendo A), los cuales fueron comparadas mediante pruebas t . Los valores t fueron utilizados para binarizar la matriz, donde valores mayores a 0,05 se volvían 0, en caso contrario, 1. Se guardaron los clusters de la comparación real y fueron comparados contra 1000 permutaciones donde para cada sujeto se aleatorizaba la dirección entre cada par de electrodos, la matriz era binarizada y se guardaba el cluster más grande. Se considero significativo un cluster que fuera mayor al 95% de los clusters obtenidos del proceso de aleatorización.

Complementariamente al análisis de CG, para evaluar si la conducta ocular de los sujetos influyó en los distintos análisis se realizaron dos análisis complementarios. Para esto se promedió la actividad de tres electrodos (Fp1, Fpz y Fp2) que se encuentran en la frente de los participantes (de tal forma que captan tanto la actividad ocular, como los movimientos musculares de la frente). Luego de obtener el promedio de estos tres electrodos se realizó un símil de los “potenciales evocados”, donde se promedió la actividad temporal, a través de los trials. Además, se realizó una transformada de Fourier del promedio de los 3 electrodos, también a través de los trials. Para ver si se diferenciaban entre sí, tanto la actividad en el tiempo como en frecuencia, calculamos el error estándar alrededor del promedio, para cada condición.

Paralelamente a los análisis de conectividad, para el experimento 2 realizamos un análisis de poder entre las condiciones. Para realizar este análisis generamos cartas tiempo frecuencia, obtenidas mediante la transformada de Fourier, con ventanas de 256 ms y un solapamiento de 90% entre ellas. Para cada condición este análisis fue realizado en un grupo de 10 electrodos frontales derechos y en un grupo de 20 electrodos parieto-occipitales. Luego de obtener el poder de los electrodos de cada grupo se promediaron los resultados entre sí, de tal forma que por condición obteníamos 2 cartas tiempo-frecuencia. Elegimos estos dos grupos de electrodos debido a que representan las áreas más reportadas en la literatura que usa esta medida (Kornmeier et al., 2012) y, además, debido a que están sobre las áreas asociadas a nuestra hipótesis .

Los valores de poder fueron normalizados, en puntaje Z, a partir de los valores obtenidos durante el periodo de reposo. A pesar de que en los análisis de conectividad utilizamos una ventana de análisis de entre -1.5 hasta -0.5 (s) previo al reporte, en este análisis tomamos una ventana de tiempo desde -1.85 hasta 0.5 (s) en relación al reporte, para observar la dinámica temporal del poder en las distintas bandas de frecuencia.

Resultados

Para el primer experimento quisimos comprobar que los sujetos pudieran controlar la frecuencia de cambios perceptuales que realizaban. Para esto comparamos las medias de las tres condiciones, como se puede ver en la **figura 4**. Los resultados indicaron que cuando los sujetos tratan de aumentar la frecuencia de cambios perceptuales estos aumentan de forma significativa, en comparación con la cantidad de cambios espontáneos y con la cantidad de cambios que ocurren cuando tratan de disminuirlos $b = 4,2$, $t(8) = 4,22$, $p = ,03$. De forma similar, cuando los sujetos tratan de disminuir la cantidad de cambios perceptuales estos son significativamente menores que la cantidad de cambios espontáneos $b = 3,8$, $t(8) = 3,85$, $p = ,04$. Estos resultados nos

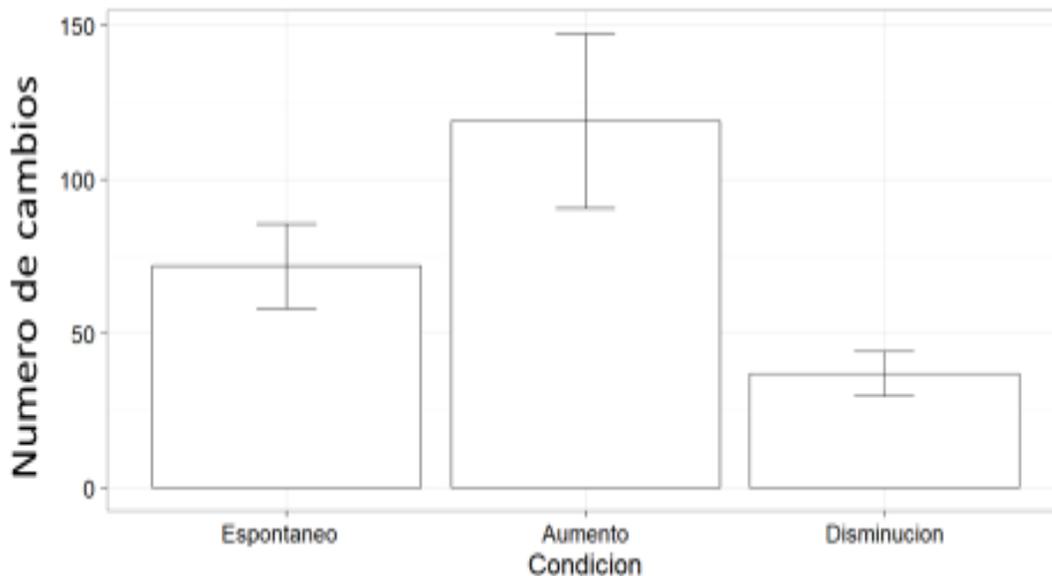
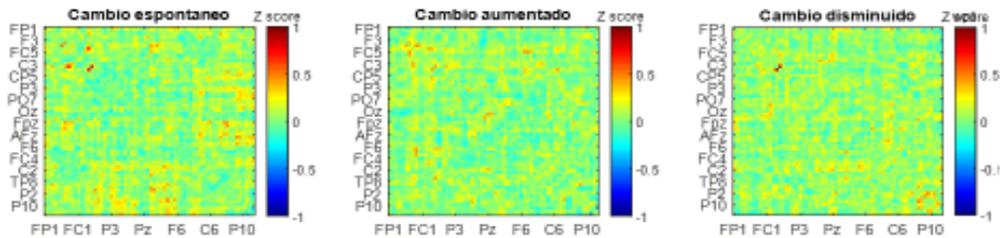


Figura 4 | Los sujetos pueden controlar la frecuencia de los cambios perceptuales. La cantidad de cambios que los sujetos perciben durante los 6 minutos de cada condición se diferencian entre si. Las barras representan la desviación estándar.

sugieren que los sujetos, frente al cubo de Necker, pueden controlar de forma voluntaria la cantidad de cambios perceptuales que realizan.

A Conectividad en banda Delta



B Conectividad en banda Gamma

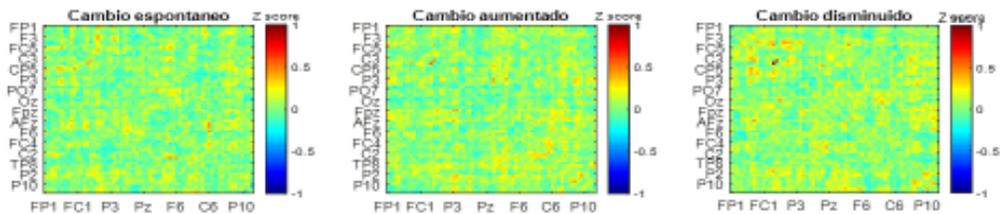


Figura 5 | La conectividad en banda delta y gamma no se diferencia entre condiciones. Tanto en banda delta (A), como en banda gamma (B), la conectividad no presenta diferencias entre condiciones, ni con respecto a la línea base de cada sujeto.

Habiendo verificado que los sujetos pueden controlar la cantidad de cambios perceptuales, exploramos si los distintos tipos de cambios están asociados a distintos patrones de integración funcional. Luego de realizar los análisis anteriormente descritos no encontramos diferencias significativas entre las condiciones, para ninguna banda de frecuencia. De forma representativa,

en la **figura 5** se puede observar la actividad en 2 ventanas de tiempo, para la banda delta y gamma.

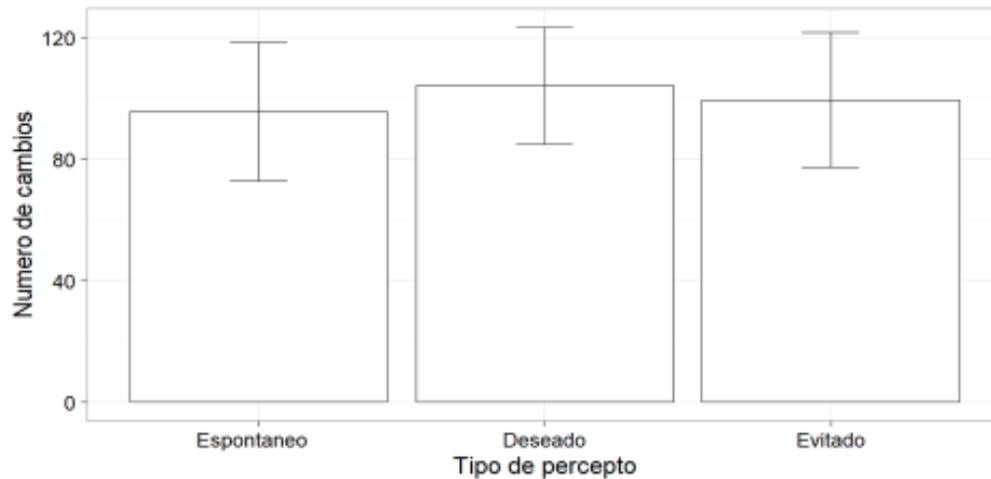
Los resultados electrofisiológicos anteriormente descritos no dan apoyo a nuestra hipótesis, ya que no encontramos diferencias en los valores de conectividad entre las distintas condiciones. Sin embargo, una de las razones por las cuales pudo ocurrir esto es debido a que tanto las instrucciones de la tarea, como el estímulo usado, no fueron los más adecuados para reflejar procesos de control voluntario que requieran de la integración funcional entre áreas frontales derechas, parietales y occipitales. A pesar que distintos estudios han probado el control voluntario sobre la cantidad de cambios perceptuales que realizan los sujetos (Mathes et al., 2006; Pitts, Neger, y Davis, 2007) se ha propuesto que esta medida reflejaría solo un proceso débil de control sobre la percepción, ya que los cambios podrían deberse a factores fisiológicos como la frecuencia de parpadeos o niveles de arousal. Por otro lado, los procesos de control voluntario sobre la percepción bi-estable estarían mayormente relacionados con la capacidad de sesgar (de forma selectiva) una interpretación de una imagen bi-estable (Meng & Tong, 2004; Peterson, Kihlstrom, Rose, & Glisky, 1992; Suzuki & Peterson, 2000), ya que este proceso requiere de la selección activa de una interpretación de la imagen, además que requerir la supresión de la otra interpretación.

Con respecto al estímulo, la imagen utilizada en el primer experimento fue el cubo de Necker, un estímulo bi-estable que solo requiere cambiar la perspectiva (se ve el cubo saliendo hacia arriba a la derecha o hacia abajo a la izquierda). Por un lado estudios conductuales muestran que aunque los sujetos pueden controlar la cantidad de cambios en el cubo, tienden a tener un mayor control tanto sobre la frecuencia de cambios (Daniel Strüber & Stadler, 1999) como en la capacidad de sesgar una interpretación (Peterson & Hochberg, 1983) de una imagen bi-estable

asociada con un significado, como la cara-jarrón de Rubin (**figura 3**). De forma complementaria se ha visto que lesiones frontales derechas afectan la capacidad de controlar imágenes bi-estables asociadas con un significado (Meenan & Miller, 1994; Ricci & Blundo, 1990) en mayor medida que en imágenes bi-estables asociadas a un cambio de perspectiva (como el cubo de Necker) (Windmann et al., 2006).

Debido a lo anterior fue que decidimos realizar un segundo experimento (**figura 3**), donde los sujetos veían un estímulo bi-estable asociado a un significado y se les pedía que, de forma voluntaria, intentaran sesgar una interpretación de la imagen (pasando un mayor tiempo en ella) y evitar la otra interpretación (pasando un menor tiempo en ella). De forma similar que con el primer experimento quisimos comprobar que los sujetos pudieran controlar la frecuencia de cambios perceptuales que realizaban. Para comprobar esto, en primer lugar, agrupamos los perceptos en tres categorías, *perceptos espontáneos* (agregando cara y jarrón en el bloque 1 del experimento 2), *perceptos deseados* (agregando cara y jarrón cuando fuera esta la interpretación que se le pidiera sesgar) y los *perceptos evitados* (agregando cara y jarrón cuando fuera esta la interpretación que se le pidiera evitar) para luego comparar la cantidad de cambios que realizaban hacia cada tipo de percepto. Los resultados indicaron que la cantidad de cambios que los sujetos realizan hacia los perceptos deseados no es significativamente diferente, en comparación con la cantidad de cambios hacia los perceptos espontáneos y hacia los perceptos evitados $b = -.17$, $t(18) = -.04$, $p = .93$. De forma similar, la cantidad de cambios no se diferencia significativamente entre los cambios hacia los perceptos espontáneos y hacia los perceptos evitados $b = 4.2$, $t(18) = .66$, $p = .51$, como se ve en la **figura 6.A**.

A Cantidad de cambios por condición



B Duración promedio de cada percepto

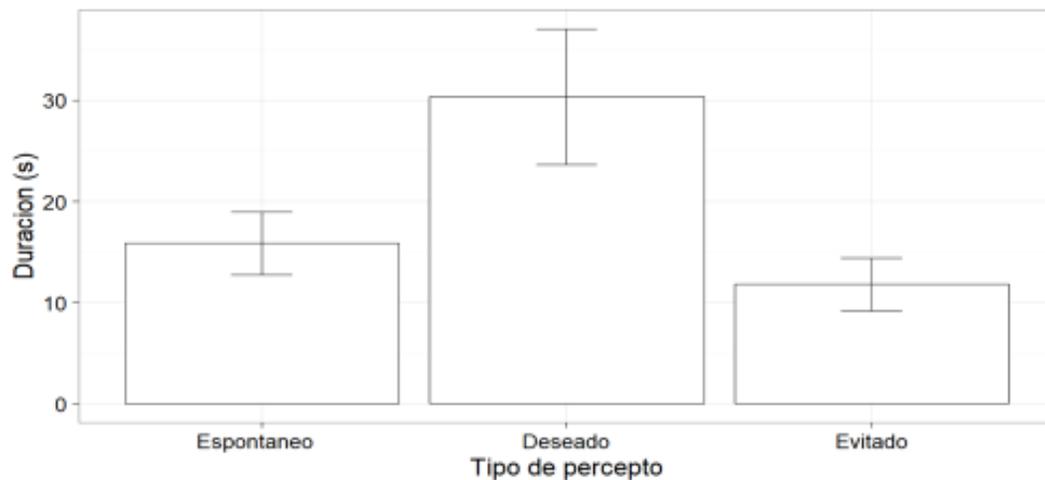


Figura 6 | Aunque no existe una diferencia entre la cantidad de cambios por condición, los sujetos perciben durante mas tiempo el percepto deseado. (A) La cantidad de cambios no se diferencian entre si. **(B)** La cantidad de tiempo que los sujetos pasan en cada percepto es mayor para los perceptos deseados, pero no se diferencia si es un percepto que se busca evitar o que un percepto espontaneo. En ambos gráficos las barras representan la desviación estándar.

Sin embargo, para este experimento es más relevante la capacidad de un observador de aumentar el tiempo que pasa en la interpretación que se le pide que intente sesgar y de disminuir la cantidad de tiempo que pasa en la interpretación que se le pide evitar.

Para evaluar lo anterior, en primer lugar, graficamos la duración de los perceptos (normalizada por sujeto). Como se puede ver en la **figura 7** cuando los perceptos son deseados estos tienden a tener una mayor duración que los perceptos espontáneos. Por otro lado, los perceptos evitados tienen una distribución diferente a los otros dos tipos de percepto, donde una gran cantidad de casos se concentra en el rango de menor duración, para luego decaer más rápidamente que para los perceptos deseados y espontáneos.

Luego de graficar las distribuciones realizamos un análisis complementario para evaluar si los tres tipos de percepto tienen distribuciones similares a las reportadas en la literatura. Para esto comparamos si la distribución de las duraciones (para cada tipo de percepto) era análoga a una distribución gamma, debido a que se ha reportado que el tiempo que los sujetos pasan en un determinado percepto se ajusta a esta distribución (Brouwer & van Ee, 2006; Leopold & Logothetis, 1999; Nakatani & Van Leeuwen, 2006). Como se puede ver en la **tabla 1**, para 8 de 10 sujetos, los perceptos espontáneos y deseados se ajustaban a una distribución gamma. Por otro lado, solo para 3 de 10 sujetos los perceptos evitados se ajustan a una distribución gamma. Tanto para los perceptos espontáneos como deseados la mayoría de las duraciones se ajusta a una distribución gamma, pero lo contrario ocurre para los perceptos evitados. Esto último podría indicar que, cuando los sujetos intentan cambiar desde un percepto a otro, la distribución de la duración es distinta a la esperada durante la percepción espontánea de un estímulo bi-estable.

Por último, comparamos la duración promedio de los perceptos para evaluar si los sujetos podían controlar el tiempo que pasaban en cada percepto. Para esto promediamos el tiempo que cada

sujeto pasaba en cada tipo de percepto y los comparamos entre sí. Los resultados indican que los sujetos pueden pasar más tiempo en los perceptos deseados, comparándolos contra los perceptos espontáneos y evitados $b = 5,5$, $t(18) = 4,02$, $p < ,001$, mientras que la cantidad de tiempo que pasan en los perceptos espontáneos y evitados no se diferencia de forma significativa $b = 2,02$, $t(18) = ,85$, $p = ,4$, lo que se puede ver en la **figura 6.B**. Estos resultados nos indican que los sujetos pueden sesgar, de forma voluntaria, una interpretación del percepto que se les pide que observen. Debido a que la duración de los perceptos podía no distribuirse normalmente (**tabla A.1**), realizamos una prueba estadística no paramétrica, donde se replicaron los resultados del análisis paramétrico (**tabla A.2**). Ambos análisis se encuentran en el **anexo 1**.

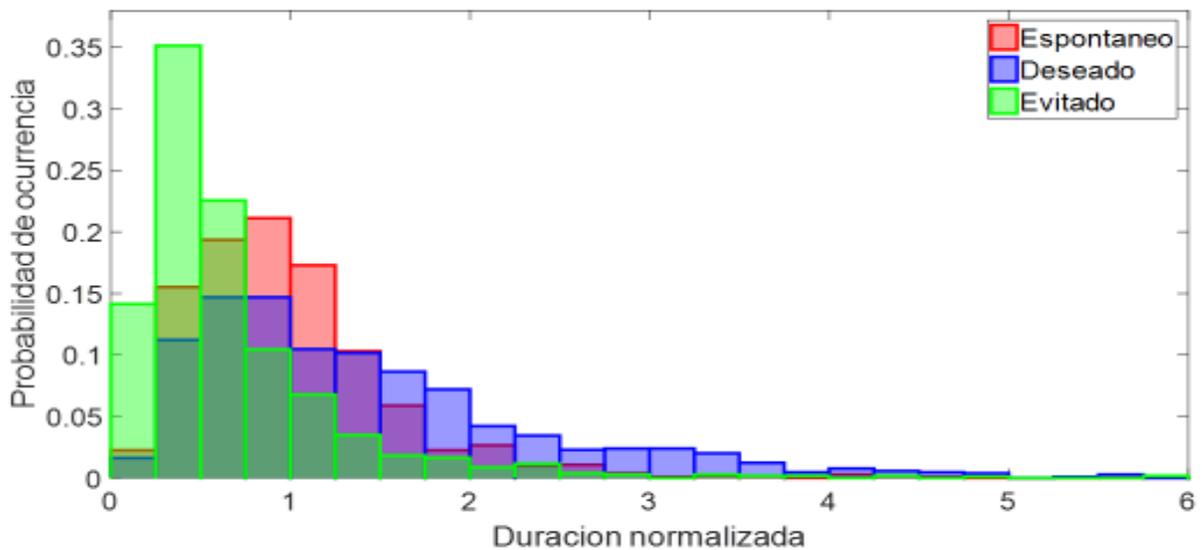


Figura 7 | Cuando los sujetos buscan controlar un percepto, las distribuciones se diferencian de cuando los perceptos ocurren espontáneamente. En relación a la probabilidad de ocurrencia de la duración de un percepto espontáneo, cuando los sujetos intentan sesgar una interpretación los perceptos duran una mayor cantidad de tiempo y cuando intentan evitar un percepto esta interpretación tiende a durar menos tiempo.

Tabla 1

Ajuste de distribución gamma en las distribuciones de la duración por sujeto y tipo de percepto

Sujeto	Espontaneo	Deseado	Evitado
1	,06	,06	< ,001*
2	,52	,91	< ,001*
3	,54	,54	,2
4	,8	,6	< ,001*
5	,07	,01*	,06
6	< ,001*	< ,001*	< ,001*
7	< ,001*	,39	< ,001*
8	,99	,86	,07
9	,82	,7	< ,001*
10	,2	,4	< ,001*

Los asteriscos indican los casos donde se rechaza la hipótesis nula, por lo que las distribuciones no corresponden a una distribución gamma.

Después de mostrar que los sujetos pueden controlar los cambios perceptuales, quisimos verificar si el perfil de poder de las distintas condiciones es similar al reportado en la literatura. En la **figura 8** se pueden ver el curso del poder, de las distintas bandas de frecuencia, en las 3

condiciones en áreas frontales derecha y parieto-occipitales. De forma coherente con la literatura para las tres condiciones vemos que, en relación a la línea base, existe un menor nivel de actividad en banda alfa (Isoglu-Alkaç et al., 2000; Işoğlu-Alkaç & Strüber, 2006; Daniel Strüber & Herrmann, 2002) y beta (Müller, Federspiel, Fallgatter, & Strik, 1999) en áreas parieto-occipitales, mientras que hay un aumento en la actividad en banda gamma en áreas frontales derechas (Başar-Eroglu, Strüber, Kruse, Başar, & Stadler, 1996; Strüber, Başar-Eroglu, Miener, & Stadler, 2001). Durante la ventana de análisis, de -1.5 hasta -0.5 segundos, tanto los cambios deseados como espontáneos tienen un nivel similar de actividad en banda delta y gamma, mayores que los que se observan para los cambios espontáneos en áreas frontales derechas. Sin embargo, los cambios hacia los perceptos evitados tienen un mayor poder delta/theta sostenidamente luego de -0.5 segundos, en comparación con los cambios deseados y evitados en áreas frontales derechas. Sin embargo, a pesar de esta aparente diferencia, no existían diferencias significativas (evaluadas mediante un análisis de permutaciones, corregido por clusters) entre las distintas condiciones.

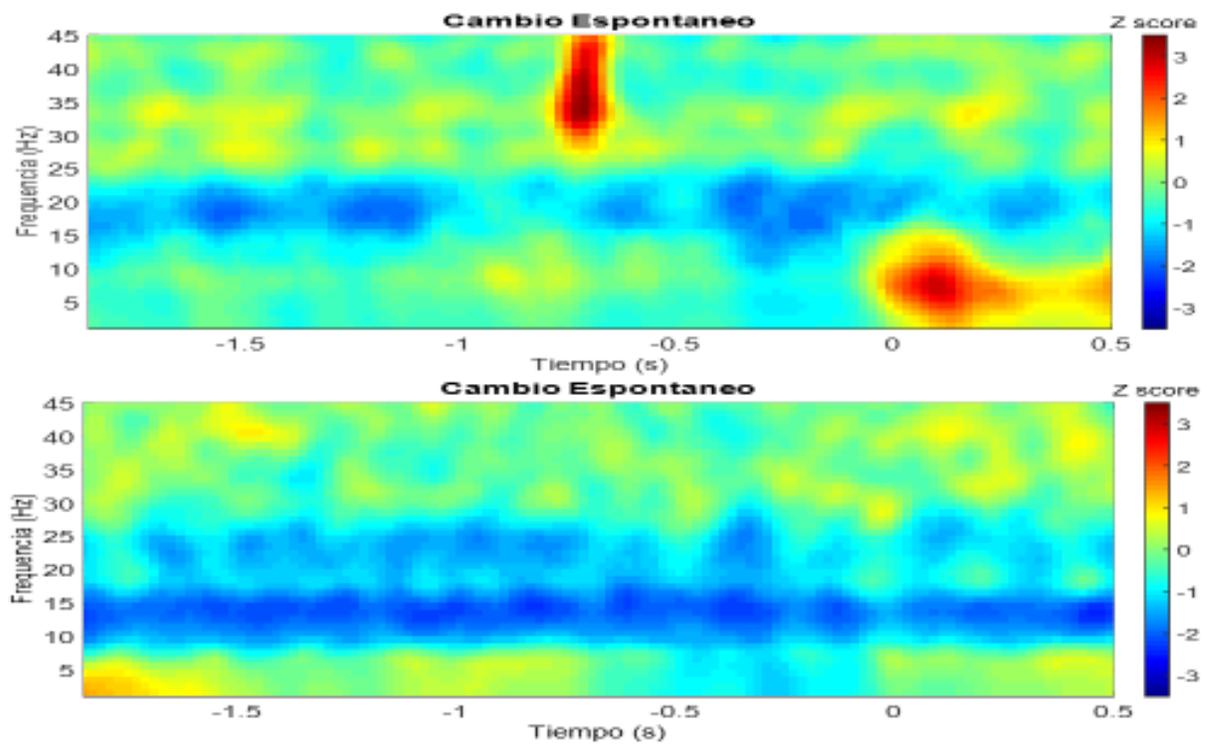
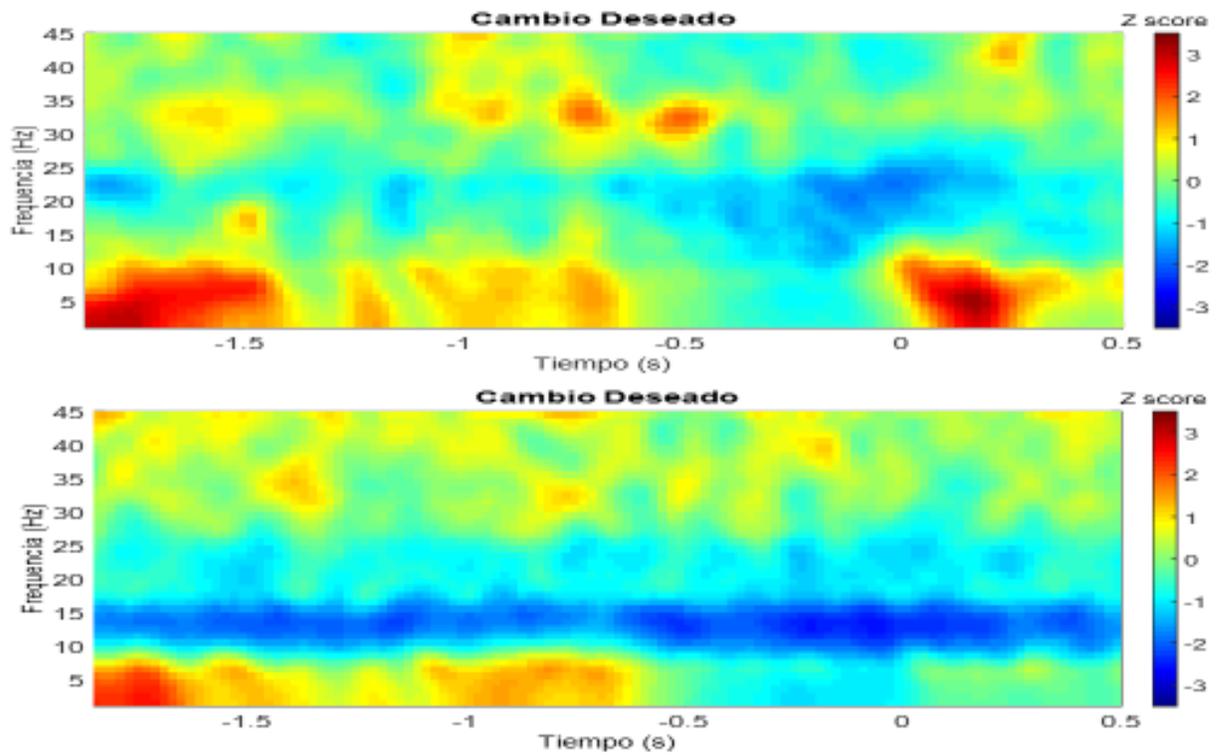
A**B**

Figura 8 (continua en la siguiente página).

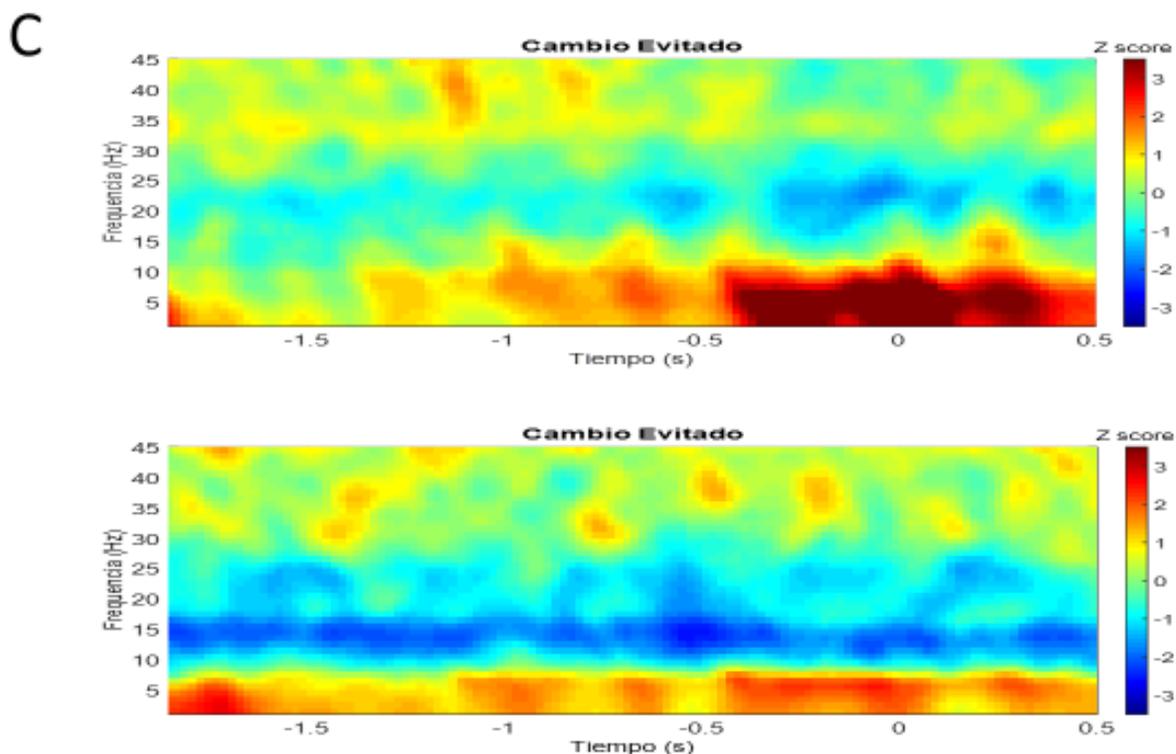


Figura 8 (continuación) El poder durante las tres condiciones sigue un patrón similar al reportado en la literatura. Existe un aumento de la actividad en banda gamma en electrodos frontales derechos y una disminución de actividad en banda alfa en electrodos parieto-occipitales. Esto ocurre tanto en los cambios hacia perceptos espontáneos (A), deseados (B) y evitados (C). En A, B y C el grafico superior corresponde a los electrodos frontales derechos y el grafico inferior a los electrodos parieto-occipitales

Luego del análisis de poder evaluamos los patrones de integración funcional, para las distintas bandas de frecuencia, durante distintas ventanas de tiempo dentro del periodo de análisis seleccionado (-1.5 hasta -0.5 segundos previo al reporte manual). Encontramos que existían mayores niveles de conectividad funcional tanto en banda delta, como en banda gamma, para los cambios hacia los perceptos deseados y evitados, no existiendo diferencias en las demás bandas de frecuencia.

En la **figura 9** se puede observar la integración funcional, evaluada entre los 64 electrodos, para banda delta durante una ventana de 1 segundo (entre 1,5 y 0,5 segundos previos al reporte manual). Para realizar una inferencia estadística comparamos los valores de conectividad en esta banda con los valores de conectividad obtenidos durante el estado de reposo de cada sujeto. El patrón de integración durante los cambios deseados y evitados está asociado a niveles significativos de conectividad funcional entre áreas frontales derechas, parietales y occipital, en contraste con los cambios espontáneos, que no mostraron diferencias con respecto al periodo de reposo. Comparados con los cambios evitados, que presentaban una lateralización hacia la derecha, los cambios hacia el percepto deseado involucraron una mayor integración de áreas frontales derechas con áreas occipitales y parietales del hemisferio izquierdo.

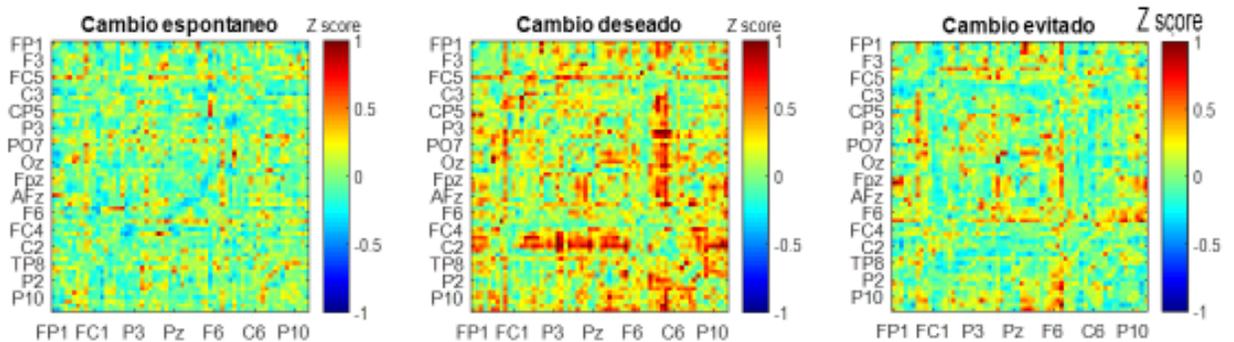
En la **figura 10** se puede observar la integración funcional, evaluada entre los 64 electrodos, para banda gamma durante una ventana de entre 1 y 0,5 segundos, previos al reporte manual. Los patrones de integración en esta banda se ven, principalmente, entre electrodos parietales y occipitales, de forma similar para los perceptos deseados y evitados. Por su parte los perceptos espontáneos no presentan diferencias con respecto al periodo basal.

A pesar que ambos resultados parecen apoyar nuestra hipótesis, estamos comparando una situación perceptual con un periodo de reposo donde no se observaba un estímulo bi-estable. Por lo tanto, quisimos comparar dos situaciones de percepción bi-estable. Debido al paradigma que usamos podemos comparar dos situaciones donde se usa el mismo estímulo, solo que en una condición el sujeto debe voluntariamente sesgar el percepto que busca observar. Comparando los cambios perceptuales deseados contra los cambios espontáneos (**figura 11**), encontramos que la principal diferencia entre condiciones radica en que los cambios deseados involucran mayores niveles de integración delta en regiones frontales derechas (**figura 11.A**), mientras que

los cambios evitados no se diferencian de los espontáneos (en esta banda de frecuencia). En banda gamma, por su parte, tanto los cambios deseados como evitados requieren de mayor integración de áreas parietales que los cambios espontáneos (**figuras 11.A y 11.B**). Estos análisis los realizamos, adicionalmente, en una ventana de tiempo de entre -0.5 y 0.5 segundos, con respecto al reporte del cambio. Los resultados nos indicaron que no existen diferencias entre las condiciones en esta ventana, lo cual nos indicaría que las diferencias entre condiciones aparecen en los momentos asociados al cambio perceptual, no durante periodos posteriores que incluyen la preparación motora para presionar en botón y la estabilización del nuevo percepto.

Los análisis anteriores nos muestran que durante los cambios voluntarios hacia perceptos deseados y evitados existen niveles significativos de integración entre áreas frontales derechas, parietales y occipitales. Sin embargo, los análisis de wPLI no permiten saber la direccionalidad de la asociación entre electrodos. Por lo anterior fue que realizamos un análisis complementario de CG, que nos permitiera evaluar la direccionalidad de la actividad entre las distintas áreas. La CG fue computada entre todos los posibles pares de electrodos y se realizó una prueba de permutaciones para evaluar las conexiones mayores al azar.

A Conectividad en banda delta



B Conexiones significativas

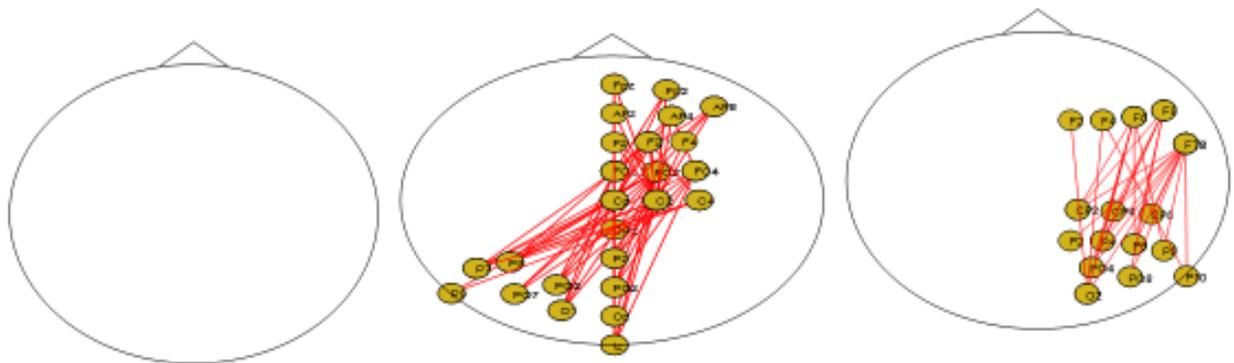
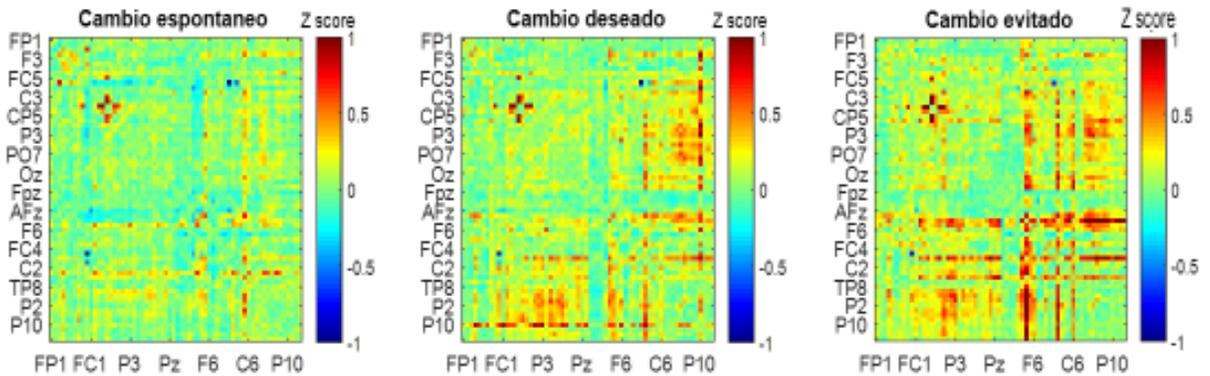


Figura 9 | La actividad en banda delta genera patrones de conectividad funcional, entre áreas frontales derechas, parietales y occipitales, cuando ocurre un cambio hacia un percepto deseado y hacia un percepto evitado. (A) Matrices de conectividad, en banda delta, durante los 3 tipos de cambio, durante -1.5 y -0.5 segundos previos al reporte del cambio. (B) Gráficos de las conexiones entre electrodos que fueron estadísticamente significativas. El color rojo indica una conexión que tiene un mayor nivel de conectividad, en relación al periodo basal. Tanto para A como B, las condiciones (de izquierda a derecha) son: Cambio espontáneo, Cambio deseado y Cambio evitado.

A Conectividad en banda gamma



B Conexiones significativas

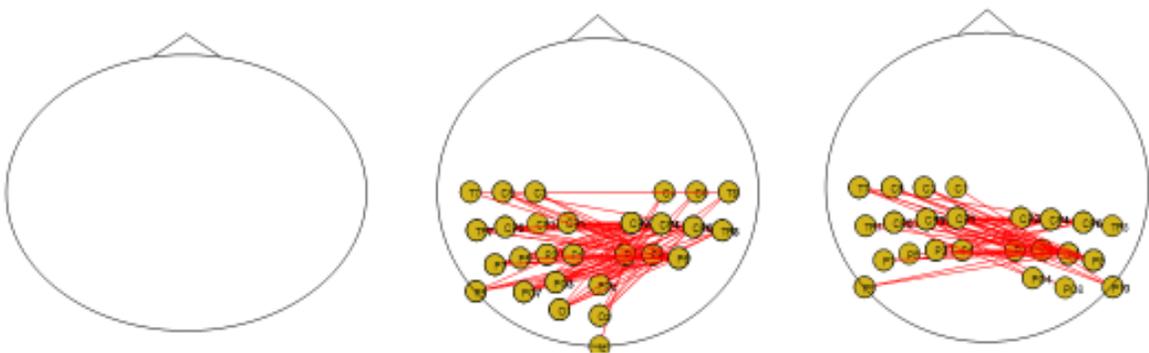
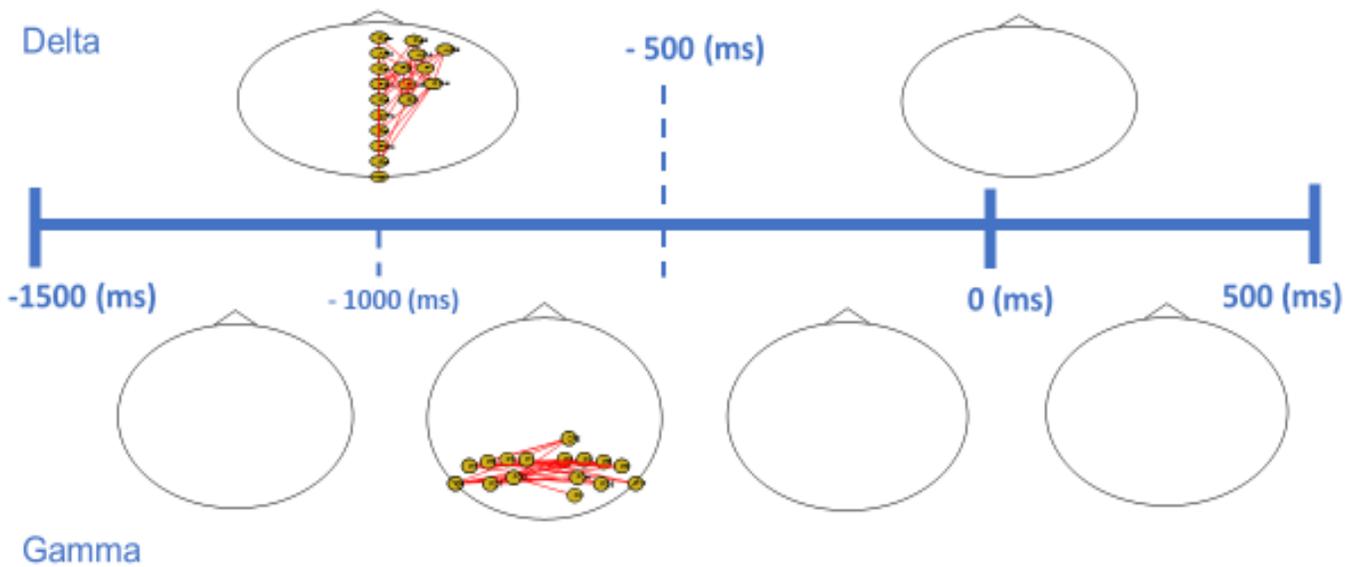


Figura 10 | La actividad en banda gamma genera patrones de conectividad funcional, entre áreas parietales, cuando ocurre un cambio hacia un percepto deseado y hacia un percepto evitado. (A) Matrices de conectividad, en banda delta, durante los 3 tipos de cambio, durante -1 y -0.5 segundos previos al reporte del cambio. (B) Gráficos de las conexiones entre electrodos que fueron estadísticamente significativas. El color rojo indica una conexión que tiene un mayor nivel de conectividad, en relación al periodo basal. Tanto para A como B, las condiciones (de izquierda a derecha) son: Cambio espontáneo, Cambio deseado y Cambio evitado.

A Deseado contra espontaneo



B Evitado contra espontaneo

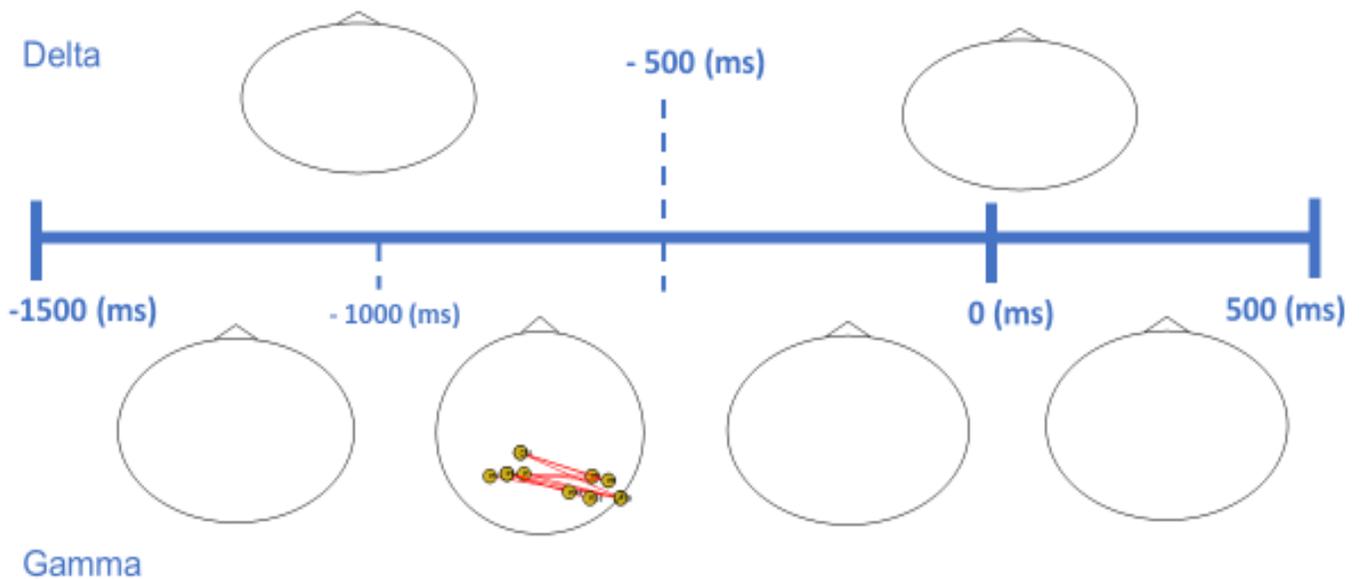


Figura 11 | Los cambios hacia los perceptos deseados y evitados, en contraste con los cambios espontáneos, reclutan áreas parietales. Solo los cambios hacia los perceptos deseados, en contraste con los cambios espontáneos, reclutan áreas frontales derechas. Tanto A como B están sobre una línea de tiempo, donde 0 indica el reporte. Sobre las cabezas las líneas rojas indican conexiones significativas donde los valores de conectividad son mayores en los cambios deseados (A) y evitados (B), en ambos casos en relación a los cambios espontáneos.

La **figura 12** muestra los resultados de conectividad en banda delta (la única banda donde existieron diferencias con respecto al azar), de 3 a 4 Hz, durante la ventana de tiempo de -1.5 hasta -0.5 segundos previos al reporte. Nuestros resultados muestran que las conexiones que excedieron el estimado al azar, en los tres perceptos, van de electrodos parietales hacia electrodos frontales. Sin embargo, durante los cambios perceptuales deseados y evitados existe un mayor número de conexiones entre electrodos frontales, parietales y occipitales, donde mayoritariamente los electrodos frontales predicen la actividad de los electrodos parietales y occipitales.

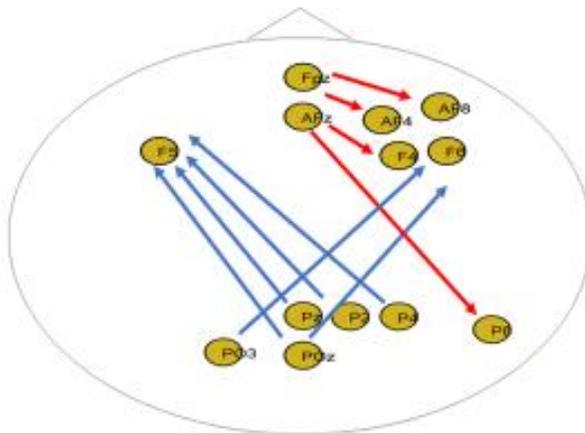
Para evaluar que estos resultados no se deban a la actividad ocular de los sujetos, usando 3 electrodos frontales del EEG (Fp1, Fpz y Fp2) hicimos un análisis de la actividad de estos electrodos, tanto en el tiempo como en la frecuencia. Con respecto a la frecuencia, como se ve en la **figura 13.A**, un análisis de Fourier durante la ventana de -1.5 hasta -0.5 (s) previo al reporte, durante los 3 tipos de percepto, la actividad en frecuencias dentro del rango de entre 55 hasta 150 Hz, el cual contendría los componentes principales de la actividad electromiografía (Kwon et al., 2007; J. Wang & Bronlund, 2013) no se diferencia entre sí. Con respecto al tiempo, en la **figura 13.A** se ve que la actividad en voltaje de las tres condiciones no parece presentar diferencias, durante la ventana de -1.5 hasta -0.5 (s). Sin embargo, luego de -0.5 (s) la actividad de los electrodos frontales, cuando los sujetos están viendo un percepto evitado, aumenta y se diferencia de la actividad de las otras dos condiciones.

Lo anterior nos indicaría que, durante la ventana de análisis de CG, tanto la actividad ocular temporal, como la asociada a movimientos musculares en la frente, es semejante en las tres condiciones, por lo que no podría explicar las diferencias en CG. Sin embargo, luego de esta ventana de tiempo, la actividad en el tiempo de los electrodos frontales es semejante para los perceptos espontáneos y deseados, pero distinta para los perceptos evitados. Esto nos podría

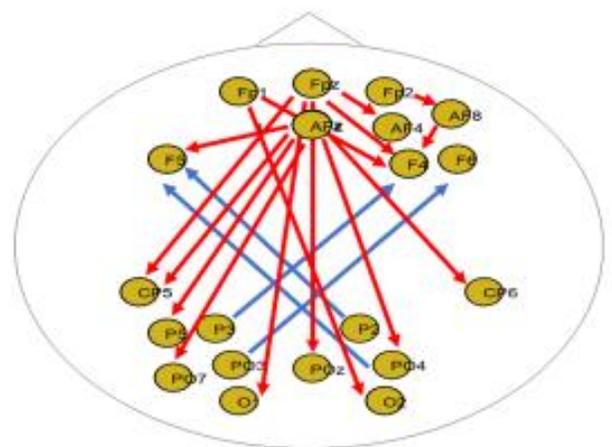
indicar que los movimientos oculares tienen un rol importante en el proceso de lograr cambiar un percepto que se le instruye al sujeto intentar evitar. Debido a que no analizamos la conducta ocular, el presente trabajo no puede responder esta pregunta.

En su conjunto, los resultados del segundo experimento muestran que los procesos de control voluntario sobre la percepción bi-estable, que requieren sesgar una interpretación de un estímulo bi-estable de significado, requieren de la integración de la actividad de distintas regiones corticales. Esta integración ocurre a partir de la sincronía de fase, principalmente en banda delta y que posee una direccionalidad desde regiones anteriores hacia regiones posteriores.

A Cambio Espontaneo



B Cambio Deseado



C Cambio Evitado

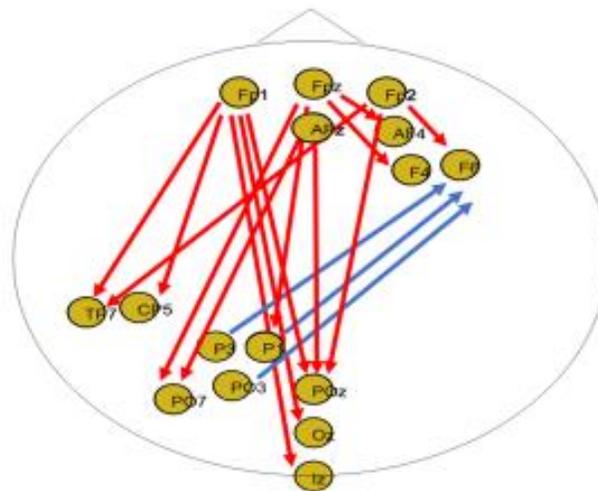


Figura 12 | Durante los cambios voluntarios y evitados existe una mayor direccionalidad antero-posterior, en relación a los cambios espontáneos. Para las tres condiciones se grafican las conexiones desde áreas anteriores hacia posteriores en rojo, y desde áreas posteriores hacia anteriores en azul.

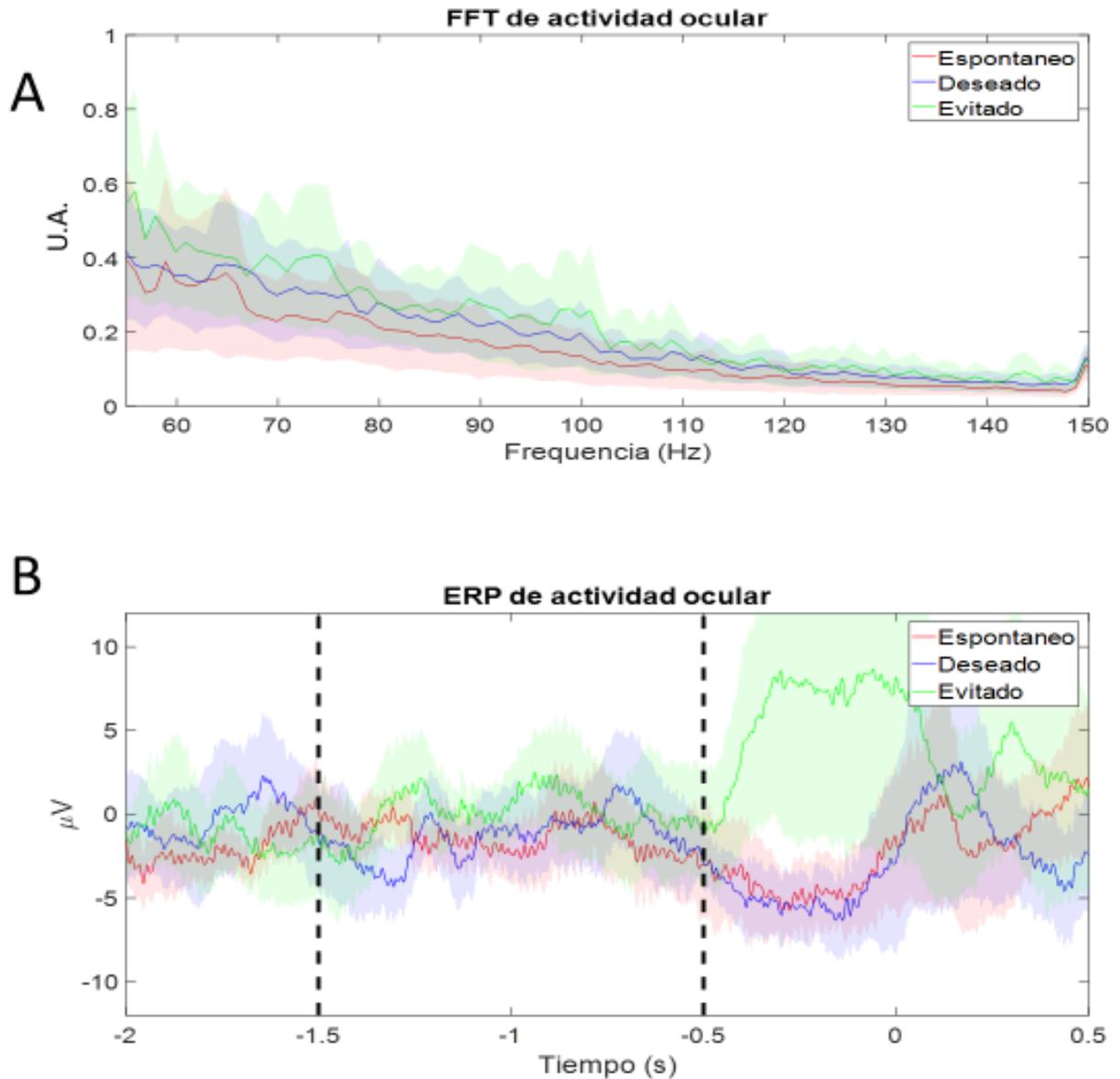


Figura 13 | En el dominio de la frecuencia y en el dominio del tiempo, la actividad ocular de los tres electrodos frontales analizados es semejante. (A) FFT de 3 electrodos frontales, durante la ventana de -1.5 hasta -0.5 segundos, desde 55 hasta 150 Hz, frecuencias que deberían contener la actividad del electromiograma en la frente. **(B)** ERP de 3 electrodos frontales, el periodo entre dos líneas negras indica la ventana de análisis de conectividad, donde no parecen diferenciarse las 3 condiciones. Sin embargo, luego de -0.5 segundos la actividad en los electrodos frontales, durante los perceptos evitados, aumenta en relación a las otras 2 condiciones. Las líneas verticales negras indican la ventana de usada durante los análisis de conectividad.

En ambos gráficos el área sombreada representa el error estándar del promedio.

Discusión y Conclusión

Nuestros resultados conductuales, para ambos experimentos, son coherentes con diversos estudios que han mostrado que los sujetos pueden controlar la cantidad de cambios en un estímulo bi-estable que requiere una reversión de perspectiva (Mathes et al., 2006; Van Ee et al., 2005) y la capacidad de sesgar una interpretación de un estímulo bi-estable de reversión de significado (Peterson & Hochberg, 1983; Windmann et al., 2006).

La duración de los perceptos espontáneos, en nuestro segundo experimento, se ajustaba en 8 de 10 casos a una distribución gamma, lo que es coherente con estudios previos que han mostrado que el tiempo que los sujetos pasan en los distintos perceptos de una imagen bi-estable se ajusta a aquella distribución (Leopold & Logothetis, 1999; Nakatani & Van Leeuwen, 2006; van Ee et al., 2006). La duración de los perceptos deseados también se ajusta, en 8 de los 10 casos, a una distribución gamma, lo que nos podría sugerir que el proceso asociado a mantener un percepto de forma voluntaria podría ser similar al proceso que regula la duración de los perceptos espontáneos.

Sin embargo, la duración de los perceptos evitados solo en 3 de los 10 casos mostro un ajuste a una distribución gamma, esto podría sugerir que el proceso asociado a disminuir la duración de un percepto requeriría de mecanismos distinto al proceso que esta asociado con mantener un percepto. Una posibilidad que podríamos ver a partir de la **figura 13.B** es que los movimientos oculares podrían influir en este proceso. Esto debido a que, durante la percepción de un percepto evitado, 0.5 segundos antes del cambio, existe una diferencia en la actividad asociada a electrodos frontales (interpretados en este caso como proxy de la conducta ocular) en relación a la actividad que ocurre en los perceptos espontáneos y evitados. Sin embargo, como mostramos en los análisis de conectividad, ya existen diferencias entre condiciones (en la integración entre

áreas frontales derechas, parietales y occipitales) antes de que ocurra esta diferencia en la actividad de los electrodos frontales, por lo que la actividad ocular podría ser una consecuencia de la actividad cortical. Pero, debido a que no contamos con los análisis de los datos de eye-tracker, no podemos responder esta pregunta.

Los análisis de poder también son coherentes con resultados previos. En relación a la línea base, existe un menor nivel de actividad en banda alfa (Isoglu-Alkaç et al., 2000; Işoğlu-Alkaç & Strüber, 2006; Daniel Strüber & Herrmann, 2002) y beta (Müller et al., 1999), mientras que hay un aumento en la actividad en gamma (Başar-Eroglu, Strüber, Kruse, Başar, & Stadler, 1996; Strüber, Başar-Eroglu, Miener, & Stadler, 2001). Esto ocurre en las tres condiciones, lo que sugeriría que en todas las condiciones nos encontramos con un perfil de poder similar al reportado en la literatura sobre estímulos bi-estables. Sin embargo, no encontramos diferencias estadísticamente significativas en la actividad gamma en áreas frontales derechas entre cambios voluntarios y espontáneos (Mathes et al., 2006), lo que puede deberse a que nuestro tamaño muestral (10 sujetos) no era suficiente para encontrar ese efecto o que ese aumento ocurriría con el cubo de Necker, pero no con la cara-jarrón de Rubin (el estímulo que usamos para ese análisis).

Nuestros resultados electrofisiológicos, a nivel de conectividad, indican que durante los cambios perceptuales voluntarios que intentan sesgar una interpretación de la cara-jarrón de Rubin, existen momentos de integración funcional entre la actividad de áreas frontales derechas, parietales y occipitales. Esta integración ocurre mediante sincronía de fase en banda delta, específicamente entre 3 y 4 Hz. La direccionalidad entre estas áreas es, principalmente desde áreas frontales hacia áreas parietales y occipitales.

Los resultados descritos en el párrafo anterior son coherentes con el estudio de Shimaoka et al. (2010) quienes mostraron que cuando los sujetos intentan sesgar un cubo de Necker existen mayores niveles de conectividad hacia áreas frontales, en 3.5 Hz. También en banda delta Ozaki et al. (2012) encontraron que, previo al reporte de cambios espontáneos, el poder en esta banda de frecuencia muestra un flujo desde áreas frontales hacia áreas parietales y sus generadores son áreas asociadas con la red atencional dorsal.

Los patrones de conectividad entre los cambios hacia perceptos deseados y hacia perceptos evitados muestran distintos perfiles de conectividad funcional. Si bien no podemos hablar de generadores, debido a que no realizamos análisis de fuentes, las redes que se muestran en la **figura 9.B** sugerirían una similitud con áreas asociadas a distintas redes atencionales. Se ha mostrado que las redes atencionales pueden disociarse, principalmente porque el control involuntario requeriría de partes ventrales mientras que el control voluntario de partes dorsales (Corbetta, Patel, & Shulman, 2008). Los cambios hacia perceptos deseados parecerían estar más asociados con una red atencional bilateral dorsal, de modo que esto sugeriría una selección atencional “top-down” de un percepto. Por otro lado, los cambios hacia el percepto evitado reclutarían una red más ventral y lateralizada hacia la derecha, lo cual podría sugerir que se estaría atendiendo a la saliencia de un estímulo que se le pidió evitar.

Tanto los cambios hacia los perceptos deseados, como hacia los perceptos evitados, estuvieron asociados a conexiones con una direccionalidad desde áreas frontales hacia áreas parietales y occipitales. Esto es coherente con otros estudios que han mostrado que áreas frontales pueden modular la actividad de áreas visuales. Por ejemplo en tareas de atención visual los “Frontal eye fields” mandarían señales tanto a áreas parietales como a áreas visuales (V4) (Bressler, Tang, Sylvester, Shulman, & Corbetta, 2008), mientras que tareas de percepción bi-estable han

mostrado que mientras más compleja sea la tarea existen mayores niveles de conectividad fronto-occipital (Wang, Arteaga, & He, 2013). En roedores también se ha visto que pueden voluntariamente modular la actividad en V1, lo que se ha propuesto que ocurriría también por la influencia de áreas frontales en áreas visuales (Neely et al., 2018). Esto podría sugerir que, durante los cambios voluntarios, se requiere de un proceso “top-down” que module la actividad de áreas occipitales, a partir de áreas frontales.

Aunque se ha propuesto que la organización perceptual requiere de la actividad coordinada de redes neurales temporalmente coherentes (Rodríguez et al., 1999; Varela, Lachaux, Rodríguez, & Martinerie, 2001), en nuestros resultados los cambios espontáneos no mostraron distintos niveles de conectividad, con respecto a periodos basales. Sin embargo, esto puede deberse a la naturaleza de nuestro análisis estadístico, que requería grandes grupos de electrodos significativos para poder inferir cambios con respecto a la línea base. Aunque existan conexiones fuertes y consistentes pero restringidas a solo un par de electrodos, debido a nuestra corrección por clusters, estas no serían consideradas como significativas.

A pesar de que se escapa de los límites de esta tesis, dos posibles continuaciones permitirían afrontar limitaciones del trabajo actual. Un análisis de la conducta ocular permitiría saber si las diferencias observadas pueden deberse a diferencias en los movimientos oculares durante las distintas condiciones. Poder analizar la conducta ocular de los sujetos, además, nos permitiría conocer cual es el impacto que podrían tener los movimientos oculares en disminuir la duración de un percepto, o para mantener durante el tiempo un percepto determinado. Además, se ha reportado que la actividad en banda gamma puede deberse a micro-sacadas (Yuval-greenberg, Tomer, Keren, Nelken, & Deouell, 2008), por lo que no podemos interpretar adecuadamente los

resultados que vemos en esta frecuencia (**figuras 10 y 11**) sin evaluar si existen diferencias, entre la cantidad o amplitud de las micro-sacadas, entre las tres condiciones.

La segunda limitación importante se debe a que en este estudio no se controló experimentalmente si los sujetos realmente controlaban los cambios perceptuales, o si retrasaban los reportes del cambio. Una forma de poder abordar esto es mediante estímulos donde se utilice el “frequency tagging” para distinguir entre interpretaciones (Cosmelli et al., 2004; Parkkonen, Andersson, Hamalainen, & Hari, 2008). Por ejemplo se podría poner a vibrar la interpretación de la cara a 15 Hz, lo que debería inducir un aumento del poder en esta frecuencia cuando el sujeto percibe esta interpretación (Parkkonen et al., 2008), permitiendo así asociar un “marcador” con el estado perceptual del sujeto.

Con respecto a nuestro primer experimento, a pesar que los sujetos podrían controlar la frecuencia de los cambios perceptuales, no encontramos diferencias entre condiciones. Esto podría deberse a distintos factores. En primer lugar, nuestros análisis estadísticos requerían grandes grupos de electrodos significativamente asociados unos con otros, por lo que conexiones fuertes pero restringidas a solo un par de electrodos no resultarían significativas. Por último, como mencionan Meng & Tong (2004), también puede deberse a que los cambios perceptuales que requieren que los sujetos cambien la frecuencia de un percepto pueden deberse a efectos bottom-up, como niveles de arousal o conducta ocular, lo cual podría no requerir la integración de áreas frontales derechas. Para poder evaluar esto habría sido necesario co-analizar la actividad cerebral en conjunto con la actividad ocular.

Nuestra propuesta era que los cambios perceptuales voluntarios requerían de la integración entre áreas frontales derechas, parietales y occipitales. Sin embargo, evaluamos dos tipos de cambios perceptuales (frecuencia y sesgo) en dos tipos de estímulos (de perspectiva y significado) y solo

encontramos integración de actividad en los cambios sesgados en estímulos de cambio de significado. Sin embargo, solo probamos los cambios en frecuencia en un estímulo de perspectiva (cubo de Necker) y los cambios sesgados en un estímulo de significado (Cara-jarrón), por lo que una conclusión más robusta requeriría un diseño donde ambos tipos de control sean evaluados en ambos tipos de estímulo.

A partir de lo anterior, podemos mencionar que nuestra hipótesis encuentra un apoyo parcial, debido a que la integración propuesta solo ocurrió para un tipo de cambio y un tipo de estímulo. Esto nos lleva a pensar que diversos mecanismos pueden estar asociados con el control voluntario de los cambios perceptuales. Mientras que algunos mecanismos podrían estar asociados a procesos sensoriales (como conducta ocular), otros podrían estar asociados a procesos cognitivos de alto nivel (como selección atencional) o incluso reclutar ambos mecanismos. En este estudio encontramos que los cambios asociados a procesos de alto nivel, tanto en tipo de cambio (control sobre el sesgo de una interpretación) como en tipo de estímulo (de reversión de significado), son los que están asociados a mayores niveles de integración entre cortezas occipitales, parietales y frontales derechas, lo que es coherente con resultados que han mostrado que este tipo de cambio, en este tipo de estímulo, es el más afectado cuando la corteza frontal derecha se ve lesionada (De Graaf et al., 2011; Windmann et al., 2006).

Este resultado permitiría hipotetizar que una de las razones por la cual en patologías como la esquizofrenia, donde se ve comprometida la integración cortical a larga distancia (Lynall et al., 2010) existen dificultades para controlar los cambios perceptuales. Mcbain, Norton, Kim, & Chen (2011) encontraron que la capacidad de controlar voluntariamente una interpretación del cubo de Necker, intentando sesgar una de sus direcciones, era reducida en pacientes con esquizofrenia. Este resultado podría indicar que el mecanismo que nosotros proponemos para

controlar el sesgo de una imagen, al verse comprometida la conectividad en esquizofrenia, explicaría el menor control sobre estos estímulos.

La investigación acerca de la volición humana, en neurociencias cognitivas, ha buscado distinguir las acciones internamente generadas de las acciones iniciadas mediante una clave externa, principalmente en el sistema motor (Fried, Haggard, He, & Schurger, 2017). Utilizando un estímulo visual ambiguo y una tarea con una misma respuesta motora para las distintas condiciones, le pedimos a los sujetos que trataran de controlar su percepción, sesgando una interpretación de una imagen. A partir de esto encontramos que procesos internamente generados, asociados a la intención de sesgar una interpretación de una imagen bi-estable, pueden modular procesos neurales subyacentes a la percepción de estímulos ambiguos.

Esto sugeriría que el cerebro tendría distintos patrones de actividad cuando se le pide realizar una tarea perceptual que implique cierto grado de volición, en contraste con tareas donde se registran respuestas espontaneas, incluso en áreas sensoriales asociadas con estimulación externa. Sin embargo, cabe destacar que esta modulación voluntaria no es independiente de la estimulación sensorial, debido a que los sujetos no podían evitar que la imagen bi-estable cambiara. A partir de lo anterior, podemos pensar el control voluntario sobre la percepción ambigua como un entramado compuesto por la actividad cortical asociada con las características de un estímulo y la actividad cortical asociada a la intención del sujeto.

Bibliografía

- Baker, D. H., Karapanagiotidis, T., Coggan, D. D., Wailes-Newson, K., & Smallwood, J. (2015). Brain networks underlying bistable perception. *NeuroImage*, *119*, 229–234. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.053>
- Barnett, L., & Seth, A. K. (2011). Behaviour of Granger causality under filtering: Theoretical invariance and practical application. *Journal of Neuroscience Methods*, *201*(2), 404–419. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2011.08.010>
- Başar-Eroglu, C., Strüber, D., Kruse, P., Başar, E., & Stadler, M. (1996). Frontal gamma-band enhancement during multistable visual perception. *International Journal of Psychophysiology*, *24*(1–2), 113–125. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(96\)00055-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(96)00055-4)
- Bastos, A. M., Vezoli, J., Bosman, C. A., Schoffelen, J. M., Oostenveld, R., Dowdall, J. R., ... Fries, P. (2015). Visual areas exert feedforward and feedback influences through distinct frequency channels. *Neuron*, *85*(2), 390–401. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.12.018>
- Brascamp, J., Sterzer, P., Blake, R., & Knapen, T. (2018). Multistable Perception and the Role of Frontoparietal Cortex in Perceptual Inference. *Annual Review of Psychology*, *69*(1), annurev-psych-010417-085944. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010417-085944>
- Bressler, S. L., Tang, W., Sylvester, C. M., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2008). Top-Down Control of Human Visual Cortex by Frontal and Parietal Cortex in Anticipatory Visual Spatial Attention, *28*(40), 10056–10061. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1776-08.2008>
- Brouwer, G. J., & van Ee, R. (2006). Endogenous influences on perceptual bistability depend

on exogenous stimulus characteristics. *Vision Research*, 46(20), 3393–3402.

<https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.03.016>

Castelo-Branco, M., Formisano, E., Backes, W., Zanella, F., Neuenschwander, S., Singer, W., & Goebel, R. (2002). Activity patterns in human motion-sensitive areas depend on the interpretation of global motion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(21), 13914–13919. <https://doi.org/10.1073/pnas.202049999>

Cohen, X. M. (2014). *Analyzing neural time series data: Theory and practice*. MIT Press. MIT Press.

Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). Review The Reorienting System of the Human Brain : From Environment to Theory of Mind, 306–324. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.04.017>

Cosmelli, D., David, O., Lachaux, J. P., Martinerie, J., Garnero, L., Renault, B., & Varela, F. (2004). Waves of consciousness: Ongoing cortical patterns during binocular rivalry. *NeuroImage*, 23(1), 128–140. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.05.008>

De Graaf, T. A., De Jong, M. C., Goebel, R., Van Ee, R., & Sack, A. T. (2011). On the functional relevance of frontal cortex for passive and voluntarily controlled bistable vision. *Cerebral Cortex*, 21(10), 2322–2331. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr015>

de Jong, M. C., Hendriks, R. J. M., Vansteensel, M. J., Raemaekers, M., Verstraten, F. A. J., Ramsey, N. F., ... van Ee, R. (2016). Intracranial Recordings of Occipital Cortex Responses to Illusory Visual Events. *Journal of Neuroscience*, 36(23), 6297–6311. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0242-15.2016>

Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-

- trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>
- Dhamala, M., Rangarajan, G., & Ding, M. (2008). Analyzing information flow in brain networks with nonparametric Granger causality, *41*, 354–362. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.02.020>
- Field, A., Miles, J., & Field, Z. (2012). *Discovering statistics using R*. Sage publications.
- Fried, I., Haggard, X. P., He, X. B. J., & Schurger, X. A. (2017). Volition and Action in the Human Brain : Processes , Pathologies , and Reasons, *37(45)*, 10842–10847. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2584-17.2017>
- İsoğlu-Alka, Ü., Başar-Eroğlu, C., Ademoğlu, A., Demiralp, T., Miener, M., & Stadler, M. (1998). Analysis of the electroencephalographic activity during the Necker cube reversals by means of the wavelet transform. *Biological Cybernetics*, 79(5), 437–442. <https://doi.org/10.1007/s004220050492>
- İsoğlu-Alkaç, Ü., Basar-Eroglu, C., Ademoglu, A., Demiralp, T., Miener, M., & Stadler, M. (2000). Alpha activity decreases during the perception of Necker cube reversals: An application of wavelet transform. *Biological Cybernetics*, 82(4), 313–320. <https://doi.org/10.1007/s004220050585>
- İsoğlu-Alkaç, Ü., & Strüber, D. (2006). Necker cube reversals during long-term EEG recordings: Sub-bands of alpha activity. *International Journal of Psychophysiology*, 59(2), 179–189. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.05.002>
- Kleinschmidt, A., Thilo, K. V., Büchel, C., Gresty, M. A., Bronstein, A. M., & Frackowiak, R. S. J. (2002). Neural correlates of visual-motion perception as object- or self-motion.

NeuroImage, 16(4), 873–882. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1181>

Kornmeier, J., Maira, C., & Bach, M. (2009). Brain and Cognition Multistable perception :

When bottom-up and top-down coincide. *Brain and Cognition*, 69(1), 138–147.

<https://doi.org/10.1016/j.bandc.2008.06.005>

Kwon, K., Joo, J., Kim, W., Kwan, H., Sung, L., Chung, B., & Eom, K. H. (2007). EMG

Pattern Classification using Spectral Estimation and Neural network, 1108–1111.

Lack, L. C. (1974). Selective attention and the control of binocular rivalry. *Perception &*

Psychophysics, 15(1), 193–200. <https://doi.org/10.3758/BF03205846>

Le Van Quyen, M., Foucher, J., Lachaux, J., Rodriguez, E., Lutz, a, Martinerie, J., & Varela,

F. J. (2001). Comparison of Hilbert transform and wavelet methods for the analysis of neuronal synchrony. *Journal of Neuroscience Methods*, 111(2), 83–98.

[https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0165-0270\(01\)00372-7](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0165-0270(01)00372-7)

Leopold, D. A., & Logothetis, N. K. (1999). Multistable phenomena: Changing views in

perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 3(7), 254–264. <https://doi.org/10.1016/S1364->

6613(99)01332-7

Lynall, M., Bassett, D. S., Kerwin, R., Mckenna, P. J., Kitzbichler, M., Muller, U., &

Bullmore, E. (2010). Functional Connectivity and Brain Networks in Schizophrenia,

30(28), 9477–9487. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0333-10.2010>

Maris, E. (2012). Statistical testing in electrophysiological studies. *Psychophysiology*, 49(4),

549–565. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2011.01320.x>

Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data.

Journal of Neuroscience Methods, 164(1), 177–190.

<https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>

Mathes, B., Strüber, D., Stadler, M. A., & Basar-Eroglu, C. (2006). Voluntary control of Necker cube reversals modulates the EEG delta- and gamma-band response.

Neuroscience Letters, 402(1–2), 145–149. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2006.03.063>

Mcbain, R., Norton, D. J., Kim, J., & Chen, Y. (2011). Reduced Cognitive Control of a Visually Bistable Image in Schizophrenia, 551–556.

<https://doi.org/10.1017/S1355617711000245>

Meenan, J. P., & Miller, L. A. (1994). Perceptual flexibility after frontal or temporal lobectomy. *Neuropsychologia*, 32(9), 1145–1149. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(94\)90159-7](https://doi.org/10.1016/0028-3932(94)90159-7)

Meng, M., & Tong, F. (2004). Can attention selectively bias bistable perception? Differences between binocular rivalry and ambiguous figures. *Journal of Vision*, 4(7), 2.

<https://doi.org/10.1167/4.7.2>

Michalareas, G., Vezoli, J., van Pelt, S., Schoffelen, J. M., Kennedy, H., & Fries, P. (2016).

Alpha-Beta and Gamma Rhythms Subserve Feedback and Feedforward Influences among Human Visual Cortical Areas. *Neuron*, 89(2), 384–397.

<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.12.018>

Müller, T. J., Federspiel, A., Fallgatter, A. J., & Strik, W. K. (1999). EEG signs of vigilance fluctuations preceding perceptual flips in multistable illusionary motion. *NeuroReport*, 10(16), 3423–3427. <https://doi.org/10.1097/00001756-199911080-00030>

Nakatani, H., & Van Leeuwen, C. (2006). Transient synchrony of distant brain areas and

perceptual switching in ambiguous figures. *Biological Cybernetics*, 94(6), 445–457.

<https://doi.org/10.1007/s00422-006-0057-9>

Neely, R. M., Koralek, A. C., Athalye, V. R., Costa, R. M., Carmena, J. M., Neely, R. M., ...

Carmena, J. M. (2018). Volitional Modulation of Primary Visual Cortex Activity

Requires the Basal Ganglia Article Volitional Modulation of Primary Visual Cortex

Activity Requires the Basal Ganglia. *Neuron*, 97(6), 1356-1368.e4.

<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.01.051>

Neuroscience, H., Kornmeier, J., & Bach, M. (2012). Ambiguous figures – what happens in

the brain when perception changes but not the stimulus, 6(March), 1–23.

<https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00051>

Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J. M. (2011). FieldTrip: Open source

software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data.

Computational Intelligence and Neuroscience, 2011.

<https://doi.org/10.1155/2011/156869>

Ozaki, T. J., Sato, N., Kitajo, K., Someya, Y., Anami, K., Mizuhara, H., ... Yamaguchi, Y.

(2012). Traveling EEG slow oscillation along the dorsal attention network initiates

spontaneous perceptual switching. *Cognitive Neurodynamics*, 6(2), 185–198.

<https://doi.org/10.1007/s11571-012-9196-y>

Parkkonen, L., Andersson, J., Hamalainen, M., & Hari, R. (2008). Early visual brain areas

reflect the percept of an ambiguous scene. *Proceedings of the National Academy of*

Sciences, 105(51), 20500–20504. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810966105>

Peterson, M. A., & Hochberg, J. (1983). Opposed-set measurement procedure: A quantitative

analysis of the role of local cues and intention in form perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 9(2), 183–193.
<https://doi.org/10.1037/0096-1523.9.2.183>

Peterson, M. A., Kihlstrom, J. F., Rose, P. M., & Glisky, M. L. (1992). Mental images can be ambiguous: Reconstruals and reference-frame reversals. *Memory & Cognition*, 20(2), 107–123. <https://doi.org/10.3758/BF03197159>

Pitts, M. A., Nerger, J. L., & Davis, T. J. R. (2007). Electrophysiological correlates of perceptual reversals for three different types of multistable images. *Journal of Vision*, 7(1), 6. <https://doi.org/10.1167/7.1.6>

Ricci, C., & Blundo, C. (1990). Perception of ambiguous figures after focal brain lesions. *Neuropsychologia*, 28(11), 1163–1173. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(90\)90052-P](https://doi.org/10.1016/0028-3932(90)90052-P)

Rodriguez, E., George, N., Lachaux, J.-P., Martinerie, J., Renault, B., & Varela, F. J. (1999). Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity. *Nature*, 397(6718), 430–433. <https://doi.org/10.1038/17120>

Sangiuliano Intra, F., Avramiea, A.-E., Irrmischer, M., Poil, S.-S., Mansvelder, H. D., & Linkenkaer-Hansen, K. (2018). Long-Range Temporal Correlations in Alpha Oscillations Stabilize Perception of Ambiguous Visual Stimuli. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12(April), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00159>

Shimaoka, D., Kitajo, K., Kaneko, K., & Yamaguchi, Y. (2010). Transient process of cortical activity during Necker cube perception: From local clusters to global synchrony. *Nonlinear Biomedical Physics*, 4(SUPPL. 1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/1753-4631-4-S1-S7>

- Sterzer, P., Kleinschmidt, A., & Rees, G. (2009). The neural bases of multistable perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(7), 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.04.006>
- Strüber, D., Başar-Eroglu, C., Miener, M., & Stadler, M. (2001). EEG gamma-band response during the perception of Necker cube reversals. *Visual Cognition*, 8(3–5), 609–621. <https://doi.org/10.1080/13506280143000151>
- Strüber, Daniel, & Herrmann, C. S. (2002). MEG alpha activity decrease reflects destabilization of multistable percepts. *Cognitive Brain Research*, 14(3), 370–382. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(02\)00139-8](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(02)00139-8)
- Strüber, Daniel, & Stadler, M. (1999). Differences in top - Down influences on the reversal rate of different categories of reversible figures. *Perception*, 28(10), 1185–1196. <https://doi.org/10.1068/p2973>
- Suzuki, S., & Peterson, M. A. (2000). Multiplicative effects of intention on the perception of bistable apparent motion. *Psychological Science*, 11(3), 202–209. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00242>
- Toppino, T. C. (2003). Reversible-figure perception: Mechanisms of intentional control. *Perception and Psychophysics*, 65(8), 1285–1295. <https://doi.org/10.3758/BF03194852>
- van Ee, R., Noest, A. J., Brascamp, J. W., & van den Berg, A. V. (2006). Attentional control over either of the two competing percepts of ambiguous stimuli revealed by a two-parameter analysis: Means do not make the difference. *Vision Research*, 46(19), 3129–3141. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.03.017>
- Van Ee, R., Van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J. (2005). Voluntary control and the dynamics of perceptual bi-stability. *Vision Research*, 45(1), 41–55.

<https://doi.org/10.1016/j.visres.2004.07.030>

Varela, F., Lachaux, J. P., Rodriguez, E., & Martinerie, J. (2001). The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(4), 229–239. <https://doi.org/10.1038/35067550>

Villaseñor, J. A., & González-Estrada, E. (2015). A variance ratio test of fit for Gamma distributions. *Statistics and Probability Letters*, 96, 281–286. <https://doi.org/10.1016/j.spl.2014.10.001>

Vinck, M., Oostenveld, R., Van Wingerden, M., Battaglia, F., & Pennartz, C. M. A. (2011). An improved index of phase-synchronization for electrophysiological data in the presence of volume-conduction, noise and sample-size bias. *NeuroImage*, 55(4), 1548–1565. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.01.055>

Wang, J., & Bronlund, J. E. (2013). Surface EMG Signal Amplification and Filtering, 82(November), 15–22.

Wang, M., Arteaga, D., & He, B. J. (2013). Brain mechanisms for simple perception and bistable perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(35), E3350–E3359. <https://doi.org/10.1073/pnas.1221945110>

Weilhammer, V. A., Ludwig, K., Hesselmann, G., & Sterzer, P. (2013). Frontoparietal Cortex Mediates Perceptual Transitions in Bistable Perception. *Journal of Neuroscience*, 33(40), 16009–16015. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1418-13.2013>

Windmann, S., Wehrmann, M., Calabrese, P., & Güntürkün, O. (2006). Role of the prefrontal cortex in attentional control over bistable vision. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(3), 456–471. <https://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.3.456>

Yuval-greenberg, S., Tomer, O., Keren, A. S., Nelken, I., & Deouell, L. Y. (2008). Article
Transient Induced Gamma-Band Response in EEG as a Manifestation of Miniature
Saccades, 429–441. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.03.027>

Anexo 1: Pruebas no paramétricas en datos conductuales

Tabla A.1

Prueba de normalidad de Shapiro-wilk

Estadígrafo	Espontaneo	Deseado	Evitado
<i>w</i>	,84	,86	,86
<i>P</i>	,046*	,073	,071

Los asteriscos indican los casos donde se rechaza la hipótesis nula, por lo que las distribuciones no corresponden a distribuciones normales.

Tabla A.2

Prueba no paramétrica “Wilcoxon signed rank test”

	Espontaneo	Deseado	Evitado
Espontaneo			
Deseado	,004*		
Evitado	,1	,006*	

Los valores en la matriz corresponden al p value de la prueba aplicada. Los asteriscos indican diferencias significativas entre condiciones, corregido mediante un ajuste de Bonferroni.