

Universidad de La Habana
Facultad de Matemática y Computación



Modelación de la Especialización Hemisférica del Cerebro para Frecuencias Espaciales a través de Campos Receptivos Poblacionales

Autor:

Marié del Valle Reyes

Tutores:

Dr. Mitchell Valdes Sosa
MSc. Ania Mesa Rodríguez

Trabajo de Diploma
presentado en opción al título de
Licenciada en Ciencia de la Computación



Enero de 2024

*A mi familia, mi brújula en la travesía
y mi refugio en la tormenta.*

Agradecimientos

A mi familia, cuya presencia constante y amor incondicional han sido la luz en los momentos de desafío y celebración. Su ejemplo de perseverancia y dedicación ha forjado en mí la fortaleza para alcanzar este logro.

A mi tutor, Dr. Mitchell Valdes Sosa, por brindarme la oportunidad de sumergirme en el apasionante campo de las neurociencias. Su guía experta, paciencia y dedicación han sido fundamentales en el desarrollo de esta investigación. Gracias por compartir su vasto conocimiento y por inspirarme a alcanzar nuevos horizontes, ha sido un honor aprender con usted.

A mi tutora, MSc. Ania Mesa, por introducirme al fascinante tema de esta tesis. Su orientación inicial ha sido crucial para encaminar mi investigación y despertar mi curiosidad científica.

A mis amigos, gracias por su amistad y apoyo siempre.

A la facultad de Matemáticas y Computación (MATCOM), por ser un entorno de aprendizaje excepcional. Agradezco a todos los profesores por su dedicación a enseñar y a inspirar. Su compromiso con la excelencia ha sido un referente en mi formación académica.

A mis compañeros de estudio, por ser los más perseverantes y empáticos. Juntos hemos compartido desafíos y éxitos, y cada uno de ustedes ha enriquecido mi experiencia universitaria de manera única.

Opinión del tutor

La división de funciones entre los dos hemisferios cerebrales ha sido uno de los temas más intensamente estudiados en las neurociencias desde hace dos siglos, en cuanto a los procesos visuales. Esto ha generado un volumen valioso de datos psicológicos y clínicos. Con el desarrollo de los métodos modernos de neuroimágenes, se ha obtenido aún más información. Sin embargo, estos estudios no han generado modelos cuantitativos que puedan explicar cómo se diferencian los dos hemisferios. Hay más datos que teoría sólida. El lenguaje natural para formular modelos apropiados parece estar en el terreno de redes neurales convolucionales profundas, las cuales deben su reciente éxito práctico en diversos campos tecnológicos a su imitación al sistema visual humano. El desarrollo de la modelación de los campos receptivos poblacionales a partir de datos de resonancia magnética funcional abre el camino a modelos de redes neurales convolucionales más realistas. La tesis de Marié del Valle Reyes sería un primer paso en examinar con campos receptivos poblacionales la lateralización hemisférica de los procesos visuales.

Marié del Valle Reyes es una alumna muy destacada, trabajando con entusiasmo de forma incansable. La estudiante ha demostrado una integración valiosa de habilidades en matemáticas aplicadas a la neurociencia en su tesis de diploma. Ha combinado una capacidad de programación en varios lenguajes (como Python, R, y Matlab) con el aprendizaje rápido de modelos estadísticos avanzados, y el aprendizaje de temas de neurociencias. Su capacidad para traducir conceptos matemáticos complejos en herramientas aplicables a la comprensión de procesos neurales muestra un enfoque interdisciplinario y original. Se han obtenido resultados importantes ya casi maduros para publicar en poco tiempo gracias a su tenacidad y entrega al trabajo. Su investigación es una contribución prometedora en la convergencia de las matemáticas y las neurociencias. Ha sido un gusto trabajar con ella.

Resumen

El estudio analiza cómo los hemisferios cerebrales se especializan en procesar frecuencias espaciales de estímulos visuales, mediante modelos de campos receptivos poblacionales y modelos lineales mixtos. Se enfoca en el período preferido de los vértices corticales en diferentes áreas visuales, explorando su relación con la excentricidad visual y su influencia en la lateralización hemisférica. Los resultados revelan que el hemisferio derecho tiende a procesar frecuencias más bajas que el hemisferio izquierdo en áreas visuales superiores, aunque esta tendencia no se observa en áreas visuales primarias. Este trabajo favorece la comprensión de cómo se procesa y representa la información visual, contribuyendo significativamente al conocimiento sobre la especialización funcional de los hemisferios en distintos niveles de procesamiento visual.

Abstract

The study examines how the cerebral hemispheres specialize in processing spatial frequencies of visual stimuli using models of population receptive fields and mixed linear models. It focuses on the preferred period of cortical vertices in different visual areas, exploring its relationship with visual eccentricity and its influence on hemispheric lateralization. The results reveal that the right hemisphere tends to process lower frequencies than the left hemisphere in higher visual areas, although this trend is not observed in primary visual areas. This work enhances our understanding of how visual information is processed and represented, making a significant contribution to our knowledge of the functional specialization of the hemispheres at different levels of visual processing.

Índice general

Introducción	1
1. Marco Teórico	4
1.1. Asimetría hemisférica en humanos en la percepción de escalas espaciales	4
1.2. Papel de las frecuencias espaciales en la percepción visual	5
1.3. Resonancia Magnética Funcional	6
1.4. Campos Receptivos de Poblaciones Neuronales	6
1.5. Modelos matemáticos de campos receptivos de poblaciones neuronales	7
1.6. Mapa Retinotópico	10
1.7. Mapa Retinotópico Bayesiano	11
1.8. Representación del tamaño de los pRFs y de las frecuencias espaciales preferidas de los vértices corticales en diferentes áreas visuales	12
2. Materiales y Métodos	14
2.1. Datos	14
2.1.1. Amplitudes de respuesta de la activación neuronal	14
2.1.2. Datos de pRF y mapas retinotópicos	16
2.2. Estimación de período preferido	16
2.3. Preprocesamiento de los datos	17
2.4. Modelo lineal mixto	17
2.4.1. Modelo lineal mixto para período preferido de vértices corticales	18
2.4.2. Otros modelos	18
3. Resultados	20
3.1. Análisis de la relación entre el tamaño de los pRF y la excentricidad .	20
3.2. Análisis de la relación entre el período preferido y la excentricidad . .	21
3.3. Resultados del modelo lineal mixto para el período preferido en función de excentricidad y hemisferio	22
4. Discusión	26

Conclusiones	28
Recomendaciones	29
Referencias	30

Índice de figuras

1.1. Ejemplo de letra de Navon. Letra 'A' (global) compuesta por letras 'E' (local). Tomado de [9]	4
1.2. Diagrama de flujo que describe el procedimiento de estimación del modelo pRF. Tomado de [7].	9
1.3. Esquema detallado de los bordes de 25 áreas visuales topográficas. Las áreas trazadas en la superficie cortical inflada en ambos hemisferios (LH, hemisferio izquierdo y RH, hemisferio derecho), se delinearon en sujetos individuales y se utilizaron para generar el atlas de superficie. Tomado de [24]	11
2.1. Ejemplos de estímulo angular (annulus), radial (pinwheel), espiral hacia delante (forward spiral), espiral hacia atrás (reverse spiral), utilizados en [6]. Tomado de [6].	15
3.1. Gráfico que representa la relación entre el tamaño de pRF y la excentricidad en las diferentes áreas visuales analizadas.	20
3.2. Gráfico que representa la relación entre el logaritmo del período preferido de los vóxeles y la excentricidad, en las 12 áreas visuales analizadas.	21
3.3. Representación gráfica de los coeficientes estimados para las variables fijas del modelo lineal mixto 2.3.	24
3.4. Conjunto de gráficas representando la relación entre el logaritmo del período preferido de los vóxeles y la excentricidad en los dos hemisferios cerebrales, para las 12 áreas visuales analizadas.	25

Introducción

El cerebro humano es un sistema complejo que controla y regula la mayoría de las funciones del cuerpo y de la mente. Este órgano desempeña un papel esencial en la percepción y el procesamiento de la información, siendo el encargado de recibir, interpretar y responder a los estímulos del entorno, lo cual permite a los individuos interactuar de manera efectiva con el mundo.

Existen evidencias sólidas de que en la percepción visual, los dos hemisferios cerebrales se especializan en funciones diferentes, a pesar de su estrecha colaboración. Esto se ha observado particularmente en la organización jerárquica de las escenas complejas, en las cuales se pueden definir distintos niveles organizativos. Por ejemplo, una cara es el nivel global, y los rasgos como ojos y boca son el nivel local. O un árbol es el nivel global y las ramas son el nivel local.

Se ha notado [9] que el hemisferio derecho muestra una especialización hacia aspectos globales y el hemisferio izquierdo muestra una especialización para los aspectos locales. No obstante, cualquier teoría que se derive de estas consideraciones debe tener en cuenta que lo percibido como global en un contexto, puede ser interpretado como local en otro. Por ejemplo, la percepción de un árbol puede considerarse global en comparación con una sola hoja, pero local en relación con un bosque.

Una hipótesis dominante sobre cómo se diferencian los niveles globales y locales de las imágenes en el cerebro es en términos de las frecuencias espaciales de la mismas. En el contexto visual, las frecuencias espaciales se refieren al número de ciclos de un estímulo visual por unidad de ángulo visual, y es una propiedad importante de los estímulos visuales a la que las neuronas son sensibles. Estudios realizados [9] muestran que las frecuencias espaciales más bajas se asocian comúnmente con aspectos globales en el hemisferio derecho, mientras que las frecuencias espaciales más altas se asocian con aspectos locales en el hemisferio izquierdo.

La medición de los campos receptivos de poblaciones neuronales (pRF, por sus siglas en inglés) [7] mediante resonancia magnética funcional (fMRI, por sus siglas en inglés) constituye una posible herramienta para explicar la lateralización hemisférica. Los pRFs constituyen modelos cuantitativos que predicen la actividad neuronal colectiva en un vértice cortical de fMRI, en función de la selectividad de la respuesta a la posición del estímulo en el espacio visual. Estos modelos suelen estimar la posición

y el tamaño de la sección del campo visual que afecta a un vértice cortical específico. La lateralización hemisférica puede estar vinculada a las propiedades de los pRFs.

Por otra parte, se ha establecido que las neuronas en la corteza visual de los primates muestran una sintonización para la frecuencia espacial, la cual depende de su ubicación en el campo visual. Se han propuesto modelos que predicen la frecuencia espacial preferida de los vértices corticales o conjuntos de vértices corticales de diferentes áreas visuales ([1], [6]). Sin embargo, el análisis de la diferenciación hemisférica, en cuanto a las preferencias de frecuencia espacial, se ha centrado principalmente en las áreas visuales primarias, donde se han observado efectos de tamaño pequeño. No se han realizado análisis en áreas visuales intermedias o superiores. Dada la sensibilidad variable a diversas frecuencias espaciales de estímulos visuales en los hemisferios cerebrales, una estrategia para cuantificar la lateralidad hemisférica podría ser la comparación de la frecuencia espacial preferida de vértices corticales de ambos hemisferios cerebrales.

En este trabajo se utilizan modelos de pRF y modelos que predicen la frecuencia preferida de los vértices corticales, con el objetivo de evaluar la lateralización hemisférica de la percepción visual en el cerebro humano. Postulamos que las frecuencias espaciales preferidas de los vértices corticales en el hemisferio derecho deberían ser menores que las del hemisferio izquierdo y que además, esta diferencia debería ser más pronunciada en áreas superiores de las rutas visuales.

En el marco de la presente investigación, se utilizará un enfoque basado en modelos estadísticos, específicamente un modelo lineal mixto. Este modelo permitirá abordar la complejidad inherente a la variabilidad interindividual, proporcionando así una evaluación robusta de las diferencias observadas.

El objetivo general de este estudio es analizar la especialización hemisférica en el procesamiento visual del cerebro humano. Para ello se realiza una comparación de las frecuencias espaciales preferidas de vértices corticales en ambos hemisferios, utilizando datos de fMRI.

Para lograr el objetivo general del presente trabajo se trazan los siguientes objetivos específicos:

1. Aplicar modelos que estiman la frecuencia espacial preferida de los vértices corticales.
2. Implementar modelos estadísticos para explicar las diferencias en las frecuencias preferidas de los vértices corticales entre hemisferios.
3. Analizar la lateralización hemisférica en diferentes áreas visuales.

En lo siguiente, esta tesis se divide en cuatro capítulos. El primero, Marco Teórico, establece el contexto conceptual al explorar teorías clave sobre la lateralización

hemisférica, pRFs y mapas retinotópicos. En el segundo capítulo, Materiales y Métodos, se detallan las técnicas y procedimientos empleados, facilitando la replicación del estudio. Los hallazgos del estudio se presentan y analizan en el tercer capítulo Resultados. Finalmente, en el capítulo cuatro, Discusión, se interpreta críticamente los resultados, se exploran sus implicaciones y limitaciones, y se proponen posibles direcciones para futuras investigaciones.

Capítulo 1

Marco Teórico

1.1. Asimetría hemisférica en humanos en la percepción de escalas espaciales

Cuando se percibe una escena visual se procesan distintas escalas espaciales, recorriendo desde lo más global hasta los detalles locales. Así podemos ver un bosque, pero también podemos ver los árboles que lo componen, y hasta las hojas de estos árboles [17]. Hay fuertes evidencias de que los dos hemisferios del cerebro juegan un papel distinto en este proceso [9]. Se piensa que el hemisferio izquierdo es más eficaz en el procesamiento de detalles finos, mientras que el derecho sobresale en la percepción de patrones globales. Esto se ha estudiado experimentalmente con las figuras de Navon, en las cuales letras globales se componen de letras locales [19]. Al presentar letras de



Figura 1.1: Ejemplo de letra de Navon. Letra 'A' (global) compuesta por letras 'E' (local). Tomado de [9]

Navon [19] (Ver Figura 1.1), los observadores identifican más rápido la letra global cuando se presenta en el campo visual izquierdo (proyectado al hemisferio derecho) y más rápido la letra local cuando se presenta en el campo visual derecho (proyectado al hemisferio izquierdo) [19]. Por otra parte, los pacientes con lesiones en el hemisferio

derecho tienen dificultades selectivas en la percepción de las letras globales, mientras que pacientes con lesiones en el hemisferio izquierdo tiene problemas para percibir elementos locales. Esta lateralización hemisférica se encuentra también en estudios de resonancia magnética funcional (fMRI, por sus siglas en inglés) [10] y de electroencefalografía (EEG) [12]. Sin embargo, todavía no existe un modelo ampliamente aceptado que explique el porqué y el cómo de esta laterización hemisférica.

1.2. Papel de las frecuencias espaciales en la percepción visual

El modelo más interesante para explicar la lateralización hemisférica de la percepción de la escala espacial, utiliza el concepto de las frecuencias espaciales de las imágenes [20]. Las imágenes visuales pueden descomponerse en componentes de variación más rápida o lenta, análogo a un análisis de series de Fourier. De hecho, el sistema visual actúa como si tuviera filtros de distintas frecuencias espaciales.

Distintas investigaciones [8] sugieren que las frecuencias bajas se asocian con la percepción global, procesadas predominantemente por el hemisferio derecho, mientras que las frecuencias altas se vinculan con la percepción local, manejadas por el hemisferio izquierdo.

En experimentos donde los sujetos detectaban rejillas de distintas frecuencias espaciales se observó que eran más eficientes en la detección de rejillas de baja frecuencia espacial después de prestar atención a una letra de Navon global, mientras que eran más hábiles en la detección de rejillas de alta frecuencia después de focalizar su atención en las letras locales. Además, la identificación de las rejillas sinusoidales con líneas "más gruesas" era más eficiente en el hemisferio derecho, mientras que la identificación de líneas "más delgadas" se detectaba mejor en el hemisferio izquierdo [8].

Basados en estas evidencias Robertson y colaboradores proponen el modelo del Doble Filtraje por Frecuencias [20]. En este modelo: (1) el sistema visual selecciona un rango de operación en el espacio de frecuencias espaciales, de acuerdo con la escena visual a analizar, y después (2) distribuye la información a los dos hemisferios donde la banda de frecuencias más altas es filtrada por el hemisferio izquierdo y la banda de frecuencias más bajas, por el hemisferio derecho. Este modelo explicaría muchos de los hallazgos descritos arriba. Sin embargo, no postula un mecanismo en términos de circuitos neurales que puedan implementar las operaciones implicadas. El desarrollo de técnicas para estudiar el sistema visual con fMRI abre la posibilidad de identificar los circuitos neurales relevantes, tema que se aborda en la próxima sección.

1.3. Resonancia Magnética Funcional

La resonancia magnética funcional (fMRI) es una técnica no invasiva para estudiar la activación cerebral con gran resolución espacial. Mide los cambios en la oxigenación de la sangre y el flujo sanguíneo relacionados con la actividad neuronal, ya sea en respuesta a una determinada tarea o en reposo. El método más popular para realizar fMRI utiliza el contraste dependiente del nivel de oxigenación sanguínea (BOLD, por sus siglas en inglés), que aprovecha las diferencias en las propiedades magnéticas de la hemoglobina oxigenada y desoxigenada. Cuando hay mayor actividad neuronal en un sitio se incrementa el flujo de sangre oxigenada a este [18]. El cambio derivado de esto en la señal de resonancia magnética se denomina función de respuesta hemodinámica (HRF, por sus siglas en inglés).

Los datos adquiridos en un estudio de resonancia magnética funcional consisten en una secuencia de imágenes de resonancia magnética tridimensionales, cada una compuesta por una serie de elementos de volumen o vóxeles, uniformemente espaciados. Los vóxeles dividen el cerebro en una gran cantidad de cubos del mismo tamaño. Una imagen típica puede constar de aproximadamente 100000 vóxeles, donde el valor de intensidad de la imagen correspondiente a cada vóxel representa la distribución espacial de la densidad del espín nuclear, que se relaciona con la oxigenación y el flujo de la sangre, en el área local. Durante un experimento de fMRI se obtienen entre 100 y 1000 imágenes tridimensionales de todo el cerebro.

Por tanto, fMRI resulta una herramienta ideal para examinar la organización de los circuitos neuronales en el hombre de forma no-invasiva, y en especial para ver los mecanismos neurales de la lateralización hemisférica de la percepción visual. Para ello vamos a utilizar el concepto de campo receptivo.

1.4. Campos Receptivos de Poblaciones Neuronales

El concepto de campo receptivo juega un papel central en el estudio de la vía visual. El campo receptivo de una neurona se refiere a la pequeña región en el campo visual donde una estimulación específica tiene el potencial de alterar la actividad de dicha neurona [13]. Los primeros estudios de campos receptivos se realizaron con microelectrodos en la corteza de animales experimentales, lo que permitió identificar la arquitectura básica de las vías visuales.

La evolución de esta perspectiva ha llevado a la conceptualización de los campos receptivos de población (pRF, por sus siglas en inglés). Mientras que los campos receptivos convencionales describen las áreas específicas del espacio visual que activan una única neurona, los pRF se centran en la actividad de una población de neuronas [7].

Estos, constituyen modelos cuantitativos que predicen la actividad neuronal colectiva en un vóxel de fMRI y tienen en cuenta la selectividad de la respuesta neuronal en relación con la posición del estímulo en el espacio visual. La estimación de la posición y el tamaño de la sección del campo visual que afecta a un vóxel específico permite comprender cómo la población neuronal contenida participa en el procesamiento y representación de la información visual en el cerebro.

En [7] se fórmula un modelo matemático de pRF utilizando una función Gaussiana que describe cómo la respuesta neuronal varía con la distancia desde el centro del campo receptivo. Incluye parámetros como la posición del centro del pRF, su tamaño, y la magnitud de la respuesta. La función Gaussiana se ajusta a los datos de actividad neuronal, obtenidos a través fMRI, para estimar las características del pRF en una población neuronal específica. Este modelo se desarrolla en la próxima sección.

1.5. Modelos matemáticos de campos receptivos de poblaciones neuronales

En [25] se introduce un modelo de pRF basado en la función Diferencia de Gaussianas, mejorando la capacidad de representar respuestas inhibitorias y la supresión periférica en la corteza visual.

En [15] se desarrolla un modelo de pRF con una no linealidad estática compresiva, es decir, reduce la amplitud de las respuestas a medida que aumenta la intensidad del estímulo. Este modelo explica que la respuesta total a estímulos múltiples es menor que la suma de respuestas individuales. En el modelo propuesto en [7] la estimación de los parámetros de los pRF se llevó a cabo utilizando datos de series temporales de respuestas de fMRI (Ver Fig 1.2). El modelo se basa en la suposición de una relación lineal entre los niveles de oxigenación de la sangre (BOLD) y las señales de resonancia magnética. Esta relación se expresa mediante la ecuación:

$$y(t) = p(t)\beta + e \quad (1.1)$$

donde β es un factor de escala que tiene en cuenta las unidades desconocidas de la señal de fMRI y e es el ruido de la medición.

La predicción $p(t)$ se calcula utilizando un modelo parametrizado de la población neuronal subyacente y el estímulo. Se emplea un modelo gaussiano bidimensional $g(x, y)$ para describir la respuesta de la población neuronal, el cual está definido por tres parámetros x_0 , y_0 y σ ,

$$g(x, y) = \exp - \left(\frac{(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2}{2\sigma^2} \right) \quad (1.2)$$

donde (x_0, y_0) es el centro del pRF y σ es la dispersión gaussiana o desviación estándar que caracteriza la extensión del pRF. Estos parámetros están referidos a estímulos, por tanto, las unidades de x_0 , y_0 y σ están todas en grados de ángulo visual. La fórmula que describe el estímulo efectivo $s(x, y, t)$ es una función indicadora binaria que marca la posición de la apertura del estímulo en cada momento. La apertura del estímulo es la región específica de un estímulo visual que está siendo presentada o activada en un momento dado durante un experimento, por tanto, la función indicadora sería 1 en las posiciones dentro de la apertura y 0 fuera de ella.

Una vez obtenido un modelo de pRF determinado y un estímulo efectivo, se calcula la respuesta de pRF prevista. Dado que la fórmula de pRF (1.2) y la del estímulo efectivo se definen en las unidades comunes del espacio visual, para predecir la serie temporal de fMRI, es necesario calcular la superposición entre el estímulo efectivo y el modelo de pRF en un vóxel.

$$r(t) = \sum_{x,y} s(x, y, t) g(x, y) \quad (1.3)$$

Luego, se obtiene la predicción $p(t)$ de la serie temporal al convolucionar $r(t)$ con un modelo de función de respuesta hemodinámica (HRF, por sus siglas en inglés), el cual se estima por separado para cada sujeto.

$$p(t) = r(t) * h(t) \quad (1.4)$$

La bondad de ajuste se estima calculando la suma residual de cuadrados (RSS, por sus siglas en inglés) entre la predicción, $p(t)$, y los datos, $y(t)$. Este término de error se calcula teniendo en cuenta un factor de escala, β , que considera las unidades desconocidas de la señal de fMRI.

$$RSS = \sum_t (y(t) - p(t)\beta)^2 \quad (1.5)$$

Los parámetros óptimos de pRF se encuentran minimizando el RSS mediante una búsqueda de dos etapas de gruesa a fina (Ver [7] para más detalles), enfoque que minimiza el tiempo de procesamiento y aumenta la probabilidad de encontrar un mínimo global. Se estiman tres parámetros del modelo pRF para cada vóxel de forma independiente: x_0 , y_0 y σ . Estos, se hallan simultáneamente utilizando múltiples series temporales de fMRI medidas con varias aperturas de estímulo diferentes.

El ajuste de pRF permite derivar varias descripciones detalladas de los datos obtenidos. Entre ellas se encuentran los mapas tradicionales de excentricidad y ángulo polar, que revelan la disposición espacial y la orientación preferida de los campos receptivos en la población neuronal.

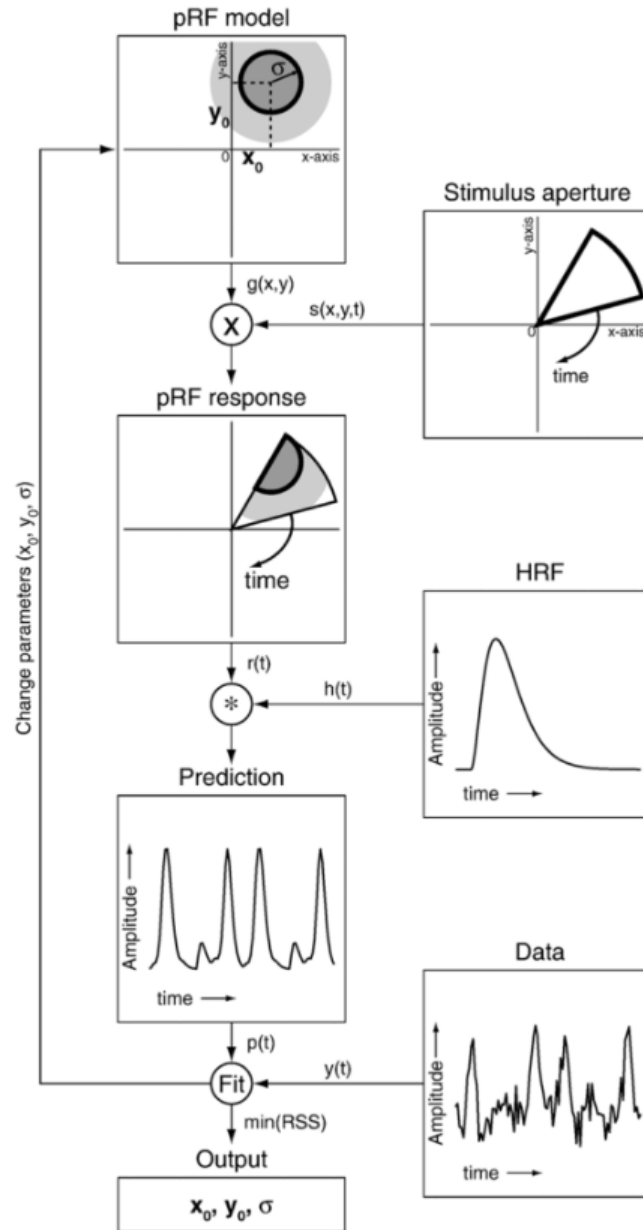


Figura 1.2: Diagrama de flujo que describe el procedimiento de estimación del modelo pRF. Tomado de [7].

1.6. Mapa Retinotópico

La corteza visual humana está organizada en múltiples mapas retinotópicos [23]. Un mapa retinotópico es una representación bidimensional de la superficie de la retina en una región específica del sistema visual del cerebro. Estos respetan la topología de la retina: ubicaciones cercanas en la retina se proyectan a áreas cercanas en la corteza. La corteza visual primaria (V1) es el punto de entrada de la información visual a la corteza, y el inicio de todas las rutas de procesamiento visual en el cerebro. En [5] se demuestra que la topología superficial de la corteza occipital permite predecir con aceptable precisión la organización retinotópica de V1. Con medidas del ángulo polar y excentricidad de cada sitio de V1 (obtenidas con fMRI) se midió la localización de las respuestas neuronales en la corteza visual, y se desarrolló un modelo algebraico para ajustar estos datos.

La mayoría de los análisis de mapas retinotópicos con datos de fMRI han utilizado este enfoque basado en vóxeles. El método general es: (1) medir las respuestas al mapeo de estímulos en la corteza; (2) derivar coordenadas retinotópicas para cada vóxel o vértice de superficie analizando ondas viajeras, o resolviendo el modelo de campo receptivo de población (pRF) [7], descrito en la sección anterior, para cada vóxel; (3) finalmente identificar límites de cada área mediante inspección visual.

Además de requerir mucho tiempo y esfuerzo, los mapas que resultan de este proceso conservan muchas fuentes comunes de error. Debido a las diversas fuentes de ruido, los mapas medidos tienen discontinuidades y a menudo omiten porciones del campo visual. Estas deficiencias del proceso de mapeo retinotópico tradicional se derivan del hecho de que se organizan en torno a la optimización del poder explicativo de las soluciones de retinotopía a partir de vóxeles individuales, en lugar de todo el campo visual o el área cortical. Como consecuencia, se producen mapas que no son uniformes ni completos, ni tienen en cuenta cómo el campo visual se deforma en la superficie cortical. Sin estos datos, la comparación de mapas entre sujetos es difícil y el examen cuantitativo preciso de las diferencias individuales es imposible.

Una alternativa al modelado de vóxeles de datos de fMRI es construir un atlas retinotópico, un modelo computacional del mapeo entre la posición del campo visual y la estructura cortical. Los atlas generalmente se crean basándose en una descripción promedio de la función en la superficie cortical de un grupo de individuos. En [24] se desarrolla un atlas que define 25 áreas visuales topográficas (Ver Figura 1.3), basadas en representación del espacio visual en sujetos individuales. Los datos de los sujetos se superpusieron, y cada región de interés (ROI, por sus siglas en inglés) se delineó como el cúmulo de probabilidad en cada nodo (espacio de superficie) o vóxel (espacio de volumen). No obstante, dado que los datos se basan en la agregación de múltiples sujetos, puede haber variabilidad en la anatomía y función cerebral que no se captura completamente. Este problema llevó al desarrollo de un método bayesiano que se

describe en la próxima sección.

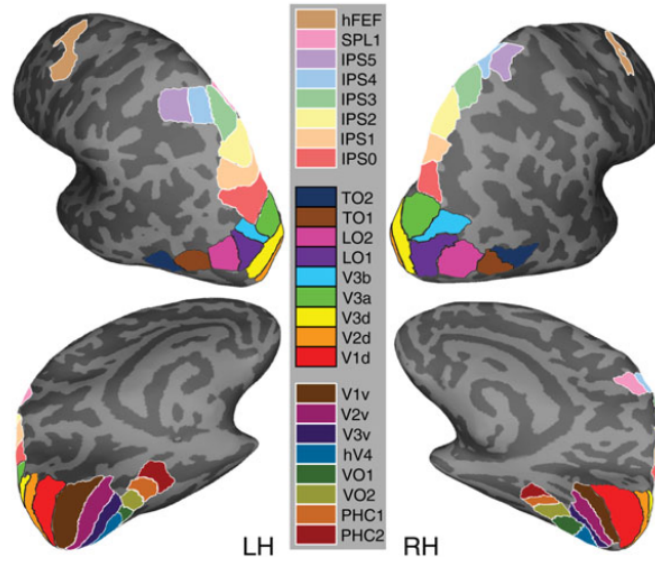


Figura 1.3: Esquema detallado de los bordes de 25 áreas visuales topográficas. Las áreas trazadas en la superficie cortical inflada en ambos hemisferios (LH, hemisferio izquierdo y RH, hemisferio derecho), se delinearon en sujetos individuales y se utilizaron para generar el atlas de superficie. Tomado de [24]

1.7. Mapa Retinotópico Bayesiano

El método bayesiano propuesto en [3], aborda la necesidad de ajustar mapas retinotópicos a la corteza visual de sujetos individuales sin intervención humana. Utiliza un modelo bayesiano que combina datos, como mediciones de vóxeles o vértices retinotópicos en un sujeto, con un modelo previo basado en un atlas derivado de datos poblacionales previamente medidos (como el estudio de 181 sujetos hecho por el Human Connectome Project [4]). La propuesta sugiere que este enfoque tiene el potencial de ofrecer descripciones más precisas de los mapas retinotópicos en sujetos individuales, en comparación con el uso exclusivo de un atlas o mediciones individuales. Se utilizó la formulación bayesiana siguiente, donde la hipótesis H es la deformación particular de la superficie cortical y la evidencia E es un conjunto particular de mediciones retinotópicas.

$$P(H|E) = \frac{P(E|H)P(H)}{P(E)} \quad (1.6)$$

1.8. Representación del tamaño de los pRFs y de las frecuencias espaciales preferidas de los vértices corticales en diferentes áreas visuales

Con el propósito de obtener una comprensión de la visión humana, se realizan estudios que buscan caracterizar con precisión cómo los mapas retinotópicos, descritos en secciones anteriores, representan diversas propiedades visuales.

En [11] se midieron curvas de sintonización de frecuencia espacial en áreas como V1, V2, VP, V3, V4v, V3A, y V5+, utilizando fMRI. Se observó que la frecuencia espacial óptima disminuye con el aumento de la excentricidad visual y varía según la ubicación retinotópica. Estos hallazgos apoyan la idea de que diferentes áreas visuales procesan la información visual en distintas escalas espaciales.

En [2] se analizan los mapas de campo visual y los tamaños de los pRF en el complejo MT+ humano, usando fMRI. Se halló que el tamaño de los pRF aumenta progresivamente desde V1/2/3 hasta LO-1/2 y TO-1/2, siendo TO2 el área con los pRF más grandes. También observaron que, dentro de cada mapa, el tamaño de los pRF aumenta con la excentricidad.

En [22] se examina cómo la corteza visual humana representa el espacio visual. Se centra en las variaciones del tamaño de los pRF y el factor de magnificación cortical en diferentes ángulos polares en las áreas V1, V2 y V3 de la corteza visual. El factor de magnificación cortical es una medida de cuánto espacio en la corteza visual está asignado a percibir una unidad de área en el campo visual. Se encontró que los cuadrantes derechos de las áreas visuales V2 y V3 tienen tamaños de pRF más grandes que los cuadrantes izquierdos, pero con tamaños de efecto muy pequeños, y que no hay una diferencia significativa en cuanto a cuadrantes en V1.

En [1] se aplica un modelo log-Gaussiano para estimar la sintonización de frecuencia espacial a nivel de cada vóxel cerebral, revelando cómo varía la sensibilidad a la frecuencia espacial en la corteza visual inferior. Se miden respuestas a estímulos visuales de diferentes frecuencias espaciales, a través de fMRI. Se analizó la frecuencia espacial máxima promedio por rangos de excentricidad de áreas visuales primarias en diferentes cuadrantes del campo visual. Los resultados indican que la frecuencia espacial preferida disminuye con la excentricidad visual y varía en función de la ubicación retinotópica. Además, se observa que el ancho de banda de sintonización depende de la excentricidad y está correlacionado con el pico de frecuencia espacial preferida.

En [14] se propone el desarrollo de modelos de campo receptivo en la corteza visual primaria utilizando fMRI. Critica los métodos convencionales como la medición de curvas de sintonización y la clasificación de patrones multivariados, y propone en su lugar la estimación del campo receptivo, método que permite medir respuestas a una amplia gama de estímulos y desarrollar modelos que describan cómo los estímulos se

traducen en respuestas neuronales.

En [6] se desarrollaron modelos para analizar la sintonización de la frecuencia espacial en V1. Se ajustaron curvas de sintonización log-normal a las respuestas de grupos de vóxeles en diferentes excentricidades, que permiten estimar la respuesta promedio en la señal asociada con la dependencia del nivel de oxígeno en la sangre, en diferentes frecuencias espaciales. No se analizó la lateralización hemisférica en V1 respecto a la preferencia de frecuencias espaciales de los vóxeles. Los resultados muestran que la frecuencia espacial preferida varía inversamente con la excentricidad y se ve influenciada por la orientación del estímulo. Constituye una ampliación a la investigación previa sobre la sintonización de la frecuencia espacial en la corteza visual humana, como la realizada por [1].

Capítulo 2

Materiales y Métodos

Para abordar los objetivos establecidos en la introducción, se emplearon los siguientes materiales y métodos.

2.1. Datos

Se emplearon los datos analizados en el estudio [6], donde se lleva a cabo un experimento con la participación de 12 sujetos. El objetivo principal de este experimento fue explicar la relación existente entre la frecuencia espacial y la excentricidad en la región V1 del cerebro. Este estudio proporciona una valiosa base de datos, compuesta por estimaciones de amplitud de respuesta de las activaciones neurales, medidas a través de fMRI, a los diferentes estímulos presentados a los sujetos durante el experimento. Además, se obtuvieron las soluciones de los campos receptivos poblacionales (pRF) de cada sujeto y sus mapas retinotópicos.

En esta sección, se brindará una explicación detallada sobre la naturaleza de los datos recopilados en este estudio.

2.1.1. Amplitudes de respuesta de la activación neuronal

Durante la realización del experimento, se procedió al registro de las respuestas Dependiente del Nivel de Oxígeno en la Sangre (BOLD, por sus siglas en inglés) de los participantes ante un conjunto de estímulos de rejilla novedosos. Estos estímulos comprendieron 48 vectores de frecuencia diferentes, distribuidos en 8 fases distintas ($0, \frac{\pi}{4}, \frac{\pi}{2}, \dots, \frac{7\pi}{4}$). Dichos vectores de frecuencia se clasificaron en cinco categorías: angular, radial, espiral hacia adelante, espiral hacia atrás y mixto (Ver Figura 2.1). Para los primeros cuatro estímulos, se consideraron 10 posibles combinaciones de pares (ω_a, ω_r) , donde ω_a representa la frecuencia angular y ω_r la frecuencia radial del estímulo, mientras que el último solo abarcó 8 combinaciones posibles (consultar

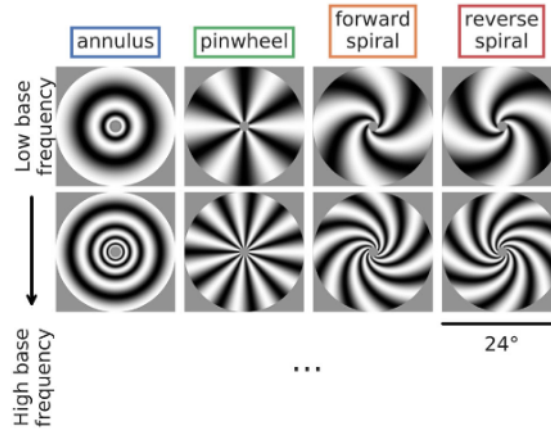


Figura 2.1: Ejemplos de estímulo angular (annulus), radial (pinwheel), espiral hacia delante (forward spiral), espiral hacia atrás (reverse spiral), utilizados en [6]. Tomado de [6].

[6] para obtener información más detallada). La frecuencia angular ω_a es un número entero que especifica el número de ciclos de rejilla por revolución alrededor de la imagen, y la frecuencia radial ω_r especifica el número de radianes por unidad de aumento en $\ln(r)$, con r siendo la excentricidad.

Las amplitudes de respuesta a estos estímulos, se estimaron utilizando la caja de herramientas GLMdenoise [16] en el entorno de programación MATLAB. GLMdenoise es una herramienta diseñada para mejorar la calidad de los datos de fMRI, eliminando artefactos y ruido, lo que facilita una interpretación más precisa de la actividad neuronal. El algoritmo ajusta una función de respuesta hemodinámica (HRF, por sus siglas en inglés) específica del observador, estimando las amplitudes de respuesta para cada vértice cortical y cada estímulo mediante 100 ejecuciones de bootstrap. La HRF modela la relación temporal entre la actividad neuronal y los cambios en el flujo sanguíneo en el cerebro.

En consecuencia, se obtuvieron 48 respuestas para cada vóxel (una para cada par único de (ω_a, ω_r)), y estas respuestas fueron promediadas a lo largo de las 8 fases presentadas en las pruebas. Además, el algoritmo incorpora tres regresores polinomiales (grados 0 a 2) para capturar la tendencia media de la señal y la deriva lenta, así como regresores de ruido derivados de vóxeles cerebrales que no se ajustan adecuadamente mediante el modelo lineal general.

Estos datos se pueden encontrar en NYU Faculty Digital Archive.

2.1.2. Datos de pRF y mapas retinotópicos

Con el objetivo de obtener información precisa sobre la ubicación y tamaño de los pRF en cada sujeto, se llevó a cabo un experimento de retinotopía independiente.

Los resultados de este mapeo de pRF se integraron con un atlas retinotópico existente desarrollado por [5], utilizando el método de mapa retinotópico bayesiano propuesto por [4]. Este enfoque aprovecha la información detallada de la respuesta de los pRF y la estructura de referencia proporcionada por el atlas retinotópico, lo que permite obtener una representación más precisa y confiable de la organización retinotópica en el cerebro de cada sujeto.

Las estimaciones obtenidas mediante el método bayesiano incluyen la excentricidad, el ángulo polar, el tamaño de los pRF y la delimitación de áreas visuales específicas para cada sujeto. Las áreas visuales estimadas son: V1, V2, V3, hV4, VO1, VO2, LO1, LO2, TO1, TO2, V3b y V3a.

El método bayesiano se llevó a cabo utilizando la biblioteca `neuropythy` [4] de Python, la cual facilita la manipulación y el análisis de datos neurocientíficos. Los datos están disponibles en OpenNeuro.

2.2. Estimación de período preferido

En el análisis de los datos mencionados, se empleó la modelación propuesta en [6] para ajustar una curva de sintonización log-normal unidimensional a las estimaciones de amplitud de respuesta neural de cada vóxel, con el objetivo de estimar los valores de período preferido de estos.

La ecuación del modelo utilizada es la siguiente:

$$\hat{\beta}_b(w_l) = A_b \cdot \exp\left(\frac{-(\log_2(w_l) + \log_2(p_b))^2}{2\sigma_b^2}\right) \quad (2.1)$$

donde $\hat{\beta}_b(w_l)$ representa la respuesta BOLD promedio en el intervalo de excentricidad b a la frecuencia espacial w_l (en ciclos por grado). Los parámetros del modelo incluyen A_b , que es la ganancia de respuesta, p_b , el período preferido y σ_b , el ancho de banda medido en octavas. El período preferido se define como el recíproco de la frecuencia espacial máxima y se determina como la moda de la curva de sintonización.

La frecuencia espacial local de un estímulo visual (2.2) se define como la norma euclidiana del vector de frecuencia, dividida por la excentricidad r , lo que implica que el período espacial local de los estímulos crece linealmente con la excentricidad [6].

$$w_l(r, \theta) = \frac{\sqrt{w_a^2 + w_r^2}}{r} \quad (2.2)$$

Para obtener estimaciones robustas de estos parámetros, se realizaron 100 iteraciones de ajuste por sujeto, por clase de estímulo y por excentricidad, utilizando el método de *bootstrapping*. Este enfoque implicó realizar múltiples ajustes utilizando muestras aleatorias con reemplazo de las 12 ejecuciones de fMRI disponibles (una por cada sujeto).

El método de *bootstrapping* contribuye a la robustez de los resultados al tener en cuenta la variabilidad natural de las respuestas neuronales a lo largo de múltiples repeticiones del experimento. Así, se logra una caracterización detallada de la respuesta de cada vóxel, proporcionando información valiosa sobre la frecuencia espacial preferida para diferentes estímulos visuales y en diversas regiones de la excentricidad en el cerebro.

Los módulos necesarios para aplicar esta estimación, así como las tablas resultantes, se encuentran en el repositorio adjunto a este documento.

2.3. Preprocesamiento de los datos

En la fase de preprocesamiento, se llevó a cabo una limpieza de los datos para garantizar la confiabilidad y validez de las mediciones. Se tomaron en consideración dos variables de gran importancia en el análisis: la excentricidad y el período preferido de los vóxeles.

Se restringió el análisis a vóxeles cuya excentricidad se encontraba en un rango entre 1 y 6 grados de ángulo visual. Esta restricción tiene como objetivo mejorar la fiabilidad de las mediciones, al excluir valores que podrían introducir sesgos o errores en el análisis.

Para los datos de período preferido de los vóxeles, se aplicó una transformación logarítmica con el propósito de abordar posibles asimetrías en la distribución de los datos y reducir la escala de los mismos. Además, se llevó a cabo un filtrado al considerar únicamente aquellos valores cuyo logaritmo era mayor que -6. Esta decisión se basa en la necesidad de excluir valores extremadamente pequeños, que podrían afectar la estabilidad numérica del análisis y no aportarían significativamente a la comprensión de la respuesta neuronal. Esta estrategia también contribuye a manejar posibles datos atípicos que podrían influir negativamente en la interpretación de los resultados.

2.4. Modelo lineal mixto

Con el objetivo de validar nuestra hipótesis, la cual postula que la frecuencia espacial preferida de los vóxeles en el hemisferio derecho es menor que la preferida en el hemisferio izquierdo, hemos implementado un modelo lineal mixto. Este tipo

de modelo es una extensión del modelo lineal clásico y permite considerar tanto efectos fijos como aleatorios en los datos. En esta sección, se detallarán los aspectos fundamentales de la formulación de los modelos diseñados para evaluar la hipótesis propuesta. Los resultados obtenidos se encuentran en la Tabla 3.1.

2.4.1. Modelo lineal mixto para período preferido de vértices corticales

En la formulación del modelo lineal mixto relacionado con la hipótesis, se busca entender la relación entre la frecuencia espacial preferida de los vóxeles y factores como la excentricidad y el hemisferio cerebral. Para ello, utilizando los datos estimados de período preferido de los vóxeles, se propone el siguiente modelo:

$$\text{Período Preferido} \sim \text{Excentricidad} \times \text{Hemisferio} + (1|\text{Sujeto}) + (1|\text{Estímulo}) \quad (2.3)$$

donde:

- **Período Preferido:** Representa la variable dependiente que se desea modelar, la cual se define como inverso de la frecuencia espacial preferida.
- **Excentricidad y Hemisferio:** Son las variables predictoras que se asocian con el período preferido. La interacción entre la excentricidad y el hemisferio permite capturar las posibles influencias conjuntas de estas variables en la respuesta neuronal.
- **(1 | Sujeto):** Este término aleatorio modela la variabilidad entre los diferentes sujetos en el estudio. Cada sujeto puede tener características individuales que contribuyan a la variabilidad en la respuesta neuronal al estímulo visual.
- **(1 | Estímulo):** Representa un término aleatorio para cada estímulo utilizado en el experimento. Diferentes estímulos pueden generar respuestas neurales distintas, y este término captura esa variabilidad.

Este enfoque proporciona una representación completa y realista de la complejidad de los datos observados en el experimento [6]. Se empleó el módulo `lme4` de R para evaluar este modelo y obtener los coeficientes estimados, errores estándar y valores *t* de las variables fijas, para su análisis.

2.4.2. Otros modelos

También se comparan varios modelos lineales mixtos para el período preferido. Este enfoque de comparación entre modelos proporciona perspectivas sobre la relevancia

de las variables predictoras en la variabilidad del período preferido. A continuación, se formulan y describen los distintos modelos a comparar:

■ **Modelo Nulo:**

Este modelo considera un intercepto constante como único predictor, sin incluir covariables específicas. La variabilidad entre sujetos y estímulos se captura a través de términos aleatorios. Sirve como punto de referencia para evaluar la mejora en la explicación del período preferido al introducir covariables.

$$\text{Período Preferido} \sim 1 + (1|\text{Sujeto}) + (1|\text{Estímulo}) \quad (2.4)$$

■ **Modelo con Excentricidad:**

En este modelo, se agrega la excentricidad como predictor fijo. Se examina cómo la excentricidad se relaciona con el período preferido, considerando la variabilidad entre sujetos y estímulos. Explora si la excentricidad aporta información significativa sobre el período preferido en comparación con el Modelo Nulo.

$$\text{Período Preferido} \sim \text{Excentricidad} + (1|\text{Sujeto}) + (1|\text{Estímulo}) \quad (2.5)$$

■ **Modelo Aditivo con Excentricidad y Hemisferio:**

Este modelo incorpora la excentricidad y el hemisferio como predictores fijos. Se busca evaluar cómo ambas variables influyen en el período preferido, considerando la variabilidad entre sujetos y estímulos. Extiende la exploración al agregar el hemisferio como predictor. Permite evaluar la contribución adicional del hemisferio en la explicación del período preferido.

$$\text{Período Preferido} \sim \text{Excentricidad} + \text{Hemisferio} + (1|\text{Sujeto}) + (1|\text{Estímulo}) \quad (2.6)$$

Para comparar los modelos, se calcula el factor de Bayes. Las comparaciones que se realizan son: el modelo nulo con el modelo con excentricidad, el modelo con excentricidad con el modelo aditivo de excentricidad y hemisferio y la última comparación es el modelo aditivo con el modelo 2.3, al cual se le adiciona la interacción entre las variables fijas.

En el siguiente capítulo se analizan los resultados pertinentes a estas comparaciones.

Capítulo 3

Resultados

En este capítulo se presentan los hallazgos clave del análisis, enfocándose en los resultados relativos a la relación entre el período preferido y la excentricidad en diferentes áreas visuales, así como su relevancia en la lateralización hemisférica.

3.1. Análisis de la relación entre el tamaño de los pRF y la excentricidad

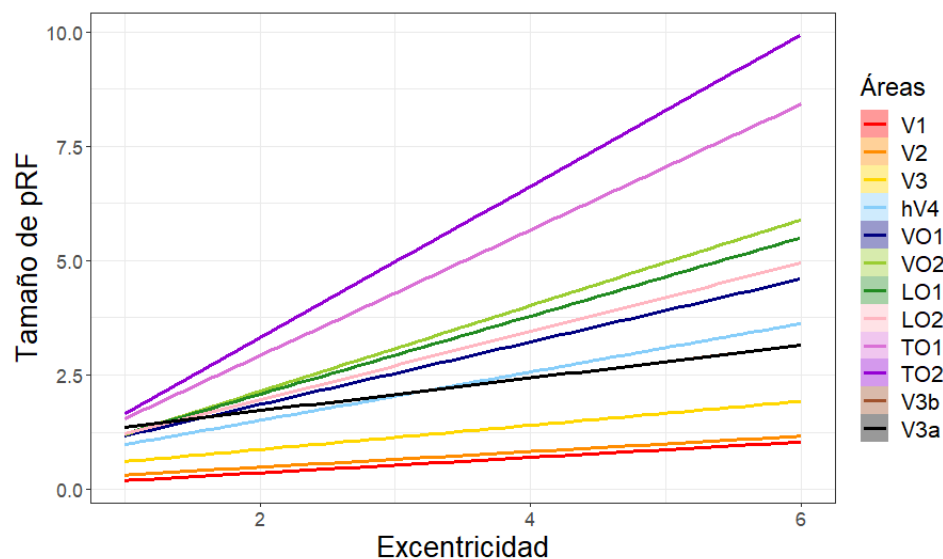


Figura 3.1: Gráfico que representa la relación entre el tamaño de pRF y la excentricidad en las diferentes áreas visuales analizadas.

Se llevó a cabo un análisis para examinar la relación entre el tamaño del pRF y la excentricidad en el campo visual, aunque no constituye el enfoque principal de este estudio. En la Figura 3.1, presentamos las rectas de regresión correspondientes a la relación entre estas variables. Observamos que el tamaño del pRF tiende a incrementar con la excentricidad, una tendencia que se manifiesta consistentemente a través de las diferentes áreas examinadas. De manera notable, la pendiente de estas rectas de regresión muestra un aumento progresivo al pasar de áreas visuales tempranas, como V1-V3, a áreas de procesamiento visual de nivel superior, como TO1. Este hallazgo está en consonancia con investigaciones previas [23] y refuerza la comprensión de que el tamaño del pRF se expande con la complejidad funcional y jerárquica de las áreas visuales.

3.2. Análisis de la relación entre el período preferido y la excentricidad

En la figura 3.2, se puede observar que en la mayoría de las áreas visuales analizadas, se cumplen los supuestos de que el período preferido tiende a aumentar con la excentricidad. Sin embargo, es importante destacar que existen variaciones en este patrón.

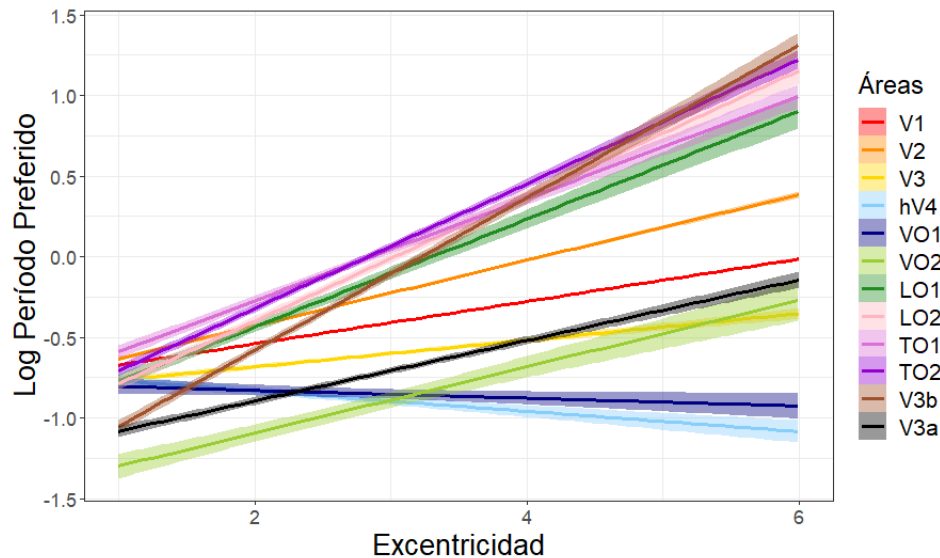


Figura 3.2: Gráfico que representa la relación entre el logaritmo del período preferido de los vóxeles y la excentricidad, en las 12 áreas visuales analizadas.

En áreas visuales como hV4 y VO1, se observa una pendiente de crecimiento

negativa. Este hallazgo sugiere que, a medida que la excentricidad aumenta, el período preferido tiende a disminuir. Este comportamiento atípico resalta la diversidad de respuestas visuales en diferentes regiones corticales.

Además, en áreas visuales superiores como LO1, LO2, TO1 y TO2, se evidencia un aumento de la pendiente del período preferido con respecto a la excentricidad, comparado con las áreas visuales tempranas. Esta observación indica que estas áreas específicas muestran un patrón consistente de incremento en el período preferido a medida que se alejan del punto central de la visión, un aspecto que no se había abordado en ningún estudio previo que hayamos revisado.

Este análisis proporciona una comprensión más completa de cómo la excentricidad puede modular el período preferido en diversas áreas visuales, destacando la heterogeneidad funcional en la corteza visual.

3.3. Resultados del modelo lineal mixto para el período preferido en función de excentricidad y hemisferio

En esta sección, se aborda el núcleo central de esta tesis: el análisis del impacto de la frecuencia espacial sobre los hemisferios cerebrales.

En el modelo 2.3, la variable de interés es el período preferido, que representa el inverso de la frecuencia espacial. En este modelo, se busca explicar la relación entre el período preferido y dos variables independientes: la excentricidad y el hemisferio. Además, se incorporan las diferencias entre sujetos y estímulos para obtener un entendimiento más completo de los factores que influyen en el mismo.

Los resultados obtenidos de dicho modelo, se detallan en la Tabla 3.1. En esta tabla, las filas ilustran las diferentes áreas visuales analizadas mediante el modelo 2.3, mientras que las columnas, excepto la primera (Áreas), representan las variables fijas con sus respectivos resultados: estimación de los coeficientes (Coef), error estándar (SE) y t-valor (t-val). Adicionalmente, se insertó una columna con el factor de Bayes (BF10) resultante de la comparación de cada uno de los modelos propuestos en la sección 2.4. El BF10 contenido en la columna Excentricidad es resultado de la comparación del modelo nulo (2.4) con el modelo con excentricidad (2.5). En la columna Hemisferio de la tabla, se muestra el BF10 de la comparación del modelos con excentricidad y el modelo aditivo con excentricidad y hemisferio (2.6). En la última columna se observa el BF10 del modelo aditivo comparado con el modelo con interacción de excentricidad y hemisferio (2.3).

En la Tabla 3.1, se aprecia que, con excepción de hV4 y VO1, el tamaño del efecto de la excentricidad (Ver Tabla 3.1, columna Excentricidad) es relativamente grande,

Tabla 3.1: Tabla que resume los resultados del modelo lineal mixto 2.3 empleado para analizar el período preferido de los vóxeles en diferentes áreas visuales. Cada fila representa los resultados del modelo para una área visual específica. Para cada variable fija del modelo, la tabla muestra la estimación del coeficiente (Coef), el error estándar (SE) y el valor t (t-val). Además, se incluye el factor de Bayes (BF10) de la comparación entre modelos. El BF10 en la columna Excentricidad corresponde a la comparación entre el modelo 2.4 y 2.5; en la columna Hemisferio, se refiere a la comparación entre el modelo 2.5 y 2.6; y en la columna Excentricidad:Hemisferio, a la comparación entre los modelos 2.6 y 2.3.

Áreas	Excentricidad				Hemisferio				Excentricidad:Hemisferio			
	Coef	SE	t-val	BF10	Coef	SE	t-val	BF10	Coef	SE	t-val	BF10
V1	0.147	0.002	67.939	8.32e+256	0.097	0.011	8.960	9.78e-04	-0.033	0.003	-10.939	2.01e+21
V2	0.202	0.004	49.131	8.32e+256	-0.034	0.019	-1.753	1.47e+18	-0.017	0.006	-2.882	0.003
V3	0.134	0.006	20.973	1.06e+60	0.363	0.028	12.985	3.300	-0.112	0.009	-12.255	3.30e+28
hV4	-0.033	0.014	-2.322	9.71e+08	0.501	0.051	9.808	1.37e+35	-0.076	0.018	-4.088	1.210
VO1	0.015	0.016	0.943	4.66e-04	0.773	0.069	11.279	1.89e+63	-0.096	0.022	-4.273	3.710
VO2	0.218	0.027	8.155	7.53e+22	-0.071	0.107	-0.659	0.437	-0.036	0.036	-0.998	0.002
LO1	0.377	0.019	19.618	2.19e+109	0.452	0.061	7.442	4.350	-0.152	0.025	-6.152	7.96e+04
LO2	0.353	0.017	21.095	8.32e+256	-0.362	0.060	-6.071	2.01e+13	0.049	0.022	2.249	0.006
TO1	0.333	0.013	26.040	1.00e+208	0.069	0.058	1.190	0.008	-0.050	0.020	-2.548	0.013
TO2	0.398	0.010	39.021	8.32e+256	0.221	0.050	4.384	465.000	-0.037	0.017	-2.225	0.004
V3b	0.502	0.015	34.160	8.32e+256	0.383	0.055	6.958	2.42e+23	-0.039	0.020	-1.966	0.003
V3a	0.230	0.011	21.320	4.42e+158	0.126	0.047	2.703	0.003	-0.059	0.014	-4.063	0.658

lo cual indica un aumento en el período preferido con la excentricidad. Este hallazgo es respaldado tanto por el t-valor como por el factor de Bayes. Además, se observa un patrón consistente de incremento en la magnitud del efecto al pasar de áreas tempranas a aquellas de orden superior, corroborando lo evidenciado en la Figura 3.2. En el caso de hV4, el coeficiente exhibe un signo negativo y una magnitud inferior en comparación con otras áreas, y es estadísticamente significativo según la prueba t de Student y el factor de Bayes. Respecto a V01, su coeficiente es notablemente pequeño, y ninguna de las pruebas mencionadas evidencia significancia.

Resulta notable que hay un efecto de hemisferio (Ver Tabla 3.1, columna Hemis-

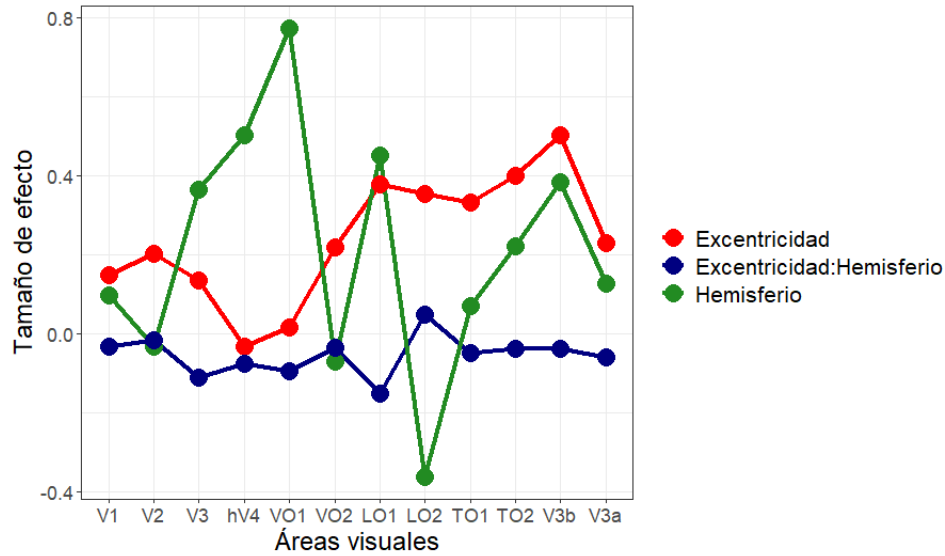


Figura 3.3: Representación gráfica de los coeficientes estimados para las variables fijas del modelo lineal mixto 2.3.

ferio) significativo en casi todas las áreas con excepción de V02, pero con coeficientes pequeños en V1, V2, TO1, y V3a . En contraste, la mayoría de las áreas restantes (V3, hV4, VO1, LO1, TO2, V3b), presentan coeficientes relativamente grandes (Figura 3.3), lo cual indica que el período preferido de los vértices corticales en el hemisferio derecho es significativamente mayor que en el izquierdo. Al graficar (Ver Figura 3.4) la relación entre el período preferido y la excentricidad de todas las áreas visuales analizadas, se pudo observar que esta diferencia es más pronunciada en las áreas hV4 y VO1.

Las interacciones entre excentricidad y hemisferio (Ver Tabla 3.1, columna Excentricidad:Hemisferio), fueron significativas en varias áreas, pero su magnitud fue relativamente baja en todas las regiones analizadas.

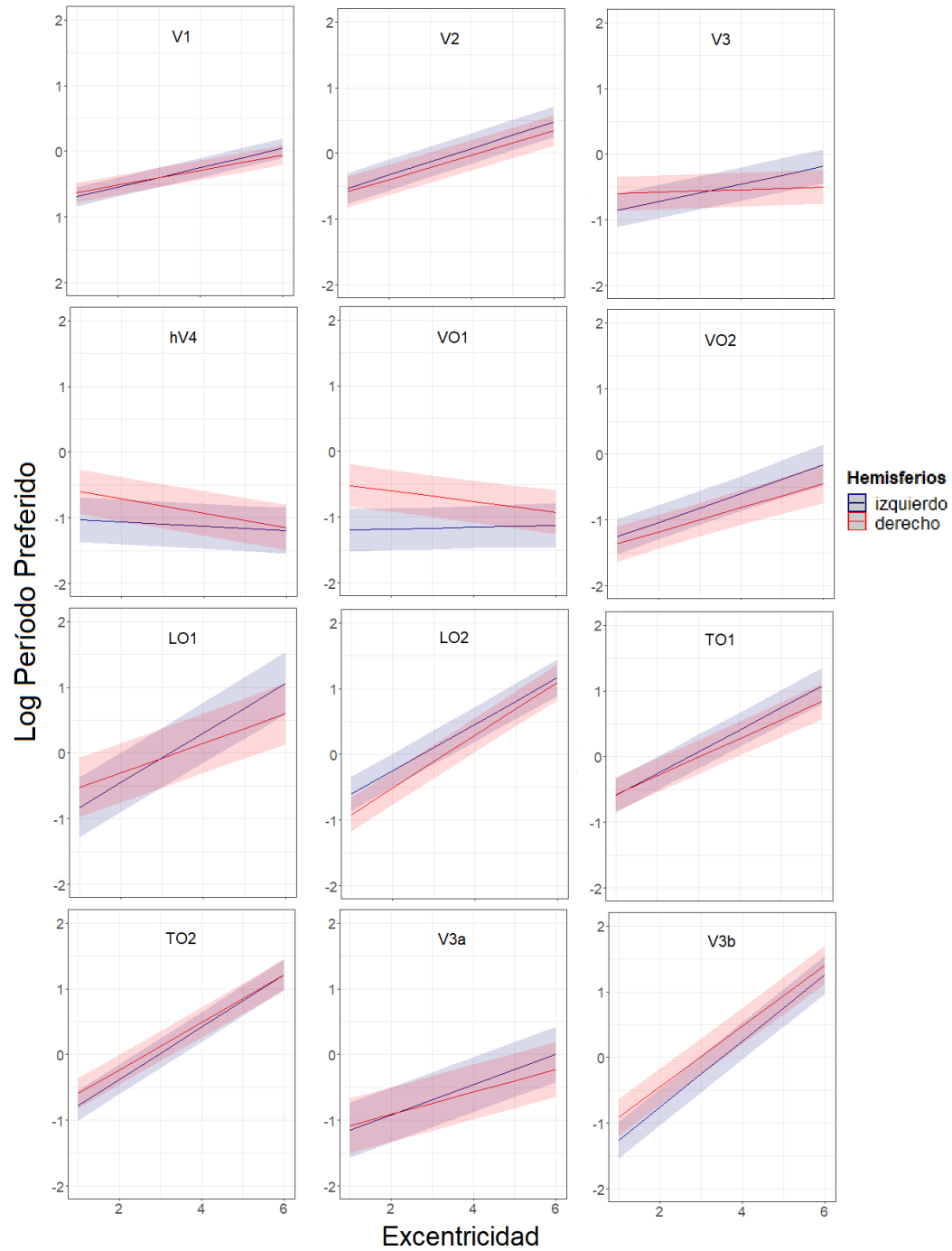


Figura 3.4: Conjunto de gráficas representando la relación entre el logaritmo del período preferido de los vóxeles y la excentricidad en los dos hemisferios cerebrales, para las 12 áreas visuales analizadas.

Capítulo 4

Discusión

En este estudio, se confirma que el tamaño de los pRF y el período preferido crecen con la excentricidad en el campo visual. Es interesante destacar que la pendiente de este crecimiento es más pronunciada en regiones superiores de la vía visual. El hallazgo novedoso de esta tesis es que la preferencia de período es distinta en los dos hemisferios cerebrales. En particular, se observó que en cuatro áreas visuales específicas (hV4, VO1, TO2, V3b), el período preferido de los vértices corticales era mayor en el hemisferio derecho en comparación con el izquierdo. Esto indica que las frecuencias espaciales preferidas por el hemisferio izquierdo son más altas que las preferidas por el hemisferio derecho. Este efecto, no fue evidente en áreas visuales primarias (V1-V3) ni en algunas áreas de orden superior (por ejemplo, LO2).

Este trabajo es pionero al comparar la diferencia de selectividad para frecuencias espaciales entre los hemisferios cerebrales, en áreas visuales superiores. Es de notar que los pocos trabajos que examinan la diferencia de selectividad para frecuencias espaciales entre los dos hemisferios, solo lo hacen en áreas tempranas (V1-V3). Por ejemplo, en [6] no se analizó la lateralización hemisférica en V1 y en [1], se vió la diferencia en varios cuadrantes del campo visual, pero no se tuvieron en cuenta análisis en áreas visuales superiores. En este último estudio, no se encontraron diferencias, lo cual concuerda con nuestros resultados, que indican que la especialización hemisférica debe surgir después de las etapas más tempranas de la vía visual.

Por tanto, nuestro trabajo ofrece la primera propuesta de un modelo explicativo para la especialización hemisférica en la percepción global/local. Específicamente nuestro estudio sugiere que la segunda etapa del modelo del Doble Filtraje por Frecuencias se debe a diferencias en la selectividad a frecuencias espaciales de los hemisferios cerebrales, debido a su organización en campos receptivos con propiedades distintas. Falta explicar cómo se logra la primera etapa de este modelo que postula un ajuste del rango de frecuencias de trabajo según el tipo de estímulo. Se sugiere la necesidad de explorar cómo la preferencia por frecuencias espaciales puede variar al

cambiar la atención del sujeto y cómo estas propiedades pueden adaptarse a diferentes estímulos.

Estas ideas se pueden explorar con redes neuronales convolucionales profundas. En trabajos realizados en CNEURO, fueron entrenadas redes para reconocer letras [Garea, comunicación personal]. Estas redes se construyeron con múltiples canales que diferían en el tamaño y la selectividad en frecuencias de filtros de Gabor, como primer paso del procesamiento de las imágenes con letras. Los filtros de Gabor son el mejor modelo para describir el campo receptivo de células visuales o poblaciones neuronales [14]. Cuando se entrenan estas redes para discriminar imágenes que tienen niveles globales y locales, eliminar los filtros de baja frecuencia impide la percepción de letras globales, y eliminar los filtros de alta frecuencia impide la percepción de letras locales. Sería interesante construir redes incorporando los parámetros fisiológicos medidos en este estudio y hacer una simulación más realista.

Conclusiones

En este trabajo, se alcanzaron objetivos fundamentales que profundizan nuestra comprensión de la especialización hemisférica del cerebro en el procesamiento de frecuencias espaciales en la percepción visual.

1. Se aplicó el modelo desarrollado por [6], que estima el período preferido (el inverso de la frecuencia espacial preferida) de los vértices corticales en las áreas visuales: V1, V2, V3, hV4, VO1, VO2, LO1, LO2, TO1, TO2, V3b y V3a. Esta metodología proporcionó una medida comparativa para analizar la lateralización hemisférica en la percepción de frecuencias espaciales de estímulos visuales.
2. Se utilizó un modelo lineal mixto para interpretar los resultados del período preferido estimado, considerando su relación con el hemisferio cerebral y la excentricidad visual, así como las diferencias individuales entre sujetos y los estímulos visuales presentados en el experimento. Los resultados de este modelo sirvieron para evaluar la hipótesis de nuestro estudio.
3. A través del análisis de los resultados obtenidos con el modelo lineal mixto, se observó que el período preferido de los vóxeles varía entre los hemisferios cerebrales en diversas áreas visuales. Esto respalda la hipótesis de una lateralización hemisférica. Además, se notó que, en las áreas visuales donde se evidencia esta diferencia (ej. hV4), el período preferido es más grande en el hemisferio derecho, indicando una inclinación de este hemisferio hacia frecuencias espaciales bajas. Estos hallazgos están en consonancia con datos neurofisiológicos y neuropsicológicos previos [9] sobre la lateralización hemisférica.

Por tanto, se concluye que los métodos utilizados y los resultados de este estudio constituyen aportes significativos al campo de las neurociencias, especialmente a la comprensión de la selectividad de los hemisferios cerebrales a diferentes frecuencias espaciales en la percepción visual. Los hallazgos encontrados no solo profundizan nuestro conocimiento del procesamiento visual, sino que también destacan la complejidad y adaptabilidad del cerebro en la interpretación del entorno visual.

Recomendaciones

El estudio presenta recomendaciones cruciales para impulsar la investigación en especialización hemisférica del cerebro y su procesamiento de frecuencias espaciales en estímulos visuales.

1. Se propone revisar los datos actuales utilizando diferentes atlas retinotópicos, como el de Sereno [21]. Esta estrategia permitiría identificar un mayor número de áreas visuales superiores, incluidas las que procesan caras, ofreciendo una visión más completa de la organización retinotópica en la corteza visual.
2. Otra recomendación es desarrollar simulaciones con redes neuronales convolucionales que incorporen los parámetros fisiológicos de este estudio. Estas simulaciones podrían proporcionar una representación más exacta de cómo las frecuencias espaciales influyen en la percepción visual, mejorando la comprensión de los procesos visuales subyacentes.
3. Se sugiere aplicar la metodología de investigación a un conjunto de datos más amplio para obtener resultados más sólidos y confiables. Esta ampliación mejoraría la generalización de las conclusiones del estudio, fortaleciendo su validez.
4. Finalmente, se recomienda realizar experimentos de fMRI enfocados en medir la preferencia por distintas frecuencias espaciales en ambos hemisferios teniendo en cuenta la variación en el espectro de los estímulos visuales con la atención.

Referencias

- [1] Sara Aghajari, Louis N. Vinke y Sam Ling. «Population spatial frequency tuning in human early visual cortex». en. En: *Journal of Neurophysiology* 123.2 (feb. de 2020), págs. 773-785. ISSN: 0022-3077, 1522-1598. DOI: 10.1152/jn.00291.2019. URL: <https://www.physiology.org/doi/10.1152/jn.00291.2019> (visitado 26-11-2023) (vid. págs. 2, 12, 13, 26).
- [2] Kaoru Amano, Brian A. Wandell y Serge O. Dumoulin. «Visual Field Maps, Population Receptive Field Sizes, and Visual Field Coverage in the Human MT+ Complex». en. En: *Journal of Neurophysiology* 102.5 (nov. de 2009), págs. 2704-2718. ISSN: 0022-3077, 1522-1598. DOI: 10.1152/jn.00102.2009. URL: <https://www.physiology.org/doi/10.1152/jn.00102.2009> (visitado 26-11-2023) (vid. pág. 12).
- [3] Noah C Benson y Jonathan Winawer. «Bayesian analysis of retinotopic maps». en. En: *eLife* 7 (dic. de 2018), e40224. ISSN: 2050-084X. DOI: 10.7554/eLife.40224. URL: <https://elifesciences.org/articles/40224> (visitado 17-08-2023) (vid. pág. 11).
- [4] Noah C. Benson et al. «The Human Connectome Project 7 Tesla retinotopy dataset: Description and population receptive field analysis». en. En: *Journal of Vision* 18.13 (dic. de 2018), pág. 23. ISSN: 1534-7362. DOI: 10.1167/18.13.23. URL: <http://jov.arvojournals.org/article.aspx?doi=10.1167/18.13.23> (visitado 01-09-2023) (vid. págs. 11, 16).
- [5] Noah C. Benson et al. «The Retinotopic Organization of Striate Cortex Is Well Predicted by Surface Topology». en. En: *Current Biology* 22.21 (nov. de 2012), págs. 2081-2085. ISSN: 09609822. DOI: 10.1016/j.cub.2012.09.014. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960982212010779> (visitado 17-08-2023) (vid. págs. 10, 16).
- [6] William F. Broderick, Eero P. Simoncelli y Jonathan Winawer. «Mapping spatial frequency preferences across human primary visual cortex». en. En: *Journal of Vision* 22.4 (mar. de 2022), pág. 3. ISSN: 1534-7362. DOI: 10.1167/jov.22.4.

3. URL: <https://jov.arvojournals.org/article.aspx?articleid=2778653> (visitado 21-11-2023) (vid. págs. 2, 13-16, 18, 26, 28).
- [7] Serge O. Dumoulin y Brian A. Wandell. «Population receptive field estimates in human visual cortex». eng. En: *NeuroImage* 39.2 (ene. de 2008), págs. 647-660. ISSN: 1053-8119. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2007.09.034 (vid. págs. 1, 6-10).
- [8] Anastasia V. Flevaris, Shlomo Bentin y Lynn C. Robertson. «Local or Global?: Attentional Selection of Spatial Frequencies Binds Shapes to Hierarchical Levels». en. En: *Psychological Science* 21.3 (mar. de 2010), págs. 424-431. ISSN: 0956-7976, 1467-9280. DOI: 10.1177/0956797609359909. URL: <http://journals.sagepub.com/doi/10.1177/0956797609359909> (visitado 26-11-2023) (vid. pág. 5).
- [9] Anastasia V. Flevaris y Lynn C. Robertson. «Spatial frequency selection and integration of global and local information in visual processing: A selective review and tribute to Shlomo Bentin». en. En: *Neuropsychologia* 83 (mar. de 2016), págs. 192-200. ISSN: 00283932. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2015.10.024. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0028393215302001> (visitado 24-10-2023) (vid. págs. 1, 4, 28).
- [10] Shihui Han et al. «Hemispheric Asymmetry in Global/Local Processing: Effects of Stimulus Position and Spatial Frequency». en. En: *NeuroImage* 17.3 (nov. de 2002), págs. 1290-1299. ISSN: 10538119. DOI: 10.1006/nimg.2002.1255. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1053811902912553> (visitado 06-01-2024) (vid. pág. 5).
- [11] L. Henriksson et al. «Spatial frequency tuning in human retinotopic visual areas». en. En: *Journal of Vision* 8.10 (ago. de 2008), págs. 5-5. ISSN: 1534-7362. DOI: 10.1167/8.10.5. URL: <http://jov.arvojournals.org/Article.aspx?doi=10.1167/8.10.5> (visitado 31-12-2023) (vid. pág. 12).
- [12] Jorge Iglesias-Fuster et al. «Asynchronous presentation of global and local information reveals effects of attention on brain electrical activity specific to each level». en. En: *Frontiers in Psychology* 5 (ene. de 2015). ISSN: 1664-1078. DOI: 10.3389/fpsyg.2014.01570. URL: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpsyg.2014.01570/abstract> (visitado 06-01-2024) (vid. pág. 5).
- [13] Eric R. Kandel et al., eds. *Principles of neural science*. en. Sixth edition. New York: McGraw Hill, 2021. ISBN: 978-1-259-64223-4 (vid. pág. 6).

- [14] Kendrick N. Kay. «Understanding Visual Representation by Developing Receptive-Field Models». en. En: *Visual Population Codes*. Ed. por Nikolaus Kriegeskorte y Gabriel Kreiman. The MIT Press, oct. de 2011, págs. 133-162. ISBN: 978-0-262-30357-6. DOI: 10.7551/mitpress/8404.003.0009. URL: <https://direct.mit.edu/books/book/2176/chapter/57847/Understanding-Visual-Representation-by-Developing> (visitado 27-10-2023) (vid. págs. 12, 27).
- [15] Kendrick N. Kay et al. «Compressive spatial summation in human visual cortex». En: *Journal of Neurophysiology* 110.2 (jul. de 2013). Publisher: American Physiological Society, págs. 481-494. ISSN: 0022-3077. DOI: 10.1152/jn.00105.2013. URL: <https://journals.physiology.org/doi/full/10.1152/jn.00105.2013> (visitado 01-09-2023) (vid. pág. 7).
- [16] Kendrick N. Kay et al. «GLMdenoise: a fast, automated technique for denoising task-based fMRI data». en. En: *Frontiers in Neuroscience* 7 (2013). ISSN: 1662-453X. DOI: 10.3389/fnins.2013.00247. URL: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fnins.2013.00247/abstract> (visitado 03-01-2024) (vid. pág. 15).
- [17] Ruth Kimchi. *The Perception of Hierarchical Structure*. en. Ed. por Johan Wagemans. Oxford University Press, jul. de 2014. DOI: 10.1093/oxfordhb/9780199686858.013.025. URL: <https://academic.oup.com/edited-volume/38175/chapter/333038554> (visitado 06-01-2024) (vid. pág. 4).
- [18] Martin A Lindquist y Tor D Wager. «Principles of functional Magnetic Resonance Imaging». en. En: () (vid. pág. 6).
- [19] David Navon. «Forest before trees: The precedence of global features in visual perception». en. En: *Cognitive Psychology* 9.3 (jul. de 1977), págs. 353-383. ISSN: 00100285. DOI: 10.1016/0010-0285(77)90012-3. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0010028577900123> (visitado 31-12-2023) (vid. pág. 4).
- [20] Lynn C. Robertson y Richard Ivry. «Hemispheric Asymmetries: Attention to Visual and Auditory Primitives». en. En: *Current Directions in Psychological Science* 9.2 (abr. de 2000), págs. 59-63. ISSN: 0963-7214, 1467-8721. DOI: 10.1111/1467-8721.00061. URL: <http://journals.sagepub.com/doi/10.1111/1467-8721.00061> (visitado 26-11-2023) (vid. pág. 5).
- [21] Martin I. Sereno, Mariam Reeny Sood y Ruey-Song Huang. «Topological Maps and Brain Computations From Low to High». En: *Frontiers in Systems Neuroscience* 16 (2022). ISSN: 1662-5137. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnsys.2022.787737> (visitado 05-09-2023) (vid. pág. 29).

- [22] Maria Fatima Silva et al. «Radial asymmetries in population receptive field size and cortical magnification factor in early visual cortex». en. En: *NeuroImage* 167 (feb. de 2018), págs. 41-52. ISSN: 10538119. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2017.11.021. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S105381191730928X> (visitado 07-01-2024) (vid. pág. 12).
- [23] Brian A. Wandell y Jonathan Winawer. «Computational neuroimaging and population receptive fields». en. En: *Trends in Cognitive Sciences* 19.6 (jun. de 2015), págs. 349-357. ISSN: 13646613. DOI: 10.1016/j.tics.2015.03.009. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1364661315000704> (visitado 17-08-2023) (vid. págs. 10, 21).
- [24] Liang Wang et al. «Probabilistic Maps of Visual Topography in Human Cortex». en. En: *Cerebral Cortex* 25.10 (oct. de 2015), págs. 3911-3931. ISSN: 1047-3211, 1460-2199. DOI: 10.1093/cercor/bhu277. URL: <https://academic.oup.com/cercor/article-lookup/doi/10.1093/cercor/bhu277> (visitado 04-01-2024) (vid. págs. 10, 11).
- [25] W. Zuiderbaan, B. M. Harvey y S. O. Dumoulin. «Modeling center-surround configurations in population receptive fields using fMRI». en. En: *Journal of Vision* 12.3 (mar. de 2012), págs. 10-10. ISSN: 1534-7362. DOI: 10.1167/12.3.10. URL: <http://jov.arvojournals.org/Article.aspx?doi=10.1167/12.3.10> (visitado 31-12-2023) (vid. pág. 7).