

El procesamiento del movimiento visual en primates no-humanos (*Macaca arctoides*) es modulado por la atención basada en objetos

Valia Rodríguez, Javier Jas, Ariadna Cobo y Mitchell Valdés Sosa.

Departamento de Neurociencias Cognitivas, Centro de Neurociencias de Cuba., Ave. 25, No.15202, Esq. 158, Cubanacán, Playa., Ciudad de La Habana, Cuba.

Recibido: 19 de septiembre del 2003

Aceptado: 24 de noviembre del 2003

Palabras clave: atención visual, movimiento, mono, objeto, MT.

Key words: visual attention, monkey, motion, object, MT.

RESUMEN. En el presente trabajo se examinó la influencia de la atención orientada a objetos sobre la descarga de neuronas de las áreas corticales visuales sensibles al movimiento, MT/MST. Un mono *Macaca arctoides* fue entrenado en una tarea de discriminación de dirección de una de dos superficies superpuestas definidas por movimiento transparente. Los resultados muestran que la atención a objetos modula la respuesta de las neuronas selectivas a la dirección en las áreas MT/MST, las cuales son áreas visuales relativamente tempranas. Este resultado sugiere que la atención a objetos es capaz de influir de forma temprana en el procesamiento del movimiento en la vía dorsal.

ABSTRACT. In the present study we examined the influence of object-based attention on the firing rate of neurons in the motion visual areas MT/MST. A macaque monkey was trained to selectively attend one of two superimposed surfaces defined by transparent motion and to discriminate its direction of motion. The results showed that object-based attention modulates the response of direction-selective cells in these early visual areas. The presence of this attentional effect demonstrated that the object-based attention influences the early processing of visual motion.

INTRODUCCIÓN

Una de las formas más claras en que se manifiestan los efectos de la atención a nivel neuronal es en la modulación de la frecuencia de descarga de las neuronas involucradas en el procesamiento perceptual. Hasta el presente las evidencias de tal modulación atencional han estado restringidas a tareas donde la atención selecciona regiones espaciales en el campo visual^{2,3,10,14}. En el caso específico del movimiento visual, Treue y Maunsell¹⁴ encontraron que la respuesta de las neuronas del área visual cortical sensible al movimiento, MT, de primates no humanos, era dominada por el movimiento de un estímulo atendido, cuando ambos, estímulo y distractor se encontraban dentro del campo receptivo (CR) de la célula. Estos autores refieren que las células disparaban más intensamente cuando el estímulo atendido se movía en la dirección

preferida y más débilmente cuando lo hacía en la dirección no preferida. Una modulación similar, aunque mucho más débil, fue encontrada por Seideman y Newsome¹² registrando desde la misma área durante una tarea de discriminación de dirección de superficies separadas espacialmente.

Estudios recientes^{4,6,16} han demostrado que la atención, además de seleccionar regiones del espacio, puede basar su selección en objetos presentes en las escenas visuales. Sin embargo, los estudios electrofisiológicos que refieren tal efecto son muy escasos. En uno de ellos Roelfsema y cols¹¹ encontraron que las neuronas del área V1 ubicadas en la trayectoria de una curva definida como diana, incrementaban simultáneamente su descarga respecto a las neuronas ubicadas en la trayectoria de la curva definida como distractora, aún cuando los centros de ambas curvas se interceptaban. Sin embargo, a pesar de que un mecanismo espacial clásico no puede explicar tales hallazgos, la participación del espacio en la selección de la curva diana no puede ser totalmente excluida. La curva diana pudo haber sido seleccionada en base a su organización perceptual de buena continuación y unión con el blanco para la sacudida, definiéndose un arreglo agrupado^{6,16} sobre el que la acción de un foco espacial modificado mejoría la representación respecto a la de la distractora. Por tanto, si la atención orientada a objetos produce o no los mismos efectos a nivel neuronal que la atención espacial necesita continuar siendo explorado.

Por otra parte, Pinilla y cols⁹ utilizando un paradigma donde el campo perceptual estaba compuesto por superficies transparentes superpuestas definidas por movimiento, demostró una modulación atencional temprana del potencial relacionado con el inicio del movimiento (PR-IM) en humanos. El empleo de la superposición espacial impide el uso de estrategias espaciales por lo que los resultados de Pinilla apoyan la existencia de un mecanismo de selección basado en los objetos. A pesar de la superposición espacial de la superficie atendida y no atendida, Pinilla y cols, obtuvieron una fuerte supresión de los componentes P1/N1 del PR-IM asociado a la superficie no atendida.

Dado que la tarea de Pinilla y cols utiliza una conjunción de color y movimiento es probable que la modulación temprana observada en el PR-IM se origine en las áreas visuales que analizan estos atributos. El presente trabajo explora la presencia de modulación atencional en la actividad de las neuronas de áreas visuales que procesan movimiento. A partir de una tarea de atención selectiva a superficies transparentes se registró la actividad eléctrica de neuronas en las áreas visuales mediotemporal (MT) y temporal superior media (MST) en un mono *Macaca arctoides*. Además de ser dos áreas con gran proporción de neuronas sensibles al movimiento, también han sido reportado en las mismas modulación atencional con tareas espaciales⁹.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos fueron realizados en un mono *Macaca arctoides* macho con peso de 14 Kg. Antes de comenzar la fase de entrenamiento, el animal fue sometido a una cirugía para la implantación sub-escleral de una bobina en forma de anillo en el ojo izquierdo que permitió la medición de los movimientos oculares. En la misma intervención, una barra inmovilizadora fue colocada sobre el cráneo para la fijación de la cabeza. Estos procedimientos se realizaron bajo condiciones de asepsia y anestesia con Ketamina (15mg/kg, im). Luego de la recuperación de la cirugía el animal fue entrenado diariamente durante 2-4 horas en una tarea de discriminación de la dirección de movimiento de superficies transparentes superpuestas presentadas en un monitor.

El control conductual se llevó a cabo con una técnica de condicionamiento operante utilizando agua o jugo como recompensa; para ello, la ingestión de líquidos fue restringida durante los periodos de entrenamiento y de registro. Una vez que el nivel de ejecución fue estable y los aciertos mayores del 90%, el animal se sometió a una segunda cirugía para la implantación de un cilindro de registro sobre la región parietal que permitió una aproximación dorsal de los microelectrodos de registros a las áreas visuales del lóbulo temporal. Durante todo el estudio el animal fue mantenido de acuerdo a las pautas establecidas por la Guía para el Cuidado y Uso de animales de laboratorio del Instituto Nacional de Salud de los Estados Unidos.

Tarea Conductual: El animal fue entrenado para discriminar la dirección de movimiento de un patrón de puntos aleatorios (Fig. 1). En cada ensayo, 2 patrones circulares (superficies), uno rojo y otro verde, aparecían simultáneamente y superpuestos en la misma región del espacio. El mono fue enseñado a discriminar la dirección de movimiento de una de las superficies mientras ignoraba la otra. Durante la traslación, el 60 o el 70% de la cantidad total de puntos que componían cada superficie, en dependencia del rendimiento del animal, se movían en la misma dirección; los puntos restantes tomaban direcciones aleatorias.

Cada ensayo comenzaba con la aparición de un pequeño punto de fijación (PF) rojo o verde en el monitor de la computadora. El color del PF le señalaba al mono en cual de las dos superficies debía basar su discriminación. Luego

de 200-400 ms de fijación las dos superficies aparecían en pantalla rotando rígidamente alrededor del PF y en oposición de fase (la roja a la derecha, la verde a la izquierda) durante 900 ms luego de los cuales ambas superficies se trasladaban simultáneamente en distintas direcciones (escogidas, según la selectividad de la neurona, entre 8 posibles direcciones separadas por pasos de 45 grados) durante 200-300 ms. Terminada la traslación, las superficies y el PF desaparecían, y dos círculos con el color de la superficie atendida eran presentados centrados alrededor del PF. La posición de uno de los círculos se correspondía con la dirección presentada en la superficie atendida. El animal indicaba la dirección de movimiento percibida realizando una sacudida de los ojos hacia el círculo apropiado. La recompensa por la respuesta correcta consistió en una gota de agua o jugo. Las direcciones de la superficie atendida y no atendida, así como cual de las dos superficies debía ser atendida, variaron aleatoriamente de ensayo a ensayo.

La posición de los ojos del mono fue monitoreada con bobinas esclerales y un sistema de doble inducción magnética desarrollado en nuestro centro con este propósito. El movimiento de los ojos fue utilizado para controlar la ejecución del programa de estimulación y evaluar el rendimiento conductual del animal. En cada ensayo el mono debía mantener la fijación dentro de una pequeña ventana electrónica (aproximadamente de 2x2 grados) definida alrededor del PF. Los ensayos en los cuales el animal interrumpía la fijación prematuramente fueron abortados sin recompensa.

Electrofisiología: Los registros electrofisiológicos fueron realizados con microelectrodos de tungsteno manufacturados o comerciales (FHC), ambos con impedancia entre 0.5-2 Mohms a 1 kHz, insertados en la corteza a través de un tubo guía transdural. La señal de los microelectrodos fue amplificada y los potenciales de acción (PA) fueron aislados utilizando un discriminador de ventana tiempo-amplitud (Bak Electronics). El momento de ocurrencia de los PA fue señalado con un pulso TTL a la máquina de registro con una resolución temporal de 1 msec para su almacenamiento en el disco y posterior análisis. La actividad unitaria fue monitoreada en línea a través de un osciloscopio, un amplificador de audio y mediante la graficación de histogramas peri-estímulo (HTPE). Cada vez que el mono rompía la fijación durante la presentación de los estímulos, el ensayo fue interrumpido y descartado, así mismo fueron descartados los ensayos donde los monos cometían errores en la discriminación.

A medida que el electrodo era descendido regiones de actividad neuronal y de silencio se correlacionaron con la secuencia de tejido cortical y surcos visibles en un atlas de *Macaco rhesus* (cortesía de WT Newsome, Stanford University). Esto nos permitió determinar la posición del electrodo y su entrada en el banco posterior del surco temporal superior (STS), donde se encuentra MT.

Análisis de los datos: Para cada neurona se calculó el índice de direccionalidad basado en la siguiente fórmula:

$$ID = 1 - aP/P,$$

donde aP y P son las respuestas medias de la célula a la dirección anti-preferida y preferida respectivamente.

Valores del índice cercanos a cero indican una pobre selectividad para la dirección, mientras que valores cercanos a la unidad indican una fuerte selectividad.

La cuantificación del efecto atencional se realizó comparando las respuestas de las neuronas cuando la dirección preferida era o no atendida. La respuesta neuronal fue medida como el número de PA que la célula disparaba durante el tiempo de duración de la traslación. Se utilizó como índice atencional la siguiente fórmula:

$$IA = (AP - AaP)/(AP + AaP),$$

donde AP y AaP son las respuestas medias de la célula cuando la dirección preferida o la anti-preferida, respectivamente, era atendida. El IA toma valores entre -1 y 1, un valor cercano a cero indica que la respuesta de la célula no es modulada por la atención a objetos. La significación estadística del efecto atencional fue testada con una t-test de dos colas. Sólo los ensayos en los cuales el mono respondió correctamente fueron utilizados en el análisis.

RESULTADOS

De un total de 49 neuronas registradas sensibles al movimiento, 29 fueron identificadas, según los criterios establecidos (ver métodos), como pertenecientes al área MT/MST. De ellas 20 células tuvieron un índice de direccionalidad (ID) significativamente distinto de 0 (t-test de dos colas, $p < 0.05$) y fueron incluidas en los análisis subsiguientes. El rendimiento del animal en los ensayos incluidos en el análisis se mantuvo entre 70 y 100% de aciertos.

La Fig. 2 muestra el histograma peri-estímulo (HTPE) de una de las células donde el efecto atencional fue mayor. Como puede observarse, la respuesta de la célula fue de menor intensidad cuando el movimiento preferido era presentado en la superficie no atendida.

Con el propósito de cuantificar la magnitud de la modulación atencional en cada célula, calculamos su índice atencional (IA, ver métodos). La Fig 3 muestra la distribución de los índices atencionales obtenidos durante la traslación de los puntos. Los IA significativos son mostrados en negro (t-test de 2 colas sobre la distribución de los índices). Obsérvese que la distribución de los IA está corrida hacia la derecha, lo cual indica que como promedio las neuronas respondieron con menor intensidad cuando la dirección de traslación preferida de la célula era presentada en la superficie no atendida. La magnitud de este efecto es modesto pero significativo (t-test de dos colas, $p < 0.02$). El IA promedio fue 0.06, lo que se corresponde con un 10% de incremento en la frecuencia de disparo de las neuronas cuando el animal atendía la traslación preferida. El IA promedio fue significativamente distinto de 0 (t-test de dos colas, $p < 0.00001$).

Cuando se compararon las condiciones donde el animal atendía activamente una de las dos superficies, con la condición neutra donde ambas superficies eran ignoradas y sólo se atendía el PF, se observó que las neuronas incrementaron su respuesta en un 10% durante la traslación en las condiciones de atención comparada con la condición neutra.

DISCUSIÓN

Los resultados demuestran el efecto de la atención orientada a objetos en el procesamiento de la información de movimiento visual. Cuando se atendía el movimiento para discriminar la dirección, la respuesta de la neurona dependió de la dirección de movimiento de los puntos en la superficie atendida. En otras palabras, la respuesta de la neurona a su dirección preferida fue más intensa cuando era presentada en la superficie atendida en comparación a cuando era presentada en la no atendida. Este resultado extiende descripciones previas⁹ utilizando el paradigma de las superficies transparentes desarrollado por el grupo de trabajo de Valdés-Sosa^{9,13,15}, quienes han reportado una modulación atencional basada en objeto del componente N200 de los potenciales relacionados con el inicio del movimiento (PR-IM). Pero más importante es que este hallazgo es muy similar al referido en estudios anteriores con registro intracerebral, lo cuales habían descrito efectos atencionales tempranos en las áreas extraestriadas de la vía dorsal (MT/MST)¹⁴ en una tarea de atención al espacio.

Sin embargo, la modulación atencional encontrada en el presente trabajo, (10% más intensa si la dirección preferida era atendida) aunque significativa, es mucho menor que la reportada por Treue y Maunsell¹⁴ utilizando una tarea de atención espacial. En dicho trabajo, la detección de un cambio de velocidad de un cuadrado atendido en movimiento produjo una modulación de la descarga neuronal que fue un 86% mayor cuando el cuadrado se movía en la dirección preferida comparado con el movimiento en la dirección no preferida. Diferencias en el grado de modulación lograda entre ambos estudios pudieran deberse a razones metodológicas. En la tarea empleada por Treue y Maunsell, la atención al cuadrado atendido pudo haber estado beneficiada por la combinación del espacio ocupado por el mismo más su dirección no ambigua de movimiento. Es conocido que el movimiento relevante juega un rol importante en la ubicación de los recursos atencionales^{1,5,17}. Un filtraje atencional efectivo pudo haber sido alcanzado en este estudio dada la clara definición del cuadrado lograda por la combinación de espacio y movimiento.

Sin embargo, en la tarea empleada por nosotros, la superposición espacial pudo hacer difícil el filtraje efectivo de la superficie no atendida, a pesar del largo entrenamiento a que fue sometido el animal. De haber ocurrido una interferencia entre la superficie atendida y la no atendida, esta no afectó dramáticamente la respuesta conductual del animal, el cual tuvo como promedio un 80% de aciertos. Por otra parte, en nuestro experimento la incertidumbre existente en cada ensayo acerca de la dirección de movimiento de la superficie atendida (los puntos podían trasladarse en cualquiera de las ocho direcciones en cada ensayo), en combinación con el uso de un porcentaje de coherencia para el movimiento de los puntos (60-70% de coherencia), podrían haber incidido en que el número posible de poblaciones neuronales activas en MT/MST para responder a las señales de movimiento generadas en las superficies fueran relativamente altas.

Bajo una situación semejante, la dirección preferida no se procesaría con ventajas respecto al resto de las direcciones, determinando una tasa de modulación discreta. Seideman y cols¹² en un estudio de atención espacial durante la discriminación de la dirección de superficies no superpuestas, obtuvieron un porcentaje de modulación similar al encontrado por nosotros. Estos autores analizan problemas similares a los referidos anteriormente.

En los estudios de PR-IM que han utilizado un paradigma similar al empleado en este estudio^{9,15}, se ha observado que la modulación del componente N200 es proporcional a la carga perceptual a que son sometidos los sujetos durante la ejecución de la tarea y a la constancia de la configuración atencional. La diferencia obtenida entre la amplitud de la N200 asociada a la condición atendida y no atendida con superficies transparentes, fue mayor en el experimento de atención sostenida a misma superficie¹⁵ -experimento con carga perceptual alta- en comparación con experimentos donde la superficie atendida variaba de ensayo a ensayo⁹. Es probable que la atención mantenida a la misma superficie, o lo que es lo mismo, la constancia de la configuración de la atención, haya permitido una supresión más eficiente de la superficie no atendida que cuando de ensayo a ensayo los recursos atencionales deben reposicionarse en una nueva superficie. Si así fuera, esta pudiera ser una de las causas de la pobre modulación observada en nuestro estudio.

A diferencia de los estudios anteriores, la superposición espacial de las superficies utilizadas en este estudio impidió el uso de una estrategia basada en el espacio para realizar la tarea de discriminación de la dirección. La modulación atencional de la descarga neuronal encontrada en nuestro estudio, apoya la existencia de un mecanismo temprano basado en la representación de los objetos. Este hallazgo

concuera con estudios de imágenes por resonancia magnética funcional en los que se han descrito modulación del área de movimiento homóloga en el hombre a MT, en tareas de atención selectiva a objetos⁸.

Por otra parte, el hecho de que la respuesta de las neuronas de MT/MST fuera menor cuando la condición neutra era presentada al animal, condición en la que el estímulo es irrelevante para el animal al no ser necesario prestar atención al movimiento, comparado a las condiciones de atención, aparentemente contradice los hallazgos referidos por otros autores^{7,10,12}. Según estos trabajos la respuesta a la condición neutra es intermedia entre la respuesta máxima que se obtiene a la presentación del estímulo preferido y la supresión de la descarga ante el estímulo no preferido. Como mencionamos antes, es posible que en nuestra tarea el animal no lograra una completa supresión de la superficie no atendida, y que la presentación de la dirección preferida en la misma influyera de cierta manera la tasa de respuesta de la célula. Las condiciones de atención difieren esencialmente de la neutra en que, en esta última, el estímulo puede ser ignorado completamente por no ser necesaria la evaluación del mismo, repercutiendo probablemente en una respuesta sensorial baja. No obstante, registros de un mayor número de neuronas son necesarios antes de arribar a conclusiones definitivas.

Resumiendo, podemos concluir que la atención basada en objetos, modula el procesamiento de movimiento en la vía dorsal de forma tan temprana como había sido referido para la atención basada en el espacio. Esta modulación es lograda modificando la frecuencia de disparo de las neuronas que representan el estímulo atendido. Estos resultados constituyen la primera evidencia electrofisiológica no ambigua de atención basada en objetos en primates no humanos.

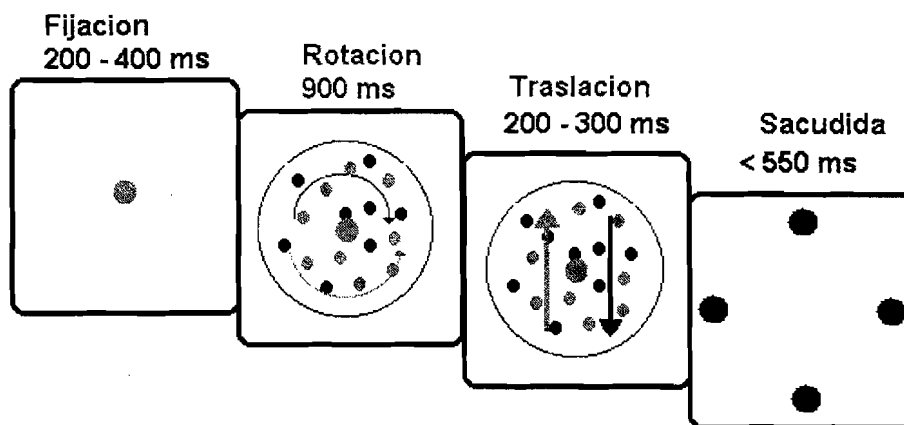


Fig. 1 Esquema de la configuración del estímulo y secuencia temporal. Luego de 200-400 ms de fijación, las dos superficies eran presentadas rotando durante 900 ms en oposición de fase. Terminada la rotación ambas superficies eran trasladadas durante 200-300 ms en una de las 8 direcciones posibles de movimiento. Cuando el estímulo desaparecía el animal debía realizar una sacada al círculo cuya posición coincidía con la trayectoria de la traslación atendida.

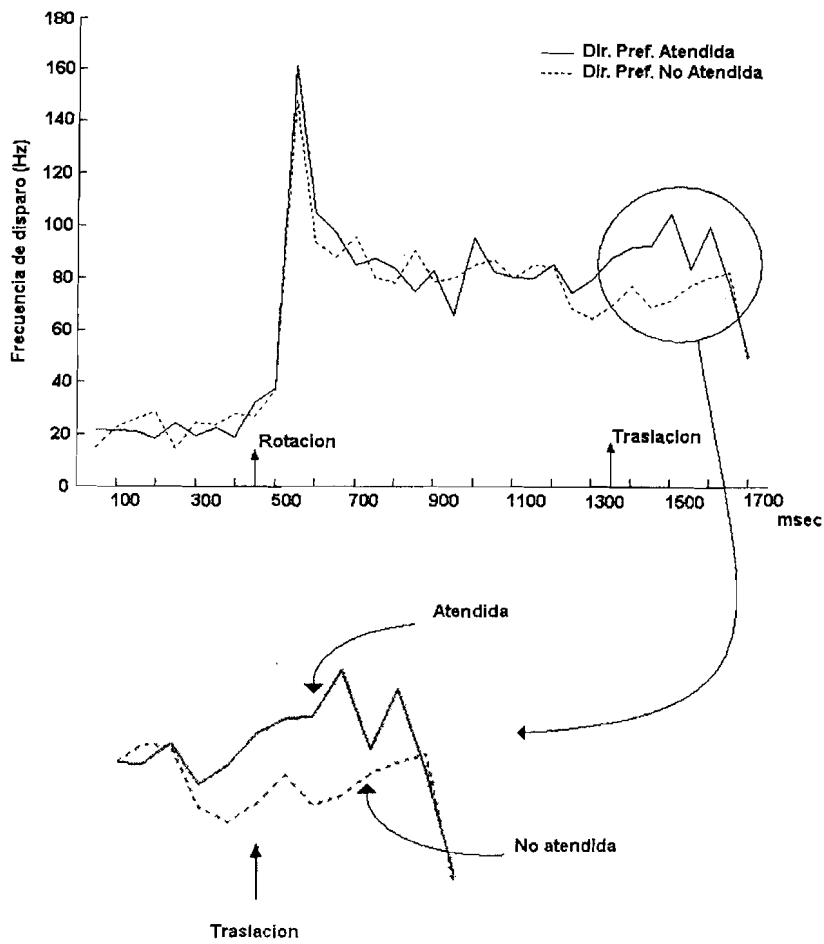


Fig. 2. Respuesta promedio de las neuronas del área MT cuya respuesta fue modulada por la atención selectiva a una superficie. Los histogramas que se muestran fueron contruidos a partir de la detección de la ocurrencia de los PA provocados por la presentación del estímulo. Obsérvese como la respuesta a la dirección preferida es mayor cuando es atendida por el animal en comparación a cuando se presenta en la superficie no atendida.

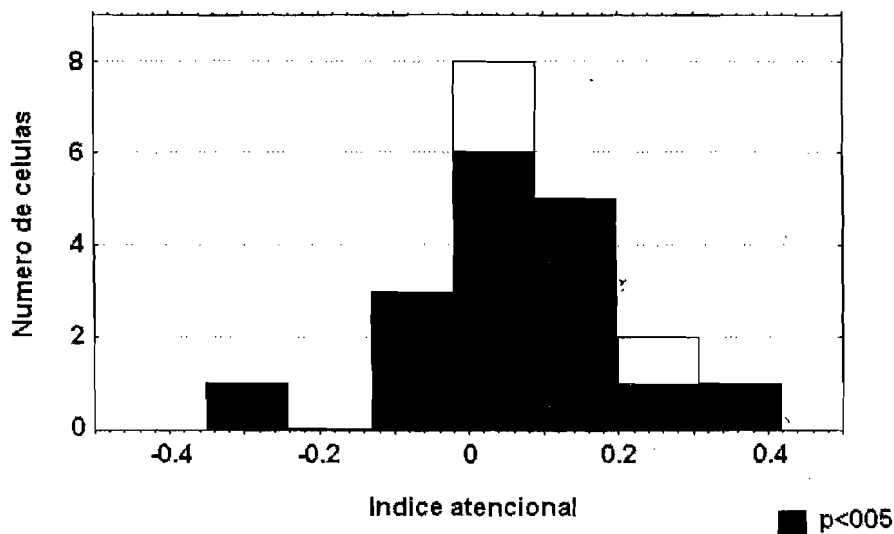


Fig. 3. Distribución de los índices atencionales. Los índices estadísticamente significativos son mostrados en negro. Como puede apreciarse la distribución está corrida hacia la derecha, lo cual indica que como promedio las neuronas respondieron con menor intensidad cuando la dirección de traslación preferida de la célula era presentada en la superficie no atendida.

BIBLIOGRAFIA

1. Abrams RA and Christ SE (2003) Motion onset captures attention. *Psychological Science*.
2. Chelazzi L (1995) Neural mechanisms for stimulus selection in cortical areas of the macaque subserving object vision. *Behavioural Brain Research* 71, 125-134.
3. Desimone R and Moran J (1985) Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science* 229, 783-785.
4. Duncan J. (1984) Selective attention and the organization of visual information. *J Exp Psychol Gen* 113, 501-517.
5. Hillstrom AP and Yantis S (1994) Visual motion and attentional capture. *Percept Psychophys* 55, 399-411.
6. Kramer A.F., Weber T.A., and Watson S.E. (1997) Object-based attentional selection--grouped arrays or spatially invariant representations?: comment on Vecera and Farah (1994). *J Exp Psychol Gen* 126, 3-13.
7. Luck SJ, Chelazzi L, Hillyard SA, and Desimone R (1997) Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2 and V4 of macaque visual cortex. *J Neurophysiol* 77, 24-42.
8. O'Craven K, Downing PE, and Kanwisher NG (1999) fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature* 401, 584-587.
9. Pinilla T, Cobo A, Torres K, and Valdes-Sosa M (2001) Attentional shifts between surfaces: effects on detection and early brain potentials. *Vision Research* 41, 1619-1630.
10. Reynolds JH, Chelazzi L, and Desimone R (1999) Competitive mechanism subserves attention in macaque areas V2 and V4. *J Neuroscience* 19, 1736-1753.
10. Roelfsema PR, Lamme V, and Spekreijse H (1998) Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature* 395, 376-381.
11. Seidemann E and Newsome WT (1999) Effect of spatial attention on the responses of area MT neurons. *J Neurophysiol* 81, 1783-1794.
12. Torriente I., Valdes-Sosa M, Ramirez D., and Bobes MA (1999) Visual evoked potentials related to motion-onset are modulated by attention. *Vision Res* 39, 4122-4139.
13. Treue S and Maunsell J (2001) Effect of attention on the processing of motion in macaque visual cortical areas MT and MST. *J Neuroscience* 1-28.
14. Valdes-Sosa M, Bobes MA, Rodriguez V, and Pinilla T (1998) Switching attention without shifting the spotlight: object-based attentional modulation of brain potentials. *Journal of Cognitive Neuroscience* 10, 137-151.
15. Vecera S.P. and Farah M.J. (1994) Does visual attention select objects or locations? *J Exp Psychol Gen* 123, 146-160.
16. Yantis S and Egeth HE (1999) On the distinction between visual salience and stimulus-driven attentional capture. *Journal of Experimental Psychology* 25, 661-676.