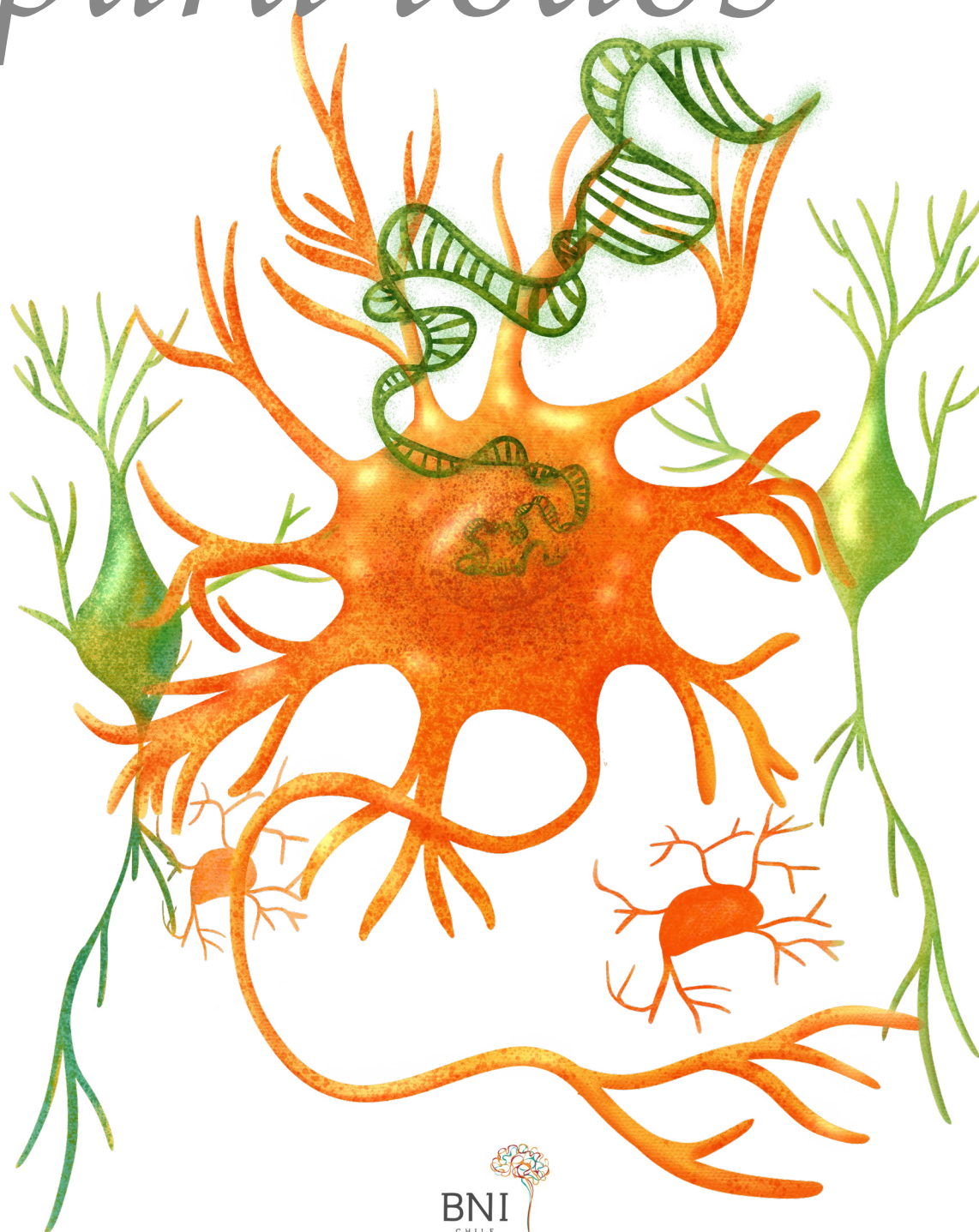




pappers

para todos



Papers para todos

Primera edición, Noviembre, 2021

Instituto de Neurociencia Biomédica (BNI), Facultad de Medicina, Universidad de Chile
Independencia 1027, Santiago, Chile

Dirección editorial y corrección de textos: Felipe G. Serrano
Diagramación, ilustraciones y diseño de portada: Felipe G. Serrano

Agradecimientos

Esta revista fue financiada por la Iniciativa Científica Milenio a través de su concurso Proyección al Medio Externo 2020, adjudicado al Instituto de Neurociencia Biomédica (ICN09_015).

Impresión: Emotions SpA



Este material puede ser distribuido, copiado y exhibido por terceros si se muestra en los créditos y solo para fines educativos y de divulgación científica. No se puede obtener ningún beneficio comercial y las obras derivadas tienen que estar bajo los mismos términos de licencia que el trabajo original.



papers *para todos*



Créditos

• Directora del proyecto

Gabriela Martínez Bravo

• Directora de contenidos

Gabriela Martínez Bravo

• Diagramación y Diseño de portada

Felipe Serrano

• Ilustración e Infografías

Felipe Serrano

Equipo del proyecto

• Directora

Gabriela Martínez Bravo

• Edición

María Fernanda Álvarez

Gabriela Martínez Bravo

Yildy Utreras Mendoza

• Revisión de Contenido

Jimena Sierralta

Carolina Cubillos

• Asesoras Pedagógicas

María Fernanda Álvarez

Kimberling Correa

Roxana Nahuelcura

Eliana Pino

Constanza Villavicencio

Claudia Salazar.

• Investigadores

Carlos Dankert

Christ Devia

Cristopher Farías

Silvia Gleitze

Hazel Lira

Pedro Lobos

Enrique Lorca

Pedro Maldonado

Gabriela Martínez Bravo

Ignacio Muñoz

Karla Padilla

Andrea Paula-lima

Iván Plaza

Joaquín Reyes

Katherine Sagredo

Ignacio Vega

• Producción y Gestión

Carolina Cubillos

• Audiolibro

Elizabeth Caballería

Manuel Ortíz

Natalia Saez

• Sonidista y músico

Manuel Rivadeneira

• Agradecimientos

Claudio Hetz

Roque Lillo

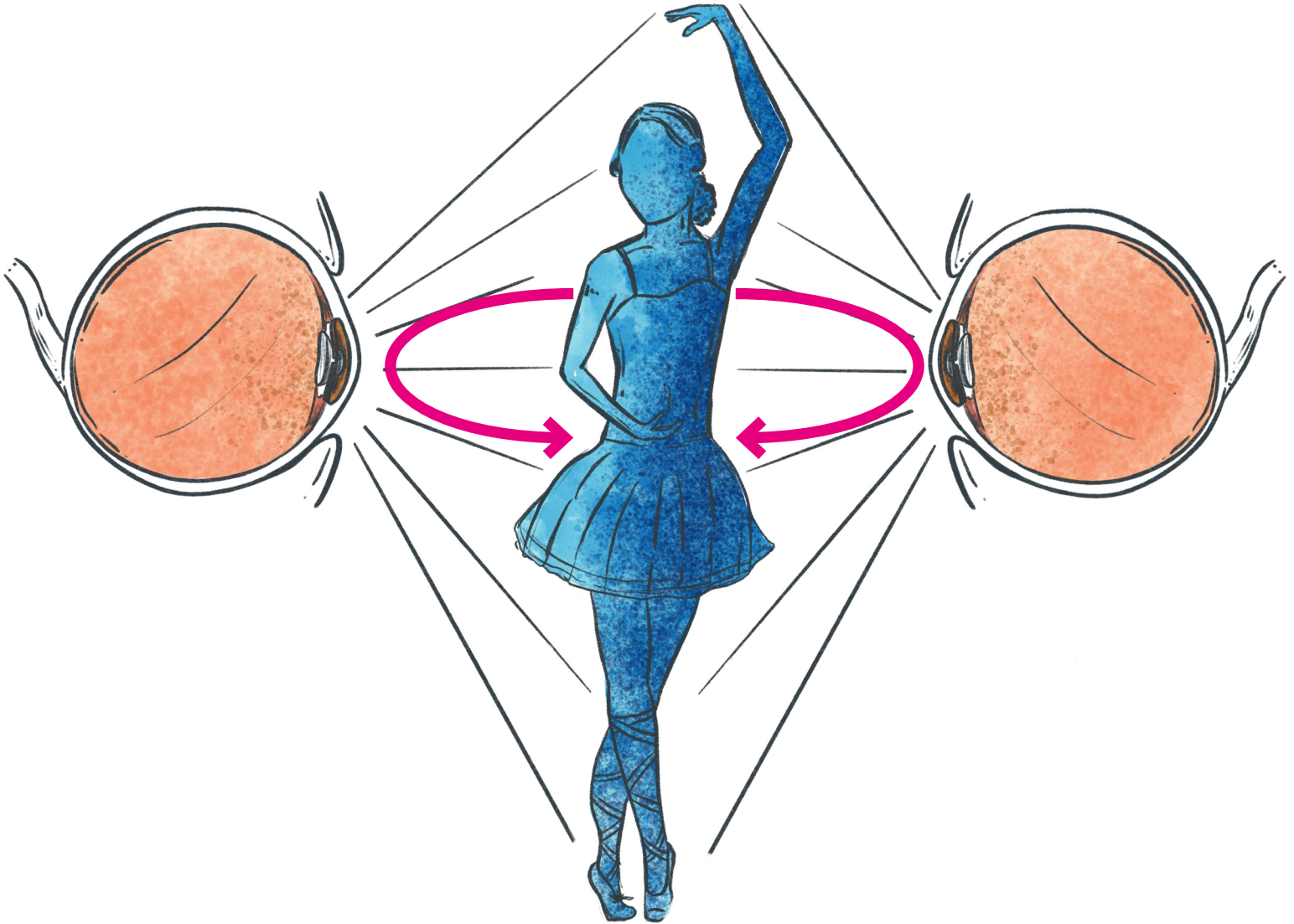
Evelyn Millar

Milangela Mogollón

Rodrigo Tapia Seaman

Ana Timmerman







¿ES REAL NUESTRA REALIDAD?: CUANDO EL CEREBRO MIRA ANTES QUE LOS OJOS

Autores

*Enrique Lorca-Ponce^{a,b}, Samuel Madariaga^{a,b}, Daniel Zenteno^{a,b}, Christ Devia^{a,b},
Pedro Maldonado^{a,b}*

Afiliación

^aFacultad de Medicina, Instituto de Neurociencia Biomédica, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

^bLaboratorio de Neurosistemas, Departamento de Neurociencia, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

1. Introducción

Imagínate que estás esperando a que empiece un espectáculo de danza. Llevas meses aguardando por este momento. Una luz ilumina el fondo del escenario y se aprecia la sombra de una bailarina. Acto seguido, la bailarina comienza a dar giros. Te percatas que está girando hacia la derecha. Ella no se detiene. Ahora, de la nada, la bailarina está girando hacia la izquierda. Esperas un segundo... No sabes lo que acabas de ver. ¿Es real lo que pasó? La bailarina sigue dando vueltas y nuevamente cambia el giro, sin detenerse. ¿Brujería? ¿Magia? ¿Estaré demente? Nada de eso. Es solo un cambio de percepción o ¿es el cerebro que me está jugando una mala pasada?

Quien haya dicho muchas veces en voz alta la palabra ‘jamón’ sabe que después de repetirlas varias veces uno deja de escuchar ‘jamón’ y comienza a escuchar ‘monja’ (jamón jamón jamón jamonjamonjamonja monja). Es decir, dependiendo de cómo nuestro cerebro une las sílabas ‘ja’ y ‘mon’ nosotros diremos que escuchamos una u otra palabra. Podremos partir con la percepción de ‘jamón’ luego escuchar ‘monja’, para luego volver a percibir ‘jamón’. Y mientras sigamos escuchando las mismas sílabas repetidas, nuestra percepción podrá transitar muchas veces entre una percepción (‘jamón’) y la otra (‘monja’), e ir de ida y vuelta varias veces.

A los fenómenos anteriores se les llama percepción biestable, “bi” porque transita entre dos percepciones que por sí solas son estables. Existen muchos ejemplos de *percepción biestable*, en especial en *estímulos visuales*. Seguro has visto una imagen donde miras algo que parece una cosa y luego cambia a otra: ¿El vestido es azul con negro o blanco con dorado? ¿Veo una joven o una anciana? ¿La bailarina gira a la derecha o a la izquierda? La pregunta que nos hacemos las neurocientíficas y los neurocientíficos es: ¿Cómo es posible que percibamos dos cosas distintas si el estímulo físico (la imagen o sonido) es siempre el mismo?

Lo que sabemos hasta ahora es que el cerebro es una compleja red de células, llamadas neuronas, que integran la información del entorno y hacen que esta información sea coherente con nuestra historia de percepciones previas. Así, las redes neuronales reciben lo observado por los ojos y usualmente esta red compleja genera una interpretación para eso que observamos. Las investigaciones indican que este proceso ocurre mediante un método de “el ganador se lleva todo”. Es decir, una vez que se establece en nuestro cerebro una percepción para lo que estamos viendo, todas las otras posibles interpretaciones desaparecen. El estado que gana es el que percibiremos. Sin embargo, ciertos estímulos llevan la red a un límite, y el cerebro logra hacer una

Glosario

Percepción:
mecanismo que realizan los organismos que consiste en recibir, interpretar y comprender los estímulos que provienen desde el exterior, codificándolas a partir de los sentidos.



única interpretación, pero no logra mantenerla por mucho tiempo. Las otras interpretaciones no desaparecen del todo y comienzan a competir por establecerse. Cuando se establece una de ellas nosotros experimentamos un cambio en nuestra percepción, así es como pasamos de escuchar 'jamón' a escuchar 'monja' aunque las sílabas que se repiten son las mismas. En particular, para los estímulos visuales, se ha propuesto que el incesante movimiento de nuestros ojos sobre la imagen podría propiciar que ocurran estos cambios de una percepción a otra.

La percepción visual es un proceso dinámico, que depende de la configuración de nuestras redes neuronales y del órgano sensorial, en este caso los ojos. Al explorar el mundo, nuestros ojos siempre están moviéndose de un lugar a otro. Aún cuando tengamos nuestra mirada fija nuestros ojos realizarán pequeños movimientos que en un laboratorio podemos medir. Los movimientos oculares son necesarios para extraer características de nuestro alrededor y para evitar que los receptores dentro del ojo se agoten de tanto ver la misma cosa. Entonces, ¿puedo transitar entre distintas percepciones sólo con mover los ojos? Algunos estudios indican que mover los ojos juega un rol en el cambio perceptual (1-3). Además, se ha demostrado que al desplazar la mirada desde un punto a otro, se puede regular la percepción visual volviéndola más precisa y efectiva en la discriminación de imágenes (4).

Con todo esto en mente, si queremos estudiar cómo ocurre la percepción visual, parece necesario considerar a los movimientos oculares. En especial, la percepción biestable, donde el movimiento de nuestros ojos podría ayudar a que se produzca el cambio desde una percepción a otra. De esta manera, el movimiento de nuestros ojos sobre la imagen sería fundamental para la modulación del proceso cognitivo de percepción, permitiendo la discriminación de estímulos.

Actualmente, se conoce una pequeña parte de los mecanismos neuronales que sustentan las transiciones perceptuales. Sin embargo, se han descrito algunas señales características que se pueden medir con la electroencefalografía (EEG). Estas señales eléctricas se generan en el cerebro, específicamente en las neuronas y se puede medir con el EEG, permitiendo asociar la actividad neuronal con los cambios en la percepción cuando se observan figuras biestables (5). Al revisar las señales emitidas por el EEG podemos observar ondas eléctricas que tienen ritmos o frecuencias de la actividad neuronal y que estudiamos para poder asociarlos al cambio en la percepción. Se ha determinado que el cambio perceptual se asocia al ritmo alfa (α), que tiene una frecuencia eléctrica que va entre los 8 a 16 Hz (es decir, la señal eléctrica oscila entre 8 y 16 veces por segundo). Además, se ha observado que el ritmo α disminuye su intensidad (am-

Glosario

Estímulo: se define como una señal interna o externa que puede desencadenar reacción en una célula o un organismo.

Glosario

Reversión: corresponde a regresar una cosa al estado que tenía previamente o dejar sin efecto un cambio específico.

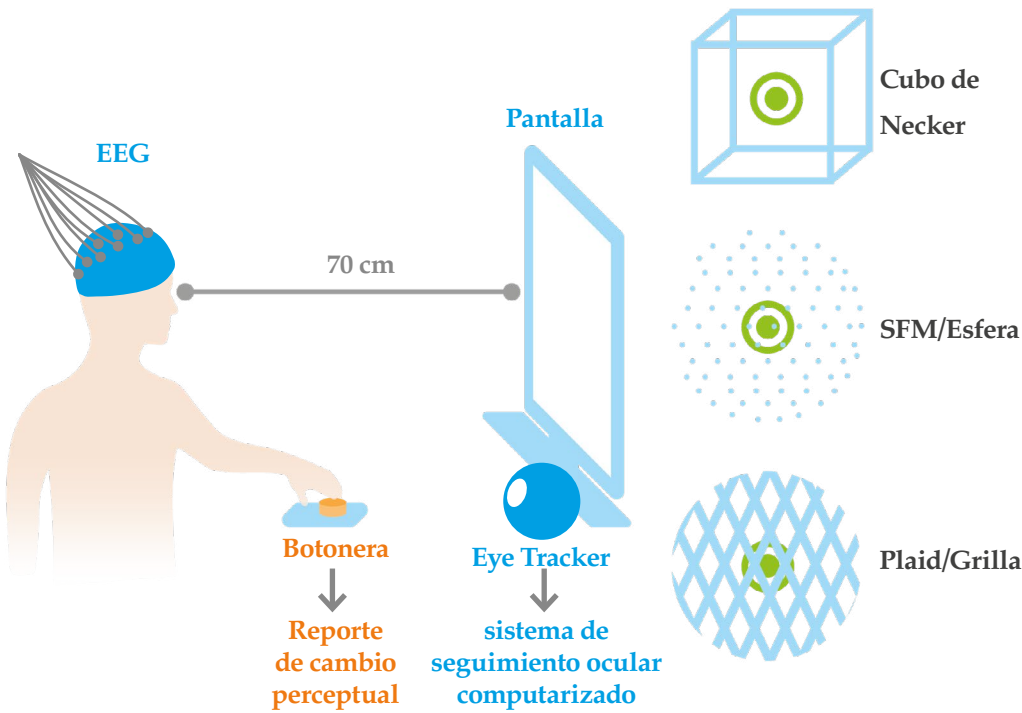
plitud de la onda eléctrica o caída de poder) cuando ocurre una *reversión* de la percepción en un estímulo biestable (6), es decir cuando pasamos de escuchar ‘jamón’ a escuchar ‘monja’. En un estudio con personas voluntarias sanas, se les pidió que avisaran cuando experimentaban un cambio de percepción mientras miraban un estímulo biestable. Simultáneamente, se les registraba las señales eléctricas cerebrales (EEG). Para avisar que habían experimentado un cambio las personas debían apretar rápidamente un botón. En este experimento se pudo observar que la disminución en la amplitud del ritmo α ocurría antes que los sujetos apretaran el botón. Específicamente entre 1 a 0,2 segundos antes de que los voluntarios avisen que cambió su percepción. Estos resultados muestran que existe una caída de intensidad del ritmo α previo al momento en que reportamos que ocurrió la reversión o cambio perceptual (7).

Debemos considerar que las mediciones en el que ocurre un momento del cambio perceptual no son muy precisas, ya que las personas deben apretar un botón para indicar cuando experimentaron un cambio en su percepción. El tiempo que tarda una persona en darse cuenta del cambio y apretar el botón es muy variable. Por eso se vuelve necesario identificar qué evento podría anteceder, o incluso iniciar, el cambio perceptual. Un candidato son los movimientos

oculares, porque podrían ocurrir antes del reporte manual que hacen las personas al apretar el botón, además podrían alinearse de forma temporalmente cercana a los marcadores del EEG o incluso formar parte de los mecanismos cerebrales de reversión de la percepción.

Los movimientos oculares se clasifican principalmente en sacadas y fijaciones. Las sacadas son movimientos rápidos que van desde un lugar particular del espacio hasta un segundo lugar donde se detiene la mirada (8). Las fijaciones, son periodos de tiempo en donde los movimientos oculares se detienen en un lugar determinado (9, 10). Con estos movimientos, nuestros ojos generan estados sensoriales que ayudan en la selección de una percepción (11).

A partir de otros estudios, sabemos que después de que ocurre un cambio en nuestra percepción en estímulos biestables, movemos nuestra mirada a puntos específicos de las imágenes. Aparentemente este movimiento de los ojos permite estabilizar el nuevo estado perceptual (3). Más aún, se ha mostrado que existe una correlación entre el lugar que miras y la reversión perceptual. Sugiriendo que aumenta la probabilidad de que ocurra un cambio perceptual cuando los ojos se posicionan en regiones específicas de los estímulos (12). Esto evidencia la importancia de los movimientos oculares en la percepción, en particular, en estímulos biestables.



Diseño experimental

Se grabó el movimiento de los ojos con una cámara de video infrarroja y un sistema de seguimiento ocular que detecta automáticamente los eventos como las sacadas, fijaciones y parpadeos, a 27 voluntarios entre 18 – 60 años. Simultáneamente, se registró su actividad neuronal con el EEG y se les solicitó a las personas que presionaran un botón al momento en que notaban el cambio de la percepción. Las personas fueron ubicadas en una silla mirando de frente a una pantalla, donde se presentaron 3 figuras bistables distintas: Cubo de Necker (NK), Structure from Motion (SFM)/Esfera y Plaid/Grilla

Considerando la evidencia antes expuesta, y con el fin de determinar qué eventos ocurren a nivel cerebral y ocular en estímulos bistables, es que este estudio tiene como objetivo determinar cómo estarían involucrados los movimientos oculares en los mecanismos de reversión de estímulos bistables.

2. Metodos

Sujetos y tarea experimental

En el mundo de las neurociencias cognitivas es fundamental trabajar con personas para conocer los misterios del cerebro. Adicionalmente, se deben seguir rigurosos protocolos éticos aprobados por el Comité de ética de la Facultad de Medicina - Universidad de Chile. En este experimento participaron 27 voluntarios entre 18 – 60 años, a los cuales se les

grabó el movimiento de sus ojos con una cámara de video infrarroja y un software de seguimiento ocular que detecta automáticamente eventos como las sacadas, fijaciones y parpadeos. Simultáneamente, se registró su actividad cerebral mediante un EEG. Para ello se les pone a las personas un gorro de goma que contiene pequeños electrodos (similares a los audífonos) que registran la actividad eléctrica del cerebro, y se les solicitó a las personas que presionaran un botón cuando ocurriera un cambio en su percepción. Las personas estaban sentadas en una silla mirando de frente una pantalla, en ella se presentaron 3 figuras bistables distintas: Cubo de Necker (NK), Structure from Motion (SFM), que corresponde a una esfera y Plaid, que corresponde a una grilla.

La tarea consiste en visualizar las figuras NK, SFM y Plaid en distintas condiciones:

- i) Exploración libre (EL): se le indica al sujeto que explore la imagen libremente, y cuando note un cambio en su percepción o reversión presione la botonera.
- ii) Punto de fijación (PF): el sujeto debe mantener la vista en un punto al centro de la imagen, y avisar cuando cambie la percepción presionando la botonera.
- iii) Revertir rápidamente (RR): el sujeto debe voluntariamente cambiar la percepción visual, y reportarlo cuando lo logre presionando la botonera.
- iv) Mantención del Percepto (MP): el sujeto debe mantener la percepción estable el mayor tiempo posible (percepto), y reportar las veces que se modifica presionando la botonera.

Procesamiento de Datos

Gracias al avance de la tecnología, es posible registrar los cambios de manera automática, tal como lo hace tu teléfono para detectar tu rostro mientras saca una foto. A través de programas computacionales se relacionaron los datos provenientes del equipo de seguimiento ocular, la botonera y la actividad neuronal obtenidos con el EEG, específicamente la intensidad del ritmo α , para poder comparar temporalmente los distintos fenómenos registrados por cada equipo.

Análisis estadístico

Para validar y entregar confiabilidad al estudio se aplican procedimientos matemáticos para determinar si algo sucede por eventos específicos y no por el azar. Estos procesos cuando son matemáticamente distintos los podrás ver con un asterisco en las figuras, lo que indica que este es un evento y significativo relevante.

3. Resultados

a) La libertad del movimiento de los ojos no influye en el cambio perceptual

El estudio del cerebro se encuentra lleno de misterios que aún no se pueden resolver. Sin embargo, al igual que en un caso policial, existen pistas que nos permiten seguir cursos de investigación para llegar a alguna respuesta. De esta forma, Einhäuser en el 2004, demuestra que hay regiones en las figuras biestables que son visitadas con mayor frecuencia, y cuando la mirada se fija sobre alguna de estas áreas aumenta la posibilidad de que se gatille una reversión (12). Bajo esta premisa, determinamos las regiones con mayor frecuencia de visitas (tasa de fijaciones) en nuestras figuras biestables (**Figura 1A**).

Como se observa en la **Figura 1A**, se observa un mapa de calor, es decir se ha coloreado en rojo las regiones de la imagen en donde las personas fijan más la mirada y en color azul las zonas menos visitadas. Los resultados

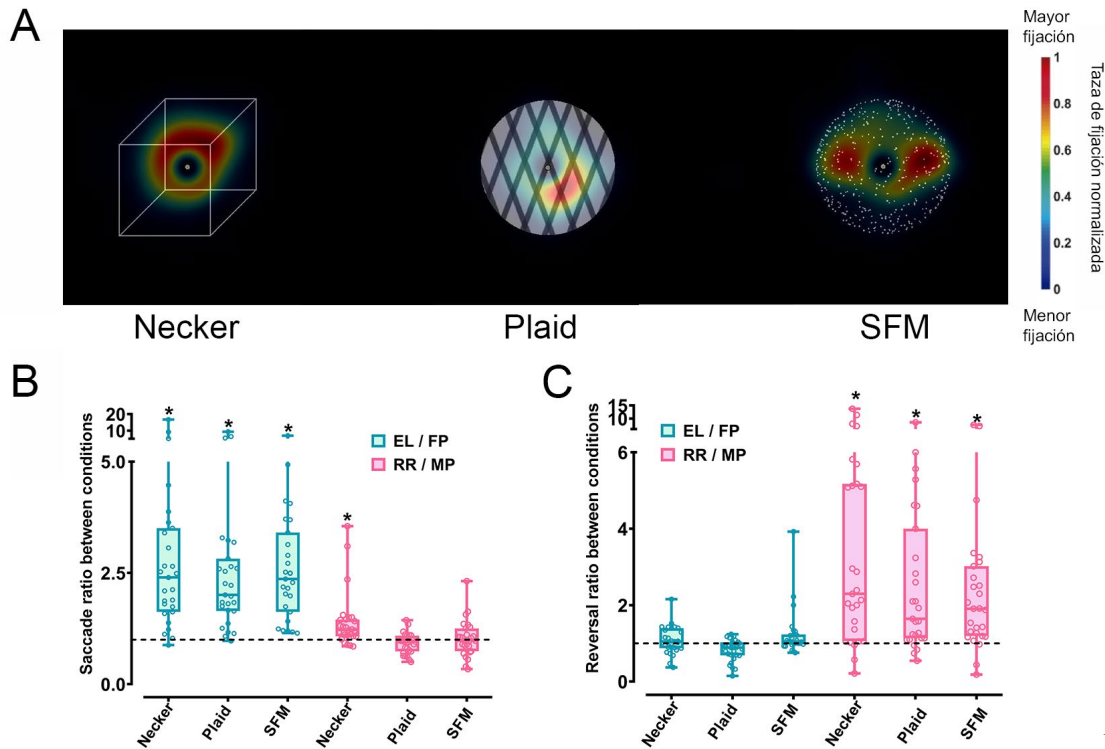


Figura 1.

Actividad ocular y conductual. (A) Se contó el número de fijaciones que realizaban los sujetos en 3 figuras biestables distintas: Cubo de Necker (NK), Structure from Motion/Esfera (SFM) y Plaid/Grilla. En cada estímulo es posible observar lugares donde se agrupan un mayor número de fijaciones siendo en rojo las áreas donde se mira más y en azul donde se mira menos. (B) Se cuantificó la tasa reversiones realizadas dividiendo EL/FP y RR/MP. El número de reversiones es similar, independiente la de la libertad de movimiento ocular (azul), sin embargo, estas reversiones pueden ser controladas según la instrucción (rosa). (C) Se cuantificó la tasa de sacadas según las razones EL/FP y RR/MP. Los sujetos realizan más movimientos oculares durante la exploración libre en comparación a la restricción de movimientos (azul), sin embargo, la cantidad de movimientos oculares es similar entre las condiciones de RR y MP, indicando que el número de sacadas parece ser irrelevante para lograr el cambio perceptual (rosa).

nos muestran que en las tres imágenes (NK/Cubo, SFM/Esfera y Plaid/Grilla), las personas exploran ciertas regiones mucho más que otras, existiendo al menos una región de alto interés. Estos resultados sugieren que las personas elaboran estrategias de exploración que podrían estar contribuyendo al cambio perceptual. Sin embargo, mirar estas regiones no garantiza que haya cambiado la percepción.

¿Cómo podemos determinar si el cambio de percepción es mayor o

menor en la exploración libre en comparación a la fijación en un punto?

Siguiendo estas pistas, contamos el número de veces en que las personas presionaban la botonera. Este valor se determinó para las condiciones de exploración libre (EL), fijación en un punto (FP), reversión rápida (RR) y mantención del percepto (MP). Para determinar cuántas veces es mayor o menor la cantidad de cambios perceptuales reportados se obtuvo la ra-

zón entre la condición EL con FP y el mismo procedimiento se realizó con RR con MP. Si el resultado de las razones es igual a 1 indica que las condiciones no afectan en la reversión. En cambio, si el resultado es distinto a 1, significa que hay diferencias entre las condiciones comparadas.

Como observamos en la **Figura 1B**, al comparar el número de reversiones reportadas por los participantes a través de la botonera, encontramos que no hay diferencias significativas entre las condiciones EL y FP (valores cercanos a 1). Mientras que al evaluar las condiciones de RR y MP, observamos que las reversiones son distintas a 1 en la condición RR por sobre la MP. Este resultado sugiere que somos capaces de manejar de manera voluntaria la reversión. No obstante, aún no hemos respondido si el movimiento de los ojos provoca un cambio perceptual.

¿El movimiento ocular influye en el cambio de percepción en estímulos biestables?

En la **Figura 1C** se determinó la razón entre el número de sacadas entre EL/FP (azul) y entre RR/MP (rosa). Los datos obtenidos indican que los sujetos movieron más sus ojos en la condición EL en comparación con FP. En cambio, cuando analizamos las condiciones RR/MP, descubrimos que sólo se observan diferencias en el cubo de Necker (valor distinto a 1). Debido a que los

resultados obtenidos en las imágenes de Plaid y SFM son cercanos a 1, podemos sugerir que la cantidad de sacadas no influiría directamente en el proceso de reversión. A partir de estos resultados decidimos evaluar la actividad cerebral registrada en la tarea y su relación con los movimientos oculares asociados a una reversión.

b) La actividad neuronal y su correlación con las sacadas

¿Hay algún cambio en la actividad neuronal que se correlacione con el movimiento ocular?

A continuación, analizamos cómo cambia la actividad neuronal cuando los sujetos observan las figuras biestables. Debemos recordar que, durante todo el experimento, se midió la actividad neuronal a través de un EEG, lo que permitió compararla con los movimientos oculares y el reporte de reversión a través de la botonera. Como se mencionó previamente se midió el ritmo α , que presenta una frecuencia entre los 8 a 16 Hz.

A través de un análisis denominado cartas tiempo-frecuencia se pueden observar los cambios en los diferentes ritmos o frecuencias (**Figura 2**). El color azul indica una disminución de la intensidad del ritmo y, en rojo se indica su aumento. El ritmo alfa es el que se observa en la zona baja de frecuencias y esta marcado con un rectángulo negro.



En la **Figura 2**, evaluamos la actividad cerebral del ritmo α con relación a las sacadas anterior (**Figura 2A**) o posterior al reporte con la botonera (**Figura 2B**). Los resultados de la **Figura 2A** muestran que cuando nuestra variable corresponde a la sacada previa al reporte manual la intensidad del ritmo α disminuye (color azul). En cambio, esta actividad no es observable si nos enfocamos en la sacada realizada después del reporte manual (**Figura 1B**). Estos resultados nos indican que los movimientos oculares participan en el cambio de percepción, pero no resultan concluyentes para considerarlos como evidencia directa de que las sacadas producen el proceso de reversión.

4. Discusión

Nuestros esfuerzos se han enfocado en determinar si el movimiento ocular voluntario influye en percibir una cosa u otra. El ejecutar determinados movimientos oculares ayuda al cerebro a explorar el mundo. Sin embargo, el cerebro también construye nuestra

realidad. Ahora, ¿quién determina lo que percibimos?, ¿Será nuestro cerebro antes de mover los ojos? o ¿son nuestros movimientos oculares lo que el propio cerebro interpreta? Esta es una pregunta tan compleja, que, con la ayuda de la ciencia y otras disciplinas, intentamos resolver.

Generalmente cuando se concluye una investigación policial, la mayoría de las veces nos encontramos con un culpable de los actos. Sin embargo, en el mundo de las neurociencias cognitivas, a veces, los culpables son medianamente responsables de sus actos, por ende, no se les puede responsabilizar de todo lo ocurrido. El principal objetivo de nuestra investigación es determinar la participación de los movimientos oculares en el proceso de reversión de figuras bies- tables. Los resultados obtenidos nos llevan a concluir que hay partes de las figuras bies- tables que vemos más que otras y que podrían ayudar en la reversión (3, 12) (**Figura 1A**). Por otra parte, la caracterización de las sacadas, podrían dar pistas de cómo el

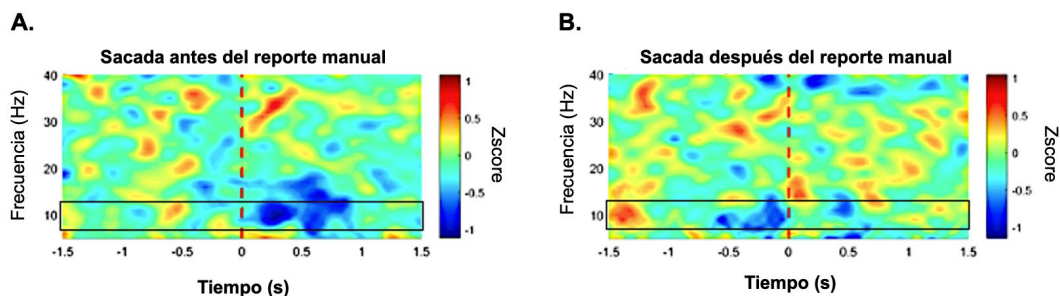


Figura 2.

Actividad neuronal y correlación con las sacadas. Gráfica de carta tiempo frecuencia. Azul significa menos intensidad y rojo significa mayor intensidad. El ritmo α es visible entre los 8 – 12 Hz. La línea punteada al centro indica el momento de la sacada (A) Sacada ocurrida antes del reporte manual. La caída de intensidad del ritmo α asociada a la sacada antes al reporte se observa en azul (B) sacada después del reporte manual los cambios en el ritmo α no son claramente observables.

movimiento ocular podría estar influyendo en el cambio perceptual.

Las sacadas ayudan a mantener la visión cuando se cansa la retina (13), corrigen el punto de interés (14), y activan neuronas distintas de la corteza visual (la parte del cerebro que interpreta lo que vemos)(15), entre otras funciones. Nuestros resultados indican que el número de reversiones del percepto es similar tanto para la exploración libre (EL), como para la fijación en un punto (FP) (**Figura 1B**). Más aún, la cantidad de sacadas también es variable, debido a que los sujetos realizan más sacadas cuando no hay restricción del movimiento ocular, sin embargo, esta libertad de movimiento no provoca un aumento en la cantidad de veces que generamos los procesos de reversión (**Figura 1B**). No obstante, el control de la reversión no presenta una actividad ocular distinta, indicándonos que los sujetos mueven los ojos en una frecuencia similar tanto para cambiar la percepción como para mantenerla (**Figura 1C**).

Debemos recordar que, si los individuos experimentan una reversión, nuestro principal indicador es el autorreporte al presionar la botonera. El mayor problema asociado al reporte manual es la ambigüedad temporal, ya que existe una inconsistencia entre el momento en que los sujetos reportan una reversión y los cambios en la actividad neuronal medida por EEG asociada al cambio perceptual.

Cabe destacar que la actividad cerebral asociada a la transición perceptual en figuras biestables es un fenómeno observable en la mayoría de las personas, aunque es difícil de resolver en qué momento específico sucede o qué eventos podrían estar modulándola (6, 16, 17). De esta manera, evaluamos las cartas tiempo frecuencia, para determinar los cambios de la actividad neuronal asociada al movimiento ocular y la reversión (**Figura 2**). Estos resultados indican que existe una disminución de la intensidad del ritmo α considerablemente más marcada en las sacadas previas al reporte manual en comparación a aquellas sacadas que se ejecutan después del reporte manual.

Sin embargo, no podemos determinar que todas las sacadas que ocurren antes del reporte vayan a provocar una reversión, o que las sacadas provocan el cambio perceptual. Por lo tanto, estos resultados no implican que necesariamente debes mover el ojo para percibir una reversión.

Finalmente, otros investigadores proponen que, para cambiar de percepción en figuras biestables, debemos cambiar la energía de nuestro cerebro (18, 19). Por ende, para cambiar entre los estados perceptuales de una figura biestable debemos cambiar las probabilidades a nuestro favor. Entonces, existe la posibilidad de que la caída de intensidad del ritmo α luego de una sacada, cambie la energía del cerebro, y por ende pone las probabi-



lidades a nuestro favor, ayudando a la transición de la percepción visual en estímulos biestables.

Referencias

- H. Nakatani, N. Orlandi, C. van Leeuwen, Precisely timed oculomotor and parietal EEG activity in perceptual switching. *Cogn Neurodyn* 5, 399-409 (2011).
- H. Nakatani, C. van Leeuwen, Antecedent occipital alpha band activity predicts the impact of oculomotor events in perceptual switching. *Front Syst Neurosci* 7, 19 (2013).
- M. Riani, M. T. Tuccio, A. Borsellino, J. Radilova, T. Radil, Perceptual ambiguity and stability of reversible figures. *Percept Mot Skills* 63, 191-205 (1986).
- C. Scholes, P. V. McGraw, M. Nyström, N. W. Roach, Fixational eye movements predict visual sensitivity. *Proc Biol Sci* 282, 20151568 (2015).
- J. Kornmeier, M. Bach, Ambiguous figures - what happens in the brain when perception changes but not the stimulus. *Front Hum Neurosci* 6, 51 (2012).
- U. Isoglu-Alkac et al., Alpha activity decreases during the perception of Necker cube reversals: an application of wavelet transform. *Biol Cybern* 82, 313-320 (2000).
- D. Struber, C. S. Herrmann, MEG alpha activity decrease reflects destabilization of multistable percepts. *Brain Res Cogn Brain Res* 14, 370-382 (2002).
- J. Ross, A. Ma-Wyatt, Saccades actively maintain perceptual continuity. *Nat Neurosci* 7, 65-69 (2004).
- L. Melloni, C. M. Schwiedrzik, E. Rodriguez, W. Singer, (Micro)Saccades, corollary activity and cortical oscillations. *Trends Cogn Sci* 13, 239-245 (2009).
- R. Engbert, Microsaccades: A microcosm for research on oculomotor control, attention, and visual perception. *Progress in brain research* 154, 177-192 (2006).
- C. von der Malsburg, The what and why of binding: the modeler's perspective. *Neuron* 24, 95-104, 111-125 (1999).
- W. Einhauser, K. A. Martin, P. König, Are switches in perception of the Necker cube related to eye position? *The European journal of neuroscience* 20, 2811-2818 (2004).
- R. W. Ditchburn, D. H. Fender, S. Mayne, Vision with controlled movements of the retinal image. *The Journal of physiology* 145, 98-107 (1959).
- T. N. Cornsweet, Determination of the stimuli for involuntary drifts and saccadic eye movements. *J Opt Soc Am* 46, 987-993 (1956).
- S. L. Macknik, M. S. Livingstone,

- Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nat Neurosci* 1, 144-149 (1998).
16. U. Isoglu-Alkac, D. Struber, Necker cube reversals during long-term EEG recordings: subbands of alpha activity. *Int J Psychophysiol* 59, 179-189 (2006).
 17. J. Kornmeier, M. Bach, Early neural activity in Necker-cube reversal: evidence for low-level processing of a gestalt phenomenon. *Psychophysiology* 41, 1-8 (2004).
 18. J. A. Moreno et al., Oral treatment targeting the unfolded protein response prevents neurodegeneration and clinical disease in prion-infected mice. *Science translational medicine* 5, 206ra138 (2013).
 19. R. Moreno-Bote, D. C. Knill, A. Pouget, Bayesian sampling in visual perception. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108, 12491-12496 (2011).



Esta revista fue financiada por la Iniciativa Científica Milenio a través de su concurso Proyección al Medio Externo 2020, adjudicado al Instituto de Neurociencia Biomédica (ICN09_015).

