



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MAESTRIA EN CIENCIAS (NEUROBIOLOGIA)

PERCEPCION Y PRODUCCION DEL RITMO SUBJETIVO DE LA MARCHA

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
JUAN PABLO MÁRQUEZ GUTIÉRREZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. HUGO MERCHANT NANCY INB

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR. PAVEL RUEDA OROZCO INB
DR. LUIS LEMUS SANDOVAL IFC

JURIQUILLA, QUERETARO. AGOSTO 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Abstract

The ability to predict the incoming events that occur in the environment using the sensory information gives us the possibility to generate optimal behavioral responses. To achieve this ability in a musical context like dance, where it's necessary to synchronize motor responses with an external cue, it is required to divide the sequence of incoming sensory events in regular intervals limited by an identical pulse referred as the beat. The extraction of this beat is done by computations of neurons inside the circuits dedicated to perceive time. It is proposed that the temporal relations of the perceptual events are organized around the beat to form motifs that repeat in time, constructing the mental representation of the rhythm. The perceived rhythm it is not only modulated by the information of the sensory systems; functional magnetic resonance imaging (fMRI) and magnetoencephalography (MEG) data shows activation of motor areas and changes in beta power by volitional mechanisms of the subject, suggesting that the mental construction of beat directly depends on the motor system. Here, we developed two paradigms designed to dissociate the influence of the motor system in rhythm perception. Both tasks include the induction of a simple beat, a 1:2 match, followed by a series of isochronous not accentuated stimuli, where the subject required to mentally keep the match beat. In the motor task the subject predictively produced tapping movements aligned to the mentally constructed match beat. In the perceptual task the subjects categorized whether a probe stimulus was closer to the downward or the upward structure of the perceived beat. The results showed, in accordance with previous reports, that the variability of temporal processing in both tasks was larger for visual than auditory beats. Notably, we found heterogeneity in task performance. One group of subjects showed the ability to both entrain to the match beat and to categorize the probe as closer or farther from the mentally accentuated stimuli in the sequence. The other group was able to entrain to the beat but could not perform the perceptual task above chance. This last finding suggest that the motor system is not necessarily involved in the perception of beat, since the second group of subject could produce tapping movements in synchrony with a mental construction of the match beat but were not able to read the interval beat representation to decide when the probe stimulus occurred. Consequently, we were able to design two experimental paradigms that behaviorally dissociates the motor and perception components of beat keeping that can be used in animal models to get insight about the neuronal mechanisms behind rhythmic perception and entrainment.

Resumen

La habilidad para predecir los eventos que ocurren en el medio ambiente utilizando la información sensorial nos da la posibilidad de generar respuestas conductuales óptimas. Para lograr esto en contextos musicales como la danza, donde se sincronizan respuestas motoras con señales externas, se requiere dividir la secuencia de eventos sensoriales entrantes en intervalos regulares delimitados por eventos perceptuales idénticos conocidos como pulsos. La extracción del pulso se realiza por medio de los mecanismos computacionales de las neuronas que se encuentran dentro de los circuitos dedicados a percibir tiempo. Se propone que una vez que se extrae el pulso las relaciones temporales de los eventos percibidos se organizan alrededor de este en patrones repetitivos, construyendo así la representación mental del ritmo. La percepción del ritmo no solo es modulada por la información de los sistemas sensoriales; datos adquiridos con imágenes por resonancia magnética funcional (fMRI) y magnetoencefalografía (MEG) muestran la activación de áreas motoras y cambios en el poder de beta por mecanismos voluntarios de los sujetos, sugiriendo que la construcción mental del pulso depende directamente del sistema motor. Aquí desarrollamos dos paradigmas experimentales diseñados para disociar la participación del sistema motor en la percepción del ritmo. Ambas tareas incluyen la inducción de un pulso simple, relación 1:2, seguido por una secuencia de estímulos isócronos no acentuados, donde se les pide a los sujetos que mentalmente mantengan el pulso inducido. Durante la tarea de ejecución motora los sujetos generaron respuestas predictivas alineadas al patrón de pulsos construidos mentalmente. Durante la tarea de percepción los sujetos categorizaron si un estímulo prueba se encontraba cerca o lejos del pulso en la estructura de la secuencia percibida. Los resultados demuestran, igual que reportes anteriores, que la variabilidad en el procesamiento temporal es mayor para ambas tareas cuando se utilizan pulsos visuales comparados con auditivos. Notablemente, nosotros encontramos heterogeneidad en el desempeño de las tareas. Un grupo de sujetos demostró la capacidad de sincronizarse al patrón del pulso y categorizar el estímulo prueba como lejano o cercano en relación al estímulo acentuado durante la secuencia presentada. El otro grupo encontrado fue capaz de sincronizar sus movimientos al patrón del pulso, pero no obtuvieron un desempeño mayor al azar en la tarea perceptual. Este último hallazgo sugiere que no es forzosa la participación del sistema motor para la percepción del pulso, ya que el segundo grupo fue capaz de sincronizar sus respuestas motoras al patrón de pulsos mantenidos mentalmente pero no fueron capaces de leer la representación del pulso en los intervalos temporales para decidir cómo categorizar el estímulo prueba. En conclusión, fuimos capaces de diseñar dos paradigmas experimentales capaces de disociar conductualmente los componentes motor y perceptual que se involucran en la percepción y mantenimiento de un patrón de pulso inducido y que pueden ser implementados en modelos animales para tratar de dilucidar los mecanismos neuronales detrás de la percepción y sincronización rítmica.

Abreviaturas

DL. Umbral diferencial

EEG. Electroencefalografía

FMRI. Resonancia Magnética Funcional

MEG. Magnetoencefalografía

Ozn. Valor de la ordenada de la curva generada por el ruido en el criterio

Ozsn. Valor de la ordenada de la curva generada por la señal mas ruido en el criterio

pre-SMA. Área motora pre-suplementaria

PSE. Punto subjetivo de igualdad

ROC. Característica Operativa del Receptor

SMA. Área motora suplementaria

Tapp. Golpeteo rápido

Zn. Distribución teórica de ruido

Zsn. Distribución teórica de señal más ruido

Índice

I. Índice de figuras	1
II. Introducción	2
III. Antecedentes	
Pulso y ritmo	3
Percepción de intervalos temporales relacionados al pulso	4
Paradigmas experimentales	4
Evidencia experimental	7
IV. Planteamiento del problema	11
V. Hipótesis	12
VI. Objetivos	12
VII. Material y métodos	
Sujetos	12
Paradigma experimental: producción motora	12
Paradigma experimental: percepción y categorización	14
Entrenamiento	15
VIII. Resultados	
Análisis: percepción y categorización	16
Curvas ROC: desempeño individual	17
División de sujetos por grupos: desempeño adecuado y no adecuado	20
Número ideal de grupos	21
Desempeño por grupo	22
Asincronías	24
Error constante	25
Intervalo producido	26
Variabilidad entre tareas	28
IX. Discusión	28
X. Conclusiones	30
XI. Referencias	30

Índice de figuras

Figura 1. Extracción del pulso y percepción del ritmo	2
Figura 2. Inducción del ritmo	6
Figura 3. Percepción subjetiva del pulso	8
Figura 4. Áreas involucradas en el procesamiento rítmico	9
Figura 5. Codificación de intervalos temporales	11
Figura 6. Paradigma de producción motora	13
Figura 7. Paradigma de categorización	14
Figura 8. Entrenamiento de categorización	15
Figura 9. Entrenamiento de producción motora	16
Figura 10. Ajuste psicométrico para todos los sujetos	17
Figura 11. Curvas de detección	18
Figura 12. Curvas ROC	19
Figura 13. División de sujetos por grupos	20
Figura 14. Dispersión de valores Silhouette	21
Figura 15. Iteraciones en la asignación de grupos	22
Figura 16a. Ajuste psicométrico por grupo (auditivo)	23
Figura 16b. Ajuste psicométrico por grupo (visual)	23
Figura 17. Asincronías	24
Figura 18. Error constante	25
Figura 19. Intervalo producido	26
Figura 20a. Intervalos auditivos producidos por separado	27
Figura 20b. Intervalos visuales producidos por separado	27
Figura 21. Variabilidad entre tareas	28

Introducción

En un mundo dinámico y cambiante como en el que vivimos sin duda representa una ventaja ser capaz de identificar el tiempo que pasa entre los estímulos que percibimos para poder adecuar nuestro comportamiento al medio ambiente. Conductas como la intercepción, ciclos sueño-vigilia, localización de fuentes auditivas o la toma de decisiones dependen de la interpretación adecuada del contexto temporal en el que se desarrollan [1].

En el desarrollo de esta tesis nos enfocaremos en abordar la percepción y producción de intervalos de tiempo en la escala que comprende los cientos de milisegundos. En esta escala de tiempo se integra la información sensorial y motora relevante para que desenvuelven actividades como la producción y comprensión del lenguaje, la evitación e intercepción de objetos o incluso la percepción musical [2]. Es importante remarcar que para la correcta ejecución de estas conductas se necesita no solo cuantificar el tiempo que transcurre entre eventos, sino que también es importante extrapolar la información temporal generada para predecir cuándo ocurrirá el siguiente evento.

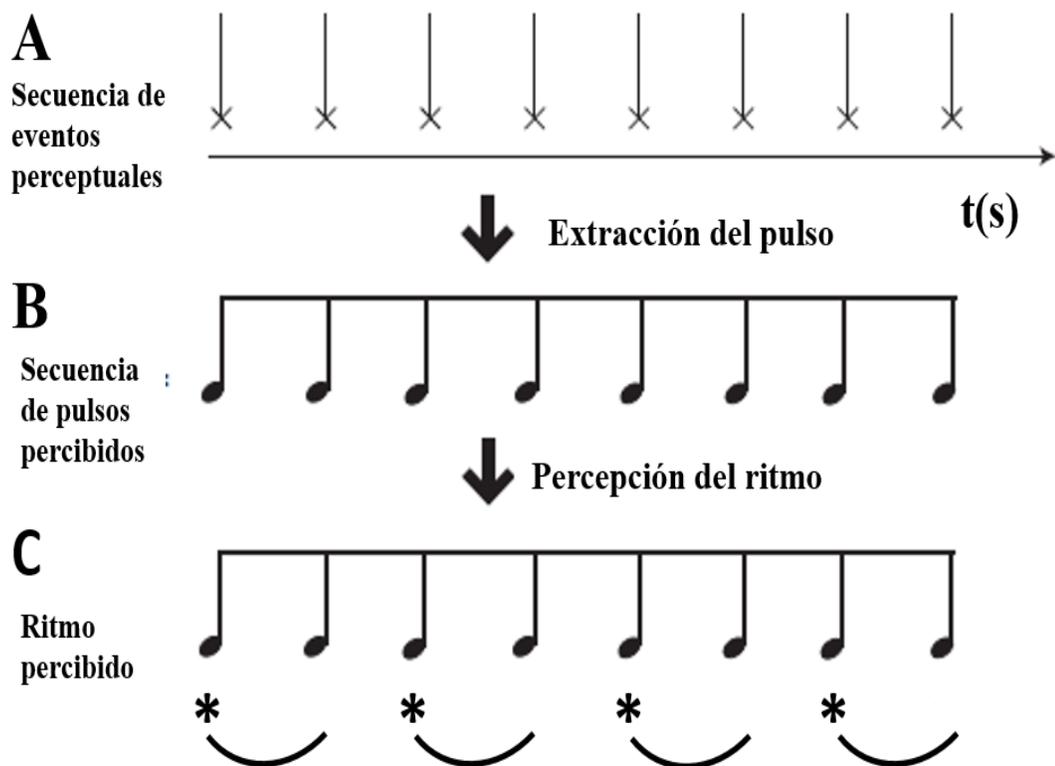


Figura 1. Extracción del pulso y percepción del ritmo. De una secuencia de eventos perceptuales (A) se extrae una secuencia de pulsos regulares (B). Sobre la secuencia de pulsos se organizan los demás eventos agrupándolos alrededor de pulsos acentuados físicamente o subjetivamente (C). **Modificado de:** Fitch, W. (2013). Rhythmic cognition in humans and animals: distinguishing meter and pulse perception. *Frontiers in systems neuroscience*, 7, 68.

La extrapolación de información temporal que lleva a una optimización de la conducta requiere un análisis “en línea” del tiempo que transcurre entre los eventos sensoriales que percibimos y la extracción de patrones temporales regulares [3]. La extracción de estos patrones depende de la percepción de un pulso regular que subyace a toda la secuencia de eventos, y aunque en contextos como la música el pulso es enfatizado utilizando señales no temporales como el timbre, parece que la información necesaria para percibirlo se codifica únicamente en las propiedades temporales de una secuencia de estímulos [4].

Después de haber esbozado el concepto de pulso y su importancia es necesario introducir el termino de ritmo, el cual definimos como la interpretación de los patrones temporales en una secuencia de eventos y su organización alrededor del pulso [5].

Utilizando estos dos conceptos queda claro que deben existir mecanismos neuronales bastante robustos y flexibles capaces de percibir, cuantificar, organizar e interpretar los intervalos temporales delimitados por eventos sensoriales en la escala de los cientos de milisegundos. Por otro lado, para generar una respuesta en el medio como bailar al ritmo una pieza musical, es necesario que los mecanismos encargados de la percepción temporal se comuniquen con un sistema efector, en este caso con el sistema motor.

Existe una relación bastante íntima entre la percepción de secuencias rítmicas y el sistema motor, esto se refleja en conductas como caminar, hablar o en la ejecución musical, donde es necesaria la ejecución de respuestas motoras en tiempos específicos. En este tipo de conductas es evidente que los mecanismos de percepción temporal afectan al sistema motor, sin embargo, también se propone que el sistema motor afecta a los mecanismos de percepción temporal modulando la información sensorial de entrada [6,7].

Gracias a los múltiples procesos cognitivos que se involucran en la percepción y la producción del ritmo se pueden diseñar experimentos robustos y relativamente simples que nos permiten preguntarnos si es posible disociar a nivel conductual la influencia que tiene el sistema motor en la percepción de intervalos temporales.

Proponemos entonces dos paradigmas experimentales que involucran al sistema motor en diferente medida esperando definir los efectos de este sistema sobre la inducción, mantenimiento y generación del ritmo.

Antecedentes

Pulso y ritmo

El pulso es un evento perceptual que aparece de forma regular dentro de una cadena de eventos sensoriales (figura 1). Su percepción depende de la interacción entre los estímulos generados en el medio ambiente y los mecanismos neuronales que participan en el procesamiento temporal. El resultado es la sensación de que en la secuencia de estímulos existen una serie de intervalos de tiempo iguales (isócronos) delimitados por eventos sensoriales idénticos.

Las relaciones temporales que existen en los eventos sensoriales percibidos se organizan alrededor del pulso. Esta organización forma patrones temporales que aparecen de forma periódica en la secuencia de eventos construyendo así el ritmo. La periodicidad que aparece guiada por la regularidad del pulso permite que el ritmo sea predecible y por lo tanto hace posible la anticipación [12].

Vale la pena puntualizar que si bien los sistemas sensoriales modulan la representación mental del ritmo esta también es afectada por el sistema motor y los mecanismos voluntarios de los sujetos, volviendo su estudio un objetivo interesante para ayudar a definir cómo se lleva a cabo el procesamiento descendiente de información temporal.

Percepción de intervalos temporales relacionados al pulso

La capacidad de extraer el pulso que subyace a una secuencia de estímulos nos permite dividir el tiempo que percibimos en fracciones relacionadas a este, en vez de percibirlos como intervalos separados. Como resultado la reproducción y la discriminación de secuencias rítmicas se vuelve mejor [8].

Se ha propuesto que los circuitos implicados en la extracción y percepción del pulso se encuentran distribuidos en regiones que incluyen el área motora suplementaria (SMA), el área motora pre-suplementaria (pre-SMA), los ganglios basales y el tálamo. Estas áreas que se encuentran altamente conectadas entre sí a través de las conexiones estriado-tálamo-corticales, probablemente puedan formar una red que sirve como núcleo para el procesamiento de intervalos temporales relacionados al pulso [9].

Gracias a evidencia experimental colectada con resonancia magnética funcional se ha encontrado que estas áreas se activan de manera significativa cuando se presentan secuencias auditivas con ritmos simples que permiten la extracción del pulso al contrario de cuando se usan ritmos complejos [8]. Por otro lado, evidencia experimental recolectada en pacientes con enfermedad de Parkinson, indica que la discriminación de intervalos en secuencias rítmicas simples se ve afectada lo cual no ocurre al discriminar ritmos complejos, sugiriendo una vez más que la vía motora modula la capacidad de extraer el pulso de una secuencia de estímulos [10].

Existen también datos empíricos que soportan la presencia de las áreas motoras como parte de un circuito dedicado al procesamiento temporal. La evidencia incluye registros electrofisiológicos en la corteza pre-motora medial de monos durante la producción de intervalos temporales en diferentes contextos rítmicos, reportando el aumento en la tasa de disparo de neuronas sintonizadas a un intervalo específico que disminuye su variabilidad cuando se reproducen intervalos múltiples en comparación a un intervalo único [11].

En conclusión, existen mecanismos neuronales capaces de percibir y procesar tiempo distribuidos en áreas que involucran al sistema motor. Sin embargo, es necesario definir como se involucra cada una de estas áreas en el procesamiento rítmico, como se modulan entre sí formando circuitos y que mecanismos computacionales intervienen para generar constructos perceptuales relacionados a contextos temporales, como la extracción del pulso.

Paradigmas experimentales:

Producción rítmica de intervalos temporales

Entre los paradigmas experimentales más utilizados para estudiar la producción rítmica se encuentran las tareas de sincronización sensorio-motora en donde los sujetos ajustan su conducta a un evento sensorial externo [13]. La característica principal en este tipo de tareas es que la señal externa y la respuesta esperada son periódicas, lo cual permite generar predicciones apoyadas en la recurrencia regular de los eventos. Gracias a estas características, la ejecución adecuada para resolver el paradigma requiere la coordinación temporal de un ritmo motor con un ritmo externo [14].

El diseño experimental de las tareas de sincronización permite relacionar eventos motores con señales perceptuales externas en busca de interacciones. Una de las conclusiones más importantes es que las asincronías (diferencia de tiempo entre el evento motor y el inicio del estímulo externo) generadas por un sujeto se modifican a favor de la retroalimentación auditiva al momento de realizar la respuesta motora, usualmente un *tapp* (golpeteo rápido). Cuando la retroalimentación coincide con el momento del *tapp* las asincronías son más cercanas a cero, sin embargo, si la retroalimentación se aleja del punto de coincidencia las asincronías lo seguirán [15].

Debido a esta interacción entre el sistema motor y el perceptual durante la producción rítmica es pertinente preguntar como la información táctil y propioceptiva afecta la sincronización. Cuando se bloquea la información táctil que genera cada *tapp* utilizando anestésicos locales las asincronías se alejan de cero y se vuelven más variables, debido probablemente a la menor información que existe para representar el movimiento con al estímulo a seguir [16].

Para resolver el problema entre la comunicación del sistema motor y perceptual se han propuesto varios modelos [17,18]. Para formularlos se utiliza la evidencia de que en una secuencia de eventos regulares el *tapp* tiende a preceder al evento externo por 20 u 80ms (asincronía negativa) [19] durante la mayor parte de la secuencia y proponen que la sincronización se lleva a cabo por procesos de integración a nivel central. Un modelo enfatiza que la diferencia en la velocidad de conducción nerviosa entre el efector motor y el receptor sensorial genera las asincronías negativa, y por otro lado un segundo modelo propone que el tiempo para el procesamiento central de representar ambos procesos es diferente y depende de la cantidad de información que proporcionen las aferencias [20].

En conclusión, las tareas de sincronización son un paradigma experimental adecuado para investigar la percepción y producción rítmica junto con sus interacciones, más aún cuando se utiliza en conjunto con técnicas de electrofisiología o imagen permitiendo dilucidar mecanismos neuronales que se involucran en su ejecución.

Percepción rítmica de intervalos temporales

La percepción del ritmo puede ser estudiada utilizando paradigmas de inducción, en donde se manipula la estructura temporal de una secuencia de estímulos para modificar la posición

de los acentos y cambiar la representación mental del ritmo (figura 2) [21]. Esto indica a pesar de que el sistema motor influye en la percepción temporal, la abstracción mental del ritmo puede ser mantenida con falta de retroalimentación motora (ritmo guiado de forma interna). Para ganar información en este aspecto es importante utilizar métodos experimentales que limiten la participación de los efectores motores para reportar la percepción rítmica.

Utilizando paradigmas de categorización en ritmos inducidos es posible generar condiciones donde la resolución adecuada de la tarea dependa del reconocimiento de patrones, su abstracción mental y la capacidad de realizar juicios sobre ello [22] limitando la participación del sistema motor, esto equivale a utilizar la información temporal sensorial para definir límites categóricos y generar grupos.



Figura 2. Inducción del ritmo. Utilizando un patrón de estímulos repetitivo que consiste en dos tonos y un silencio (A) que se presenta de manera diferente durante la fase de inducción es posible generar la interpretación rítmica diferente aun cuando se presenta posteriormente una secuencia idéntica (B). **Modificado de:** Iversen, J., Repp, B., & Patel, A. (2009). Top-down control of rhythm perception modulates early auditory responses. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1169(1), 58-73

El proceso de categorización es uno de los mecanismos perceptuales más comunes en los seres humanos, consiste en asignar los estímulos que se perciben del medio externo dentro

de grupos específicos. Esto permite generar respuestas relacionadas a un grupo completo de estímulos haciendo más eficiente la conducta del organismo respecto al medio [23].

La optimización de la conducta generada por la asignación categórica de estímulos ambientales requiere que el organismo establezca un criterio de decisión dentro de la dimensión relevante relacionada a la respuesta obteniendo el máximo beneficio o recompensa [24]. Para lograr esto el estímulo debe ser detectado, representado mentalmente y después asignarse a categorías similares. Las categorías en las cuales se asigna un evento perceptual son también constructos mentales que se alejan o acercan dentro de una dimensión perceptual relevante, modificando así la capacidad para categorizar de forma correcta [25].

Una de las formas propuestas para resolver como se asignan los estímulos categorizados sugiere que existe una representación neuronal de los límites categóricos para cada grupo y que los estímulos se asignan dependiendo de los límites entre los que se encuentren. Evidencia recolectada de registros extracelulares en el área motora suplementaria de monos ejecutando tareas de categorización de intervalos temporales indica que existen neuronas capaces de codificar límites categóricos aumentando su tasa de disparo hasta alcanzar un pico de actividad relacionado al límite del intervalo [26].

Si durante una tarea de ejecución temporal es capaz de identificarse mecanismos neuronales para representar los límites de los grupos es vale la pena preguntarse cómo se representa la información rítmica en sí misma. Investigar sobre los mecanismos neuronales que permiten representar abstracciones mentales capaces de ser comparadas dentro de un contexto rítmico podría generar conocimiento sobre como los sistemas sensoriales ordenan y organizan las secuencias de eventos relevantes para responder efectivamente en el medio ambiente, por lo que vale la pena su estudio y posterior desarrollo.

Evidencia experimental:

Magnetoencefalografía y electroencefalografía

Como ya se ha comentado, la interpretación rítmica de los eventos perceptuales no depende solamente de la información sensorial de entrada, sino también de los mecanismos de procesamiento tipo *top-down* capaces de regular la percepción del pulso. Como ejemplo se encuentra evidencia empírica recolectada de paradigmas experimentales donde a los sujetos se les solicita que manipulen mentalmente la estructura rítmica de secuencias de estímulos auditivos. Se encuentra que los mecanismos voluntarios de los sujetos generan cambios en el poder de las oscilaciones dentro de la frecuencia beta [27].

Se propone que las oscilaciones beta (12-30 Hz) representan modulaciones dinámicas que reflejan el estado activo de una red [29] por lo que su estudio puede ayudar a encontrar una conexión entre la percepción de eventos sensoriales y la extracción del pulso por circuitos dedicados al procesamiento temporal.

Utilizando magnetoencefalografía en sujetos que escuchan pasivamente una secuencia de estímulos auditivos isócronos se pudo reportar la modulación rítmica de la banda de

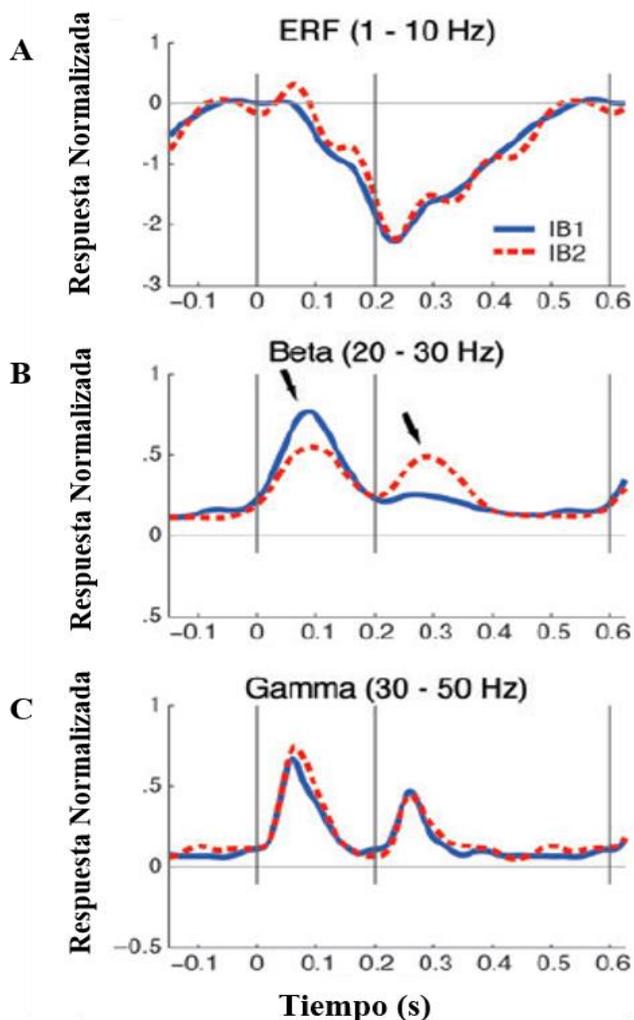


Figura 3. Percepción subjetiva del *beat*. Media de respuesta para la percepción de un *beat* subjetivo en posiciones diferentes. Se observa la mayor diferencia para la posición imaginada en el rango de frecuencia Beta. **Modificado de:** Iversen, J., Repp, B., & Patel, A. (2009). *Top-down control of rhythm perception modulates early auditory responses. Annals of the New York Academy of Sciences, 1169(1), 58-73*

(incluido el circuito cortico-tálamo-ganglios basales), el lóbulo temporal, lóbulo parietal y cerebelo.

La evidencia experimental adquirida por MEG y EEG sugiere fuertemente que: **1)** La percepción rítmica depende de múltiples áreas distribuidas tanto en cortezas sensitivas

frecuencias beta en cortezas auditivas en relación al inicio de cada estímulo auditivo (figura 3). Se reporta también la presencia de modulación beta en áreas motoras como el área motora suplementaria y pre-suplementaria correlacionadas temporalmente con la modulación en áreas auditivas [29].

Por otro lado, se ha encontrado que pacientes diagnosticados con enfermedad de Parkinson no presentan modulaciones de las oscilaciones beta en relación al inicio de estímulos auditivos presentados [30]. En este sentido la evidencia sobre el papel de la modulación en el poder de las oscilaciones beta en la percepción rítmica puede apuntar a que juegan un papel importante durante la sincronización sensorio-motora. Esto Transmitiría la información necesaria para el acoplamiento de circuitos dedicados a la representación motora y a la representación de los estímulos de entrada.

Se ha encontrado que en tareas de ejecución rítmica la modulación en el poder de las oscilaciones beta se encuentra distribuida en múltiples áreas cerebrales y además se encuentra sincronizada con el pulso inducido [31]. Las áreas involucradas incluyen áreas dedicadas al procesamiento motor

como motoras 2) El ritmo percibido puede ser modificado por procesos voluntarios reflejando mecanismos de procesamiento descendientes en la construcción del ritmo y 3) Los cambios en el poder de beta probablemente son necesarios para la sincronización entre áreas cerebrales y la representación mental del pulso.

Resonancia magnética funcional

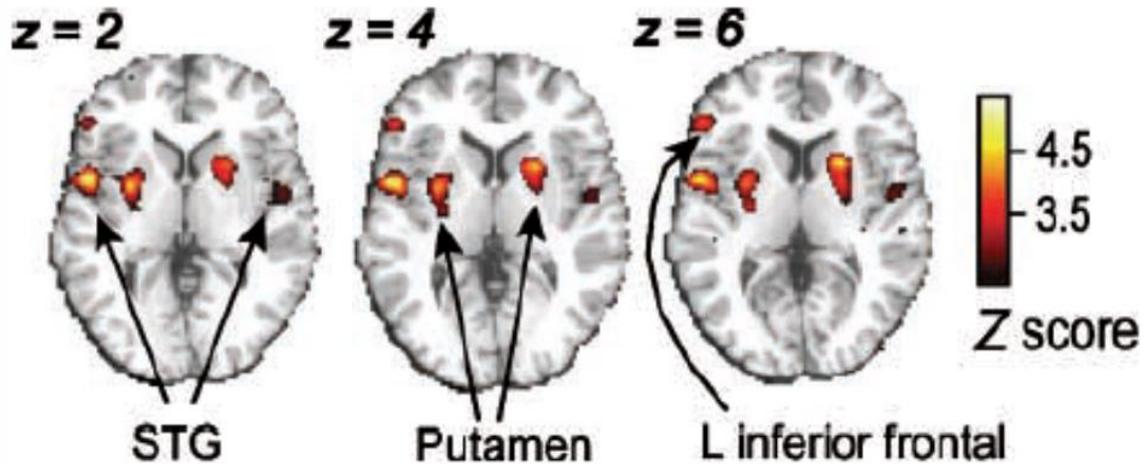


Figura 4. Áreas involucradas en el procesamiento rítmico. Utilizando Resonancia magnética funcional durante la percepción de ritmos simples se presenta activación significativa en el giro temporal superior (STG), el putamen y la parte inferior izquierda del lóbulo frontal (L inferior). **Modificado de:** *Grahn, J. A., & Brett, M. (2007). Rhythm and beat perception in motor areas of the brain. Journal of cognitive neuroscience, 19(5), 893-906.*

La participación de áreas motoras en la extracción del pulso dentro de una secuencia de estímulos ha sido descrita utilizando técnicas de resonancia magnética funcional (fMRI). De entre las áreas involucradas es importante remarcar la activación de los ganglios basales junto con el área motora suplementaria y pre-suplementaria (figura 4) cuando se realizan tareas que requieren el seguimiento del pulso o el ritmo, estas áreas se encuentran fuertemente conectadas a través de circuitos recurrentes entre la corteza, el tálamo y los ganglios basales. Esto podría dar sustento anatómico a una red central para el procesamiento rítmico de intervalos temporales [4].

Probablemente los ganglios basales se encuentren involucrados como parte central en la extracción del pulso [32]. Esta idea está apoyada por estudios que reportan activación significativamente mayor en los ganglios basales cuando se presentan secuencias isócronas a cuando no lo son [33] y a la evidencia de que esta activación se puede generar por más de una modalidad sensorial. Al contrario del sonido no es evidente que los estímulos luminosos puedan inducir una sensación de pulso, sin embargo, la actividad de los ganglios basales puede predecir si se indujo una sensación de pulso durante la presentación de ritmos visuales [34].

Datos adquiridos con FMRI durante la ejecución de tareas de sincronización apuntan a que existen conexiones entre el sistema motor y el sistema auditivo capaces de modular la conducta de producción rítmica. Se ha encontrado actividad funcional acoplada entre el giro temporal superior y la corteza premotora dorsal, las cuales en conjunto podrían integrar la información necesaria para coordinar una respuesta motora sincronizada a un estímulo externo [35].

Las evidencias proporcionadas por las técnicas de imagen permiten evaluar los sustratos anatómicos de los circuitos implicados en la percepción y producción, sin embargo, para poder llegar a dilucidar los mecanismos neuronales que subyacen a estos procesos es necesario estudiar la actividad de las células y poblaciones neuronales que se encuentran dentro de estas áreas.

Registros electrofisiológicos intracerebrales

Utilizando registros de la actividad eléctrica extracelular en la corteza pre-motora medial de monos Rhesus entrenados en tareas de sincronización y continuación, fue posible definir la existencia de poblaciones neuronales diferentes encargadas de llevar el ritmo guiado de forma interna o en seguimiento a estímulos externos. Se encontraron también dos poblaciones neuronales diferentes que podrían codificar el tiempo restante para que se genere una acción motora relacionada al ritmo. El aumento en la tasa de disparo formando rampas (*time to contact cells*) o una bajada seguida de una subida en la tasa de disparo antes del evento motor (*swinging cells*) fueron los mecanismos encontrados [37].

A este apartado se puede agregar la evidencia de registros eléctricos tomados del putamen de monos en tareas de sincronización continuación. Se observa que durante la ejecución de la tarea los potenciales locales de campo en el rango de frecuencia de beta presentaban una mayor modulación durante la fase de continuación y la banda de frecuencia gamma se encuentra sesgada a una modulación durante la fase de sincronización [38].

Se propone que la modulación en la banda gamma transmite información sensorial al circuito cortico-tálamo-ganglios basales donde se genera un modelo del pulso, así se aprovecha esta información para disparar los eventos motores. Por otro lado, la señal generada por la modulación en el rango de frecuencia beta sirve para controlar la temporalización de la conducta y para coordinar la actividad en el circuito cuando no se encuentra la señal de gamma, es decir, cuando el ritmo debe ser generado de forma endógena [39].

Datos recientes sugieren que la modulación en beta podría también señalar el inicio de una secuencia de eventos a través de ráfagas de descarga reiniciando así el circuito encargado de generar las secuencias motoras rítmicas [40].

Otros mecanismos propuestos para la extracción del pulso se basan en la dinámica que presentan poblaciones neuronales que covarían con tareas de producción temporal. Se han encontrado poblaciones celulares en la corteza premotora medial que demuestran una fuerte organización periódica en trayectorias circulares cuando su actividad se proyecta en una gráfica de estado-fase (figura 5). El radio de la trayectoria varía en función del tiempo

a producir, sigue la propiedad escalar y el aumenta en función del intervalo blanco, probablemente debido al reclutamiento de un mayor número de neuronas en la población [41].

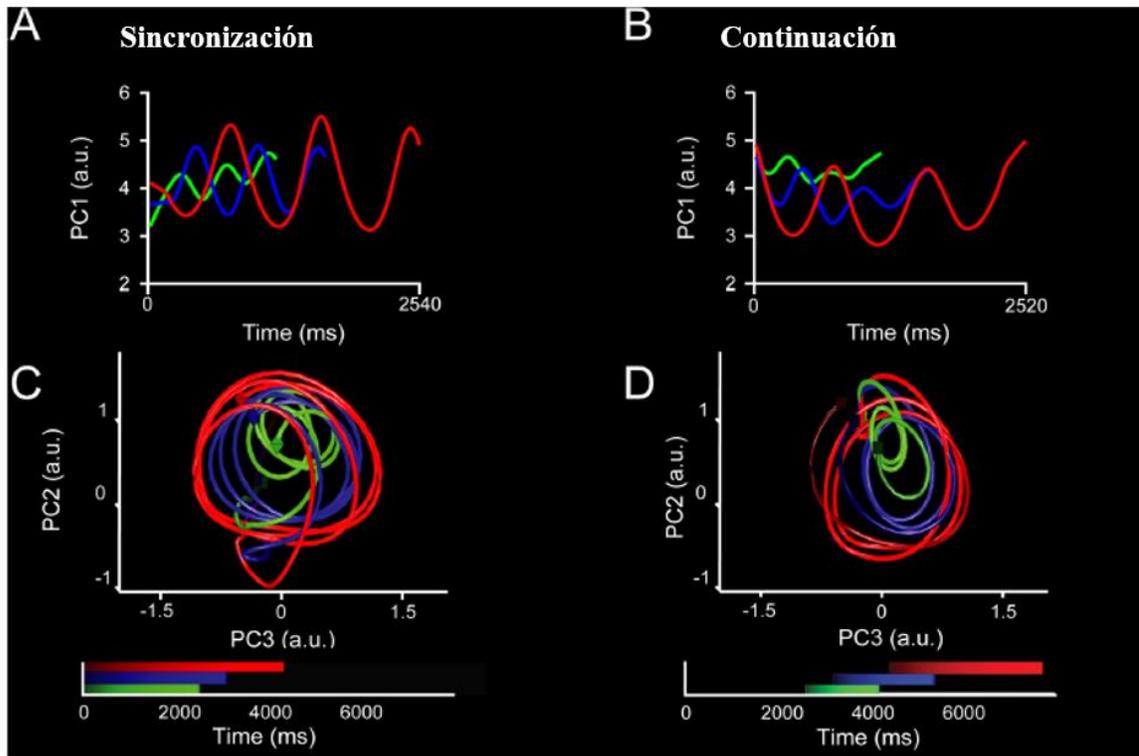


Figura 5. Codificación de intervalos temporales. Si se proyecta la actividad de neuronas dedicadas a codificar intervalos temporales en la corteza premotora medial en el plano del primer componente principal (A y B) o en el plano del segundo y tercer componente (C y D) se obtiene actividad cíclica que es capaz de codificar duración temporal en su amplitud. Las trayectorias circulares formadas por el segundo y tercer componente también codifican tiempo en su amplitud pero hacen notar que sin importar el intervalo la actividad comienza en un punto común de convergencia. **Modificado de:** Gámez, J., Mendoza, G., Prado, L., Betancourt, A., & Merchant, H. (2019). The amplitude in periodic neural state trajectories underlies the tempo of rhythmic tapping. *PLoS biology*, 17(4), e3000054.

Planteamiento del problema

Se sabe que la percepción rítmica depende de mecanismos computacionales neuronales capaces de procesar intervalos temporales en el rango de los cientos de milisegundos.

Se sabe también que los circuitos dedicados a la percepción temporal en este rango están distribuidos en áreas dedicadas al control motor y que se modulan de manera importante por áreas dedicadas a la percepción, ejemplo de esto son los circuitos entre la corteza

auditiva y la corteza motora. Ya que la percepción rítmica depende de estos mecanismos es posible preguntar qué papel juega el sistema motor al momento de percibir el ritmo.

Por otro lado, vale la pena preguntarse qué papel juegan los mecanismos de percepción temporal al momento de producir un ritmo y como se modulan estos dos sistemas entre sí para dar una respuesta temporal rítmica efectiva. Pretendemos caracterizar de forma conductual, estas interacciones y definir si existen diferencias que permitan disociar la participación del sistema motor al momento de producir o percibir ritmo.

Hipótesis

1. Durante la inducción y seguimiento de un ritmo de marcha existirán diferencias debidas a la modalidad del estímulo percibido, donde el seguimiento a estímulos auditivos será más preciso y menos variable.
2. La participación activa del sistema motor durante la ejecución de los paradigmas experimentales generara una inducción y mantenimiento del ritmo más estable.
3. Se espera que los sujetos mantengan un desempeño congruente durante la tarea de producción y de categorización del ritmo, ej. a los sujetos que se les dificulte percibir el ritmo les será difícil producirlo.

Objetivos generales

1. Identificar si conductualmente existe diferencia en el desempeño de los sujetos cuando utilizan información temporal para producir o para categorizar intervalos de tiempo.

Objetivos específicos

1. Definir la influencia del sistema motor sobre la percepción y el mantenimiento de un beat subjetivo.
2. Caracterizar de forma conductual la participación del sistema motor al momento de producir un ritmo inducido.

Material y métodos

Sujetos

20 sujetos mayores de 18 años, ambos géneros, diestros, sanos, con visión y audición normal o corregida de forma adecuada, con experiencia y preparación musical variable.

Paradigma experimental: producción motora

Se presentarán metrónomos isócronos con dos tempos diferentes, 500ms (2Hz) y 700ms (1.4Hz), en modalidad auditiva o visual. En ambas modalidades se utilizarán dos estímulos diferentes definidos como Up y Down, el estímulo Up se tendrá un aumento de la intensidad luminosa o auditiva respecto al down (acentuación dinámica) y durará el doble

del tiempo (66ms, acentuación temporal) para señalar claramente el ritmo que se debe seguir. Los estímulos Down consistirán en flashes o tonos puros con duración de 33ms.

Durante los 8 primeros estímulos se presentarán de forma alternada un estímulo Up y un estímulo Down generando un ritmo de marcha (1/2), conformando la fase de inducción al ritmo. Durante este periodo el sujeto deberá mantener la mano en el sensor que controla el *holding* del ensayo. A partir del noveno estímulo se presentarán solamente estímulos Down y el sujeto deberá realizar un *tap* en la posición que correspondería al estímulo Up presentado en la fase de inducción, produciendo un total de 3 taps (fase de sincronización subjetiva).

La posición inicial del estímulo Up que marca el ritmo de marcha varía entre en primero y segundo estímulo, por lo que en el orden serial se podría presentar en las posiciones 1, 3, 5 y 7 o 2, 4, 6 y 8.

Cada serie de 14 estímulos con sus 3 taps corresponderá a un ensayo. Estos se presentarán de forma pseudoaleatoria hasta completar todas las condiciones, que corresponden a 2 tempos diferentes, 2 modalidades de estímulo y 2 puntos de inicio del estímulo Up en la fase de inducción, generando 8 ensayos en total, lo cual corresponde a un bloque completo (figura 6). A cada sujeto se le presentaran 10 bloques en total.

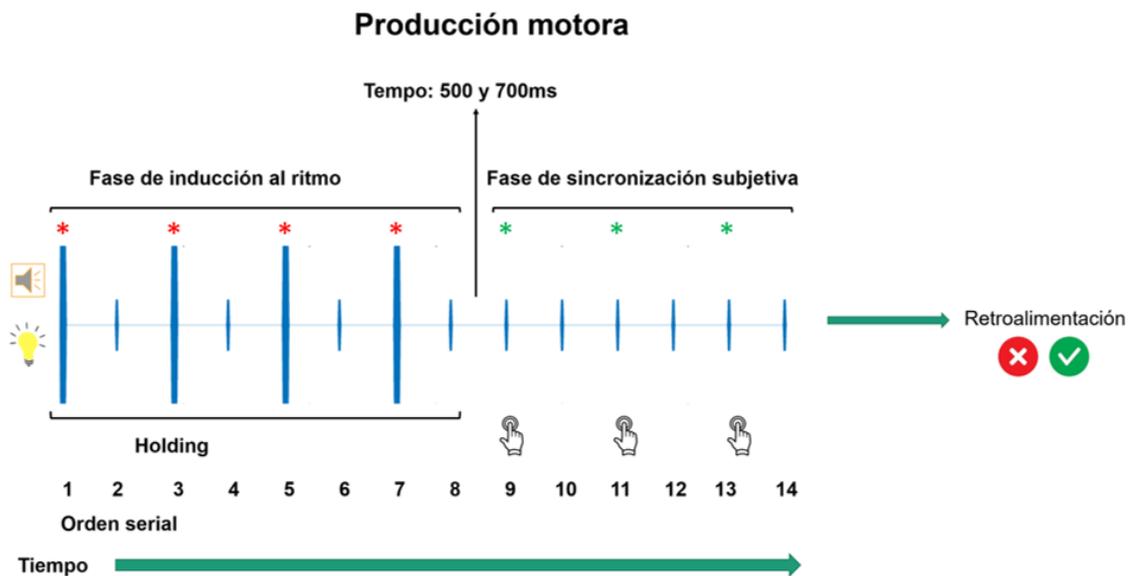


Figura 6. Paradigma de producción motora. Después de una fase de *holding* se le pide al sujeto reproducir el ritmo que se presentó durante la fase de inducción que se compone de tonos idénticos.

Durante cada ensayo se adquirirá el valor de la asincronía entre el *tap* y la posición correspondiente al estímulo Up en el orden serial, si el valor de la asincronía supera los 200ms se abortará el ensayo y se presentara un nuevo intervalo, esto se hará hasta que el sujeto complete 10 bloques correctos. El ensayo también puede ser considerado como erróneo si el sujeto comienza a realizar *tapping* durante la fase de inducción. Al final de

cada ensayo el sujeto recibirá retroalimentación en forma de un tono para indicar si el ensayo fue correcto o incorrecto.

Paradigma experimental: percepción y categorización

Se presentarán metrónomos isócronos con dos tempos diferentes, 500ms (2Hz) y 700ms (1.4Hz), en modalidad auditiva o visual. En ambas modalidades se utilizarán dos estímulos diferentes definidos como Up y Down, el estímulo Up se tendrá un aumento de la intensidad luminosa o auditiva respecto al down (acentuación dinámica) y durará el doble del tiempo (66ms, acentuación temporal) para señalar claramente el ritmo que se debe seguir. Los estímulos Down consistirán en flashes o tonos puros con duración de 33ms.

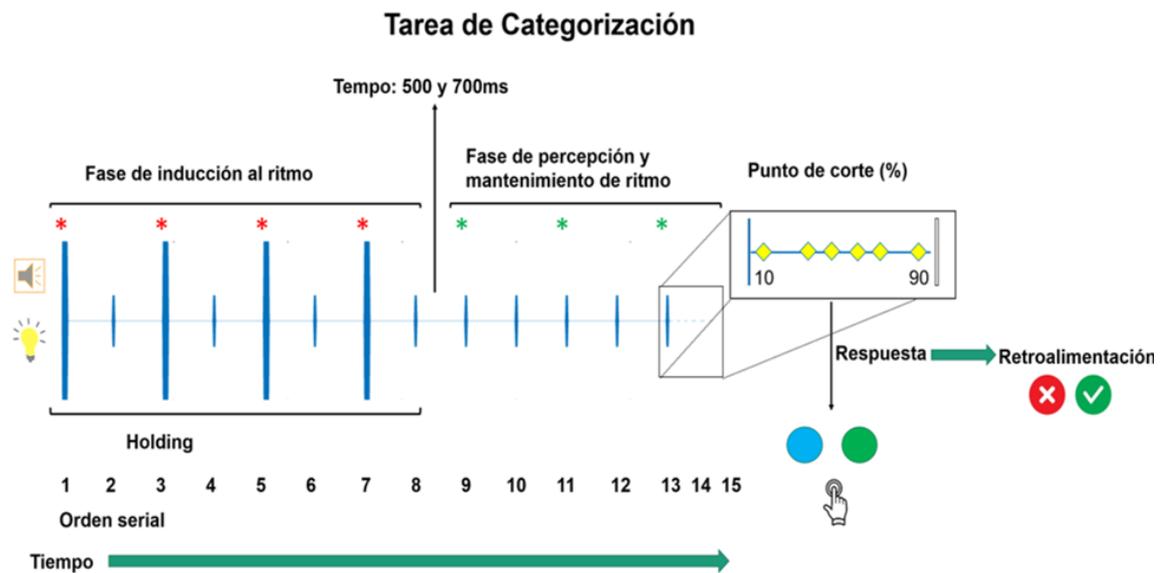


Figura 7. Paradigma de categorización. Después de una fase de *holding* se le pide al sujeto clasificar el estímulo presentado entre los dos últimos como cercano al acento o lejano a este. Durante la fase de percepción y categorización todos los tonos son idénticos.

Durante los 8 primeros estímulos se presentarán de forma alternada un estímulo Up y un estímulo Down generando un ritmo de marcha (1/2), conformando la fase de inducción al ritmo. Durante este periodo el sujeto deberá mantener la mano en el sensor que controla el *holding* del ensayo. A partir del noveno estímulo se presentarán solamente estímulos Down y el sujeto deberá permanecer con la mano en el holding. Entre el estímulo 13 y 15 en el orden serial, se presentará un estímulo igual al 13 pero el intervalo inter estímulo (IOI) será acortado en una posición variable que puede corresponder al 10%, 35%, 45%, 55%, 65% o 90% del IOI. Después del último estímulo presentado se iluminarán ambos botones (uno azul y otro verde), el sujeto podrá quitar la mano del holding y hacer tap en uno de los

botones. De esta manera responderá si el ultimo estímulo presentado, y por lo tanto el IOI, está más cerca de la posición que correspondería al orden serial del estímulo Up o del estímulo Down (figura 7).

Al igual que en la tarea anterior la posición inicial del estímulo Up que marca el ritmo de marcha varía entre en primero y segundo estímulo, por lo que en el orden serial se podría presentar en las posiciones 1, 3, 5 y 7 o 2, 4, 6 y 8. Se adquirirá la respuesta del sujeto, la posición de término del ultimo IOI y el tiempo de reacción, si el sujeto presenta un tiempo de reacción mayor a tres segundos o genera más de una respuesta, el ensayo será abortado y se presentara un nuevo intervalo y punto de corte del IOI. Se completarán 10 bloques los que incluyen ensayos de cada modalidad de estímulo, posición inicial del estímulo UP y punto de corte final.

Entrenamiento

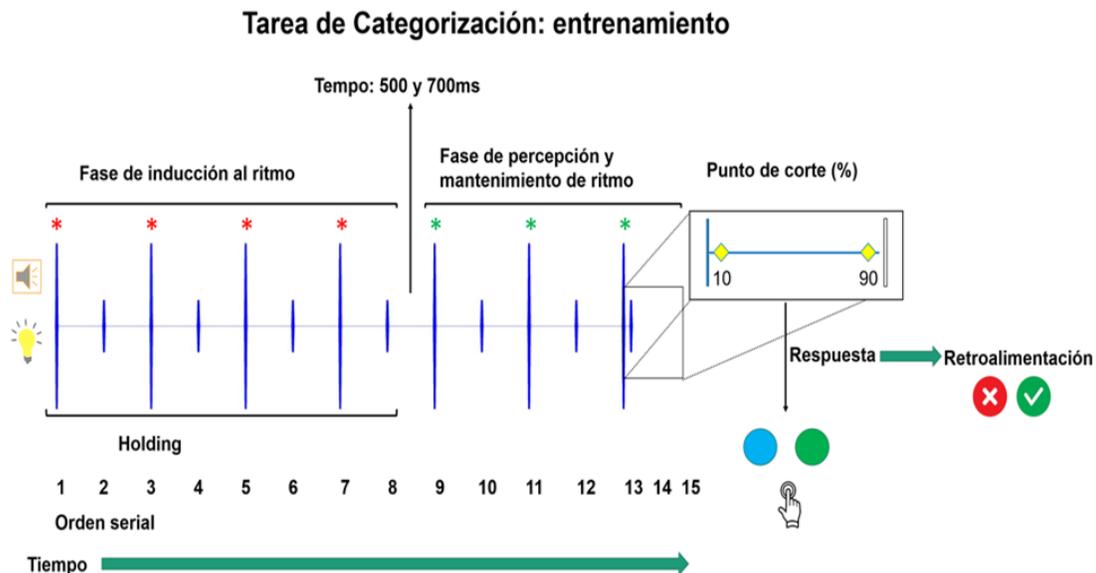


Figura 8. Entrenamiento de categorización. Después de una fase de *holding* se le pide al sujeto clasificar el estímulo presentado entre los dos últimos como cercano al acento o lejano a este. Durante la fase de percepción y categorización se alternan tonos acentuados y no acentuados.

Entrenamiento categorización (figura 8): Durante esta fase se le presentaran al sujeto versiones modificadas de la tarea de categorización, con el fin de que el sujeto tenga un desempeño estable al momento de realizar los ensayos. Se presentarán ambos intervalos temporales, pero solo se presentarán los puntos de corte extremos para el estímulo blanco (10 y 90%) para que sea lo más claro posible la señal prueba, además, para reforzar esto se mantendrá acentuada en las posiciones correspondientes toda la señal. Se presentarán 10 bloques de esta fase en la modalidad visual (80 ensayos) y se evaluará el desempeño, si el sujeto presenta más del 80% de respuestas correctas se procederá a la fase experimental. Si esto no ocurre se presentarán de nuevo 10 bloques hasta un máximo de 3 veces, si el sujeto en estos intentos de training no logra el desempeño requerido será descartado del estudio.

Entrenamiento motor (figura 9): Se presentarán 5 bloques (20 ensayos) de la tarea motora con un metrónomo modificado para presentar estímulos acentuados en las posiciones correspondientes. Si el sujeto es capaz de realizar más del 80% de ensayos de manera correcta se procederá a la fase experimental. Si esto no ocurre se presentarán de nuevo 5 bloques hasta un máximo de 3 veces, si el sujeto en 3 no logra el desempeño requerido será descartado del estudio.

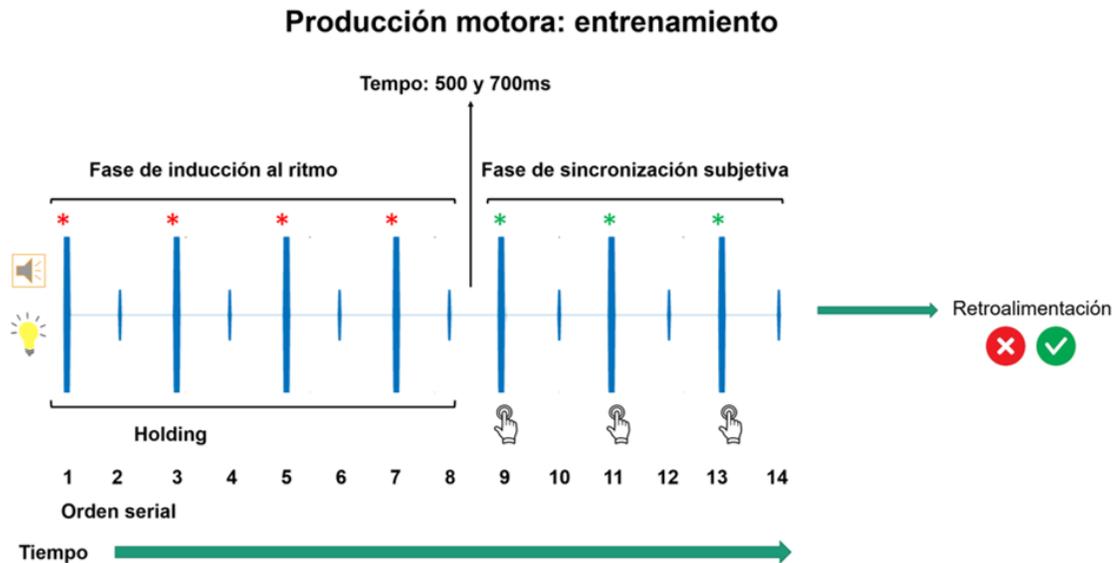


Figura 9. Entrenamiento de producción motora. Después de una fase de *holding* se le pide al sujeto reproducir el ritmo que se presentó durante la fase de inducción que se compone de tonos acentuados y no acentuados.

Resultados

Análisis: percepción y categorización

Si se grafica la probabilidad de categorizar un estímulo como cercano, respuesta “up”, al estímulo acentuado en función de la distancia (porcentaje del intervalo blanco) del intervalo presentado se obtienen una serie de puntos a los cuales se les puede ajustar una función psicométrica (figura 10).

Del ajuste de esta curva se pueden calcular el punto subjetivo de igualdad (PSE) y el umbral diferencial. El primero indica el 50% de probabilidad de respuesta “up” en función de los estímulos presentados y el segundo es la diferencia mínima necesaria para percibir dos estímulos como diferentes entre sí.

Se observa un aumento en el umbral diferencial y en el punto subjetivo de igualdad como efecto de la modalidad de estímulo presentado, encontrando valores mayores en la modalidad visual comparado con la modalidad auditiva. El aumento en el umbral diferencial indica que durante la ejecución de la tarea utilizando estímulos visuales la discriminación entre el tiempo al que se presenta cada estímulo es más pobre y por lo tanto

la probabilidad de categorizar correctamente disminuye (desvío en PSE), esto sugiere una mayor dificultad al realizar con esta modalidad.

Sin embargo, las diferencias individuales para percibir y categorizar entre sujetos también afectan el ajuste de la función psicométrica a los datos, por lo que se decide asignar a cada uno de los sujetos a uno de dos grupos diferentes basados en su desempeño: desempeño adecuado y desempeño no adecuado.

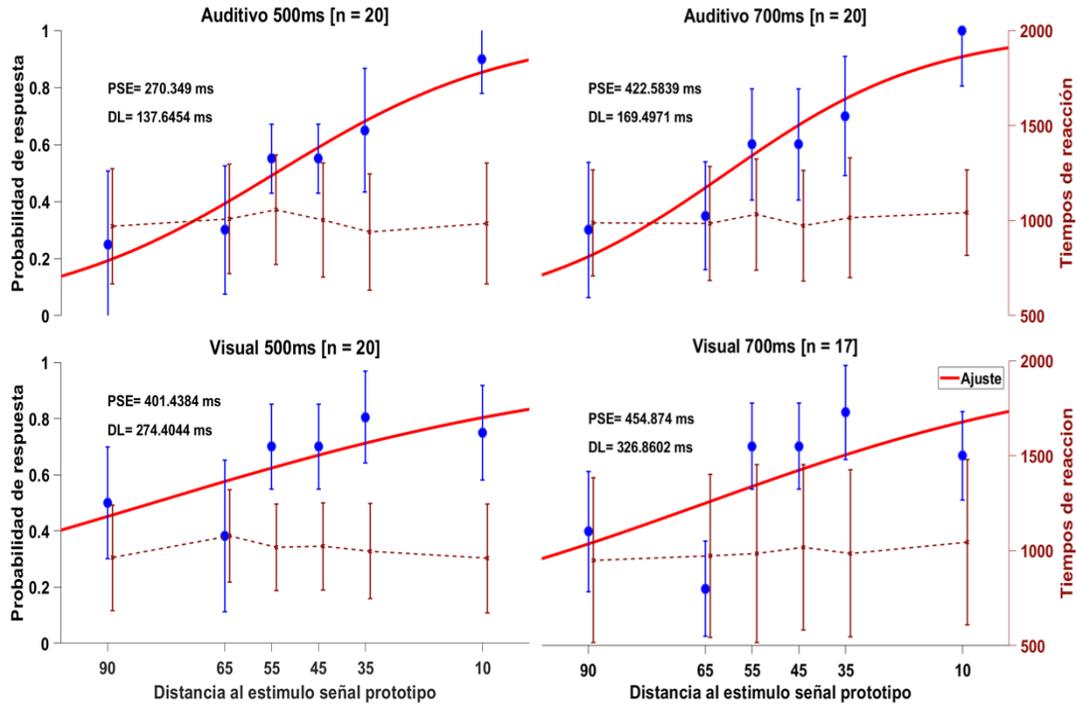


Figura 10. Ajuste psicométrico para todos los sujetos. Utilizando la media de la respuesta de todos los sujetos para un intervalo blanco a categorizar se ajusta una función psicométrica (línea roja). Se muestran los valores para el punto subjetivo de igualdad (PSE) y el umbral diferencial (DL).

Curvas ROC: desempeño individual

El análisis del desempeño de los sujetos se realizó utilizando teoría de detección de señales para determinar la sensibilidad de cada sujeto a la magnitud del estímulo presentado, i.e. intervalo entre el estímulo subjetivamente acentuado, y el criterio utilizado para categorizar.

Para determinar la sensibilidad de cada sujeto se utiliza d' (d prima), métrica que calcula la diferencia entre las medias de las distribuciones teóricas de señal+ruido y ruido generadas para cada sujeto. La distribución correspondiente a la señal es la densidad de probabilidad normal con media en la probabilidad de respuesta “up” en el estímulo prototipo “up”. La distribución correspondiente al ruido es la densidad de probabilidad normal con media en la probabilidad de respuesta “up” en el estímulo prototipo “down”.

Una vez que se calcula d' se calcula el criterio empírico de cada sujeto para determinar el sesgo de respuesta. Posteriormente se puede calcular β , que es el valor de la ordenada de

la curva generada por la señal en el criterio (O_{zsn}) dividido entre el valor de la ordenada de la curva normal generada por el ruido en el criterio (O_{zn}). Un valor de β debajo de 1 indica que el sujeto tiene un criterio laxo para reportar la presencia de señales y un valor arriba de 1 refleja un criterio estricto (figura 11).

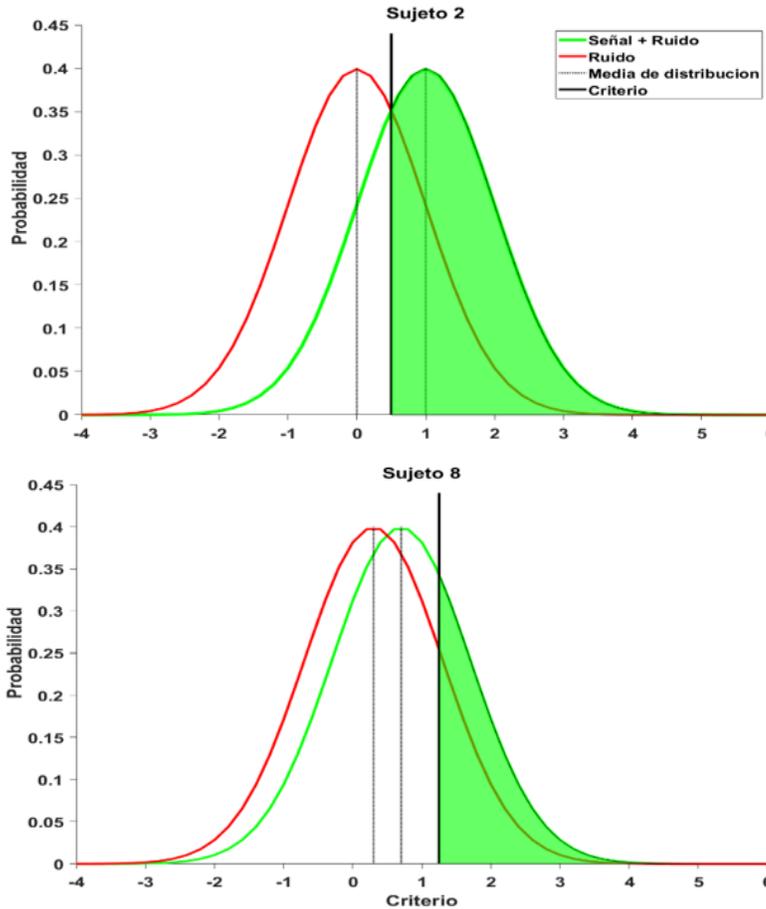


Figura 11. Curvas de detección. Se grafican curvas empíricas para la distribución del ruido y señal+ruido utilizando la media de las respuestas generadas por los sujetos en los estímulos prototipo. La distribución de las curvas y la posición del criterio calculado en los sujetos con desempeño adecuado maximizan la probabilidad de verdaderos positivos (área verde a la derecha del criterio) y minimizan la probabilidad de falsos positivos (área roja a la derecha del criterio)

calculo d' :

$$Z_n = (1 - p_{\text{Falsas Alarmas}})$$

$$Z_{sn} = (1 - \text{Media Señal})$$

$$D\text{-Prima} = Z_n - Z_{sn}$$

calculo β :

$$\beta = \frac{O_{zsn}}{O_{zn}}$$

calculo criterio

$$C' = \frac{(Z_n + Z_{sn}) * 0.5}{D\text{-Prima}}$$

Si se toma la función de probabilidad acumulada generada por la distribución de la señal (verdaderos positivos/*hits*) y se grafica contra la función de probabilidad acumulada del ruido (falsas alarmas) se obtiene una curva cuya área integrada debajo de ella refleja la sensibilidad y especificidad con la que el sujeto detecta los estímulos presentados. Mientras mas grande sea el área bajo la curva el sujeto es mejor durante el desempeño de la tarea (figura 12).

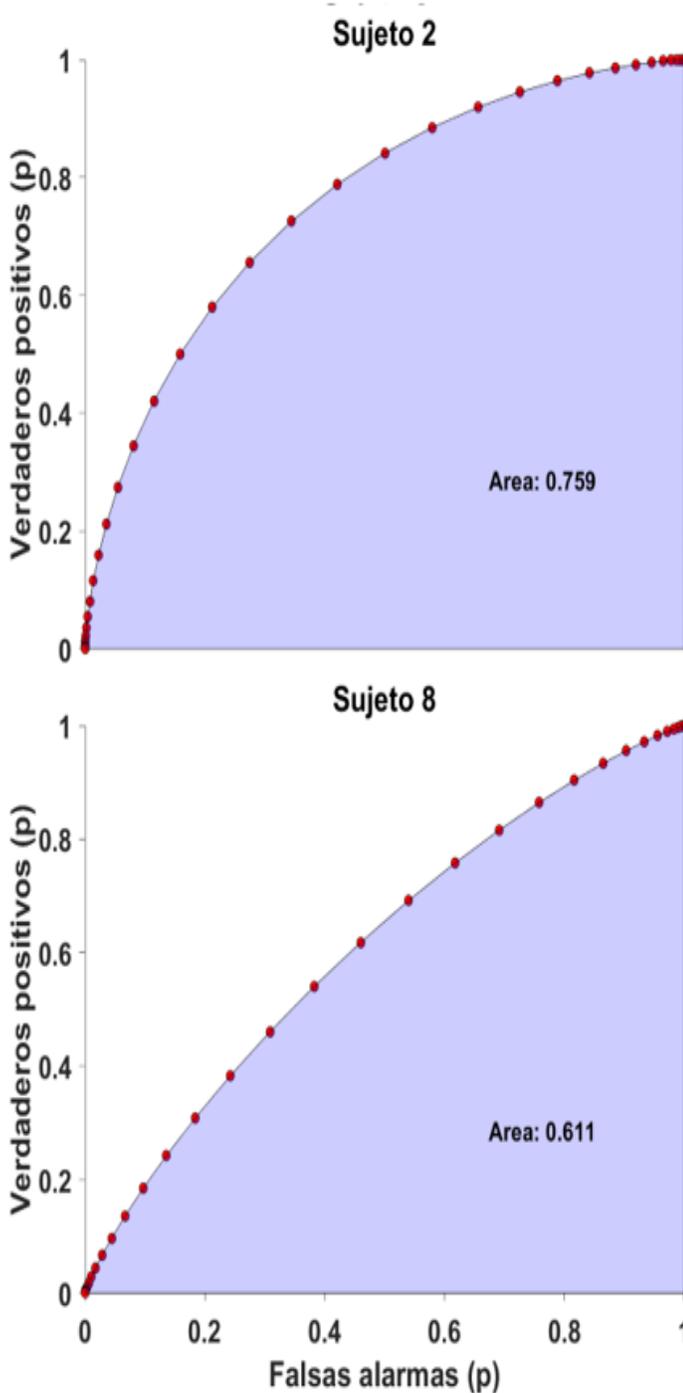


Figura 12. Curvas ROC. Se grafica la probabilidad de verdaderos positivos (sensibilidad) contra la probabilidad de falsas alarmas (especificidad), el área integrada bajo la curva que se forma refleja el desempeño general del sujeto durante el desarrollo del paradigma de categorización. Mientras mas alto sea este valor mejor es el desempeño del sujeto.

División de sujetos por grupos: desempeño adecuado y no adecuado

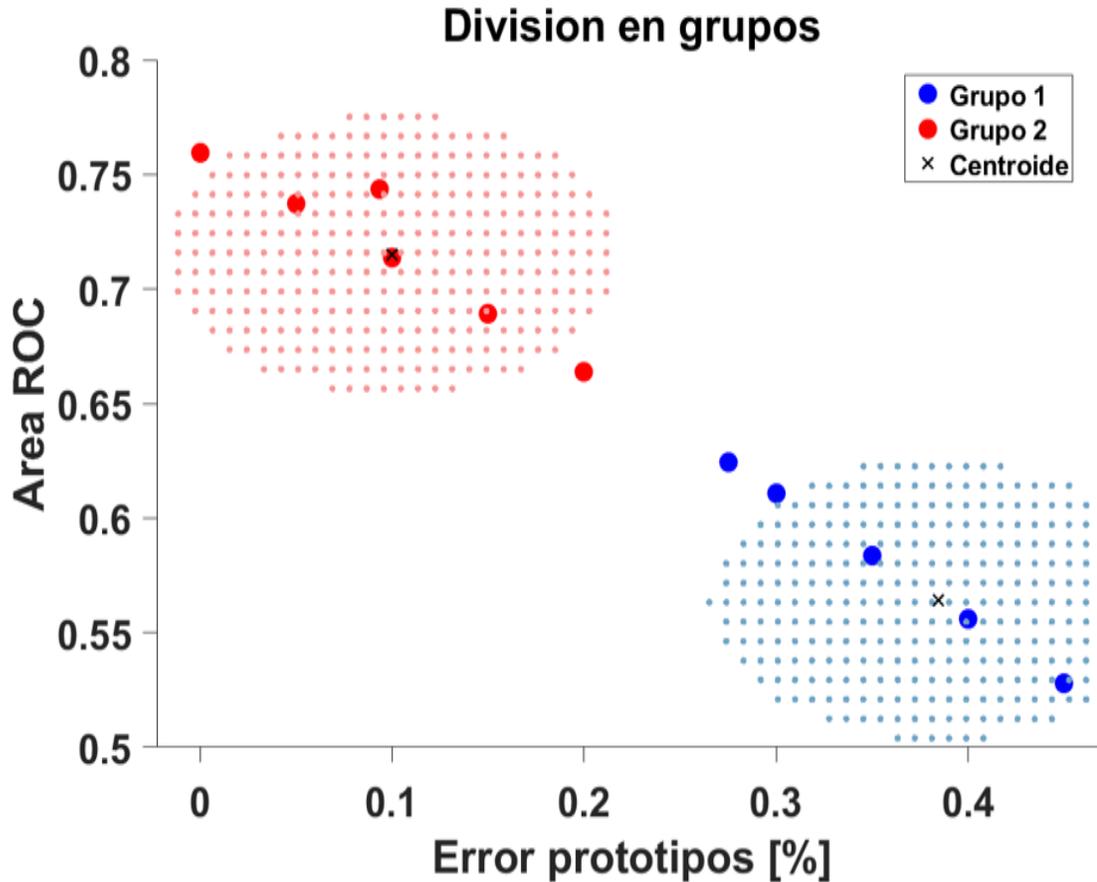


Figura 13. División de sujetos por grupos. Utilizando modelos gaussianos mixtos como algoritmo de agrupamiento es posible dividir a los sujetos en 2 grupos y definir intervalos de confianza alrededor de un centroide. Se observa que la mayoría de los sujetos asignados a un grupo están dentro del intervalo de confianza de el mismo.

Una vez que se obtiene el valor para el área bajo la curva ROC que genera cada sujeto se calcula también la media de error en los ensayos prototipo. Con esto cada sujeto se representa en un espacio bidimensional.

Al observar los datos de los sujetos en una gráfica de dispersión se observa un continuo de puntos que refleja una variabilidad alta entre sujetos en el desempeño de la tarea, con sujetos presentando un desempeño alto y sujetos con desempeño bajo.

Con estos datos se decide separar a los sujetos en 2 grupos: desempeño adecuado y desempeño no adecuado. Para definir si existen estas dos subpoblaciones utilizamos modelos gaussianos mixtos como algoritmo de agrupamiento. Se observa que se pueden

definir 2 grupos cuyos intervalos de confianza no se tocan y la mayoría de los puntos asignados se engloban dentro de estos límites de confianza (figura 13).

Número ideal de grupos

Una vez hecho esto es necesario confirmar que 2 sea el número ideal de grupos en el que se dividen los sujetos representados con estas métricas. Para hacer esto se utiliza una medida de similitud entre los puntos englobados dentro de un grupo, el valor Silhouette. Se calcula la dispersión de las medias de los valores Silhouette adquiridos con 100 iteraciones para los grupos del 1 al 8. En 100 iteraciones la división en 2 grupos genera una menor dispersión de valores Silhouette, por lo que se considera la mejor opción para dividir a los sujetos en grupos (figura 14).

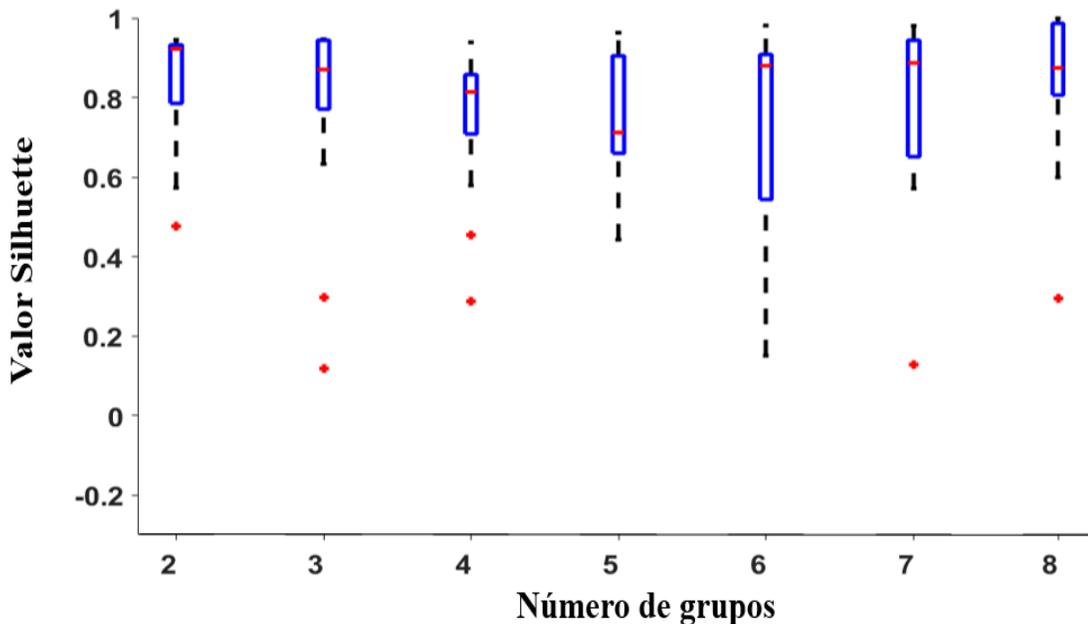


Figura 14. Dispersión de valores Silhouette. Se presenta la desviación estándar de la media de los valores Silhouette en 100 iteraciones. La división en dos grupos presenta una media mas cercana a uno y una menor dispersión por lo que se considera la mejor división.

Una vez que se obtiene la dispersión de los valores Silhouette para diferentes números de grupos es necesario evaluar la estabilidad de los grupos formados. Para esto es necesario saber si los sujetos asignados un grupo permanecen juntos si es que se itera el algoritmo de agrupamiento.

Se muestra en una gráfica de coordenadas paralelas (figura 15) el número de veces que se asignó cada sujeto a un índice de grupo específico, encontrando que cuando se dividen los datos en 2 grupos el mismo grupo de sujetos fue asignado igual número de veces a cada uno de los grupos. Esto significa que no se presenta permutación de miembros entre los grupos con cada iteración por lo que se considera que son estables y apoya a definir que 2 es el número ideal para la división de estos datos.

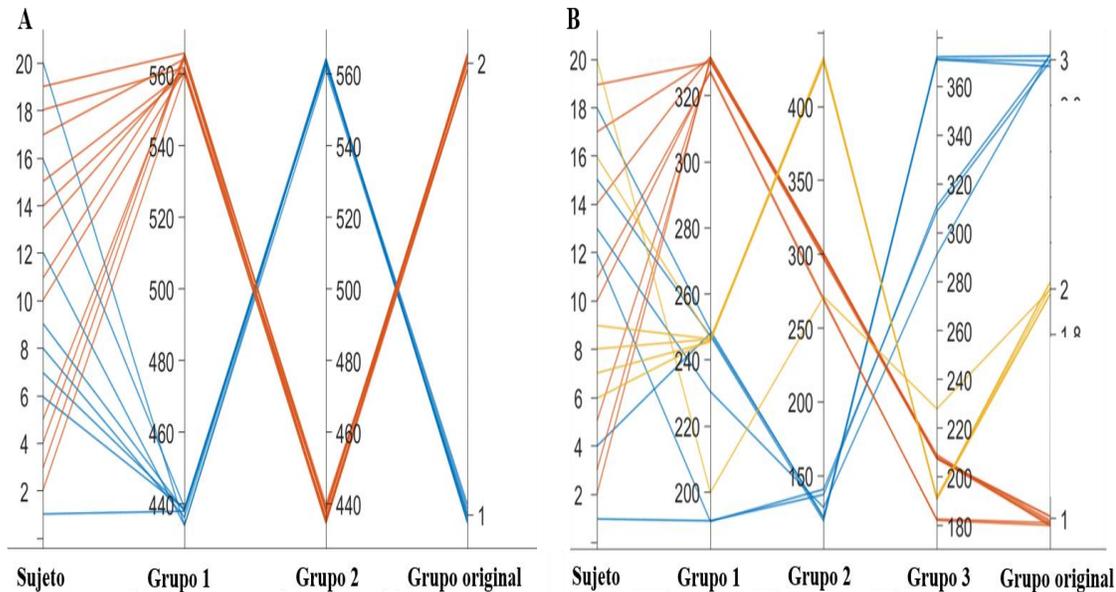


Figura 15. Iteraciones en la asignación de grupos. Para identificar la estabilidad de un grupo se decide obtener el índice de grupo para cada sujeto en 1000 iteraciones y se calcula cuantas veces fue asignado a determinado grupo. Se observa en la grafica de coordenadas paralelas que cuando los sujetos se dividen en 2 grupos (A) se mueven en bloque debido a que los sujetos asignados dentro de un mismo grupo aparecen igual numero de veces cuando se asignan al grupo 1 o grupo 2, lo cual no ocurre cuando se corren iteraciones con los sujetos divididos en 3 grupos (B). Se considera entonces que la división en 2 grupos es ideal ya que durante las iteraciones los sujetos asignados a un grupo permaneces juntos.

Desempeño por grupo

En las curvas psicométricas generadas por la media de probabilidad de respuesta “up” de cada grupo (figura 8) se encuentran valores menores para el DL, valores de PSE más cercanos al 50 % del intervalo blanco y un mejor ajuste sigmoideo para los sujetos del grupo 2. Por lo que los sujetos del grupo 2 se clasifican como sujetos con desempeño adecuado durante la tarea y los sujetos del grupo 1 con desempeño no adecuado.

	500 ms		700 ms		
Grupo 1	414	527	429	349	Auditivo
	790	806	601	704	Visual
Grupo 2	242	77	381	108	Auditivo
	308	138	388	215	Visual
	PSE	DL	PSE	DL	

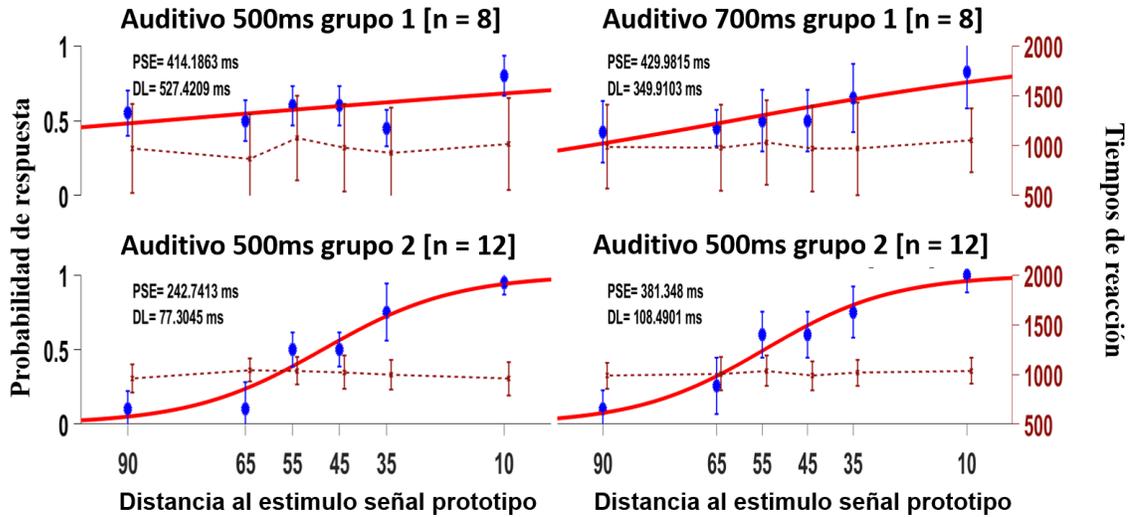


Figura 16a. Ajuste psicométrico por grupo (auditivo). Utilizando la media de la respuesta de los sujetos dentro de un grupo para un intervalo blanco a categorizar se ajusta una función psicométrica (línea roja). Se muestran los valores para el punto subjetivo de igualdad (PSE) y el umbral diferencial (DL). Los sujetos del grupo 2 presentan un PSE más cercano al 50% del intervalo y un menor umbral diferencial, lo que refleja un menor desempeño para el grupo 1.

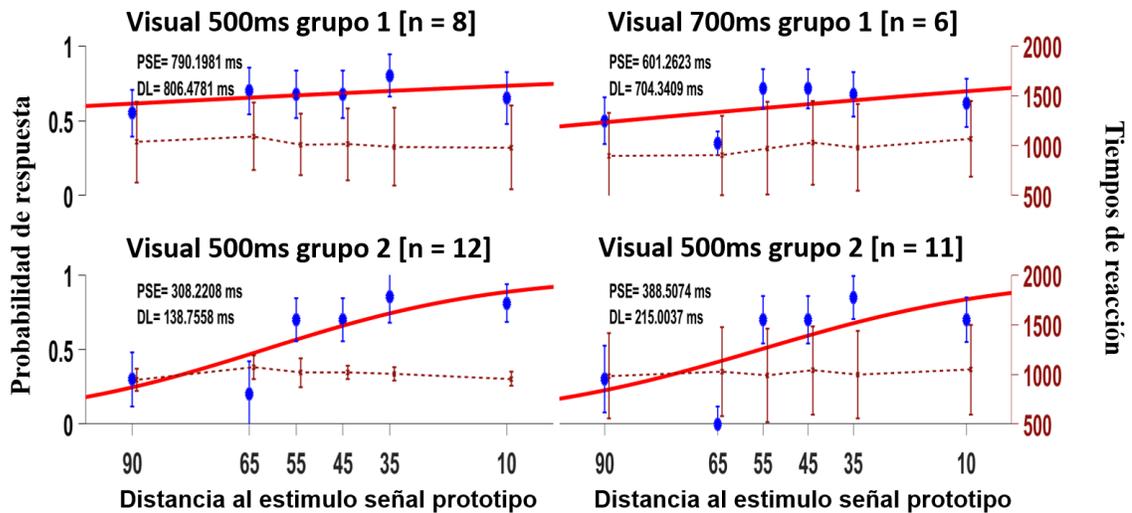


Figura 16b. Ajuste psicométrico por grupo ((visual). Utilizando la media de la respuesta de los sujetos dentro de un grupo para un intervalo blanco a categorizar se ajusta una función psicométrica (línea roja). Se muestran los valores para el punto subjetivo de igualdad (PSE) y el umbral diferencial (DL). Los sujetos del grupo 2 presentan un PSE más cercano al 50% del intervalo y un menor umbral diferencial, lo que refleja un menor desempeño para el grupo 1.

Se observa que para los sujetos con desempeño adecuado (c2) existe un umbral diferencial menor al presentar un metrónomo auditivo contra uno visual, al igual que cuando se grafican las curvas psicométricas utilizando las medias de todos los sujetos (figura 16^a y 16b). Esto sugiere que la sensibilidad para discriminación de intervalos temporales es mayor cuando se inducen utilizando tonos. Además, el que las diferencias entre estos valores se mantengan al excluir sujetos con un desempeño no adecuado durante la tarea refuerza esta idea.

Análisis: producción motora

Asincronías

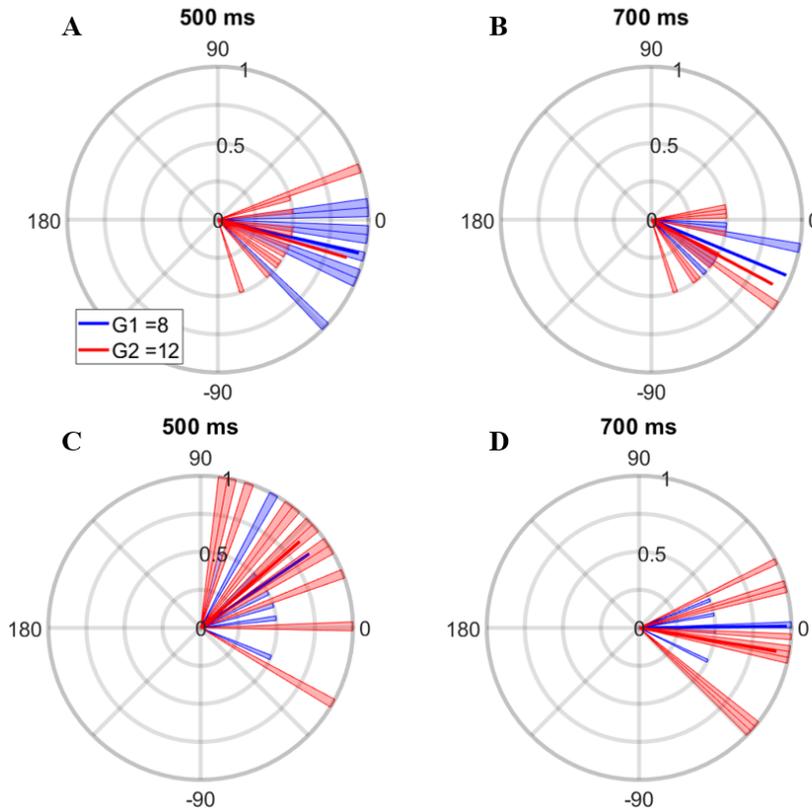


Figura 17. Asincronías. Histograma polar de las asincronías generadas divididas por grupo, se presenta la distribución de las asincronías y para cada intervalo blanco. La resultante de cada distribución es la media de las asincronías generadas por grupo, se observan asincronías negativas para ambos grupos en la modalidad auditiva (A y B) y positivas para la modalidad visual (C y D) excepto para el grupo 2 en el intervalo de 700ms. Los resultado reflejan una mejor inducción del ritmo utilizando estímulos auditivos.

Las asincronías (diferencia de tiempo entre la presentación del estímulo y el *tap* o respuesta motora) generadas por un sujeto reflejan la exactitud con la que el sujeto es capaz de delimitar ese intervalo. En este sentido mientras más cercanas a cero sean estas asincronías mas alineadas se encontrarán las fases del ritmo a seguir y el ritmo motor producido por el sujeto.

Las asincronías generadas pueden ser representadas dentro de un sistema de coordenadas polares donde cada grado dentro de un círculo representa una parte proporcional del intervalo blanco. Cuando se grafican las asincronías en este sistema de coordenadas es posible adquirir varias medidas entre ellas la distancia de la media de la distribución de las asincronías generadas al origen, o resultante. El ángulo generado por la resultante respecto a los 0° es la fase respecto al intervalo blanco. Si el ángulo generado es menor que 0° se considera que el sujeto presenta una conducta predictiva si es mayor se considera una conducta reactiva (figura 17).

En la figura 17 se observa que la resultante de ambos grupos para el metrónomo auditivo se encuentra por debajo del 0° y para el metrónomo visual está por arriba de este. Esto indica que la inducción con estímulos auditivos es capaz de generar una respuesta

predictiva al intervalo por parte del sujeto lo cual no sucede con el metrónomo visual, reforzando el concepto de la dificultad mayor al seguimiento de estímulos visuales.

La distribución de las asincronías para todos los sujetos en el histograma polar por grupo, independientemente de la modalidad de estímulo, se encuentran sobrelapadas, generando que las resultantes de ambos grupos se encuentren cercanas. Por esto se considera que los sujetos entre grupos tienen una exactitud similar al seguimiento de intervalos temporales.

Utilizando una prueba con rangos de Wilcoxon se encuentra diferencia significativa ($p < 0.05$) para el efecto de la modalidad de estímulo y el intervalo blanco, pero no hay efecto significativo que demuestre diferencia entre grupos.

Media de error constante

Al reproducir una serie de intervalos temporales siguiendo un metrónomo se puede caracterizar que tan cercana es la estimación del sujeto en relación al intervalo producido. Es decir, la capacidad que el sujeto tiene de percibir, recordar y producir un intervalo temporal en función de un ritmo inducido.

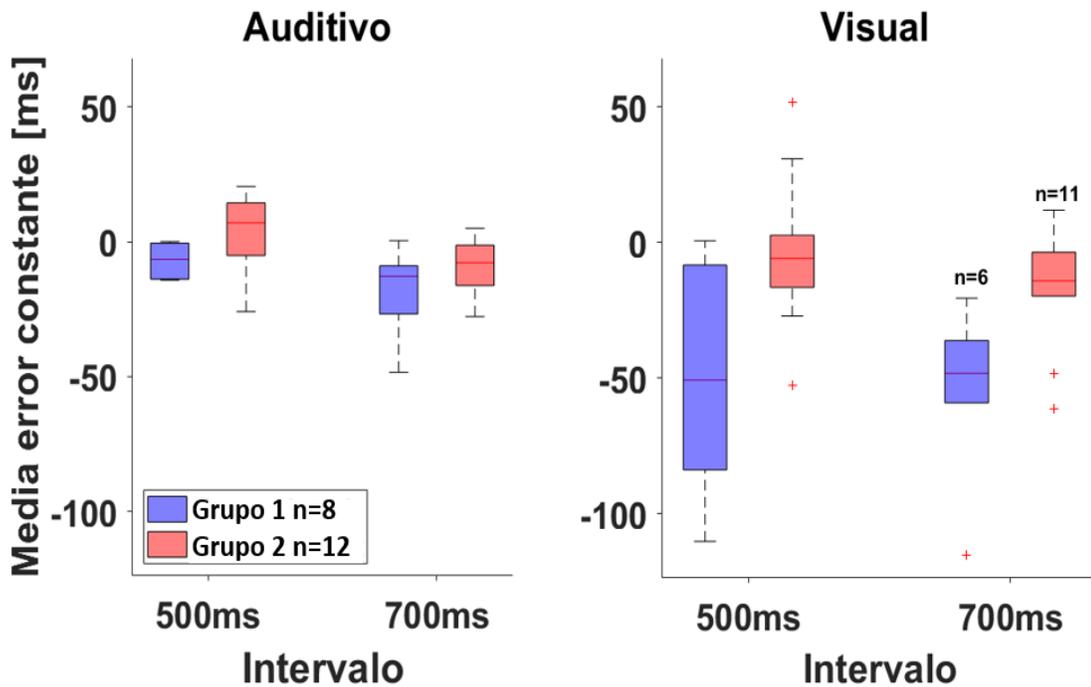


Figura 18. Error constante. El error constante, siendo la diferencia entre el intervalo blanco y el intervalo producido, refleja la exactitud con la que se reproduce un intervalo blanco inducido. No se observa diferencia significativa entre grupos.

Se observa una vez más (figura 18) que las distribuciones entre grupos son parecidas. Se observa también que en la modalidad visual el intervalo de mayor duración es subestimado, en contraste el intervalo de menor duración se sobreestima. Lo cual concuerda con la literatura previa.

Utilizando una prueba con rangos de Wilcoxon se encuentra diferencia significativa ($p < 0.5$) para el efecto de la modalidad de estímulo y el intervalo blanco, pero no hay efecto significativo que demuestre diferencia entre grupos.

Desviación estándar de los intervalos producidos

Se observa de nuevo un efecto por la modalidad de estímulo, donde el seguimiento de metrónomos visuales es más variable que el seguimiento de estímulos auditivos. También se observa un efecto por el intervalo blanco, donde los intervalos largos son más variables que los intervalos cortos. No se observan diferencias significativas entre grupos (figura 19).

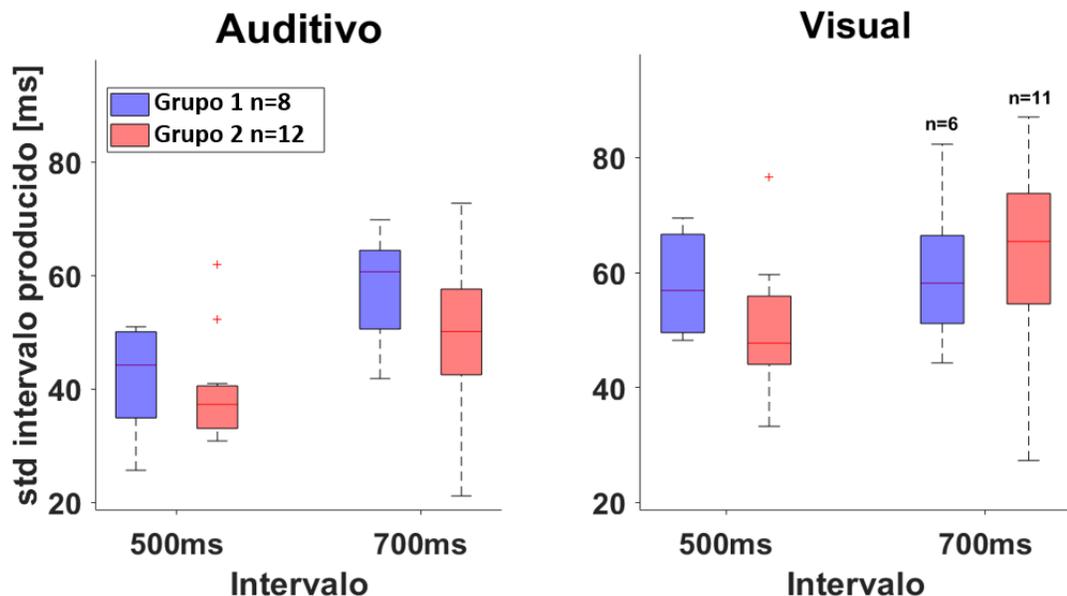


Figura 19. Intervalo producido. La desviación estándar del intervalo producido refleja la precisión con la que se reproduce un intervalo temporal inducido. No se observan diferencias entre grupos.

Utilizando una prueba con rangos de Wilcoxon se encuentra diferencia significativa ($p < 0.5$) para el efecto de la modalidad de estímulo y el intervalo blanco, pero no hay efecto significativo que demuestre diferencia entre grupos.

En términos conductuales el primer *tap* y por lo tanto el primer intervalo producido son diferentes al resto. La diferencia radica en que para generar el primer *tap* es necesario mover la mano del sensor que controla el inicio de la tarea hacia el botón que registra el evento, lo cual no ocurre con los siguientes *taps*. Este movimiento inicial es menos estereotipado que el *tapping* continuo y por lo tanto el primer intervalo producido podría ser más variable.

La variabilidad motora aumentada en el primer intervalo producido es un factor que comparten los sujetos asignados en diferentes grupos, por lo que es necesario analizar cada

intervalo producido por separado para definir si las distribuciones entre grupos son iguales debido a este efecto.

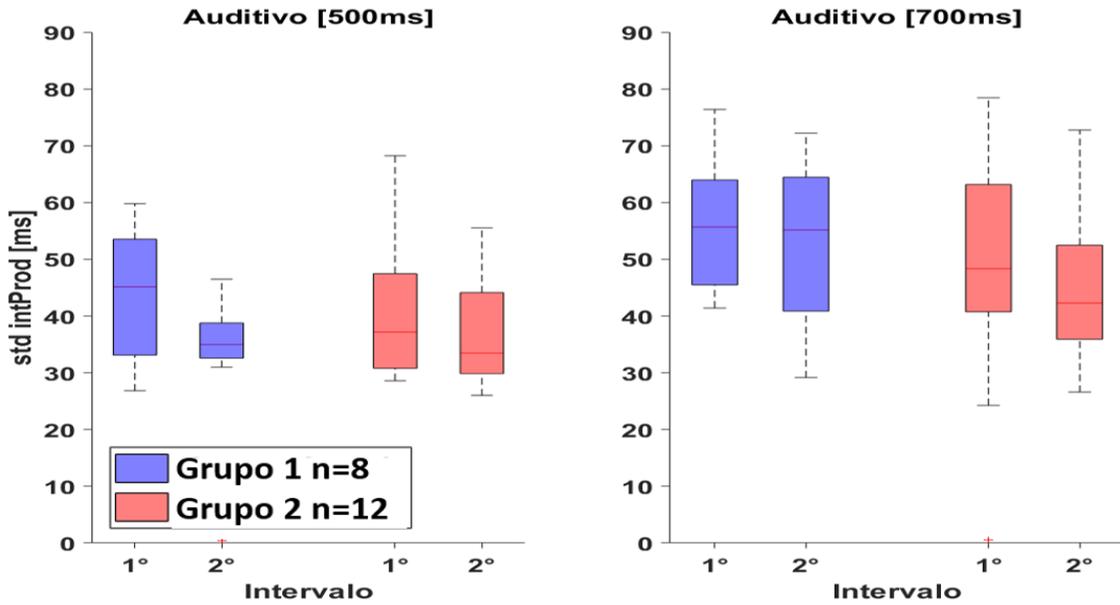


Figura 20a. Intervalos auditivos producidos por separado. No se observan diferencias significativas entre el primer y segundo intervalo producido, por lo que se considera que la variabilidad para producir intervalos temporales no se encuentra sesgada por efecto del orden serial.

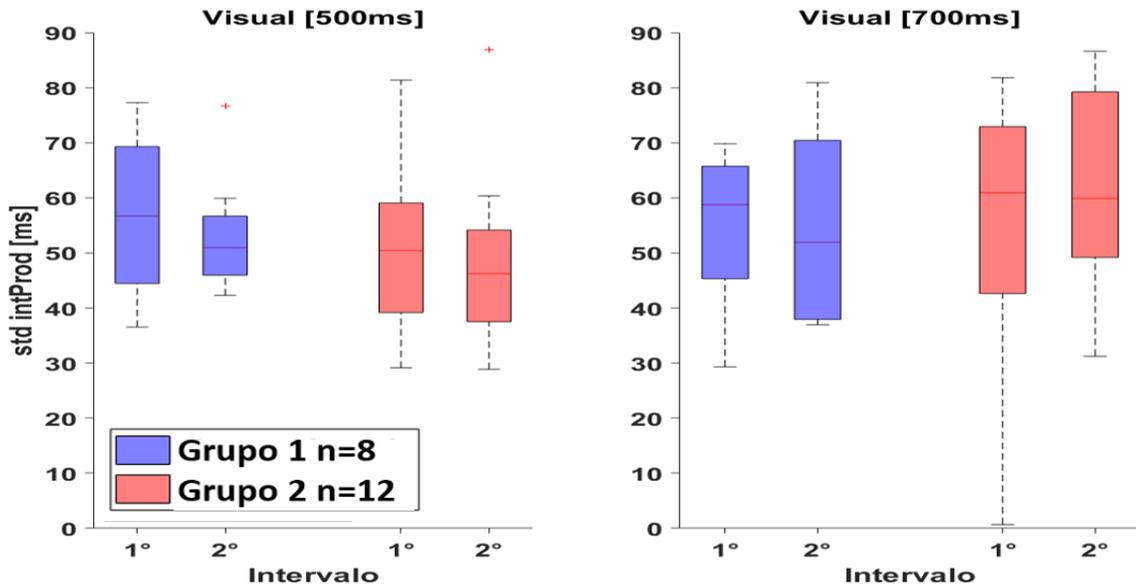


Figura 20b. Intervalos visuales producidos por separado. No se observan diferencias significativas entre el primer y segundo intervalo producido, por lo que se considera que la variabilidad para producir intervalos temporales no se encuentra sesgada por efecto del orden serial.

Al analizar los intervalos producidos por separado para cada grupo se encuentra que el segundo intervalo es menos variable que el primero y las distribuciones entre grupos siguen

sin presentar diferencias significativas con la prueba de rangos de Wilcoxon. Por lo que se considera que la variabilidad parecida entre grupos no es debido al efecto de la variabilidad aumentada del primer intervalo (figura 20a y 20b).

Variabilidad entre tareas

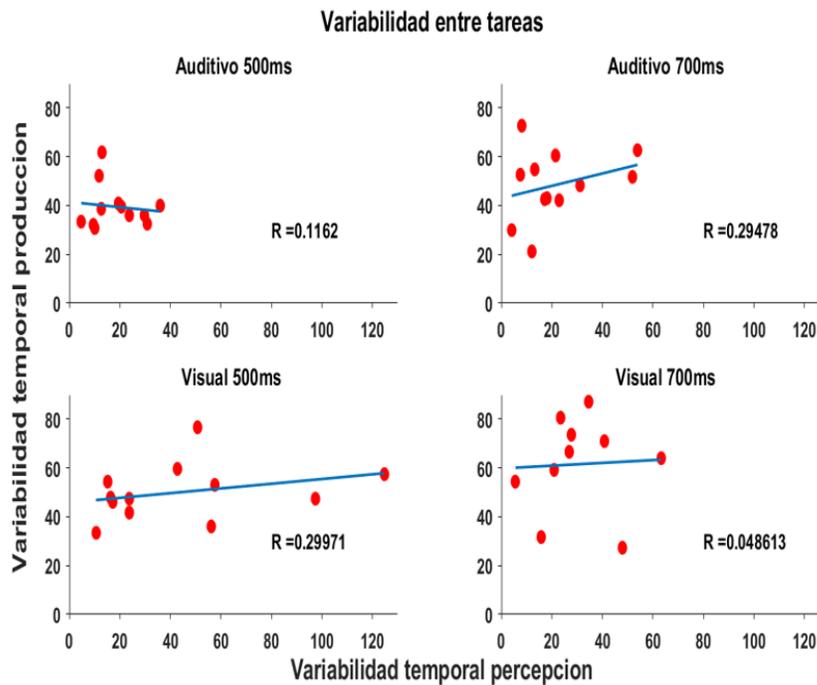


Figura 21. Variabilidad entre tareas. Se grafican el umbral diferencial (DL) y la desviación estándar de el intervalo producido como medidas de variabilidad en el paradigma perceptual y en el paradigma motor respectivamente para los sujetos con desempeño adecuado. Los valores R arrojados por una regresión lineal sobre la distribución de los sujetos indican una baja dependencia entre ambas variables.

Para comparar el desempeño de los sujetos entre ambos paradigmas se representa a cada uno en una gráfica de dispersión utilizando el umbral diferencial y la desviación estándar del intervalo producido, buscando el mantenimiento de las diferencias inter individuales. El valor R de un modelo lineal ajustado a la dispersión indica una baja correlación para el ajuste entre ambas variables, es decir la baja variabilidad en el desempeño de un paradigma no asegura que un sujeto la mantenga en la otra tarea experimental.

Discusión

Existen dos resultados principales que derivan del análisis de los paradigmas presentados. La falta de congruencia en el desempeño entre ambos paradigmas que presentan algunos sujetos y el efecto de la modalidad de estímulo al ejecutarlos.

Con los datos obtenidos en la tarea de perceptual fue posible calcular de manera empírica el área bajo la curva ROC para los estímulos prototipo como medida de sensibilidad y especificidad para la detección de cada sujeto [42,43]. Utilizando esta medida y la media del error generada en los estímulos prototipo fue posible caracterizar el desempeño individual de cada sujeto y asignarlo a uno de dos grupos: desempeño adecuado y desempeño no adecuado. Sin embargo, a pesar de que es posible separar a los sujetos en grupos diferentes durante la tarea perceptual, no es posible separar a los sujetos en estos mismos grupos durante las tareas de producción motora.

Como primera hipótesis sobre la falta de congruencia en los resultados proponemos que la lectura de la información proporcionada por el sistema motor no es accesible a un grupo. Es decir, se genera una representación mental del pulso y el ritmo en todos los participantes, pero, un grupo no es capaz de acceder a esta información sin la participación explícita del sistema motor. Los sujetos con un desempeño pobre en la tarea perceptual mejoran durante la tarea de producción motora debido a que son capaces de leer la representación mental del pulso y el ritmo por la participación activa de áreas motoras.

Una segunda hipótesis propone que el sistema motor y los mecanismos perceptuales encargados de la construcción del ritmo utilizan circuitos que se encuentran parcialmente sobrelapados. Los sujetos con un desempeño pobre durante la tarea perceptual tendrían una representación y extracción parcial del pulso y el ritmo, la cual no sería suficiente para definir límites categóricos precisos para resolver el paradigma. La mejoría en el desempeño de estos sujetos durante el paradigma motor, según esta hipótesis, se debe a que la participación activa del sistema motor aporta información extra en la construcción del ritmo, por lo tanto, su lectura se vuelve más estable y fácil, mejorando el desempeño de los sujetos.

Cuando se utiliza el umbral diferencial y la desviación estándar del intervalo producido para representar a cada sujeto en una gráfica de dispersión se grafica la variabilidad para percibir o para producir un ritmo de marcha respectivamente. Utilizando la raíz cuadrada de la media de suma de errores cuadrados se encuentra un valor R que indica una baja correlación entre ambas dimensiones, sugiriendo que un sujeto que presenta un desempeño adecuado en un paradigma no necesariamente lo mantendrá en otro (figura 21). Este resultado apoya la segunda hipótesis donde la variabilidad en cada tarea es generada por circuitos diferentes que comparten recursos parcialmente.

El segundo resultado principal se debe a un efecto en el desempeño de ambas tareas debido a la modalidad del estímulo utilizado. Cuando se utilizan metronomos auditivos se encuentra un mejor desempeño y una menor variabilidad al realizar ambas tareas experimentales. Durante la tarea de producción motora además se encuentra una inducción del ritmo con conducta predictiva. Estos hallazgos sugieren una mejor inducción utilizando estímulos auditivos en comparación a los estímulos visuales [44,45,46,47].

Por último debemos mencionar que la falta de congruencia que se presenta en un grupo de sujetos al momento de ejecutar los paradigmas podría deberse a que el paradigma perceptual tiene una mayor dificultad que el paradigma motor. Una dificultad mayor podría provocar que algunos sujetos entiendan las reglas necesarias para responder correctamente y otros no, lo cual hace posible definir dos grupos. Debido a esto es necesario realizar paradigmas de control cuya resolución requiera las mismas reglas, pero utilizando estímulos no temporales (ej. Categorización de frecuencias auditivas o terminar la secuencia en puntos aleatorios).

Conclusiones

Las comparaciones del desempeño en ambos paradigmas presentados indican que en algunos sujetos no existe congruencia al momento de producir o de percibir un ritmo inducido. Conductualmente no se pudo disociar cuál de las hipótesis sugeridas describe mejor los resultados que se presentan. Es necesario extender el uso de estos paradigmas experimentales a modelos animales y utilizar técnicas que sean capaces de correlacionar la actividad cerebral con las contingencias implicadas. Proponemos que utilizar el registro de actividad eléctrica extracelular en poblaciones de neuronas dedicadas al procesamiento temporal nos permitirá ganar conocimiento sobre cómo se representa, utiliza y modula la información rítmica en múltiples áreas cerebrales. Con esto además podremos definir la importancia de la participación del sistema motor como factor activo en este proceso.

Referencias

1. Merchant, H., & De Lafuente, V. (2014). Introduction to the neurobiology of interval timing. In *Neurobiology of interval timing* (pp. 1-13). Springer, New York, NY.
2. Zarco, W., Merchant, H., Prado, L., & Mendez, J. C. (2009). Subsecond timing in primates: comparison of interval production between human subjects and rhesus monkeys. *Journal of neurophysiology*, *102*(6), 3191-3202.
3. Schwartze, M., & Kotz, S. A. (2015). The timing of regular sequences: Production, perception, and covariation. *Journal of cognitive neuroscience*, *27*(9), 1697-1707.
4. Grahn, J. A., & Brett, M. (2007). Rhythm and beat perception in motor areas of the brain. *Journal of cognitive neuroscience*, *19*(5), 893-906.
5. Hoeschele, M., Merchant, H., Kikuchi, Y., Hattori, Y., & ten Cate, C. (2015). Searching for the origins of musicality across species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *370*(1664), 20140094.
6. Morillon, B., Schroeder, C. E., & Wyart, V. (2014). Motor contributions to the temporal precision of auditory attention. *Nature communications*, *5*(1), 1-9.
7. Crapse, T. B., & Sommer, M. A. (2008). Corollary discharge across the animal kingdom. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(8), 587-600.
8. Grahn, J. (2009). The role of the basal ganglia in beat perception. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1169*(1), 35-45.
9. Teki, S., Grube, M., Kumar, S., & Griffiths, T. D. (2011). Distinct neural substrates of duration-based and beat-based auditory timing. *Journal of Neuroscience*, *31*(10), 3805-3812.
10. Grahn, J. A., & Brett, M. (2009). Impairment of beat-based rhythm discrimination in Parkinson's disease. *Cortex*, *45*(1), 54-61.
11. Merchant, H., Pérez, O., Zarco, W., & Gámez, J. (2013). Interval tuning in the primate medial premotor cortex as a general timing mechanism. *Journal of Neuroscience*, *33*(21), 9082-9096.
12. Fitch, W. (2013). Rhythmic cognition in humans and animals: distinguishing meter and pulse perception. *Frontiers in systems neuroscience*, *7*, 68.
13. Prinz, W. (1997). *Perception and action planning*. *European journal of cognitive psychology*, *9*(2), 129-154.
14. Mates, J., Radil, T., & Pöppel, E. (1992). *Cooperative tapping: Time control under different feedback conditions*. *Perception & Psychophysics*, *52*(6), 691-704.
15. Aschersleben, G., & Prinz, W. (1997). *Delayed auditory feedback in synchronization*. *Journal of motor behavior*, *29*(1), 35-46.
16. Aschersleben, G., Gehrke, J., & Prinz, W. (2001). *Tapping with peripheral nerve block*. *Experimental Brain Research*, *136*(3), 331-339.

17. Paillard, J. (1949). *Quelques donnees psychophysiologiques relatives au de'clenchement de la commande motrice [Some psychophysiological data relating to the triggering of motor commands]. L'Anne'e Psychologique, 48, 28-47.*
18. Fraisse, P. (1980). *Les synchronisations sensori-motrices aux rythmes [The sensorimotor synchronization of rhythms]. In J. Requin (Ed.), Anticipation et comportement (pp. 233-257). Paris: Centre National.*
19. Dunlap, K. (1910). *Reaction to rhythmic stimuli with attempt to synchronize. Psychological Review, 17(6), 399.*
20. Aschersleben, G. (2002). *Temporal control of movements in sensorimotor synchronization. Brain and cognition, 48(1), 66-79.*
21. Povel, D. J., & Essens, P. (1985). Perception of temporal patterns. *Music Perception: An Interdisciplinary Journal, 2(4), 411-440.*
22. Schulze, H. H. (1989). Categorical perception of rhythmic patterns. *Psychological Research, 51(1), 10-15.*
23. Kéri, S. (2003). *The cognitive neuroscience of category learning. Brain Research Reviews, 43(1), 85-109.*
24. Maddox, W. T. (2002). *Toward a unified theory of decision criterion learning in perceptual categorization. Journal of the experimental analysis of behavior, 78(3), 567-595.*
25. Ashby, F. G., & Perrin, N. A. (1988). *Toward a unified theory of similarity and recognition. Psychological review, 95(1), 124.*
26. Mendoza, G., Méndez, J. C., Pérez, O., Prado, L., & Merchant, H. (2018). Neural basis for categorical boundaries in the primate pre-SMA during relative categorization of time intervals. *Nature communications, 9(1), 1-17.*
27. Iversen, J., Repp, B., & Patel, A. (2009). Top-down control of rhythm perception modulates early auditory responses. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1169(1), 58-73.*
28. Engel, A. K., & Fries, P. (2010). Beta-band oscillations—signalling the status quo?. *Current opinion in neurobiology, 20(2), 156-165.*
29. Fujioka, T., Trainor, L. J., Large, E. W., & Ross, B. (2012). Internalized timing of isochronous sounds is represented in neuromagnetic beta oscillations. *Journal of Neuroscience, 32(5), 1791-1802.*
30. Gulberti, A., Moll, C. K. E., Hamel, W., Buhmann, C., Koeppen, J. A., Boelmans, K., ... & Engel, A. K. (2015). Predictive timing functions of cortical beta oscillations are impaired in Parkinson's disease and influenced by L-DOPA and deep brain stimulation of the subthalamic nucleus. *NeuroImage: Clinical, 9, 436-449.*
31. Fujioka, T., Ross, B., & Trainor, L. J. (2015). Beta-band oscillations represent auditory beat and its metrical hierarchy in perception and imagery. *Journal of Neuroscience, 35(45), 15187-15198.*
32. Grahn, J. A. (2012). Neural mechanisms of rhythm perception: current findings and future perspectives. *Topics in cognitive science, 4(4), 585-606.*
33. Grahn, J. A., & Rowe, J. B. (2009). Feeling the beat: premotor and striatal interactions in musicians and nonmusicians during beat perception. *Journal of Neuroscience, 29(23), 7540-7548.*
34. Grahn, J. A., Henry, M. J., & McAuley, J. D. (2011). fMRI investigation of cross-modal interactions in beat perception: audition primes vision, but not vice versa. *Neuroimage, 54(2), 1231-1243.*
35. Chen, J. L., Zatorre, R. J., & Penhune, V. B. (2006). Interactions between auditory and dorsal premotor cortex during synchronization to musical rhythms. *Neuroimage, 32(4), 1771-1781.*
36. Chen, J. L., Penhune, V. B., & Zatorre, R. J. (2008). Listening to musical rhythms recruits motor regions of the brain. *Cerebral cortex, 18(12), 2844-2854.*
37. Merchant, H., Zarco, W., Pérez, O., Prado, L., & Bartolo, R. (2011). Measuring time with different neural chronometers during a synchronization-continuation task. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(49), 19784-19789.*

38. Bartolo, R., Prado, L., & Merchant, H. (2014). Information processing in the primate basal ganglia during sensory-guided and internally driven rhythmic tapping. *Journal of Neuroscience*, *34*(11), 3910-3923.
39. Merchant, H., & Bartolo, R. (2018). Primate beta oscillations and rhythmic behaviors. *Journal of Neural Transmission*, *125*(3), 461-470.
40. Bartolo, R., & Merchant, H. (2015). β oscillations are linked to the initiation of sensory-cued movement sequences and the internal guidance of regular tapping in the monkey. *Journal of Neuroscience*, *35*(11), 4635-4640.
41. Gámez, J., Mendoza, G., Prado, L., Betancourt, A., & Merchant, H. (2019). The amplitude in periodic neural state trajectories underlies the tempo of rhythmic tapping. *PLoS biology*, *17*(4), e3000054.
42. Luck, S. J., & Vogel, E. K. (2013). Visual working memory capacity: from psychophysics and neurobiology to individual differences. *Trends in cognitive sciences*, *17*(8), 391-400.
43. Green, D. M., & Swets, J. A. (1966). *Signal detection theory and psychophysics* (Vol. 1). New York: Wiley.
44. Grahn, J. A. (2012). See what I hear? Beat perception in auditory and visual rhythms. *Experimental brain research*, *220*(1), 51-61.
45. Semjen, A., Schulze, H. H., & Vorberg, D. (2000). Timing precision in continuation and synchronization tapping. *Psychological Research*, *63*(2), 137-147.
46. Repp, B. H., & Penel, A. (2004). Rhythmic movement is attracted more strongly to auditory than to visual rhythms. *Psychological research*, *68*(4), 252-270.
47. Richards, W. J., & Livingston, P. V. (1966). Method, standard duration, and inter-stimulus delay as influences upon judgment of time. *The American Journal of Psychology*, *79*(4), 560-567.